ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР имени В.С. ПУСТОВОЙТА

На правах рукописи

Бубнова Любовь Александровна

МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ХОЛОДОУСТОЙЧИВЫХ ГЕНОТИПОВ ПРИ СЕЛЕКЦИИ СОИ ДЛЯ РАННИХ СРОКОВ ПОСЕВА

4.1.2 селекция, семеноводство
и биотехнология растений

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
доктор сельскохозяйственных наук
член-корреспондент РАН
Зеленцов Сергей Викторович

Краснодар–2025

СОДЕРЖАНИЕ

		стр.
ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ		4
ВВЕДЕНИЕ		7
ГЛАВА 1	**КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КУЛЬТУРЫ СОИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)** ……..	15
1.1	Хозяйственное значение ……..	15
1.2	Ботаническая характеристика ……..	18
1.3	Требования сои к теплу …….……..…….	22
1.4	Холодо- и заморозкоустойчивость……..	29
1.5	Селекция сои на холодоустойчивость……..	32
ГЛАВА 2	**УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ**	42
2.1	Почвенно-климатические условия в пунктах проведения исследований ……..	42
2.1.1	Климат и погодные условия……...	43
2.1.2	Характеристика почв……. ……..	59
2.2	Материал и методы проведения исследований ……	61
ГЛАВА 3	**МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА И СЕЛЕКЦИЯ ХОЛОДО- И ЗАМОРОЗКОУСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ СОИ**	70
3.1	Полевые методы оценки сои на холодо- и заморозкоустойчивость ……	70
3.1.1	Использование очень ранних весенних сроков посева.	70
3.1.2	Использование осенних сроков посева..…….	73
3.2	Лабораторные методы оценки заморозкоустойчивости сортообразцов сои ……	79
3.2.1	Оценка заморозкоустойчивости сои при различных отрицательных температурах и фиксированной длительности экспозиции …….	80
3.2.2	Динамическая оценка заморозкоустойчивости сои при различных температурах и экспозициях…….	86
3.3	Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости сои…… ……	90
3.3.1	Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости в лабораторных условиях…….	90
3.3.2	Матрикальная разнокачественность по холодоустойчивости в полевых условиях..…….	99
3.3.3	Оценка вклада водорастворимых углеводов в формирование заморозкоустойчивости сои…..…….	101

3.4 Коллоидный метод оценки сортообразцов сои на заморозкоустойчивость…..…… …… 104
3.4.1 Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур……. 104
3.4.2 Гипотезы и возможные механизмы заморозкоустойчивости…… 108
3.4.3 Экспериментальная проверка гипотез заморозкоустойчивости…….. 114
3.4.4 Физико-химические свойства цитозоля сои при переохлаждении…… 119
3.5 Выделение исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых линий и сортов сои……..…… 130
3.5.1 Зависимость холодо-и заморозкоустойчивости линий сои от содержания коллоидов в цитозолях…..…… 131
3.5.2 Выделение холодоустойчивых линий сои с использованием криоседиментационного метода оценки заморозкоустойчивости…… 142
3.5.3 Полевая оценка выделенных криоседиментационным методом холодоустойчивых линий сои…..…….. 145
3.5.4 Ранний холодоустойчивый сорт сои южного экотипа Ирбис……. 152
3.5.5 Среднеранний холодоустойчивый сорт сои южного экотипа Барс……. 157
3.5.6 Ранний холодоустойчивый сорт сои южного экотипа Иней…… 161
3.5.7 Очень ранний холодоустойчивый сорт сои северного экотипа Баргузин…….. 166

ЗАКЛЮЧЕНИЕ…… 174

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ……... …….. 178

СПИСОК ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ …… 179

ПРИЛОЖЕНИЯ……... ……..….. 203

ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Закаливание (закалка) – приобретение растениями устойчивости к неблагоприятным условиям — морозам, холоду и др. Возникающие при закаливании свойства обусловливаются изменениями обмена веществ [164].

Заморозки — понижения температуры ниже 0 °С в приземном слое атмосферы высотой до 2 м, или на почве, вечером или ночью, при положительной температуре воздуха днём [172].

Заморозкоустойчивость – способность растений без существенных повреждений надземной части выдерживать кратковременные (менее суток) понижения температур воздуха до отрицательных значений – заморозки [75].

Застудневание – снижение текучести и повышение упругой деформации раствора высокомолекулярных соединений (коллоидных растворов) при охлаждении [56].

Индетерминантный – неограниченный тип роста, продолжающийся после цветения. Верхушка стебля тонкая, с единичными бобами или без них [33].

Истинный раствор – раствор, в котором размеры частиц растворенного вещества молекулярного, атомного или ионного уровня (10^{-10} – 10^{-11} м), и сопоставимы с размером частиц растворителя [152; 174].

Коагулят – осадок или всплывающее образование, образовавшееся в результате потери агрегативной устойчивости коллоидного раствора [169].

Коагуляция – физико-химические процессы слипания мелких частиц дисперсных систем (коллоидных растворов) в более крупные агрегаты под влиянием сил сцепления с образованием коагуляционных структур [79]

Коллоидные частицы (мицеллы) – ассоциированные надмолекулярные коллоидные частицы, полимолекулярные обособленные образования с поверхностным зарядом в виде гигантских полиионов со свойствами электролита, образующие дисперсную фазу в растворе [95; 169].

Коллоидный раствор (коллоидная система) – термодинамически нестабильный раствор более крупных, чем в истинном растворе, коллоидных

частиц (мицелл) в виде агрегатов молекул или атомов размером 10^{-7}–10^{-9} м в дисперсионной среде (растворителе). Отличается гетерогенностью, т. е. наличием поверхности раздела фаз в виде поверхностных зарядов мицелл [152; 169].

Криогенный – полученный или функционирующий в условиях отрицательных температур.

Криокамера – холодильное устройство, обеспечивающее стабильное поддержание заданной отрицательной температуры.

Криоколлоид – раствор коллоидных мицелл в растворителе (воде), сохраняющих термодинамическую стабильность (поверхностный заряд, препятствующий коагуляциии и седиментации) в условиях отрицательных температур.

Криоповреждения – необратимые повреждения тканей и органов растений, вызванные сильным охлаждением до отрицательных температур.

Криоседиментация – оседание в осадок коллоидных частиц вследствие потери ими поверхностного заряда в условиях отрицательных температур и коагуляции с образованием укрупнённых агрегатов.

Криоустойчивость – способность растений сохранять жизнеспособность в условиях отрицательных температур.

Матрикальная разнокачественность – различия семян в пределах растения по морфологическим признакам, биохимическому составу и физиологическому состоянию, способности прорастать и обеспечивать определенную продуктивность растений в потомстве вследствие неодинакового местонахождения семян на материнском растении [105].

Морозостойкость (морозоустойчивость) – способность растений выдерживать без повреждений отрицательные температуры [149; 164].

Повышенная холодоустойчивость – холодоустойчивость растений сои на ранних этапах развития, обеспечивающая повышенную активность метаболизма при низких положительных температурах и выживаемость при заморозках до минус 4,5–5,0 °С.

Полудетерминантный – промежуточный между индетерминантным (неограниченным) и детерминантным (ограниченным) типами роста, ближе к индетерминантному, завершающийся к концу цветения. Верхушка стебля полутонкая с укороченными междоузлиями и единичными бобами [33].

Примордиальные листья – пара простых зародышевых листьев, зачатки которых закладываются ещё при формировании семени на материнском растении, и разворачиваются в первом надсемядольном узле проростка [154].

Промораживание – искусственное охлаждение объекта до температуры ниже точки замерзания воды (0 °C).

Седиментация – оседание укрупнённых коагулировавших частиц дисперсной фазы (коллоидов) из раствора под действием гравитационного поля [169].

Температура (точка) кристаллизации – температура, при которой раствор совершает фазовый переход из жидкого состояния в твёрдое с образованием кристаллов растворителя [12].

Фотопериодизм – реакция растений на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении роста и развития и связанная к сезонным изменениям внешних условий [173].

Холодоустойчивость – устойчивость растений к низким положительным температурам окружающей среды (1–10 °C) [149].

Цитозоль – сложнокомпонентный водный раствор, заполняющий внутреннее пространство клетки [205]. Жидкая фракция цитоплазмы живой клетки, не включающая мембраны и субклеточные структуры [189].

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень проработанности темы. Соя, как очень ценная белково-масличная культура мирового земледелия, является лидером среди возделываемых зернобобовых культур во всём мире [8; 122; 123]. В последние десятилетия в России наблюдается непрерывный рост валовых сборов сои, который обеспечивается как расширением посевных площадей под этой культурой, так и увеличением её урожайности. Внутрироссийский валовый сбор сои в 2019 г. достиг 4,5 млн. т, что более чем в 12 раз превысил средний показатель 90-х годов прошлого столетия [116].

В современной России соя успешно выращивается в не менее чем 40 субъектах Федерации. Основные посевные площади расположены в Дальневосточном, Центральном, Южном, Приволжском и Сибирском федеральных округах. Однако в большинстве районов интенсивного соесеяния в Южном, и частично в Центральном и Приволжском федеральных округах, в последние два десятилетия, количество осадков во второй половине лета, как правило, заметно снижается, а частые суховейные ветры способствуют развитию позднелетних засух, подтверждая тенденцию нарастающего потепления и сезонной аридизации юга России [59; 118; 119; 159]. При посеве сои в этих регионах в оптимальные (майские) сроки, созревание большинства возделываемых сортов приходится на I–II декады сентября. Налив семян у таких сортов проходит в августе, часто на фоне позднелетних почвенных засух различной длительности и интенсивности, которые являются главным фактором снижения урожайности сои.

В связи с этим в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК была начата реализация комплексной программы по повышению адаптивности вновь создаваемых сортов сои к возделыванию в высокотемпературных и засушливых климатических условиях. Одним из перспективных путей решения этой задачи может быть сдвиг посева на более ранние сроки, что повысит эффективность использования растениями сои осенне-зимних запасов влаги, обеспечит более благоприятные по влагообеспе-

ченности условия для формирования семян и завершения их полного налива до наступления позднелетних засух [55; 65; 70].

Для успешного и рентабельного выращивания сои в зонах неустойчивого и недостаточного увлажнения юга России требуются специализированные холодо- и заморозкоустойчивые сорта южного экотипа. При посеве в очень ранние сроки такие сорта должны быстрее прорастать при пониженных положительных температурах почвы, а на начальных этапах онтогенеза без повреждений выдерживать возможные возвратные заморозки на почве. При возделывании в оптимальных по увлажнению условиях и при оптимальных сроках посева такие сорта должны обеспечивать урожайность не ниже обычных слабо холодоустойчивых сортов [65; 70].

До настоящего времени, из-за недостатка сведений о физиолого-биохимических механизмах холодо- и заморозкоустойчивости сои, реакция сои на понижение температуры окружающей среды, в том числе до отрицательных значений, остаётся слабо прогнозируемой. Практически отсутствуют, за единичными исключениями, холодоустойчивые сорта сои южного экотипа, способные прорастать и вегетировать при ранневесенних пониженных температурах воздуха и почвы, пригодные для посева в очень ранние сроки.

Таким образом, для практической реализации Федеральной программы расширения посевных площадей сои в России, в том числе в южных соесеющих регионах с повышенной вероятностью летних засух, необходимы исследования, направленные на дальнейшее изучение реакции сои на пониженные положительные и отрицательные температуры внешней среды, и создание пригодных для возделывания в условиях ранневесеннего холодового стресса сортов. В связи с этим, проведение всесторонних исследований, направленных на совершенствование известных, и разработку новых методов выделения исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои в климатических зонах с недостатком влаги в летний период, является актуальным.

Цели и задачи исследований. Основной целью настоящих исследований является оптимизация известных методов оценки холодоустойчивости, разработка

новых методов выделения исходного материала для получения холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои южного экотипа, пригодных для очень ранних сроков посева в южных регионах России.

Для выполнения этой цели решаются следующие задачи:

1. Оценить пригодность и селекционную эффективность для сои существующих полевых и лабораторных методов оценки холодо- и заморозкоустойчивости на начальных этапах онтогенеза;

2. Определить оптимальные режимы оценки растений сои в условиях отрицательных температур с целью дифференциации исходного материала по заморозкоустойчивости;

3. Выявить межсортовой полиморфизм по реакции сои на отрицательные температуры и выделить наиболее холодо- и заморозкоустойчивый исходный материал;

4. Изучить в динамике реакцию цитоплазмы растений на отрицательные температуры и на основе выявленных закономерностей разработать эффективный метод оценки сои на холодо- и заморозкоустойчивость;

5. С использованием известных и новых методов на основе выделенного холодо- и заморозкоустойчивого исходного материала создать холодоустойчивые сорта сои южного экотипа, пригодные для посева в очень ранние сроки.

Научная новизна. Проведена сравнительная оценка существующих полевых и лабораторных методов оценки сои по признакам холодо- и заморозкоустойчивости в фазы семядольных и примордиальных листьев.

Впервые для обеспечения надёжности оценки исходного материала для селекции в условиях гарантированного воздействия пониженными положительными и отрицательными температурами воздуха на начальных этапах развития растений сои предложены осенние посевы.

Изучен широкий набор коллекционных образцов и селекционных линий сои, и выделены ценные исходные холодоустойчивые формы, способные быстро прорастать и развиваться при пониженных положительных температурах почвы, и

без повреждений выдерживать кратковременные заморозки до минус 5 °С на начальных этапах онтогенеза.

Впервые установлены температурные и временные критерии устойчивости сои к отрицательным температурам и выявлена матрикальная разнокачественность исходного материала сои по холодо- и заморозкоустойчивости.

Впервые выделено три этапа отклика растений сои на непрерывное воздействие отрицательных температур, включающие этап охлаждения до окружающей температуры, этап собственно заморозкоустойчивости, и этап необратимых криогенных повреждений тканей и замерзание растений.

Впервые в мире разработана криоколлоидная гипотеза заморозкоустойчивости сои. В рамках этой гипотезы показано, что сохранение переохлаждённого цитозоля сои в жидкой фазе определяется массовой долей цитоколлоидов и термодинамической стабильностью их поверхностных зарядов при отрицательных температурах.

На основе криоколлоидной гипотезы впервые сформулированы основные элементы криоседиментационного метода селекционного отбора сои на повышенную заморозкоустойчивость и разработано уравнение расчёта индексов термодинамической устойчивости цитозолей сои *Cr* к отрицательным температурам.

Впервые установлено, что оценка растений сои при значениях отрицательных температур минус 3–6 °С и экспозиции 3–8 ч позволяет дифференцировать исходный материал сои по устойчивости коллоидных компонентов их цитозолей к криотермальной коагуляции и седиментации.

Впервые в мире установлено, что на фоне сверхкритических для сои отрицательных температур ниже минус 5 °С и экспозиции свыше 6 ч цитозоли более заморозкоустойчивых генотипов сои отличаются увеличенными объёмами седиментировавших коллоидных коагулянтов и пониженной, относительно слабо заморозкоустойчивых форм, остаточной концентрацией клеточного сока после размораживания.

Впервые в России выведены холодо- и заморозкоустойчивые сорта сои южного экотипа, пригодные для очень ранних сроков посева, слабо реагирующие на

укороченные весенние фотопериоды, и выдерживающие весенние заморозки до минус 5 °С.

Установлена пригодность использования криоседиментационного метода оценки исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов северного экотипа, позволившего вывести сорт сои, успешно вызревающий в условиях недостаточного теплоснабжения и холодового стресса, и пригодный для возделывания в Восточной Сибири

Практическая значимость результатов. Выявлены достоинства и ограничения существующих полевых и лабораторных методов оценки исходного материала для селекции сои на холодо- и заморозкоустойчивость. Впервые в России предложен осенний способ посева исходного материала сои для обеспечения гарантированного воздействия на растения отрицательных температур.

Выживаемость растений сои в лабораторных условиях при воздействии отрицательных температур минус 3–6 °С и экспозиции 3–8 ч предложено использовать, как селекционный критерий для выявления полиморфизма заморозкоустойчивости сои на ранних этапах онтогенеза, а также для отбора наиболее заморозкоустойчивых особей и сортообразцов.

Впервые разработан, основанный на седиментации цитоколлоидов криоседиментационный метод селекционного отбора сои на повышенную заморозкоустойчивость.

В результате комплексного использования полевых, лабораторных, в том числе, криоседиментационного, методов оценки на холодоустойчивость, было выделено пять холодо- и заморозкоустойчивых линий сои с высокими индексами холодоустойчивости, пригодных для использования в селекции в качестве холодоустойчивых сортов и в качестве источников этого признака в гибридизации.

Практическая значимость разработанных новых, и оптимизированных полевых и лабораторных методов оценки сои по признакам холодо- и заморозкоустойчивости подтверждена авторским свидетельством № 10235 на холодоустойчивый сорт сои Ирбис южного экотипа, допущенный к использованию в Северо-

Кавказском и Центрально-Черноземном регионах РФ; на холодоустойчивый сорт Барс южного экотипа, решением экспертной комиссии ФГБУ «Госсорткомиссия РФ», рекомендованный к включению в Госреестр с 2020 г., и использованию в Северо-Кавказском и Нижневолжском регионах РФ; авторским свидельством № 11568 на холодоустойчивый сорт Иней южного экотипа, допущеный к использованию в Северо-Кавказском регионе РФ; авторское свидетельство № 12170 на холодоустойчивый сорт Баргузин, рекомендованный к включению в Госреестр с 2022 г. и допущенный использованию в Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском, Средне-Волжском, Уральском и Восточно-Сибирском регионах РФ.

Методология и методы исследований. При планировании и проведении исследований в качестве источников информации использовались научные статьи, монографии по отдельным аспектам исследуемой темы. Теоретико-методологическую основу исследований составили методы формулирования рабочих гипотез, методы планирования и проведения лабораторных и полевых экспериментов. Все измерения и наблюдения проводили согласно общепринятым для сои методикам. Полученные экспериментальные данные обрабатывали с применением алгоритмов биометрической статистики.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Особенности полевого и лабораторного методов оценки исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои.

2. Реакция растений сои на воздействие различного диапазона отрицательных температур и фиксированной длительности экспозиции.

3. Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур в криокамере.

4. Гипотеза отсроченной криогенной седиментации коллоидов клеточного сока.

5. Криоколлоидный метод оценки растений сои по признаку холодо- и заморозкоустойчивости в лабораторных условиях.

6. Созданные 4 холодо- и заморозкоустойчивых сорта сои, из которых 3 южного экотипа – сорта Ирбис, Барс и Иней, внесены в Госреестр в 2019, 2020 и

2021 гг. Очень ранний холодо- и заморозкоустойчивый сорт северного экотипа Баргузин прошёл Государственное сортоиспытание в 2022 г.

Степень достоверности и апробация результатов исследований подтверждается значительным объёмом экспериментальных данных, накопленных в результате девятилетних исследований, выполненных с применением современных методик полевого опыта, стандартных алгоритмов математического анализа и положительными результатами апробации оптимизированных и самостоятельно разработанных методов, и выведенных холодоустойчивых сортов сои**.**

Результаты исследований докладывались: на V всероссийской научно-практической конференции молодых учёных «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» г. Краснодар, 2011 г.; на IV международной научно-практической конференции «Научно-техническое творчество молодёжи – путь к обществу, основанному на знаниях», г. Москва, 2012 г.; на 9-ой международной школе молодых учёных «Системная биология и биоинформатика, SBB-2017» г. Ялта, 2017 г., а также результаты работы и выводы ежегодно докладывались в виде аспирантского отчёта на заседаниях методической комиссии ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (2011, 2012, 2016, 2017 гг.)

Публикация результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 13 научных работ, в том числе 6 публикаций в изданиях, рекомендованных ВАК. Получено 4 авторских свидетельств и 4 патента на сорта сои.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 220 страницах и состоит из введения, глав, выводов, практических рекомендаций, списка литературных источников (244 наименование, в том числе 65 – иностранных авторов). Диссертация включает 40 таблиц, 45 рисунков и 11 приложений.

Личный вклад автора. Совместно с научным руководителем выбрана тема и разработана структура диссертации, проведено планирование экспериментов, подготовлены публикации. Диссертация содержит фактический материал, полученный непосредственно автором, или с его непосредственным участием, в течение 2011–2019 годов на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ

ВНИИМК, г. Краснодар. Вклад автора в широтном эксперименте на центральной экспериментальной базе Сибирского института физиологии и биохимии растений, г. Иркутск, состоит в разработке схемы и методики экспериментов, подборе и пересылке семенного материала, селекторной методической помощи при проведении фенологических и биометрических измерений и анализе полученных результатов.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю, члену-корреспонденту РАН, доктору сельскохозяйственных наук Зеленцову Сергею Викторовичу за постоянную и неоценимую помощь, внимание и поддержку, оказываемые на всех этапах выполнения диссертационной работы; ведущему научному сотруднику отдела сои ВНИИМК Е. В. Мошненко за теоретическую и практическую помощь в проведении полевых и лабораторных опытов; сотрудникам отдела сои за помощь в проведении полевых опытов; ведущему научному сотруднику лаборатории молекулярно-генетических исследований ВНИИМК С. А. Рамазановой за выполнение ДНК-анализов созданных сортов. Автор выражает глубокую благодарность заведующему лабораторией физиолого-биохимической адаптации СИФИБР СО РАН кандидату биологических наук Н. В. Дорофееву, и научному сотруднику этой лаборатории Н. Б. Катышевой за неоценимую помощь в организации и проведении полевых экспериментов в условиях Иркутской области.

ГЛАВА 1

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1Хозяйственное значение сои

Культурная соя *Glycine max* (L.) Merrill – однолетнее травянистое растение семейства Бобовые – Leguminosae Juss. (син.: Мотыльковые – Papilionaceae Giseke) [48; 84;147; 216; 241]. Как обособленный вид, предковая дикорастущая форма будущей культурной сои сформировалась около 16 млн. лет назад, став одной из составляющих компонентов формирования растительного покрова Земли [9; 222; 241]. Согласно международной хроностратиграфической шкале, это событие состоялось в Миоценовой эпохе Неогенового периода Кайнозойской эры [215].

Как культурное растение, соя также имеет длительную историю, и сформировалась не менее 6–7 тысяч лет тому назад в Китае. Сведения о посевах этой культуры наряду с рисом и пшеницей в китайских рукописях упоминаются за 4–5 тысяч лет до нашей эры [48; 131; 154; 190; 191; 213; 222; 241].

В последние годы (по данным ФАО за 2018 г.), соя возделывалась не менее чем в 90 странах на пяти континентах, приобретя статус стратегически важной для решения глобальной продовольственной проблемы мира белково-масличной культуры. По статистическим данным ФАО на 2018 г. общая площадь под этой культурой в мире составляет 124,9 млн. га [197]. В настоящее время практически нет ни одной страны, которая не использовала бы сою или продукты её переработки [8; 48; 51; 98; 114; 122; 198; 212].

Широкий полиморфизм генофонда сои по фотопериодическим реакциям, интенсивная адаптивная селекция сортов в различных эколого-географических и широтных условиях, а также их активная интродукция позволили распространить возделывание этой культуры практически на все материки, кроме Антарктиды. В настоящее время зона распространения культурной сои охватывает почти сплошную полосу от 58–60° в Северном полушарии (Канада, Россия, Швеция), и до 48–

53° – в Южном полушарии (Аргентина), сформировав практически непрерывный диффузный ареал вторичного формообразования, опоясывающий весь земной шар [9; 51; 61; 190; 222; 241]. Самые раннеспелые сорта постоянно или периодически возделываются в крайне северных и крайне южных областях мирового ареала культуры: в Амурской области и Хабаровском крае, в Латвии, Западной Сибири, в северо-восточном Китае, в Польше, Германии, Швеции, в северных штатах США и в Канаде, на юге Аргентины и Новой Зеландии. В большинстве стран Юго-Восточной Азии, а также Аргентины и Бразилии, отличающихся продолжительным безморозным периодом, или его полным отсутствием, сорта сои сеют второй культурой после риса, пшеницы, озимого ячменя и рано убираемых кормовых трав [9; 48; 61; 85; 98; 198].

Во всех случаях успешное возделывание отдельного сорта сои возможно только в достаточно узком диапазоне длин дня и географических широт, как правило, не превышающим ± 2–3 градуса по широте от точки выведения, и определяемым эпистатическим взаимодействием всех доминантных и рецессивных аллелей генов фотопериодической чувствительности [8; 42; 70; 229]. Поэтому зона максимальной адаптивности каждого сорта, как правило, ограничена достаточно узкой полосой – 100–150 миль по широте [8; 43; 198].

История промышленного возделывания сои в России насчитывает не более века. На всём протяжении этого периода времени посевные площади под этой культурой неуклонно возрастали. Так, в 1925 г. во всём СССР (только в РСФСР) было посеяно 16,6 тыс. га. В 1930 г. – уже 321,9 тыс. га, из них площадь посевов сои в РСФСР составила 220,5 тыс. га [111]. А в 2019 г. посевные площади, отведённые под эту культуру в Российской Федерации, впервые за всю историю возделывания отечественной сои, превысили 3 млн. га, а валовые сборы её зерна, при средней урожайности 1,64 т/га, превысили 4,5 млн. т [116]. Среднемировая урожайность сои в 2015–2018 гг. составляла 2,68–2,85 т/га, а в почвенно-климатических условиях России в эти же годы – 1,30–1,47 т/га [197]. Основные посевные площади сои в Российской Федерации сосредоточены в Дальневосточном, Центрально-Черноземном и Северокавказском регионах. Наиболее благоприятным

регионом страны для возделывания сои по природно-климатическим условиям до последнего десятилетия являлся Краснодарский край [88; 98; 114; 122]. Однако, в связи с климатическими изменениями на территории России в виде потепления и перераспределения летних осадков, к концу 2010-х годов лидером по урожайности сои стал Центрально-Черноземный регион [127; 128].

Высокие объёмы производства зерна сои в мире, составившие в 2018 г. 348 млн. 712 тыс. т, обусловлены её уникальным биохимическим составом и широчайшим многофункциональным использованием, что обеспечивает значительные преимущества по сравнению с другими сельскохозяйственными культурами [8; 122; 123; 190; 197; 222; 241]. По выражению академика А. А. Бабича, соя – это чудо природы [9].

Одним из основных направлений использования сои, наряду с пищевым и кормовым, является получение растительного масла и продуктов его переработки. Среди важнейших масличных культур – рапса, подсолнечника, арахиса, хлопчатника, масличной пальмы, а также сои, в совокупности составляющих около 97 % мирового производства всех масличных культур, соя по объёму производства занимает первое место. Из общего мирового производства растительных масел на долю соевого приходится не менее 30 % [122; 198].

Достоинством соевого масла является высокая доля полиненасыщенных незаменимых жирных кислот, достигающих 82–87 % от общего количества. Соотношение ненасыщенных жирных кислот к насыщенным, в соевом масле, позволяет считать его наиболее ценным для удовлетворения физиологических потребностей человека. Такое масло не нуждается в купажировании или коррекции за счёт употребления других продуктов питания [123; 176; 221].

Жмыхи и шроты, остающиеся после извлечения масла, являются непревзойденной кормовой добавкой, восполняющей дефицит белка в кормовых смесях для многих видов животных, птиц и рыб [122; 123; 176].

Являясь одной из важнейших сельскохозяйственных культур мирового земледелия, соя имеет высокое (37–45 %) содержание белка. По полноценности соевый белок относится к группе лучших растительных белков. Благодаря

хорошей растворимости в воде белок соевых семян легко усваивается организмом, а по набору и соотношению аминокислот он очень близок к белкам животного происхождения, в частности, к белку куриных яиц [8; 122; 123; 241].

Отличительной особенностью белка сои по сравнению с зерновыми и масличными культурами является его сбалансированность по аминокислотному составу, что обеспечивает большие преимущества не только перед зерновыми и масличными, но практически всеми зернобобовыми культурами [8; 48; 122; 198].

Неоценима и агрономическая роль сои как почвоулучшающей культуры и хорошего предшественника в севооборотах. Благодаря симбиотической азотфиксации соя не только экономно использует запасы этого элемента из почвы, но и восполняет их за счёт накопления его в корнях и надземных растительных остатках. Это способствует лучшему проникновению влаги в почву, её экономному расходованию и получению высоких урожаев следующих за соей культур [7; 8; 9; 48; 98; 114; 160; 161; 180; 208].

При наличии азотфиксирующих бактерий на корнях соя оставляет в почве до 50–80 кг азота на 1 га, который в отличие от азота минеральных удобрений не загрязняет окружающую среду и легко усваивается другими культурными растениями. Прибавка урожайности зерновых после сои в отдельных случаях может достигать 86–113 % [160; 180; 182].

Таким образом, благодаря уникальному химическому составу семян, многофункциональному использованию, достаточно широкой эколого-географической адаптированности к различным условиям произрастания соя является очень ценной культурой.

1.2 Ботаническая характеристика сои

Род Соя (*Glycine* Willd.) включает не менее 23 многолетних травянистых видов из подрода *Glycine* Willd. Австралийского и Юго-Восточного Азиатского центров происхождения, и 2 однолетних травянистых видов из подрода *Soja* (Moench) F.J. Herm. Северо-Восточного Азиатского (Китайского) центров проис-

хождения [33; 58;63; 83; 158; 207; 232; 235].

Подрод *Glycine* представлен следующими видами: *G. albicans; G. arenaria; G. argyrea; G. canescens; G. clandestina; G. curvata; G. cyrtoloba; G. falcata; G. hirticaulis; G. lactovirens; G. latifolia; G. latrobeana; G. microphylla; G. pindanica; G. tabacina; G. tomentella; G. peratosa*; *G. rubiginosa*; *G. pullenii*; *G. aphyonota*; *G. dolichocarpa*; *G. pescadrensis* и *G. stenophita*. [33; 61; 207; 233; 234].

Австралийские виды сои, входящие в подрод *Glycine*, отличаются многолетним циклом развития, широким геномным полиморфизмом, и представляют собой наиболее архаичные формы сои. Соответственно, комплекс признаков этих видов может условно служить начальной точкой отчёта при изучении филогенеза сои. Некоторые виды этой группы распространились также в Юго-Восточной Азии [87; 212; 235; 244].

Виды сои Китайского центра происхождения, входящие в подрод *Soja* и объединённые общим геномом GG, практически всеми легуминистами признаются эволюционно более продвинутыми из-за однолетнего цикла развития [232].

Подрод Soja состоит из двух видов: дикорастущего вида *G. soja* Sieb. et Zucc. (син: *G. ussuriensis* Reg. et Maack.) и культивируемого вида *Glycine max* (L.) Merrill. (син.: *G. hispida* (Moench) Maxim.). Сюда же относится полукультурный вид с не окончательно определённым таксономическим положением – соя изящная или тонкая *G. gracilis* Skvortzovii [51; 147], иногда определяемый как подвид культурной сои – *G. max* var. *gracilis* Teplyak. [33]. Филогенетически, наиболее архаичным видом в подроде Soja является дикорастущий вид уссурийской сои *G. soja*. Этот вид практически всеми систематиками признан прямым предком возделываемой культурной сои *G. max* [48; 83; 87; 147; 154; 212].

Из всех дикорастущих видов к культурной сое морфологически наиболее близок вид соя яванская – *Glycine javanica* Taub. (син.: соя Вайта – *G. wightii* (R. Grah ex Wight and Arn.) Werdc.), впервые описанный на о. Ява, но имеющий центр происхождения в экваториальной части Восточной Африки [212]. Однако в начале 80-х годов XX века этот вид, на основании его плоидности 2n = 44, в отличие от 2n = 40 или 2n = 80 у остальных видов сои, был выделен из рода *Glycine* в новый са-

мостоятельный род *Neonotonia* genus nova Lachey под названием Неонотония яванская – *Neonotonia javanica* Lackey [179; 220].

Из Азиатского (Китайского) очага с более умеренным климатом ведут начало все возделываемые сорта сои [23;26; 48; 51; 86; 87]. Экономическое значение в роде *Glycine* имеет только культурная соя *G. max*, представляющая собой однолетнее травянистое растение, которое никогда не обнаруживалось в дикорастущем виде [33; 48; 83; 87; 212].

Для культурной сои характерна значительная изменчивость признаков растения: листьев, цветков и соцветий, бобов и семян [33; 48; 83; 87; 147; 154].

Корневая система сои – стержневая с грубым, длинным главным корнем с большим числом длинных боковых корней, проникающих до глубины 1,5–2,5 м. Корневые волоски очень короткие – всего 90–110 мкм. Основная масса боковых корней находится в пахотном слое почвы [48; 87; 185; 186; 240].

Стебель и ветви – прямые или коленчатые, толстые или тонкие. В большинстве случаев у коммерческих сортов сои длина стеблей может варьировать от 0,3 до 1,5 м в зависимости от группы спелости сорта и продолжительности фотопериода в течение вегетации. В отдельных случаях длина стеблей может составлять от 0,15–0,20 м до 5 м [69]. Тонкостебельные формы склонны к полеганию. Число ветвей на растении при оптимальной густоте стояния – 2–5 шт. Филогенетически молодые селекционные формы имеют ограниченный рост стебля. У дикорастущих форм отмечается неограниченный тип роста. Кроме того, имеется промежуточный тип роста [33; 48; 69; 87].

Листья сложные, тройчатосложные, различаются по величине и форме. Наиболее типичные для сорта листья располагаются в среднем ярусе. Листочки сложного листа широкояйцевидные с заострённым или притупленным окончанием, или овально-заострённым и клиновидные. Для всей трибы Фасолевых, включая подтрибу Глициниевых (Glycininae Benth.) типичными являются перисто-, реже пальчато-тройчатосложные листья. Листочки сложного листа могут быть в ряде случаев лопастными, а боковые – часто асимметричными относительно главной жилки. В генофонде вида культурной сои *G. max*, отличающегося тройча-

тосложным листом, встречаются отдельные формы с листьями, состоящими из 5–14 листочков [57; 85; 98; 154; 179].

Нормально развитый цветок сои включает чашечку с пятью сросшимися зубчиками; пять свободных лепестков; двубратственный андроцей, состоящий из десяти тычинок, девять из которых срослись в тычиночную трубку, и одной свободной, и верхней завязи из одного плодолистика. Формула цветка сои при этом имеет вид $\uparrow ♀ Ca_{1,2,2}\, Co_5\, A_{(9),1}\, G_1$. Пыльники с 3-4 гнёздами, рыльце плоское. [48; 67; 76; 147; 179; 188].

Цветки фиолетовые или белые, мелкие (длина венчика 6–8 мм), внешне непривлекательные, почти без запаха, собраны в короткие малоцветковые или длинные многоцветковые кисти с количеством цветков от 2 до 20 шт. Соцветия расположены в пазухах листьев, на верхушках стебля и на ветвях [48; 67; 76; 98; 131; 147].

Соя является облигатно самоопыляющимся видом растений с закрытоцветущими (более 98 % всех цветков на растении) цветками. В отдельных случаях у сои фиксируются факты перекрёстного опыления, как правило, не превышающие 0,1 % [48; 76; 120; 183].

Плод сои представляет собой многосемянный боб (монокарпий), вскрывающийся двумя створками по брюшному и спинному швам [47; 72; 93; 94]. Бобы содержат 1–3, реже 4 семени. В узлах формируется 1–3, реже до 6–8 бобов, в верхушечной кисти у детерминантных и полудетерминантных форм – до 5–8 бобов и более. Максимальная длина боба у культурной сои – 6 см, минимальная – 2 см. По форме бобы бывают прямые, слабоизогнутые и саблевидные. Окраска зрелых бобов изменяется от бледно-жёлтой до чёрной. На растении формируется от 10 до 150 шт. бобов в зависимости от формы и типа куста, а также условий внешней среды. Высота прикрепления нижних бобов варьирует от 2 до 30 см [33; 47; 48; 84; 86; 93].

Семя состоит из семенной оболочки и зародыша, в котором имеются две семядоли жёлтого, крайне редко зелёного цвета, гипокотиль и почечка, из которых при прорастании формируется корешок, проросток и листья. Семенная

оболочка бывает гладкой и блестящей, матовой, окрашена в жёлтый, зелёный, коричневый и чёрный цвет. В месте соединения плаценты от створки боба к семени формируется рубчик жёлтого, коричневого или чёрного цвета [47; 48; 85; 131; 154].

Семена существенно различаются по величине, форме, окраске оболочки и рубчика. Масса 1000 семян, в целом для вида, колеблется от 40 до 520 г, у находящихся в производстве наиболее распространенных коммерческих сортов этот диапазон составляет 100–250 г. Семена по форме бывают шаровидные, овальные, вытянуто-овальные и плоско-округлые. По величине они делятся на мелкие (4–5 мм диаметром), средние (6–8 мм) и крупные (> 8 мм диаметром). Окраска оболочки у большинства зерновых сортов жёлтая, но встречается также зелёная, коричневая, чёрная, пёстрая [33; 47; 48; 85; 154].

Все части растения сои, кроме семени и венчика цветка, покрыты волосками белого или рыжего цвета разных оттенков, густоты. В пределах вида очень редко встречаются неопушенные формы [48; 85].

Соя является фотопериодически высокочувствительной культурой. Отклонения продолжительности светового дня от генотипического оптимума способствует существенному изменению продолжительности вегетативного роста, а также времени наступления и длительности фаз цветения и созревания. Поэтому фотопериодическая чувствительность сои является одним из её главных адаптивных признаков [48; 60; 62; 98; 151].

1.3 Требования сои к теплу

Исходя из того факта, что все дикорастущие виды сои подрода *Glycine* Австралийского и Юго-Восточного Азиатского центра происхождения, а также неонотония яванская (соя яванская) Восточно-Африканского центра происхождения, филогенетически сформировались в тропической климатической зоне Африки, Юго-Восточной Азии и Австралии, все они не имеют генетической устойчивости к отрицательным и низким положительным температурам (рис. 1.1). Соот-

ветственно, все эти дикорастущие виды не попадали под давление естественного отбора в низкотемпературных условиях, эволюционно не могли сформировать комплексы генов холодо- и заморозкоустойчивости.

