

Биопрепараты и регуляторы роста как фактор повышения эффективности бобово-ризобиального симбиоза

О.Г. ВОЛОБУЕВА, д-р с/х наук, доцент, проф. кафедры микробиологии и иммунологии (e-mail: ovalobueva@rgau-msha.ru)
Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева

Введение

Симбиотическая азотфиксация, бесспорно, остаётся одной из наиболее актуальных и фундаментальных проблем современной науки. Перспективы её решения имеют большое практическое значение, поскольку тесным образом связаны с такими важными задачами, стоящими перед человечеством, как полноценное питание людей, энергетический и экологический кризисы.

Существенная роль в обеспечении рациона населения растительным белком принадлежит бобовым культурам. В семенах многих культур содержание белка составляет 25–30 %, а у сои и люпина – до 35–45 % [1]. Среди бобовых особое место занимает соя. Эту культуру необходимо включить в севооборот сахарной свёклы, поскольку она является высококорентабельной. В результате соево-ризобиального симбиоза между растениями и бактериями происходит постоянный обмен метаболитами: растения обмениваются продуктами фотосинтеза и фитогормонами, бактерии – фиксированным азотом и биологически активными веществами. Уникальные функции клубеньковых бактерий по фиксации атмосферного азота приобретают особое значение в связи с усилением антропогенного воздействия на агросистемы и возможностью использования биологических механизмов питания растений [2–4]. Формирование бобово-ризобиального симбиоза

за обусловлено специфическими механизмами сигнальных взаимодействий и взаимной метаболической интеграцией геномов растения и клубеньковых бактерий. Выяснение, в виде каких молекул проявляются сигналы, чьи они и какие из них в большей или меньшей степени контролируют эффективный симбиоз, возможно, поможет полнее охарактеризовать гормональный статус растений и спектр биологически активных веществ, синтезируемых ризобиями в период инфицирования и установления симбиоза. Однако самообеспечение по отношению к факторам роста у ризобий не вполне совершенно и, по-видимому, в значительной степени зависит от растительного партнёра. Не совсем ясны механизмы изменения гормонального статуса растений при развитии клубеньков. Возможно, эффективному образованию и активному функционированию азотфиксирующих симбиотических систем будет способствовать применение соответствующих биопрепаратов и регуляторов роста. Перспективность применения биостимуляторов подтверждена работами многих авторов [5–7]. В литературе отражено в основном влияние экзогенных фитогормонов. Однако во взаимодействии ризобий и растений фитогормоны регулируют активность геномов. Исходя из этого цель данной работы состояла в изучении изменения эндогенного уровня гормонов в связи с процессами азотфиксации

при использовании биопрепарата и регуляторов роста.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования были растения фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) сортов Гелиада и Шоколадница (2006–2008 гг.), растения сои (*Glycine max* L.) сортов Магева и Свапа (2007–2012 гг.). В работе использовали биопрепарат «Ризоторфин» на основе штаммов клубеньковых бактерий для фасоли *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaesoli*, штамм 700, для сои *Bradyrhizobium japonicum*, штамм 634. Применяли регуляторы роста «Альбит», «Корневин», «Эпин-Экстра».

Экспериментальные исследования проводились в условиях вегетационного домика кафедры агрохимии ФГБОУ ВО РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева и Института физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН в 2006–2012 гг. Полевые опыты в 2006–2008 гг. закладывались в ВГБНУ ВНИИЗБК, расположенном в Орловской области, которая находится в центральной части Среднерусской возвышенности. Климат области умеренно-континентальный, формируется под влиянием западных и северных океанических и восточных масс воздуха. Метеорологические условия периодов вегетации в годы исследований существенно различались: от засушливых (в 2007 г. ГТК = 0,74) до избыточно увлажнённых (в 2006 г. ГТК = 2,50) и благоприятных

(2008 г.) Почва опытных участков тёмно-серая лесная, суглинистая.

Содержание фитогормонов (ИУК, зеатина, АБК) определяли методом ВЭЖХ [8]. Биологическую активность ГК определяли по росту гипокотилей салата сорта Берлинский. Содержание ГК – по калибровочной кривой, для построения которой использовали гибберелловую кислоту (Россия). Нитрогеназную активность определяли методом редукции ацетилена в модификации В.П. Орлова. При отборе проб для учёта числа клубеньков на корнях растений использовали метод монолитов. Для электронно-микроскопических исследований фиксацию клубеньков в глютаральдегиде проводили по методу Сабатини. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB-3 (LKB, Швеция), помещали их на сетки с формваровой подложкой, контрастировали 1%-ным водным раствором уранилацетата и 0,2%-ным цитратом свинца. Препараты просматривали в электронном микроскопе TEMSCAN 100CX2 (JEOL, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ и инструментальном увеличении 300000×. Фотографирование выполняли с применением фотопластинок для ядерных исследований. Морфометрические показания и статистическую обработку электронно-микроскопических исследований проводили на приборе MOP-VIDEOPLAN фирмы Reichert (Австрия). Статистическая обработка осуществлялась методами корреляционного и дисперсионного анализов по Б.А. Доспехову с использованием программы Statistica for Microsoft Windows.

