

на и овес (Брэй, 1961). Положительный эффект от фосфорных удобрений можно ожидать при содержании в почве усвояемого фосфора менее 45, от калийных — при содержании усвояемого калия менее 85 кг/га (по Картер, Хартвиг, 1970).

СИМБИОТИЧЕСКАЯ АЗОТФИКСАЦИЯ

Высокое содержание белка в вегетативной массе и в зерне сои определяет большую ее потребность в азоте, которая в большей мере удовлетворяется за счет потребления его из атмосферы.

Связывается молекулярный азот воздуха в результате симбиоза растений со специфической группой клубеньковых бактерий — *Rhizobium japonicum* (Kirchner) Buchanan (1926). В молодом возрасте это подвижные палочковидные мелкие клетки. Заражение ими корневой системы сои происходит через корневые волоски или поврежденные клетки эпидермиса. Инфицированные клубеньковыми бактериями, а также соседние незараженные клетки коры корня начинают активно делиться, что приводит к образованию вздутия — клубенька. Число клубеньков на одном растении сои может варьировать в значительных пределах — от единичных до нескольких сотен.

Некоторое время бактерии в клубеньке продолжают делиться, приобретают неправильную форму, сильно увеличиваются в размерах, переходят в стадию бактериоидов. Считают, что бактериоидные формы играют ведущую роль в связывании атмосферного азота путем его восстановления в аммиак. Клетки бактерий осуществляют этот процесс благодаря наличию у них специфических ферментных систем — нитрогеназ, активизирующих инертную молекулу азота, и дегидрогеназ, которые катализируют реакции дегидрирования органических соединений и влияют на доставку водорода и электронов к активизированной молекуле азота. Образующийся аммиак быстро трансформируется в аминокислоты, которые затем идут на синтез белков и бобового растения и клубеньковых бактерий (Мишустин, Шильникова, 1973).

Процесс азотфиксации в молодых клубеньках начинается рано, примерно через 15—20 дней после их появления, и продолжается вплоть до старения растений. Но

в начальные фазы развития сои азотфиксация идет слабо, затем активность ее резко возрастает, достигая максимума во время цветения и образования бобов, после чего снижается по мере приближения растений к созреванию (Норман, 1970; Weber et al., 1971; Гарди и др., 1971).

Количество атмосферного азота, фиксируемого соей в течение вегетационного периода, колеблется, по имеющимся данным, от 40 до 180 кг/га (Шконде, 1957; Норман, 1970). В процентном отношении содержание биологического азота к его общему количеству в урожае сои также подвержено значительным изменениям. В некоторых случаях доля фиксированного азота может быть небольшой — 25—30% (Гарди и др., 1971; G. I. Ryle et al., 1978). Однако большинство исследователей находят, что фиксированный азот составляет примерно 65% и даже 80—90% (Неунылов, Слабко, 1968; Трепачев, 1970; Доросинский, Афанасьева, Рубинштейн, 1973, 1976; А. Т. Новикова и др., 1976; Кузин и др., 1976; Allos, Bartholomew, 1959; Ruschel et al., 1979). В благоприятных условиях при среднем уровне урожая соя может свою потребность в азоте полностью удовлетворять за счет активной фиксации азота из воздуха (Ермолаев, Ваташки, 1975; Лещенко, Желюк, 1977; G. Streeter, 1973). В США на почвах с низким содержанием азота и в Румынии в условиях орошения за счет активной деятельности клубеньковых бактерий урожай сои составляли 30 и 40 ц/га без применения азотных удобрений (Норман, 1970; Ragijol et al., 1979).

Интенсивность азотфиксации в посевах сои зависит от почвенно-климатических условий, уровня агротехники, а также генетических особенностей сорта сои и штамма клубеньковых бактерий.

Прежде всего следует отметить влияние влажности. При недостатке влаги клубеньки не образуются, а сформировавшиеся ранее отмирают. Засуха, сопровождающаяся потерей клубеньками 25% влаги, вызывает необратимое снижение их азотфиксирующей способности (Sprent, 1976). Хорошее образование и нормальное функционирование клубеньков возможно только при влажности 40—80% от НВ. При более высокой влажности интенсивность фиксации азота снижается из-за недостаточного снабжения клубеньков кислородом (Tu, Heitkamp, 1977). Особенно необходимо достаточное со-

держание влаги в почве весной и в первой половине лета; оно способствует активному размножению и передвижению клубеньковых бактерий в почве (Мишустин, Шильникова, 1973).

Немаловажную роль при формировании клубеньков играют аэрация, кислотность среды и температура. На почвах окультуренных с рыхлым верхним слоем клубеньки образуются интенсивнее, чем на почвах тяжелых и бесструктурных. Благоприятное влияние аэрации проявляется и в распределении клубеньков в различных слоях почвы. Основная их масса находится в верхнем слое до 10 см, небольшая часть проникает до 20 см; на глубине 30 см клубеньков практически нет (Бегун, 1976). Хорошее образование клубеньков наблюдается только на нейтральных или слабокислых почвах с рН (KCl) 6,0—6,5 (Грицун, 1977; M. Rollier et al., 1972). На более кислых почвах для достижения эффективного симбиоза необходимо проводить известкование. Образование клубеньков начинается при сравнительно низкой температуре, около 5°C, но усвоение азота при этом почти не происходит. Значительно интенсивнее эти процессы идут при 10—13°C, достигая максимума при 24—25°C (Гукова 1962). Норман (1970), Dart, Day (1971) наблюдали два максимума в азотфиксирующей способности сои при 25 и 35°C. Более высокие температуры действуют отрицательно.