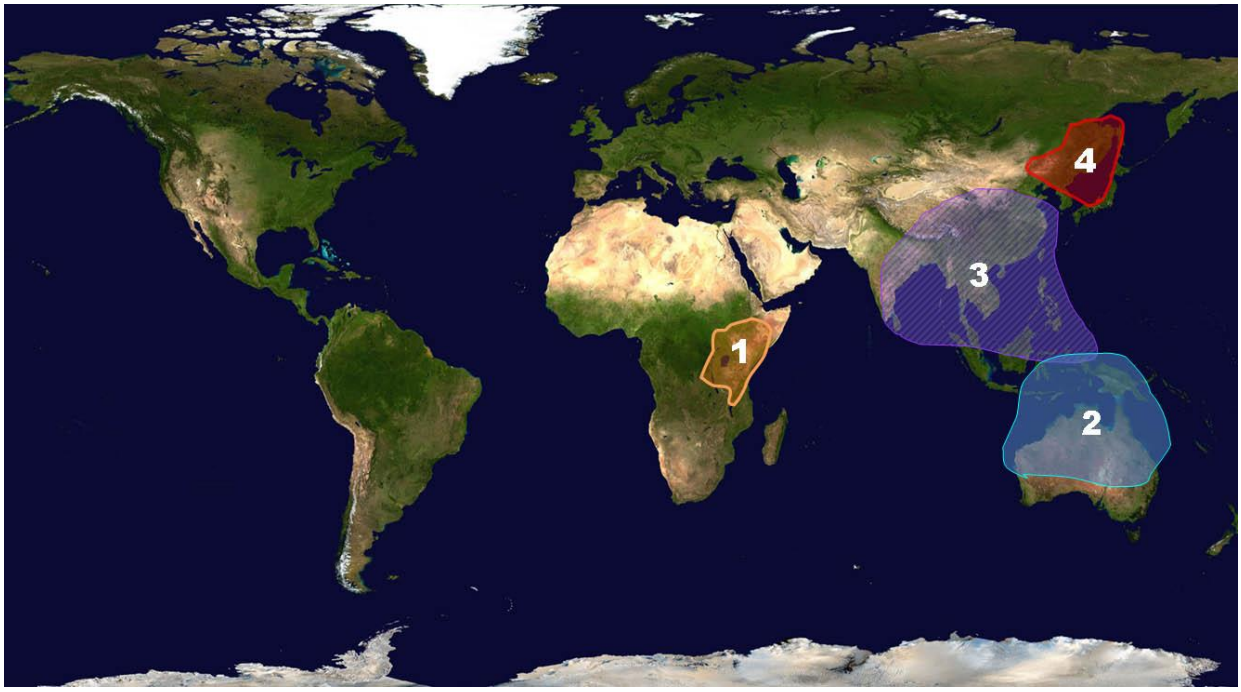


Рисунок 1.1 – Сводная карта очагов формирования дикорастущих и культурного вида сои.
(по Н.И. Вавилову [23; 26]; П.М. Жуковскому, [51; 53]; Н.И. Корсакову [83; 84; 87]; T. Hymowitz, [212; 213]; J.A. Lackey, [220]; B.E. Pfeil et al., [233; 234]; С.В. Зеленцову [61]).
1 – Восточно–Африканский очаг (неонотония яванская); 2 – Австралийский очаг;
3 – Юго-Восточный Азиатский очаг; 4 – Китайский очаг

Однолетние виды сои из подрода *Soja*, включая дикорастущую сою уссурийскую *G. soja*, полукультурную сою тонкую (изящную) *G. gracilis*, и культивируемый вид культурной сои *G. max*, сформировались в условиях умеренного климата в пределах Китайского очага, северная граница которого включает довольно холодные территории уссурийской тайги на Дальнем Востоке России [48; 83; 147; 154]. Поэтому, как минимум, в генофонде таёжных популяций сои уссурийской теоретически могли накопиться комплексы генов холодо- и заморозкоустойчивости. Подтверждением этому являются сведения о выживании сои уссурийской при заморозках до минус 6–8 °С [8; 75]. В селекционных учреждениях Сибири и Дальнего Востока при гибридизации дикорастущей и культурной сои осуществ-

лялись неоднократные попытки выделения межвидовых гибридных форм с повышенной морозоустойчивостью [8]. Однако практические результаты искусственной передачи этого признака от дикорастущего родителя и его закрепления в культурных формах сои, пока неизвестны.

Поэтому на протяжении практически столетнего (с начала 20-х годов XX века) комплексного изучения сои, в том числе в условиях Дальнего Востока, сформировалось консолидированное мнение, что культурная соя остаётся довольно теплолюбивым растением с повышенными требованиями к суммам активных температур [7; 13; 22; 28; 48; 49; 51; 77; 78; 83; 86; 97; 98; 114; 147; 154; 151; 168].

По требованию к суммам активных положительных температур (> 10 °C) за вегетацию существующие сорта сои условно разделяются на три группы: малотеплоёмкие, способные успешно завершить все этапы онтогенеза при суммах активных температур 1600–2200 °C (раннеспелые); среднетеплоёмкие, для завершения вегетации требующие 2200–2800 °C (среднеспелые) и высокотеплоёмкие, нуждающиеся для полного цикла своего развития в суммах активных температур не менее 2800–3600 °C (позднеспелые) [10; 11; 48; 97; 202].

Требования сои к теплу на разных этапах органогенеза неодинаковы, и возрастают от этапов прорастания семян до цветения, снижаясь в фазы налива семян и их созревания [10; 48; 77; 78]. Однако в целом, соя относится к холодочувствительным организмам, с высоким риском прекращения развития при температурах ниже 15 °C, и высоким риском повреждения всех частей растения при температурах ниже 0 °C [194; 210].

Продолжительность периода от посева до появления всходов сои может варьировать от 6–7 сут при оптимальном прогревании почвы (20–22 °C), до 20–25 сут – при температурах почвы 8–10 °C. при более низких температурах почвы семена сои медленнее набухают, не прорастая, или появление проростков очень затягивается. Это приводит к ослаблению всходов, снижению их жизнедеятельности, к повышенному поражению патогенной микрофлорой. Это необходимо учитывать при установлении её сроков сева. Поэтому сроки посева сои в условиях умеренного климатического пояса, на протяжении длительного времени опреде-

ляются прогреванием верхнего слоя почвы на глубине заделки семян, по разным оценкам, от 10–14 до 16–18 °С. [10; 13; 28; 48; 50; 77; 97; 114; 132; 151; 168].

Максимальные потребности сои к теплу проявляются в период цветения. По данным В. А. Золотницкого (1951, 1982) и В. Б. Енкена (1959), для успешного формирования цветков, цветения и оплодотворения температура воздуха должна быть не ниже 21–22 °С. Похолодание в период бутонизации и цветения растений не только снижает их высоту, но и отрицательно сказывается на их развитии, вызывая значительное уменьшение генеративной продуктивности и затягивание созревания. При температурах 16–17 °С даже у самых раннеспелых сортов с минимальными требованиями к суммам активных температур процессы формирования репродуктивных органов заметно замедляются или даже блокируются. В результате, на растениях формируется уменьшенное количество бобов и семян [48; 77; 78; 203; 219]. В ряде случаев под воздействием пониженных температур формируются аномальные бессемянные бобы [211].

В период бобообразования и налива семян соя уже менее требовательна к теплу. Но прохождение и этих этапов органогенеза замедляется при снижении температуры до биологического для сои минимума (14 °С). В ряде случаев, пониженные температуры в этот период могут оказать негативное влияние на накопление белка и масла [154; 238]

Для созревания семян сои достаточна температура 14–16 °С. Но при более высокой температуре, не менее 19–20 °С, этот процесс происходит наиболее ускоренно и равномерно по всему растению. Поэтому на северных границах соесеяния недостаток тепла в этот период затягивает налив и созревание семян сои [48;77; 202].

Таким образом, повышенные требования сои к теплу на всех этапах органогенеза, определяют ареалы её возделывания территориями, где климатические нормы по распределению температур в течение вегетации, способны обеспечить растения сои необходимыми тепловыми ресурсами.

Поэтому почти на всём протяжении XX века в СССР, не смотря на высочайшие кормовые и пищевые достоинства сои, площади её посевов были доста-

точно ограничены. Основной бобовой культурой в этот период был горох с содержанием белка в семенах всего 21–28 % [102]. Однако главным достоинством и хозяйственным преимуществом гороха перед соей была его сравнительно малая требовательность к теплу. Семена гороха начинают прорастать при температуре 1–2 °С. Всходы способны выдерживать морозы до минус 8–12 °С. Такая высокая холодо- и морозоустойчивость гороха уже в 50–60-е годы XX века позволяла широко высевать его практически на всей территории СССР, вплоть до северных границ земледелия на широтах до 68° в Якутии и на Камчатке [104; 125]. При этом ареал промышленного возделывания сои в СССР, практически до последней четверти XX века не выходил севернее 50–53° [28; 132]. Так, в 1962 г. площади посева гороха в СССР достигали 4,7 млн. га [51]. Площади посева сои в этом же году составляли всего 17,5 % от этой величины, или 825 тыс. га [197].

Не смотря на холодоустойчивость современных сортов гороха, центры происхождения большинства видов рода Горох (*Cicer* L.) расположены в субтропических областях Малой Азии и Ближнего Востока, частично в Северной Африке, Эфиопии и Греции [23; 104; 179]. Обыкновенный посевной горох *Pisum sativum* L. в дикорастущем виде неизвестен, однако его филогенетически предковая форма – горох полевой или пелюшка – *P. sativum* convar *speciosum* (Dierb.) Alef. в дикорастущем состоянии обнаруживался в Закавказье [51]. Следовательно, в естественных условиях произрастания в границах центров происхождения исходных предковых форм гороха, климатических условий для формирования и накопления комплексов генов, кодирующих повышенную холодоустойчивость, не складывалось. Тем не менее, в исторический период одомашнивания и народной крестьянской селекции были выделены довольно холодоустойчивые формы гороха посевного, выдерживающие морозы до минус 6–12 °С, в отдельных случаях до минус 23 °С. А из популяций подвида гороха посевного, известного как горох полевой, успешно выведены многочисленные зимующие культурные сорта [19; 103; 104].

Безусловно, история возделывания гороха на территории России, в том числе в северных регионах, по сравнению с соей, имеет гораздо более длительный период. Если история возделывания культурной сои в Российском Приморье

начинается с XIX века, а в европейской части России – с начала XX века, то первые археологические находки семян гороха посевного в Псковской области датируются V–VI веками. В раскопках на Старой Ладоге (Ленинградская обл.) семена гороха обнаружены в культурном слое VII века. А уже в летописях эпохи Ярослава Мудрого в XI веке горох упоминается наряду с пшеницей, рожью, просом и овсом как одна из пищевых культур Руси [48; 77; 104]. Таким образом, история интродукции и адаптации гороха к северным территориям России, фактически началась, как минимум на 14–15 веков раньше, чем сои. И в целом, за полутора тысячелетний период процесс выделения форм гороха с пониженными требованиями к теплу, сначала методами народной селекции, а впоследствии, методами научной селекции, в итоге привёл к очевидным результатам. При этом главным фактором успешности выделения холодоустойчивых форм было наличие в средневековом генофонде гороха комплексов генов, кодирующих этот признак. В свою очередь, эти факты указывают на возможность естественного формирования и накопления генных комплексов повышенной холодоустойчивости в исходных субтропических первичных популяциях филогенетических предковых видов гороха, например, за счёт спонтанных механизмов генетических рекомбинаций, описанных на целом ряде культурных растений [52; 66; 73; 150; 206].

Ещё более наглядным примером эволюционной адаптации изначально теплолюбивых форм растений к холодным условиям, является обширный род Люпин (*Lupinus* L.) сем. Бобовые. Центрами происхождения видов люпина восточного полушария (подрод *Lupinus*), включая предковые формы культурных видов люпина узколистного (*L. angustifolius* L.), люпина белого (*L. albus* L.) и люпина жёлтого (*L. luteus* L.), является субтропическое Средиземноморье и Северо-Восточная Африка. Центром происхождения видов люпина западного полушария (подрод *Platycarpos* (Wats.) Kurl.) являются тропические области Центральной и Южной Америки [23; 33; 195; 204; 244].

При этом целый ряд современных биотипов люпина белого являются озимыми формами, успешно перезимовывающими в средней полосе России, и выдерживающими морозы до минус 15–20 °С. Дикорастущие и культурные формы

люпина узколистного и люпина жёлтого также адаптированы к суровым низкотемпературным условиям произрастания, выдерживающие морозы до минус 10–15 °C, и способные перезимовывать под снегом [33].

В подроде *Platycarpos*, объединяющем люпины американских континентов, в процессе адаптивной эволюции сформировались два очень холодоустойчивых вида – люпин арктический (*L. arcticus* S. Wats.) и люпин нутканский (*L. nootkatensis* Donn. ex Sims.), занимающие обширные ареалы на Аляске, арктических островах Канадского архипелага, и как инвазивный вид – в Исландии [224; 225; 226; 227]. В фазе розеточных листьев люпин арктический переносит до минус 62 °F (≈ минус 52 °C) [224]. Люпин нутканский в этой же фазе выдерживает морозы до минус 32 °F (≈ минус 37 °C) [225; 226; 227].

Таким образом, анализ известных из литературы сведений показывает, что в пределах современных родов Горох и Люпин, изначально сформировавшихся в тропических и субтропических областях, в процессе эволюции независимо образовались отдельные холодо- и морозоустойчивые виды, подвиды и биотипы. Наличие этих фактов предполагает наличие определённых гомологий в их формообразовании в рамках положений закона гомологических рядов Н. И. Вавилова [25; 26].

Согласно этому закону, если родственные виды и роды характеризуются сходными рядами параллельной наследственной изменчивости, то зная вариационную изменчивость признаков в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение форм с гомологичными признаками у других видов [25; 26]. Следовательно, гомологичные генные комплексы, обеспечивающие повышенную холодо- и заморозкоустойчивость, как минимум, частично соответствующие уровням дикорастущих родственных видов гороха и люпина, могут быть обнаружены или созданы и у культурной сои.

1.4 Холодо- и заморозкоустойчивость сои

Очевидные преимущества сои по биохимическому составу семян в сравнении с основной отечественной бобовой культурой – горохом, и в то же время её более низкая адаптивность к возделыванию в условиях дефицита тепла, практически на всём протяжении XX века неоднократно побуждали физиологов и селекционеров развернуть исследования по изучению проблемы холодоустойчивости этой культуры.

Первым этапом в подобных исследованиях всегда являлась оценка имеющегося исходного материала сои на устойчивость к низким положительным и отрицательным температурам. Ещё в 1901 г. А. Е. Вучино (цит. по: [48, С. 281]) отмечал, что всходы сои способны выдерживать заморозки до минус 2–3 °С. Позже, в результате серии исследований в разных географических пунктах СССР было подтверждено, что многие сортообразцы сои во время всходов успешно переносят заморозки минус 2,0–2,5 °С [48; 81; 143; 144; 151; 175]. По наблюдениям В. Б. Енкена [48] всходы отдельных сортов сои безболезненно переносили температуры на уровне минус 3 °С, а 10-часовые заморозки до минус 5 °С приводили к гибели примордиальных и тройчатосложных листьев, но не повреждали семядольные листья и пазушные почки в узлах растений. Впоследствии из пазух таких растений отрастали новые листья [48]. По данным Г. С. Посыпанова с коллегами сорт сои северного экотипа Магева выдерживал заморозки до минус 6 °С [132].

На более поздних этапах онтогенеза чувствительность сои к отрицательным температурам увеличивается. Хотя следует отметить, что вероятность наступления летних заморозков в фазы ветвления и цветения маловероятна, и периодически возможна только на северных и северо-восточных границах ареала возделывания сои. Тем не менее, по данным В. Б. Енкена [48] при заморозках до минус 3 °С в фазу ветвления растения сои практически полностью погибают. Ещё более губительны для сои отрицательные температуры в фазу цветения. Понижение температуры воздуха в этот период до минус 0,5–1,0 °С вызывает необратимые повреждения тычинок и пестиков цветков, полную гибель и осыпание всех буто-

нов, цветков и оплодотворённых завязей [48; 151; 193; 236]. Отрицательные температуры на уровне 30–31 °F (≈ минус 0,5–1,0 °C) в период формирования бобов и семян приводят к подмерзанию верхних ярусов листьев и верхушек стеблей в посевах сои и губительно сказываются на выживаемости формирующихся плодов, приводя к существенному снижению урожая [184; 193; 200].

Однако в целом, заморозки в период цветения и формирования бобов и семян маловероятны, за исключением северных границ возделывания сои в России, Канаде и в США. Однако даже пониженные положительные температуры в этот период могут оказать негативное влияние на формирования репродуктивных органов и снижение конечного урожая. Так, по данным H. Kurosaki et al (2003) 2–4-недельная экспозиция средне чувствительных растений сои в условиях пониженных температур (18/13 °C день/ночь) приводила к заметному уменьшению количества сформировавшихся бобов [219]. В более поздних исследованиях E. R. Cober et al (2013) нижняя температурная граница, при которой развивается угнетение обычных средне чувствительных к холоду генотипов сои в фазу цветения и бобообразования составляет (15/5 °C день/ночь) в течение 3–6 недель экспозиции [193].

Осенние заморозки при минус 2,0–2,5 °C в период созревания сои, как правило, не оказывают отрицательного влияния на растения [48; 143; 151; 175; 237]. По наблюдениям В. Б. Енкена, полностью сформировавшиеся семена сои в зелёных бобах могут перенести кратковременный заморозок до минус 8 °C. Однако всхожесть морозобойного зерна сои при этом существенно снижается, или утрачивается полностью. Заморозки же в минус 4,0–4,5 °C, погубив листья (естественная десикация), не влияют на созревание семян и их всхожесть [48]. Однако длительная практика возделывания сои на Дальнем Востоке показала, что сорта, недостаточно приспособленные к короткому и прохладному летнему периоду, затягивают своё созревание. Практически ежегодно в этом регионе значительные площади недозревших посевов сои попадают под осенние заморозки и снег. В результате часть убранных семян сои имеют повреждения морозами – так называемые «морозобойные» семена. Это явление оказалось настолько массовым, что даже отразилось на требованиях ГОСТ 17109-88 «Соя. Требования при заготовках

и поставках» по нормам содержания морозобойных семян (не более 10 %) в заготавливаемых партиях товарной сои [35].

Таким образом, на основании анализа литературы, наиболее критической для выживания растений сои в условиях отрицательных температур является фаза всходов. Нижней температурной границей выживания сои в этот период можно считать минус 2,0–2,5 °С.

Критически низкими положительными температурами в период плодообразования, ниже которых возрастает вероятность замедления или прекращения развития бобов, и возрастает риск абортации семян, по разным оценкам считаются уровни 5–15 °С. Формирующиеся репродуктивные органы в этот период наиболее чувствительны к отрицательным температурам, и повреждаются уже при минус 0,5–1,0 °С.

Наиболее критической для получения урожая семян без признаков морозобойности является фаза завершения налива семян. Нижней температурной границей полного сохранения посевных качеств семян сои в этот период можно считать минус 2,0–2,5 °С. Для получения соответствующего ГОСТ товарного сырья, созревающие семена не должны подвергаться воздействию отрицательных температур ниже минус 4,0–4,5 °С.

Физиология воздействия низких положительных и отрицательных температур на растения сои, в отличие от других сельскохозяйственных растений, изучена недостаточно. Поэтому чаще всего подробно и детально изученные на других видах растений физиологические и биохимические реакции на холодовой стресс, экстраполируются и на сою.

Известно, что у теплолюбивых растений, к которым можно отнести и сою, при понижении температуры повышается вязкость и проницаемость цитоплазмы, замедляется ток ассимилятов и обмен веществ, нарушается функциональная активность мембран [92; 126; 163; 164; 243]. Дальнейшее понижение температуры до отрицательных значений у теплолюбивых растений сопровождается кристаллизацией воды в межклетниках и внутри клеток. В результате обезвоживания и механического сжатия мембраны и органоиды клеток гибнут. При кристаллиза-

ции воды из цитоплазмы происходит необратимая денатурация коллоидов протопласта клеток. Повышение концентрации сахаров, белков, некоторых аминокислот, прежде всего, пролина, абсцизовой кислоты и ряда других высокомолекулярных соединений в цитоплазме клеток повышает холодоустойчивость растений и понижает точку кристаллизации воды в тканях [92; 126; 163; 164; 243].

Отдельные исследования на сое показали, что увеличение аскорбатпероксидазы повышает устойчивость растений к переохлаждению [199]. Пониженная активность митохондриальных дегидрогеназ снижает интенсивность прорастания семян сои при пониженных температурах [194]. Сведения об исследованиях по влиянию содержания в цитоплазме белков, углеводов, пролина и других аминокислот на холодоустойчивость сои, в специализированной литературе практически отсутствуют. Также в литературе практически не отражены вопросы отклика цитоколлоидов в клетках сои на переохлаждение. Поэтому недостаточная изученность механизмов холодо- и морозоустойчивости у сои и отсутствие подтверждённых доноров этих признаков, существенно ограничивает возможности селекционного повышения устойчивости сои к низким положительным и отрицательным температурам.

1.5 Селекция сои на холодоустойчивость

Селекция сои на холодоустойчивость, фактически, началась одновременно с интродукцией культуры из центральных провинций Китая и Японии в более холодные высокоширотные регионы. В пределах Китая – это продвижение сои к северо-восточным границам Маньчжурии на широты 48–50° (современная провинция Хейлунцзян), в Японии – в северную часть о. Хоккайдо (44–45°); в России – в Приамурье (Амурская обл. и Хабаровский край на широтах 48–50°) [48; 77; 154; 212; 241].

В исторически первом российском соепроизводящем регионе – Амурской области, расширение посевов сои сдерживалось практически до 1930 г. в связи с низкой адаптивностью интродуцированных китайских сортов к более длинному

световому дню и короткому безморозному периоду. И только благодаря усилиям В. А. Золотницкого с коллегами, на Амурской опытной станции (СХОС) с 1927 г. впервые в СССР была начата адаптивная селекция сои для условий местного климата. Основным селекционным признаком для отбора была взята скороспелость, обеспечивающая сортам сои вызревание в условиях Амурской области. На основании положительных результатов селекции сои в Амурской СХОС, на ноябрьской сессии Академии наук СССР в 1931 г., скороспелость сои была определена Н. И. Вавиловым в качестве основополагающего сортообразующего признака в селекции этой культуры для всех северных регионов СССР [24].

Основным и единственным методом оценки пригодности исходного материала для селекции сои в холодных условиях Приамурья в тот период стал метод полевой оценки высеянных в оптимальные сроки сортообразцов сои.

Первым практическим результатом такой селекции стал скороспелый сорт-популяция Амурская жёлтая, успешно вызревающий в Приамурье. Такой подход к селекции адаптированных к северным территориям сортов сои за счёт выделения в полевых условиях скороспелых и вызревающих форм, на долгие десятилетия стал основным в Дальневосточно-Азиатском регионе [14; 32; 48; 78;].

Вслед за успехами в селекции скороспелых сортов сои на Амурской СХОС, успевающих вызревать в холодном климате Приамурья, с 1950-х годов начались работы по интродукции и селекции скороспелых и ультраскороспелых сортов сои в степной и лесостепной климатических зонах Сибири. В результате, в последующие десятилетия вплоть до начала XXI века в селекционных учреждениях Дальнего Востока и Сибири была выведена целая серия скороспелых сортов сои, успешно вызревающих в Хабаровском и Алтайском крае, Амурской, Новосибирской, Омской и других областях [14; 48; 77; 90; 107; 117; 134; 155]. Среди них выведенный в 1961 г. уникальный ультраскороспелый сорт Северная 4 с вегетационным периодом в условиях Амурской области 82–84 дня [14].

Прорывом в мировой селекции ультраскороспелых сортов для северных территорий является создание в 1946 г. в Швеции уникальной ультраскороспелой

формы сои Fiskeby, впоследствии послужившей названием для целой серии холодоустойчивых линий Fiskeby [209; 210].

Шведский селекционер Свен Холмберг (S. A. Holmberg) в конце 30-х – начале 40-х годов XX века, в местечке Фискеби (Fiskeby) на широте 58°35′ сев. широты, близ города Норрчёпинг (Norrköping), расположенном в 160 км от Стокгольма, выполнил 6426 скрещиваний между ультраскороспелыми сортообразцами сои, полученными из Японии (северо-восток о. Хоккайдо, 44–45° с. ш.) и сортообразцами из южной части о. Сахалин (46–48° с. ш.). В потомствах F_2–F_3 от полученных 872 гибридных семян F_1, Холмберг, простым методом сравнительной полевой оценки, аналогичным принятому в советском Приамурье, выделил особи, намного более ранние по сравнению с родительскими формами, успешно созревающие в Швеции на широте 58° в первых числах сентября [209; 210].

Именно эти гибридные растения и стали родоначальниками выведения в течение последующих 40 лет ультраскороспелых холодоустойчивых линий сои серии Fiskeby (Fiskeby III, Fiskeby IV, Fiskeby V, Traff и др.), широко распространившихся в качестве родительских форм по всем умеренным регионам мира [209; 210]. По данным И. В. Сеферовой с коллегами (ВИР) некоторые из этих сортообразцов (Brawalla (к – 6793), 1179–8–17–11 (к –8930) и 1179–8–35 (к – 8931) в благоприятные годы были способны формировать семена и даже созревать в условиях Ленинградской области на широте ≈ 60° [139; 141].

В целом, начиная со второй половины XX века, селекция сортов сои для высокоширотных регионов СССР была основана на полевом методе скрининга, посеянных в оптимальные по температуре почвы сроки, сортообразцов коллекции ВИР в климатических условиях отдельных регионов Дальнего Востока и Сибири, выделении наиболее адаптивных форм для гибридизации, в том числе из шведской серии Fiskeby [30; 31; 32; 110; 117; 139; 140; 141].

Аналогичный подход к селекции сортов сои для высоких широт за счёт полевого метода выделения из обширной коллекции ВИР форм с укороченным вегетационным периодом и включением их в селекционный процесс, активно исполь-

зуется в селекции сои в Северном и Северо-Восточном Казахстане (Костанайская и Восточно-Казахстанская области) [44; 45].

Однако полевой метод отбора, посеянного в оптимальные сроки по температурному режиму почвы, скороспелого исходного материала, способного вызревать в длиннодневных условиях высоких широт, не полностью удовлетворял предъявляемым требованиям к сортам сои, адаптированным к холодному климату северных регионов [77].

Поэтому больше внимания стали уделять повышенной холодоустойчивости создаваемых сортов. С этой целью исходный материал для селекции оценивался, прежде всего, на способность прорастать при пониженных температурах воздуха и почвы. Для этого применялись методы холодного проращивания в поле, или в условиях искусственного климата при температурах 4–7 °С в сочетании с ранними сроками полевого посева, обеспечивающими прорастание семян в условиях пониженных температур почвы [80; 81]. Однако статистически заметных различий при оценке сортообразцов, активно прорастающих при пониженных температурах (4–7 °С) в лабораторных условиях, и их полевой холодоустойчивостью при ранних посевах, выявлено не было [4; 100; 101; 145; 175].

Тем не менее, использование комплексных методов оценки на холодоустойчивость, включая лабораторные и полевые, периодически позволяло выделять исходный материал для выведения сортов сои с повышенной активностью метаболизма в низкотемпературных условиях

С использованием аналогичных методов комплексной оценки исходного материала на фоне пониженных положительных температур (плюс 8 °С) в условиях Приморского края и Амурской области, как холодоустойчивые, были выделены такие сорта как Кубанская 4958, Комсомолка, Kingen, Сяо Зинь-Хуан, ВНИИМК 4, ВНИИМК 8012, Nagoha-Hadaka, Okuhara 1, Амурская 722, Янтарная, Салют 216, Амурская 41 [106; 112].

При использовании метода лабораторной оценки исходного и коллекционного материала при температуре плюс 4 °С по продолжительности периода «посев-полное прорастание» была выделена серия сортов и линий, завершающих

прорастание уже на 21–28 день после начала опыта. Одна из таких линий послужила основой для выведения уникального раннеспелого сорта сои Октябрь 70, пригодного для северных регионов с коротким безморозным периодом и пониженными температурами, включённого в Госреестр в 1993 г., и возделывающийся по настоящее время [14; 107].

В экспериментах В. И. Сичкаря (1990) в Одесском Селекционно-генетическом институте (Украина) с использованием лабораторного метода оценки при пониженных положительных (7–10 °С) температурах, также выявлены значительные сортовые различия при проращивании семян коллекционных образцов. В результате, были выделены сорта Comet, Maple Arrow, Wansoy, Starbook, Grant, Северная 2, Lincoln, Кишинёвская 5, Киевская 71, Hawkeye, отличающиеся более ранним прорастанием при пониженных температурах, что позволяет отнести их к группе холодоустойчивых на начальных этапах онтогенеза. В очередной раз лабораторным методом оценки была подтверждена повышенная холодоустойчивость шведского сорта Bravalla из серии Fiskeby [146].

Широкие исследования по оценке холодоустойчивости сои и селекции сортов для высокоширотных регионов, привели к формулированию перечня факторов, сдерживающих продвижение культуры сои на север. Среди них: недостаточные суммы положительных температур за вегетационный период; избыточная продолжительность светового периода в период летнего солнцестояния; неоптимальный тип и высота куста для северных условий; недостаточность сведений о физиологических и биохимических механизмах активации метаболизма при пониженных температурах; отсутствие доноров холодо- и заморозкоустойчивости с изученными генами или генными комплексами, кодирующими эти признаки.

В 70-е годы XX века профессором кафедры растениеводства ТСХА Г. С. Посыпановым впервые была разработана модель сорта сои северного экотипа, в которую были включены фенологические, морфологические, урожайные и технологические параметры сорта, обеспечивающие его адаптивность к высокоширотным условиям возделывания [129; 130; 132].

Согласно этой модели, сорт сои северного экотипа должен завершать вегетацию при сумме активных температур не более 1700 °С; иметь кроткий вегетационный период на широте Москвы (56° сев. шир.); повышенную холодоустойчивость при прорастании семян; детерминантный тип роста; компактный маловетвистый тип куста с равномерным распределением листьев и развитой верхушечной кистью. По мнению авторов этой модели, в высокоширотных климатических условиях сорта сои северного экотипа будут иметь преимущества перед индетерминантными менее холодоустойчивыми сортами по вызреваемости и продуктивности. Предлагаемые методы оценки и выделения исходного материала с признаками северного экотипа – лабораторные, при пониженных (< 10 °С) температурах, и полевые, как правило, осуществляемые при оптимальных сроках посева [129; 130; 132].

Использование в практической селекции отдельных компонентов модели сорта северного экотипа, или всей их совокупности, привели к созданию целой линейки скороспелых сортов сои, способных формировать урожай семян при суммах активных температур до 1700–1900 °С за вегетационный период. Среди них такие сорта сои как Магева, Касатка. Светлая, Окская, Чера 1 и многие другие, позволившие расширить северные границы возделывания сои в Европейской части России до Смоленской, Московской, Ивановской областей, Республик Чувашия и Татарстан [39; 40; 41; 130; 132; 166; 167]. В азиатской части РФ с использованием при отборе исходного материала признаков северного экотипа и аналогичных методов отбора, были созданы сорта СибНИИК 315, Северная 4, Смена, Омская 4, Омская 90, Алтом, Эльдорадо, Золотистая, Дина и др. [5; 45; 117; 134; 155; 170].

В последние десятилетия в России стала постепенно возрастать потребность в холодоустойчивых сортах сои для южной части умеренного климатического пояса, соответствующая Северному Кавказу и Нижнему Поволжью. В связи с глобальным потеплением, к концу XX века в пределах практически всего умеренного пояса Земли развилась непрерывная тенденция к возрастанию среднегодовых температур приземного воздуха [21; 82; 118; 159; 228]. В России, по данным сети Росгидромета за период 1885–2005 гг. потепление, в целом по стране, составило

1,29 °С. За период 1976–2006 гг. среднее потепление по России достигло величины 1,33 °С [118].

В целом для России глобальное потепление в виде повышения среднегодовых температур воздуха, является благоприятным. По всей территории России наблюдается непрерывное отступление южных границ вечной мерзлоты к северу. Повсеместное потепление климата в северных областях страны позволяет расширить ареал выращивания теплолюбивых сельскохозяйственных культур, включая сою, в направлении ранее излишне холодных, высокоширотных северных территорий. Даже увеличение в атмосфере содержания углекислого газа окажет благотворное влияние на рост урожайности сельскохозяйственных растений [64; 119; 242].

Однако в южных регионах РФ вследствие глобального потепления стали возрастать, иногда, до экстремальных значений, летние температуры приземного воздуха, усилилась интенсивность летнего иссушения почвы и возросла частота и продолжительность летних засух. Причём тенденция усиления таких неблагоприятных явлений сохраняется по настоящее время с тенденцией к дальнейшему усугублению [119].

Промышленные посевы сои в целом ряде субъектов юга России оказались подвержены негативному влиянию аридизации. В некоторых степных районах Северного Кавказа неоднократно отмечалась полная гибель растений сои из-за пересыхания корнеобитаемого слоя почвы. Из-за увеличения продолжительности и интенсивности летних засух в целом по европейскому югу России снижается урожайность сои в промышленных посевах на богаре. Самыми очевидными способами решения этой проблемы являются: развитие систем орошения, или, в случае технической невозможности их организации, переносом посевных площадей сои в более благоприятные по влагообеспечению регионы [55; 70].

Альтернативным решением проблемы снижения продуктивности сои на юге России в условиях летнего дефицита воды, могут быть ранние и сверхранние посевы (конец марта – начало апреля), позволяющие более эффективно использовать растениям зимне-весенние запасы влаги в почве, и обеспечивающие более

раннее, до наступления пика позднелетних засух, завершение налива семян [55; 65; 70].

В 2001–2003 гг. во ВНИИМК (г. Краснодар) С. В. Зеленцовым и Е. В. Мошненко была сформулирована модель холодо- и заморозкоустойчивого сорта «южного экотипа», совокупность признаков которого может повысить адаптивность сои к неоптимальным ранневесенним условиям развития растений. Эта модель включает следующие параметры:

– повышенную активность метаболизма на стадии прорастания семян при пониженных положительных (5–6 °С) температурах почвы, обеспечивающую более ранние всходы;

– повышенную устойчивость растений на начальных этапах онтогенеза (всходы – первый тройчатосложный лист) к кратковременным заморозкам с температурами на поверхности почвы не менее минус 3 °С;

– пониженную фотопериодическую чувствительность растений к складывающимся в послевсходовый период (II–III декады апреля в Краснодарском крае) укороченным (13–14 ч) длинам дня или полную фотонейтральность [65; 70].

Также, в отличие от модели детерминантного сорта сои северного экотипа, холодоустойчивый сорт сои «южного экотипа» должен иметь высокорослый индетерминантный или полуиндетерминантный тип роста. Это связано с целевым распространением таких сортов для возделывания в южных регионах, в том числе с повышенной вероятностью пересыхания верхних горизонтов почвы в летний период. В качестве основного метода оценки исходного материала сои на холодоустойчивость по критериям «южной» модели сорта использовались сверхранние (на месяц раньше оптимальных) сроки посева [70; 71; 99].

Применение этого метода позволило выделить из уже имеющегося исходного материала селекционные линии, семена которых успешно прорастают к середине апреля при очень ранних (конец марта) сроках посева, формирующие крупные высокорослые растения даже при начале роста на фоне укороченных весенних фотопериодов, и созревающие не позднее 1–2 декады августа. Их использование в селекции позволило создать первый в России холодо- и заморозко-

устойчивый сорт сои «южного экотипа» Славия, включённый в Госреестр селекционных достижений РФ с 2009 г. Этот сорт отличается повышенной (до минус 5 °С) заморозкоустойчивостью в фазах всходов и примордиальных листьев, пониженной реакцией на укороченный ранневесенний фотопериод, высокорослостью (до 120–140 см), глубокой корневой системой (до 2,5 м) и повышенной засухоустойчивостью [55; 65; 68; 70; 99].

Существенным сдерживающим фактором в селекции сои на холодо- и заморозкоустойчивость во всём мире является почти полное отсутствие сведений о генетике этих количественных признаков. Исследования по изучению характера наследования холодо- и морозоустойчивости, а также сопряжённых с ними признаков на разных этапах онтогенеза, с целью повышения эффективности селекции на холодоустойчивость, проводились неоднократно. Однако практически все исследователи, помимо отбора на холодоустойчивость, сталкивались с необходимостью одновременной комплексной оценки и отбора исходного материала на такие полигенные признаки, как укороченная продолжительность вегетационного периода и реакция на длину дня. Это усложняло процесс исследований в связи с неизученностью взаимодействия комплексов неаллельных генов, кодирующих эти признаки [45; 107; 132; 193; 237].

В отдельных случаях проводились исследования по картированию локусов количественных признаков (QTL), ассоциированных с холодоустойчивостью на разных этапах онтогенеза. Так, в исследованиях H. Funatsuki с коллегами было установлено, что устойчивость к низким температурам в репродуктивные фазы развития сои может определяться геномной областью возле маркера SSR Satt63 [201]. Новый локус количественного признака, также связанный с повышенной холодоустойчивостью сои, был обнаружен T. Ikeda с коллегами рядом с SSR-маркером Sat162 в группе сцепления A2 [214].

Единственным описанным на сое фактом модифицирующего взаимодействия неаллельных генов является усиливающий холодоустойчивость эффект окраски опушения. В исследованиях M. J. Morrison с коллегами было установлено, что рыжевато-коричневая окраска опушения растений сои повышает холодо-

устойчивость изолиний сои, что отражается на их лучшей вызреваемости и увеличении урожая семян в условиях холодного климата [230; 231]. Однако этот факт был эмпирически установлен практикующими селекционерами ещё в первой половине XX века. С тех пор, и по настоящее время, подавляющее большинство выведенных для высоких широт холодоустойчивых сортов сои российской, шведской, канадской, китайской и японской селекции, имеют рыжевато-коричневое опушение.

Таким образом, анализ литературы показывает, что в целом, имеющихся исследований всё ещё недостаточно для успешной и эффективной работы по созданию исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои.

До настоящего времени, из-за недостатка сведений о физиолого-биохимических механизмах холодоустойчивости сои, реакция находящихся в производстве сортов на понижение температуры окружающей среды, в том числе до отрицательных значений, остаётся слабо прогнозируемой. Практически отсутствуют, за единичными исключениями, холодоустойчивые сорта сои «южного экотипа», способные прорастать и вегетировать при пониженных температурах воздуха, и пригодные для посева в очень ранние сроки.

Таким образом, для практической реализации федеральной программы расширения посевных площадей сои, в том числе в аридных условиях, необходимы исследования, направленные на дальнейшее изучение реакции генотипов сои на пониженные температуры внешней среды и создание сортов, пригодных для возделывания в условиях холодового стресса. В связи с этим проведение всесторонних исследований, направленных на совершенствование методов выделения холодо- и заморозкоустойчивого исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои, в том числе пригодных для очень ранних сроков посева в климатических зонах с недостатком влаги в летний период, является актуальным.

ГЛАВА 2

УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Почвенно-климатические условия в пунктах проведения исследований

Основные полевые и лабораторные исследования проводили в 2011–2019 гг. на центральной экспериментальной базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта» (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК), г. Краснодар, расположенном в степной части Западного Предкавказья на 45° 04′ северной широты и 39° 03′ восточной долготы, на высоте 34 м над уровнем моря (рис. 2.1).

Рисунок 2.1 – Географическое расположение основного (1), и дополнительных пунктов исследований (2 и 3) (карта-основа – цит. по: [34]).

1 – ЦЭБ ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар, 45° 04′ с. ш.;
2 – ЦЭБ СИФИБР СО РАН, г. Иркутск, 52° 14′ с. ш.
3 – Заларинский стационар СИФИБР СО РАН, Иркутская обл., 53°34′ с. ш.,

В 2016–2019 гг. экологические сортоиспытания лучших холодоустойчивых сортообразцов сои дополнительно проводили в двух географических пунктах Восточной Сибири:

– на центральной экспериментальной базе Сибирского института физиологии и биохимии растений (СИФИБР СО РАН), г. Иркутск, расположенном на 52° 14′ с. ш. и 104° 18′в. д. в лесостепной зоне Иркутско-Черемховской равнины у северо-восточного подножья горной системы Восточный Саян, на средней высоте 483 м над уровнем моря;

– в Заларинском агроэкологическом стационаре СИФИБР СО РАН, расположенном в д. Тунгуй Заларинского р-на Иркутской области, в лесостепной части Среднего Приангарья в бассейне р. Заларинка у северо-восточного подножья горной системы Восточный Саян, на 53° 34′ с. ш. и 102° 35′ в. д. Средняя высота участка над уровнем моря – 486 м (рис. 2.1).

2.1.1 Климат и погодные условия

Селекционный севооборот центральной экспериментальной базы ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК расположен в пределах центральной агроклиматической зоны Краснодарского края, примерно на границе зон недостаточного и умеренного увлажнения. По обеспеченности влагой в тёплый период (ГТК=0,85) эта зона относится к неустойчиво увлажнённой [1]. Максимальная продолжительность светового дня в период летнего солнцестояния (20–22 июня) на широте опытных участков ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК составляет 15 ч 37 мин; минимальная, в период зимнего солнцестояния (20–22 декабря) сокращается до 8 ч 45 мин.

Климат центральной агроклиматической зоны Краснодарского края формируется под воздействием специфического комплекса локальных физико-географических условий. Благодаря своему положению почти вся территория края получает большое количество солнечного тепла (суммарная радиация в летний период составляет 48, а зимой 12 кал/см^2). Значительное влияние на климат

края оказывают Чёрное и Азовское моря, которые являются дополнительными источниками влаги [1].

