

Эффект высоких доз азотной подкормки на симбиоз сои с клубеньковыми бактериями

Г. Г. МАЙСТРЕНКО, Н. Я. ГОРДИЕНКО, Е. С. АНЧУГОВА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золото долинская, 101

АННОТАЦИЯ

Изучен эффект высоких доз (полутора–трех норм) азотной подкормки на количество, фитомассу, ультраструктуру, нитрогеназную активность (НГ) клубеньков сои, а также на надземную фитомассу растений, изменение в ней общего азота через 1–4 нед. после ее внесения.

Показано резкое ингибирование НГ, особенно в первую неделю после внесения подкормки, с дальнейшим его ослаблением и восстановлением (на меньшей дозе до уровня контроля).

Увеличение НГ клубеньков после использования нитратов коррелировало с небольшим увеличением количества клубеньков, но их фитомасса была меньше, чем в контроле.

В ультраструктуре внутриклеточного эндوفита наблюдались изменения, свидетельствующие о нарушении симбиотических отношений между макро- и микросимбионтом.

Подкормка азотом способствовала значительному увеличению абс. сухой надземной фитомассы сои в фазу вегетативного роста, но умеренно влияла на массу формируемых бобов на меньшей дозе, что было следствием смешанного питания биологическим и минеральным азотом и его отсутствия на большей дозе.

Соя – ценная бобовая культура, многопрофильно используемая в экономике разных стран земного шара. В условиях Западной Сибири она лишь начинает внедряться в сельскохозяйственное производство благодаря выведению скороспелых сортов. Для продвижения сои в новые районы возникает необходимость в отработке и оптимизации технологий возделывания этой бобовой культуры.

Изучается продуктивность сои при том или ином способе ее азотного питания. Известно, что для обеспечения эффективной работы систем симбиотического питания большое значение имеет подбор штаммов *Bradyrhizobium japonicum*, комплементарных сорту [1], а также обеспечение условий, способствующих развитию симбиотических связей [2] и функционированию основных биохимических систем, обеспечивающих усвоение атмосферного азота [3].

При дефиците азота в почве за счет азотфиксации соя лишь частично реализует свой потенциальный урожай. Как и фасоль, она принад-

лежит к группе бобовых, характеризующейся одинаковой отзывчивостью на питание и симбиотическим, и минеральным азотом [4], что обеспечивается активностью нитрогеназы клубеньков и нитратредуктаз клубеньков и растительных тканей [5, 6].

Стартовое припосевное внесение азота в дозах, существенных для повышения продуктивности, оказывает отрицательное воздействие на симбиоз, что проявляется в задержке формирования клубеньков и ингибировании азотфиксации [7–9]. Позднее внесение нитратов в стадии заполнения бобов не имеет практического значения в связи с резким снижением его поглощения корнем [10]. У люцерны соотношение разных типов питания зависит от фазы жизненного цикла. В период ускоренного развития растений интенсивно используется как молекулярный, так и связанный азот. Вместе с тем в начале и конце развития, когда скорость роста относительно невелика, внесение азота сильно подавляет азотфиксацию [11].

Цель настоящей работы – изучение действия высоких доз азотной подкормки на функционирование симбиотической системы и азотное питание сои.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена сои скороспелого сорта СибНИИК 1/314 (селекция В. Е. Горина) инокулировали при посеве семисуточной суспензией *Bradyrhizobium japonicum* (штамм 877 собственной изоляции) и выращивали в вегетационных сосудах, вмещающих 7 кг кварцевого песка. В сосуды помещали безазотную среду Форейса. Азот в виде аммиачной селитры вносили через 3 нед. после посева в дозах 126 мг на одно растение, что соответствует 1,5 нормам азота в среде Прянишникова, и 252 мг на одно растение, что соответствует 3 нормам азота. Большую дозу вносили дробно в 3 приема с интервалом в один день. Влажность в сосудах поддерживали на уровне 70 % от полной влагоемкости путем ежедневного полива по массе. Абсолютно сухую фитомассу клубеньков и надземную фитомассу растений учитывали путем взвешивания, азотфиксирующую активность – ацетиленовым методом определения нитрогеназы [12]. Общий азот в надземной фитомассе определяли методом Кьельдаля в модификации Чмелева и Тетюрева [13]. Распределение долей биологического и минерального азота в общем азотном фонде растения оценивалось по накоплению общего азота в варианте без его внесения (контроль) за вычетом азота, поступившего из семени, согласно [7], и данным по проценту ингибирования нитрогеназной активности в вариантах с внесением полутора норм азота (вариант I) и трех норм азота (вариант II).

