

## Обзорные статьи

УДК 633.853.52:581.1

### БИОЛОГИЯ СОИ: ВОЗМОЖНОСТИ ОПТИМИЗАЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

**В.А. Тильба,**  
академик РАН, доктор биологических наук  
**Н.М. Тишков,**  
доктор сельскохозяйственных наук

ФГБНУ ВНИИМК  
Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17  
Тел.: (861) 275–85–11  
E-mail: zem@yandex.ru

*Для цитирования:* Тильба В.А., Тишков Н.М. Биология сои: возможности оптимизации отдельных продукционных процессов // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2016. – Вып. 3 (167). – С. 78–87.

**Ключевые слова:** соя, биология, пластические вещества, органогенез, ризобии, азотфиксация, урожай.

С целью увеличения зерновой продуктивности сои следует продолжить изучение биологии культуры и её биологических особенностей. К таким особенностям относятся фотопериодические реакции, продолжительность и интенсивность прохождения этапов органогенеза и эффективность симбиотической азотфиксации. Изучали сорта амурской селекции МК 1, Амурская 310, Янтарная, ВНИИС 1, Смена (выведенные и частично используемые в период с 1975 по 2005 гг.). Относительно высокая продуктивность фотосинтеза отмечена у сортов: МК 1 (5,2 г/см<sup>2</sup>), ВНИИС 2 (4,78 г/см<sup>2</sup>), Янтарная (3,46 г/см<sup>2</sup>). Максимальный показатель получен для дикорастущей сои (7,10 г/см<sup>2</sup>). В ряде случаев выявлены несоответствия масштабов нарастания вегетативной массы и урожайностью растений. Объясняется это сортовыми особенностями перераспределения пластических веществ между органами растений в различные фазы развития. Количество ассимилятов в расчете на 1 боб в течение фазы налива бобов изменяется от 0,64 до 10,0 мг. Во второй половине вегетации наблюдается явление абортивности цветков и бобов. В значительной мере это обусловлено дефицитом питательных веществ. У сортов Смена, ВНИИС 1, Амурская 310 количество почек сформировавших бобы составляет соответственно 39, 32, 31 % (от общего количества). У

дикорастущей сои этот же показатель превышает 67 %. Деятельность симбиотической системы в первой половине вегетационного периода (количество и масса клубеньков) у сортов МК 1 и Смена, различающихся по периоду вегетации более чем на 7 дней, оказалась практически одинаковой. В изучаемых почвах отмечен высокий уровень соответствия (детерминированности) в системе «сорт-штамм». Затраты на формирование клубеньков составляют от 1,8 до 2,3 % от надземной массы в фазе налива бобов. В течение отдельных этапов органогенеза и фаз развития сои имеет место «неэкономичное» использование ассимилятов, обостряемое явлениями абортивности.

UDC 633.853.52:581.1

### Biology of soybean: possibilities to optimize the separate production processes.

**Til'ba V.A.,** academician RAS, doctor of biology  
**Tishkov N.M.,** doctor of agriculture

FGBNU VNIIMK  
17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia  
Tel.: (861) 275–85–11  
E-mail: zem@yandex.ru

**Key words:** soybean, biology, plastic substances, organogenesis, rhizobia, nitrogen-fixing, yield.

To enlarge seed productivity of soybean it is necessary to prolong studying of this crop biology and its biological features. Such features are: photoperiodic reactions, duration and intensiveness of organogenesis stages, effectiveness of symbiotic nitrogen fixing. The cultivars of Amur breeding were studied: МК 1, Amurskaya 310, Yantarnaya, VNIIS 1, Smena (developed and partially used in 1975–2005). The relatively high productivity of photosynthesis was recorded at cultivars: МК 1 (5.2 g per cm<sup>2</sup>), VNIIS 1 (4.78 g per cm<sup>2</sup>), Yantarnaya (3.46 g per cm<sup>2</sup>). The maximal meaning was noted at wild soybean (7.10 g per cm<sup>2</sup>). In some cases there were observed discrepancies between level of vegetative mass growth and plant yield. It is explained by features of a cultivar on redistribution of plastic substances between plant organs in the different phases of its development. Number of assimilates per a bean during the phase of pods formation varies from 0.64 to 10.0 mg. A phenomenon of flowers and beans abortion is observed at the second half of vegetative period. This is caused considerably by a deficit of nutrients. Number of buds forming pods was 39, 32, 31% (of their total number), respectively, for cultivars Smena, VNIIS 1, Amurskaya 310. This trait of wild soybean exceeds 67%. Activity of symbiotic system in the first half of

vegetative period (quantity and weight of tubercles) of cultivars MK 1 and Smena (which are differed with vegetative period duration more than seven days) was almost equal. In studying soils a high level of correspondence (determinacy) was noted in system cultivar-strain. Expenses for tubercles formation are from 1.8 to 2.3% of aboveground mass in phase of pods ripening. 'Uneconomic' utilization of assimilates aggravated by abortion is observed during the some stages of organogenesis and development phases.