Результаты исследований

Изучение влияния обработки семян растений фасоли сортов Гелиада и Шоколадница биопрепаратом «Ризоторфин» и регуляторами роста «Альбит», «Корневин» и «Эпин-Экстра» на эндогенный

уровень этих растений проводили в фазу бутонизации-цветения в условиях полевого опыта. Данные рис. 1 свидетельствуют о том, что на фоне «Ризоторфина» «Альбит» не оказал влияния на содержание ауксинов в листьях и стеблях

растений фасоли сорта Гелиада и снизил его количество в корнях с клубеньками почти в 2 раза. «Корневин» повышал содержание ауксинов в листьях (в 2,2 раза) и стеблях растений фасоли этого сорта и снижал в корнях с клубеньками

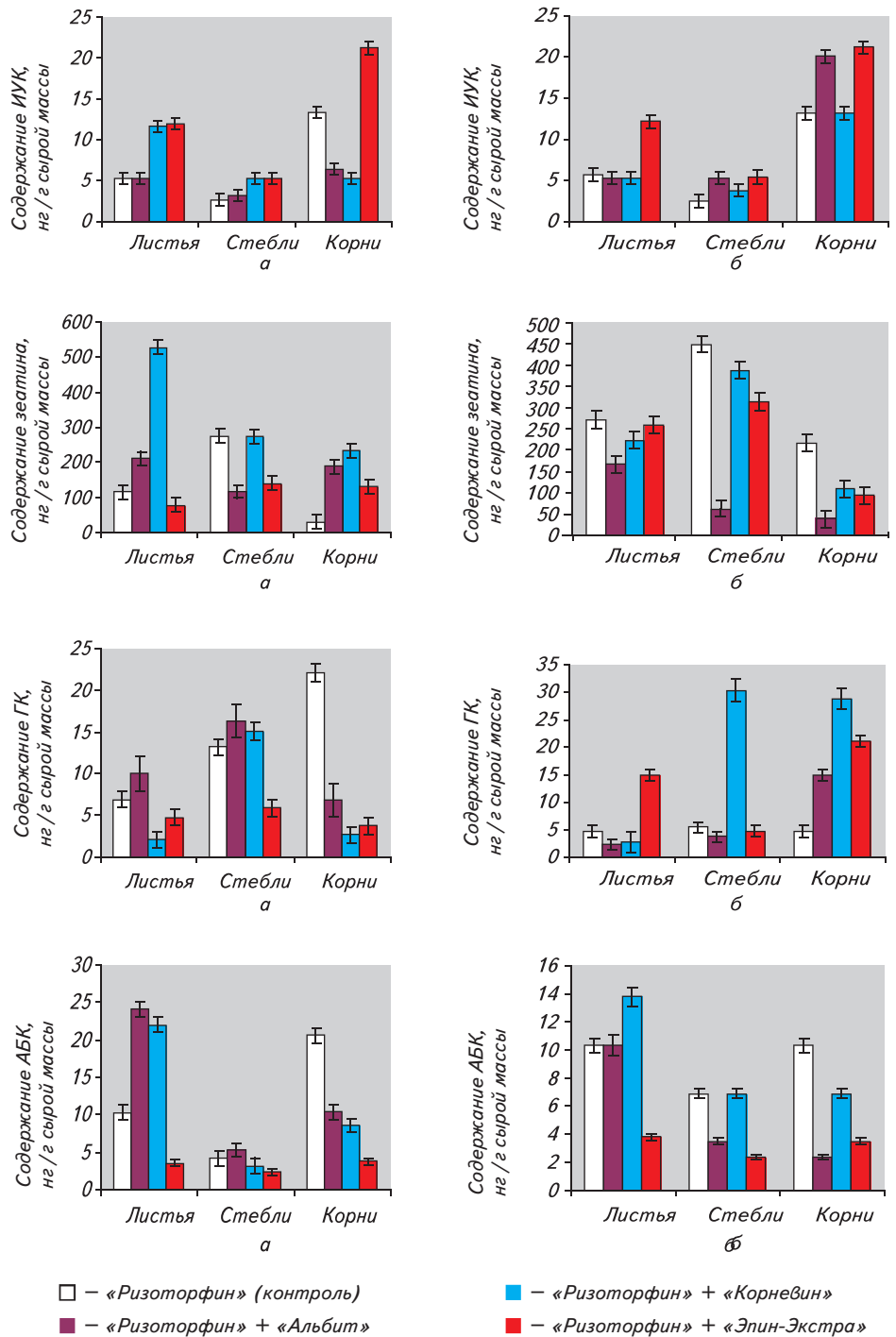


Рис. 1. Влияние регуляторов роста и биопрепаратов на содержание фитогормонов в органах растений фасоли: а – сорта Гелиада, б – сорта Шоколадница