Одновременно с определением уровня азотфиксации брали образцы для электронной микроскопии. Кусочки ткани корневых клубеньков фиксировали 2,5%-м раствором глутарового альдегида в 0,1 М фосфатном буфере pH 7,4. После трехкратной промывки буфером материал дофиксировали 1%-м осмием в том же буфере. Пробы после фиксации обезвоживали в серии спиртов повышающейся концентрации, переносили в 100%-й ацетон и заливали в аралдит. Срезы, приготовленные на ультратоме, контрастировали водным раствором уранил-

ацетата с лимоннокислым свинцом [14]. Для их просмотра использован электронный микроскоп марки Tesla BS-500 при ускоряющем напряжении 60 кВт.

Все измерения проводили последовательно с интервалом в 1 нед. в фазы бутонизации, цветения, формирования и наполнения бобов, охватывая период от 1 до 4 нед. после внесения азота. Измерения массы и определения нитрогеназной активности проводили в 10-кратной повторности, определение общего азота – в трех биологических повторностях. В таблицах и графиках представлены средние арифметические и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Накопление абс. сухой надземной фитомассы и массы клубеньков. К моменту внесения азотной подкормки растения имели хорошо сформированные клубеньки. Внесение полутора норм азота приостановило количественный рост клубеньков на 2 нед. с сохранением розовой окраски их бактериоидной ткани, а внесение трех норм – на 3 нед. (табл. 1).

Характерная особенность последнего варианта – размягчение ткани некоторых крупных клубеньков вследствие автолиза. Бактериоидная ткань клубеньков, выдержавших нитратный стресс, потеряла розовый пигмент, но осталась тургорной и, видимо, способной к восстановлению фиксации азота. Вероятно, образование новых клубеньков после уменьшения азота в субстрате – следствие инициации инфекционных структур до внесения азота [15]. По литературным данным, у гороха при стартовом внесении 1,5 норм азота клубеньки не образовывались совсем [16], у сои при внесении 60 мг азота на 1 растение на 2 нед. задерживалось образование клубеньков [7]. Абсолютно сухая фито-

Таблица 1

Динамика количества клубеньков на корнях одного растения сои в зависимости от дозы азота и времени после его внесения

Вариант опыта	Неделя после внесения азота			
	1-я	2-я	3-я	4-я
Контроль	21,8 ± 1,4	27,5 ± 4,9	31,5 ± 2,1	25,4 ± 1,7
Вариант I	18,5 ± 1,7	24,5 ± 5,2	28,3 ± 3,5	29,0 ± 2,5
Вариант II	19,9 ± 2,7	19,7 ± 3,2	28,7 ± 2,6	28,0 ± 5,7

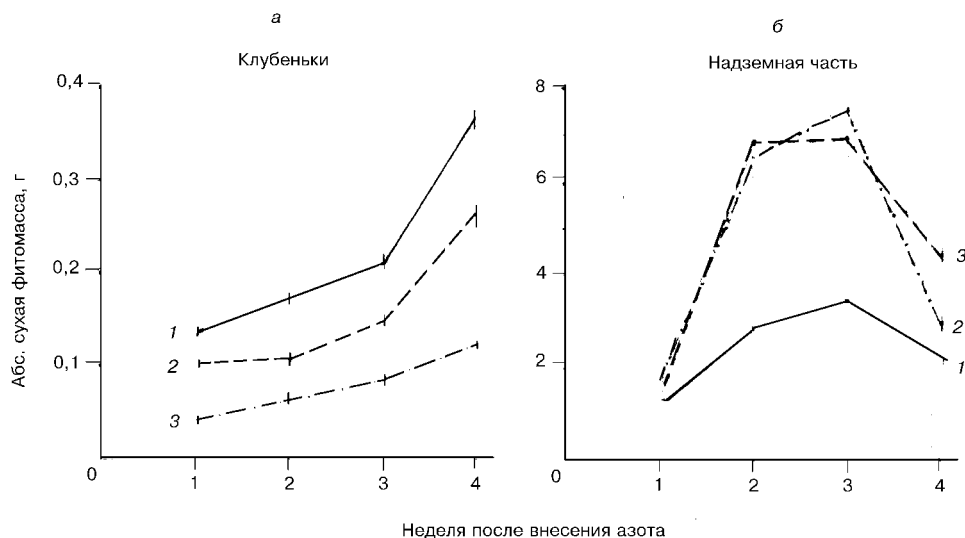


Рис. 1. Динамика абс. сухой фитомассы клубеньков (а) и надземной массы (б) 1 растения сои через разные интервалы после внесения азотной подкормки.
1 – контроль, 2 – вариант I, 3 – вариант II.