В формировании климата края важную роль играют горы Большого Кавказа, которые препятствуют проникновению холодных слоёв воздуха и влияют на выпадение осадков. Климат Краснодарского края в целом характеризуется жарким летом, мягкой зимой. Выпадение снега спорадическое, залегание снежного покрова из-за частых оттепелей неустойчиво, смена сезонов года выражена слабо [1].

Климат центральной агроклиматической зоны Краснодарского края умеренный. Лето жаркое, зима малоснежная с частыми оттепелями. Среднегодовая среднемноголетняя температура воздуха, составлявшая в середине XX века 10,9 °С, уже к концу века превысила 11 °С, и в последнее десятилетие (2010–2019 гг.) составляет 13,3 °С. Средняя многолетняя температура самого холодного месяца (января), составлявшая в середине прошлого века минус 2,3 °С, в последнее десятилетие составляет плюс 1,2 °С. Средняя многолетняя температура самого теплого месяца (июля) за период с 1916 по 2010 гг. составляла 23,6 °С. При этом за последние 10 лет (2011–2019 гг.) этот параметр также возрос, и достиг величины 25,5 °С. В зимний период, в пределах Краснодарского края, особенно в северо-восточной части, почти ежегодно бывают понижения температур до минус 22 °С, а в летние месяцы температура воздуха иногда достигает 36–38 °С.

Продолжительность безморозного периода, составлявшая во второй половине XX века 191–193 дня, в последнее десятилетие этот период превысила 210 дней. Весна ранняя, но весенние заморозки возможны до начала мая. В летний период среднесуточная температура воздуха варьирует в пределах 20,9–23,5 °С при средней относительной влажности воздуха около 65 %, довольно часто наблюдаются суховеи. Осень часто сухая в первой половине и богата осадками во второй. Теплый и безморозный период часто продолжается до декабря, однако первые заморозки наступают в третьей декаде октября. Зима мягкая с неустойчивым снежным покровом и частыми оттепелями, количество теплых дней зимы достигает 65–70 [1].

Среднегодовое количество осадков, в среднем, распределяется равномерно, и в окрестностях ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, за 94-летний период с 1916 по 2009 гг., в среднем составляло 668,2 мм. В последнее десятилетие (2010-2019 гг.) этот показатель незначительно увеличился и составил 707,9 мм. В летние месяцы в окрестностях ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК выпадает около 174–185 мм осадков. В период вегетации растений нередко наблюдаются летние засухи. Средняя относительная влажность воздуха за тёплый период составляет 48–78 %.

Сумма положительных температур воздуха на территории Краснодарского края достигает 4000–4050 ºС. Сумма температур выше 10 ºС превышает 3600 ºС, что позволяет выращивать все полевые культуры [1; 59]. В последние 30 лет сохраняется тенденция к увеличению среднегодовой температуры, в среднем на 0,03 °С в год, а в последнее десятилетие – в среднем на 0,2 °С в год [59].

Погодные условия в годы исследований (2011–2019 гг.), в целом, складывались недостаточно благоприятно для развития посеянных в оптимальные сроки сортообразцов сои, в отдельные года отличаясь периодическими высокотемпературными аномалиями в период вегетации культуры. Ежегодное возрастание летних температур воздуха в этот период вызвало увеличение среднегодовой температуры на 1,2 °С по сравнению со среднемноголетними значениями за предыдущие 30 лет (1981–2010 гг.) (табл. 2.1).

Как следует из таблицы 2.1, увеличение среднегодовых температур складывалось, преимущественно, за счёт последовательного роста среднесуточных температур воздуха в позднелетний период. Это явление наиболее отчётливо проявилось в период 2014–2017 гг., когда средние температуры августа в отдельные годы превышали среднемноголетние (23,6 °С) значения более чем на 2,7–3,6 °С. В то же время август 2019 г. характеризовался минимальной для всего периода исследований среднемесячной температурой – 23,6 °С.

Среднемесячные температуры самого холодного месяца – января, имеющие среднемноголетнее (за 1980–2009 гг.) значение 0,5 °С, за 8-летний период исследований варьировали в довольно широких пределах: от минус 0,2 °С в 2012 г., до 4,5 °С – в 2013 г.

Таблица 2.1 – Динамика среднемесячных температур воздуха в годы исследований

Метеостанция «Круглик», метеостанция ВНИИМК, 2011–2019 гг.

Год	Месяц												Среднее за год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
2011	-0,1	-1,3	4,6	10,0	17,1	22,6	27,1	23,7	19,4	11,7	1,4	5,7	11,8
2012	-0,2	-5,1	3,1	16,5	21,4	24,7	25,8	25,2	21,3	16,8	8,3	2,3	13,3
2013	4,5	5,8	7,6	14,0	21,8	23,5	24,9	25,3	16,9	11,3	9,0	0,8	13,8
2014	0,9	2,6	8,5	13,1	20,1	22,0	25,4	27,1	19,8	10,9	4,8	4,5	13,3
2015	2,1	3,5	7,5	11,1	18,5	23,0	25,2	26,3	23,2	11,1	9,8	5,6	13,9
2016	0,2	7,1	8,5	14,7	17,7	23,4	25,8	27,2	18,8	10,9	7,0	-1,2	13,3
2017	0,6	1,4	9,0	12,1	17,5	22,0	24,8	26,3	21,3	12,2	6,4	5,2	13,2
2018	1,0	2,7	6,1	13,5	19,1	23,2	26,2	25,4	19,5	13,8	3,6	2,6	13,1
2019	2,7	2,8	6,2	11,9	19,3	25,1	23,0	23,6	18,2	12,9	6,1	3,8	13,0
Среднее за 2011–2019 гг.	**1,3**	**2,2**	**6,8**	**13,0**	**19,2**	**23,3**	**25,4**	**25,6**	**19,8**	**12,4**	**6,3**	**3,3**	**13,2**
Средне-многол. за 1981-2010 гг.	**0,5**	**1,1**	**5,4**	**12,1**	**17,2**	**21,2**	**24,1**	**23,6**	**18,4**	**12,3**	**6,2**	**2,2**	**12,0**

Осадки в течение вегетации сои, в период 2011–2019 гг., выпадали крайне неравномерно. Минимальное их количество зафиксировано в августе (2012, 2014 и 2017 гг.), и в июле (2011 г.). При этом в июне 2016 г., а также в июле 2018 и 2019 гг., их количество превышало норму в два раза.

Минимальными годовыми суммами осадков характеризовались 2012 г. (573,6 мм), и 2019 г. (622,8 мм), что было ниже среднемноголетних значений на 160,6 и 111,4 мм соответственно. Однако 2011 и 2016 гг. отличились повышенной нормой осадков – 796,7 и 783,3 мм, что превышало среднемноголетние значения на 62,5 и 49,1 мм соответственно (табл. 2.2).

Погодные условия 2011 г., в целом, были благоприятными для развития сои. В весенние месяцы (апрель и май) осадков выпало 137,7 и 107,2 мм, что значительно больше среднемноголетней нормы на 85,8 и 37,8 мм соответственно.

Уже в июле на фоне экстремально высоких температур (выше нормы на 2,3 ºС) и практически полного отсутствия осадков (всего 3,1 мм) стало развиваться иссушение верхнего слоя почвы, что вызвало частичное осыпание бобов. Обильные осадки в августе восстановили запасы влаги в верхнем слое почвы и оказали благоприятное влияние на завершение налива семян позднеспелых сортов.

Особенностью осеннего периода 2011 года являлось значительное понижение температур воздуха: до минус 4 °С – в 3-й декаде октября, и до минус 14 °С – в ноябре. Такие экстремально низкие температуры позволили нам успешно провести полевую оценку посеянной осенью коллекции сои по признаку заморозкоустойчивости.

Таблица 2.2 – Среднемесячные и годовые суммы осадков в годы исследований
Метеостанция «Круглик», метеостанция ВНИИМК, 2011–2019 гг.

Год	Месяц												Сумма за год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
2011	109,6	65,8	65,9	137,7	107,2	53,5	3,1	80,6	22,0	75,8	32,1	43,4	796,7
2012	51,9	70,1	50,0	40,6	74,3	14,8	83,4	3,5	27,3	44,9	37,9	75,0	573,6
2013	41,0	34,3	79,8	20,4	17,1	85,6	96,1	34,6	106,6	75,3	35,7	70,8	697,3
2014	107,0	14,7	94,0	17,9	44,8	129,0	51,3	0,0	40,1	77,7	17,0	65,1	658,6
2015	87,1	26,9	42,5	67,5	72,2	144,7	70,8	63,2	8,5	83,1	78,1	52,7	797,3
2016	90,8	47,2	29,2	25,6	62,2	176,1	43,4	27,0	78,3	43,3	93,8	66,4	783,3
2017	21,3	35,0	52,2	43,5	116,0	63,4	86,7	11,2	18,2	68,8	49,9	77,2	643,4
2018	21,0	81,6	150,2	17,6	86,0	11,0	119,2	6,8	80,4	44,8	49,8	71,4	739,8
2019	75,4	27,4	54,8	42,6	67,6	17,4	134,6	57,0	43,8	45,2	16,4	40,6	622,8
Среднее за 2011–2019 гг.	**67,2**	**44,8**	**68,7**	**45,9**	**71,9**	**77,3**	**76,5**	**31,5**	**47,2**	**62,1**	**45,6**	**62,5**	**701,4**
Средне-многол. за 1981-2010 гг.	**65,0**	**52,2**	**57,3**	**52,2**	**69,4**	**83,5**	**56,2**	**43,0**	**47,1**	**56,6**	**74,8**	**76,9**	**734,2**

Погодные условия 2012 г. были менее благоприятными для развития сои. Сумма осадков в апреле и мае (50,0 и 40,6 мм) была близка к среднемноголетней норме, температура воздуха в апреле (16,5 ºС) характеризовалась повышенным значением относительно среднемноголетних (12,1 ºС). Эти погодные условия обеспечили оптимальное развитие сои на начальных стадиях органогенеза. В июне осадков выпало в пять раз меньше нормы – всего 14,8 мм. В результате, на фоне повышенных температур воздуха (+3,6 °С относительно среднемноголетних значений) стало стремительно развиваться иссушение верхнего слоя почвы, что ухудшило условия роста сои, однако ранние сорта сои успели сформировать умеренный урожай семян. Выпавшая в июле полуторная норма осадков на короткое

время приостановила развитие засухи. Однако в августе количество осадков опять сократилось до 3,5 мм. В результате развилась повторная воздушно-почвенная засуха, что привело к частичному осыпанию бобов и существенному недобору урожая семян у среднеспелых сортов. Особенностью 2012 года явились обильные осадки в начале весны, которые привели к задержке посева очень ранних питомников до 4 апреля.

В 2013 году погодные условия сложились, в целом, благоприятными. По количеству выпавших осадков выделялись июнь (85,6 мм), июль (96,1 мм) и сентябрь (106,6 мм). Осадки в июле и сентябре заметно превышали среднемноголетние значения. Минимальным количеством осадков выделялись весенние месяцы – апрель и май – соответственно 20,4 и 17,1 мм осадков. Температуры во все месяцы вегетационного периода сои были повышенными относительно среднемноголетних значений. Исключение составил сентябрь, в течение которого среднесуточные температуры были почти на 2 °С ниже. Температура воздуха апреля была выше средней многолетней на 1,7 °С на фоне дефицита осадков (всего 20,4 мм). В мае также отмечался существенный дефицит осадков – всего 17,1 мм, что было более чем в четыре раза меньше среднемноголетних значений. Температура воздуха была на 4,4 °С выше среднемноголетней нормы, что усугубило ситуацию с запасами влаги в почве и спровоцировало пересыхание верхнего слоя почвы. Июнь был достаточно влажным, близок по среднемноголетним значениям осадков. Средняя температура воздуха превышала среднемноголетние на 2,1 °С, и составила в среднем 23,5 °С. В июле выпало полуторное количество осадков (96,1 мм), что на фоне повышенных температур воздуха привело к мощному развитию растений сои с избыточной листовой поверхностью. Средняя температура воздуха составила 24,9 °С. Температура воздуха в августе также была намного выше среднемноголетних значений (на 1,5 °С). Осадки были скудными и распределились неравномерно и составили всего около половины от среднемноголетней нормы. Повышенные температуры августа привели к усиленному испарению влаги из верхних слоев почвы и спровоцировали почвенную засуху. Сентябрь оказался необычно

влажным, по среднемесячной сумме осадков превысив почти в 2,5 раза среднемноголетние значения. Количество осадков за счёт обильных осадков во 2–3 декадах сентября достигало 106,6 мм. На фоне пониженных температур такие метеоусловия существенно замедлили процесс созревания и уборки среднеспелых сортов сои.

В 2014 году по количеству выпавших осадков выделялся июнь (129,0 мм), когда выпала почти двухмесячная норма осадков. Минимальным количеством осадков выделялись апрель и август –17,9 и 0,0 мм соответственно. Температуры во все месяцы вегетации сои были повышенными относительно среднемноголетних значений. Температура воздуха апреля была выше средней многолетней на 0,8 °С на фоне дефицита осадков (17,9 мм). В мае также отмечался недостаток осадков – 44,8 мм, что составляло чуть более 70 % от среднемноголетних значений. Температура воздуха была на 2,6 °С выше среднемноголетней нормы. Июнь был очень влажным, месячная сумма осадков составило 129 мм, что на 176 % оказалось больше среднемноголетних значений. Средняя температура воздуха в этом месяце составила 22,0 °С и была близка к среднемноголетним значениям. В июле выпало полуторное количество осадков (96,1 мм), что на фоне повышенных температур воздуха привело к мощному развитию растений сои с избыточной листовой поверхностью. Средняя температура воздуха составила 24,9 °С. Температура воздуха в августе опять была намного выше среднемноголетних значений (на 1,5 °С). Осадки были скудными и распределились неравномерно и составили всего около половины от среднемноголетней нормы. Сентябрь оказался аномально влажным, по среднемесячной сумме осадков превысив почти в 2,5 раза среднемноголетние значения.

Погодные условия 2015 г. были благоприятными для развития сои. По количеству выпавших осадков выделялся июнь (144,7 мм), когда выпала почти двухмесячная норма осадков. И в целом, этот год характеризовался максимальной за все годы исследований, суммой годовых осадков, превысивших климатическую норму на 63,1 мм. Только в сентябре выпало незначительное количество осадков

– 8,5 мм. Температуры во все месяцы вегетации сои, кроме апреля, были повышенными относительно среднемноголетних значений, превысив климатическую норму (12,9 °С) на 1,0 °С. Температура воздуха апреля была ниже средней многолетней на 1,0 °С на фоне увеличенного количества осадков (67,5 мм). Сумма осадков в мае была близкой к среднемноголетним значениям. Температура воздуха превышала климатическую норму на 1,3 °С. Июнь оказался избыточно влажным при месячной сумме осадков 144,7 мм, что на 173 % было больше среднемноголетних значений. Средняя температура воздуха в этом месяце составила 23,0 °С, превысив климатическую норму на 1,8 °С. Количество выпавших в июле осадков на 26 % превысило среднемноголетнюю норму и составило 70,8 мм, что на фоне повышенных (+1,1 °С к климатической норме) температур воздуха привело к мощному развитию растений сои с избыточной листовой поверхностью. Средняя температура воздуха в июле составила 25,2 °С. Температура воздуха в августе была намного выше среднемноголетних значений (на 2,7 °С). сумма осадков в этом месяце превысила климатическую норму на 20,2 мм. Сентябрь, на фоне аномально жаркой погоды – 23,2 °С, что на 4,8 °С выше среднемноголетних значений, оказался очень сухим – всего 8,5 мм, обеспечив, таким образом оптимальные погодные условия для уборки сои.

Погодные условия 2016 года, в целом, были благоприятными для развития сои. Общая сумма осадков за год составила 784 мм, что немного выше среднемноголетних (1981–2010 гг.) показателей. Средняя температура воздуха, начиная с марта и до конца вегетационного периода сои, была выше среднемноголетней. Осадки 2016 г. распределялись по месяцам крайне неравномерно. Дефицит осадков в апреле и мае составил 50,9 и 49,0 % от нормы среднемноголетних данных. В июне среднемесячная сумма осадков составила 176 мм, что превысила среднемноголетнюю норму в два раза. В результате чего растения сформировали мощную листовую поверхность и корневую систему, расположенную преимущественно в верхнем слое почвы. Однако уже во второй половине лета, из-за развития резкого сокращения осадков растения сои, стали страдать от засухи.

Метеоусловия 2017 года по сумме осадков в марте и апреле (52,2 и 43,5 мм) были близки к среднемноголетней норме (57,3 и 52,2 мм). В мае выпала двойная норма осадков и составила 116,0 мм. Температура воздуха (12,1 ºС в апреле и 17,5 ºС в мае) была также близка среднемноголетних значений. Сумма осадков в первой половине лета была близка к средним значениям. Средняя температура воздуха в июне и июле незначительно превысила среднемноголетнюю норму (всего на 0,7 ºС в оба месяца). В августе температура воздуха была на 2,7 ºС выше среднемноголетних значений и составляла 26,3 ºС. Осадки в августе выпадали крайне скудно и в целом составили всего 11,2 мм или 26,0 % от среднемноголетней нормы. Аномальный ливневый характер выпадения избыточного количества осадков в мае и начале июля привели к переуплотнению верхнего слоя почвы. Острый дефицит осадков в конце июля и в августе на фоне повышенных температур воздуха привели к формированию большого количества глубоких почвенных трещин на экспериментальном участке. Частая сеть глубоких трещин привела к стремительному иссушению верхнего горизонта и разрыву боковых корней у сои. В результате, период налива семян сои проходил в условиях острого дефицита влаги в почве.

В 2018 году погодные условия по условиям увлажнения сложились крайне неблагоприятными для роста и развития сои. Суммы осадков за март-май превышали среднемноголетние значения на 28 %. В апреле наблюдался недобор осадков (31,8 мм) относительно климатической нормы, однако достаточные запасы влаги в почве, накопившиеся за зиму и обильные осадки в марте (150,2 мм) позволили получить дружные всходы сои. В начале мая выпало 86 мм осадков, которые обеспечили дружное начало роста растений сои. В июне выпало всего 11 мм осадков, что составило всего 12 % от месячной нормы. Осадки возобновились только в 3-й декаде июля, когда в виде ливневых дождей выпало 119 мм осадков, вызвав кратковременное переувлажнение, ливневое замывание и переуплотнение почвы. В августе опять доминировала сухая погода с суммой осадков всего 6,8 мм. Температуры воздуха в период апрель-август превышали среднемноголетние значения на 0,9–1,5 °С. Аномально ранняя засуха в мае-июле, привела к

формированию большого количества глубоких почвенных трещин на экспериментальном участке. Частая сеть глубоких трещин привела к стремительному иссушению верхнего горизонта и разрыву боковых корней у сои. Ливневые осадки в конце июля, оказали частичное положительное влияние только на среднеранние и средние сорта сои.

Погодные условия 2019 г., не смотря на неравномерное распределение осадков, и пониженные, относительно предыдущих лет исследований температуры, в целом, сложились благоприятными для развития сои. Температура воздуха апреля была ниже средней многолетней на 0,2 °С на фоне уменьшенного количества осадков (42,6 мм). Количество осадков в мае было близким к среднемноголетним значениям. Температура воздуха превышала климатическую норму на 2,1 °С. Июнь сложился очень засушливым при месячной сумме осадков всего 17,4 мм, что составило всего 21 % от среднемноголетних значений. При этом средняя температура воздуха в этом месяце достигла 25,1 °С, превысив климатическую норму на 3,8 °С, и сформировав крайне редкую для этой климатической подзоны западного Предкавказья раннелетнюю засуху. Количество выпавших в июле осадков составило 134,6 мм, или 240 % от среднемноголетних значений. На фоне пониженных температур воздуха – 23,0 °С, или на 1,1 °С ниже климатической нормы, такие погодные условия прервали раннелетнюю засуху и позволили восстановить запасы влаги в почве. Температура воздуха в августе была равной среднемноголетним значениям (23,6°С). Сумма осадков в этом месяце превышала климатическую норму на 14,0 мм. Температуры воздуха и месячная сумма осадков в сентябре были близки к среднемноголетним значениям, обеспечив близкие к оптимальным условия завершения налива и созревания сои.

В целом, анализ климатических норм и сложившихся погодных условий в годы проведения исследований свидетельствует о повышенных температурах в течение вегетации сои, не только в летние, но и в весенние месяцы. Такие температуры благоприятны для роста и развития сои, но ограничивают возможности полевой оценки на холодоустойчивость. В связи с этим, в наших исследованиях, для оценки исходного материала на полевую холодоустойчивость, представляют

интерес дополнительные полигоны в более холодных эколого-географических условиях. Для максимальной эффективности отбора по признаку холодоустойчивости, динамика температур на подобных полигонах должна соответствовать минимальным критическим значениям, ниже которых рост, развитие и формирование урожая семян форм растений сои с обычным уровнем холодоустойчивости, будут существенно ограничены или прекращены.

Анализ среднегодовых температур воздуха в России показывает, что экспериментальные низкотемпературные полигоны, потенциально пригодные для полевой оценки исходного материала сои на холодоустойчивость сои, могут быть организованы в различных регионах, как в европейской, так и в азиатской части страны (рис. 2.2).

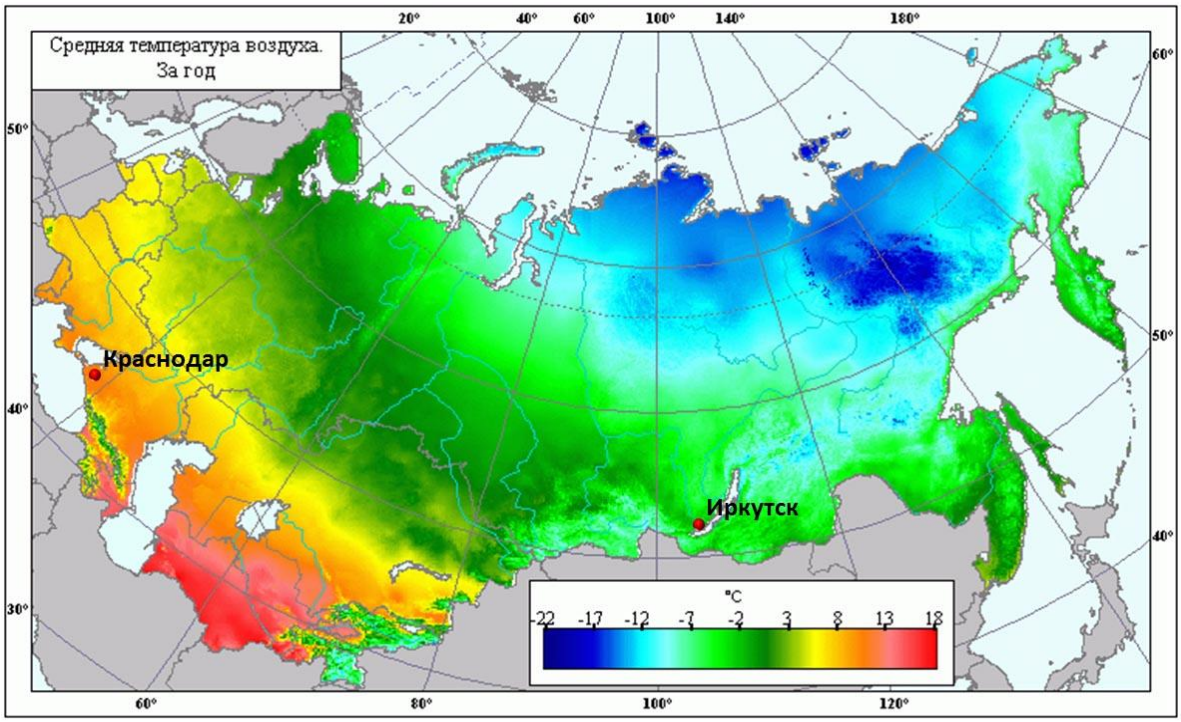


Рисунок 2.2 – Распределение среднегодовых температур воздуха на территории России (карта-основа – цит. по: [3]).

Немаловажным дополнительным фактором при подборе полигона является его широтное расположение, а также наличие в этом регионе пригодной для проведения научных исследований инфраструктуры, желательно, в виде близкого по профилю и готового к сотрудничеству научного учреждения. Поскольку основные исследования по изучению холодоустойчивости сои проводятся на базе ФГБНУ

ФНЦ ВНИИМК на широте 45°, то эколого-географическая оценка даже очень раннего исходного материала сои, из-за избыточной продолжительности вегетационного периода на фоне длинных (более 17 ч) летних фотопериодов, не может проводиться на географических широтах выше 53–54°. Это заметно сужает выбор потенциально пригодных северных полигонов до южной части Сибири и Дальнего Востока (рис. 2.2).

Иркутская область характеризуется континентальным климатом, длинной и морозной зимой, высокой сезонной амплитудой температур воздуха. Смягчающее влияние на климат Иркутской области оказывают оз. Байкал и ангарские водохранилища [29]. Средние температуры января в Иркутске составляют минус 17,8 °С со средними минимумами до минус 21,8 °С (табл. 2.3).

Одним из перспективных регионов для создания полигона по испытанию исходного холодоустойчивого материала сои является Иркутская область, в южной части которой, на широтах 52–53° ведётся полевое растениеводство, а среднегодовые температуры, преимущественно, варьируют в пределах 0–1 °С (рис. 2.2). В этом регионе имеется сеть научных учреждений биологического и сельскохозяйственного профиля.

Таблица 2.3 – Климатические нормы среднемесячных температур воздуха и сумм осадков в Иркутске (цит. по: [124])

Параметр	Месяц												Среднее/ сумма за год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Средняя температура воздуха, °С	-17,8	-14,4	-6,4	2,5	10,2	15,4	18,3	15,8	9,1	1,8	-7,6	-15,3	1,0
Средний минимум температуры воздуха, °С	-21,8	-19,6	-12,2	-2,8	3,6	9,3	13,0	10,9	4,3	-2,5	-11,6	-19,2	-4,1
Средняя сумма осадков, мм	13	8	12	18	37	78	114	91	52	21	20	16	479

Весна, на большей части территории Иркутской области начинается в конце марта и продолжается около 35 дней. Снежный покров сходит в апреле. Среднесуточная температура в большинстве районов области переходит к устойчиво по-

ложительной лишь к началу мая. Лето короткое, но может быть очень жарким. Начинается в последних числах мая и длится 90–110 дней. Среднемесячные температуры июля в Иркутске составляют около 18,3 °С (см. табл. 2.3). Первая половина лета, как правило, жаркая и сухая. В конце июля и в августе часто отмечаются затяжные дожди [29].

Распределение осадков неравномерно – около 60 % их годовой суммы выпадает в летние месяцы, на весну приходится 12–15 %, на осень 20 %, зимой в виде снега выпадает до 10 %. Максимум осадков приходится на июль-август, минимум – на февраль-март.

Ещё одной важной климатической особенностью Иркутской области является наличие на её территории очагов вечной мерзлоты, образовавшихся в ледниковый период, и сохраняющихся в районах с отрицательными среднегодовыми температурами [6; 29].

Таким образом, климатические условия Иркутской области вполне пригодны для полевой эколого-географической оценки на холодоустойчивость создаваемых на широте Краснодара сортообразцов сои. В связи с этим в 2015 г. между Всероссийским научно-исследовательским институтом масличных культур имени В.С. Пустовойта (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК), г. Краснодар, и Сибирским институтом физиологии и биохимии растений (СИФИБР СО РАН), г. Иркутск, был заключён договор о проведении совместных научных исследований в области холодоустойчивости сои и совместной селекции холодоустойчивых сортов сои.

В период 2016–2019 гг. серия холодоустойчивых сортообразцов ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК проходила испытание в двух эколого-географических пунктах Иркутской области. Основной участок по испытанию сои был организован в Заларинском агроэкологическом стационаре СИФИБР, расположенном в д. Тунгуй Заларинского района Иркутской области на широте 53°34′, с максимальной длиной дня 17 ч 05 мин. Дополнительным пунктом испытаний являлась центральная база СИФИБР СО РАН в г. Иркутске на широте 52°14′, с максимальной длиной дня 16 ч 46 мин (рис. 2.3).

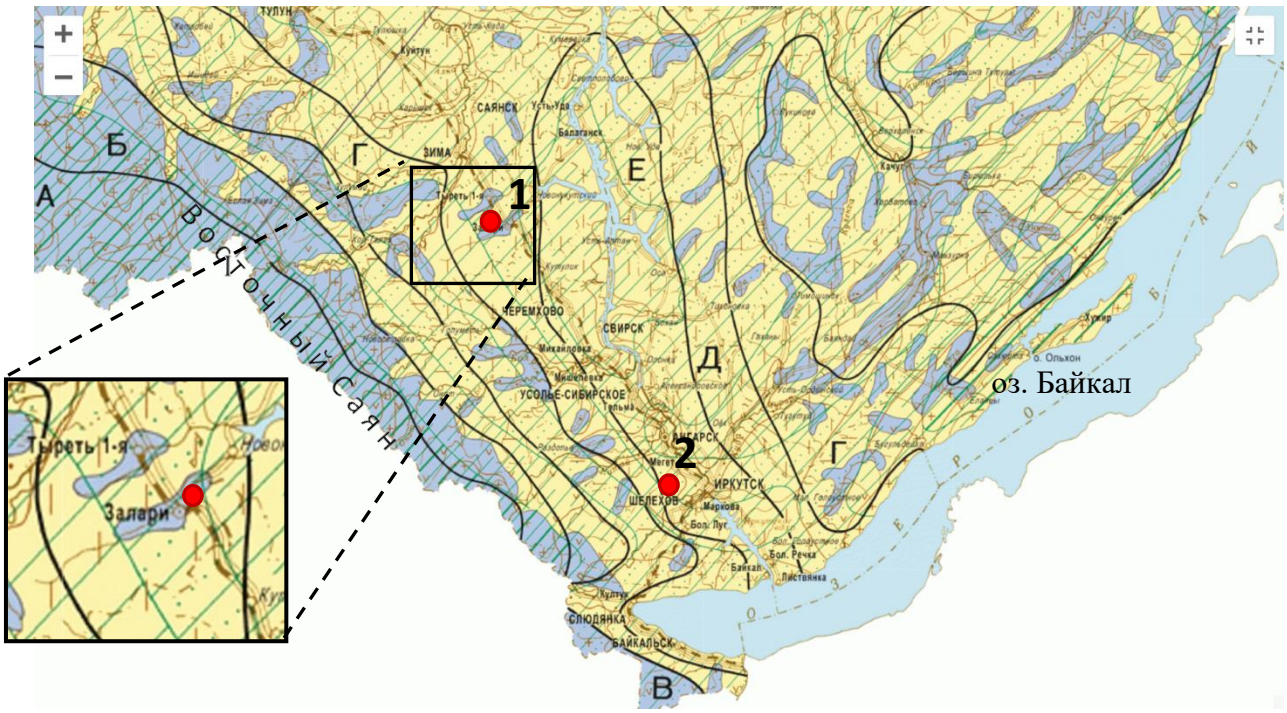


Рисунок 2.3 – Географические пункты экологического сортоиспытания холодоустойчивых сортообразцов сои селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК в Иркутской области на базе СИФИБР СО РАН (голубым цветом на карте отмечены участки многолетнемерзлотных грунтов, цит. по: [6; 109])

1 – д. Тунгуй Заларинского р-на Иркутской обл., 53°34′, макс. длина дня 17 ч 05 мин;
2 – г. Иркутск, 52°14′, максимальная длина дня 16 ч 46 мин.

Особенности температурного режима в Заларинском стационаре в виде динамики распределения температур воздуха и среднемесячных сумм за вегетационный период в 2018–2019 гг. представлены в табл.2.4 и 2.5.

Таблица 2.4 – Динамика среднедекадных температур воздуха в Заларинском стационаре

Метеостанция д. Тунгуй Заларинского р-на Иркутской обл., 2018–2019 гг.

Год	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2018	-1,4	3,8	8,6	7,9	8,9	12,4	14,7	18,7	21,3	16,0	18,5	16,9	17,1	17,5	16,3	11,8	6,9	6,7
2019	2,1	1,5	6,3	8,5	7,0	12,7	14,3	18,2	17,5	20,4	19,4	17,6	19,4	14,1	15,0	13,2	8,3	10,3
Среднее за 2018–2019 гг. по д. Тунгуй	0,4	2,7	7,5	8,2	8,0	12,6	14,5	18,5	19,4	18,2	19,0	17,3	18,3	15,8	15,7	12,5	7,6	8,5
Среднемногол. по д. Тунгуй	**-4,1**	**-0,1**	**2,9**	**5,6**	**7,8**	**10,3**	**12,6**	**15,0**	**16,6**	**17,6**	**18,0**	**17,6**	**16,6**	**15,2**	**12,7**	**9,9**	**7,2**	**4,7**

Температуры воздуха в апреле 2018 г. в Заларинском стационаре были выше среднемноголетних значений, в среднем за месяц на 4,1 °С, что обеспечило более ранее таяние снега и начало прогрева почвы. В мае и июне температуры воздуха также превышали среднемноголетние значения, в среднем за эти месяцы на 1,8 и 3,5 °С, соответственно, что обеспечило более ранее начало роста растений сои. В 1-й и 3-й декадах июля температуры воздуха оказались ниже климатической нормы, что в среднем за месяц привело к снижению температуры на 0,6 °С относительно среднемноголетних значений. Температуры воздуха в августе и сентябре также превышал климатические нормы на 2,2 и 1,2 °С, соответственно. В итоге, в погодных условиях 2018 г. сумма положительных температур выше 10 °С в Заларинском стационаре составила 1797 °С, что оказалось на 240 °С выше среднемноголетних значений (1557 °С).

В апреле 2019 г. температуры воздуха также складывались выше среднемноголетних значений, в среднем за месяц на 3,7 °С. В мае температуры воздуха превышали климатическую норму, в среднем за месяц, на 1,5 °С; в июне – на 2,0 ° С; в июле – на 1,4 °С; в августе – на 1,3 °С, и в сентябре – на 3,3 °С. В итоге, сумма положительных температур выше 10 °С в Заларинском стационаре в погодных условиях 2019 г. составила 1772,7 °С, что было 215 °С выше среднемноголетних значений (1557 °С).

В целом, анализ динамик температур воздуха в 2018–2019 гг. в Заларинском стационаре показывает её заметное превышение над среднемноголетними значениями. Тем не менее, складывавшиеся в эти годы температуры оказались заметно ниже аналогичных показателей за период 2011–2019 гг. в Краснодаре (табл. 2.1).

Анализ распределения осадков в течение вегетационного периода в 2018–2019 гг. также показывает тенденцию к увеличению в сравнении со среднемноголетними значениями. В 2018 г. сумма осадков за апрель-сентябрь составила 273,1 мм, что оказалось близким к климатической норме (267 мм). Однако в 2019 г. сумма осадков за этот же период составила 402,5 мм, что оказалось на 135,5 мм больше по сравнению со среднемноголетними значениями.

Распределение выпавших осадков по месяцам также несколько отличалось от нормы. В 2018 г. пик осадков пришёлся на август, когда выпало 84,7 мм, что составило 136,6 % от нормы. При этом в июне 2018 г. наблюдался дефицит осадков. Их месячная сумма составила 14,7 мм, или 26 % от среднемноголетних значений (табл. 2.5).

В 2019 г. пик осадков сместился на июль, в 3-й декаде которого выпало 132,2, а за весь месяц выпало 171 мм. Сумма осадков в сентябре также превышала климатическую норму, составив 78 мм, или 211 % от среднемноголетних значений. Поскольку испарение воды с поверхности почвы и листьев сои в относительно низкотемпературных условиях Иркутской области, не столь значительны по сравнению с Западным Предкавказьем, то возможный дефицит осадков в летний период чреват только пересыханием поверхностного слоя,
и не должен иссушать весь корнеобитаемый слой.

Поэтому пониженные суммы осадков в течение вегетационного периода на иркутских полигонах можно не учитывать (за исключением выраженных засух) в качестве принципиального фактора, лимитирующего рост и развитие растений сои.

Таблица 2.5 – Динамика среднедекадных сумм осадков в Заларинском стационаре
Метеостанция д. Тунгуй Заларинского р-на Иркутской обл., 2018–2019 гг.

Год	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2018	3,5	0,5	7,0	3,3	5,3	35,4	4,7	3,0	7,0	28,3	37,0	17,7	47,0	32,0	5,7	18,6	17,1	0
2019	0,5	10,7	0	6,6	0	4,0	14,8	43,0	5,2	1,8	37,0	132,2	33,0	23,3	12,3	35,3	15,8	27,0
Среднее за 2018–2019 гг.	2,0	5,6	3,5	5,0	2,7	19,7	9,8	23,0	6,1	15,1	37,0	75,0	40,0	27,7	9,0	27,0	16,5	13,5
Среднемногол.	**3**	**4**	**4**	**6**	**8**	**12**	**15**	**19**	**22**	**25**	**26**	**25**	**23**	**21**	**18**	**15**	**13**	**9**

Климатические условия Иркутской области также представляют интерес для полевой оценки исходного материала сои на устойчивость корневых систем к пониженным температурам почвы. В Иркутске температура грунта на глубине 1,6 м, даже в летний период не прогревается выше 6,7 °С, а в зимний период глубина

промерзания грунта в отдельные годы может достигать 1,5 м. Заларинский стационар СИФИБР расположен в окрестностях островного участка многолетнемерзлотных грунтов, температура верхней границы которых у подошвы слоя годовых колебаний температур (на глубине около 2 м) находится в пределах минус 0,05 °С – минус 0,1 °С. Такая температура грунта обеспечивают поддержание многолетней мерзлоты на глубину до 10–15 м [2; 109].

Таким образом, в обоих пунктах эколого-географического сортоиспытания сои в Иркутской обл., такие признаки, как холодоустойчивость, выживаемость и продуктивность оцениваемых генотипов, будут определяться не только активностью метаболизма надземной части растений в условиях пониженных температур воздуха, но и интенсивностью роста и глубиной проникновения корневых систем в слабо прогретой почве.

2.1.2 Характеристика почв

Почва опытного участка на селекционном севообороте 1 отд. ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК представляет собой чернозём выщелоченный, слабогумусный, сверхмощный, тяжелосуглинистый. Плотность пахотного слоя 1,24–1,29 г/см^3, увеличиваясь в горизонте *С* до 1,40–1,45 г/см^3. Общая скважность составляет 50–53 %, соотношение капиллярной и некапиллярной порозности – 85–15 %. Этот тип почв отличается довольно прочной, в сухом состоянии крупнокомковато-глыбистой структурой. Но при увлажнении такая структура быстро распадается до пылевидных фракций [17; 27; 115; 156; 162].

Почвы селекционного севооборота ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК отличаются высокой гигроскопичностью, предельной влагоёмкостью и водопроницаемостью. Запасы продуктивной влаги в двухметровом горизонте почвы по среднемноголетним данным варьируют в пределах 251–298 мм или 34–41 % от ППВ, из них 21–22 % являются малоподвижными. Особенностью такой почвы является длительный период удержания достаточного для вегетации растений количества воды.

Влажность завядания чернозёма выщелоченного в слое 0–150 см составляет 16–17 %, в нижележащих горизонтах – 13–15 % [17; 27]

Грунтовые воды в пределах селекционного севооборота ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК залегают на глубине 8–10 м, и не оказывают существенного влияния на водный режим почвы в корнеобитаемом слое. Главной причиной, снижающей эффективное плодородие почв и урожаев сои, является неустойчивость водного режима почвы в позднелетний период [162].

Реакция почвенного раствора пахотного горизонта почвы имеет слабокислую реакцию почвенного раствора пахотного горизонта почвы ($pH_{вод.}$ – 6,2–6,8), сумма поглощённых оснований составляет 34,5–40,3 мг.экв./100 г, из них 75–80 % приходится на долю кальция [27; 96; 142; 162].