(в 2,5 раза). Регулятор роста «Эпин-Экстра» повысил содержание ИУК в листьях и стеблях в 2,3 раза и в корнях с клубеньками в 1,6 раза растений фасоли сорта Гелиада по сравнению с контролем. У растений фасоли сорта Шоколадница «Альбит» и «Корневин» не оказали влияния на содержание ауксинов в листьях. Вместе с тем «Альбит» повысил содержание ИУК в корнях с клубеньками в 1,5 раза. Содержание ИУК в листьях и корнях с клубеньками при обработке «Корневином» было на уровне с контролем. Препарат «Эпин-Экстра» повысил содержание ИУК в листьях, в стеблях в 2,1 раза и в корнях с клубеньками в 1,6 раза растений фасоли сорта Шоколадница по сравнению с контролем (см. рис. 1). Обработка препаратом «Эпин-Экстра» повышала содержание ИУК во всех вегетативных органах фасоли обоих сортов, что подтверждает положение о синергизме брассиностероидов и ауксинов. Ауксины влияют на распределение питательных веществ и воды, обладая аттрагирующим эффектом, регулируют дыхание и синтез АТФ, а цитокинины отвечают за фотофосфорилирование, усиливают отток ассимилятов, влияют на азотный обмен. В отношении гиббереллинов отмечен аддитивный эффект – у растений фасоли сорта Шоколадница «Эпин-Экстра» увеличивал их содержание в листьях и корнях с клубеньками, у сорта Гелиада возрастало содержание зеатина в корнях с клубеньками. Однако если ауксины способствуют внедрению ризобий в корень, то цитокинины свою основную роль, очевидно, выполняют уже в процессе формирования клубенька. Содержание зеатина в листьях растений фасоли сорта Гелиада повышалось под влиянием «Альбита» (почти в 2 раза) и «Корневина» (в 4,5 раза), в стеблях снижалось под влиянием «Альбита» и «Эпин-Экстра», не изменялось под влиянием «Корне-

вина» и значительно повышалось в корнях с клубеньками под влиянием «Альбита», «Корневина» и «Эпин-Экстра» (в 6,1; 7,5 и 4,2 раза соответственно). У растений фасоли сорта Шоколадница содержание зеатина в листьях, стеблях и корнях с клубеньками снижалось под влиянием «Альбита», «Корневина» и «Эпин-Экстра» и было высоким при обработке «Ризоторфином» (см. рис. 1).

Содержание ГК в листьях и стеблях растений фасоли сорта Гелиада под влиянием «Альбита» повышалось и снижалось под влиянием «Эпин-Экстра». В корнях с клубеньками у растений этого сорта содержание ГК снижалось под влиянием «Альбита», «Корневина» и «Эпин-Экстра» (в 3,2; 6,3 и 5,8 раза соответственно) по сравнению с контролем. У растений фасоли сорта Шоколадница содержание ГК снижалось в листьях и стеблях под влиянием «Альбита», под влиянием «Корневина» – в листьях и значительно увеличивалось в стеблях. Под влиянием «Эпин-Экстра» содержание ГК не изменялось в стеблях и увеличивалось в листьях (в 3,1 раза). В корнях с клубеньками растений этого сорта содержание ГК возрастало под влиянием всех испытываемых препаратов – «Альбита», «Корневина», «Эпин-Экстра» (в 3,2; 6,1 и 4,5 раза соответственно) (см. рис. 1). Содержание АБК повышалось под влиянием «Альбита» (в 2,1 раза) у растений обоих сортов и снижалось в листьях обоих сортов под влиянием «Эпин-Экстра». У растений сорта Гелиада содержание АБК в стеблях не изменялось под влиянием «Альбита» и снижалось под влиянием «Корневина» и «Эпин-Экстра». У сорта Шоколадница АБК в стеблях снижалось под влиянием «Альбита» и «Эпин-Экстра» и не изменялось под влиянием «Корневина». Содержание АБК уменьшалось в корнях с клубеньками растений фасоли обоих сортов под влиянием

«Альбита», «Корневина» и «Эпин-Экстра» по сравнению с контролем (см. рис. 1).

Таким образом, растения фасоли сортов Гелиада и Шоколадница в полевых условиях проявили разную чувствительность к обработке регуляторами роста и биопрепаратом. По-видимому, это оказало влияние на их азотфиксирующую активность. Так, наивысшие показатели нитрогеназной активности в клубеньках фасоли сорта Гелиада отмечены при обработке «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином» (когда происходило повышение ИУК во всех вегетативных органах), у сорта Шоколадница – при обработке «Ризоторфином» на фоне повышения зеатина во всех вегетативных органах.

Анализ данных по влиянию «Ризоторфина» и «Эпин-Экстра» на эндогенный уровень гормонов растений сои разных сортов показал, что у растений сои сорта Магева содержание ауксинов в листьях при обработке препаратом «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином» было на уровне контроля и снижалось в стеблях и корнях с клубеньками (рис. 2). Содержание зеатина при обработке препаратом «Эпин-Экстра» снижалось в листьях, стеблях и корнях с клубеньками. Содержание ГК в листьях под влиянием «Эпина-Экстра» не изменялось и уменьшалось в стеблях и корнях с клубеньками. Содержание АБК под влиянием «Эпин-Экстра» значительно возрастало в листьях (в 5 раз) против контроля и снижалось в стеблях и корнях с клубеньками (см. рис. 2). У растений сои сорта Свапа содержание ауксинов под влиянием «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином» снижалось в листьях, не изменялось в стеблях и значительно возрастало в корнях с клубеньками (в 2,5 раза) по сравнению с контролем. Вероятно, это было связано с тем, что сами клубенько-