масса клубеньков в вариантах с внесением азотной подкормки всегда была меньше, чем в контроле, что видно из рис. 1, а. Процент снижения фитомассы клубеньков в варианте I в среднем за все сроки наблюдения составил 30 %, в варианте II – 63 %.

Абсолютные величины фитомассы и количества клубеньков, указанные на рис. 1, а и в табл. 1, были невелики вследствие условий выращивания. Они значительно возрастали с увеличением пространства, окружающего корни, как указано в работе [17] и, по нашим наблюдениям, в полевых условиях.

Внесенный азот поглощался растением, восстанавливался при участии листовой и клубень-

ковой нитратредуктаз [5, 6], продуктивно трансформировался в органические соединения. Визуальным признаком продуктивного использования внесенного нитрата было усиление роста растений через 2 нед. после внесения азота (рис. 2) и увеличения их абс. сухой надземной фитомассы (рис. 1, б), что отмечено также при стартовом внесении малых доз нитрата под сою [7] и горох [9]. Более продуктивно использовался азот в варианте I. Увеличение вдвое азотной подкормки (вариант II) дало прибавку абс. сухой надземной фитомассы лишь на 6–9 % и только в 1-ю и 3-ю недели после ее внесения. Несмотря на такую значительную разницу по абс. сухой массе между контролем и опытными



Рис. 2. Соя через две недели после внесения азотной подкормки.

В центре – контроль, слева – вариант I, справа – вариант II.

вариантами, масса бобов в фазу их наполнения составила в контроле 6,6 г, в варианте I – 8,6 г (выше на 29 %), в варианте II – 4,8 г (ниже контроля).

Вероятно, отмеченная особенность накопления урожая бобов сои является следствием различий в распределении биологического и минерального азота по органам растения, что отмечено в работах [7, 16]. Поскольку в репродуктивную фазу бобы становятся главным аттрагирующим центром [10], можно полагать, что основной поток и углерода, и азота поступает в наливающиеся бобы. Из литературных данных известно [18], что у сои эволюционно выработан механизм передачи биологически фиксированного азота в нарастающие бобы, в то время как экзогенно внесенный азот распределяется, главным образом, в стебли и корни, идет на утяжеление ветвей, утолщение стеблей и увеличение массы корней. В нашем опыте в варианте с тремя нормами азота наблюдалась мощная корневая система, по размерам превосходящая таковую в вариантах с 1,5 дозой азота и тем более без азота.

Нитрогеназная активность клубеньков ингибировалась в 1-ю нед. после внесения азотной подкормки на 26 % в варианте I и на 84 % – в варианте II (табл. 2) в сравнении с контролем. Полученные данные по влиянию нитратного азота на симбиотическую азотфиксацию согласуются с многочисленными литературными сведениями [7–9 и др.].

Ингибирующий эффект азота на нитрогеназную активность клубеньков оказался обратимым. После поглощения азота и снижения его концентрации в субстрате происходило постепенное восстановление нитрогеназной активности (вариант I) или ее приближение к значе-

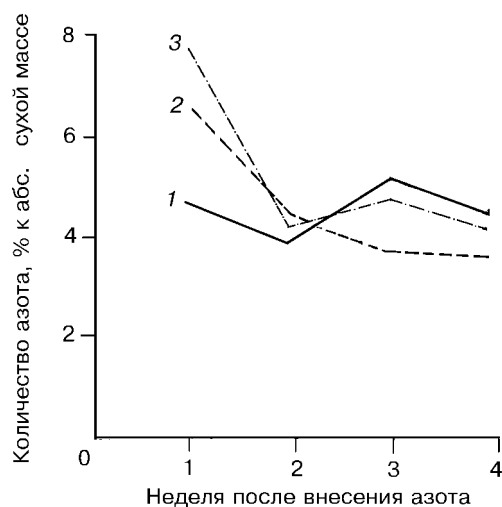


Рис. 3. Динамика содержания общего азота в надземной фитомассе сои через разные интервалы после внесения азотной подкормки.

Обозначения 1, 2, 3 – как в таблицах 1, 2.

нием контроля (вариант II) через 4 нед. после внесения азотной подкормки.

