

УДК 631.461.52:633.853.52

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СИМБИОТИЧЕСКОГО АППАРАТА У СРЕДНЕСПЕЛЫХ СОРТОВ СОИ НА ВЫЩЕЛОЧЕННОМ ЧЕРНОЗЁМЕ КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ

В.А. Тильба,

доктор биологических наук, академик РАН

Н.М. Тишков,

доктор сельскохозяйственных наук

М.В. Шкарупа,

младший научный сотрудник

ФГБНУ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

E-mail: agrohim@vniimk.ru

Для цитирования: Тильба В.А., Тишков Н.М., Шкарупа М.В. Особенности формирования симбиотического аппарата у среднеспелых сортов сои на выщелоченном чернозёме Краснодарского края // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – Вып. 4 (172). – С. 72–78.

Ключевые слова: соя, клубеньки, ризобии сои, симбиотический аппарат, чернозем выщелоченный, урожайность.

При высева на выщелоченном чернозёме Кубани соя в большинстве случаев активно образует клубеньки. Наличие ризобий сои в изучаемых почвах связано с многолетней интродукцией этих микроорганизмов из других сосеющих регионов. В 2015–2016 гг. ставилась цель: на примере среднеспелого сорта Вилана определить интенсивность формирования симбиотического аппарата под влиянием стандарта (Нитрофикс-Ж) и штаммов, выделенных из местных почв, и двух штаммов дальневосточного происхождения. При отборе штаммов проводилось их морфолого-культуральное изучение. Предварительное испытание проведено в лабораторном (микровегетационном) опыте и в 2016 г. в мелкоделяночном полевом опыте, данные которого характеризуются как предварительные. При благоприятном для сои гидротермическом режиме в течение вегетационного периода 2016 г. урожайность на контроле превысила 2,8 т/га. Во второй половине вегетационного периода испытывавшиеся ризобии сои способствовали увеличению количества клубеньков на 10–31 %. Достоверное увеличение числа

клубеньков наблюдалось на делянках со стандартом – 31 % и в вариантах со штаммами 5-1 и 6-1 – на 29–30 %. Достоверное увеличение урожайности произошло под влиянием штаммов ризобий 5-1 и 6-1 соответственно на 0,38–0,39 т/га (при НСР₀₅ 0,37). Под влиянием стандарта увеличение урожая составило 0,36 т/га. Приведённые данные получены на фоне деятельности аборигенных ризобий сои.

UDC 631.461.52:633.853.52

Peculiarities of formation of symbiotic apparatus of middle maturing soybean cultivars on leached chernozem of the Krasnodar region.

Tilba V.A., doctor of biology, academician RAS

Tishkov N.M., doctor of agriculture

Shkarupa M.V., junior researcher

All-Russia Research Institute of Oil Crops by

Pustovoi V.S. (VNIIMK)

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

E-mail: agrohim@vniimk.ru

Key words: soybean, tubercles, soybean rhizobia, symbiotic apparatus, leached chernozem, yield.

When planting on leached chernozem of the Krasnodar region, in most cases soybean forms actively tubercles. Presence of soybean rhizobia in studied soils is connected with long-year introduction of these microorganisms from the other soybean-planting regions. The aim of the research was to determine intensiveness of a symbiotic apparatus formation effected by standard (Nitrofix-Zh) and strains of rhizobia allocated from the local soils and two ones of the far-east origins. The object of the research was a soybean cultivar of middle maturity Vilana, the study was conducted in 2015–2016. At strains selection there were studied their morphological and cultural traits. The previous testing was done in laboratory conditions and in 2016 – in small-plots field experiment, which data are considered as preliminary. The yield in control exceeded 2.8 t per ha in 2016, under favorable for soybean hydrothermal regimen during the vegetative period. In the second half of the vegetative period, the tested soybean rhizobia caused increase of the tubercle quantity by 10–31%. Proved increase of tubercles quantity was observed on plots with a standard – 31% and in variants with strains 5-1 and 6-1 – by 29–30%. Authentic rise of yield was effected by strain of rhizobia 5-1 and 6-1 – 0.38–0.39 t per ha, respectively (at LSD₀₅ – 0.37). Soybean yield increased by 0.36 t per ha under standard effect. The current data are obtained at activity of native soybean rhizobia.