В мировом сельскохозяйственном производстве соя является одной из основных бобовых культур, с помощью которой решена проблема производства полноценного растительного белка. В России основные центры соеводства сложились на Дальнем Востоке, на Северном Кавказе и в Белгородской области. Значительное внимание уделяется этой культуре в Центральной России, в Поволжье и в южной Сибири.

На указанных территориях испытываются и возделываются сотни полиморфных сортов, обладающих достаточно разнообразными хозяйственно ценными свойствами. Условия развития соеводства в настоящее время во многом определяются агротехнологическими факторами мезо- и микрозон.

Увеличение хозяйственной потребности в продуктах соеводства предполагает расширение посевов сои в стране до 6 млн га [7; 15]. В дальнейшем, в зависимости от ситуации, можно ожидать расширение посевов до 12–14 млн га, при условии освоения ранее не используемых земель и замены соевыми бобами малопродуктивных культур. Это, в свою очередь, потребует создания дополнительного набора сортов, адаптированных к условиям вновь осваиваемых под указанную культуру территорий. В системном порядке продолжится работа по увеличению продуктивности соевых полей.

Вместе с тем в процессе многолетнего селекционно-генетического совершенствования растений сои, как важнейшего объекта мирового сельского хозяйства,

урожайность культуры приблизилась к своему биолого-ценотическому порогу. Преодоление трудностей с ростом воспроизводительных свойств растений непосредственно зависит от уровня изученности биологии культуры и возможностей комбинации физиолого-биохимических реакций и фенотипических проявлений.

В этом отношении представляет интерес повышение «экономичности» использования растениями энергетических и пластических соединений на формирование систем развития и жизнеобеспечения. Биологические особенности сои определяются (помимо гидротермических ресурсов) условиями освещенности (фотопериодизм), оптимальными условиями прохождения этапов органогенеза и стабильным режимом азотного питания. Последний фактор, необходимый для биосинтеза высокобелковых соединений, в определенной мере регулируется самим растением за счет симбиотических взаимоотношений. Затраты на образование клубеньков, поддержание симбиоза на максимально выгодном для растений уровне, потребление за счет этого атмосферного азота осуществляются растениями в течение всего вегетационного периода.

Начинаются указанные процессы после набухания семян, когда реализуется генетическая программа использования запасных веществ. При разрыве семенной оболочки и при поступлении кислорода усиливаются процессы дыхания. В этот период прорастает первичный корень и начинается движение семядолей вверх. В семенах осуществляются сложные биохимические процессы усвоения запасных веществ. Полное использование углеводов отмечается на 3-й день прорастания, потребление митохондриями кислорода увеличивается, в связи с перестройкой субстрата и в целом запасного энергетического материала. На 4-й день возрастает, а затем резко снижается активность липооксидазы, которая способствует быстрой деградациии жиров (Mc Alister et at.,

1951; Kamata, 1952; Switzer et al., 1957, Howell, 1961) [цит. по: Хауэл Р.В.] [16]. На 5-й день после прорастания потребление кислорода на единицу азота заметно возрастает (Staniforth, 1956) [цит. по: Хауэл Р.В.] [16]. Большинство указанных реакций происходят с участием митохондриальных ферментов (липооксидазы, пероксидазы, каталазы) и других соединений, соответствующих ферментативному процессу глиоксалатного цикла. Темпы использования белков и масла имеют сходную динамику. В прорастающих семенах появляются аскорбиновая кислота, тиамин, рибофлавин, цистин, цистеин и тиамин (Т. Sugavara, 1953) [цит. по: Хауэл Р.В.] [16]. По данным Петибской В.С. [12], кратковременно в семядолях имеет место трипсинингибирующая активность. Появлению ряда соединений способствует освещённость при выходе семядолей на дневную поверхность. Для использования запасных веществ необходимы динамические структуры перемещения веществ и энергетический материал. По-видимому, в данном случае постоянно осуществляются реакции переаминирования.

Указанные процессы осуществляются в рамках I-го и II-го этапов органогенеза [6; 15] по трёхзначному коду ВВСН – 0,01–0,09. Из конуса нарастания почки после выхода семядолей на поверхность закладываются вегетативные элементы растения. В этот же отрезок времени в позеленевших семядолях и в разворачивающихся листьях усиливается фотосинтез. Завершаются указанные этапы органогенеза появлением одного-двух настоящих листьев [9]. Характерно, что большую часть рассматриваемого периода для всех процессов основным источником энергии и материалов для конституционного строительства являются семядоли, содержащие белки, молекулы масла, нуклеиновые кислоты, фосфолипиды и другие соединения.

На 5–8-й день прорастания семян на корнях образуются визуально наблюдаемые клубеньки.