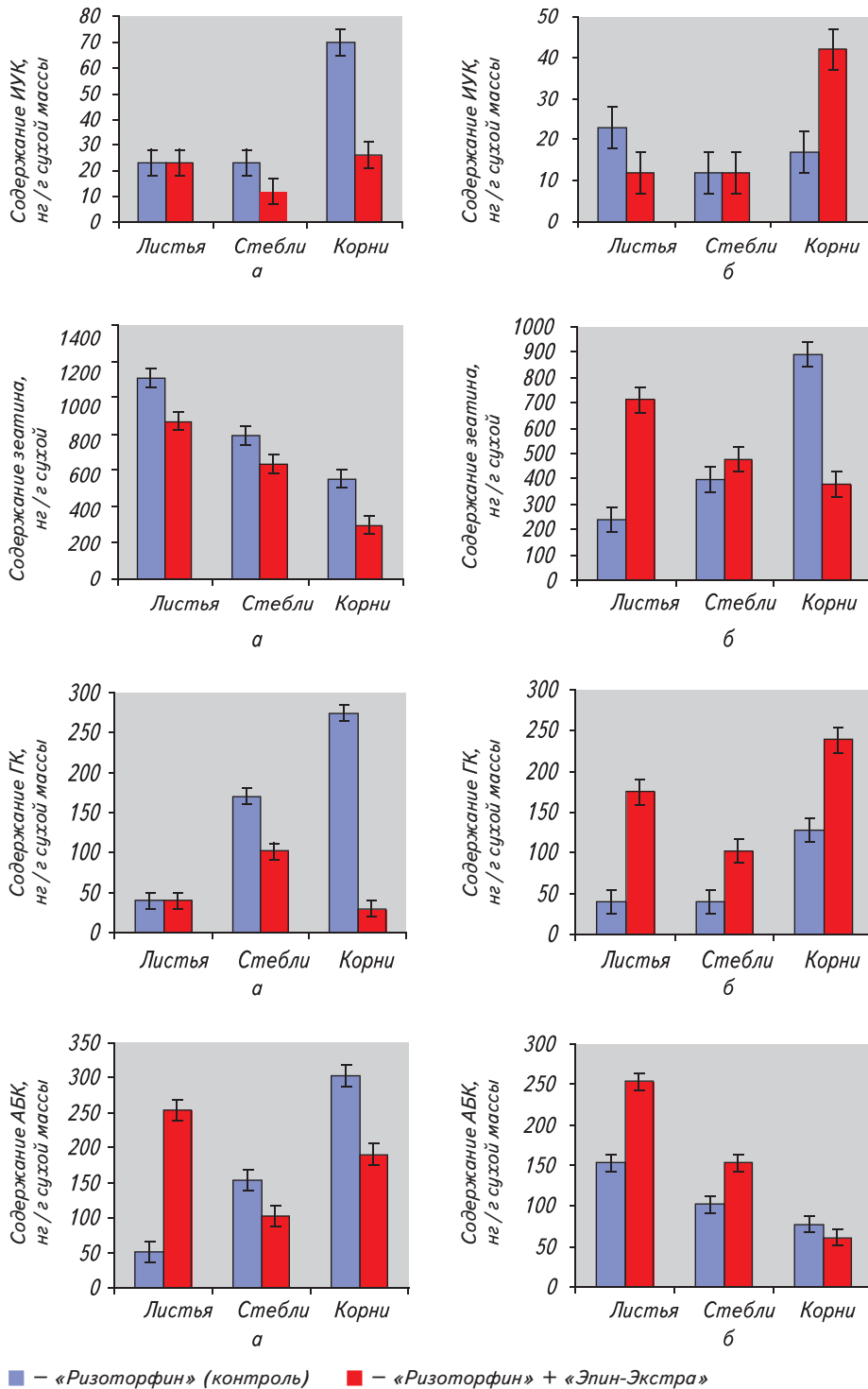


Рис. 2. Влияние препаратов «Эпин-Экстра» и «Ризоторфин» на содержание фитогормонов в органах растений сои: а – сорта Магева, б – сорта Свапа

вые бактерии активно участвуют в синтезе ИУК. Ауксины ризобий в дополнение к ауксинам растений изменяют ритм клеточного деления. Существенная функция этого

соединения связана в значительной степени с его способностью при локальном повышении содержания вызывать приток и перераспределение пластических веществ,

необходимых для осуществления интенсивного нарастания ткани. Ауксин, содержащийся в корнях, является как продуктом собственного синтеза, так и результатом притока из надземной части растений. Ауксины синтезируются в меристеме точек роста стебля и корня. Поэтому можно полагать, что часть ИУК транспортировалась из стеблей в корни. Содержание зеатина под влиянием «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином» значительно возросло в листьях (в 3 раза) и в стеблях (в 1,2 раза) и снижалось в корнях с клубеньками (в 2,4 раза) по сравнению с контролем. Содержание ГК значительно возросло при обработке препаратом «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином» в листьях (в 4,4 раза), стеблях (в 2,6 раза) и в корнях с клубеньками (в 1,9 раза) по сравнению с контролем. Гиббереллины в отличие от ауксинов и цитокининов в меньшей степени дезорганизуют деятельность меристемы, хотя и усиливают митотическую активность. Обычно гиббереллины способствуют увеличению количества эндогенных ауксинов в растениях, под влиянием ГК также усиливается синтез белка и действие цитокининов. Гиббереллины стимулируют удлинение побегов, но оказывают очень слабое влияние или совсем не влияют на рост корней. Содержание АБК под влиянием «Эпин-Экстра» возросло в листьях и стеблях на 66 и 50 % соответственно и уменьшалось в корнях с клубеньками против контроля (см. рис. 2).