Введение. Интенсивное развитие соеводства на Кубани способствовало широкому распространению в почвах (выщелоченный чернозём) специфичных для сои клубеньковых бактерий. Первоначальная интродукция ризобий сои была обусловлена обработкой семян штаммами клубеньковых бактерий инорайонного происхождения (Дальний Восток, Франция, Испания, Бразилия и т.д.). За период с 1975 по 1983 г. на Кубани ежегодно в полевых опытах в посевах сои испытывалось от 5 до 10 штаммов ризобий. При этом часть искусственно нанесённых на семена бактериальных форм включалась в почвенно-микробный ценоз. Кроме того, по данным А.П. Клыкова [5], М. Садовски, П. Грэма [6], при постоянном высеве бобовых культур на одном и том же месте некоторые сапрофитные почвенные микроорганизмы эволюционируют и приобретают свойства клубеньковых бактерий.

Можно полагать, что за последние десятилетия в выщелоченном чернозёме Кубани в почвенно-микробном ценозе сформировалось устойчивое аборигенное сообщество клубеньковых бактерий сои, состоящее, по-видимому, из нескольких кластеров. Одним из хозяйственно важных свойств местных ризобий сои является стабильное образование на корнях растения-хозяина значительного количества клубеньков. Однако их продукционная эффективность относительно невысока. Вместе с тем нередко эффект от бактериализации оказывался существенным. Об этом свидетельствуют исследования Енкиной [2], Шириняна и Чайки [10], в опытах которых соевый нитрагин заметно повышал зерновую продуктивность культуры.

Сорта сои, освоенные на Кубани в настоящее время (Вилана, Славия, Олимпия, Лира), обладают высокой реальной потенциальной продуктивностью. Значительную часть потребности в азоте данные сорта удовлетворяют как за счёт симбиотических взаимоотношений с аборигенными ризобиями, так и благодаря бактериализации семян активными штамма-

ми клубеньковых бактерий, применяемых в виде бактериальных удобрений.

Эффективность бактериализации нередко остаётся невысокой из-за слабой изученности процессов растительно-микробных взаимоотношений. В частности, сохраняется проблема подбора детерминантных партнёров симбиоза и необходимости изучения сортовой реакции культуры при взаимодействии с ризобиями. Кроме того, в связи с появлением новых сортов сои ставилась задача получить данные по определению уровня симбиотических взаимоотношений в ее посевах (по признакам: количество и масса клубеньков) при использовании искусственной бактериализации на фоне аборигенных клубеньковых бактерий сои.

Материалы и методы. С 2015 г. в течение вегетационных периодов проводили полевые обследования посевов сои с целью отбора хорошо развитых растений с тёмно-зелёной окраской листьев и большим количеством клубеньков на корнях. Из клубеньков выделяли чистые культуры ризобий на среде следующего состава, в граммах на 1 л воды: K_2HPO_4 – 0,5; KH_2PO_4 – 0,5; $MgSO_4$ – 0,1; $CaSO_4$ – 0,1; $NaCl$ – 0,2; $(NH_4)Mo_7O_{24}$ – 0,002; соевая мука – 10 или дрожжевая вода – 10 мл; агар-агар – 20.

У вновь выделенных культур изучали морфолого-культуральные свойства и определяли вирулентность. При росте на плотной среде (и на косом срезе) изучаемые штаммы образуют слизистые растекающиеся колонии, прозрачные и с различной степенью мутности или с молочно-белой окраской.

После выявления вирулентности часть штаммов была выбракована.

Для определения влияния изучаемых ризобий на первоначальный рост сои закладывали лабораторный (микровегетационный) опыт в стеклянных сосудах. Испытывали три штамма – № 5, № 6 и № 7. Первые два штамма исходного дальневосточного происхождения, последний – выделен из местных почв.

В сосуды набивали по 600 г песка и вносили среду Гельригеля без азотных соединений. Влажность субстрата 80 % от

полной влагоёмкости. Растения выращивали до фазы образования первого тройчатого листа. В каждый сосуд высаживали по три семени, повторность 3-кратная. Семена инокулировали клубеньковыми бактериями из расчёта 1,5–2 млн клеток на каждое семя. Варианты опыта приведены в экспериментальной части при обсуждении результатов исследований.

В 2016 г. на выщелоченном чернозёме проведено предварительное испытание новых штаммов клубеньковых бактерий в мелкоделяночном полевом опыте. Штаммы №№ 5, 5-1, 6, 6-1 амурского происхождения, штаммы №№ 7 и 8 выделены из местных почв.