В числе факторов, влияющих на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий, большую роль играет содержание в почве основных элементов минерального питания и микроэлементов. Наиболее сложным является вопрос о значении обеспеченности почвы минеральным азотом. Уже в ранних работах (H. J. Thornton, 1936; Wilson et al., 1944) было установлено, что наличие в почве доступных форм азота подавляет образование клубеньков. Дальнейшие многочисленные исследования показали, что действие азота может быть различным и зависит от конкретных почвенно-климатических условий, его количества, формы и фазы развития растений. Нитраты сильнее тормозят образование клубеньков, чем соли аммония (Richardson et al., 1957). Аммоний азотнокислый и сернокислый действует сильнее, чем мочевины (Purpin, Rushol, 1977).

Длительное время существовало представление о необходимости «стартовых» доз азота, рекомендуемых

для подкормки растений в начальный период их развития до установления симбиотических взаимоотношений (Доросинский, 1970). Однако, по мнению других исследователей, молодые растения до начала образования клубеньков выносят из почвы всего 5—10 кг азота с гектара и не нуждаются на большинстве почв в дополнительном внесении «стартового» азота (Голубева, 1969; Посыпанов, 1974).

Целесообразность внесения минерального азота под сою при наличии клубеньковых бактерий изучалась многими исследователями в разных странах. Анализ обширного материала показывает, что небольшие количества азотных удобрений (N_{20-45}) или не влияют на интенсивность азотфиксации, или проявляют слабое угнетающее действие (Прокопенко, Ващенко, 1975; Каладжиева, 1976; Тильба, Бегун, 1977; Рольс и др., 1973; Deibert et al., 1979). Более высокие дозы (N_{60} и выше), как правило, резко уменьшают число клубеньков, снижают их массу и азотфиксирующую способность, превращая сою из культуры, накапливающей азот, в потребляющую его из почвы и удобрений (Трепачев и др., 1970; Дубовенко и др., 1971; Карягин, Толстенко, 1973; Бегун, 1976; Райчева, Кальчева, 1979; Стритер, 1973; M. A. Chamber, 1979)

В опытах ВНИИМК, проведенных в 1975—1980 гг. на трех типах черноземов, получены аналогичные результаты: минеральный азот снижал количество, массу и дегидрогеназную активность клубеньков тем сильнее, чем выше была доза внесенного азота. При дозе N_{20} угнетающее действие азота не проявлялось, в вариантах, где было внесено N_{45-60} , было четким, с увеличением дозы минерального азота до N_{120} усиливалось.

Влияние фосфора, калия, кальция, магния, серы и микроэлементов (молибдена, бора, меди, цинка, марганца и др.) на формирование и азотфиксирующую способность клубеньков доказано многими исследователями и детально рассмотрено в монографии Е. Н. Мишустина и В. К. Шильниковой (1973).

Установлена положительная зависимость между процессом азотфиксации и процессом фотосинтеза. Поэтому стимуляция фотосинтеза за счет повышенного содержания в воздухе CO_2 увеличивает фиксацию азота бобовыми культурами (Мишустин, Шильникова, 1973; Маркс, 1974; Гарди, Гавелка, 1974; Child, 1976). В этой

связи для агрономической практики большой интерес представляет удобрение бобовых соломой и другими растительными остатками. Повышение урожая сои под влиянием внесенной соломы отмечается рядом исследователей (Авров, 1974; Витиорец, Колесникова, 1976; Shivashankar et al., 1977, 1978). Однако имеются и противоположные данные (Гурьев, Мишустин, 1980).

Помимо почвенно-климатических условий, эффективность азотфиксации определяется генетическими особенностями растения и клубеньковых бактерий. В литературе накоплен большой материал, свидетельствующий о том, что различные сорта сои существенно отличаются по способности к симбиотической фиксации. Не менее существенны эти различия и у определенных штаммов *Rh. japonicum* (Доросинский и др., 1976; Новикова, 1978; Дубовенко и др., 1981; Жгенти, 1981; D. Nicolas, 1971; Werker et al., 1980). Только при удачном сочетании штамма клубеньковых бактерий и генотипа растений можно добиться максимального уровня продуктивности азотфиксации. Причем подбор наиболее продуктивных симбиотических пар необходимо проводить применительно к конкретным почвенно-климатическим условиям. В частности, в опытах ВНИИМК испытание штаммов *Rhizobium japonicum* на двух почвенных разностях с неодинаковыми условиями влажности на сорте Ранняя 10 выявило различную их эффективность. Так, на выщелоченном черноземе без орошения лучшие результаты дали штаммы 628^б, 634^б, 639^б, а на слабовыщелоченном черноземе при орошении максимальный урожай сои был получен от инокуляции штаммом 626^а. Прибавки урожая семян сои при этом были значительно выше, чем от применения стандартного штамма 646 (Енкина и др., 1982; Цветкова, 1980).

УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Засухоустойчивость. Существует большое число работ, содержащих различные данные о реакции сои на недостаточное увлажнение почвы. Соя характеризуется и как неустойчивая к засухе культура, очень требовательная к условиям увлажнения (Казанок, 1932; Колосков, 1932), и как среднеустойчивая (Золотницкий, 1951;