По данным агрохимических анализов лаборатории агрохимии, чернозём выщелоченный сверхмощный, в пределах селекционного севооборота 1 отд. ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, в слое 0–30 см содержит 17–22 мг/100 г подвижного фосфора; 24–28 мг/100 г почвы обменного калия; 0,25–0,35 % валового азота; 0,16–0,18 % фосфора и 2,0–2,5 % валового калия [115; 162].

Опытное поле Заларинского агроэкологического стационара в Иркутской области расположено в лесостепной части Среднего Приангарья в бассейне р. Заларинка. Территория стационара находится в V Центральной лесостепной зоне, умеренно холодных и холодных почв, по агроландшафтному районированию, принятому в Иркутской области [138] (табл. 2.6).

Таблица 2.6 – Среднее содержание подвижных форм питательных элементов в почвах опытного участка Заларинского агроэкологического стационара Иркутской обл. (цит. по: [138])

Показатель	Глубина слоя, см		
	0–20	20–30	40–60
Минеральный азот ($N\text{-}NH_4$+$N\text{-}NO_3$, мг/кг)	15–31,5	11,3–30,6	7,4–19,7
Подвижный фосфор (P_2O_5, мг/100 г)	38,8–42,3	35,2–41,3	29,1–40,7
Обменный калий (K_2O, мг/100 г)	14,3–20,5	13,8–19,1	17,3–18,0

Почва опытного участка серая лесная; мощность гумусового горизонта 25–35 см; содержание гумуса 2,8–3,5 %; *pH*сол 5,1–5,5; общего азота 0,15–0,18 % Наивысшая точка над уровнем моря в пределах на территории стационара – 512 м, самая низкая – 460 м. Экспозиция склона участка – северо-восточная.

2.2 Материал и методы проведения исследований

Основная часть полевых экспериментов была выполнена на полях селекционного севооборота ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК в 2011–2019 гг. с соблюдением принятой в Краснодарском крае технологии возделывания сои [18; 133].

Предшественником в 2011–2015 гг. была озимая пшеница, в 2016–2019 гг. – озимый ячмень. Удобрения в дозе $N_{60}P_{40}$ вносили под предшествующую культуру. После уборки озимых колосовых проводилось дисковое лущение стерни, а осенью вспашка на глубину 23–25 см. Весенняя обработка зяби включала ранневесеннее выравнивание почвы и одну предпосевную культивацию с одновременной заделкой гербицида Фронтьер Оптима в дозе 1,2 л/га.

Посев сои в очень ранние и оптимальные сроки осуществляли 4-рядной селекционной сеялкой СКС-6А в агрегате с трактором Т-16М с междурядьями 70 см. Густота стояния 300–350 тыс. раст./га. В течение вегетационного периода проводили 2 междурядных культивации. В фазе 3-х настоящих листьев у сои применяли гербицид Пульсар в дозе 0,85 л/га.

При выполнении полевых и лабораторных исследований наблюдения за растениями, их измерения и учёты проводили в соответствии с методическими указаниями по селекции сои, принятой во ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК [113].

Внутривидовой полиморфизм по признакам холодо- и заморозкоустойчивости оценивали в питомнике исходного материала (ПИМ) и экологического сортоиспытания (ЭСИ) на 197 сортообразцах сои разных групп спелости из мировой коллекции сои ВИР, сортах ВНИИМК, а также других отечественных и зарубежных научных учреждений. Делянки в ПИМ – 2-рядные без повторений, площадью 3,5 м^2. Посев осуществляли в два срока – при раннем сроке посева (III-я декада

марта – I-я декада апреля), а также при оптимальном посеве (III-я декада апреля – I-я декада мая).

Ежегодно в питомнике предварительного испытания (ПСИ) оценивали по холодоустойчивости урожайности и другим хозяйственно-полезным признакам 112 селекционных линий сои. Делянки в ПСИ – 4-рядные с общей площадью 14 $м^2$, учётной площадью 7 $м^2$, в 3-кратной повторности.

В экспериментах в качестве соевого стандарта (*Glycine max* Merr.) с низкой холодо- и заморозкоустойчивостью использовали сорт сои Лира, в качестве стандарта повышенной холодо- и заморозкоустойчивости – сорт сои Славия. В качестве стандартов с более высокой по сравнению с соей (в 2–3 раза) холодо- и заморозкоустойчивостью использовали два сорта масличного льна (*Linum usitatissimum* L.) ВНИИМК 620 и ФХЛ-М/13 (Снегурок), и сорт люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) Смена.

Сравнительную оценку лабораторных методов определения заморозкоустойчивости проводили двумя различными способами на 15 сортах и линиях сои селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Семена всех вариантов проращивали в рулонах фильтровальной бумаги в течение 3-х суток при температуре 25 °С. Полученные этиолированные проростки пересаживали в сосуды с торфо-грунтовой смесью ёмкостью 10 $см^3$ из расчёта 10 раст./сосуд. При первом способе проводилась оценка незакалённых растений сои на начальных этапах онтогенеза в фазу семядольных и примордиальных листьев. При достижении растениями одной из указанных стадий развития сосуды с ними помещали в термостат Mir-235 и в течение 6 часов последовательно выдерживали отдельно при температурах минус 2, 3, 4, 5 и 6 °С. Интервал между промораживаниями – одни сутки. После каждого этапа промораживания сосуды с растениями в течение 2-х часов выдерживали при комнатной температуре и после этого подсчитывали количество выживших растений.

Второй метод сравнительной оценки лабораторных методов определения заморозкоустойчивости сои включал оценку вариантов с удалением и без удаления листьев. На одном варианте у проростков каждого сортообразца удаляли семядоли. Затем проростки выдерживали при комнатной температуре и естественном освещении до достижения растениями фазы формирования эпикотилей и

примордиальных листьев, с целью полной утилизации пластических веществ, поступавших ранее из семядолей. После этого растения закаляли в течение 5 суток при температуре 5 °С, затем промораживали и учитывали аналогично предыдущим методам.

Оценку заморозкоустойчивости сои на фоне различных отрицательных температур и длительности их воздействия проводили на двух сортах сои разных групп спелости – Вилана и Лира. Семена проращивали в рулонах фильтровальной бумаги в течение 7-х суток при температуре плюс 25 °С и непрерывном освещении с интенсивностью света на уровне растений не менее 8–12 тыс. лк с целью обеспечения естественной хлорофилльной пигментации. Затем рулоны с проростками помещали в криокамеру для моделирования различной интенсивности и продолжительности заморозков. В Краснодарском крае, при естественных ранневесенних заморозках утренние температуры могут опускаться до минус 3–4 °С, а в северной зоне края иногда и ниже, и могут длиться до 6–7 ч. Поэтому в модельном эксперименте диапазон отрицательных температур устанавливали от минус 1 до минус 6 °С включительно, с шагом в 1 °С, а продолжительность экспозиции промораживания растений – от 1 до 9 ч с часовым интервалом. Оценку заморозкоустойчивости сои в криокамере проводили сначала при минус 1 °С, затем при минус 2 °С, и далее до минус 6 °С включительно. При каждом температурном режиме промораживания через каждый час извлекали отдельные рулоны с растениями, в течение 2-х часов выдерживали при комнатной температуре для оттаивания и визуального проявления симптомов промерзания тканей растений, после чего подсчитывали количество выживших и замёрзших растений.

С целью изучения вклада матрикальной разнокачественности по признаку заморозкоустойчивости в качестве модельных объектов использовали два сорта сои селекции ВНИИМК Славия и Вилана, отличающихся разной степенью полевой холодоустойчивости. В фазу физиологического созревания этих сортов сои отбирали по 10 типичных растений каждого образца без признаков поражения патогенами или абиотическими стрессорами. Отобранные растения индивидуально обмолачивали вручную по отдельным узлам. Семена из каждого узла обмолочен-

ных растений выращивали в отдельном сосуде до достижения проростками стадий семядольных и примордиальных листьев. Проращивание семян и оценку заморозкоустойчивости растений осуществляли по вышеизложенной методике первого этапа.

Для уточнения степени выживаемости потомств индивидуальных растений в 2012 г. повторно провели лабораторные исследования для изучения внутри- и межсортового полиморфизма у модельных сортов сои по признаку заморозкоустойчивости. Были взяты 4 сорта сои – Парма, Вилана. Лира, Альба очень раннего (5 апреля) и оптимального (27 апреля) срока посева. Отобранные растения также индивидуально обмолачивали вручную по отдельным узлам.

В 2016 г. в полевых условиях была проведена оценка матрикальной разнокачественности по признаку холодоустойчивости. Для исследований были использованы пять сортов сои селекции ВНИИМК Чара, Лира, Вилана, Славия, урожая 2015 г., а также сорт Олимпия урожая предыдущих лет (2014 и 2015 гг.). Отобранные растения также индивидуально обмолачивали вручную по ярусам. Посев сои проводили в очень ранние сроки (2 марта). Нормы высева испытываемых сортов осуществляли из расчёта 350 тыс. раст./га.

Для выявления оценки модифицирующего влияния на заморозкоустойчивость растений биохимических компонентов цитоплазмы сои проращивали семена в 2%-ном растворе дисахарида трегалозы $C_{12}H_{22}O_{11.}$ В чашках Петри, на ложах из фильтровальной бумаги, увлажнённых водой (контроль) и 2%-ным водным раствором трегалозы, при оптимальных (25 °С) температурах проращивали семена сои сорта Вилана из расчёта 50 семян на одну чашку. Через 5 сут. после начала проращивания во всех чашках Петри оставляли по 25 шт. хорошо развитых проростков без видимых признаков болезней и механических повреждений. Не проросшие семена и ослабленные проростки из всех чашек удаляли. Затем все чашки Петри с проростками промораживали в течение 6 ч в криокамере при температурах от минус 1 до минус 6 °С с интервалом в 1 °С. После завершения каждого цикла промораживания, чашки Петри вынимали из криокамеры и выдерживали в течение 2-х часов при комнатной температуре для оттаивания и визуального про-

явления симптомов криоповреждения растений. После этого подсчитывали количество выживших и замёрзших растений в каждом варианте.

Для изучения динамики охлаждения сои в условиях отрицательных температур использовали группу 10-дневных растений, выращенных в песчаном грунте в пластиковом сосуде ёмкостью 250 мл при оптимальных температурах 25–27 °С. Для непрерывного контроля температуры растений в криокамере использовали выносной термодатчик цифрового термометра, к которому плотно прижимали и фиксировали гипокотили растений. После помещения таким образом подготовленных растений сои в криокамеру с установленной температурой минус 5 °С, показания температуры фиксировали через 6, 9, 12, 15, 30, 45 и 60 мин, а также через 2 и 3 ч.

Для экспериментальной проверки сформулированных в подразделе 3.4.2 физических и физико-химических моделей заморозкоустойчивости, в специальном модельном эксперименте были проведены два лабораторных опыта по исследованию откликов цитоплазмы на экспозицию при температуре минус 4 °С у сортов сои Чара и Парма, отличающихся друг от друга по заморозкоустойчивости на начальных этапах онтогенеза. Дополнительно, с целью оценки возможного модифицирующего влияния на заморозкоустойчивость запасных веществ, поступающих в ткани растений из семядолей, у половины проростков каждого сорта заранее удаляли семядольные листья.

В рамках первого эксперимента в рулонах фильтровальной бумаги в термостате проращивали по 1650 шт. семян обоих сортов в течение 3-суток при температуре 25 °С. Затем извлекали из термостата проростки сои, среди них отбирали типичные, нормально развитые растения без признаков угнетения и болезней, и опять закладывали по 25 растений в рулоны фильтровальной бумаги помещали их в термостат и выращивали в течение 5 сут при температуре 10 °С в условиях естественного освещения для имитации ранневесенних полевых условий с пониженными температурами воздуха и почвы. После 5-суточной закалки из 6 контрольных (без промораживания) рулонов каждого сорта (по 3 рулона с семядолями + по 3 рулона без семядолей) извлекали растения и прессованием получали клеточный

сок. Остальные рулоны с растениями (по 30 рулонов каждого сорта) помещали в криокамеру для промораживания при температуре минус 4 °С. После включения таймера, из криокамеры с интервалом 0,5 ч извлекали по 3 рулона каждого сорта и прессованием также получали из них клеточный сок, у которого на рефрактометре определяли концентрацию. Все полученные результаты усредняли по 3-м повторениям в пределах каждого варианта опыта.

Исходные концентрации клеточного сока у растений сортов Чара и Парма оказались различны, возможно, из-за различного содержания и баланса биохимических компонентов. Для проверки этого предположения был проведён второй лабораторный эксперимент, в рамках которого по той же методике, что и в первом эксперименте, в течение 3х суток выращивали растения сои сортов Чара и Парма. Затем у половины 3-дневных проростков каждого сорта аккуратно удаляли семядольные листья с целью изменения баланса биохимических компонентов в цитоплазме за счёт прекращения притока метаболитов из семядолей. Нормально развитые растения без признаков угнетения и болезней, и опять закладывали по 50 растений в рулоны фильтровальной бумаги, из расчёта 2 варианта с семядолями и с их удалением × 3 повторения. Все рулоны помещали с растениями в термостат и выращивали в течение 5 сут. при температуре 10 °С. После 5-суточной закалки из всех растений каждого варианта прессованием получали клеточный сок объёмом не менее 10 мл. В каждом образце определяли исходную концентрацию, затем все образцы клеточного сока в открытых пробирках помещали в криокамеру при температуре минус 3 °С. После включения таймера, из криокамеры с интервалом 0,5 ч извлекали пробирки с образцами и определяли концентрацию цитозоля. Общая продолжительность экспозиции образцов в криокамере – 7 ч, до полного замораживания. Затем все образцы клеточного сока были извлечены из криокамеры, закупорены и выдержаны при комнатной температуре в течение 15 часов для размораживания и завершения процесса седиментации всего комплекса КПК. После этого емкости с клеточным соком были откупорены и повторно помещены в криокамеру. Вторичное промораживание образцов осуществляли при температуре минус 4°С. Измерения концентрации клеточного сока проводили в

течение 4 ч с интервалом 0,5 ч. Все полученные при измерении концентраций клеточного сока результаты усредняли по 3-м повторениям в пределах каждого варианта опыта.

При длительном охлаждении высокозаморозкоустойчивых образцов сои до сверхкритических для сои (ниже минус 5°С) температур, вследствие массовой коагуляции потерявших заряды коллоидных частиц, общий объём выпавших в осадок коагулянтов должен быть больше по сравнению со слабозаморозкоустойчивыми формами сои. Для подтверждения этого предположения провели модельный эксперимент. Для этого использовали клеточный сок двух сортообразцов сои – слабозаморозкоустойчивого сорта Лира и высокозаморозкоустойчивого сорта Славия. Для улучшения визуализации дисперсной и дисперсионной фаз, в пробирки с клеточным соком добавляли 1%-ный раствор бисдиметиламинофенотиоцианит хлорида $C_{16}H_{18}ClN_3S$ (метиленовый синий краситель). Пробирки с растворами клеточного сока, окрашенные 1%-ным раствором метиленового синего в пропорции 1:10, помещали в криокамеру при минус 5 °С. После 24-часовой экспозиции пробирки извлекали из криокамеры, выдерживали при комнатной температуре в течение 8 ч для размораживания и завершения всех процессов коагуляции и седиментации. После этого пробирки с седиментировавшими цитозолями визуально анализировали.

Для изучения связи степени заморозкоустойчивости с общим количеством коллоидов в цитозоле, оценили объёмы выпавших в осадок коллоидных коагулятов при длительной экспозиции клеточного сока сои при сверхкритических для сои отрицательных температурах в криокамере. В эксперименте использовали полученный ранее описанным способом клеточный сок тех же сортов сои Лира и Славия с различной степенью заморозкоустойчивости.

После 24-часовой экспозиции при минус 15 °С, пробирки с клеточным соком извлекали из криокамеры, выдерживали при комнатной температуре в течение 8 ч для размораживания и завершения всех процессов коагуляции и седиментации. После этого пробирки с седиментировавшими цитозолями визуально анализировали.

Для оценки возможности использования выявленных у сои коллоидных факторов повышенной заморозкоустойчивости в дальнейших исследованиях, изучили динамику изменения концентрации клеточного сока при температурах минус 5, минус 15 и минус 20°С у сои, люпина узколистного и масличного льна. Соя в эксперименте была представлена двумя сортами Лира и Славия, люпин узколистный – сортом Смена; масличный лён – морозоустойчивой линей масличного льна ФХЛ-М (Снегурок), с устойчивостью к отрицательным температурам до минус 12 и минус 20 °С, соответственно. Ранее описанным способом получали проростки растений всех изучаемых сортообразцов, и из них отжимали полученный клеточный сок. Пробирки с клеточным соком помещали в криокамеру отдельно при минус 5, минус 15 и минус 20 °С. Каждый вариант изучали в 3-х повторениях. После 24-часовой экспозиции при заданных температурных режимах пробирки извлекали из криокамеры, выдерживали при комнатной температуре в течение 24 ч для размораживания и завершения всех процессов коагуляции и седиментации. После этого у всех образцов определяли концентрацию жидкой фазы цитозолей.

Полевые посевы сортообразцов сои в Иркутске в 2016–2018 гг. проводили в 1-й декаде мая, второй срок посева – в 3-й декаде мая. В 2019 г. посев осуществляли в 4 срока – 5 мая, 16 мая, 23 мая и 6 июня.

В 2016–2018 гг. 12 сортообразцов сои с повышенной полевой холодоустойчивостью и пониженной фотопериодической реакцией селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК высевали по два ряда с междурядьем 30 см, в трёх повторениях с расстоянием между образцами 50 см. Норма высева 900 тыс./га. В качестве стандарта был использован местный сортообразец сои № 15. В 2019 г. посев лучших выделившихся холодоустойчивых сортообразцов осуществляли по типу ПСИ на 5-рядных делянках с междурядьями 30 см и длиной 10 м, общей площадью 15 м^2, учётной площадью 7,5 м^2 в 3 повторениях.

На Заларинском агроэкологическом стационаре во все годы исследований изучаемые сортообразцы сои высевали на 2-рядных делянках с междурядьями 30 см, в трёх повторениях. Общая площадь делянки составляла 1,75 м^2, учётная площадь – 0,7 м^2. Посев производили во 2-й декаде мая вручную. Норма высева 900

тыс./га. Уборка ручная, в фазе полной спелости, при влажности семян не более 15–18 %. Фенологические наблюдения заключались в фиксировании наступления фаз всходов, цветения, физиологического и полного созревания.

Статистическую обработку полученных данных проводили методом оценки количественной изменчивости с расчётом показателей взвешенной средней ($\bar{x}$); однофакторного дисперсионного анализа ($НСР_{05}$); коэффициентов асимметрии (K_A); коэффициентов эксцесса (E_X); доверительных интервалов на 5%-ном уровне существенности. В настоящей работе также применяли алгоритм корреляционного анализа с вычислением критериев нормальности распределения выборочных дат Шапиро-Уилка (W), коэффициентов линейной корреляции Пирсона (r), коэффициентов детерминации (r^2) и p-уровней значимости $P(t)$. Все статистические расчёты выполняли с использованием соответствующих алгоритмов в изложении В. Ю. Урбаха [165], Б. А. Доспехова [46], Г. Н. Зайцева [54] и электронного учебника по статистике StatSoft [178].

Оформление текста диссертации выполнено по ГОСТ Р 7.0.11–2011 «Диссертация и автореферат. Структура и правила оформления» [36]. Внутритекстовые библиографические ссылки и список использованной литературы выполнены по ГОСТ Р 7.0.5-2008 «Библиографическая ссылка» [38]. Сокращения слов и словосочетаний выполнены по ГОСТ Р 7.0.12–2011 «Библиографическая запись. Сокращения слов и словосочетаний в русском языке. Общие требования и правила» [37].

3 МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА И СЕЛЕКЦИЯ ХОЛОДО- И ЗАМОРОЗКОУСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ СОИ

3.1 Полевые методы оценки сои на холодо- и заморозкоустойчивость

Для оценки и выделения исходного материала для селекции сельскохозяйственных растений с повышенной устойчивостью к низким положительным и отрицательным температурам используются различные полевые и лабораторные методы оценки.

Наиболее простыми и доступными являются прямые полевые методы оценки. В их основе лежит выращивание растений в естественных полевых условиях на фоне пониженных положительных или отрицательных температур воздуха и почвы. Как правило, такие посевы осуществляют в более ранние весенние сроки, когда вероятность наступления возвратных холодов и заморозков наиболее высока. Иногда оценка селекционного материала на холодо- и заморозкоустойчивость может проводиться при оптимальных сроках посева, но в более холодных климатических зонах. В наших исследованиях также были использованы прямые полевые методы оценки холодо- и заморозкоустойчивости исходного материала для селекции сои.

3.1.1 Использование очень ранних весенних сроков посева

В 2011 году на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК для изучения 197 коллекционных образцов сои по признаку холодо- и заморозкоустойчивости, а также реакции на длину дня, был проведён очень ранний посев в начале I-й декады апреля (рис. 3.1). Контролем в эксперименте служил оптимальный посев в III-ю декаду апреля. Посев широкорядный, с междурядьем 70 см и густотой 250–300 тыс. раст./га. Оценку коллекционных образцов

проводили на 2-рядных делянках длиной 5 м площадью 3,5 м^2 без повторений. В течение вегетации на всех вариантах проводили фенологические наблюдения.

Рисунок 3.1 – Полевая оценка сортообразцов сои при очень раннем (01.04.2011 г.) сроке посева, дата фотосъёмки 16.04.2011 г.

При посеве в 1-й, очень ранний срок (1 апреля) всходы появились на 12-е сутки. Длина дня в период появления всходов этого срока посева составляла 13 ч. 24 мин. При посеве во 2-й, оптимальный срок (26 апреля), всходы появились также на 12-е сутки при длине дня 14 ч. 22 мин.

Фенологические наблюдения в течение вегетации показали вызванные разными сроками посева заметные изменения продолжительности основных межфазных периодов: «всходы – начало цветения», «начало цветения – физиологическое созревание» у сортообразцов сои различных групп спелости. Полученные результаты представлены в табл. 3.1 и Приложении А.

При посеве в ранние сроки межфазный период «всходы – начало цветения» у большинства исследуемых сортообразцов составлял 30–40 сут.; в оптимальные сроки – 27–31 сут; у более поздних форм сои этот период достигал 39–41 сут. Различная продолжительность отдельных межфазных периодов, а также сортовые особенности определяли неодинаковую продолжительность вегетационного периода у исследуемых сортов сои.

Таблица 3.1 – Календарные сроки основных фенологических фаз, вегетационный период и урожайность сортообразцов сои при очень раннем (1-й срок) и оптимальном (2-й срок) посеве

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2011 г.

Сортообразец	Группа спелости	Начало цветения, ДД.ММ		Полное созревание, ДД.ММ		Вегетационный период, сут		Урожайность, г/м^2	
		1-й срок	2-й срок	1-й срок	2-й срок	1-й срок	2-й срок	1-й срок	2-й срок
Светлая	очень ранняя	16.05	01.07	24.06	20.07	71	85	69,1	144,0
Касатка	«»	15.05	01.07	24.06	25.07	71	90	65,7	113,0
Окская	«»	15.05	01.07	24.06	30.07	71	95	82,8	136,5
Подяка	ранняя	20.05	05.06	05.08	15.08	113	103	278,8	233,1
Мрия	«»	20.05	13.06	03.08	10.08	111	98	298,8	236,0
Славия	«»	20.05	13.06	05.08	20.08	113	108	383,4	329,7
Синеока	«»	20.05	07.06	07.08	15.08	115	103	328,5	246,2
Приморская	сред-	20.05	13.06	10.08	02.09	118	121	81,7	69,2
Приморская 86	«»	20.05	13.06	10.08	04.09	118	123	178,8	125,4
Парма	«»	20.05	13.06	09.08	06.09	117	125	297,1	222,2
Elgin	«»	20.05	07.06	06.08	08.09	114	127	271,4	49,1
PIN GD 4182	позд-	20.05	07.06	06.08	–	114	–	183,4	–
PIN GD 4197	«»	20.05	07.06	05.08	–	113	–	105,7	–

У сортов очень ранней группы спелости продолжительность вегетационного периода при очень раннем сроке посева в среднем составляла 71 сут. При оптимальном сроке посева – 85–95 сут. К тому же очень ранний посев способствовал снижению урожайности у данных образцов, либо не обеспечил дополнитель-

ную прибавку урожая из-за ускоренного развития на фоне укороченного весеннего фотопериода и стремительного созревания.

Сорта ранней группы спелости при очень раннем посеве имели более продолжительный вегетационный период по сравнению с оптимальным сроком. Урожайность образцов этой группы спелости при 1-м сроке посева была значительно выше по сравнению с оптимальным сроком. Например, продуктивность сорта Синеока составила 328,5 г/м^2 при раннем, и 246,2 г/м^2 – при оптимальном сроке посева соответственно.

Вегетационный период сортообразцов средней группы спелости при очень раннем посеве составлял 114–118 сут. При оптимальном посеве в III-й декаде апреля этот показатель был более продолжительным, и в среднем составлял 121–127 сут.

Группа более поздних сортообразцов, таких как PIN GD 4182 и PIN GD 4197 в условиях оптимального срока посева до наступления осеннего понижения температур воздуха и почвы не сумели успешно завершить своё развитие. Однако при очень раннем сроке посева вегетационный период этих сортообразцов составил всего 113–114 сут., и они сформировали урожай 183,4 и 105,7 г/м^2, соответственно.

В целом, очень ранние посевы позволили выявить формы сои, отличающиеся укороченным вегетационным периодом и повышенной урожайностью. Однако из-за быстрого роста среднесуточных весенних температур и отсутствия возвратных заморозков, оценку сортообразцов сои прямым полевым методом по признаку холодо- и заморозкоустойчивости провести не удалось.

3.1.2 Использование осенних сроков посева

Для обеспечения гарантированного воздействия пониженных положительных и отрицательных температур воздуха на всходы сои, группа из 226 сортообразцов из питомника экологического сортоиспытания и питомника исходного материала была высеяна в поле 8 октября 2011г.

Погодные условия в послепосевной период, в целом, складывались благоприятно для развития сои. Всходы появились на 7 день после посева. Продолжительность дня в фазу полных всходов составляла 11 ч. 30 мин.

В первой декаде октября температура воздуха постепенно увеличивалась и достигла своего максимума в начале второй декады до 30 ºС в дневное время суток, в дальнейшем температура стала падать и уже в начале третьей декады опустилась в среднем до 14 ºС. Во 2-й декаде октября все взошедшие растения в фазе семядолей прошли естественную закалку пониженными положительными температурами. В конце октября растения сои в фазе формирования примордиальных листьев в течение 6 дней подвергались воздействию утренних заморозков с минимальными температурами от минус 1,0 до минус 4,4 °С (рис. 3.2).

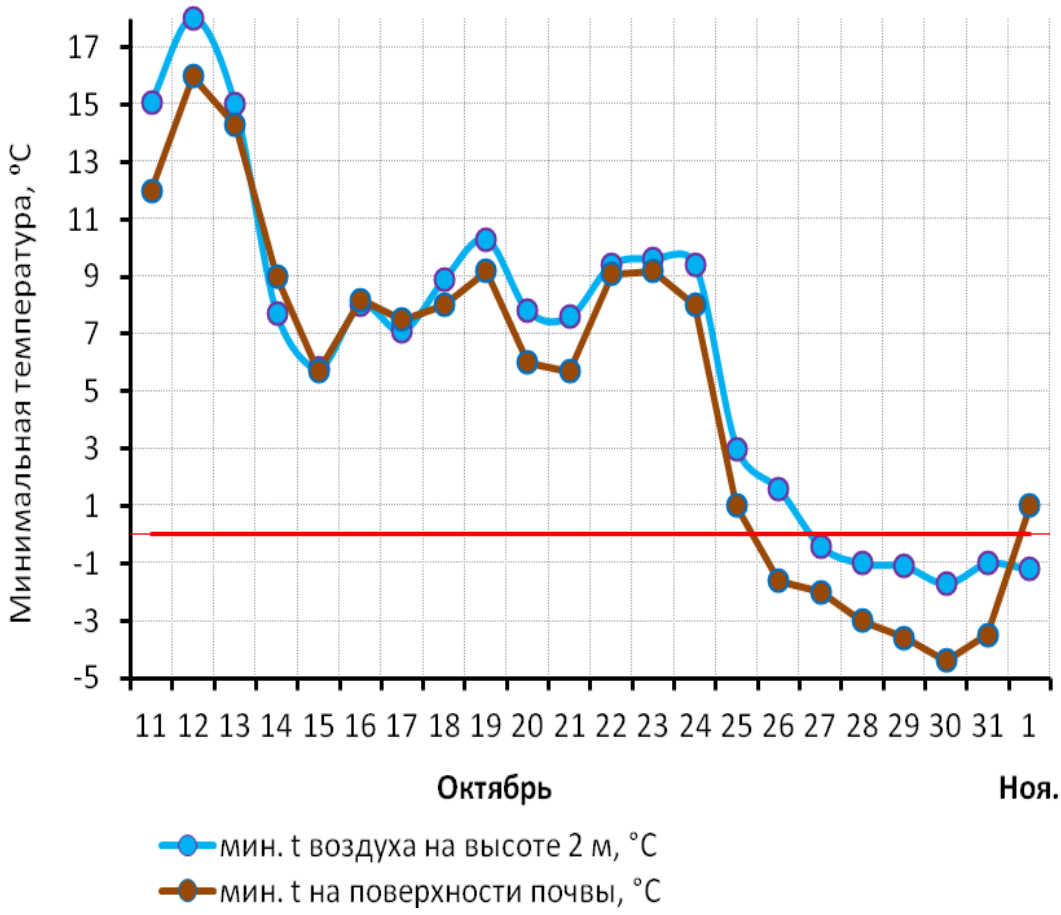


Рисунок 3.2 – Минимальные утренние температуры воздуха и почвы во II-ой и III-ей декадах октября, 2011 г. (метеостанция «Круглик», Краснодар).

Учёт выживших растений был произведён 31 октября после утренних заморозков до минус 4,4 ºС. Подсчитывалось общее количество взошедших растений, и выживших (рис. 3.3).

Рисунок 3.3 – Полевая оценка сортообразцов сои на холодо- и заморозкоустойчивость при осеннем (08.10.2011 г.) посеве,
дата фотосъёмки 31.10.2011 г.

Наблюдения показали, что отдельные сортообразцы успешно выдержали утренние заморозки до минус 4,4 ºС на поверхности почвы (рис. 3.4).

а *б*

Рисунок 3.4 – Выживаемость различных сортообразцов сои в фазе примордиальных листьев при осенних заморозках на почве до минус 4,4 °С, 2011 г.
а – сорт сои Парма; *б* – сорт сои Селекта 302.

Сортообразцы сои с наибольшей выживаемостью представлены в табл. 3.2, и 3.3., а также в Приложении Б.

Таблица 3.2 – Выживаемость некоторых сортообразцов сои с максимальной заморозкоустойчивостью из питомника исходного материала после воздействия утренних заморозков на почве до минус 4,4 °С

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

Сортообразец	Происхождение	Выживаемость растений при минус 4,4 °С, %
ZYD-403 (полукультурный)	ВИР, ВНИИМК, Россия	66,7
Чера 1/10	ФГБНУ Чувашский НИИСХ, Россия	50,0
Кордоба	Saatbau Linz, Австрия	50,0
ЗСМ-3	ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Россия	42,9
Схидна	Институт растениеводства, Украина	41,2
Sumu HC 8008	Societe Ragt 2N, Франция	40,7
Малета	ФГБНУ Рязанский НИИСХ, Россия	37,5
Воронежская 31	ФГБОУ ВО Воронежский ГАУ, Россия	35,9
Верас	НПО «Соя-Север», Белоруссия	34,6
Белгородская 48	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ, Россия	34,3

Самой заморозкоустойчивой среди сортообразцов питомника исходного материала (табл. 3.2, Приложение Б) оказалась полукультурная форма сои ZYD-403 (*G. gracilis*), ранее выделенная из популяции дикорастущей уссурийской сои *G. soya*. Около 50 % выживших растений обнаружено у сортообразцов Кордоба, Чера 1/09; до 40 % выживших растений – у сортообразцов Касатка, Чера 1/10, KG-20, Схидна, OSSO, ИО Ronest 12/13, Sumu HC 8008, ЗСМ 3; 30%-ная выживаемость была отмечена у сортообразцов Малета, СибНИИК 315, Белгородская 48, Воронежская 31, Верас, Иван Караманов, Hudson, Galles, Трембита (Приложение Б).

Наименьшую выживаемость при заморозках до минус 4,4 °С показали сортообразцы сои: Брянская Мия, Эльдорадо, Дина, Нега, К-002, К-4947, Hei-He 25, Gracia, Stine 1980, Висконсин блэк, Soll × Дельта.

В питомнике экологического сортоиспытания растения сои сильнее пострадали от воздействия заморозков до минус 4,4 °С. Более детальный анализ сортообразцов сои питомника экологического сортоиспытания, с вычетом ранее по-

гибших растений во время предшествующих более слабых заморозков до минус 3,0 °С, позволил условно выделить три группы сортов по реакции на заморозки (табл. 3.3, Приложение В).

Таблица 3.3 – Выживаемость некоторых сортообразцов сои из питомника экологического сортоиспытания после воздействия заморозков на почве до минус 4,4 °С
ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

Сортообразец	Происхождение	Выживаемость при -3,0 °С, %	Выживаемость при -4,4 °С, %	
			общая	относительно предыдущего заморозка -3,0 °С
Парма	ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Россия	76,2	38,6	50,7
Сепия А 02	Societe Ragt 2N, Франция	73,4	26,6	36,2
Суматра 309 С	Societe Ragt 2N, Франция	67,5	5,0	7,4
Шама 508 D	Societe Ragt 2N, Франция	64,5	29,0	45,0
Л-10-136	ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Россия	62,7	25,5	40,6
Селекта 302	ООО «СОКО», Россия	61,5	0	0
Шама 508	Societe Ragt 2N, Франция	40,6	12,5	30,8
Л-10-77	ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Россия	40,3	15,6	38,7
Амфор	Euralis Semences, Франция	11,5	7,7	66,7

Часть растений сои первой группы слабоустойчивых сортообразцов успешно перенесли понижение температуры до минус 3 °С, однако полностью или почти полностью погибли при температуре минус 4,4 °С. Это такие сортообразцы, как Селекта 302 и Суматра 309 С.

Растения второй группы сортообразцов, в целом, хорошо перенесли заморозки минус 3 °С, и частично выжили при минус 4,4 °С. Самыми устойчивыми в этой группе оказались сорта Парма, Л-10-136, Сепия А-02 и Шама 508 D.

Определенный интерес представляет третья группа сортов, которые довольно сильно пострадали от заморозков до минус 3,0 °С. Однако выжившие растения показали повышенную устойчивость к заморозкам до минус 4,4 °С. Наиболее характерным представителем этой группы является французский сорт Амфор.

С одной стороны, ряд сортообразцов, в целом, обладал повышенной заморозкоустойчивостью, и они могут использоваться в качестве селекционных источников этого признака. С другой стороны, неодинаковая заморозкоустойчивость растений в пределах сорта или чистой линии вызывает вопросы и требует своего объяснения (рис. 3.5).

Возможно, что такие сорта представляют собой смесь морфологически однородных сублиний с различной степенью заморозкоустойчивости. В качестве альтернативы можно предположить вклад матрикальной разнокачественности семян этих сортообразцов в реализацию признака повышенной заморозкоустойчивости.

Рисунок 3.5 – Неодинаковая выживаемость растений сои в пределах сортообразца после неоднократных осенних заморозков, сорт Парма, 2011 г.

В целом, осенний посев позволил провести оценку большой выборки сортообразцов сои на заморозкоустойчивость в естественных полевых условиях при воздействии отрицательных температур. При этом у исследуемых сортообразцов

сои обнаружен межсортовой полиморфизм по признаку заморозкоустойчивости на начальных этапах онтогенеза.

Посев сои осенью не представляет технических сложностей, за исключением повышенной вероятности выпадения осадков, и не имеет существенных ограничений по количеству изучаемых сортообразцов и площади посева.

Однако фенотип и реакция растений на осенние посевы существенно отличаются от весенних сроков посева из-за очень короткой (менее 12 ч в октябре), и продолжающей сокращаться длины дня, а также из-за общей динамики снижения температур воздуха и почвы. К тому же в полевых условиях невозможно контролировать интенсивность и продолжительность осенних заморозков. Поэтому всегда сохраняется риск попадания изучаемых сортообразцов под более низкие и интенсивные заморозки (ниже минус 5 °С), что приведёт к криогенной гибели даже самого заморозкоустойчивого материала.

3.2 Лабораторные методы оценки заморозкоустойчивости сортообразцов сои

Дополнением к полевым методам оценки исходного материала сои на холодо- и заморозкоустойчивость могут служить лабораторные методы. В их основе лежит оценка реакции растений на пониженные положительные или отрицательные температуры на разных (как правило, на начальных) этапах онтогенеза в термостатах и криокамерах при контролируемых режимах температур и заданных временных экспозициях. При использовании лабораторных методов оценки сои на холодо- и заморозкоустойчивость, растения предварительно выращивают при оптимальных температурах и освещении в рулонах фильтровальной бумаги, небольших по объёму сосудах или ящиках с песчаным или почвенным грунтом (рис. 3.6).

В наших исследованиях также были использованы лабораторные методы оценки холодо- и заморозкоустойчивости исходного материала для селекции сои.

Рисунок 3.6 – Лабораторный метод оценки заморозкоустойчивости сои в криокамере Mir 235, 6-часовая экспозиция при минус 6 °С, 2011 г.

3.2.1 Оценка заморозкоустойчивости сои при различных отрицательных температурах и фиксированной длительности экспозиции

Поскольку лабораторная оценка сои на устойчивость отрицательным температурам является практически не изученной, такие исследования проводили в несколько этапов. На первом этапе изучали реакцию проростков сои при различных (от минус 1 до минус 6 °С, температурах, и заданной экспозиции – 6 часов). На этом этапе сравнительную оценку заморозкоустойчивости сортообразцов сои проводили двумя способами.

При первом способе семена всех сортообразцов проращивали в рулонах фильтровальной бумаги в течение 3-х суток при температуре 25 °С. Полученные этиолированные проростки пересаживали в сосуды с торфо-грунтовой смесью ёмкостью 10 $см^3$ из расчёта 10 раст./сосуд.

При этом способе проводилась оценка незакалённых растений сои в фазы семядольных и примордиальных листьев. При достижении растениями одной из указанных стадий развития сосуды с ними помещали в криокамеру, и в течение 6 часов последовательно выдерживали отдельно при температурах минус 2, 3, 4, 5 и 6 °С. Интервал между промораживаниями – одни сутки. После каждого этапа промораживания сосуды с растениями в течение 2-х часов выдерживали при комнатной температуре, и после этого подсчитывали количество выживших растений.

Моделирование заморозков в фазе семядольных листьев позволило выявить полиморфизм по признаку заморозкоустойчивости, как между исследуемыми генотипами, так и в пределах отдельных сортообразцов (табл. 3.4).

Таблица 3.4 – Заморозкоустойчивость незакалённых растений сои в фазе семядольных листьев в криокамере

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2010 г.

Сорт, линия	Доля выживших растений, при t, %			
	-2	-3	-4	-5
Валента	**12,5**	0,0	0,0	0,0
Альба	0,0	0,0	0,0	0,0
Лира	0,0	0,0	0,0	0,0
Славия	0,0	0,0	0,0	0,0
Л-17	0,0	0,0	0,0	0,0
Л-188	**40,0**	**10,0**	0,0	0,0
Парма	**14,3**	0,0	0,0	0,0
Вилана	0,0	0,0	0,0	0,0
Л-194	**11,1**	**11,1**	0,0	0,0
Л-193/08 (Karikachi × Ника)	**33,3**	0,0	0,0	0,0
Л-189	**25,0**	**12,5**	0,0	0,0
Д-128/08 (Ника × Л-266)	**57,1**	**42,9**	0,0	0,0
Д-129/08 (Ника × Примор)	**16,7**	**16,7**	0,0	0,0
Д-3662/09 (Aldana × Дельта)	**40,0**	**20,0**	0,0	0,0
Д-3663/09 (Aldana × Дельта)	**33,3**	**16,7**	**16,7**	0,0

Отдельные сортообразцы уже при температуре минус 2 °С погибли полностью. Выживаемость растений остальных генотипов в этой фазе оказалась неполной и составила от 10 до 57 %.