Таким образом, растения сои разных сортов проявили разную чувствительность к действию регулятора роста «Эпин-Экстра» и биопрепарата «Ризоторфин». Наиболее чувствительным к действию регулятора роста «Эпин-Экстра» оказался районированный в Орловской области сорт сои Свапа, а к действию биопрепарата «Ризоторфин» – сорт сои Магева.

Наивысшие показатели симбиотической активности у сои Магева происходили при обработке «Ризоторфином» на фоне увеличения ИУК в корнях с клубеньками, зеатина – во всех вегетативных органах, ГК – в стеблях и корнях с клубеньками, а у сои сорта Свапа – при обработке препаратом «Эпин-Экстра» на фоне увеличения ИУК – в корнях с клубеньками, зеатина – в листьях и ГК – во всех вегетативных органах.

Об эффективности бобово-ризобиального симбиоза растений судили по показателям ультраструктуры клубеньков и симбиотической азотфиксации. Эффективность симбиотической системы растений фасоли в полевом опыте изучали по массе корней с клубеньками, массе клубеньков и их количеству, активности нитрогеназы в клубеньках. Анализ эффективности симбиотической системы растений фасоли сортов Гелиада и Шоколадница при обработке биопрепаратом и регуляторами роста показал, что наивысшие показатели массы и количества клубеньков и активности в них фермента нитрогеназы отмечены у растений фасоли сорта Гелиада при обработке семян препаратом «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином», а также «Корневином» и «Альбитом». У сорта фасоли Шоколадница проявилось протекторное действие «Ризоторфина» (табл. 1, 2).

Наивысшие показатели массы клубеньков, нитрогеназной активности отмечены при обработке семян только «Ризоторфином», наименьшие – «Альбитом» на фоне инокуляции «Ризоторфином». Эти данные подтвердили исследования ультраструктуры их клубеньков (табл. 3). Применив метод электронной микроскопии, определяли площадь симбиосом, бактероидов, включений поли-β-оксимасляной кислоты (ПОМ) и волютина на приборе МОР-VIDEOPLAN с микроскопических фотографий.

Таблица 1. Влияние препарата «Ризоторфин» и регуляторов роста на клубенькообразующую способность растений фасоли разных сортов

Вариант	Сорт	Число клубеньков на растение, шт			Масса клубеньков на растение, мг		
		2006	2007	2008	2006	2007	2008
Контроль	Гелиада	9±0,3	3±0,7	6±0,1	39±1,1	50±0,8	132±0,4
	Шоколадница	20±0,01	8±0,5	21±0,4	85±0,2	50±0,9	126±0,2
«Ризоторфин»	Гелиада	10±0,2	5±0,6	18±0,1	41±0,9	92,5±0,9	186±0,7
	Шоколадница	23±0,3	11±0,2	26±0,9	90±0,7	135±0,9	148±0,1
«Альбит»	Гелиада	15±0,3	18±0,6	20±0,3	56±0,5	87±0,8	191±0,1
	Шоколадница	19±0,1	15±0,17	34±0,3	45±0,7	118±0,9	154±0,5
«Корневин»	Гелиада	16±0,3	21±0,9	24±0,7	65±1,4	200±0,7	204±0,3
	Шоколадница	18±0,2	19±0,6	24±0,9	31±0,3	102±0,9	168±1,0
«Эпин-Экстра»	Гелиада	17±4,1	23±0,8	29±0,6	78±8,9	210±0,8	208±0,4
	Шоколадница	18±4,2	20±0,7	40±0,9	43±6,6	128±0,9	174±0,9

Таблица 2. Нитрогеназная активность растений фасоли в полевых условиях при обработке препаратом «Ризоторфин» и регуляторами роста

Вариант	Сорт	Активность нитрогеназы, мкг N ₂ /раст. час		
		2006 г.	2007 г.	2008 г.
Контроль	Гелиада	6,51±0,3	4,20±0,2	3,56±0,27
	Шоколадница	1,63±0,57	2,08±0,2	4,21±0,36
«Ризоторфин»	Гелиада	6,74±0,07	4,01±0,1	5,62±0,66
	Шоколадница	21,57±1,4	16,01±0,1	19,02±0,2
«Альбит»	Гелиада	6,94±0,12	5,2±0,1	7,82±0,15
	Шоколадница	12,94±4,4	11,3±0,2	16,19±0,17
«Корневин»	Гелиада	6,78±0,2	5,2±0,1	7,04±0,2
	Шоколадница	13,37±0,4	12,01±0,1	17,18±0,7
«Эпин-Экстра»	Гелиада	7,08±0,26	6,2±0,19	8,14±0,18
	Шоколадница	18,63±1,3	13,01±0,2	14,04±0,2

Таблица 3. Изменение ультраструктуры клубеньков растений фасоли*

Вариант	Площадь, мкм ²			
	симбиосом	бактероидов	ПОМ	волютина
Гелиада, «Ризоторфин»	–	0,091±0,0027	0,033±0,0019	0,014±0,00019
Гелиада, «Альбит»	1,21±0,05	0,21±0,0058	0,037±0,0020	0,015±0,00041
Гелиада, «Корневин»	–	0,58±0,027	0,021±0,0013	0,012±0,00029
Гелиада, «Эпин-Экстра»	2,7±0,13	0,47±0,017	0,023±0,0013	0,018±0,00038
Шоколадница, «Ризоторфин»	–	0,56±0,028	0,023±0,0012	0,033±0,00067
Шоколадница, «Альбит»	2,08±0,085	0,40±0,011	0,40±0,0026	0,016±0,00040
Шоколадница, «Корневин»	–	0,46±0,021	0,057±0,0017	0,016±0,00051
Шоколадница,	–	0,51±0,013	0,031±0,00093	0,026±0,00069