Следовательно, весь анализируемый материал свидетельствует о том, что в

первую неделю роста, в условиях высокой нуждаемости в факторах внешней среды, растения тратят часть биологических ресурсов для создания предпосылок формирования симбиотического аппарата. Даже в этих условиях корни уже выделяют соединения, привлекающие почвенные микроорганизмы.

В дальнейшем, вне зависимости от ресурсного обеспечения (и особенно при недостатке в почве подвижных соединений азота), соя в течение большей части вегетационного периода затрачивает пластические вещества для образования клубеньков при наличии в почве комплиментарных штаммов клубеньковых бактерий.

У сои ген, способствующий образованию клубеньков, обозначается как No (no) [4]. Кроме того, выделен ряд менделирующих генов, контролирующих количество клубеньков, сорто-штаммовую детерминированность, реакцию на нитраты (Caetono-Anoies, Zresshof, 1991) [цит. по: Вэнс К.] [3].

Уже в начале прорастания корни бобовых выделяют сигнальные молекулы, на которые реагируют ризобии. В состав корневых выделений входят важные для сигналинга соединения [14]. Изофлаваноиды (диадзеин, генистеин, глицетин) стимулируют активизацию Nod-фактора ризобий. Взаимодействуя с клубеньковыми бактериями, соя изначально затрачивает определённые биологические ресурсы на микробно-растительный контакт.

В течение вегетационного периода такое взаимодействие усиливается и выражается в количестве и массе клубеньков, а также, опосредованно, в интенсивности продукционных процессов.

При возделывании сои на обширных территориях во времени происходит взаимная адаптация партнёров симбиоза и осуществляется масштабная симбиотическая азотфиксация. Названные явления проанализированы в соесеющих регионах Дальнего Востока, где посеы сои приблизились к 1 млн га. Такая ситуация способствует коэволюции [5] растения-хозяина и микросимбионта, учитывая

широкое распространение в изучаемом регионе диких форм сои и аборигенных специфических ризобий.

Исследования, проводившиеся Лопаткиной Э.Ф. [7; 8; 9] на лугово-чернозёмовидных почвах Приамурья с амурскими сортами сои (второго–четвёртого этапов селекционных работ), достаточно отселектированными за многие годы возделывания (1975–2005 гг.), продемонстрировали значительную изменчивость признаков симбиотрофии.

Установлено, что после первого контакта растения-хозяина и клубеньковых бактерий на всех этапах органогенеза (до бобообразования) количество клубеньков возрастает. Максимальные показатели их числа и массы (в расчете на 1 растение) во времени не совпадают (рис. 1).

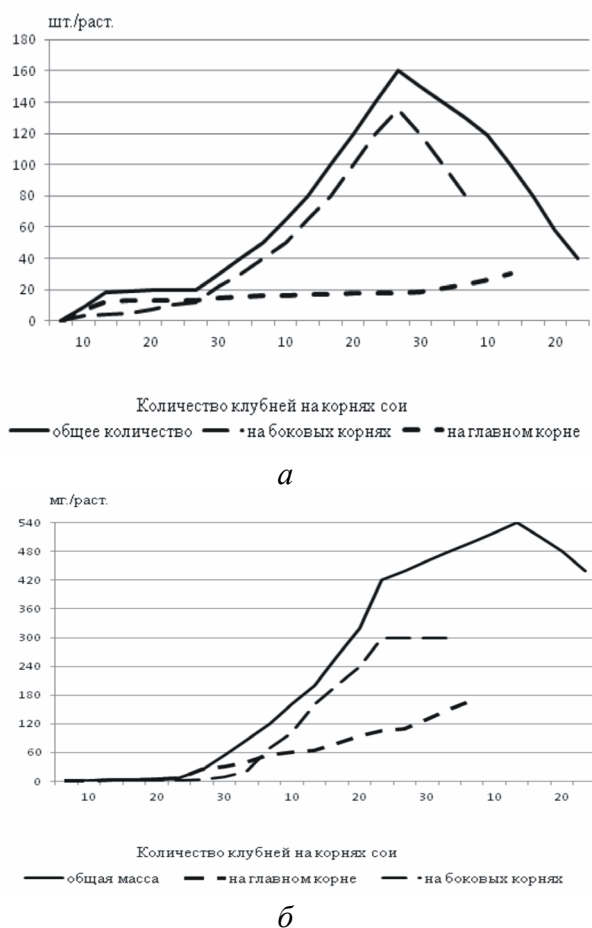


Рисунок 1 – Динамика количества и массы клубеньков у сои, сорт Амурская 310: а – шт./раст.; б – мг/раст.

Доминирующее значение для азотфиксации имеют, по-видимому, клубеньки, образовавшиеся на боковых корнях. К фазе налива бобов количество клубеньков уменьшается вследствие приостановления роста корневой системы. В это время нарастание вегетативной массы достигает своего максимума (рис. 2, 3). Обращает на себя внимание существенная аналогия темпов прироста массы клубеньков и вегетативной части растений.