Наибольшей заморозкоустойчивостью при температуре минус 2 °С отличались линии Д-128/08 – 57,1 % выживших растений; Л-188 – 40,0 %; Д-3662/09 – 40 %. У этих же линий была отмечена максимальная выживаемость растений при температуре промораживания минус 3 °С.

При температуре минус 4 °С отмечали полную гибель растений практически у всех образцов за исключением линии Д-3663/09, в пределах которой выживаемость растений составила 16,7 %. После моделирования 6-часового заморозка с температурой минус 5 °С выживших растений обнаружено не было ни на одном сортообразце.

Влияние слабых отрицательных температур воздуха на растения сои в фазе примордиальных листьев оказалось менее губительным (табл. 3.5).

Таблица 3.5 – Заморозкоустойчивость незакалённых растений сои в фазе примордиальных листьев

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2010 г.

Сорт, линия	Доля выживших растений, при t, %				
	-2	-3	-4	-5	-6
Валента	**10,0**	0,0	0,0	0,0	0,0
Альба	**44,4**	0,0	0,0	0,0	0,0
Лира	**70,0**	**10,0**	0,0	0,0	0,0
Славия	**66,7**	**33,3**	**33,3**	0,0	0,0
Л-17	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Л-188	**62,5**	**37,5**	**12,5**	0,0	0,0
Парма	**40,0**	**40,0**	**40,0**	**30,0**	**10,0**
Вилана	**40,0**	**20,0**	**10,0**	0,0	0,0
Л-194	**60,0**	**20,0**	0,0	0,0	0,0
Л-193/08 (Karikachi × Ника)	**60,0**	**20,0**	0,0	0,0	0,0
Л-189	**30,0**	**20,0**	**10,0**	**10,0**	0,0
Д-128/08 (Ника × Л-266)	**80,0**	**60,0**	**20,0**	**10,0**	0,0
Д-129/08 (Ника × Примор)	**100,0**	**60,0**	**10,0**	**10,0**	0,0
Д-3662/09 (Aldana × Дельта)	**80,0**	**50,0**	**30,0**	0,0	0,0
Д-3663/09 (Aldana × Дельта)	**60,0**	**30,0**	**30,0**	0,0	0,0

Заморозкоустойчивость линий Д-128/08, Д-129/08 и Д-3662/09 при минус 2 °С составила 80, 100 и 80 % соответственно. При температуре минус 3 °С большинство сортообразцов также показали довольно высокие результаты выживаемости

В отличие от фазы семядольных листьев, в фазу примордиальных листьев при температуре минус 4 °С заморозкоустойчивость сортообразцов Парма, Л-189, Д-128/08, Д-129/08 составляла от 10 до 40 %. Эти же сортообразцы частично выдержали 6-часовую экспозицию при минус 5 °С. А одно растение сорта Парма оказалось заморозкоустойчивым даже при минус 6 °С.

В целом, проведённый эксперимент позволил выявить широкий полиморфизм по заморозкоустойчивости, как между исследуемыми сортообразцами, так и в пределах сорта.

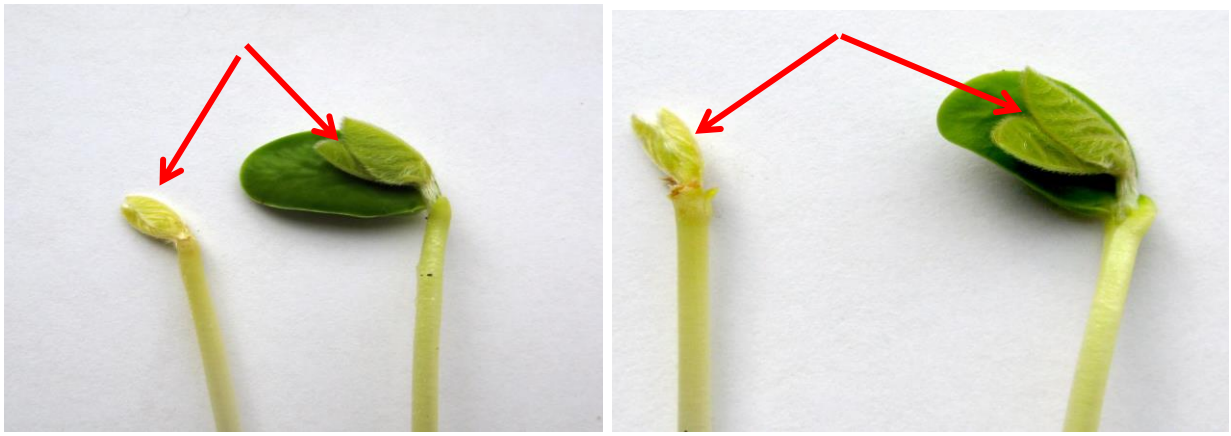
Второй способ определения заморозкоустойчивости дополнительно включал приём удаления семядолей, для прекращения поступления высокомолекулярных пластических веществ в ткани растений. Контролями служили те же сортообразцы, но без удаления семядолей.

Подготовленные проростки выдерживали при комнатной температуре и естественном освещении до формирования на них надсемядольного междоузлия с примордиальными листьями с целью утилизации пластических веществ, поступивших в растения из семядолей до их удаления. После этого растения закаливали при плюс 5 °С, промораживали и учитывали аналогично предыдущему методу.

Целью удаления семядолей на проростках сои являлось выявление заморозкоустойчивости цитоплазмы тканей гипокотиля, исключающего модифицирующее влияние высокомолекулярных пластических веществ, поступающих из семядолей. Визуально модифицирующий эффект семядолей проявляется в увеличении интенсивности роста примордиальных листьев и в скорости накопления хлорофилла в этиолированных проростках (рис. 3,7).

В вариантах без удаления семядолей при температуре минус 2 °С наибольшей заморозкоустойчивостью отличались сорта ВНИИОЗ-31 – 82,1 %, Нива 70 – 76,7 %, Лира – 92,0 %, Синеока – 68,9 %. 6-часовая экспозиция проростков при

минус 3 °С, в целом, приводила к гибели всех или большинства растений у всех образцов. При этом у нескольких сортов часть растений выжила в таких температурных условиях. Наиболее заморозкоустойчивыми при таких условиях промораживания оказались: сорт Нива 70 с выживаемостью растений 46,5 %; сорта Малета и Азовская с выживаемостью 22,2 и 20,4 % соответственно. При 6-часовой экспозиции на фоне температуры минус 4 °С только у трёх сортов – Соер-3, Синеока и Азовская обнаружено 2,8, 2,2 и 2,0 % выживших растений (табл. 3.6).



а *б*

Рисунок 3.7 – Влияние семядольных листьев на рост и хлорофилльную пигментацию примордиальных листьев сои через сутки после удаления семядолей у этиолированных проростков
(стрелками показаны примордиальные листья)
а – сорта Парма; *б* – сорт Чара

В вариантах с удалением семядолей при температуре минус 2 °С наибольшей заморозкоустойчивостью отличались сорта Альба – 98,2 %; Лика – 86,0; Свапа – 88,6; Соер-3 – 69,4; Азовская – 62,2 %. В отличие от варианта без удаления семядолей, в этом варианте растения сорта Лира не выдержали даже температуры минус 1 °С. Такая же реакция растений выявлена у сорта Малета. Заморозкоустойчивость сортообразцов Альба, Лика и Азовская при температуре минус 3 °С составила 85,5, 69,8 и 24,4 % соответственно. Только незначительная часть (18,2 %) растений сорта Альба в варианте с удалёнными семядолями оказались заморозкоустойчивыми, даже при температуре минус 4 °С (см. табл. 3.6).

Таблица 3.6 – Лабораторная заморозкоустойчивость закалённых растений сои в фазе примордиальных листьев без обрыва и с обрывом семядолей

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

Сорт, линия	Доля выживших растений без обрыва семядолей, при t, %				Доля выживших растений с обрывом семядолей, при t, %			
	-1	**-2**	**-3**	**-4**	**-1**	**-2**	**-3**	**-4**
Версия	46,7	10,0	3,3	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0
ВНИИОЗ-31	**100,0**	**82,1**	0,0	0,0	**100,0**	**57,1**	0,0	0,0
Малета	91,7	52,8	22,2	0,0	2,9	0,0	0,0	0,0
Свапа	58,1	4,7	0,0	0,0	**94,3**	**88,6**	2,9	0,0
Нива 70	**83,7**	**76,7**	**46,5**	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0
Лира	**94,0**	**92,0**	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Соер-3	94,4	58,3	11,1	**2,8**	**100,0**	**69,4**	0,0	0,0
Оресса	15,4	3,8	3,8	0,0	4,3	4,3	0,0	0,0
Славия	100,0	15,6	0,0	0,0	82,7	0,0	0,0	0,0
Синеока	**68,9**	**68,9**	**8,9**	**2,2**	100,0	36,4	21,8	0,0
Азовская	32,7	20,4	20,4	2,0	**91,1**	**62,2**	**24,4**	0,0
Амфор	0,0	0,0	0,0	0,0	96,8	54,8	6,5	0,0
Альба	60,0	60,0	0,0	0,0	**100,0**	**98,2**	**85,5**	**18,2**
Лика	100,0	17,4	4,3	0,0	**100,0**	**86,0**	**69,8**	0,0

Наши исследования показали, что главным достоинством лабораторного метода промораживания с использованием криокамеры типа Mir 235 и аналогов является техническая возможность регулировать и поддерживать с точностью ±0,5 °С заданные уровни отрицательных температур. Ценным положительным качеством такого метода также является возможность определять любую продолжительность экспозиции заданных температурных режимов.

К недостаткам лабораторного метода оценки заморозкоустойчивости в криокамерах можно отнести существенные различия встроенного искусственного освещения от интенсивности и спектра естественного освещения. Кроме этого, для оценки заморозкоустойчивости растений в криокамерах, из-за их ограниченного объёма, растения вынужденно выращиваются в ограниченных объёмах грунта. При этом у исследуемых растений формируется нетипичная корневая система.

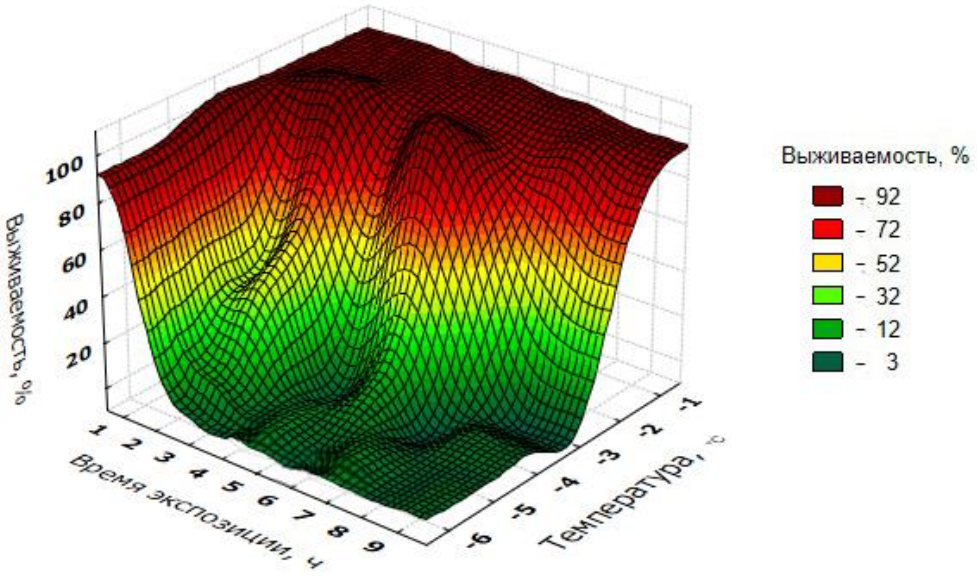
Ещё одним заметным недостатком лабораторных методов оценки холодо- и заморозкоустойчивости является излишне малая полезная площадь криокамер. Увеличение их полезной площади до размеров стандартных теплиц вполне очевидно повлечёт за собой излишне высокую себестоимость эксплуатации.

Кроме этого, анализ результатов проведённых исследований, как в полевых, так и в лабораторных условиях, показал, что при одинаковом воздействии околокритических отрицательных температур, часть растений в пределах генетически однородных сортообразцов полностью отличаются полной или частичной заморозкоустойчивостью, а другие растения в этих же условиях замерзают. В связи с этим внутрисортовая изменчивость заморозкоустойчивости сои требует более детального изучения.

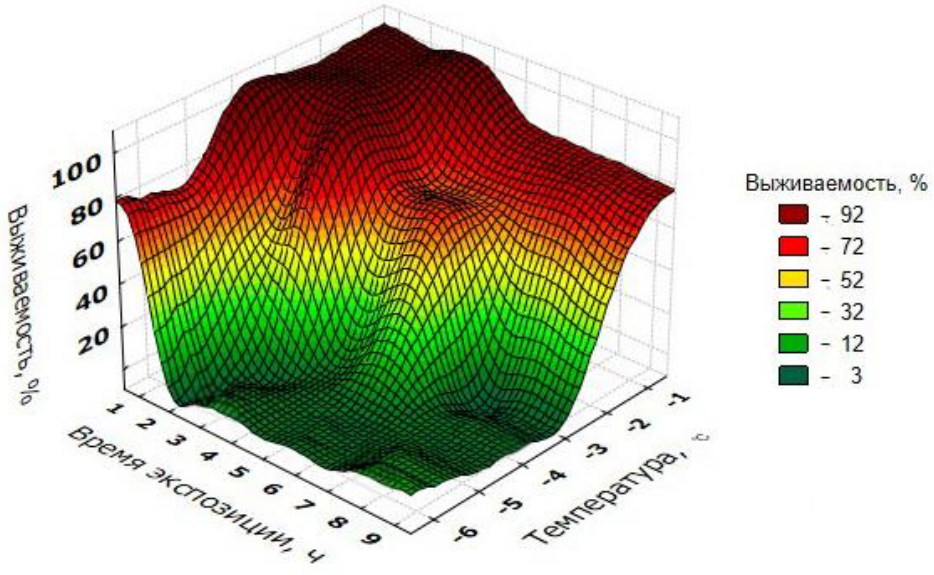
3.2.2 Динамическая оценка заморозкоустойчивости сои при различных температурах и экспозициях

На втором этапе проводили динамическую оценку заморозкоустойчивости сои на фоне различных отрицательных температур и различной длительности их воздействия. Оценку проводили на двух сортах сои разных групп спелости – Вилана и Лира. Семена этих сортов проращивали в рулонах фильтровальной бумаги в течение 7-х суток при температуре плюс 25 °С, при полном освещении с целью обеспечения естественной хлорофилльной пигментации. Затем рулоны с проростками помещали в криокамеру для моделирования различной интенсивности и продолжительности заморозков. В Краснодарском крае, при естественных ранневесенних заморозках утренние температуры могут опускаться до минус 3–4 °С, а в северной зоне края иногда и ниже, и могут длиться до 6–7 ч. Поэтому в модельном эксперименте диапазон отрицательных температур устанавливали от минус 1 до минус 6 °С включительно, с шагом в 1 °С, а продолжительность экспозиции промораживания растений – от 1 до 9 ч с часовым интервалом. Оценку заморозкоустойчивости сои в криокамере проводили сначала при минус 1 °С, затем при минус 2 °С, и далее до минус 6 °С включительно. При каждом температурном режи-

ме промораживания через каждый час извлекали отдельные рулоны с растениями, в течение 2-х часов выдерживали при комнатной температуре для оттаивания и визуального проявления симптомов промерзания тканей растений, после чего подсчитывали количество выживших и замёрзших растений (рис. 3.8).



сорт Вилана



сорт Лира

Рисунок 3.8 – Влияние отрицательных температур и времени Экспозиции на выживаемость растений сои, %

Анализ полученных экспериментальных данных показал, что у сорта Вилана в течение первого часа экспозиции при температурах от минус 1 до минус 4 °С отмечается высокий процент выживших растений – не менее 92 %.

Как следует из рис. 3.8, при температурах минус 5–6 °С в этот период гибнет до 15–32 % растений. При температуре минус 1 °С высокая заморозкоустойчивость растений сохранялась в течение 9 ч; при температуре минус 2 °С – в течение 6 ч; при температуре минус 3 °С – 2 ч. Дальнейшая экспозиция при температурах минус 2 и минус 3 °С приводила к криогенной гибели примерно половины растений. При экспозиции растений сои на фоне температур минус 4–6 °С криогенная гибель значительной части растений наблюдалась уже через 1 ч после начала эксперимента.

Полная криогенная гибель всех растений с разрушением клеточных стенок и потерей тургора после размораживания при температуре минус 3 °С зафиксирована только через 8 ч экспозиции; при минус 4 и минус 5 °С – через 6 ч; при минус 6 °С – через 5 ч промораживания (рис. 3.8).

Во всех случаях криогенное повреждение растений сои, как и при позднеосенних заморозках в полевых условиях, начиналось от краевого обморожения листовых пластинок, затем промерзала вся поверхность листовых пластинок, боковые и центральная жилки, а также гипокотиль. На следующем этапе наблюдали сквозное промерзание гипокотилей. В ряде случаев, в их нижней части образовывались крупные кристаллы льда, приводящие к продольным сквозным разрывам тканей (рис. 3.9). Последними замерзали ткани семядолей и пазушных меристем семядольных узлов.

У растений сорта Лира, также, как и у сорта Вилана, в течение первого часа промораживания при температурах от минус 1 до минус 4 °С зафиксирована высокая доля выживших растений – не менее 92 %. При температурах минус 5–6 °С доля замёрзших растений уже составила не менее трети от выборки. Однако более длительные экспозиции при более низких температурах выявили пониженную заморозкоустойчивость этого сорта по сравнению с сортом Вилана.

а *б*

Рисунок 3.9 – Характер криогенных повреждений растений сои при воздействии отрицательных температур

а – разрывы клеточных стенок и переломы промёрзших гипокотилей;
б – продольный разрыв тканей гипокотилей в результате кристаллизации воды.

Высокая заморозкоустойчивость растений сорта Лира при температуре минус 1 °С, также как у сорта Вилана, сохранялась в течение всего периода наблюдений (9 ч), но уже при температуре минус 2 °С сократилась до 3 ч, при температуре минус 3 °С – до 2 ч. Дальнейшая экспозиция при температурах минус 2 и 3 °С приводила к криогенной гибели примерно половины растений. При экспозиции растений сои на фоне температур минус 4–6 °С замерзание значительной части растений наблюдали уже через 1 ч после начала эксперимента.

Полная криогенная гибель всех растений сорта Лира при температуре минус 3 и минус 4 °С отмечена при 7-часовой экспозиции; при минус 5 °С – гибель наблюдается через 4 ч; при минус 6 °С – через 3 ч (см. рис. 3.8). Характер криогенных повреждений растений сорта Лира и очерёдность их развития при промораживании были аналогичны таковым у сорта Вилана.

В целом, проведённый модельный эксперимент позволил получить общие представления о порогах устойчивости сои к интенсивности и длительности заморозков. Однако более детальный анализ показал, что при равных температурных условиях, например, при минус 3 и 4 °С и экспозиции 5–6 ч, часть из генетически

однородной партии растений сохраняет свою жизнеспособность, а другие в этих же условиях замерзают (рис. 3.10).

Рисунок 3.10 – Различия по выживаемости растений сои в пределах сортообразца после 6-часовой экспозиции при минус 4 °С, 2011 г.

Ещё одним выявленным фактом является способность растений в условиях воздействия отрицательных температур некоторое время сохранять клеточный сок в жидкой фазе и не замерзать. Так, например, отдельные растения сорта Вилана в криокамере, даже спустя 4–5 ч при температуре минус 5–6 °С, не замерзают, не смотря на выравнивание температуры тканей растений и окружающей среды.

3.3 Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости сои

3.3.1 Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости в лабораторных условиях

Анализ полученных в полевых и лабораторных условиях результатов оценки заморозкоустойчивости изучаемых сортообразцов сои (подразделы 3.1 и 3.2) показал, что при воздействии околокритических отрицательных температур (минус 2–4

°С) и экспозиции 5–6 ч, часть из генетически однородных растений в пределах сортообразца сохраняет свою жизнеспособность, а другие в этих же условиях замерзают. Наиболее очевидным объяснением этому факту может быть внутрисортовая матрикальная (материнская) разнокачественность семян, связанная с неодинаковой массовой долей и балансом биохимических компонентов семян вследствие их неодновременного формирования, налива и созревания на разных ярусах материнского растения.

Для подтверждения вклада матрикальной разнокачественности в признак заморозкоустойчивости были исследованы два сорта сои Славия и Вилана, отличающихся разной степенью полевой холодоустойчивости, урожая 2010 года. Для этого в фазу физиологического созревания отбирали по 10 типичных растений каждого сорта без признаков поражения патогенами или абиотическими стрессорами. Отобранные растения индивидуально обмолачивали вручную по отдельным узлам. Семена из каждого узла выращивали в отдельном сосуде до стадий семядольных и примордиальных листьев. Проращивание семян и оценку заморозкоустойчивости растений осуществляли по вышеизложенной методике первого этапа (подразд. 3.2.1).

При промораживании выращенных из разных узлов растений сорта Вилана было установлено, что растения, выращенные из семян разных узлов, отличались неодинаковой заморозкоустойчивостью. Самой высокой выживаемостью при температуре минус 3 °С отличались растения из семян нижних и верхних узлов, сформировавшихся на материнском растении, соответственно, начале и конце фазы цветения. Выживаемость растений из 3-го от поверхности почвы узла растения составила 100 %; 19-го узла – 70 %; 21-го узла – 100 %; 22-го узла – 86 %. Однако уже при температуре минус 4 °С растения с этих узлов полностью погибли. У узлов № 12, 13, 14, 17 и 18 при этой температуре выжило всего по 10 % растений (табл. 3.7).

В фазу примордиальных листьев при температуре минус 3 °С выживших растений оказалось значительно больше, чем в фазу семядольных и составила у 15-го узла – 70 %; 4-го узла – 63%; 10-го узла – 60%. При температуре минус 4 °С

максимальное количество выживших растений – 40 %, было обнаружено среди потомств 5-го узла. При температуре минус 5 °С наблюдали полную гибель всех растений.

Таблица 3.7 – Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости потомств индивидуальных растений на начальных этапах онтогенеза, сорт Вилана, %

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

t, °С	Порядковый номер узла растения от семядольного узла																		
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	21	22
Фаза семядольных листьев																			
-3	**100**	0	0	0	**20**	0	0	0	0	**20**	**10**	**10**	0	0	**20**	**10**	**70**	**100**	**86**
-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**10**	**10**	**10**	0	0	**10**	**10**	0	0	0
-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Фаза примордиальных листьев																			
-3	0	**63**	**50**	0	**10**	**10**	**25**	**60**	**10**	**20**	**10**	**20**	**70**	**50**	**20**	0	**20**	**17**	**22**
-4	0	**13**	**40**	0	0	**10**	0	**10**	**10**	0	0	**10**	**10**	0	**20**	0	0	0	**11**
-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

У сорта Славия наибольшую заморозкоустойчивость в фазу семядольных листьев при температуре минус 3 °С показали растения из 4-го узла – 100 %; 23-го узла – 67 %; 10-го узла – 60 %; 11-го узла – 55 %. Высокая выживаемость обнаружена у потомств 23-го узла, составившая 33 % при температуре минус 4 °С , у18-го узла – 14 % и у 22 - го узла – 17 % Одно растение из партии семян узла № 18 выдержало температуру минус 5 °С (табл. 3.8).

В фазу примордиальных листьев растения сорта Славия отличались повышенной по сравнению с сортом Вилана устойчивостью к заморозкам. Температуру минус 3 °С выдержали потомства 5-го и 6-го узла – 100 %; 10-го узла – 90 %; 17-го узла –83 %; 19-го узла 75%, 16-го узла – 57 %. При температуре минус 4 °С частично выжили потомства 5-го, 6-го, 10-го, 13-го, 15-го, 16-го, и 18-го узлов. При температуре минус 5 °С высокая выживаемость была обнаружена у потомств 6-го, 11-го, 16-го и 18-го узлов с выживаемостью от 11 до 29 %.

Таблица 3.8 – Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости потомств индивидуальных растений на начальных этапах онтогенеза, сорт Славия, %

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

t, °C	Порядковый номер узла растения от семядольного узла																				
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Фаза семядольных листьев																					
-3	**20**	**100**	**10**	**40**	**30**	**10**	0	**60**	**55**	**46**	**30**	0	**20**	**40**	**22**	**29**	0	0	0	**50**	**67**
-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**14**	0	0	0	**17**	**33**
-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**14**	0	0	0	0	0
Фаза примордиальных листьев																					
-3	**40**	**33**	**100**	**100**	**50**	**25**	0	**90**	**27**	0	**33**	0	**11**	**57**	**83**	**43**	**75**	0	0	0	0
-4	0	0	**13**	**17**	0	0	0	**30**	0	0	**33**	0	**11**	**29**	0	**29**	0	0	0	0	0
-5	0	0	0	**17**	0	0	0	0	0	0	**11**	0	0	**15**	0	**29**	0	0	0	0	0

В результате проведённых экспериментов установлено, что потомство одного растения может иметь различную степень выживаемости при низких отрицательных температурах. Поэтому для более достоверной оценки в 2012 году повторно были проведены исследования в лабораторных условиях для изучения внутри- и межсортового полиморфизма у сои по признаку заморозкоустойчивости. Были взяты 4 сорта сои – Парма, Вилана, Лира, Альба раннего (5 апреля) и оптимального (27 апреля) срока посева. Отобранные растения также индивидуально обмолачивали вручную по отдельным узлам.

У сорта Парма часть растений, выращенных из центральных и верхних узлов родоначальных растений раннего срока посева при промораживании в течении 6 ч стали погибать уже при минус 2 °С (рис. 3.11).

Эта же тенденция сохранилась и при экспозиции проростков растений при минус 3 °С. При температуре минус 4 °С растения, выращенные из семян 9 и 13 узлов центральной части материнских растений, погибли полностью. При этом выживаемость растений из семян нижних четвёртого и пятого узлов при этих же температурах составила 65–100 %. В целом, наиболее устойчивыми к воздействию кратковременных заморозков оказались растения из нижних, верхних и трёх центральных (10–12) узлов.

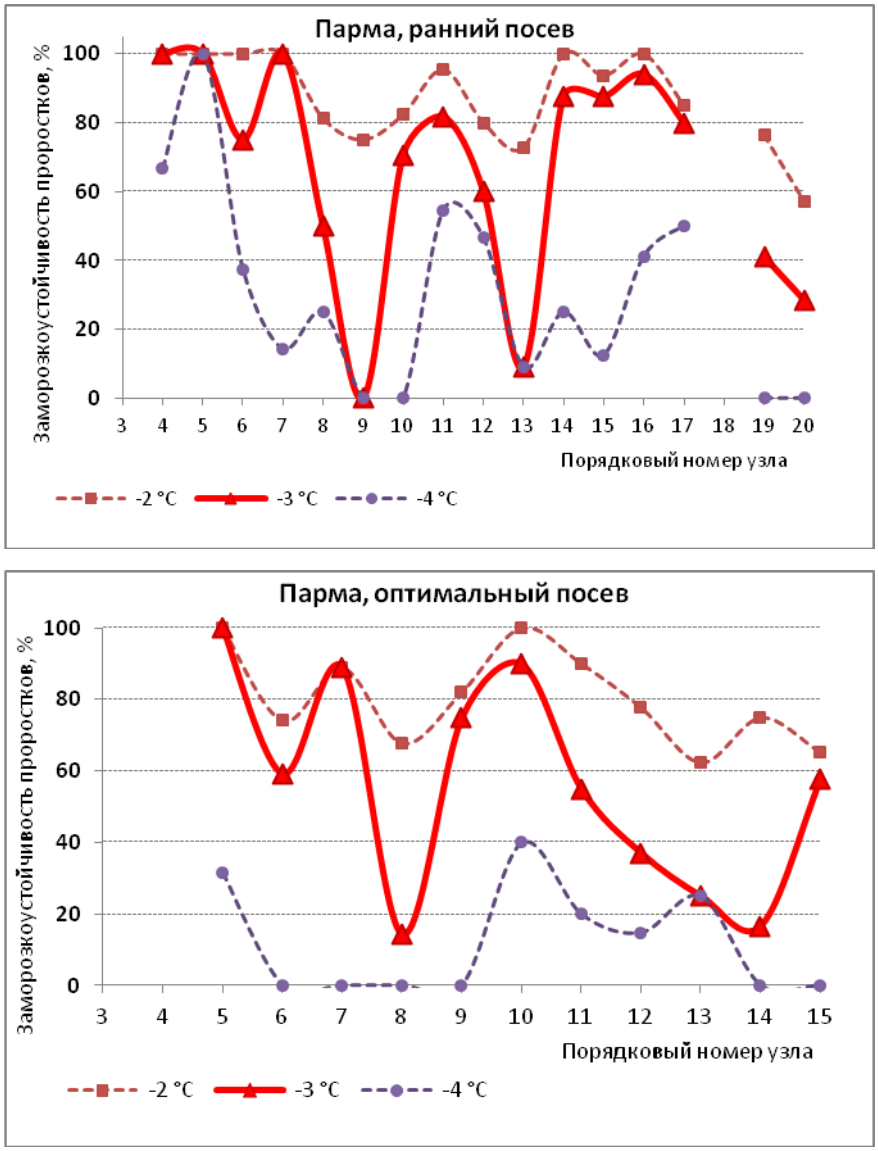


Рисунок 3.11 – Матрикальная разнокачественность проростков сои сорта Парма по заморозкоустойчивости при температурах от минус 2 до минус 4 °С, %, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2012 г.

В вегетирующем потомстве семян сорта Парма, выращенных при оптимальном сроке посева, в целом, наблюдали пониженную заморозкоустойчивость при минус 2 °С. Только растения из семян самых нижних и центральных узлов успешно перенесли такие температуры воздуха. Эта же тенденция сохранялась и при экспозиции проростков растений при минус 3 и минус 4 °С. При температуре минус 4 °С потомство семян только из 5-го, самого нижнего узла, а также верхних узлов (с 10 по 13 узел) частично сохранили свою жизнеспособность. В целом, при оптимальном сроке посева наиболее устойчивыми к воздействию кратковремен-

ных заморозков до минус 3 °С оказались растения из нескольких нижних и центральных – 5-го, 7-го и 10-го узлов.

У сорта Вилана все растения, полученные из семян различных узлов родоначальных растений раннего срока посева, выдержали 6-часовую экспозицию на фоне температур воздуха минус 2 °С (рис. 3.12).

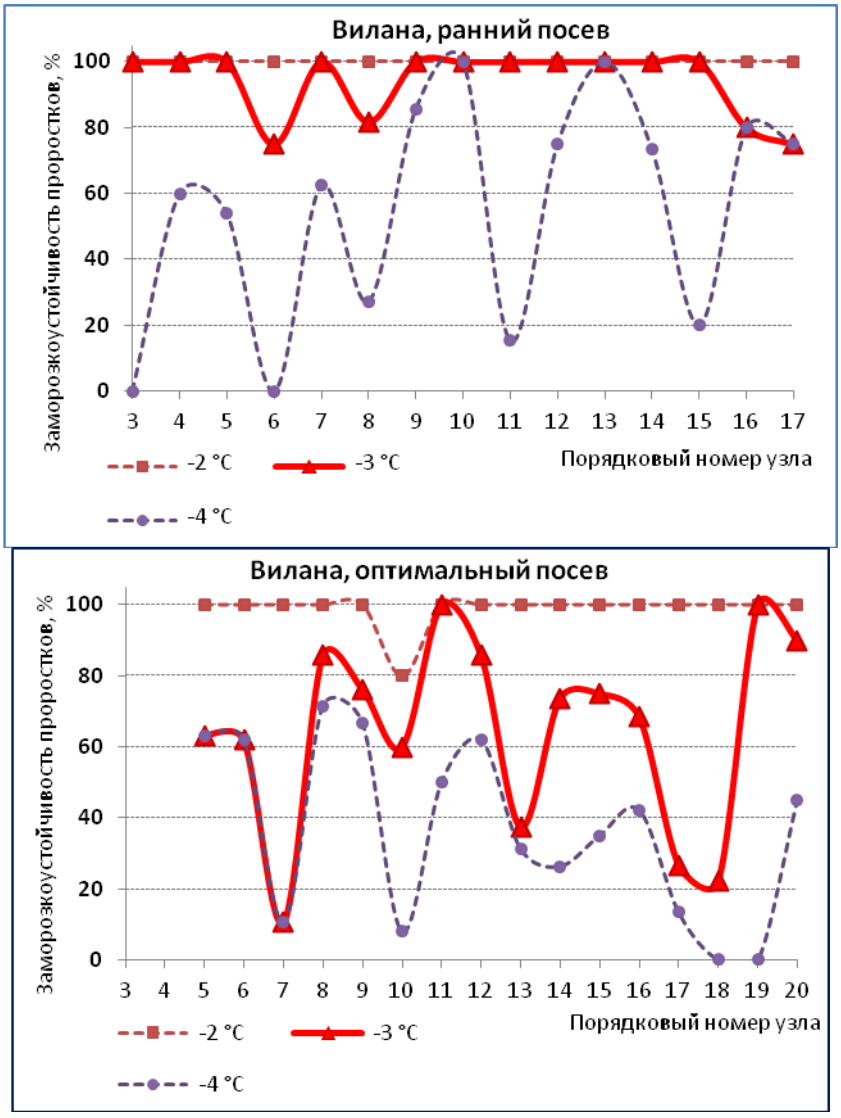


Рисунок 3.12 – Матрикальная разнокачественность проростков сои сорта Вилана по заморозкоустойчивости при температурах от минус 2 до минус 4 °С, %, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2012 г.

Незначительная часть растений (около 20–25 %) из семян самых верхних узлов, а также из 6-го и 8-го узлов в нижней части материнских растений погибли при минус 3 °С. При температуре минус 4 °С от искусственных заморозков по-

гибло уже около 50 % растений. Однако часть проростков из семян центральных узлов оказались более заморозкоустойчивыми. При этом практически все растения из семян 10-го и 13-го узлов материнских растений при такой температуре выжили. В целом, при раннем сроке посева наиболее устойчивыми к воздействию кратковременных заморозков оказались растения из нижних, верхних и трёх центральных (10–12) узлов.

В потомстве семян сорта Вилана оптимального срока посева наблюдали иную реакцию на искусственные заморозки. В этом варианте большинство растений успешно перенесли только заморозки минус 2 °С.

При температурах до минус 3 °С в потомстве родоначальных растений сорта Вилана оптимального срока посева выживаемость в среднем снизилась уже до 65 %. При этой температуре наиболее заморозкоустойчивыми оказались растения из семян нескольких средних и верхних узлов.

При температуре минус 4 °С, при сохранении тенденций матрикальных различий по заморозкоустойчивости, общая выживаемость растений по варианту снизилась до 37 %. В целом, при оптимальном сроке посева наиболее устойчивыми к воздействию кратковременных заморозков оказались растения из средних (8–12) и верхних (19–20) узлов.

В предыдущие годы уже было установлено, что очень ранний сорт Лира отличается средней холодоустойчивостью. В наших исследованиях часть вегетирующих потомств, полученных из семян различных узлов родоначальных растений раннего срока посева, погибали уже на фоне температур воздуха минус 2 °С, при этом максимальной выживаемостью отличались растения из семян средних узлов (рис. 3.13).

Эта же тенденция, в целом, сохранялась при искусственных заморозках при минус 3 и минус 4 °С. Растения из семян двух средних (8–9) узлов почти полностью перенесли заморозки минус 3 °С.

Матрикальная заморозкоустойчивость потомств семян сорта Лира оптимального срока посева несколько отличалась. В целом, отмечена пониженная за-

морозкоустойчивость варианта по сравнению с растениями из семян раннего срока посева.

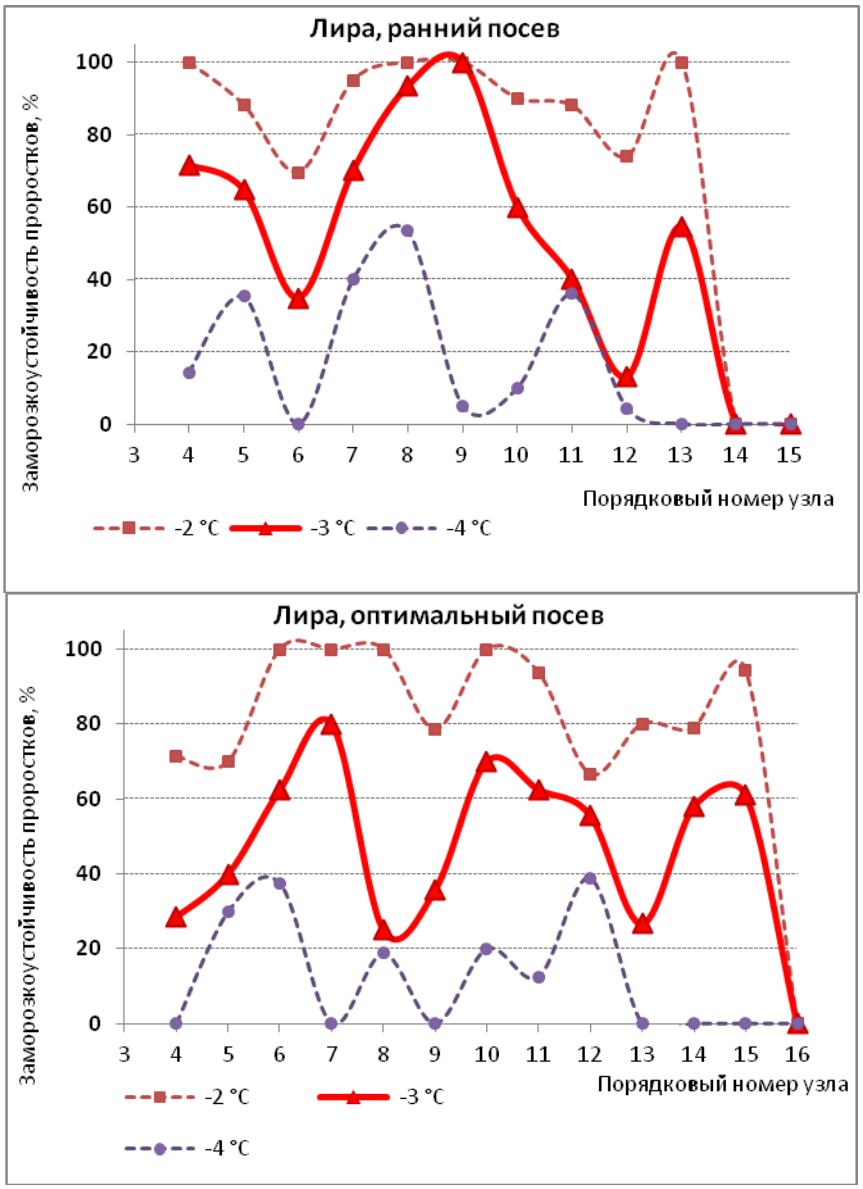


Рисунок 3.13 – Матрикальная разнокачественность растений сои сорта Лира по заморозкоустойчивости при температурах от минус 2 до минус 4 °С, %, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2012 г.

При 6-часовой экспозиции на фоне температур воздуха минус 3 °С в потомстве родоначальных растений сорта Лира оптимального срока посева было выделено три группы узлов, выживаемость потомств из семян которых превышала 60 %. Это 6–7 узлы нижнего яруса, 10–11 узлы среднего яруса, и 14–15 узлы верхне-

го яруса. При температуре минус 4 °С выживаемость растений, в среднем, составила всего 13 % с отдельными пиками до 37–38 %.