*Примечание: «–» (прочерк) – отсутствие структуры

Изучение зрелой бактериоидной ткани показало, что в клубеньках всех вариантов бактериоидная зона была заполнена сформировавшимися бактериоидами и бактериоидами с сильно развитым перибактероидным пространством (ПБП). В наших исследованиях ПБП было хорошо развито у сортов Гелиада и Шоколадница при обработке «Альбитом» и у сорта Гелиада с обработкой препаратом «Эпин-Экстра». Помимо обязательных компонентов рибосом и внутриклеточных мембранных структур в клетках бактериоидов имеются непостоянные компоненты – гранулы включений волютина, гликогена, липидов, в частности ПОМ. Волютин служит запасным резервуаром фосфата, важного предшественника в синтезе АТФ и ДНК. В процессе азотфиксации затрачивается значительное количество энергии АТФ. Поэтому волютин можно рассматривать как дополнительный источник энергии для этого процесса. ПОМ – липидные включения, которые являются источником энергии для бактерий. Роль ПОМ заключается в основном в регуляции использования фотоассимилятов, поступающих в бактериоиды, и по содержанию полимера можно в определённой степени судить об обеспеченности бактериоидов углеводными субстратами.

Обычно при активной азотфиксации содержание ПОМ в клетках бактерий минимально. В нашем случае было показано, что у растений фасоли сорта Гелиада отмечается большая площадь симбиосом в варианте с обработкой препаратом «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином» (см. табл. 3). В этом же варианте отмечено наличие большого количества включений волютина, имеющих большую площадь. В клубеньках растений фасоли сорта Шоколадница наибольшая площадь бактериоидов и включе-

ний волютина отмечена в варианте с обработкой только «Ризоторфином» (см. табл. 3).

Анализ данных по влиянию обработки семян биопрепаратом «Ризоторфин» и регулятором роста «Эпин-Экстра» на симбиотическую систему растений сои сортов Магева и Свапа показал, что наивысшие показатели азотфиксирующей активности в клубеньках растений сои сортов Магева и Свапа отмечены в фазу плодообразования. Проявилась сортоспецифичность на действие «Ризоторфина» и препарата «Эпин-Экстра». У растений сорта Магева наивысшие показатели симбиотической активности в клубеньках отмечены при обработке «Ризоторфином», у сорта

Свапа – при обработке «Эпин-Экстра» (табл. 4).

Результаты исследований по азотфиксирующей активности клубеньков растений сои сортов Магева и Свапа подтвердили данные наших исследований ультраструктуры клубеньков этих растений (табл. 5). Так, в клубеньках растений сои сорта Свапа, семена которой были обработаны препаратом «Эпин-Экстра» на фоне инокуляции «Ризоторфином», наблюдали наличие большого числа симбиосом, бактериоидов, включений волютина, которые имели большую площадь и минимальное количество включений ПОМ. В клубеньках растений сорта Магева, семена которой были обработаны только «Ризоторфином»,

Таблица 4. Влияние биопрепарата «Ризоторфин» и регулятора роста «Эпин-Экстра» на азотфиксирующую активность растений сои сортов Магева и Свапа в процессе онтогенеза

Вариант	Масса корней с клубеньками, г/растение	Количество клубеньков, шт/растение	Масса клубеньков, мг/растение
Магева, «Ризоторфин» (контроль)	Фаза бутонизации		
	1,7±0,9	24±3,5	345±13,2
	Фаза цветения		
	2,6±1,2	36±4,2	660±18,4
	Фаза плодообразования		
	4,9±1,5	21±3,2	1403±26,7
Магева, «Эпин-Экстра»	Фаза бутонизации		
	2,1±1,0	16±2,8	289±12,1
	Фаза цветения		
	2,8±1,2	27±3,7	460±15,3
	Фаза плодообразования		
	3,0±1,2	21±3,2	1203±24,7
Свапа, «Ризоторфин» (контроль)	Фаза бутонизации		
	2,7±1,1	26±3,6	463±15,4
	Фаза цветения		
	3,7±1,3	38±4,4	620±17,7
	Фаза плодообразования		
	3,1±1,2	27±3,7	882±21,2
Свапа, «Эпин-Экстра»	Фаза бутонизации		
	2,7±1,1	30±3,9	550±16,7
	Фаза цветения		
	4,9±1,5	42±4,6	724±19,2
	Фаза плодообразования		
	4,3±1,5	33±4,1	1163±24,3

отмечено увеличение площади симбиосом, бактериоидов, включений волютина при минимальной площади ПОМ. Обычно наличие в симбиосоме большого количества бактериоидов, включений волютина и минимального содержания ПОМ свидетельствует об активной азотфиксации, что и подтвердили наши исследования. Очевидно, что наличие в симбиосомах включений волютина и ПОМ для некоторых видов ризобий может служить дополнительным признаком активности симбиотической системы.