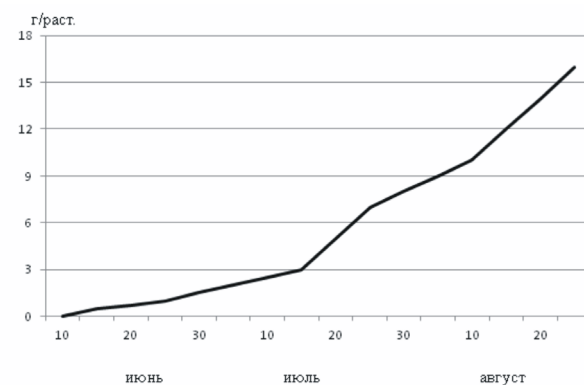


Рисунок 2 – Динамика нарастания надземной части сои, сорт Амурская 310

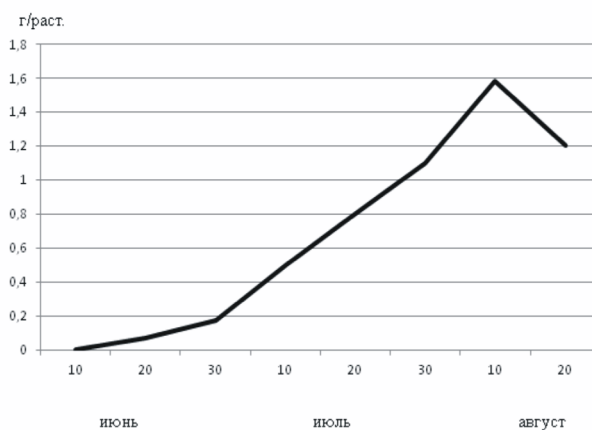


Рисунок 3 – Динамика нарастания корневой системы сои, сорт Амурская 310

По данным Лопаткиной Э.Ф. [7], развитие надземной вегетативной массы у изучаемых сортов сои по показателям площади листьев различаются в 1,5–2 раза (табл. 1).

Таблица 1

**Площадь листьев и продуктивность фотосинтеза у сортов сои амурской селекции [9]**

Сорт	Площадь листьев в период окончания цветения – начало образования бобов, см <sup>2</sup>	Продуктивность фотосинтеза, г/см <sup>2</sup>
МК 1	3949 ± 630	5,20
Амурская 310	2818 ± 188	3,00
Янтарная	3565 ± 291	3,46
ВНИИС 2	2119 ± 152	4,8
Смена	3571 ± 305	-
<i>Glycine ussuriensis</i>	18161 ± 99	7,10

В этой связи следует ожидать большие различия у растений в снабжении продуктами фотосинтеза. Но многократно отмечено, что продуктивность фотосинтеза часто не соответствует площади листьев [2]. Большая часть ассимилятов тратится на построение конституционной структуры и поддержание жизнедеятельности растительного организма. Следовательно, в зависимости от сорта функционирование листовой поверхности часто оказывается «экономически» нецелесообразным с точки зрения получения конечного продукта (семян). Так, сорта МК 1 и Янтарная, при близких значениях площади листьев, по продуктивности фотосинтеза различались почти в 1,5 раза. Но самый высокий показатель этого признака свойственен дикорастущей сое (*Glycine ussuriensis*) при минимальном значении площади листовой поверхности.

Во многом указанные закономерности объясняются сортовыми различиями и определяются особенностями использования ассимилятов по фазам развития. До VII этапа органогенеза идёт формирование мужского и женского гаметофитов и затем развитие всех элементов цветка в фазе бутонизации. Образование репродуктивных морфоэлементов (генеративных точек) в этот период мало зависит от продуктов ассимиляции, хотя и контролируется внешними условиями. Поступающие в органы растений ассимиляты приобретают основное значение для дальнейших продукционных процессов после появления цветков и, особенно, за-

вязей и бобов. В данный период возникает недостаток пластических веществ по причине образования большого количества генетических органов (почек, цветков). Вследствие этого развивается явление абортности цветков и бобов [7]. У культурных сортов из общего количества цветочных почек только 21–39 % образовали бобы (табл. 2).

Остальные завязи цветков теряются в связи с недостатком питательных веществ и неблагоприятными внешними условиями. По данному признаку также выявлены значительные сортовые различия. У сорта Смена количество почек, сформировавших бобы, составило 40 %, тогда как у сорта Янтарная – 25 %. Однако у сортов МК 1 и Янтарная зерновая продуктивность оказалась одной из самых высоких при максимальных показателях абортности. Вне конкуренции по анализируемым признакам находится дикая соя. Указанная форма, видимо за счет сохранения 67 % репродуктивных органов, воспроизвела максимальную массу семян в расчете на одно растение.