Общий азотный фонд растения и распределение фиксированного и ассимилированного азота. Процент общего азота в надземной фитомассе сои в трех вариантах опыта изменялся в пределах 1–3 % (рис. 3). Вместе с тем наблюдались четко выраженные особенности его накопления по вариантам.

В контроле наивысшее содержание азота наблюдалось через 3 нед. в фазу формирования бобов. В эту фазу отмечены также максимум нитрогеназной активности (см. табл. 2), максимальное количество клубеньков (см. табл. 1), максимальное накопление надземной фитомассы растений (см. рис. 1, б). Поскольку эти показатели взаимосвязаны, можно говорить о максимальной эффективности функционирования симбиоза сои с микросимбионтом в фазу формирования бобов.

Таблица 2

Нитрогеназная активность (мМ С₂Н₄/(ч · раст.)) клубеньков сои в зависимости от доз азота и времени после его внесения

Вариант опыта	Неделя после внесения азота							
	1-я		2-я		3-я		4-я	
	$x \pm m$	%	$x \pm m$	%	$x \pm m$	%	$x \pm m$	%
Контроль	5,41 ± 0,11	100	5,45 ± 0,19	100	6,73 ± 0,20	100	6,10 ± 0,16	100
Вариант I	4,01 ± 0,19	74	4,79 ± 0,25	88	4,72 ± 0,22	70	6,25 ± 0,21	102
Вариант II	0,89 ± 0,12	16	2,15 ± 0,30	39	3,75 ± 0,22	56	5,49 ± 0,22	90

Таблица 3

**Распределение фиксированного и ассимилированного азота в надземной биомассе
1 растения сои в разные интервалы после внесения азота**

Вариант опыта	Общий азот, мг	N – N ₂		N – NO ₃	
		мг	%	мг	%
<i>Первая неделя</i>					
Контроль	56,58	48,58	100	0	0
Вариант I	109,72	35,94	32,7	73,78	67,3
Вариант II	138,30	7,97	5,8	130,33	94,2
<i>Вторая неделя</i>					
Контроль	110,11	102,11	100	0	0
Вариант I	299,78	89,86	29,9	209,92	70,1
Вариант II	269,44	39,82	14,8	229,62	85,2
<i>Третья неделя</i>					
Контроль	171,57	171,57	100	0	0
Вариант I	258,12	120,10	46,5	137,90	53,5
Вариант II	362,23	96,08	26,5	266,15	73,5
<i>Четвертая неделя</i>					
Контроль	93,92	85,92	100	0	0
Вариант I	160,20	87,64	54,7	72,56	45,3
Вариант II	160,75	77,32	48,1	83,43	51,9

В вариантах с внесением азотной подкормки, в противоположность контролю, максимальное содержание общего азота отмечено в первую неделю после его внесения. В последующие сроки наблюдалось значительное падение процента общего азота в обоих вариантах. На наш взгляд, это связано с быстрым использованием поглощенного азота на рост (см. рис. 2) и накопление надземной фитомассы растений в этих вариантах опыта (см. рис. 1, б).

Поскольку в табл. 2 показана обратимость ингибирующего эффекта внесенной азотной подкормки на нитрогеназную активность клубеньков, посмотрим распределение биологического и ассимилированного азота в общем азотном фонде растения в динамике по фазам вегетации сои.

Полученные данные представлены в табл. 3. Из них очевидно, что максимальное количество биологического азота – 171,57 – мг отмечено в контроле через 3 нед. после начала опыта. Количество биологического азота во все фазы вегетации в I и II вариантах значительно ниже. В варианте I доля биологического азота в первые 2 нед. составляла 1/3 в общем азотном фонде, в дальнейшем его поступление в растение увеличивалось и через 3 нед. составляло примерно половину. В варианте II в первые 2 нед. после

внесения азотной подкормки биологический азот составлял лишь 6–15 % в общем азотном фонде растений, к третьей неделе – около 1/3 и только через 4 нед. его содержание приблизилось к 1/2 в общем азотном фонде.

Противоположная картина наблюдалась с поступлением минерального азота. В варианте I его доля была меньше, чем в варианте II, во все изучаемые интервалы после внесения азотной подкормки.

Ультраструктура клубеньков. Результаты микроскопии показали, что к моменту внесения азотной подкормки клубеньки сои имели хорошо развитую бактериоидную ткань. В меристематической зоне часто встречаются инфекционные нити (рис. 4, а). Для морфологии нитей характерно наличие тонких оболочек и незначительной массы матрикса.