Таким образом, симбиотическая азотфиксация находится под контролем регуляторных систем растения-хозяина. Знание закономерной роста и развития растений фасоли и сои разных сортов, особенностей функционирования и изменения их симбиотических систем при использовании «Ризоторфина» и регуляторов роста создаёт основу для дальнейшей разработки приёмов оптимизации продукционного процесса. Обработка семян фасоли и сои разных сортов биопрепаратом «Ризоторфин» и регуляторами роста – «Альбитом», «Эпин-Экстра», «Корневином» оказала различное влияние на гормональный статус этих растений. Отмечены сортовые особенности бобовых растений по содержанию эндогенных фитогормонов, что свидетельствует о возможности влияния на их биосинтез. Установленные закономерности повышения эффективности бобово-ризобиального симбиоза связаны с изменением ультраструктуры клу-

беньков на фоне изменения соотношения разных групп фитогормонов при влиянии биопрепарата и регуляторов роста. Особенности ультраструктуры клубеньков бобовых растений могут служить показателями эффективности бобово-ризобиального симбиоза.

Выводы

1. У растений фасоли сорта Гелиада обработка «Корневином» повышала в листьях содержание ИУК, зеатина, но снижала содержание ГК; в корнях с клубеньками увеличивала содержание зеатина. Обработка «Альбитом» повышала уровень зеатина в листьях и корнях с клубеньками, ГК в листьях и стеблях и снижала содержание ИУК, ГК и АБК в корнях с клубеньками у сорта Гелиада. Обработка семян препаратом «Эпин-Экстра» приводила к увеличению содержания ИУК и зеатина в корнях с клубеньками. Вероятно, с этим связано усиление процессов фотосинтеза и азотфиксации, поскольку у растений этого сорта под влиянием «Корневина» и «Эпин-Экстра» отмечены наивысшие показатели нитрогеназной активности.

2. У сорта фасоли Шоколадница «Корневин» повышал содержание ГК в стеблях и снижал содержание АБК и зеатина в корнях с клубеньками; обработка «Альбитом» повышала содержание ИУК и ГК в корнях с клубеньками и снижала содержание зеатина во всех вегетативных органах. Обработка препаратом «Эпин-Экстра» повышала содержание ИУК и снижала со-

держание АБК во всех вегетативных органах. Под влиянием «Ризоторфина» происходило увеличение зеатина во всех вегетативных органах. Цитокинины, усиливая отток ассимилятов и оказывая влияние на азотный обмен, вероятно, повлияли и на повышение нитрогеназной активности этих растений при обработке «Ризоторфином».

3. Показано стимулирующее воздействие регулятора роста «Эпин-Экстра» на содержание ИУК в корнях с клубеньками, зеатина в листьях, ГК – во всех изученных органах растений сои сорта Свапа, отмечено повышение азотфиксирующей активности этих растений. У сорта Магева под влиянием «Ризоторфина» происходило увеличение содержания ИУК в корнях с клубеньками, зеатина – во всех вегетативных органах, ГК – в стеблях и корнях с клубеньками и, как следствие, – повышение симбиотической активности этих растений.

4. Исследованы особенности ультраструктуры клубеньков растений фасоли и сои разных сортов при обработке семян этих растений биопрепаратом и регуляторами роста. Так, у растений фасоли сорта Гелиада под влиянием «Корневина» происходило увеличение площади бактериоидов и включений волютина при минимальном количестве ПОМ. Эти показатели у растений фасоли сорта Шоколадница и сои сорта Магева увеличивались под влиянием «Ризоторфина». Обработка семян «Эпин-Экстра» повышала

Таблица 5. Изменение ультраструктуры симбиосом и бактериоидов растений сои

Вариант	Площадь (мкм ²), AREA				Количество, POINT			
	симбиосом	бактероидов	ПОМ	волютина	симбиосом	бактероидов	ПОМ	волютина
Магева, «Ризоторфин»	1,89±0,088	0,33±0,012	0,023±0,001	0,039±0,002	8,43±0,410	3,60±0,18	1,19±0,040	3,25±0,130
Магева, «Эпин-экстра»	1,33±0,049	0,26±0,008	0,026±0,001	0,026±0,002	7,23±1,430	2,57±0,082	1,46±0,074	2,51±0,140
Свапа, «Ризоторфин»	1,55±0,070	0,34±0,013	0,021±0,002	0,030±0,002	5,64±0,800	2,73±0,140	1,64±0,110	3,98±0,230
Свапа, «Эпин-экстра»	3,30±0,240	0,49±0,054	0,016±0,001	0,034±0,001	8,08±0,87	3,63±0,220	1,61±0,098	6,30±0,49

площадь и количество бактериоидов, включений волютина и снижала площадь и количество ПОМ у растений фасоли сорта Гелиада и сои сорта Свапа. Наличие в симбиосомах бактериоидов, включений волютина и ПОМ может служить дополнительной характеристикой активности симбиотической системы.

5. Выявлено влияние «Ризоторфина» и регуляторов роста на азотфиксирующую активность клубеньков растений фасоли и сои разных сортов. Наивысшие показатели азотфиксирующей активности в клубеньках растений фасоли сорта Гелиада и сои сорта Свапа отмечены при совместной обработке семян препаратами «Эпин-Экстра» и «Ризоторфин», у фасоли сорта Шоколадница и сои сорта Магева – при обработке «Ризоторфином».

Список литературы

1. *Зотиков, В.И.* Отзывчивость различных сортов сои на применение органоминеральных микроудобрений / В.И. Зотиков, К.Ю. Зубарева, М.В. Варламов // *Зернобобовые и крупяные культуры*. – 2022. – № 2 (42). – С. 5–15.