Таблица 2

**Количество цветочных почек, способных формировать бобы, у сортов сои амурской селекции**

Сорт	Общее количество цветочных почек, в расчете на 1 растение, шт.	Количество почек, сформировавших бобы, в расчете на 1 растение, шт.	Процент почек, образовавших бобы, % от общего количества	Масса семян в расчете на 1 растение, г
МК 1	143	41	27	21,8
Амурская 310	129	41	31	19,7
Янтарная	170	44	25	20,9
ВНИИС 2	158	33	32	16,1
Смена	110	44	39	19,6
<i>Glycine ussuriensis</i>	551	373	67	27,2
НСР <sub>05</sub>				3,4

Можно заключить, что изучавшаяся дикорастущая форма сои по использованию пластических веществ при формировании семян обладает высокой степенью «экономичности». Среди культурных

форм также имеются сортообразцы с достаточно оптимизированной системой реализации энергетических соединений. Объясняется это, по-видимому, различной направленностью и напряженностью использования ассимилятов у изучаемых сортов по периодам развития.

При последовательном прохождении генеративного и продуктивного развития закономерности перераспределения пластических веществ у растений могут быть недостаточно скоординированы. Заметно различаются эти процессы у детерминантных и недетерминантных сортов групп сои, особенно при поступлении ассимилятов из листьев в бобы каждого конкретного яруса. По данным Беликова И.Ф. [1], в первой половине вегетационного периода продукты фотосинтеза поступают в бобы близлежащего яруса. Впоследствии из-за неблагоприятных условий и абортивности поступление ассимилятов в бобы разных ярусов приобретает конкурентный характер. Но даже на повышенном агрофоне абортивность цветков и бобов не снижается.

В таблице 3 приведены сведения о динамике изменения массы бобов в течение фазы бобообразования и по итоговой массе семян.

Таблица 3

**Динамика накопления сухого вещества репродуктивными органами сои за период начало образования бобов – созревание, сорт сои Амурская 310 [7]**

Вариант	Продолжительность периода от первого учёта до созревания (по годам)			
	дата	19 дней	дата	16 дней
Сухая масса одного боба, мг				
Контроль	17 августа	3,50	8 августа	9,20
	24 августа	1,74	16 августа	2,90
	4 сентября	0,61	4 сентября	2,20
N <sub>30</sub> P <sub>60</sub> K <sub>30</sub>	17 августа	3,20	8 августа	10,00
	24 августа	1,65	16 августа	3,60
	4 сентября	0,64	4 сентября	2,70
Сухая масса одного семени, мг (среднее из трёх повторений)				
Контроль	0,80		0,93	
N <sub>30</sub> P <sub>60</sub> K <sub>30</sub>	0,80		1,00	
НСР <sub>05</sub> мг	0,04		0,06	

Наблюдается постепенное снижение количества поступивших ассимилятов в расчете на один боб в связи с увеличением репродуктивных единиц и частичной их утраты (опадение). При этом часть питательных веществ теряется безвозвратно. В этот же период приостанавливается образование новых клубеньков. Различия по накоплению массы бобов и массы семян удобренных и неудобренных растений выражены слабо. В целом у сои доля генеративных органов, реализовавших свой потенциал, невысока и определяется в основном фенотипическими факторами [1; 7]. Однако существенные сортовые различия по этому признаку свидетельствуют о возможности использования генетических механизмов для рационализации процессов перераспределения пластических веществ в пользу репродуктивных органов, способных завершить развитие. Установлено, что при несколько меньшей продолжительности периода образования бобов и более рациональном использовании симбиотической системы каждый отдельный боб и каждое отдельное семя получают увеличенное количество пластических веществ.

В определённой мере это подтверждается данными, приведёнными в таблице 4.

Изучаемые сорта сои амурской селекции заметно различаются длиной вегетационного периода. По региональной производственной классификации формы, созревающие более чем за 105–115 дней, считаются позднеспелыми, за 102–112 дней – среднеспелыми, за 95–101 день – раннеспелыми. Выявлены в динамике определённые пределы изменчивости нарастания массы растения-хозяина, числа и массы клубеньков. Фенотипические проявления сортовых особенностей также в основном определяются продолжительностью вегетирования. Самый позднеспелый (среди изучавшихся форм) сорт МК 1 сформировал максимальные вегетативную массу и урожай семян. Однако зерновая продуктивность не всегда соответствует масштабам нарастания вегетативной массы.