Опыт закладывали вручную. Площадь делянок 4,05 м², повторность 3-кратная; расположение делянок систематическое; агротехника возделывания общепринятая, рекомендованная для центральной почвенно-климатической зоны края – безгербицидная. Посев проведён 25 апреля, учёт прироста надземной массы, корней и клубеньков – 8 июня. С каждой делянки отбирали по 10 растений с корнями на глубину 10–12 см в трёх точках по диагонали. Учёт клубеньков выполнен по общепринятой методике. Инокуляция семян осуществлялась в день посева из расчёта до 2 млн клеток ризобий на одно семя.

Во всех опытах высевался сорт Вилана, наиболее полно характеризующий группу среднеспелых сортов этой культуры в Краснодарском крае.

Температура воздуха за период май – сентябрь была близка к среднемноголетнему показателю. Количество осадков в начале вегетации заметно превышало среднемноголетнюю норму (в июне в 2,3 раза), что способствовало интенсивному росту сои (табл. 1).

Таблица 1

Метеорологические условия за вегетационный период

Год	Месяц				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
Количество осадков, мм					
2016	62,2	176,1	43,4	28,1	78,3
Среднемноголетнее	54,0	75,5	59,3	26,4	42,2
Среднесуточная температура воздуха (t °C)					
2016	17,7	23,4	25,8	27,2	18,8
Среднемноголетнее	18,0	21,9	25,3	25,6	19,7

В конце вегетации сои температурные показатели несущественно отличались от среднемноголетних.

Результаты и обсуждение. В лабораторном и полевом опытах испытывали несколько штаммов клубеньковых бактерий. В полевом опыте дополнительно были введены варианты штаммов разного срока хранения.

В таблице 2 приведены данные лабораторного опыта, характеризующие эффективность испытываемых штаммов на начальном этапе роста сои. Все испытываемые бактериальные культуры оказывали заметное стимулирующее влияние на прирост надземной массы растений в фазе первого тройчатого листа.

Таблица 2

Влияние чистых культур ризобий сои на развитие растений сои в фазе первого тройчатого листа в песчаной культуре (среда Гельригеля без азота), сорт Вилана (масса в среднем на 1 растение)

Номер штамма	Общая масса		Надземная масса		Масса корней		Количество клубеньков
	г	% к контролю	г	% к контролю	г	% к контролю	
Контроль	0,192	100	0,169	100	0,023	100	0
Штамм 5	0,267	139	0,243	144	0,024	104	2
Штамм 6	0,264	137	0,251	148	0,024	104	4
Штамм 7	0,250	130	0,233	138	0,021	87	2
НСР ₀₅	0,047		0,054				

Влияние бактериализации может объясняться на начальном этапе стимулирующим действием бактерий, а позднее и некоторым улучшением азотного режима питания за счёт клубеньков. Следует отметить, что на развитие корневой системы бактериализация не оказала заметного влияния. В изучаемый период и стимулирующий эффект, и улучшение азотного питания в первую очередь направлено на формирование надземной массы, где осуществляется фотосинтез. Поэтому поступление пластических веществ первоначально осуществлялось в надземную часть проростков, частично за счёт корневой системы. Наиболее заметно это в варианте со штаммом № 7.

Основываясь на данных, полученных в лабораторных опытах в 2016 г., проводи-

лось полевое испытание семи бактериальных культур на сорте Вилана. Приведённые данные рассматриваются нами как предварительные.

Клубеньковые бактерии сои, обитающие в изучаемых почвах, достаточно быстро реагируют на корневые выделения, продуцируемые прорастающими семенами. В свою очередь бактерии, получившие сигнал от растения, воздействуют на корневые волоски Nod-фактором. Формирование клубеньков на первых этапах роста детерминируется комплементарностью биохимических соединений, выделяемых партнёрами симбиоза. Следовательно, микробное сообщество с участием аборигенных ризобий начинает взаимодействовать с растениями через определённый отрезок времени – после прорастания семян и появления первичного корня.

В случае высева уже бактеризованных семян контакт между бактериями и корнями устанавливается несколько быстрее, чем с почвенной микрофлорой. Но и в этом случае требуется время для прорастания семян и проникновения корней в корнеобитаемую зону. Зависит это в основном от степени увлажнения почвы. Ризобии сои, закрепившиеся на поверхности семян при бактеризации, попадая в почву, образуют микроколонию, которые могут в определённой степени воздействовать на интенсивность прорастания семян с помощью метаболитов.