В начальной стадии инфицирования цитоплазма растительных клеток содержит рибосомы, митохондрии, ядро с крупным ядрышком, пластиды с одиночными гранулами крахмала, некрупные вакуоли с осмиофильными включениями. Органеллы и бактерии в молодых клетках инфекционной зоны клубенька располагаются по всей цитоплазме. Бактерии на этой стадии – ровные палочки, заключенные в плазмалемму.

По мере увеличения числа бактерий в клетке органеллы перемещаются к оболочке и располагаются по периферии клетки. Вокруг бактериоидов (между плазмалеммой и бактериальной мембраной) появляется перибактероидное пространство (рис. 4, б), впоследствии заполняющееся фибриллярным веществом (рис. 4, г). Объем его различен и зависит от длительности функционирования инфицированной клетки. Бактероиды постепенно занимают все прост-

ранство растительной клетки, прижимая органеллы к оболочке и сжимая ядро. Оно в старой клетке становится темным и бесформенным, цитоплазма сохраняется в виде небольших островков между бактериями. Затем содержимое перибактероидного пространства всех бактериоидов сливается вследствие нарушения перибактероидной мембраны, и эндоцит деградирует [19].

Одна из особенностей внутриклеточного существования клубеньковых бактерий сои – на-

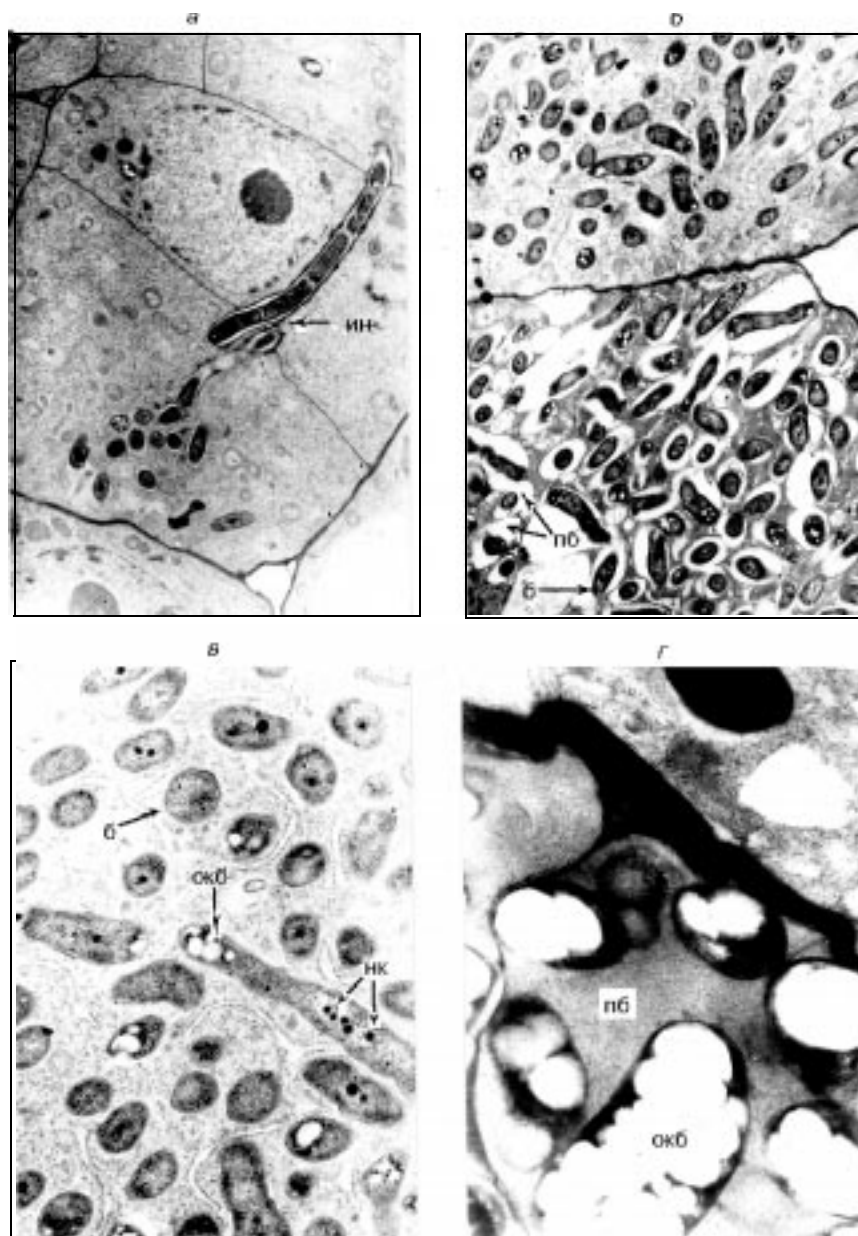


Рис. 4. Структура бактериоидной ткани клубеньков растений, растущих на безазотной среде:

а – инфекционная нить и выход бактерий в цитоплазму растительной клетки (ув. $\times 4000$); б – клетки бактериоидной ткани с разной степенью развития инфекции (ув. $\times 4000$); в – расположение энергетического материала в бактериоидах (ув. $\times 4000$); г – гранулы оксипутирата в бактериоидах зрелой инфицированной ткани (ув. $\times 18000$). Здесь и на рис. 5 ин – инфекционная нить, б – бактериоид, пб – перибактероидное пространство, окб – оксипутират, нк – нуклеоид.

копление оксibuтирата. В начале развития бактерий в клетке появляются его некрупные гранулы на одном из полюсов (рис. 4, в), затем гранулы увеличиваются в размерах и буквально забивают бактериальную клетку (см. рис. 4, з), а при деградации бактерий они исчезают. У бактерий, своевременно не вышедших из нитей, также появляются гранулы оксibuтирата.

Бактериоиды сои имеют хорошо развитый нуклеоид (см. рис. 4, в и 5, б). Его морфология различна (компактен, фибриллярна, рассеяна)

и, по всей вероятности, отражает функциональное состояние бактерий.

В незараженных клетках бактериоидной зоны содержатся те же органеллы: крупное ядро с ядрышком, рибосомы, пластиды, митохондрии, вакуоли и прочее. Объем незараженных клеток меньше объема инфицированных, но структура их остается неизменной гораздо дольше. Цитоплазма незараженных клеток более светлая, пластиды крахмала гораздо крупнее, в вакуолях содержатся осмиофильные