Динамика нарастания вегетативной массы, корней и клубеньков у различных сортов сои амурской селекции

Сорт, период вегетации, дни	Фаза развития	Масса, в расчете на 10 растений				Кол-во клубеньков в расчете на 10 растений	Урожайность семян, т/га	Условия
		Надземной части, г	корней, г	клубеньков, г	одного клубенька, мг			
МК 1, 105–113	3–4-й тройчатый лист	23,9	4,6	0,363	1,16	312	Лугово-черноземовидные почвы, среднемошные, гумусовый горизонт 25 см. Содержание гумуса 4,9%. pH <sub>топ.</sub> 5,5; P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> – 3 мг, K <sub>2</sub> O – 3 мг/100 г почвы. Температура воздуха июнь – август от 13,4 до 21,9 °С. Сумма осадков 338 мм при среднемноголетней 387 мм	
	Цветение	124,6	14,5	2,184	3,28	665		
	Налив бобов	264,8	19,5	7,268	6,19	1175		
	Усредненный показатель	178	13	3,3	3,5	717		
Амурская 310, 108–112	3–4-й тройчатый лист	20,0	4,1	0,214	1,83	117		
	Цветение	82,4	13,2	1,439	4,36	330		
	Налив бобов	224,8	15,0	3,729	7,94	469		
	Усредненный показатель	109	11	1,8	4,7	305		
Янтарная, 107–109	3–4-й тройчатый лист	17,3	4,1	0,220	1,27	173		
	Цветение	80,8	11,4	1,653	3,40	486		
	Налив бобов	206,1	16,1	4,274	4,37	919		
	Усредненный показатель	101	11	2,0	3,0	546		
ВНИИС 1, 101–106	3–4-й тройчатый лист	21,5	4,0	0,144	1,45	99		
	Цветение	75,1	10,2	1,994	4,69	425		
	Налив бобов	171,0	12,8	3,629	6,41	541		
	Усредненный показатель	89	9	1,9	4,2	355		
Смена, 95–100	3–4-й тройчатый лист	25,0	5,7	0,482	2,92	165		
	Цветение	79,5	11,8	2,057	4,24	485		
	Налив бобов	141,5	13,4	3,067	5,32	577		
	Усредненный показатель	82	11,5	1,9	4,2	409		
Пределы колебания показателей по фазам		17,3–25,0	4,0–5,7	0,144–0,482	1,16–2,29	99–312		
		75,1–124,6	10,2–14,5	1,44–2,18	3,28–4,69	330–665		
		141,5–264,8	12,8–19,5	3,07–7,27	4,37–7,94	469–1175		
						НСР <sub>05</sub> 0,21		

Так, у сорта Смена с периодом вегетации 96 дней урожай семян сформировался такой же, как у сорта Янтарная с периодом вегетации 107 дней. В вариантах с МК 1 и ВНИИС 1 этот показатель оказался практически одинаковым при разнице в вегетировании в восемь дней.

В соответствии с масштабами накопления фитомассы сорт МК 1 превосходил другие варианты по итоговой массе и количеству клубеньков. Это свидетельствует о достаточно активном функционировании симбиотической системы при наличии значительных ресурсов ассимилятов. Следует отметить у всех испытывавшихся сортов высокую степень соответствия системы «сорт – штамм». В лугово-чернозёмовидной почве доминирует сообщество штаммов (*Bradyrhizobium japonicum*), относящееся к серологической группе 617. Кроме того, встречаются формы, относящиеся к серогруппам 646 и 203, а также некоторое количество штаммов, серологически не идентифицированных [11]. В зависимости от условий активность симбиотической азотфиксации может нарушаться под воздействием другой аборигенной популяции ризобий.

При формировании фитомассы растения сои определённые ресурсы затрачивают на построение и функционирование симбиотического аппарата. Усреднённые за вегетационный период показатели массы клубеньков в процентах от массы надземной части составляют от 1,8 до 2 (табл. 5). Кроме того, значительное количество энергетических веществ затрачивается на транспортировку веществ при обменных процессах между клубеньками и другими органами растений. Количество белка и масла, затрачиваемое на такие реакции, выраженное в углеродных эквивалентах, обозначается как «рабочая энергия» [16].

**Показатель массы клубеньков (среднее за вегетационный период) в процентах от массы надземной части растений сои**

Показатель	Сорт				
	МК 1	Амурская 310	Янтарная	ВНИИС 1	Смена
Масса клубеньков	1,8 ± 0,2	1,65 ± 0,15	2,0 ± 0,2	2,2 ± 0,21	2,3 ± 0,35

Таким образом, динамика нарастания надземной части, корней, массы и числа клубеньков у сои представляет собой высокодинамичный процесс, требующий дополнительного изучения. Доминирующая закономерность заключается в том, что масштабы накопления органического вещества в значительной мере соответствуют показателям развития микросимбионта. В пределах этой закономерности распределение пластических веществ между органами растений определяется сортовой спецификой, которая в свою очередь складывается из достаточно сложных реакций массообмена между репродуктивными и вегетативными органами по этапам и фазам развития культуры и может изменяться под воздействием генетических и фенотипических проявлений.

Таким образом, расширение посевов сои в России (по вероятностным вариантам от 6 до 14 млн га) будет способствовать созданию новых высокоадаптированных сортов на базе уже имеющегося сортового набора, обладающего большим разнообразием хозяйственно ценных свойств. При этом потребуются преодоление биолого-ценотического порога урожайности.