В изучаемых условиях, как видно из таблицы 3, густота стояния растений на делянках несколько различалась. Но достоверные изменения данного показателя выявлены только в варианте со штаммом 6-1. При этом следует учитывать, что рассматриваемый признак, определяемый в середине вегетационного периода, может также обуславливаться интегрированным воздействием комплекса почвенных факторов. В указанные сроки избыточное увлажнение в почве сменяется потерей влаги на фоне повышенных температур воздуха.

В этот же период прирост надземной массы растений (сухой вес) по вариантам различается мало. Слабая тенденция некоторого снижения сухого веса надзем-

ной части у бактеризованных растений частично объясняется затратами на формирование симбиотического аппарата.

Таблица 3

Влияние клубеньковых бактерий на развитие растений сои сорта Вилана в фазе начала налива

2016 г.

Вариант	Густота стояния растений на делянке		Надземная сухая масса		Корни, сухая масса	
	растений	% к контролю	г/10 растений	% к контролю	г/10 растений	% к контролю
Контроль	162	100	18,2	100	3,1	100
Стандарт (Нитрофикс-Ж)	187	115	16,9	93	2,9	94
Штамм 5	209	129	13,7	75	2,2	71
Штамм 5-1	190	117	19,5	107	2,8	90
Штамм 6	147	91	18,9	104	2,9	94
Штамм 6-1	215	133	18,7	103	3,0	98
Штамм 7	172	106	20,2	111	3,5	113
Штамм 8	182	112	18,1	99	2,9	94
НСР ₀₅	52,1		7,92		1,08	

Штаммы 5-1, 6-1 и 7 способствовали некоторому увеличению массы бобов (на 9,1–10,3 %). Масса семян максимальной также оказалась в вариантах со штаммами 5-1 и 7 (табл. 4). Количество семян (в расчёте на 10 растений) в большинстве случаев различалось незначительно.

Таблица 4

Влияние клубеньковых бактерий на показатели продуктивности сои сорта Вилана (в расчёте на 10 растений)

2016 г.

Вариант	Масса бобов		Масса семян		Количество семян	
	сухая масса, г	% к контролю	сухая масса, г	% к контролю	штук	% к контролю
Контроль	113,0	100	63,2	100	562	100
Стандарт (Нитрофикс-Ж)	90,0	79,6	60,2	95	446	79,3
Штамм 5	90,7	80,2	57,6	91	392	70
Штамм 5-1	124,7	110,3	80,5	127	581	103
Штамм 6	103,0	91,2	68,4	108	504	90
Штамм 6-1	123,3	109,1	52,5	83	375	67
Штамм 7	123,7	109,4	78,9	125	569	101
Штамм 8	90,3	79,9	64,0	101	461	82
НСР ₀₅	67,9		20,7		180,3	

На фоне динамичного развития процессов нарастания фитомассы сои влияние испытываемых штаммов клубеньковых бактерий выражено слабо. Но по перио-

дам вегетации изучаемые показатели характеризуются значительной изменчивостью.

Формирование симбиотического аппарата растений сои на всех делянках шло достаточно интенсивно (табл. 5).

Таблица 5

Развитие симбиотического аппарата у растений сои под влиянием различных штаммов клубеньковых бактерий

2016 г.

	Количество клубеньков, в расчёте на 10 растений		Сухая масса клубеньков, в расчёте на 10 растений		Сухая масса одного клубенька	
	шт.	% к контролю	г	% к контролю	мг	% к контролю
Контроль	102	100	0,27	100	26	100
Стандарт (Нитрофикс-Ж)	135	131	0,30	111	2,2	85
Штамм 5	114	111	0,27	100	2,4	92
Штамм 5-1	133	129	0,27	100	2,0	77
Штамм 6	119	116	0,23	85	1,9	73
Штамм 6-1	133	131	0,30	111	2,2	85
Штамм 7	87	84	0,20	74	2,3	88
Штамм 8	113	110	0,30	111	2,7	104
НСР ₀₅	30,7		0,09			

Достоверное увеличение массы клубеньков отмечено у растений бактеризованных стандартным препаратом и штаммами 5-1 и 6-1. Масса клубеньков (в расчёте на 10 растений) максимальной оказалась в последнем случае. В остальных вариантах данный показатель достоверно не превышал контроль так же, как и показатель массы одного клубенька. В рассматриваемый период при общем увеличении количества клубеньков наблюдается снижение их массы, что объясняется ограничением доли использования растениями пластических веществ на процессы симбиоза (эффект «разбавления»).