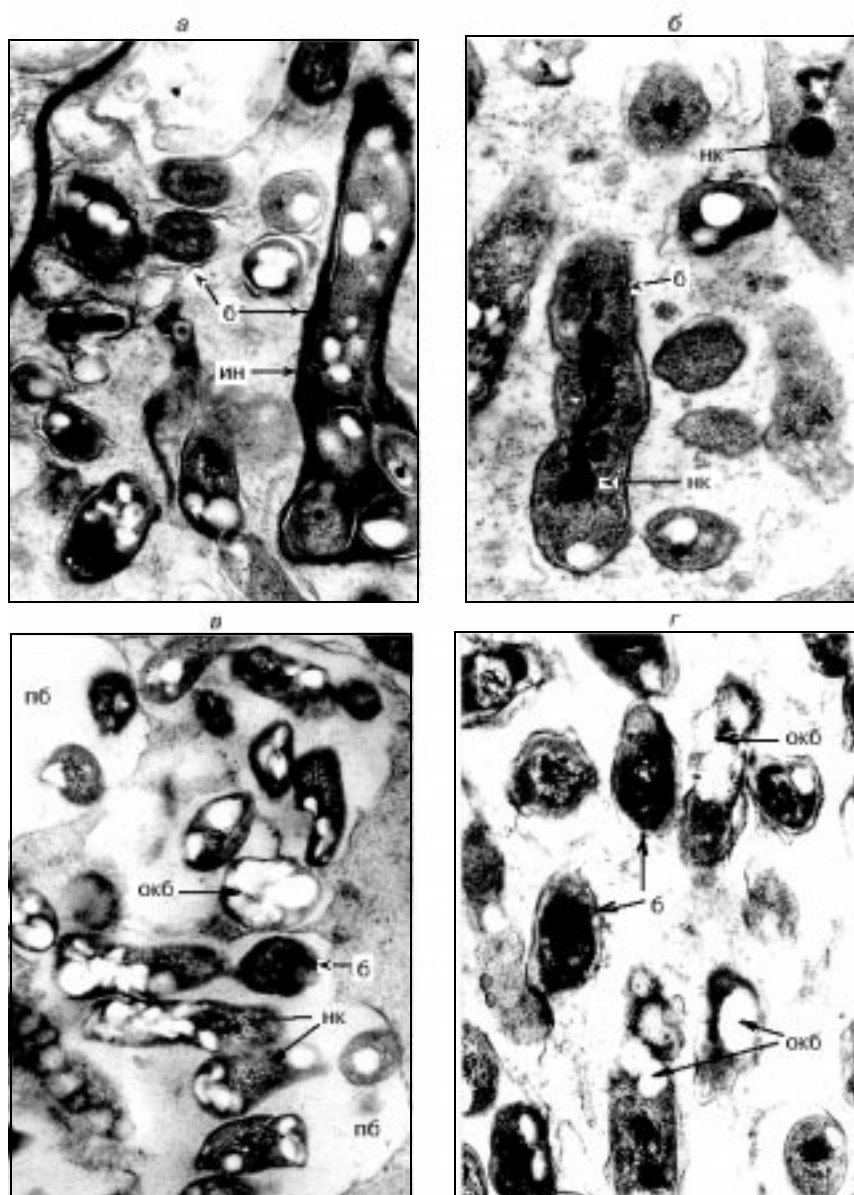


Рис. 5. Структурные изменения бактериоидной ткани сформировавшихся клубеньков под действием минерального азота (объяснения в тексте).

включения, масса которых в некоторых случаях резко увеличивается.

Структура клубеньков, подвергнутых действию высоких доз азота, кроме возрастных изменений, происходящих в контрольном варианте, претерпевает и специфические изменения.

В меристематической зоне задерживается выход бактерий из инфекционных нитей в цитоплазму растительной клетки. Матрикс инфекционных нитей расширяется и становится более электроноплотным (рис. 5, а). Бактерии в нем теряют нормальную форму и также окрашиваются более плотно, появляются гранулы оксибутирата. Возможно, задержка выхода бактерий в цитоплазму вызывает преждевременное старение бактерий.

У бактерий, к моменту действия азота вышедших в цитоплазму, задерживается образование перибактероидного пространства (см. рис. 5, а), нуклеоид становится грубогранулярным (см. рис. 5, б), наблюдается истощение гранул оксибутирата и снижение электронной плотности перибактероидного пространства (уменьшается количество фибрилл), нарушается перибактероидная мембрана, т. е. наблюдаются признаки деградации (рис. 5, в, з) [20, 21].

В незараженных клетках происходит интенсивное накопление крахмала, что, по-видимому свидетельствует о слабом использовании этого энергетического субстрата на нужды азотфиксации. Вероятно, истощение гранул оксибутирата также можно объяснить нарушением снабжения бактерий органическими веществами, что приводит к необходимости использовать свой запасной энергетический материал.

Приостановка роста клубеньков и изменение морфологической картины инфицированной ткани в период использования растением внесенного в субстрат минерального азота, а главное – снижение уровня азотфиксации говорят о том, что микросимбионт временно выключается из метаболизма растения. Но по мере использования этого азота азотфиксация восстанавливается, хотя и остается ниже, чем в контроле.

Судя по морфологии меристемных и незараженных паренхимных клеток бактериоидной зоны можно сказать, что они не повреждаются действием азота. Это отмечено и другими исследователями [21]. Но в связи с нарушением поступления органических веществ к микросимби-

онту, нарушаются связи между растением и бактериоидами. Поскольку меристема не повреждается и ее деятельность при исчерпании минерального азота из субстрата активизируется, бактерии начинают получать соответствующие органические вещества, их метаболизм восстанавливается и процесс азотфиксации возобновляется.

Таким образом, внесение высоких доз азотной подкормки в фазу вегетативного роста сои задерживает образование новых клубеньков, приостанавливает нарастание фитомассы клубеньков, сформированных до внесения азота, обратимо ингибирует их азотфиксирующую активность. При этом происходит временный переход клубеньков на нитратный метаболизм с нарушением сложившихся взаимодействий между растением и микросимбиотом. Отрицательное влияние азота на симбиоз сои с *Bradyrhizobium japonicum* наиболее выражен при внесении трех норм азотной подкормки. При условии сохранения меристемы клубеньков микросимбионт способен восстановить симбиотические связи с растением-хозяином, что удлиняет время функционирования симбиоза. На полурной дозе наблюдался смешанный тип азотного питания с преобладанием биологического азота в общем азотном фонде, что способствовало увеличению урожая бобов в изученные фазы онтогенеза. Наши данные согласуются с данными о повышении семенной продуктивности при внесении азота в виде подкормки [22]. Можно ожидать, что внесение средних доз азота в фазу сформировавшегося симбиоза сои с клубеньковыми бактериями в полевых условиях даст ощутимый экономический эффект.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Ф. Марьюшкин, В. К. Даценко, Е. П. Старченков и др., *Физиология и биохимия культурных растений*, 1994, **26**: 3, 257–264.
2. Н. Е. Calvert, М. К. Pence, М. Pierce et al., *Can. J. Bot.*, 1984, **62**, 2375–2384.
3. В. Л. Кретович, Биохимия усвоения азота воздуха растениями, М., Наука, 1994.
4. Н. А. Проворов, *Физиология растений*, 1996, **43**:1, 127–135.
5. D. D. Randall, R. W. Russel, D. R. Johnson, *Physiol. Plant.*, 1978, **44**, 325–328.
6. Г. Г. Майстренко, *Изв. СО АН, сер. биол. наук*, 1984, **2**: 13, 55–58.
7. Г. Н. Троицкая, А. Г. Гадимов, С. Ф. Измайлов, *Физиология растений*, 1993, **40**: 3, 448–457.