2. Для преодоления определённого порога урожайности целесообразно использовать биологические особенности сои как бобовой культуры, включая изменчивость некоторых реакций. Заметной изменчивостью, при напряжённом биосинтезе высокобелковых соединений, характеризуются фотопериодические реакции, наступление – прохождение этапов органогенеза (и их фенотипическая



зависимость) и процессы симбиотической азотфиксации.

3. С первых дней роста корни сои создают предпосылки для возникновения симбиоза, выделяя разнообразные корневые эксудаты (включающие изофлавоноиды), которые взаимодействуют с бактериями, обладающими Nod-фактором. С этого момента растения в течение всей вегетации затрачивают определённые ресурсы на формирование симбиотического аппарата. На 5–7-й день после прорастания корня могут визуально наблюдаться клубеньки.

4. У изучаемых дальневосточных сортов сои (МК 1, Амурская 310, Янтарная, ВНИИС 1, Смена) выявлены существенные различия по масштабам нарастания листовой поверхности и продуктивности фотосинтеза. Наиболее эффективными по последнему признаку являются сорта МК 1, ВНИИС 2 и дикорастущая форма сои (соответственно 5,20; 4,87; 7,10 г/см<sup>2</sup>).

5. Особенности развития у разных сортов сои связаны с недостаточно эффективными (непроизводительными) затратами (на различных этапах органогенеза) пластических веществ, направленных на формирование репродуктивных органов. Во многом это обусловлено явлениями абортивности цветков и бобов и неполной вызреваемостью семян.

6. Количество почек, образовавших бобы, у изучаемых сортов колеблется от 25 до 67 % от общего числа этих органов. У сортов Смена, ВНИИС 2 и Амурская 310 данный показатель составляет соответственно 39, 32 и 31 %. У дикорастущей формы сои продуктивных почек оказалось 67 %.

7. В зависимости от продолжительности периода бобообразования масштабы перераспределения ассимилятов могут колебаться (в расчете на единицу) у бобов от 0,64 до 3,5 мг и от 2,2 до 10,0 мг, у семян – соответственно 0,04–0,80 и 0,6–0,93 мг. Данные закономерности могут регулироваться генетическими и фенотипическими комбинациями.

8. Сопоставление динамики развития надземной части, корней и клубеньков у нескольких сортов сои свидетельствует о высоком уровне соответствия в системе «сорт – штамм». Затраты на формирование симбиотического аппарата составляют от 1,8 до 2,3 % от надземной массы растений в фазе налива бобов. Эффективность функционирования симбиотической системы также определяется «экономичностью» использования пластических веществ и свойствами микросимбионта.

#### Список литературы

1. *Беликов И.Ф.* Взаимоотношения между листовым аппаратом и органами плодоношения у сои: автореф. ... д-ра биол. наук. – Владивосток, 1963. – 36 с.

2. *Ващенко А.П., Мудрик Н.В., Фисенко П.П., Дега Л.А., Чайка Н.В., Капустин Ю.С.* Соя на Дальнем Востоке. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – 435 с.

3. *Вэнс К.* Симбиотическая фиксация у бобовых: сельскохозяйственные аспекты // *Rhizobiaceae, молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями.* – СПб., 2002. – С. 541–563.

4. *Джонсон Г.В., Бернгард Р.Л.* Генетика и селекция сои // *Соя / Под ред. В.Б. Енкена.* – М.: Колос, 1970. – С. 11–98.

5. *Жученко А.А.* Экологическая генетика культурных растений. – Самара, 2003. – 275 с.

6. *Куперман Ф.М., Ржанова Е.И.* Биология развития растений. – М.: Высш. шк., 1963. – 424 с.

7. *Лопаткина Э.Ф.* Распределение пластических веществ по органам растений сои в зависимости от разных уровней почвенного питания // *Науч.-тех. бюл. ВНИИ сои: Частные вопросы генетики, биологии и физиологии сои.* – 1977. – Вып. 7–8. – С. 10–19.

8. *Лопаткина Э.Ф.* Методика количественного учета репродуктивных органов сои // *Науч.-тех. бюл. ВНИИ сои: Частные вопросы генетики, биологии и физиологии сои.* – 1977. – Вып. 7–8. – С. 34–42.

9. *Лопаткина Э.Ф.* Использование морфофизиологического метода при оценке исходного материала сои: методические рекомендации. – Новосибирск, 1991. – 27 с.

10. Лукомец В.М., Зеленцов С.В., Кривошлыков К.М. Перспективы и резервы расширения производства масличных культур в Российской Федерации // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 4 (164). – С. 81–102.

11. Новикова А.Т., Тильба В.А., Бегун С.А. Определение серологической общности клубеньков на корнях сои в почвах Приамурья // Науч.-тех. бюл. ВНИИ сои: Соя и нитрагин. – 1976. – Вып. 1. – С. 35–38.