В конце вегетационного периода итоговая урожайность надземной массы и семян в большинстве вариантов с бактеризованными растениями в различной степени превышали контрольные показатели (табл. 6). Однако достоверное увеличение урожайности семян выявлено только у растений, бактеризованных штаммами 5-1 и 6-1 (на 0,38–0,39 т/га). В варианте со стандартом (Нитрофикс-Ж) урожайность семян повысилась на 0,36 т/га. Максимальная общая урожай-

ность надземной массы (солома + семена) отмечена в этих же трёх вариантах.

Таблица 6

Влияние различных штаммов клубеньковых бактерий на урожайность сои сорта Вилана

2016 г.

Вариант	Урожайность (воздушно-сухой) надземной массы		Урожайность семян (стандартная влажность)	
	т/га	% к контролю	т/га	% к контролю
Контроль	3,85	100	2,80	100
Стандарт (Нитрофикс-Ж)	4,40	114	3,16	113
Штамм 5	4,17	108	3,12	111
Штамм 5-1	4,51	117	3,18	114
Штамм 6	3,65	95	2,71	97
Штамм 6-1	4,30	117	3,19	114
Штамм 7	3,77	97	2,93	105
Штамм 8	4,17	108	3,15	113
НСР ₀₅	0,32		0,37	

Особенности развития сои на выщелоченном чернозёме Кубани в 2016 г. обусловлены избыточным переувлажнением почвы в мае – июне и повышенными температурами воздуха в июле – августе. Это создало условия для интенсивного развития растений в первой половине вегетационного периода. Высокие температуры воздуха и явления частичной почвенно-воздушной засухи в последующие периоды несущественно ограничили зерновую продуктивность сои, благодаря ранее накопленным запасам влаги в почве.

В указанной ситуации интенсивность роста растений сои среднепозднего сорта Вилана, помимо генетических свойств, зависела в первую очередь от наличия гидротермических ресурсов.

Проростки сои в контроле начали формировать клубеньки под влиянием аборигенных клубеньковых бактерий лишь через 15–20 дней после высева. В вариантах с искусственной бактеризацией растительно-микробное взаимодействие сложилось уже через 8–12 суток.

В рамках этого взаимодействия изучаемые штаммы ризобий не могли оказать существенного влияния на темпы развития проростков (и густоту стояния), поскольку симбиотический аппарат полностью не сформировался. И лишь во второй половине вегетационного периода у бактеризованных растений выявлено

значительное количество клубеньков. В такой ситуации ризобии сои, как составная часть растительно-микробного комплекса, уже могли осуществлять реакции связывания атмосферного азота.

По данным А.Е. Харди и Бисселинга [8], различия в действии испытываемых штаммов ризобий на растения определяются Nod-фактором и его достаточно изменчивыми биохимическими свойствами. Активной основой действующего Nod-фактора является хитиновый скелет, индуцирующий деление клеток корня, которое, в конечном счёте, приводит к образованию клубеньков. От длины хитинового углеродного скелета и присоединения к нему других функциональных групп зависит реакция цитоплазмы корневых волосков на внешнее воздействие. При совпадении биохимических сигнальных структур Nod-фактора и корневой системы возникает реакция цитоплазмы – происходит деформация корневого волоска и начинается формирование инфекционных нитей.

На следующих этапах развития происходит образование бактериоидной ткани (в наружном кортексе). В зависимости от биологических свойств штаммов ризобий и способности сорта синтезировать и мобилизовать пластические вещества определяется эффективность азотфиксации. Следствием этого является увеличение урожайности культуры.

В изучаемых условиях биохимическая комплементарность процессов «узнавания» ауригенных и искусственно внесённых ризобий с растением-хозяином оказалась высокой. Об этом свидетельствует большое количество клубеньков во всех вариантах опыта.

В опытах Имшенецкого [и др.] [4], также выполнявших исследования на выщелоченном чернозёме Кубани, установлено, что удельная азотфиксирующая активность у клубеньков, не отделённых от корней, может составлять 21,0–50,4 мкМ этилена/г веса сухих клубеньков в час. Одновременно указывается, что крупные клубеньки обладают повышенной азотфиксирующей активностью. Получены также данные, что между массой клубеньков в фазе налива семян и итоговой

урожайностью их корреляция составляет $0,92 \pm 0,03$, если в период до созревания не происходят форсмажорные обстоятельства [7].