Среднеранний сорт Альба известен тем, что отличается повышенной холодостойкостью и способен успешно расти при сверхранних (мартовских) посевах. Однако, проведённые нами эксперименты показали, что уже на фоне минус 2 °С часть вегетирующих растений, полученных из семян различных узлов родоначальных растений раннего срока посева, погибли от заморозков. Какой-либо закономерности при такой температуре выявлено не было (рис. 3.14).

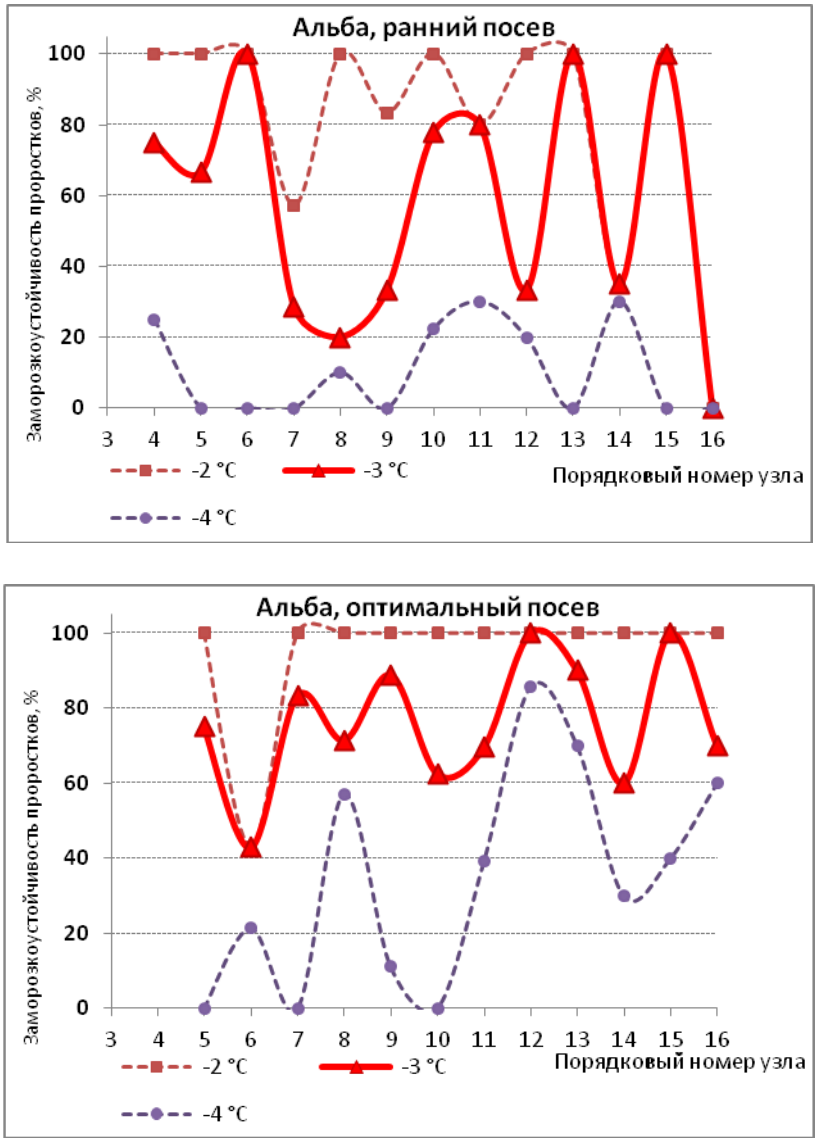


Рисунок 3.14 – Матрикальная разнокачественность проростков сои сорта Альба по заморозкоустойчивости при температурах от минус 2 до минус 4 °С, %, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2012 г.

На фоне заморозков при минус 3 °С высокой выживаемостью отличались растения из семян 6-го узла, а также нескольких узлов в средней (10–11 узлы) и верхней (13 и 15 узлы) части родоначальных растений. При минус 4 °С общая выживаемость растений была низкой и варьировала от 0 до 30 %.

Заморозкоустойчивость потомств семян сорта Альба оптимального срока посева была заметно выше по сравнению с растениями из семян раннего срока посева. При температуре минус 2 °С растения практически из всех узлов (за исключением 6-го узла) имели 100%-ную выживаемость.

При 6-часовой экспозиции на фоне температур воздуха минус 3 °С в среднем по варианту заморозкоустойчивость составила 75 % со 100%-ными максимумами в потомстве из семян 12-го и 15-го узлов. Даже при искусственных заморозках минус 4 °С средняя заморозкоустойчивость растений этого сорта составила более 34 %, а заморозкоустойчивость растений из 12-го узла достигала 86 %.

В целом, у всех анализируемых сортов в пределах растений выявлены несколько ярусных зон формирования семян с самой высокой выживаемостью при промораживании потомств. Причём, эти зоны не совпадали у родоначальных растений раннего и оптимального срока посева.

3.3.2 Матрикальная разнокачественность сои по холодоустойчивости в полевых условиях

В 2016 г. в полевых условиях была проведена оценка матрикальной разнокачественности по признаку холодоустойчивости. Для исследований были использованы пять сортов сои селекции ВНИИМК Чара, Лира, Вилана, Славия, урожая 2015 г., а также сорт Олимпия, урожая 2014 и 2015 гг. Отобранные растения также индивидуально обмолачивали вручную по ярусам. Посев сои проводили в ранние сроки (2 марта). Норма высева испытываемых сортов составляла 350 тыс. раст./га.

При посеве в ранние сроки основные всходы были получены 7 апреля, однако семена из среднего яруса сорта Славия взошли уже 4 апреля, а 5 апреля

взошли семена из верхнего яруса сорта Олимпия, причём как 2014, так и 2015 года урожая. Длина дня в период появления всходов составляла от 12 ч 55 мин до 13 ч 04 мин (табл. 3.9). Различные даты всходов и их различная холодоустойчивость позволяют предположить, что матрикальная разнокачественность по этому признаку может быть обусловлена неодинаковым компонентным составом запасных веществ в семенах, сформировавшихся на разных ярусах растений.

Таблица 3.9 – Матрикальная разнокачественность по признаку холодоустойчивости сортов сои по ярусам при сверхраннем (2 марта) посеве

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016 г.

Сортообразец	Год репродукции	Ярус растений	Дата всходов	Исходное содержание в семенах для посева, %	
				белка	масла
Олимпия	2014	нижний	07.04	44,3	22,2
		средний	07.04	44,5	22,3
		верхний	05.04	43,7	23,5
Олимпия	2015	нижний	07.04	44,3	22,8
		средний	07.04	44,7	22,6
		верхний	05.04	43,8	22,7
Славия	2015	нижний	06.04	42,8	23,5
		средний	04.04	44,2	22,2
		верхний	07.04	43,5	22,0
Лира	2015	нижний	07.04	43,7	22,2
		средний	07.04	44,5	21,8
		верхний	07.04	43,4	22,6
Чара	2015	нижний	07.04	43,8	22,5
		средний	08.04	44,1	22,9
		верхний	08.04	43,2	23,9
Вилана	2015	нижний	07.04	44,1	21,7
		средний	07.04	45,8	19,3
		верхний	06.04	45,4	19,9

Повышенное до 44,5 % содержание белка наблюдалось в семенах из средней части растений сорта Олимпия 2014 года урожая. Однако сравнительный анализ содержания белка и масла в семенах разных ярусов растений не выявил их выраженной связи с холодоустойчивостью. Возможно, матрикальные различия у этих семян связаны с массовой долей и различным компонентным составом не определяемого в наших экспериментах третьего биохимического компонента

запасных веществ семян сои – углеводов, и в первую очередь, их водорастворимой фракции.

3.3.3 Оценка вклада водорастворимых углеводов в формирование заморозкоустойчивости сои

Из литературных источников известно, что признак повышенной морозо- и заморозкоустойчивости растений положительно коррелирует с увеличенной массовой долей некоторых водорастворимых органических соединений в цитоплазме, прежде всего моно- и дисахаридов глюкозы и сахарозы, а также некоторых аминокислот (пролин и др.) и моно- и триглицеридов жирных кислот [164]. Предположительно, понижение температуры кристаллизации клеточного сока растений, как истинного раствора, должно подчиняться положениям второго закона Рауля, согласно которому понижение температуры кристаллизации разбавленных растворов не зависит от природы растворённого вещества и прямо пропорционально моляльной концентрации раствора [153]. Поэтому более заморозкоустойчивые формы растений, теоретически, должны отличаться повышенной концентрацией клеточного сока.

Для выявления оценки модифицирующего влияния на заморозкоустойчивость растений биохимических компонентов цитоплазмы сои были проведены два независимых эксперимента.

В первом эксперименте проращивали семена сои в 2%-ном растворе дисахарида трегалозы $C_{12}H_{22}O_{11}$, Этот углевод известен как термо- и криопротектор у ряда грибов (дрожжи пекарские – *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen; огнёвка бархатистоножковая – *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer), некоторых споровых (плаунок чешуелистный – *Selaginella lepidophilla* (Hook. & Grev.) Spring) и высших растений (резуховидка Таля – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; анастатика иерихонская – *Anastatica hierochuntica* L.; тмин обыкновенный – *Carum carvi* L.). В связи с тем, что повышенная стрессоустойчивость вышеперечисленных организмов, в том числе к отрицательным температурам, по мнению

ряда исследователей [181; 196; 217; 218; 239] связана с эндогенной трегалозой, нами было исследовано влияние этого дисахарида на изменение заморозкоустойчивости у сои.

Для этого в чашках Петри, на ложах из фильтровальной бумаги, увлажнённых водой (контроль) и 2%-ным водным раствором трегалозы, при оптимальных (25 °С) температурах проращивали семена сои сорта Вилана из расчёта 50 семян на одну чашку. Согласно рабочей гипотезе предполагалось, что по мере набухания семян и формирования проростков, водные растворы трегалозы будут проникать в ткани семядолей и осевых органов зародышей – в корешки и почечки, немного изменяя углеводный баланс запасных веществ.

Наблюдения показали, что в контрольном (вода) и экспериментальном (трегалоза) вариантах при 6-часовой экспозиции при минус 1 и минус 2 °С выживали все 100 % растений (рис. 3.15).

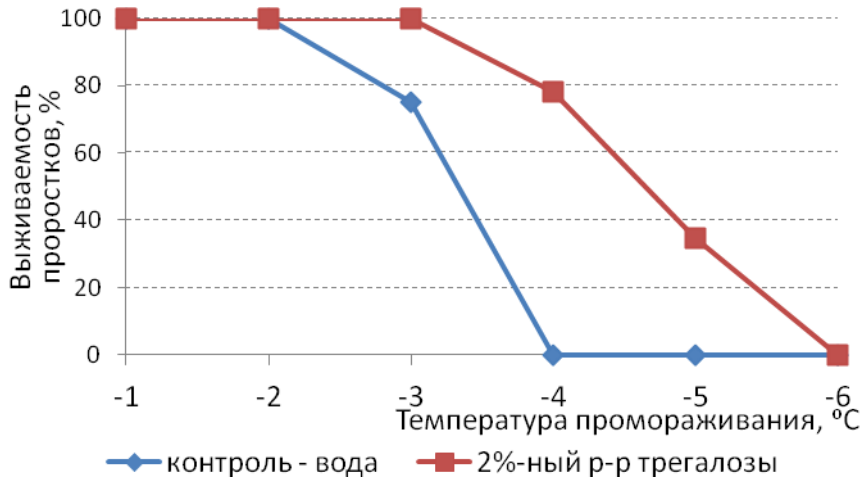


Рисунок 3.15 – Влияние 2%-го водного раствора трегалозы на заморозкоустойчивость 5-дневных проростков сои сорта Вилана.

При температуре минус 3 °С выживаемость контрольных проростков составила 75 %, пророщенных на растворе трегалозы – сохранилась на исходном уровне 100 %. При температуре минус 4 °С, на контрольном варианте наблюдали полную криогенную гибель проростков. При этой же температуре в варианте с трегалозой выживаемость растений составила 78 %. Частичная выживаемость

растений (35 %), пророщенных на водном растворе трегалозы, также выявлена при 6-часовой экспозиции при температуре минус 5 °С.

Таким образом, проведённый эксперимент показал, что изменение биохимического состава цитоплазмы за счёт экзогенной трегалозы на этапе прорастания может оказать влияние на заморозкоустойчивость сои, что, в целом, подтверждает роль биохимических компонентов в изменении устойчивости сои к отрицательным температурам.

Во втором эксперименте определяли общую концентрацию цитоплазмы у слабозаморозкоустойчивого сорта сои Лира и высокозаморозкоустойчивого сорта сои Славия. Дополнительно, в качестве таксономически неродственных модельных объектов с более высокой заморозкоустойчивостью в эксперимент включили два сортообразца масличного льна (*Linum usitatissimum* L.) ВНИИМК 620 и ФХЛ-М/13, и люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L.), сорт Смена.

Результаты прямого экспериментального определения концентрации цитоплазмы и температуры замерзания исследуемых объектов, а также и расчётные температуры замерзания цитоплазмы изучаемых сортов приведены в табл. 3.10.

Таблица 3.10 – Некоторые физические параметры цитоплазмы сортообразцов сои, люпина и льна с различной устойчивостью к замерзанию

Культура	Сорт	Концентрация цитоплазмы, %	Расчётная температура замерзания цитоплазмы, °С		Температура замерзания растений *in vivo*, °С
			по глюкозе	по сахарозе	
Соя	Лира	4,3	-0,46	-0,24	-2,5
	Славия	4,2	-0,45	-0,24	-5,0
Люпин узколистный	Смена	3,4	-0,36	-0,19	-12,0
Масличный лён	ВНИИМК-620	2,6	-0,28	-0,15	-10,0
	ФХЛ-М/13	2,5	-0,26	-0,14	-20,0

Как следует из представленных данных в табл. 3.10, концентрация цитоплазмы в тканях проростков растений сои, льна и люпина узколистного, в среднем, варьировала от 2,5 до 4,3 %. При этом расчётная точка замерзания рассматриваемого как истинный раствор клеточного сока, рассчитанная, например, по

молярной массе сахарозы, у этих сортообразцов должна составлять минус 0,14–0,24 °С, по глюкозе или фруктозе – минус 0,26–0,46 °С.

Увеличение концентрации цитоплазмы за счёт повышенного количества водорастворимых углеводов, например при закаливании растений, или при использовании экзогенных водорастворимых углеводов типа трегалозы, до 5–6 %, безусловно, снижает расчётную точку кристаллизации, но всего до минус 0,3 °С по сахарозе, и до минус 0,5–0,7 °С – по глюкозе и фруктозе. При этом реальная цитоплазма у сои в течение нескольких часов не кристаллизуется даже при минус 2,5–5,0 °С; у люпина – до минус 12,0 °С; у подавляющего большинства сортов масличного льна – до минус 10 °С, а у зимующего сорта льна ФХЛ-М/13 – даже до минус 20 °С, что не может быть объяснено простым увеличением концентрации клеточного сока за счёт водорастворимых соединений.

3.4 Криоколлоидный метод оценки сортообразцов сои на заморозкоустойчивость

3.4.1 Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур

Как уже было ранее отмечено в разделе 3.2, в наших исследованиях была выявлена способность растений сои при отрицательных температурах некоторое время не замерзать, сохраняя клеточный сок (цитоплазму) в жидкой фазе. В качестве рабочей гипотезы было предположено, что благодаря определённым биохимическим механизмам цитоплазма растений при промораживании определённое время сохраняет повышенную (≥ 0 °С), относительно окружающей среды, температуру и не замерзает. В качестве альтернативной гипотезы был выдвинут тезис, что переохлаждённая до отрицательных температур цитоплазма растений сои некоторое время сохраняется в жидкой фазе с неповреждёнными органоидами клеток и клеточных стенок.

Для изучения динамики охлаждения сои в условиях отрицательных температур использовали группу 10-дневных растений, выращенных в песчаном грунте в пластиковом сосуде ёмкостью 250 мл при оптимальных температурах 25–27 °С. Для непрерывного контроля температуры растений в криокамере использовали выносной термодатчик цифрового термометра, к которому плотно прижимали и фиксировали гипокотили растений (рис. 3.16).

Такой метод фиксации позволяет непрерывно получать усреднённую температуру поверхности всей группы гипокотилей, непосредственно контактирующих с термодатчиком. Выбор места фиксации температур в гипокотильной части растений сои определялся тем, что общая заморозкоустойчивость растений и их последующая жизнеспособность при восстановлении положительных температур, напрямую зависят от сохранности сосудистой системы гипокотилей.

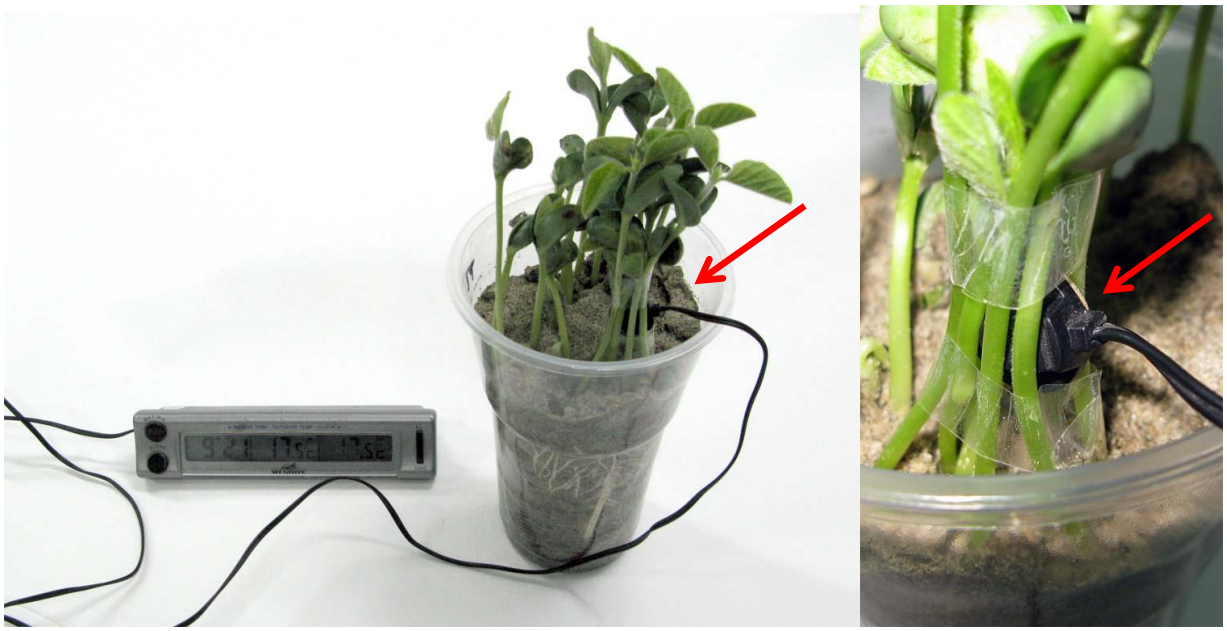


Рисунок 3.16 – Организация непрерывного контроля температуры растений сои в криокамере посредством выносного термодатчика цифрового термометра.

После помещения подготовленных растений сои в криокамеру с установленной температурой минус 5 °С, показания температуры фиксировали через 6, 9, 12, 15, 30, 45 и 60 мин, а также через 2 и 3 ч (рис. 3.17).

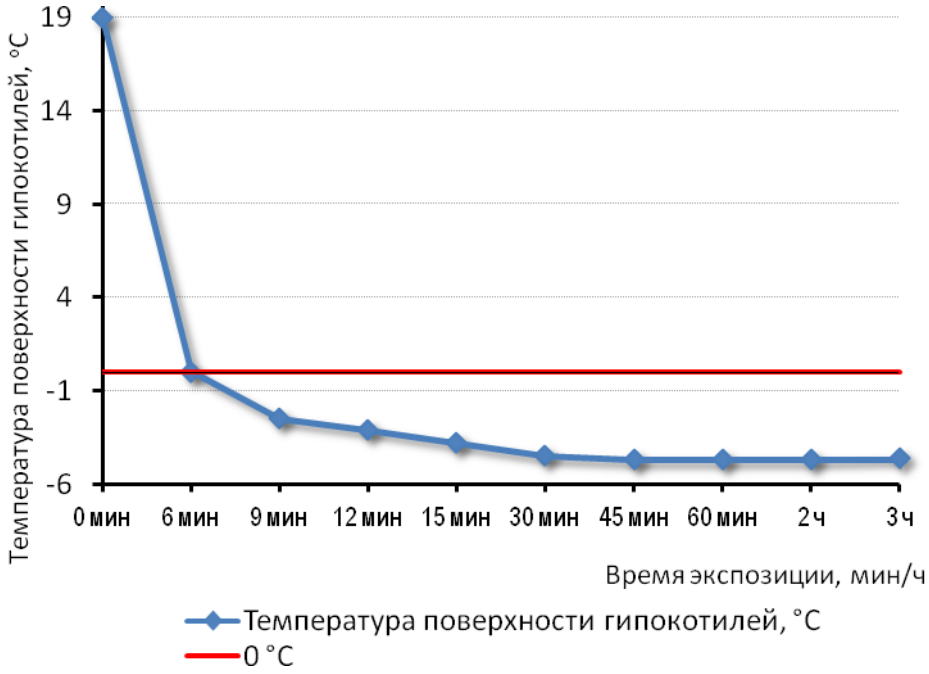


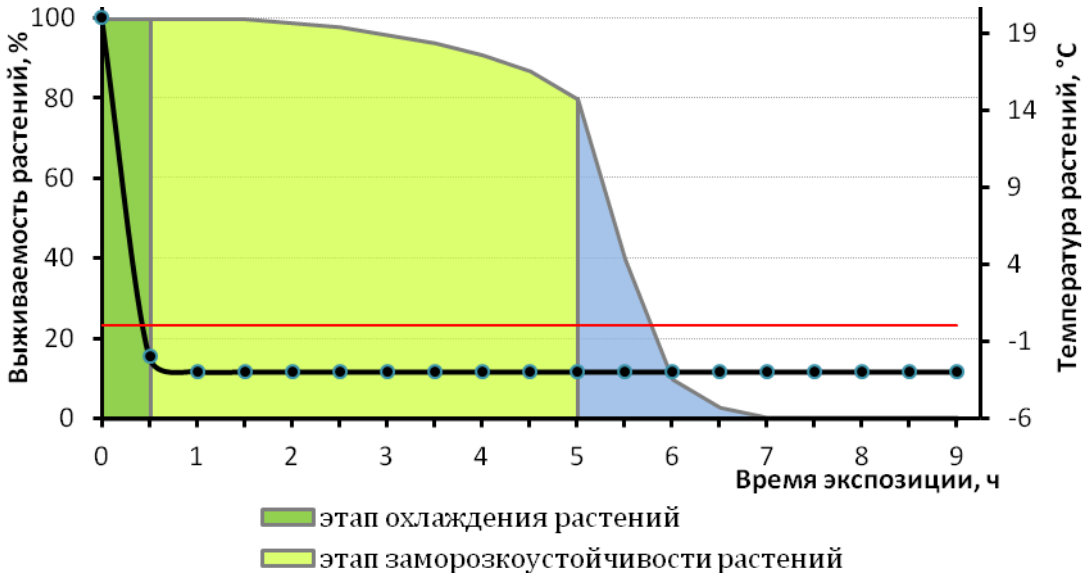
Рисунок 3.17 – Динамика температуры поверхности растений сои при охлаждении в криокамере до температуры минус 5 °С, ВНИИМК, 2011 г.

Анализ полученных в этом эксперименте данных показал, что температура поверхности гипокотилей сои в криокамере с температурой минус 5 °С, уже через 6 мин снижается до 0 °С. Через 30 мин снижение температуры гипокотилей замедляется, а через 45 мин практически выравнивается с температурой окружающей среды – около минус 5 °С. Однако при этом гипокотили сохраняют тургор и упругость, а при их разломе выделяется жидкий клеточный сок. Помещённые в условия комнатной температуры после 3-часового промораживания растения полностью сохранили свою жизнеспособность и продолжили вегетировать.

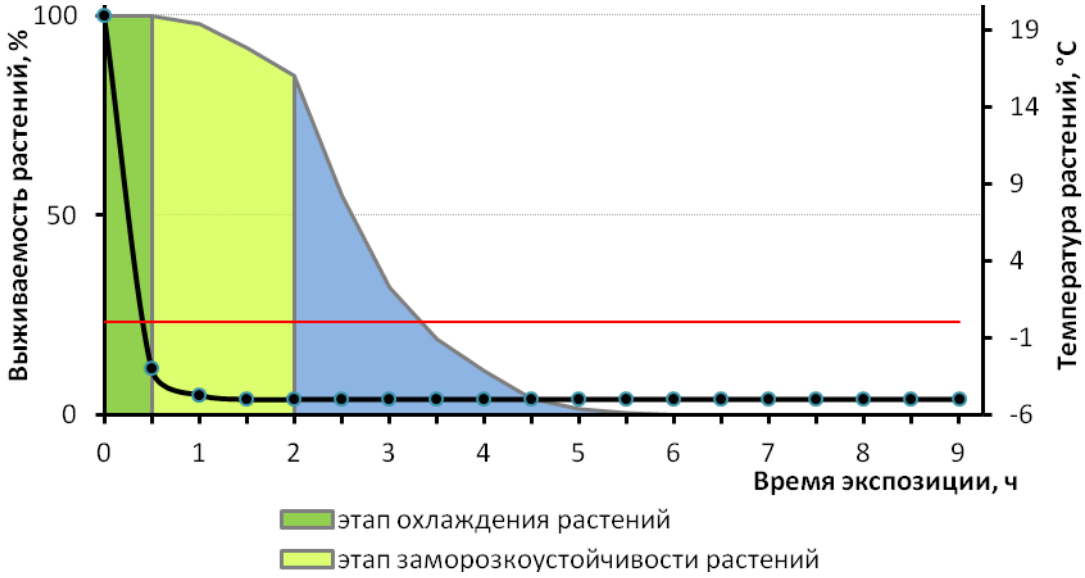
Таким образом, на основании результатов проведённого эксперимента можно считать, в целом, доказанной альтернативную гипотезу, согласно которой при промораживании температура клеточного сока растений сои быстро приобретает близкие к окружающей среде отрицательные значения, и в течение некоторого времени представляет собой переохлаждённую жидкость.

В целом моделирование заморозков в криокамере на ранних этапах онтогенеза сои позволило выявить три последовательных этапа реакции растений на отрицательные температуры (рис. 3.18).

На первом этапе в течение первых 30–45 мин, в зависимости от исходной разницы температур криокамеры и растений, происходит охлаждение и выравнивание температуры растений и окружающей среды.



при минус 3 °С



при минус 5 °С

Рисунок 3.18 – Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур в криокамере на примере сорта Вилана, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

Второй этап длительностью 3–8 ч, в зависимости от генотипа и температуры, позволяет выявить и количественно оценить собственно заморозкоустойчи-

вость растений в условиях отрицательных температур. Продолжительность второго этапа при отрицательных температурах минус 3–6 °С вполне можно использовать как критерий для выявления полиморфизма признака заморозкоустойчивости сои на ранних этапах онтогенеза, а также для выделения наиболее заморозкоустойчивых особей и сортообразцов.

Третий, заключительный этап воздействия на сою отрицательных температур ведёт к необратимым криогенным повреждениям тканей и замерзанию растений. При более длительном (> 9 ч) промораживании сои при температурах ниже минус 3 °С в наших экспериментах не выживал ни один из исследованных сортообразцов сои.

3.4.2 Гипотезы и возможные механизмы заморозкоустойчивости

На основе анализа результатов наших экспериментов по оценке заморозкоустойчивости сои был сформулирован ряд постулатов:

– Различные сортообразцы сои имеют неодинаковую заморозкоустойчивость.

– Выращенные из семян одного сортообразца, или потомства одного самоопыляющегося растения потомства могут проявлять неодинаковую заморозкоустойчивость.

– В тканях растений имеются неустановленные внутренние факторы и процессы, при отрицательных температурах до минус 5–6 °С, в течение некоторого времени обеспечивающие сохранение цитоплазмы в жидкой фазе.

– После определённого периода времени в переохлаждённой цитоплазме растений сои развиваются неустановленные процессы, вызывающие её последующее замерзание.

Дальнейшее изучение заморозкоустойчивости на основе сформулированных постулатов принципиально важно. Понимание внутренних механизмов в тканях растений сои, обеспечивающих устойчивость к отрицательным температурам, позволит усовершенствовать существующие, или разработать новые методы от-

бора на этот признак и повысить эффективность селекции на заморозкоустойчивость.

Для исследования возможных механизмов динамического отклика цитоплазмы сои на отрицательные температуры нами было сформулировано три альтернативных гипотезы. В их основе лежат различные физические и физико-химические процессы, которые могут происходить в переохлаждённой цитоплазме.

При графическом представлении динамики состояния переохлаждённого клеточного сока, в качестве исходной точки концентрации цитоплазмы использовали реальные данные, полученные путём прямого извлечения клеточного сока из растений сои в фазе примордиальных листьев и определения его концентрации по методике Г. М. Саенко и С. В. Зеленцова [135; 136].

1. **Гипотеза метастабильности жидкой фазы переохлаждённой цитоплазмы (жидкостная модель)** предполагает, что при отрицательных температурах она ведёт себя как переохлаждённая (имеющая температуру ниже точки кристаллизации) жидкость. Такая жидкость через определённое время способна кристаллизоваться в результате спонтанного формирования центров кристаллизации, локального изменения плотности в результате механических сотрясений, или непрерывного сублимационного испарения одного из компонентов среды, [148].

Согласно жидкостной модели, при одном и том же атмосферном давлении концентрация цитоплазмы будет монотонно возрастать за счёт испарения воды (рис. 3.19).

Но даже в случае возникновения условий для фазового перехода переохлаждённой цитоплазмы в твёрдую фазу (лёд) концентрация цитоплазмы продолжит возрастать за счёт сублимации – сухой возгонки льда. В полевых условиях испарение воды в тканях растений при отрицательных температурах может происходить через поверхность всех надземных частей растений – гипокотилей, семядолей, стеблей и листьев. При этом в условиях отрицательных температур транспорт переохлаждённой воды из корневой системы, компенсирующий потери от испарения осуществляться не будет.

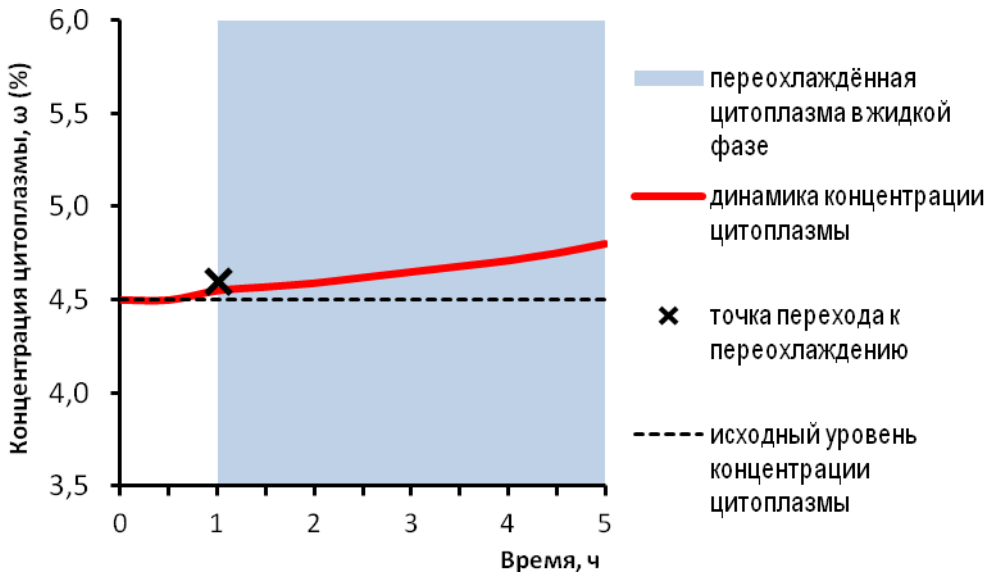


Рисунок 3.19 – Жидкостная модель динамики концентрации переохлаждённой цитоплазмы ω (%) при промораживании.

2. **Гипотеза ячеистой кристаллизации цитоплазмы (кристаллизационная модель)** подразумевает постепенное замерзание клеточного сока при достижении отрицательных температур. Цитоплазма в растительных тканях представляет собой сложный водный раствор различных классов неорганических и органических соединений (соли, аминокислоты, углеводы и т.п.). На основании второго закона Рауля понижение температуры кристаллизации растворов не зависит от природы растворённого вещества и прямо пропорционально молярной концентрации раствора. При этом, поскольку по мере кристаллизации растворителя из раствора концентрация последнего возрастает, такие растворы не имеют определённой температуры замерзания и кристаллизуются в некотором интервале температур [153]. Кристаллизация раствора не будет сплошной, а будет представлять собой ячеистую твёрдую фазу с микрополостями, заполненными рассолами повышенной концентрации [91]. Следовательно, общая концентрация жидкой фазы клеточного сока на начальных этапах замерзания будет возрастать (рис. 3.20). При этом процесс кристаллизации воды будет развиваться по градиенту температур от периферии к центру клеток и от наружных клеточных слоев тканей к внутренним.

После размораживания клеточного сока, в рамках «кристаллизационной» модели его концентрация должна вернуться к исходному уровню за счёт разбав-

ления рассолов размороженной водой. Однако дальнейшее нахождение цитоплазмы в замороженном состоянии приведёт к сублимационным потерям воды и увеличению концентрации клеточного сока.

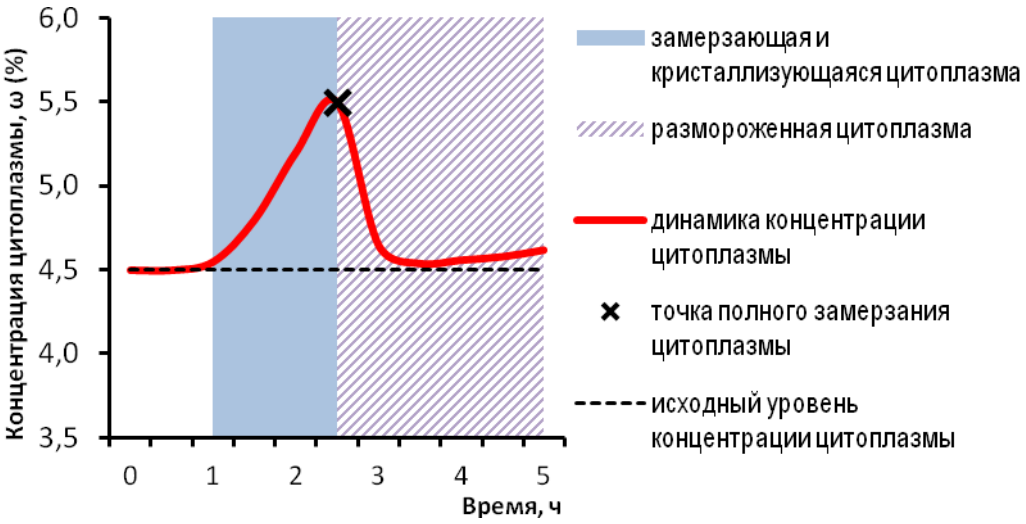


Рисунок 3.20 – Кристаллизационная модель динамики концентрации цитоплазмы ω (%) при промораживании.

3. **Гипотеза отсроченной криогенной седиментации коллоидов клеточного сока (криоколлоидная модель)** основана на том, что жидкая фаза цитоплазмы с физико-химических позиций представляет собой цитозоль, состоящий из сложного комплекса не только водорастворимых низкомолекулярных неорганических и органических веществ и соединений, образующих истинные растворы, но и высокомолекулярных белковых и углеводных соединений, образующих коллоидные растворы [192; 223]. При этом точка замерзания истинного раствора описывается вторым законом Рауля [153]. Согласно этому закону понижение температуры кристаллизации разбавленных растворов не зависит от природы растворённого вещества и прямо пропорционально молярной концентрации раствора. Эта закономерность описывается следующим уравнением (1):

$$T^\circ_{fr} - T_{fr} = \Delta T_{fr} = Km, \qquad (1)$$

где: T°_{fr} – температура кристаллизации растворителя;

T_{fr} – температура начала кристаллизации раствора;

K – **криоскопическая** постоянная растворителя, имеющая физический смысл температуры кристаллизации раствора с моляльной концентрацией 1 моль/кг;

m – молярность вещества в растворе.

Точки начала замерзания высокомолекулярных коллоидных растворов намного ниже, чем у истинных растворов, поскольку большинство молекул воды в коллоидных мицеллах находятся в связанном состоянии [137; 171]. Кроме этого точка замерзания зависит, как от баланса водорастворимых и коллоидных компонентов, так и молекулярной структуры, и поверхностного заряда коллоидов. Поэтому коллоидная модель может объяснить тот факт, что при температуре тканей растений сои до минус 1 °С клеточный сок может оставаться в жидкой фазе неограниченно долгое время.

Термодинамическая устойчивость коллоидных систем во многом зависит от температуры среды, размеров, и поверхностных зарядов коллоидных мицелл. За счёт взаимного отталкивания частиц с одноимёнными зарядами и диффузионного эффекта броуновского движения, мицеллы распределяются в объёме растворителя (в нашем случае – цитозоля) [171]. На основании явления броуновского движения Р. Броуна (1866), развитого А. Эйнштейном до теории [95; 121; 177], кинетическая устойчивость золя (жидкой фазы коллоидного раствора), прямо пропорциональна размеру коллоидных частиц.

$$X^2 = 2Dt, \qquad (2)$$

где: X – расстояние между взвешенными частицами раствора;

D – коэффициент диффузии частиц, зависящий от концентрации и плотности растворённого вещества;

t – время перемещения частиц в растворе на расстояние X.

Роберт Броун, в 1827 г. впервые наблюдавший в капле воды броуновское движение пыльцевых зёрен кларкии хорошенькой (*Clarcia pulchella* Pursh.) из рода Кипрей, определил их размеры в 1/4000–1/5000 дюйма [187], то есть около 5000–6000 нм. Позже, в 1908–1909 гг. Ж. Перрен подтвердил визуальные измерения Р. Броуна, изучив в модельном эксперименте размеры микрочастиц в водном растворе сахарозы, и показав, что теория А. Эйнштейна описывает равновесно-диффузионные возможности броуновского движения размерами частиц 0,212–5,15 мкм (212–5150 нм) [121]. Таким образом, можно считать, что размеры колло-

идных мицелл в равновесных цитозолях растений сои также не должны превышать размеры 5000–6000 нм или 5–6 мкм.

В случае реакции цитозоля сои на переохлаждение как коллоидной системы, его концентрация в период начального охлаждения может немного снизиться вследствие понижения электрического заряда на поверхности коллоидных мицелл. Этот процесс будет сопровождаться высвобождением из них связанной воды и образованием слабо концентрированных областей цитоплазмы со свойствами истинных растворов (рис. 3.21).