12. Петибская В.С. Соя: химический состав и использование. – Майкоп, 2012. – 432 с.

13. Тильба В.А., Бегун С.А., Дуденко Н.Г. Сравнительная динамика образования клубеньков у некоторых амурских сортов сои // Биология, селекция и генетика сои. – Новосибирск, 1986. – С. 83–92.

14. Титова Л.В., Леонова Н.О., Антипчук А.Ф. Азотфиксирующие микроорганизмы в микробно-растительных системах // Биорегуляция микробно-растительных систем / Под ред. А.И. Иутинской, С.П. Пономаренко. – Киев: Ничлава, 2010. – С. 99–194.

15. Федотов В.А., Гончаров С.В., Столяров О.В., Ващенко Т.Г., Шевченко Н.С. Соя в России / Под ред. В.А. Федотова, С.В. Гончарова – М.: Агролига России, 2013. – 430 с.

16. Хауэл Р.В. Физиология сои // Соя / Под ред. В.Б. Енкена. – М.: Колос, 1970. – С. 99–164.

## References

1. Belikov I.F. Vzaimootnosheniya mezhdu listovym apparatom i organami plodonosheniya u soi: avtoref. ... d-ra biol. nauk. – Vladivostok, 1963. – 36 s.

2. Vashchenko A.P., Mudrik N.V., Fisenko P.P., Dega L.A., Chayka N.V., Kapustin Yu.S. Soya na Dal'nem Vostoke. – Vladivostok: Dal'nauka, 2010. – 435 s.

3. Vens K. Simbioticheskaya fiksatsiya u bobovykh: sel'skokhozyaystvennye aspekty // Rhizobiaceae, molekulyarnaya biologiya bakteriy, vzaimodeystvuyushchikh s rasteniyami. – SPb., 2002. – S. 541–563.

4. Dzhonson G.V., Bernard R.L. Genetika i selektsiya soi // Soya / Pod red. V.B. Enkena. – M.: Kolos, 1970. – S. 11–98.

5. Zhuchenko A.A. Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rasteniy. – Samara, 2003. – 275 s.

6. Kuperman F.M., Rzhanova E.I. Biologiya razvitiya rasteniy. – M.: Vyssh. shk., 1963. – 424 s.

7. Lopatkina E.F. Raspredelenie plasticheskikh veshchestv po organam rasteniy soi v zavisimosti ot raznykh urovney pochvennogo pitaniya // Nauch.-tekh. byul. VNIИ soi: Chastnye voprosy genetiki, biologii i fiziologii soi. – 1977. – Vyp. 7–8. – S. 10–19.

8. Lopatkina E.F. Metodika kolichestvennogo ucheta reproduktivnykh organov soi // Nauch.-tekh. byul. VNIИ soi: Chastnye voprosy genetiki, biologii i fiziologii soi. – 1977. – Vyp. 7–8. – S. 34–42.

9. Lopatkina E.F. Ispol'zovanie morfofiziologicheskogo metoda pri otsenke iskhodnogo materiala soi: metodicheskie rekomendatsii. – Novosibirsk, 1991. – 27 s.

10. Lukomets V.M., Zelentsov S.V., Krivoshlykov K.M. Perspektivy i rezervy rasshireniya proizvodstva maslichnykh kul'tur v Rossiyskoy Federatsii // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIИМК. – 2015. – Vyp. 4 (164). – S. 81–102.

11. Novikova A.T., Til'ba V.A., Begun S.A. Opredelenie serologicheskoy obshchnosti klubn'kov na korn'yakh soi v pochvakh Priamur'ya // Nauch.-tekh. byul. VNIИ soi: Soya i nitrugin. – 1976. – Vyp. 1. – S. 35–38.

12. Petibskaya V.S. Soya: khimicheskii sostav i ispol'zovanie. – Maykop, 2012. – 432 s.

13. Til'ba V.A., Begun S.A., Dudenko N.G. Sravnitel'naya dinamika obrazovaniya klubn'kov u nekotorykh amurskikh sortov soi // Biologiya, selektsiya i genetika soi. – Novosibirsk, 1986. – S. 83–92.

14. Titova L.V., Leonova N.O., Antipchuk A.F. Azotfiksiruyushchie mikroorganizmy v mikrobno-rastitel'nykh sistemakh // Bioregulyatsiya mikrobno-rastitel'nykh sistem / Pod red. A.I. Iutinskoy, S.P. Ponomarenko. – Kiev: Nichlava, 2010. – S. 99–194.

15. Fedotov V.A., Goncharov S.V., Stolyarov O.V., Vashchenko T.G., Shevchenko N.S. Soya v Rossii / Pod red. V.A. Fedotova, S.V. Goncharova – M.: Aгролига Rossii, 2013. – 430 s.

16. KhaueI R.V. Fiziologiya soi // Soya / Pod red. V.B. Enkena. – M.: Kolos, 1970. – S. 99–164.