8. Э. А. Головки, Е. П. Старченков, С. В. Пыда, И. Н. Бутницкий, *Физиология и биохимия культурных растений*, 1993, 25, 352–356.
9. Е. Д. Кругова, А. С. Цимбал, О. Н. Крымская, Там же, 1994, **26**: 3, 234–240.
10. С. Ф. Измайлов, Азотный обмен в растениях, М., Наука, 1986.
11. J. Wery, O. Turc, L. Salsac, *Plant and Soil*, 1986, 96, 17–29.
12. R. W. F. Hardy, R. D. Holsten, E. K. Jackson, R. C. Burns, *Plant Physiol.*, 1968, **4**: 8, 1185–1207.
13. З. В. Чмелев, С. Л. Тетюрев, Методы белкового и аминокислотного анализа растений, Л., Институт растениеводства им. Н.И.Вавилова, 1973, 8–11.
14. E. S. Reynols, *J. Cell. Biol.*, 1963, 17, 208–212.
15. N. S. A. Malik, H. E. Calvert, W. D. Bauer, *Plant Physiol.*, 1987, 84, 266–271.
16. Е. Д. Кругова, А. С. Цимбал, О. Н. Крымская, *Физиология и биохимия культурных растений*, 1995, **27**: 3, 158–164.
17. F. V. Perigio, J. E. Harper, *Physiol. Plant*, 1995, **93**: 3, 411–420.
18. J. S. Pate, F. R. Minchin, *Advances in Legume Science*, 1978, 105–114.
19. С. Ф. Измайлов, *Физиология растений*, 1996, **43**: 5, 773–791.
20. P. J. Dart, F. V. Mercer, *Arch. Microbiol.*, 1965, **51**: 3, 233–257.
21. G. L. Truchet, F. V. Dazzo, *Planta*, 1982, **154**: 2, 352–360.
22. B. S. Sekhon, H. S. Sandu, S. Traper, *Pl. Physiol. et Biochem.*, 1988, **15**: 1, 92–96.

Effect of High Doses of Nitrogen Extra Nutrition on Soybean Symbiosis with Nodule Bacteria

G. G. MAISTRENKO, N. Y. GORDIENKO, T. S. ANCHUGOVA

Effect of high nitrogen extra nutrition doses (1,5–3 norms) on the quantity, biomass, ultrastructure, nitrogenase activity of root nodules, as well as on the aboveground biomass and nitrogen content of plants 1–4 weeks after nitrogen addition was studied.

It was shown that nitrogenase activity decreased drastically during the first week, then it increased and 4 weeks later it reached the control level with a smaller dose of mineral nitrogen.

Changes in ultrastructure of intracellular endophyte were observed. They demonstrated a disturbance of symbiotic relations between macro- and microsymbionts.

Nitrogen extra nutrition provided an increase of soybean aboveground dry biomass at the plant vegetation phase but had a moderate effect on bean weight with a smaller nitrogen dose.

Key words: soybean, symbiosis, nitrogen, nitrogen fixation, structure of root nodule, nitrate assimilation.

Ключевые слова

Соя - симбиоз - корневые клубеньки - ультраструктура клубеньков - азот - азотфиксация - ассимилированный азот.

glycine max (Merr.) L. - соя symbios - симбиоз root nodule - корневые клубеньки ultrastructure of root nodule - ультраструктура корневых клубеньков nitrogen - азот nitrogen fixation - азотфиксация combined nitrogen - связанный, Синонимы{ ассимилированный азот mineral nitrogen - минеральный азот nitrate assimilation - ассимиляция нитратов level of nitrogen supply - уровни снабжения азота herbage dry matter - сухая биомасса надземной части a week after nitrogen entering - недели после внесения азота