2. *Волобуева, О.Г.* Влияние препарата «Эпин-Экстра» на содержание фитогормонов в растениях сои разных сортов и эффективность симбиоза / О.Г. Волобуева // *Агрехимия*. – 2015. – № 7. – С. 47–54.

3. *Волобуева, О.Г.* Влияние биопрепаратов «Ризоторфин» и «Альбит» на содержание фитогормонов в растениях гороха разных сортов и эффективность симбиоза / О.Г. Волобуева // *Зернобобовые и крупяные культуры*. – 2019. – № 2 (30). – С. 14–20.

4. *Волобуева, О.Г.* Повышение эффективности бобово-ризобияльного симбиоза при участии биопрепарата и регуляторов роста / О.Г. Волобуева // *Зернобобовые и крупяные культуры*. – 2022. – № 3 (43). – С. 26–32.

5. *Лукашкин, А.С.* Влияние регуляторов роста на проявление токсического действия гербицидов на растения // *Агрехимия*. – 2016. – № 1. – С. 73–95.

6. *Цыганова, А.В.* Негативная гормональная регуляция развития симбиотических клубеньков. Сообщение 1. Этилен (обзор) / А.В. Цыганова, В.Е. Цыганов // *Сельскохозяйственная биология*. – 2015. – Т. 50. – № 3. – С. 267–277.

7. *Tanimoto, E.* Tall or short? Slender or trick? A plant strategy for regulating elongation growth of roots by low concentrations of gibberellin / E. Tanimoto // *Ann. Bot.* – 2012, 110. – P. 373–381.

8. Изменение содержания фитогормонов в проростках ячменя в онтогенезе и при внесении регуляторов, стимулирующих рост / И.В. Скоробогатова, Е.В. Захарова, Н.П. Карсункина [и др.] // *Агрехимия*. – 1999. – № 8. – С. 49–53.

Аннотация. В статье приводятся данные исследования действия препаратов «Ризоторфин», «Альбит», «Корневин», «Эпин-Экстра» на гормональный статус растений фасоли и сои разных сортов, а также на эффективность бобово-ризобияльного симбиоза, в результате которого установлено повышение активности нитрогеназы у растений фасоли сорта Гелиада при обработке препаратом «Эпин-Экстра» на фоне повышения площади бактериоидов, волютина и снижения площади и количества ПОМ, на фоне увеличения содержания ауксинов во всех вегетативных органах. У сорта Шоколадница проявилось протекторное действие «Ризоторфина», под влиянием которого наблюдается повышение показателей активности нитрогеназы в клубеньках и увеличение площади бактериоидов, включений волютина, при минимальном количестве ПОМ, на фоне увеличения зеатина во всех вегетативных органах. У растений сои сорта Магева наивысшие показатели азотфиксирующей активности в клубеньках отмечены под влиянием «Ризоторфина» на фоне увеличения площади и количества симбиосом, бактериоидов, включений волютина и уменьшения площади и количества ПОМ на фоне увеличения содержания ауксинов в корнях с клубеньками. У сорта Свапа показано повышение азотфиксирующей активности в клубеньках на фоне увеличения площади и количества симбиосом, бактериоидов, включений волютина и уменьшения площади и количества ПОМ, а также на фоне повышения содержания ауксинов в корнях с клубеньками, зеатина – в листьях и стеблях, гиббереллинов во всех вегетативных органах. Показано, что содержание в клетках ризобий включений волютина и поли-β-оксимасляной кислоты может быть дополнительной характеристикой активности симбиотической системы.

Ключевые слова: фасоль, соя, сорт, бобово-ризобияльный симбиоз, нитрогеназа, биопрепарат, регуляторы роста, ультраструктура клубеньков.

Summary. The article presents data on the study of the effect of «Rhizotorphin», «Albite», «Kornevin», «Epin-Extra» on the hormonal status of bean and soybean plants of different varieties and on the effectiveness of legume-rhizobial symbiosis, as a result of which an increase in nitrogenase activity was found in Heliada bean plants when treated with «Epin-Extra» against the background of an increase in the area of bacteroids, volutin and a decrease in the area and the number of POMS, against the background of an increase in the content of auxins in all vegetative organs. The Chocolatier variety showed a protective effect of «Rhizotorphin», under the influence of which there is an increase in the activity of nitrogenase in nodules and an increase in the area of bacteroids, volutin inclusions, with a minimum amount of POM, against the background of an increase in zeatin in all vegetative organs. In soybean plants of the Mageva variety, the highest indicators of nitrogen-fixing activity in nodules were noted under the influence of «Rhizotorphin» against the background of an increase in the area and number of symbiosomes, bacteroids, volutin inclusions and a decrease in the area and number of POMS, against the background of an increase in auxins in roots with nodules. In the Swapa variety, an increase in nitrogen-fixing activity in nodules was shown against the background of an increase in the area and number of symbiosomes, bacteroids, volutin inclusions and a decrease in the area and number of POMS, as well as against the background of an increase in the content of auxins in roots with nodules, zeatin in leaves and stems, gibberellins in all vegetative organs. It is shown that the content of volutin and poly-β-hydroxybutyric acid inclusions in rhizobia cells can be an additional characteristic of the activity of the symbiotic system.

Keywords: beans, soy, variety, bean-rhizobial symbiosis, nitrogenase, biological preparation, growth regulators, nodule ultrastructure.