В нашем опыте у бактеризованных растений клубеньки в трёх вариантах по массе превосходили контроль на 11 %. Но в конечном итоге зерновая продуктивность сои в обсуждаемом опыте определялась наличием большого количества влаги в почве в первый период вегетации. Следствием этого являлся высокий уровень ассимиляционных процессов, что способствовало активному образованию клубеньков. По данным Волковой [и др.] [1], по степени влияния на урожай сои в выщелоченном чернозёме на первом месте стоят почвенно-климатические условия (влажность почвы), далее сорта и физиолого-биохимическая активность штаммов.

Наиболее активное взаимодействие с ризобиями в изучаемых условиях складывается у растений бактеризованных штаммами 5-1 и 6-1 и препаратом Нитрофикс-Ж. В этих же вариантах сформировалась максимальная надземная масса растений (7,49–7,69 т/га).

Данные по приросту корней в середине вегетации не согласуются с общей фитопродуктивностью, поскольку в указанный период шло интенсивное перераспределение пластических веществ между надземной частью, корнями и клубеньками. В такой ситуации основная часть пластических веществ поступила в репродуктивные органы растений сои.

Выводы. 1. При благоприятных условиях увлажнения почвы образование клубеньков у сои на выщелоченном чернозёме начинается в период развёртывания первого тройчатого листа. Под влиянием ауригенных форм ризобий сои количество клубеньков на корнях превышает 100 шт. в расчёте на 10 растений.

2. В первой половине вегетационного периода испытываемые штаммы клубеньковых бактерий (на фоне деятельности ауригенной популяции ризобий) не оказали существенного влияния на показатели прироста зелёной массы, корней и густоты стояния растений. В указанный период происходит активное образование клубеньков, которое продолжается до фазы завершения формирования бобов.

3. Во второй половине вегетационного периода испытывавшиеся штаммы клубеньковых бактерий способствовали увеличению количества клубеньков на 10–31 % по сравнению с контролем. Существенное увеличение числа клубеньков наблюдается на делянках со стандартом (Нитрофикс-Ж) – на 31 % и в вариантах со штаммами 5-1 и 6-1 – 29–31 %.

4. Достоверное увеличение урожайности семян сои произошло под влиянием штаммов клубеньковых бактерий 5-1 и 6-1 – на 0,38–0,39 т/га (при НСР₀₅ 0,37). Стандартный препарат Нитрофикс-Ж также способствовал повышению зерновой продуктивности растений на 0,36 т/га. По общей эффективности (данные интегрированной фитопродуктивности) изучаемые бактериальные препараты существенно не превышали стандарт. Значительное влияние на симбиотические процессы в посевах сои оказывают аборигенные ризобии сои, которые частично маскируют эффект от искусственной бактериализации.

Список литературы

1. Волкова Т.Н., Енкина О.В., Мясущик Ю.П., Баранов В.Ф., Чернова Н.И., Горелова О.П. Соотношение роли растительного и микробного компонентов в эффективности бобово-ризобияльного симбиоза // Микробиология. – 1985. – Вып. 5. – С. 857–859.

2. Енкина О.В., Коробский Н.Ф. Микробиологические аспекты сохранения плодородия чернозёмов Кубани. – Краснодар, 1999. – 150 с.

3. Енкина О.В. Симбиотическая азотфиксация // В кн.: Соя – биология и технология возделывания / Под ред. В.Ф. Баранова и В.М. Лукомца. – Краснодар, 2005. – С. 56–64.

4. Имшенецкий А.А., Волкова Т.Н., Енкина О.В., Ипполитова А.Г. Применение ацетиленового метода для определения симбиотической азотфиксирующей активности *Bradyrhizobium japonicum* в полевых условиях // Микробиология. – 1988. – Вып. 2. – С. 388–346.

5. Клыков А.П. Появление клубеньковых бактерий в связи акклиматизацией сои в нечернозёмной полосе // Агробиология. – 1956. – № 6. – С. 70–73.

6. Садовски М., Грэм П. Почвенная биология *Rhizobium* // В сб.: Rhizobiaceae – молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями / Под ред. Г. Спайк, А. Кондорози, П. Хукас; рус. ред. И.А. Тихоновича и Н.А. Проворова. – Санкт-Петербург, 2002. – С. 179–197.