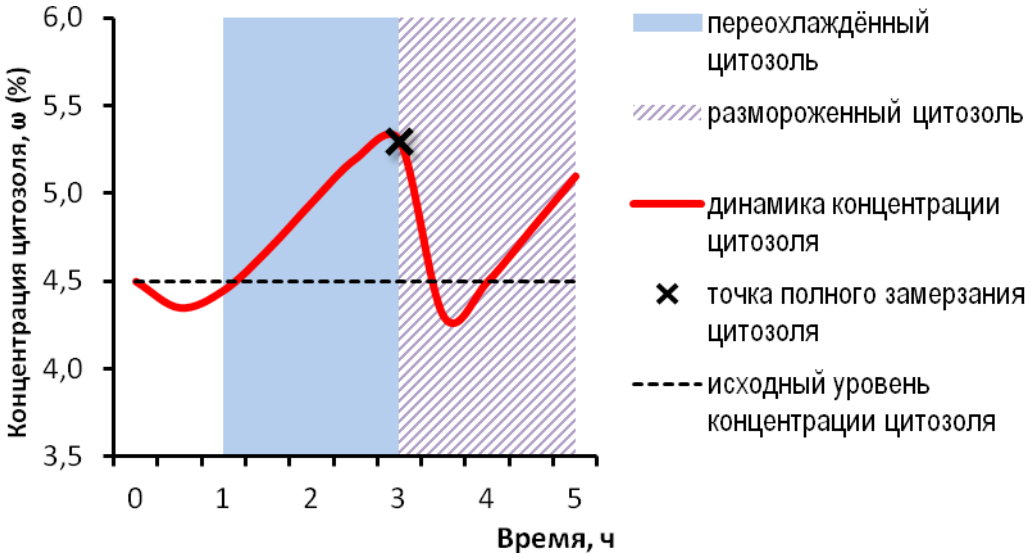


Рисунок 3.21 – Коллоидная модель динамики концентрации цитозоля ω (%) при промораживании.

Затем в условиях продолжающейся низкотемпературной потери заряда коллоидных частиц и сокращения расстояний между ними, концентрация цитозоля должна увеличиваться из-за образования ячеистой гелеподобной пространственной структуры коллоидной фракции с вторичным связыванием свободных молекул воды на основе явления термообратимого гелеобразования. Дальнейшее снижение поверхностных зарядов и взаимное сближение коллоидных частиц приведут к начальной стадии их агрегации (коагуляции). Если масса коллоидных коагулятов превышает диффузионные возможности броуновского движения частиц (то есть

размер частиц превысил 6000 нм или 6 мкм), то в цитозоле развивается их гравитационное оседание и снижение общей концентрации цитозоля.

В результате седиментации микрокоагулятов в цитозоле возникает расслоение на верхнюю дисперсионную (водорастворимую) и нижнюю дисперсную (коллоидную) фазы. При дальнейшем нарастании массы коагулирующих коллоидных частиц их седиментация приобретёт более массовый характер. Общая концентрация цитозоля при этом должна резко снизиться до уровня ниже исходного, со сдвигом дисперсионно-коллоидной структуры исходного раствора цитозоля в сторону менее концентрированного истинного раствора. Точка замерзания такого цитозоля, в рамках второго закона Рауля, будет приближаться к нулю, и такой раствор быстро замёрзнет.

Длительное сохранение такого цитозоля в замороженном состоянии может приводить к дополнительному повышению его концентрации за счёт сублимационной возгонки молекул воды в соответствии с кристаллизационной моделью.

Не исключено, что все предложенные модели отклика цитоплазмы тканей сои на переохлаждение будут реализовываться совместно с разной долей их вклада на разных этапах промораживания.

3.4.3 Экспериментальная проверка гипотез заморозкоустойчивости

Для экспериментальной проверки сформулированных в подразделе 3.4.2 физических и физико-химических моделей заморозкоустойчивости сои были проведены два лабораторных эксперимента по исследованию откликов цитоплазмы на температуру минус 4 °С у сортов сои Чара и Парма, отличающихся друг от друга по заморозкоустойчивости на начальных этапах онтогенеза. Дополнительно, с целью оценки возможного модифицирующего влияния на заморозкоустойчивость запасных веществ, поступающих в ткани растений из семядолей, у половины проростков каждого сорта заранее удаляли семядольные листья.

Анализ результатов исследования показал заметные различия между концентрацией клеточного сока и его динамикой в условиях отрицательных темпера-

тур, у слабо заморозкоустойчивого сорта Чара и более заморозкоустойчивого сорта Парма (рис. 3.22).

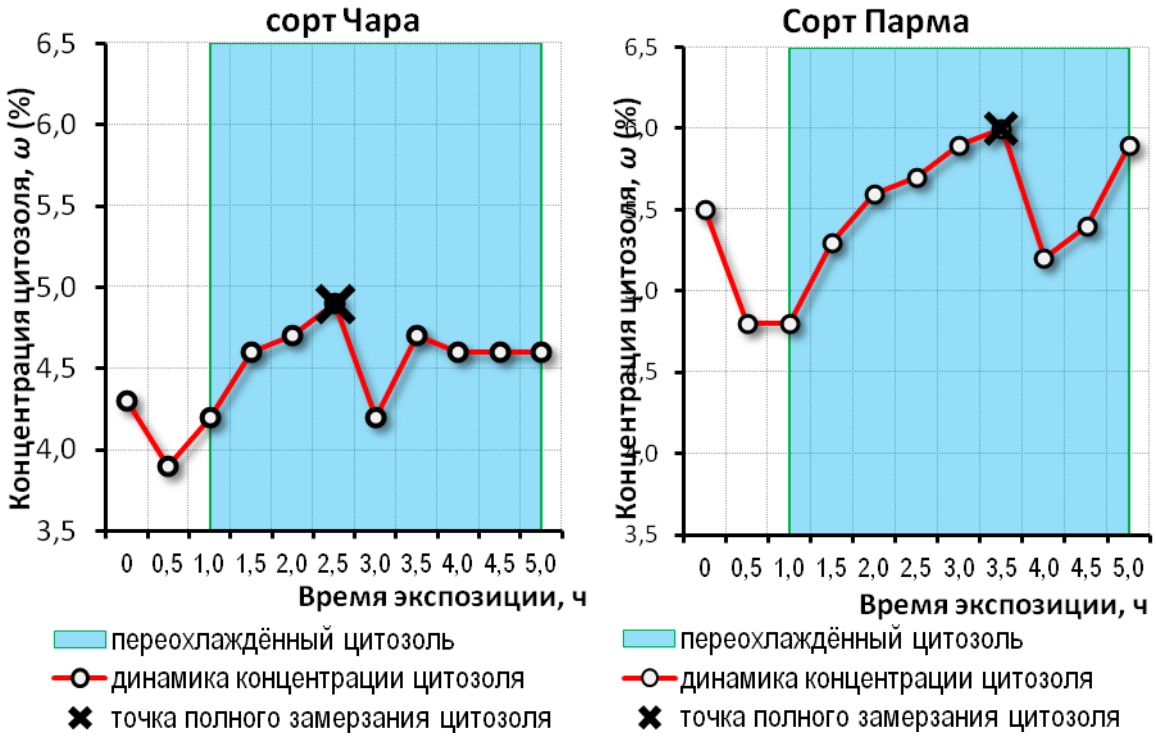


Рисунок 3.22 – Динамика концентрации цитозоля ω (%) в растениях сортов Чара и Парма при 5-часовой экспозиции при температуре минус 4 °С.

Исходная концентрация цитозоля у растений сорта Чара в фазе примордиальных листьев составляла 4,2 %, у сорта Парма – 5,5 %. По всей вероятности, повышенная концентрация цитозоля у сорта Парма вносит свой вклад в увеличение заморозкоустойчивости сорта. Но уже через 0,5 ч после начала охлаждения, концентрация цитоплазмы у обоих сортов снизилась, у сорта Чара – до 3,9 %, у сорта Парма – до 4,8 %. Дальнейшее воздействие отрицательных температур повлекло за собой увеличение концентрации цитозоля, вплоть до точек промерзания цитозоля растений.

При температуре минус 4 °С растения сорта Чара замёрзли через 2,5 ч экспозиции, растения сорта Парма – через 3,5 ч. В связи с этим дальнейший отжим и определение концентрации цитозолей проводили после размораживания в течение 1 ч растений. У образцов обоих сортов, отобранных через 0,5 ч после фикса-

ции полного промораживания растений, отмечено резкое снижение концентрации цитозоля ниже исходного (до начала промораживания) уровня: до 4,2 % у сорта Чара, и до 5,3 % – у сорта Парма. В последующих пробах концентрация клеточного сока стала опять возрастать.

В целом, анализ результатов проведённого эксперимента показал, что динамика концентрации клеточного сока на фоне отрицательных температур (минус 4 °С) у сортов Чара и Парма наиболее адекватно описывается коллоидной моделью (рис. 3.21). В рамках этой модели в цитоплазме растений сои можно предположить наличие определённого комплекса криопротекторных коллоидов (КПК), которые могут оказывать заметное влияние на степень заморозкоустойчивости сои.

Если заморозкоустойчивость сои действительно определяется комплексом цитоколлоидов, то после промораживания цитозоля этот комплекс КПК должен коагулировать и выпасть в осадок, а концентрация оттаявшего клеточного сока станет меньше. При повторном помещении в среду с отрицательными температурами, при частичном или полном отсутствии в растворе цитоколлоидов, такой клеточный сок должен вести себя как истинный раствор. Различия исходных концентраций клеточного сока у растений сортов Чара и Парма, предполагают различное содержание и баланс биохимических компонентов.

Для проверки этого предположения проведён второй лабораторный эксперимент по оценке динамики концентрации клеточного сока исследуемых растений. Его результаты показали, что в течение первых 7 ч замораживания этот параметр возрастал у обоих сортов на вариантах с семядолями и с их удалением (рис. 3.23).

Однако образцы клеточного сока, полученные из растений без семядолей, отличались пониженной концентрацией. И только на конечном этапе промораживания (последние 0,5 ч – для сорта Чара, и 2,5 ч – для сорта Парма) разница в концентрациях цитозоля растений с семядолями и с их удалением практически нивелировалась.

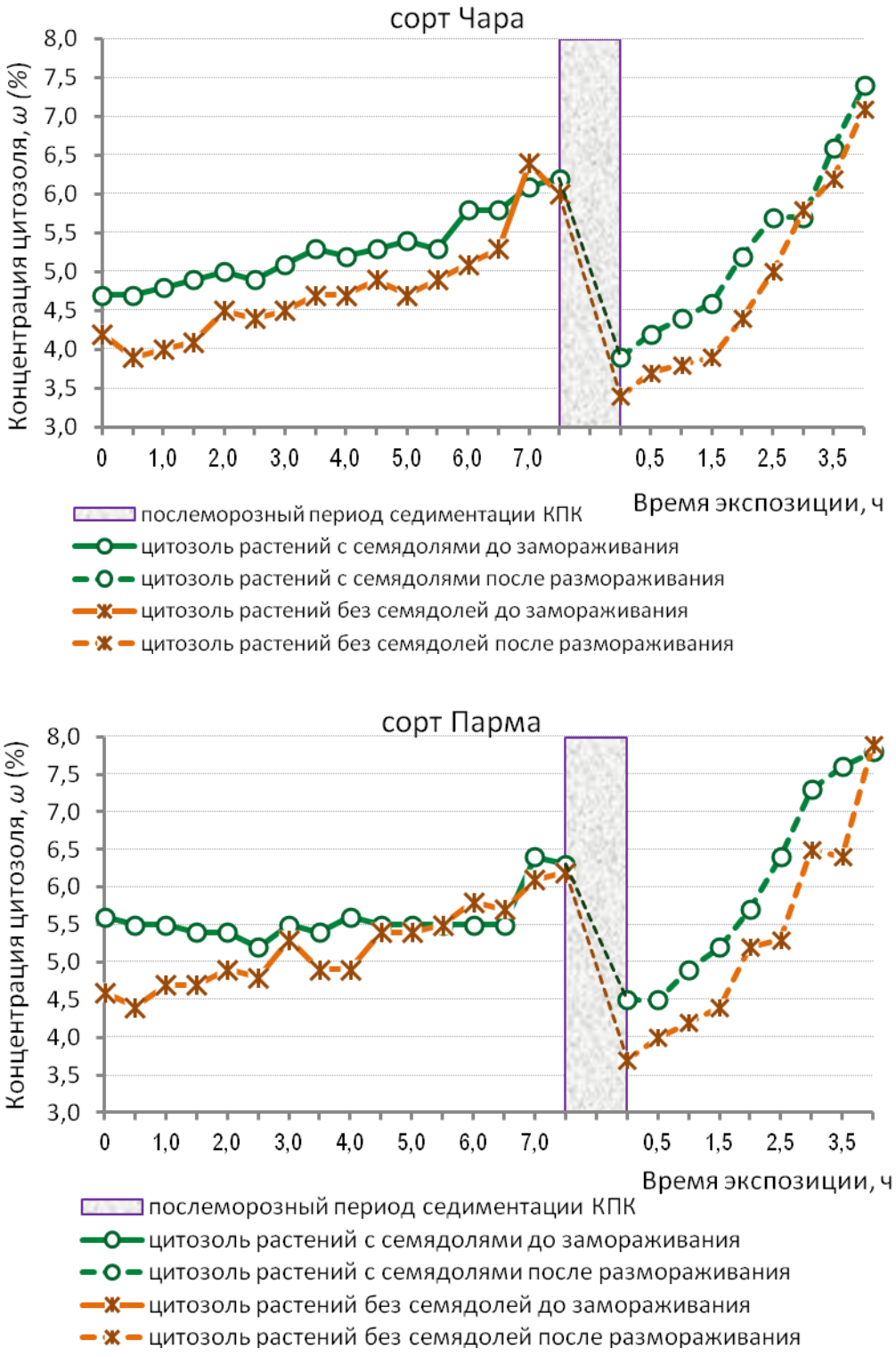


Рисунок 3.23 – Динамика концентрации клеточного сока ω (%) сортов Чара и Парма при последовательной экспозиции при минус 3 и минус 4 °С.

После размораживания клеточного сока его концентрация оказалась ниже по сравнению с исходным уровнем в начале эксперимента. Затем при вторичном промораживании на фоне температуры минус 4 °С концентрация цитозоля, в соответ-

ствии с коллоидной моделью, начала возрастать. И через 4 ч экспозиции возросла у сорта Чара до 7,1–7,4 %, у сорта Парма – до 7,8–7,9 %.

Как и при первичном промораживании при минус 3 °С, в начале экспозиции при температуре минус 4 °С на вариантах с удалением семядолей у обоих сортов была выявлена пониженная концентрация клеточного сока. Следует отметить, что этот факт указывает на заметный вклад семядолей в формирование криопротекторных свойств цитозоля у сои. Только через 3 ч у сорта Чара, и через 4 ч у сорта Парма концентрация клеточного сока на этих вариантах сравнялась с концентрацией образцов без удаления семядолей.

У более заморозкоустойчивого сорта Парма после 7-часового воздействия отрицательных температур седиментационное снижение концентрации клеточного сока оказалось больше по сравнению с аналогичными показателями цитозоля сорта Чара, как в варианте с удалением семядолей, так и без их удаления, что указывает на выпадение из цитозоля в осадок большего количества коллоидов (табл. 3.11).

Таблица 3.11 – Сортовые различия по седиментационному снижению концентрации цитозоля после 7-часовой экспозиции при минус 3 °С

Сорт	Исходная концентрация цитозоля в растениях, $\omega_{исх.}$(%)		Концентрация цитозоля после седиментации коллоидов, $\omega_{сед.}$(%)		Разница концентраций между исходным и седиментированным цитозолем, $\Delta\omega$ (%)	
	с семядолями	без семядолей	с семядолями	без семядолей	с семядолями	без семядолей
Чара	4,7	4,2	3,9	3,4	0,8	0,8
Парма	5,6	4,6	4,5	3,6	1,1	1,0

Таким образом, можно сделать вывод, что повышенная устойчивость сорта Парма к отрицательным температурам, определяется, как повышенной концентрацией раствора цитозоля, так и повышенной массовой долей криопротекторных коллоидов в цитозоле.

В целом, проведённые эксперименты по оценке динамики концентрации клеточного сока у двух сортов сои в условиях отрицательных температур наиболее адекватно объясняются свойствами коллоидных растворов, что подтверждает предположение о наличии в цитозоле коллоидного комплекса КПК, обладающего

криопротекторными свойствами. Выявленные различия в динамике концентрации КПК между сортами сои с различной устойчивостью к отрицательным температурам, позволяют их использовать в качестве нового критерия при лабораторной оценке сортообразцов сои на заморозкоустойчивость.

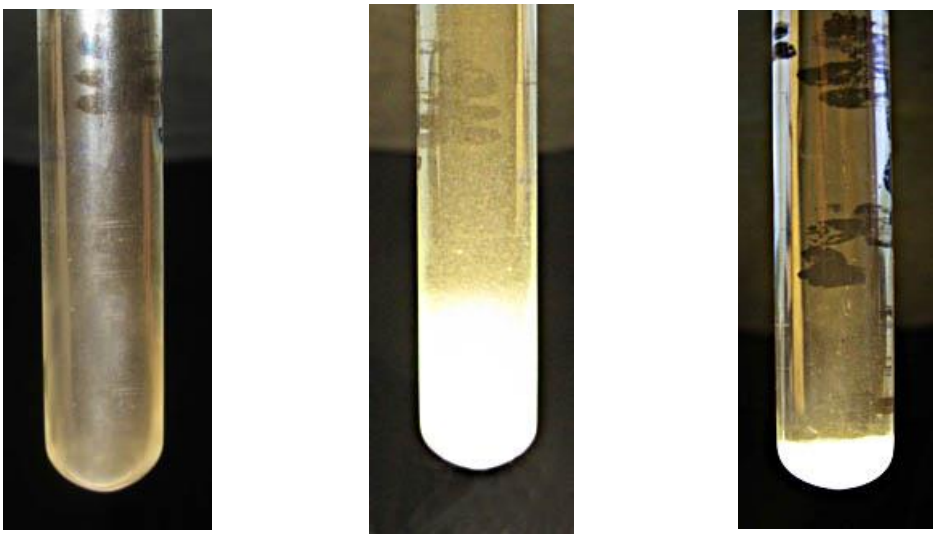
3.4.4 Физико-химические свойства цитозоля сои при переохлаждении

Литературные данные [95; 137; 171] и наши эксперименты свидетельствуют, что температурные точки замерзания коллоидных растворов намного ниже, чем у истинных растворов, поскольку большинство молекул воды в коллоидных мицеллах находятся в связанном состоянии. Именно поэтому при охлаждении клеточного сока сои до минус 1,0–1,5 °С, он не кристаллизуется, а в результате гелеобразования загустевает без повреждения органелл клеток. Однако дальнейшее понижение температур ниже критического уровня заморозкоустойчивости цитозоля сои (до минус 4–5 °С и ниже) приводит к последовательному снижению поверхностного заряда коллоидных мицелл вплоть до нулевых значений. В результате отдельные коллоидные частицы коагулируют с образованием укрупнённых агрегатов, и выпадают в осадок. Простой эксперимент с промораживанием клеточного сока сои в течение 5 ч до минус 5 и 15 °С подтверждает эти заключения (рис. 3.24).

Прозрачность клеточного сока в пробирке на рис. 3.24*а* определяется тем, что коллоидные мицеллы равномерно распределены в растворе, а их линейные размеры меньше длин волн видимого спектра света. Вследствие чего световые волны огибают цитоколлоидные частицы, а не отражаются от них. Исходная концентрация цитозоля у сорта Лира в этом эксперименте составила 4,7 %.

На рис. 3.24*б* помутнение клеточного сока в верхней части пробирки вызвано коагуляционным укрупнением коллоидных частиц, размеры которых уже превышают длины волн видимого света, то есть более 380–780 нм, но менее 6000 нм, поскольку ещё поддерживаются броуновским движением во взвешенном состоянии. В таком цитозоле, уже на начальных стадиях коагуляции, часть ранее связанных на поверхности мицелл молекул воды высвобождается. В результате,

между укрупнёнными коллоидными агрегатами образуются менее концентрированные области со свойствами истинных растворов, снижающие общую концентрацию цитозоля, в данном случае – до 3,6 %. Светлая взвесь в нижней половине пробирки на рис. 3.24*б* – более крупные (> 6000 нм) седиментировавшие коллоидные коагуляты, опускающиеся ко дну пробирки под действием гравитации.



а ***б*** ***в***

Рисунок 3.24 – Развитие седиментационного процесса при промораживании профильтрованного клеточного сока сои, сорт Лира.
а – исходное состояние цитозоля, концентрация раствора – 4,7 %;
б – после промораживания при минус 5 °С, концентрация раствора над осадком – 3,6 %;
в – после промораживания при минус 15 °С, концентрация раствора над осадком – 2,8 %.

На рис. 3.24*в* процессы коагуляции и седиментации, в основном, уже завершены. На дне пробирки сформировался непрозрачный осадок из макрокоагулятов. Объём цитозоля над осадком практически прозрачен, в нижней части с небольшими областями помутнения. Большинство ранее связанных коллоидами молекул воды высвобождены, что привело к снижению концентрации жидкой фазы цитозоля. Его компонентный состав в этой фазе, преимущественно, состоит из продуктов фотосинтеза и гидролиза крахмала в семядолях – моно- и дисахаридов, а также небольшой части криостабильных коллоидов. В нашем эксперименте остаточная концентрация цитозоля составила 2,8 %. При расчёте его точки замерзания по молярной массе глюкозы (180,16 г/моль), этот параметр будет составлять всего минус

0,30 °С; по молярной массе сахарозы (342,2965 г/моль) будет ещё выше – минус 0,16 °С [157].

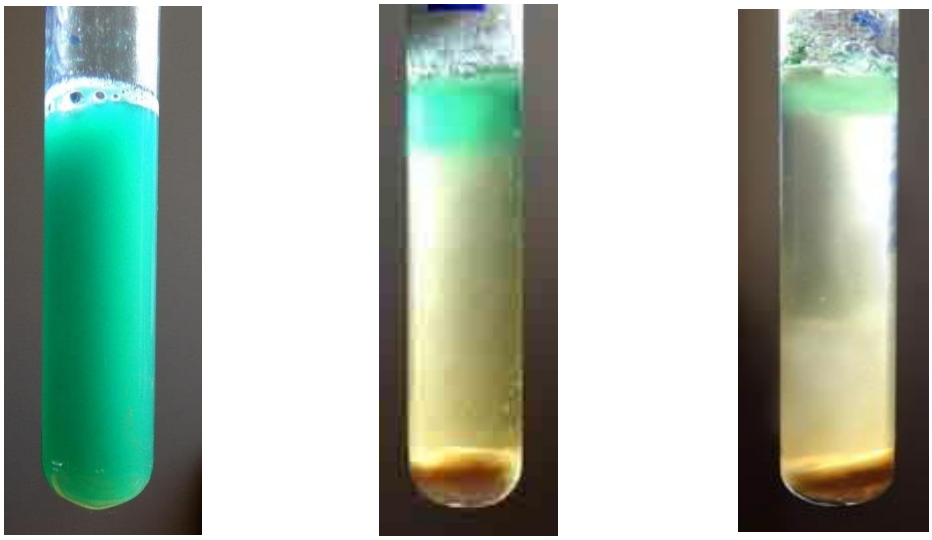
Можно сделать предположение, что термодинамическая стабильность переохлаждённого цитозоля сои должна определяться как массовой долей коллоидных мицелл в исходном растворе, так и устойчивостью их электрических зарядов, определяющих скорость коагуляции и седиментации при воздействии отрицательных температур.

Тогда ранее выделенные нами сортообразцы сои с повышенной заморозкоустойчивостью, в условиях околокритических отрицательных температур, например, при минус 2,5–5,0 °С, должны отличаться пониженной коагуляцией и седиментацией цитоколлоидов. При этом в их клеточном соке массовая доля коллоидной фракции теоретически должна быть выше, чем у обычных образцов. Поэтому в случае длительного охлаждения высокозаморозкоустойчивых образцов сои до сверхкритических для сои (ниже минус 5 °С) температур, вследствие массовой коагуляции потерявших заряды коллоидных частиц, общий объём выпавших в осадок коагулянтов должен быть больше по сравнению со слабозаморозкоустойчивыми формами сои.

Для подтверждения этого предположения провели модельный эксперимент. При этом использовали клеточный сок двух сортообразцов сои – слабозаморозкоустойчивого сорта Лира и высокозаморозкоустойчивого сорта Славия, полученный ранее описанным в разделе 3.3.2 методом. Для улучшения визуализации дисперсной и дисперсионной фаз, в пробирки с клеточным соком добавляли 1%-ный раствор бисдиметиламинофенотиоцианит хлорида $C_{16}H_{18}ClN_3S$ (метиленовый синий краситель). Ранее нами было экспериментально установлено, что метиленовый синий вступает в реакции с коллоидными мицеллами и их агрегатами с формированием нерастворимых слабоокрашенных соединений.

Пробирки с растворами клеточного сока, окрашенные 1%-ным раствором метиленового синего в пропорции 1:10, помещали в криокамеру при минус 5 °С. После 24-часовой экспозиции пробирки извлекали из криокамеры, после 8-часового

размораживания и завершения всех процессов коагуляции и седиментации пробирки с седиментировавшими цитозолями визуально анализировали (рис. 3.25).



а ***б*** ***в***

Рисунок 3.25 – Криоседиментационное фракционирование цитозоля двух сортообразцов сои с различной заморозкоустойчивостью после 24-часовой экспозиции при температуре минус 5 °С

а – исходное состояние цитозоля обоих образцов сои;
б –цитозоль слабозаморозкоустойчивого сорта Лира после промораживания;
в –цитозоль высокозаморозкоустойчивого сорта Славия после промораживания.

Как следует из рис. 3.25, в исходном состоянии цитозоли обоих сортообразцов сои были непрозрачными и имели равномерно голубую окраску. После 24-часового промораживания между цитозолями изучаемых сортообразцов сои выявлены заметные различия.

Цитозоль слабоустойчивого к отрицательным температурам сорта Лира разделился на три фазы (рис. 3.25*б*). В нижней части сформировался коричневый осадок из седиментировавших коагулятов. Среднюю часть занимает полупрозрачный раствор с очень мелкими светлыми частицами микроагрегатов коллоидов. В самом верхнем слое цитозоля расположен непрозрачный голубой слой, предположительно, представляющий собой раствор из низкомолекулярных водорастворимых соединений.

Цитозоль высокозаморозкоустойчивого сорта Славия расслоился на четыре фазы (рис. 3.25*в*). В придонной части также образовался коричневый осадок коагулятов. Однако его объём заметно меньше аналогичной фракции у цитозоля сор-

та Лира. Средняя часть столба цитозоля оказалась разделена на две фазы. В нижней половине этой части цитозоль полупрозрачен, с видимыми мелкими частицами микрокоагулятов. Верхняя половина средней части столба цитозоля стала практически прозрачной и не имела видимых включений. Однако на просвет в ней заметны признаки опалесценции (слабого рассеяния света), свойственные коллоидным растворам. Самый верхний, окрашенный метиленовым синим, слой оказался в два раза меньше по сравнению с цитозолем сорта Лира.

В целом, этот эксперимент показал, что у более заморозкоустойчивого образца сои при суточном промораживании при минус 5 °С, в осадок выпало почти в два раза меньше коллоидных коагулянтов. При этом часть цитоколлоидов при таком режиме промораживания оказалась термодинамически устойчивой без видимых признаков коагуляции.

Для изучения связи степени заморозкоустойчивости с общим количеством коллоидов в цитозоле, оценили объёмы выпавших в осадок коллоидных коагулятов при длительной экспозиции клеточного сока сои при сверхкритических для сои отрицательных температурах в криокамере. В эксперименте использовали полученный ранее описанным способом клеточный сок тех же сортов сои Лира и Славия с различной степенью заморозкоустойчивости.

После 24-часовой экспозиции при минус 15 °С, пробирки с клеточным соком извлекали из криокамеры, выдерживали при комнатной температуре в течение 8 ч для размораживания и завершения всех процессов коагуляции и седиментации. После этого пробирки с седиментировавшими цитозолями визуально анализировали (рис. 3.26).

Как следует из рис. 3.26*а*, объём выпавших в осадок коагулятов в цитозоле сорта Лира оказался даже несколько меньше по сравнению с его объёмом при седиментации на фоне минус 5 °С (см. рис 3.25*б*). По всей вероятности, в предыдущем эксперименте на момент фотофиксации гравитационное осаждение коагулированных цитоколлоидов ещё не полностью завершилось.

а ***б***

Рисунок 3.26 – Объёмы выпавших в осадок криоседиментационных коагулятов в цитозоле сортообразцов сои с различной заморозкоустойчивостью после 24-часовой экспозиции при температуре минус 15 °С.

а – цитозоль слабозаморозкоустойчивого сорта Лира после промораживания;
б – цитозоль высокозаморозкоустойчивого сорта Славия после промораживания.

В целом, можно предположить, что для термодинамической стабильности цитоколлоидов слабозаморозкоустойчивого сорта Лира отрицательные температуры на уровне минус 5 °С уже оказались закритическими, и большинство коллоидных мицелл, потеряв поверхностный заряд, коагулировали и выпали в осадок. Более низкие температуры не оказали значительного влияния на изменение объёма коагулятов.

Объём седиментировавших коагулятов цитоколлоидов у более заморозкоустойчивого сорта Славия, после 24-часового промораживания при минус 15 °С, визуально оказался почти в два раза больше. При этом при промораживании этого же сорта при минус 5 °С количество коагулятов в цитозоле, были меньше, чем у сорта Лира. Следовательно, общий объём цитоколлоидов в цитозоле более устойчивого к заморозкам сорта Славия превышал этот показатель у слабозаморозкоустойчивого сорта Лира.

Проведённые эксперименты, в целом, показали, что повышенная заморозкоустойчивость сои действительно может определяться, как массовой долей кол-

лоидов в цитозоле, так и повышенной стабильностью поверхностных зарядов мицелл при отрицательных температурах, удерживающих их от криокоагуляции и седиментации.

Существуют виды растений, например, люпин узколистный, имеющие более высокую, по сравнению с соей, заморозкоустойчивость. Так, при осеннем (2-я декада октября) посеве, в условиях сверхкритических для сои отрицательных температур в декабре, достигавших в утренние часы минус 11,6 °С, проростки сои закономерно полностью замёрзли и погибли от мороза (рис. 3.27).

В этих же условиях растения люпина узколистного (сорт Смена), не смотря на полное покрытие поверхности листьев изморозью, не имели видимых криоповреждений, полностью сохранили тургор и клеточный сок в жидкой фазе. После повышения температуры растения люпина продолжили вегетацию.

а ***б***

Рисунок 3.27 – Сравнительная реакция высеянных осенью растений сои и люпина узколистного на бесснежные морозы в полевых условиях до минус 11,6 °С.

а – полная гибель проростка сои; ***б*** – живое растение люпина узколистного.

Исходя из результатов предыдущих экспериментов, высокая заморозкоустойчивость люпина также может определяться, как более высокой, по сравнению с соей, массовой долей коллоидов в цитоплазме, так и повышенной стабильностью заряда поверхности коллоидных мицелл при отрицательных температурах. Если одно из этих предположений подтвердится, то можно будет говорить об определённой

универсальности цитоколлоидного механизма заморозко- и морозоустойчивости у цветковых растений.

Для оценки возможности использования выявленных у сои коллоидных факторов повышенной заморозкоустойчивости изучили динамику изменения концентрации клеточного сока при температурах минус 5, минус 15 и минус 20 °С у сои, люпина узколистного и масличного льна. Соя в эксперименте была представлена двумя сортами Лира и Славия, люпин узколистный – сортом Смена; масличный лён – морозоустойчивой линией масличного льна ФХЛ-М, с устойчивостью к отрицательным температурам до минус 12 и минус 20 °С соответственно. Для исследований, ранее описанным способом у всех изучаемых сортообразцов получали проростки растений, отжимали полученный клеточный сок и промораживали в криокамере при минус 5, минус 15 и минус 20 °С.

Анализ концентрации седиментировавших цитозолей изучаемых образцов показал, что при суточной экспозиции в криокамере при температуре минус 5 °С образец цитозоля сорта сои Лира с низкой заморозкоустойчивостью уже отличался значительным (на 1,2 абс. % или на 28 относит. %) снижением концентрации цитоплазмы за счёт интенсивной седиментации коагулятов (рис. 3.28).

Концентрация цитозоля более заморозкоустойчивого сорта сои Славия при этих условиях снизилась всего на 0,5 абс. %, или на 12 относит. %. Цитозоли люпина узколистного и масличного льна после 24-часового промораживания при минус 5 °С остались в жидкой фазе без видимых признаков коагуляции и седиментации коллоидов. Их концентрация также оставалась на уровне исходных значений (см. рис. 3.28).

При промораживании при минус 15 °С седиментационное снижение концентрации цитозоля слабозаморозкоустойчивого сорта сои Лира снизилось всего на 2 относит. % относительно режима промораживания при минус 5 °С – до 3,0 абс. %, и составило 70 относит. % от исходного состояния. В то же время у высокоустойчивого к заморозкам сорта сои Славия снижение концентрации цитозоля от исходного уровня составило 1,6 абс. %, или 38 относит. %. При этом же режиме промораживания отмечена частичная кристаллизация клеточного сока и незначительное (на 0,3

абс. %, или 9 относит. %) уменьшение концентрации цитозоля у люпина. Цитозоль морозоустойчивой линии льна ФХЛ-М оставался в жидкой фазе и сохранил исходный уровень концентрации.

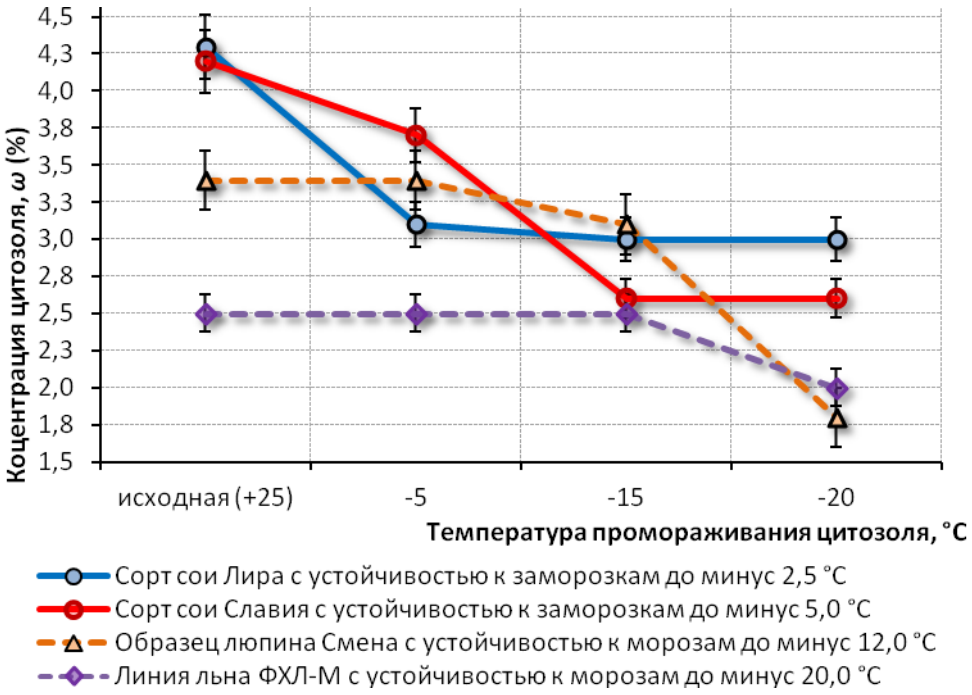


Рисунок 3.28 – Концентрации ω (%) цитозолей образцов сои, люпина узколистного и масличного льна после суточного промораживания при температурах минус 5, минус 15 и минус 20 °С.

Экспозиция цитозолей обоих образцов сои при минус 20 °С практически не повлияла на изменение их остаточной концентрации по сравнению с их экспозицией при минус 15 °С. При этом концентрация цитозоля люпина снизилась почти в два раза (на 47 относит. %) по сравнению с исходным уровнем. Концентрация цитозоля самого устойчивого к отрицательным температурам в опыте образца льна ФХЛ-М только при снижении температуры до минус 20 °С начала снижаться, составив 2,0 абс. %, или 80 относит. % от исходного уровня.

В целом полученные экспериментальные результаты показывают, что наиболее заморозко- и морозоустойчивые в опыте образцы люпина и льна отличаются самой высокой стабильностью концентрации цитозоля при длительной (24 ч) экспозиции при отрицательных (минус 15 и минус 20 °С) температурах. При

этом самый криоустойчивый образец – линия масличного льна ФХЛ-М характеризовалась минимальной в опыте концентрацией цитоплазмы – 2,5 абс. %. Второй по криоустойчивости образец – цитозоль люпина узколистного с полевой устойчивостью к морозам до минус 12 °С, имел исходную концентрацию клеточного сока 3,4 абс. %, что было на 0,9–0,8 абс. % ниже, чем у сортов сои Лира и Славия.

При анализе динамики концентраций у образцов сои у высокозаморозкоустойчивого сорта Славия, при критической для сои температуре минус 5 °С выявлено меньшее, в сравнении сортом Лира, снижение концентрации цитозоля. Это также может свидетельствовать о повышенной устойчивости цитоколлоидов сорта Славия к криокоагуляции. В то же время, у этого сорта подтверждено наличие увеличенного количества седиментировавших коллоидов в условиях сверхкритических отрицательных температур (минус 15 °С).

Таким образом, при изучении динамик концентрации цитозолей при промораживании представителей трёх видов (соя культурная, лён обыкновенный и люпин узколистный) двух семейств (сем. Бобовые и Льновые), можно считать подтверждённым, что признак повышенной заморозкоустойчивости, преимущественно определяется стабильностью поверхностных зарядов коллоидных мицелл, при критических отрицательных температурах сдерживающих их сближение и коагуляцию. Для сои дополнительным фактором уровня заморозкоустойчивости также может быть увеличенная доля коллоидной фракции цитозоля.

Серия проведённых экспериментов и всесторонний анализ полученных результатов позволили нам постулировать основные положения криоколлоидной гипотезы заморозкоустойчивости сои:

1. Цитоплазма сои представляет собой водно-коллоидный раствор (цитозоль), включающий, помимо истинных растворов низкомолекулярных неорганических и органических водорастворимых соединений, гидратированные коллоидные фракции с различной молекулярной массой и физико-химическими свойствами.

2. Присутствующие в цитозоле коллоидные мицеллы, за счёт поверхностного заряда частично связывают молекулы воды, препятствуя её кристаллизации

при докритических (для сои – до минус 1,0–1,5 °С) отрицательных температурах. Поэтому связанная вода имеет пониженную точку кристаллизации, в отличие от несвязанной воды, точка кристаллизации которой определяется только концентрацией водного раствора.

3. На первых этапах понижения температуры цитозоля до отрицательных значений цитоколлоиды некоторое время сохраняют поверхностный заряд мицелл, препятствующий их сближению и коагуляции, обеспечивая сохранение цитозоля в состоянии переохлаждённого коллоидного раствора, также позволяющего сохранять полную жизнеспособность органоидов и мембран клеток сои.

4. Дальнейшая экспозиция цитозоля при отрицательных температурах, за счёт формирования из коллоидных мицелл рыхлых пространственных структур, приводит к его постепенному застудневанию с сохранением части молекул воды в связанном состоянии. Это временное (в зависимости от значений отрицательных температур – от 1 до 5–6 ч) агрегатное состояние цитозоля позволяет сохранять жизнеспособность всех органоидов и мембран клеток сои.

5. Длительное воздействие отрицательных температур на переохлаждённый цитозоль ведёт к непрерывному уменьшению поверхностных зарядов коллоидных мицелл, их критическому взаимному сближению и объединению в крупные агрегаты (коагуляты) и гравитационной седиментации. Раствор цитозоля после выпадения коллоидов в нерастворимый осадок, приобретает свойства истинных растворов с близкой к 0 °С точкой кристаллизации, и стремительно кристаллизуется.

6. Увеличение массовой доли цитоколлоидов в цитозоле приводит к увеличению доли связанной воды с пониженной точкой кристаллизации, и более интенсивному застудневанию переохлаждённого цитозоля с более длительной отсрочкой его кристаллизации.

7. Скорость коагуляции и скорость седиментации цитоколлоидов соевого цитозоля определяется их структурной устойчивостью к криогенной потере поверхностных зарядов мицелл. Чем стабильнее поверхностный заряд в низкотемпературных условиях, тем более устойчив коллоид к криокоагуляции и седиментации.