7. Тильба В.А. Аборигенная популяция ризобий сои основной соеосеющей зоны России (свойства и участие в продукционных процессах): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Владимир Арнольдович Тильба. – Владивосток, 1998. – 47 с.

8. Харди А.Е., Бисселинг Т. Реакция растений на Nod-факторы // В сб.: Rhizobiaceae – молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями / Под ред. Г. Спайк, А. Кондорози, П. Хукас; рус. ред. И.А. Тихоновича и Н.А. Проворова. – Санкт-Петербург, 2002. – С. 435–450.

9. Hardy R.W.F., Holsten R.D., Jackson E.K., Burns R.C. The acetylene-ethylene assay for N₂ Fixation: laboratory and field evaluation // Plant Physiol. – 1968. – V. 43 (8). – P. 1185.

10. Ширинян О.М., Чайка Н.Ф. Влияние инокуляции семян на продукционный процесс агроценоза // В кн.: Соя – биология и технология возделывания / Под ред. В.Ф. Баранова и В.М. Лукомца. – Краснодар, 2005. – С. 192–204.

References

1. Volkova T.N., Enkina O.V., Myakushko Yu.P., Baranov V.F., Chernova N.I., Gorelova O.P. Sootnoshenie roli rastitel'nogo i mikrobnogo komponentov v effektivnosti bobovo-rizobial'nogo simbioza // Mikrobiologiya. – 1985. – Vyp. 5. – S. 857–859.

2. Enkina O.V., Korobskiy N.F. Mikrobiologicheskie aspekty sokhraneniya plodorodiya chernozemov Kubani. – Krasnodar, 1999. – 150 s.

3. Enkina O.V. Simbioticheskaya azotfiksatsiya // V kn.: Soya – biologiya i tekhnologiya vzdelyvaniya / Pod red. V.F. Baranova i V.M. Lukomtsa. – Krasnodar, 2005. – S. 56–64.

4. Imshenetskiy A.A., Volkova T.N., Enkina O.V., Ippolitova A.G. Primenenie atsetilenovogo metoda dlya opredeleniya simbioticheskoy azotfiksiruyushchey aktivnosti *Bradyrhizobium japonicum* v polevykh usloviyakh // Mikrobiologiya. – 1988. – Vyp. 2. – S. 388–346.

5. Klykov A.P. Poyavlenie klubenkovykh bakteriy v svyazi akklimatizatsiyey soi v nechernozemnoy polose // Agrobiologiya. – 1956. – № 6. – S. 70–73.

6. Sadovskiy M., Grem P. Pochvennaya biologiya *Rhizobium* // V sb.: Rhizobiaceae – molekulyarnaya biologiya bakteriy, vzaimodeystvuyushchikh s rasteniyami / Pod red. G. Spayk, A. Kondoroshi, P. Khukas; rus. red. I.A. Tikhonovicha i N.A. Provorova. – Sankt-Peterburg, 2002. – S. 179–197.

7. Til'ba V.A. Aorigennaya populyatsiya rizobiy soi osnovnoy soeseuyushchey zony Rossii (svoystva i uchastie v produktsionnykh protsessakh): avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk / Vladimir Arnol'dovich Til'ba. – Vladivostok, 1998. – 47 s.

8. Khardi A.E., Bisseling T. Reaktsiya rasteniy na Nod-factory // V sb.: Rhizobiaceae – molekulyarnaya biologiya bakteriy, vzaimodeystvuyushchikh s rasteniyami / Pod red. G. Spayk, A. Kondoroshi, P. Khukas; rus. red. I.A. Tikhonovicha i N.A. Provorova. – Sankt-Peterburg, 2002. – S. 435–450.

9. Hardy R.W.F., Holsten R.D., Jackson E.K., Burns R.C. The acetylene-ethylene assay for N₂ Fixation: laboratory and field evaluation // Plant Physiol. – 1968. – V. 43 (8). – P. 1185.

10. Shirinyan O.M., Chayka N.F. Vliyanie inokulyatsii semyan na produktsionnyy protsess agrotsenoza // V kn.: Soya – biologiya i tekhnologiya vzdelyvaniya / Pod red. V.F. Baranova i V.M. Lukomtsa. – Krasnodar, 2005. – S. 192–204.