3.5 Выделение исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых линий и сортов сои

Одним из потенциально эффективных путей решения проблемы повышения рентабельности полевого растениеводства в засушливых климатических зонах является сдвиг сроков посева яровых культур на более ранние и сверхранние сроки (конец зимы – начало весны), а в некоторых случаях (в климатических подзонах с мягкой зимой), даже их перевод на подзимние посевы [118]. Для этого необходимы холодоустойчивые сорта, обеспечивающие быстрые и дружные всходы, а также активное развитие растений в ранневесенний период на фоне пониженных положительных температур. Кроме этого холодоустойчивые сорта должны отличаться повышенной заморозкоустойчивостью и выживать в случае наступления ранневесенних заморозков.

Мировой опыт изучения экологических требований растений к температуре окружающей среды показывает, что ранние яровые культуры, способные прорастать при пониженных положительных температурах, также способны выдерживать довольно глубокие заморозки до минус 8–12 °С [15]. Поэтому признаки холодоустойчивости и заморозкоустойчивости вполне успешно сочетаются в одном генотипе, и вероятнее всего, являются следствием действия одних и тех же физиологических и биохимических реакций.

В имеющемся мировом генофонде культурной сои практически нет сортов, способных прорастать в условиях пониженных (ниже 6–8 °С) положительных температур. А ранневесенние заморозки ниже минус 2,5–4,0 °С являются причиной необратимого нарушения проницаемости мембран, замерзания клеточного сока в тканях и гибели растений подавляющего большинства образцов сои [74; 89; 99; 151].

До 2019 года, в Государственный реестр селекционных достижений РФ был включён только один холодоустойчивый сорт сои Славия селекции ФБНУ ФНЦ ВНИИМК, способный выдерживать неоднократные ранневесенние заморозки до минус 5 °С [70]. В то же время сорта сои с повышенной холодо- и заморозкоустой-

чивостью должны иметь более широкий потенциальный ареал распространения. Однако эффективность селекционных программ в этом направлении существенно ограничивается недостаточным пониманием внутренних механизмов устойчивости сои к пониженным положительным и отрицательным температурам, препятствующим разработке наиболее результативных методов выделения источников повышенной заморозкоустойчивости. Только изучение внутренних механизмов сои, обеспечивающих устойчивость к отрицательным температурам, позволит усовершенствовать существующие, или разработать новые методы отбора на этот признак и повысить эффективность дальнейшей селекции на холодо- и заморозкоустойчивость [20; 75].

На основе анализа проведённых исследований были определены наиболее эффективные приёмы и методы для оценки по признакам холодо- и заморозкоустойчивости исходного материала, пригодного для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои.

3.5.1 Зависимость холодо- и заморозкоустойчивости линий сои от содержания коллоидов в цитозолях

В рамках программы поиска и выделения холодоустойчивого исходного материала при очень ранних сроках посева были изучены линии сои, проходящие оценку в питомнике конкурсного испытания. С этой целью все линии сои из первого и второго блоков КСИ в 2012 г. были высеяны в очень ранние сроки (5 апреля). Результаты оценки реакции изучаемых линий на ранний посев представлены в табл. 3.12 и 3.13.

Как следует из табл. 3.12 очень ранний посев и развитие растений на фоне пониженных положительных температур и укороченных апрельских фотопериодов привёл к заметному удлинению, в среднем на 13 дней, продолжительности вегетационного периода большинства линий сои. При этом вегетационный период сорта-стандарта Лира удлинился всего на 3 суток, причём это удлинение могло

быть вызвано только небольшим замедлением роста растений на фоне пониженных весенних температур воздуха.

В то же время практически у всех изучаемых линий сои увеличилась урожайность. В среднем по блоку КСИ-1 урожайность при раннем посеве составила 3,22 т/га и 2,95 т/га – при оптимальном сроке посева. При этом выделились 4 линии (делянки № 4, 8, 9 и 14), урожайность которых в условиях очень раннего посева оказалась ниже оптимального срока.

Таблица 3.12 – Реакция ранних линий сои, проходящих оценку в 1-м блоке конкурсного сортоиспытания (КСИ-1), на очень ранний посев по продолжительности вегетационного периода (сут.) и урожаю семян (т/га)

ФГБН ФНЦ ВНИИМК, 2012 г.

№ дел. (Д)	Происхождение	Вегетационный период, сутки			Урожай семян, т/га		
		очень ранний посев (4 апреля)	оптимальн. посев (27 апреля)	отклонения от оптим. посева, ±Δ	очень ранний посев (4 апреля)	оптимальн. посев (27 апреля)	отклонения от оптим. посева, ±Δ
3	Юг-30 × Вилана	106	96	10	3,30	2,68	0,62
4	Дельта × Альба	113	96	17	2,89	2,93	-0,04
5	Лира (ст.)	92	89	3	3,00	2,95	0,05
6	Л-6/04 × Лакта	113	97	16	3,32	2,86	0,46
7	Л-6/04 × Лакта	112	97	15	3,21	2,74	0,47
8	Л-6/04 × Кубанская 276	113	95	18	2,65	2,86	-0,21
9	Л-6/04 × Кубанская 276	113	95	18	2,70	3,19	-0,49
11	Л-6/04 × Кубанская 276	113	94	19	3,67	3,24	0,43
12	Л-6/04 × Кубанская 276	113	95	18	3,62	2,97	0,65
13	Л-6/04 × Кубанская 276	113	95	18	3,40	3,00	0,40
14	Л-6/04 × Кубанская 276	113	95	18	3,11	3,28	-0,17
16	Дуар × Л-11/03	104	94	10	3,66	2,92	0,74
17	Дуар × Л-11/03	104	96	8	3,28	2,70	0,58
Среднее по блоку КСИ-1		107	94	+13	3,22	2,95	0,27
	$НСР_{05}$	–	–	–	0,24	0,30	–

Максимальная прибавка урожайности при очень раннем сроке посева относительно уровня урожайности при оптимальном посеве отмечена у линий Д-16 (Дуар × Л-11/03) – +0,74 т/га; Д-12 (Л-6/04 × Кубанская 276) – +0,65 т/га; Д-17 (Дуар × Л-11/03) – +0,58 т/га. Максимальная абсолютная урожайность в очень

раннем посеве выявлена у линий Д-11, Д-16 и Д-12, составившая, соответственно – 3,67, 3,66 и 3,62 т/га.

Во втором блоке КСИ также отмечено увеличение продолжительности вегетационного периода при раннем сроке посева. В среднем по блоку КСИ-2 этот параметр составил 110 суток при 102 сутках в условиях оптимального срока посева (табл. 3.13).

Таблица 3.13 – Реакция среднеранних линий сои, проходящих оценку во 2-м блоке конкурсного сортоиспытания (КСИ-2) на очень ранний посев по продолжительности вегетационного периода (сут.) и урожаю семян (т/га)

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2012 г.

№ дел. (Д)	Происхождение	Вегетационный период, сутки			Урожай семян, т/га		
		очень ранний посев (4 апреля)	оптимальн. посев (27 апреля)	отклонения от оптим. посева, ±Δ	очень ранний посев (4 апреля)	оптимальн. посев (27 апреля)	отклонения от оптим. посева, ±Δ
63	Дива × РВФ	109	102	7	3,33	2,58	+0,75
64	Л-2577 × Д-311	113	102	11	3,18	2,75	0,43
65	Альба (ст.)	113	101	12	3,26	2,51	0,75
66	Aldana × Дельта	108	97	11	2,45	2,99	-0,54
67	Aldana × Дельта	104	106	-2	3,23	2,03	1,20
68	Aldana × Дельта	104	105	-1	3,51	2,34	1,17
69	Aldana × Дельта	104	105	-1	3,44	2,73	0,71
71	Aldana × Рента	108	100	8	3,09	2,74	0,35
72	Дельта × Альба	113	103	10	3,31	2,57	0,74
73	Л-6/04 × Кубанская 276	114	101	13	2,82	2,66	0,16
74	Л-6/04 × Кубанская 276	114	96	18	3,56	3,04	0,52
76	Л-6/04 × Лакта	113	103	10	3,04	2,66	0,38
77	Кубанская 276 × Вилана	110	105	5	3,38	2,00	1,38
Среднее по блоку КСИ-2		110	102	+8	3,20	2,58	0,62
	$НСР_{05}$	–	–	–	0,22	0,26	–

Три линии одного происхождения – Д-67, Д-68 и Д-69 из гибридной комбинации Aldana × Дельта, при раннем посеве показали отрицательный прирост вегетационного периода, что свидетельствует об их пониженной фотопериодической чувствительности.

В среднем по блоку КСИ-2 урожайность при очень раннем сроке посева превысила аналогичный показатель при оптимальном сроке посева на 0,62 т/га. В абсолютных значениях средняя урожайность в этом блоке оказалась практически одинаковой в сравнении с 1-м блоком КСИ и составила 3,20 т/га.

Максимальная прибавка урожайности в КСИ-2 при очень раннем сроке посева относительно уровня урожайности при оптимальном посеве отмечена у линии Д-77 (Кубанская 276 × Вилана) – +1,38 т/га. Среди изучаемых линий высокая прибавка уровня урожайности также отмечена у линий Д-67 и Д-68 (Aldana × Дельта), составившая. Соответственно + 1,20 и +1,17 т/га. Максимальная абсолютная урожайность при очень раннем посеве отмечена у линий Д-74, Д-68, Д-69 и Д-77, составившая, соответственно, 3,56, 3,51, 3,44 и 3,38 т/га.

Изучение выживаемости в условиях искусственных заморозков проростков линий сои из КСИ-1 и КСИ-2 показало их различную реакцию на температуры от минус 2 до минус 5 °С (рис. 3.29 и 3.30).

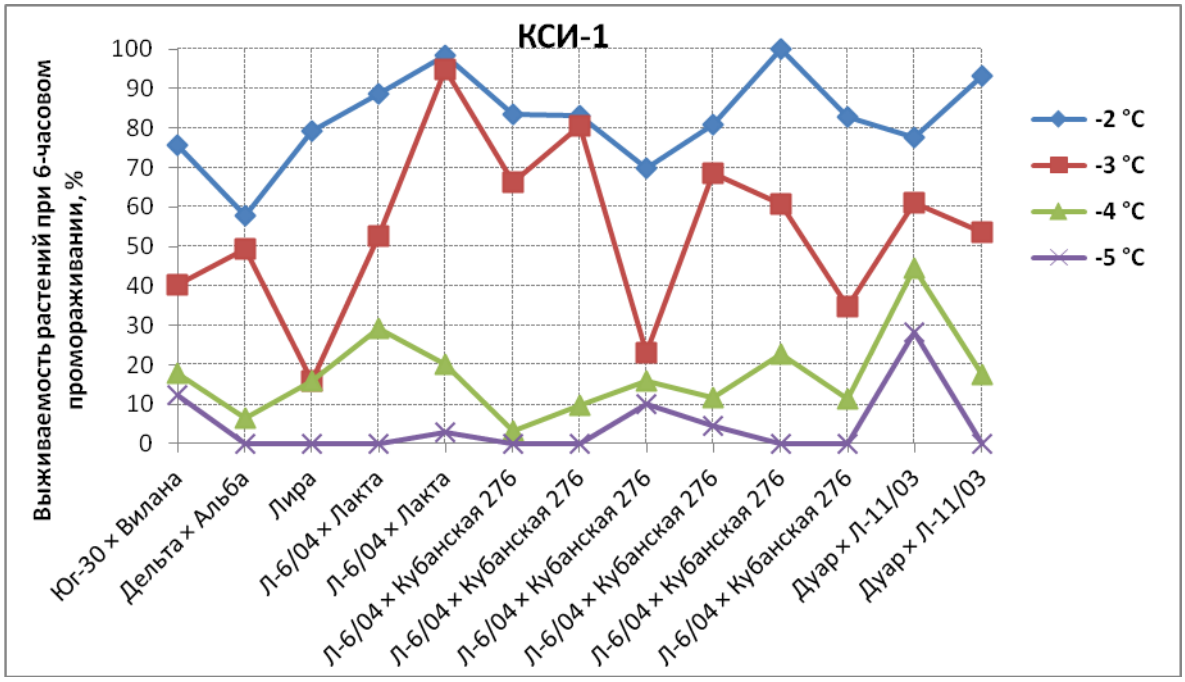


Рисунок 3.29 – Сравнительная заморозкоустойчивость линий сои конкурсного сортоиспытания (КСИ-1) при температурах от минус 2 до минус 5 °С, %.

Как следует из представленных на рис. 3.29 данных, максимальной (до 100 %) выживаемостью растений при минус 2 °С в этом блоке отличались линии

Д-7 (Л-6/04 × Лакта) и Д-13 (Л-6/04 × Кубанская 276). При температуре искусственных заморозков до минус 3 °С ранги между линиями несколько изменились. Линия Д-7 сохранила свои лидирующие позиции, а вместо линии Д-13 на второе место по выживаемости вышла линия Д-9 (Л-6/04 × Кубанская 276). При температурах воздуха минус 4 и 5 °С все вышеуказанные линии существенно снизили заморозкоустойчивость. При этих температурах на первое место вышла линия Д-16 (Дуар × Л-11/03).

Линии сои из КСИ-2, в целом, оказались более заморозкоустойчивыми по сравнению с КСИ-1 (рис. 3.30).

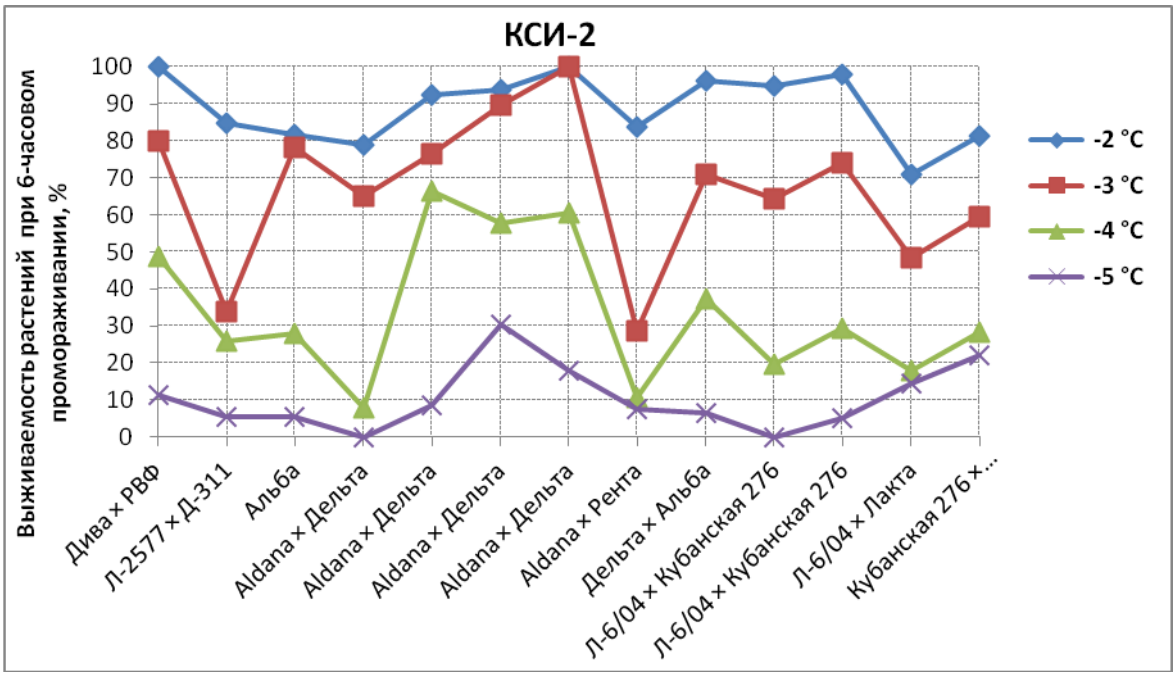


Рисунок 3.30 – Сравнительная заморозкоустойчивость линий сои конкурсного сортоиспытания (КСИ-2) при температурах от минус 2 до минус 5 °С, %

Выживаемость растений практически всех изучаемых в этом блоке линий при температуре минус 2 °С не опускалась ниже 70 %. Но уже при температуре минус 3 °С выживаемость проростков свыше 90 % сохранили только две сестринские линии (Aldana × Дельта): Д-68 и Д-69. Эти же линии были наиболее заморозкоустойчивыми при температуре минус 4 °С. Линия Д-68 также оказалась наиболее заморозкоустойчивой и при минус 5 °С (30 % выживших проростков).

Определение методом криогенной седиментации доли криопротекторных коллоидных компонентов (КПК) в цитозоле проростков изучаемых линий, также как и в экспериментах по матрикальной разнокачественности, показало заметное совпадение этого показателя с заморозкоустойчивостью (рис. 3.31 и 3.32). Для этого, с целью обеспечения максимальной потери заряда цитоколлоидных мицелл, полученный цитозоль исследуемых сортообразцов сои в фазе примордиальных листьев в течение суток промораживали при температуре минус 4 °С. После полной седиментации коагулировавших цитоколлоидов оценивали объём полученного осадка относительно общего объёма цитозоля.

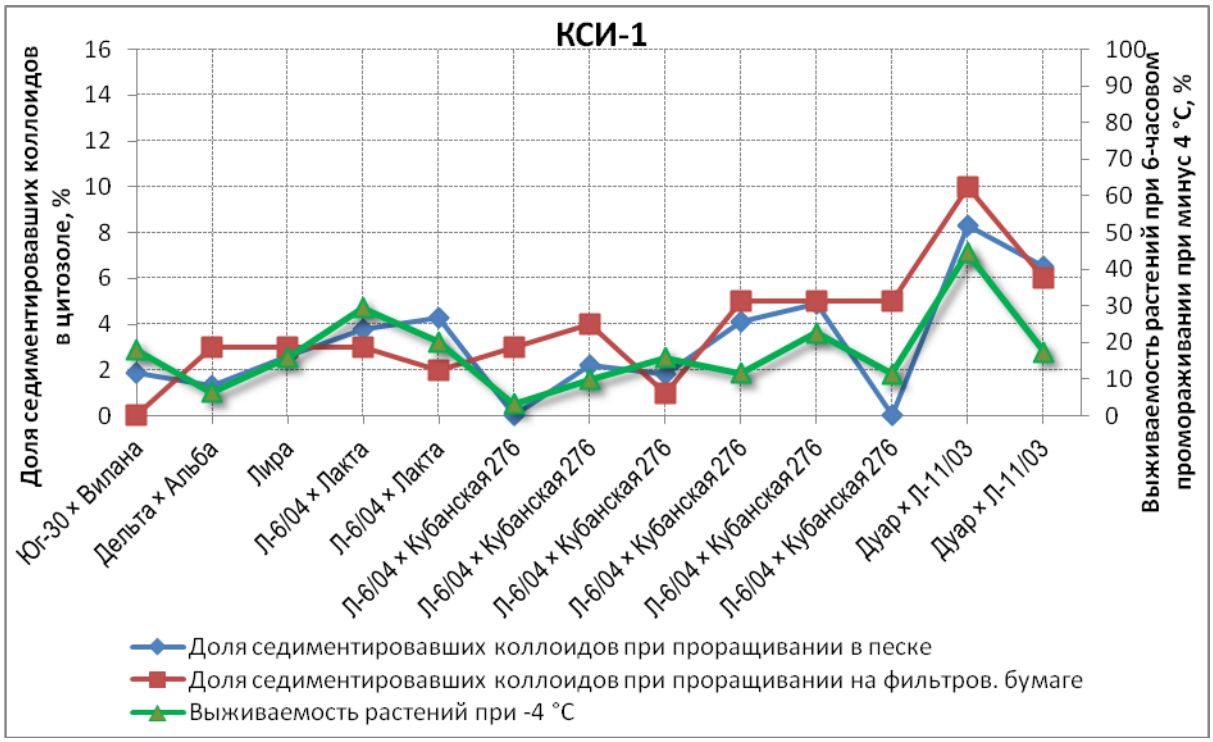


Рисунок 3.31 – Сравнительная заморозкоустойчивость проростков линий сои конкурсного сортоиспытания (КСИ-1) и доля седиментировавших коллоидов в их цитозолях при температуре минус 4 °С, %.

Как следует из представленных на рис. 3.31 и 3.32 кривых, выращивание проростков на песчаном ложе или в фильтровальной бумаге для последующего промораживания, даёт несколько отличающиеся результаты, однако общие тенденции в динамике выживаемости растений в условиях искусственных заморозков и доли седиментировавших цитоколлоидов сохраняются.

Обращает на себя внимание тот факт, что в обоих блоках КСИ заморозкоустойчивость проростков сои при температуре минус 4 °С визуально довольно хорошо сопряжена с содержанием седиментировавших коллоидов в их цитозолях (см. рис. 3.31 и 3.32). Это даёт основание для поиска корреляционных связей между этими признаками.

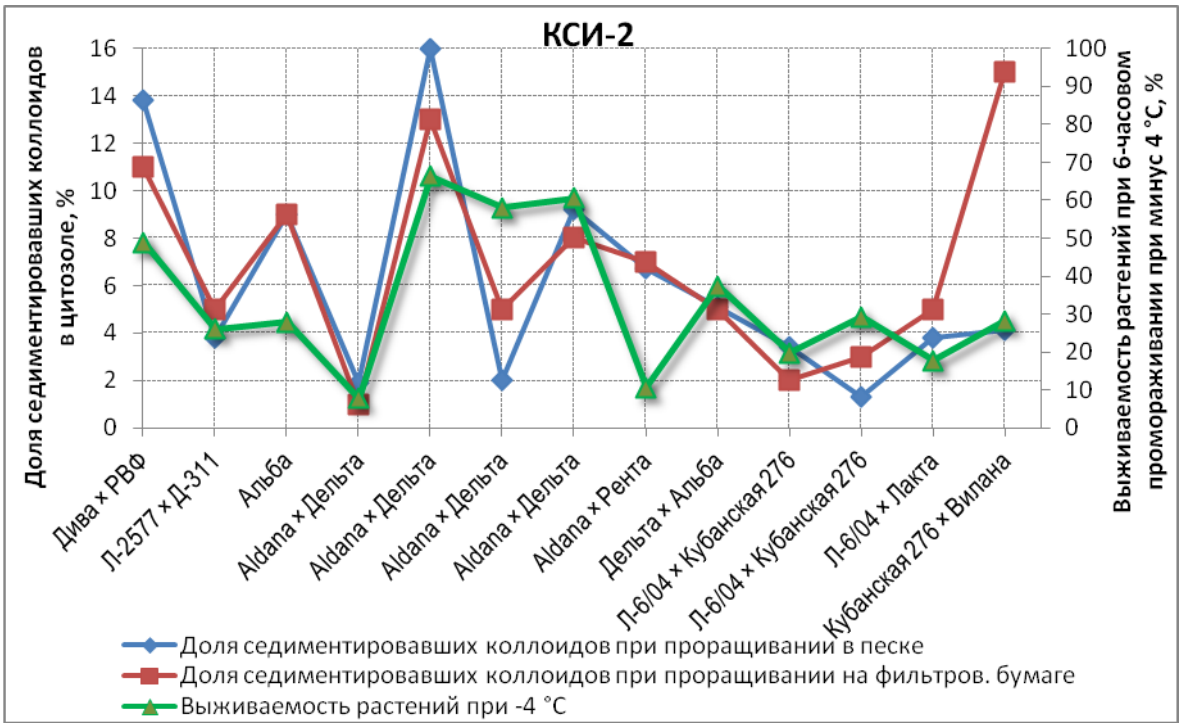


Рисунок 3.32 – Сравнительная заморозкоустойчивость проростков линий сои конкурсного сортоиспытания (КСИ-2) и доля седиментировавших коллоидов в их цитозолях при температуре минус 4 °С, %.

Для корректного выбора алгоритма корреляционного анализа была проведена оценка нормальности распределения выборок данных в блоках КСИ-1 и КСИ-2 по урожайности линий сои, выживаемости их проростков при минус 4 °С, а также по доле седиментировавших коллоидов в цитозолях проростков, выращенных на песчаном ложе и в фильтровальной бумаге. Нормальность распределения данных оценивали по параметрам асимметрии, эксцесса и по критерию Шапиро-Уилка (табл. 3.14).

Асимметричность распределения выборки определяется отклонением коэффициента асимметрии от 0. Анализ табл. 3.14 показывает, что распределения вы-

борок дат практически по всем признакам отличается от 0 и являются асимметричными. Отрицательные значения коэффициентов по признаку урожайности при очень ранних посевах, в блоках КСИ-1 (-0,280) и, особенно, в КСИ-2 (-1,367), свидетельствуют об отклонении максимальной плотности распределения выборок в меньшую, относительно выборочного среднего, сторону.

Таблица 3.14 – Оценка нормальности распределения выборок дат по урожайности линий сои, выживаемости их проростков при минус 4 °С, и доле седиментировавших коллоидов в их цитозолях

Признак	Среднее значение признака	Коэффициент асимметрии	Коэффициент эксцесса	Критерий нормальности распределения Шапиро-Уилка, *W*	
				W	*p*-уровень*
КСИ-1					
Урожайность при очень раннем посеве, т/га	3,22	-0,280	-0,805	0,943	0,501
Выживаемость проростков при минус 4 °С, %	17,41	1,362	2,676	0,902	0,143
Доля седиментировавших коллоидов в цитозоле проростков, выращенных на песчаном ложе, %	3,21	0,650	0,112	0,951	0,612
Доля седиментировавших коллоидов в цитозоле проростков, выращенных в рулонах фильтров. бумаги, %	3,85	0,988	2,169	0,923	0,279
КСИ-2					
Урожайность при очень раннем посеве, т/га	3,20	-1,367	2,190	0,898	0,124
Выживаемость проростков при минус 4 °С, %	33,69	0,482	-0,980	0,927	0,308
Доля седиментировавших коллоидов в цитозоле проростков, выращенных на песчаном ложе, %	6,16	1,127	0,391	0,869	0,051
Доля седиментировавших коллоидов в цитозоле проростков, выращенных в рулонах фильтров. бумаги, %	6,85	0,606	-0,379	0,945	0,524

* – на 0,05-ном уровне значимости

По признакам выживаемости проростков и долям седиментировавших коллоидов в цитозоле во всех случаях выявлена положительная асимметрия, свидетельствующая о несколько увеличенной доле более заморозкоустойчивых образцов в выборках.

Об определённой асимметричности выборочных распределений также свидетельствуют ненулевые значения коэффициентов эксцессов, то есть остроконеч-

ности по сравнению с нормальным распределением (положительные эксцессы), или сглаженности (отрицательные эксцессы).

Следовательно, на основании рассчитанных параметров асимметрии и эксцесса исследуемые выборочные распределения не являются симметричными и алгоритм линейной корреляции Пирсона (*r*) не применим.

Для перепроверки предварительного заключения об асимметричности выборок был применён наиболее мощный, при объёмах исследуемых выборок при n от 8 до 50, алгоритм расчёта критерия нормальности *W* Шапиро-Уилка, позволяющий получить статистически более надёжную оценку степени асимметричности. При размерах исследуемых выборок (n = 13) критерием асимметричности являются значения $W_{табл.}$ более 0,5359. Как следует из табл. 3.14, все расчётные значения этого показателя превышают критическое значение $W_{табл.}$. Однако величины *p*-уровней значимости практически во всех случаях превышают стандартную величину $p = 0{,}05$. Следовательно, не смотря на отличающиеся от нуля значения коэффициентов асимметрии и эксцесса выборочных данных, их асимметричное распределение статистически не доказывается на 0,05-ном уровне значимости. Поэтому в данном эксперименте использование алгоритма линейной корреляции Пирсона (*r*) при исследовании взаимоотношений изучаемых признаков вполне возможно и статистически легитимно.

Анализ коэффициентов линейной корреляции Пирсона *r* и коэффициентов детерминации r^2 между признаками урожайности линий сои и выживаемости их проростков при минус 4 °С в блоке КСИ-1 показывает, что между урожайностью линий сои в очень раннем посеве и выживаемостью проростков при минус 4 °С имеется существенная положительная корреляция $r = 0{,}64$ при $p = 0{,}02$. Коэффициент детерминации $r^2 = 0{,}41$ свидетельствует о наличии выявленной взаимосвязи в 41 % случаев (табл. 3.15).

Между признаками урожайности линий сои и доли седиментировавших коллоидов в их цитозолях также обнаружена существенная положительная корреляция $r = 0{,}59$ при *p*-уровне значимости 0,03, и коэффициенте детерминации $r^2 = 0{,}35$.

Наиболее высокая существенная положительная корреляция выявлена между признаками выживаемости проростков линий сои при минус 4 °С и долей седиментировавших коллоидов, полученных из проростков, выращенных на песчаном ложе – r = 0,79, r^2 = 0,63 при p-уровне 0,002.

Таблица 3.15 – Оценка коэффициентов линейной корреляции Пирсона r и коэффициентов детерминации r^2 между признаками урожайности линий сои, выживаемости их проростков при минус 4 °С, и долями седиментировавших коллоидов в их цитозолях в блоке КСИ-1

Признак	Урожайность при очень раннем посеве, т/га			Выживаемость проростков при -4 °С, %			Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на песчаном ложе при -4 °С, %			Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на фильтров. бумаге при -4 °С, %		
	r	r^2	p	r	r^2	p	r	r^2	p	r	r^2	p
Урожайность при очень раннем посеве, т/га	1	1	0	**0,64***	0,41	0,02	**0,59***	0,35	0,03	0,25	0,07	0,41
Выживаемость проростков при -4 °С, %	–	–	–	1	1	0	**0,79***	0,63	0,002	0,52	0,27	0,07
Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на песчаном ложе при -4 °С, %	–	–	–	–	–	–	1	1	0	**0,67***	0,44	0,01
Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на фильтров. бумаге при -4 °С, %	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	0

* – существенно на 0,05-ном уровне значимости

Существенная положительная корреляция на уровне r = 0,67 и r^2 = 0,44 при p-уровне 0,01 также обнаружена между долей седиментировавших коллоидов, полученных их проростков, выращенных на песчаном ложе и фильтровальной бумаге. В остальных случаях существенность положительных корреляций не доказана из-за излишне высоких p-уровней, составивших 0,07 и 0,41.

В блоке КСИ-2 коэффициенты линейной корреляции Пирсона r и детерминации r^2 между признаками урожайности линий сои и выживаемости их проростков при минус 4 °С, также оказались существенными и составили r = 0,64, r^2 = 0,41 при p-уровне 0,02 (табл. 3.16).

Также существенная положительная корреляция выявлена между признаками выживаемости проростков линий сои при минус 4 °С и долей седиментировавших коллоидов, полученных из проростков, выращенных на песчаном ложе – r = 0,59, r^2 = 0,34 при p-уровне 0,04.

Таблица 3.16 – Оценка коэффициентов линейной корреляции Пирсона r и коэффициентов детерминации r^2 между признаками урожайности линий сои, выживаемости их проростков при минус 4 °С, и долями седиментировавших коллоидов в их цитозолях в блоке КСИ-2

Признак	Урожайность при очень раннем посеве, т/га			Выживаемость проростков при -4 °С, %			Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на песчаном ложе при -4 °С, %			Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на фильтров. бумаге при -4 °С, %		
	r		p	r	^{2}	p	r	^{2}	p	r	r^2	p
Урожайность при очень раннем посеве, т/га	1	1	0	**0,64***	0,41	0,02	0,20	0,04	0,52	0,46	0,21	0,12
Выживаемость проростков при -4 °С, %	–	–	–	1	1	0	**0,59***	0,34	0,04	0,47	0,23	0,10
Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на песчаном ложе при -4 °С, %	–	–	–	–	–	–	1	1	0	**0,69***	0,47	0,01
Доля седиментировавших коллоидов при проращивании на фильтров. бумаге при -4 °С, %	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	0

* – существенно на 0,05-ном уровне значимости

Между долей седиментировавших коллоидов, полученных из проростков, выращенных на песчаном ложе и фильтровальной бумаге выявлена практически аналогичная блоку КСИ-1 существенная положительная корреляция на уровне r = 0,69 и r^2 = 0,47 при p-уровне 0,01. В остальных случаях, из-за высоких p-уровней, составивших 0,10, 0,12 и 0,52 существенность положительных корреляций не доказана.

В обоих блоках КСИ корреляция между долей цитоколлоидов и заморозкоустойчивостью проростков была выше в вариантах с выращиванием растений на песчаном ложе, по сравнению с вариантами на фильтровальной бумаге.

В целом, проведённый корреляционный анализ показал, что между заморозкоустойчивостью (выживаемостью) проростков сои при минус 4 °С и долей седиментировавших коллоидов их цитозолей имеется существенная положитель-

ная корреляция, подтверждающая криоколлоидную гипотезу заморозкоустойчивости, изложенную в подразделе 3.4.4.

3.5.2 Выделение холодоустойчивых линий сои с использованием криоседиментационного метода оценки заморозкоустойчивости

Теоретические положения криоколлоидной гипотезы (раздел 3.4.4) и проведённые эксперименты (раздел 3.5.1) позволяют сформулировать основные элементы криоседиментационного метода селекционного отбора сои на повышенную заморозко- и холодоустойчивость, включающие в себя следующие этапы:

1. Определение исходной концентрации клеточного сока (цитозоля) на ранних стадиях развития растений, когда вероятность наступления заморозков наиболее вероятна. При очень раннем посеве сои, это фазы появления семядольных и примордиальных листьев.

2. Определение концентрации цитозоля в образцах после 57 ч (вероятный период воздействия заморозка) промораживания при заданных околокритических отрицательных температурах (например, при минус 4, или минус 5 °С). При таких температурах наиболее вероятна дифференциация фракций цитоколлоидов цитозоля по стабильности электрических зарядов на поверхности коллоидных мицелл.

3. Определение концентрации цитозоля в образцах после 57 ч промораживания при сверхкритических отрицательных температурах (например, при минус 15 °С), при которых коагулирует и седиментирует в осадок основная часть коллоидов цитозоля, включая фракции со стабильным поверхностным зарядом коллоидных мицелл при околокритических (до минус 5 °С) температурах.

4. Все три значения концентрации цитозоля, включая исходную, после промораживания при минус 5 °С, и после промораживания при минус 15 °С, используют для определения степени холодо- и заморозкоустойчивости на основе разработанного нами уравнения термодинамической устойчивости цитозоля к отрицательным температурам (3).

Согласно уравнению (3) термодинамическая холодоустойчивость цитозоля будет тем выше, чем меньше разница между начальной и седиментировавшей концентрациями при околокритических отрицательных температурах, и чем выше разница между околокритической и сверхкритической концентрациями цитозоля.

$$Cr = \frac{(\omega_{cr} - \omega_{scr})}{(\omega_{in} - \omega_{cr})} \qquad \frac{\Delta\omega_2}{\Delta\omega_1}, \tag{3},$$

где: Cr – индекс термодинамической устойчивости цитозоля к отрицательным температурам;

ω_{in} – начальная концентрация цитозоля;

ω_{cr} – концентрация цитозоля, седиментировавшего при околокритических отрицательных температурах, приводящих к развитию криоповреждений растений;

ω_{scr} – концентрация цитозоля, седиментировавшего при сверхкритических отрицательных температурах, приводящих к необратимой криогибели растений;

$\Delta\omega_1$ – разница между начальной и околокритической концентрациями цитозоля;

$\Delta\omega_2$ – разница между околокритической и сверхкритической концентрациями цитозоля.

Практическую применимость криоседиментационного метода оценки заморозкоустойчивости оценивали при изучении клеточного сока линий сои, впервые выделившихся в 2013 г., при очень ранних посевах (26 марта 2016 г.) по признаку повышенной полевой холодоустойчивости (табл. 3.17).

Как следует из табл. 3.17, слабо заморозкоустойчивые сортообразцы при промораживании в условиях околокритических (минус 5 °С) температур отличались повышенным седиментационным снижением концентрации цитозоля (на 25–27 относ. %). Снижение концентрации цитозоля при минус 15 °С относительно аналогичного показателя при минус 5 °С оказалось незначительным – 0,1–0,2 абс. % или 3–6 относит. %. Индекс холодоустойчивости *Cr* у этих образцов составил 0,08–0,15.

Группа среднезаморозкоустойчивых линий, выживающих в фазу примордиальных листьев при температурах до минус 3,5 °С, отличались несколько

меньшим снижением концентрации цитозоля при минус 5 °С – на 20–22 относ. %. Но при минус 15 °С концентрация их цитозолей, относительно этого показателя при минус 5 °С, понизилась уже на 0,4–0,6 абс. %, или 10–33 относ. %. Индекс холодоустойчивости у этих линий заметно возрос и составил *Cr* = 0,36–0,55.

Таблица 3.17 – Сортовые различия некоторых сортов и холодоустойчивых линий сои по седиментационному снижению концентрации цитозоля при промораживании при минус 5 и минус 15 °С

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016 г.

№ дел.	Происхождение, гибридная комбинация	Исходная концентрация цитозоля, ω_{in} (%)	Концентрация цитозоля после промораживания, ω_{sed} (%)		Разница концентраций исходного и седиментировавш. цитозоля при -5 °С, $\Delta\omega_1$ $(\omega_{in} - \omega_{cr})$		Разница концентраций седиментировавш. цитозоля при -5 и -15 °С, $\Delta\omega_2$ $(\omega_{cr} - \omega_{scr})$		Индекс холодоустойчивости, *Cr* $(\Delta\omega_2/\Delta\omega_1)$
			при -5 °С, ω_{cr} (%)	при -15 °С ω_{scr} (%)	абс. %	относ. %	абс. %	относ. %	
Низкая заморозкоустойчивость, до минус 2,5 °С									
–	Лира (ст.)	4,8	3,6	3,5	1,2	25	0,1	3	0,08
2253	Чара	5,1	3,8	3,6	1,3	25	0,2	5	0,15
2256	Predator	4,9	3,6	3,4	1,3	27	0,2	6	0,15
2252	Донька	5,0	3,7	3,6	1,3	26	0,1	3	0,08
Средняя заморозкоустойчивость, до минус 3,5 °С									
–	Вилана (ст.)	5,0	3,9	3,4	1,1	22	0,5	13	0,45
2816	Вилана × Predator	4,9	3,9	3,5	1,1	20	0,6	29	0,55
2823	Вилана × Донька	5,1	4,0	3,4	1,0	22	0,4	33	0,40
2242	Aldana	5,2	4,1	3,5	1,1	21	0,6	15	0,55
2264	Фора	5,0	3,9	3,5	1,1	22	0,4	10	0,36
Повышенная заморозкоустойчивость, до минус 5,0 °С									
–	Славия (ст.)	5,1	4,5	2,9	0,6	12	1,6	43	2,67
2717	и.о. Парма	5,3	4,7	3,1	0,6	11	1,6	42	2,67
2845	Белогорская × Фора	5,2	4,6	3,0	0,6	12	1,6	42	2,67
2858	Aldana × Фора	5,1	4,7	3,2	0,5	10	1,4	37	2,80
2723	Л-2577 × Aldana	5,0	4,5	3,1	0,5	10	1,4	38	2,80
3158	Л-2577 × Aldana	5,3	4,7	3,0	0,6	11	1,7	36	2,83
3169	Л-2577 × Aldana	5,3	4,7	3,1	0,6	11	1,6	34	2,67
2863	Славия × Фора	5,2	4,5	3,1	0,7	13	1,4	40	2,00

У сортообразцов с повышенной (до минус 5 °С) заморозкоустойчивостью, криоседиментационное уменьшение концентрации цитозоля при околокритиче-

ских температурах минус 5 °С было практически в 2,0–2,5 раза меньше по сравнению со слабозаморозкоустойчивой группой образцов, и составляло всего 10–13 относ. %. При минус 15 °С концентрация их цитозолей относительно этого показателя при минус 5 °С, уменьшилась значительнее – на 1,4–1,7 абс. %, или на 36–43 относит. %. Индексы холодоустойчивости в пределах заморозкоустойчивой группы сортообразцов варьировали в пределах *Cr* = 2,00–2,83.

Таким образом, проведённые исследования позволили сформулировать основные положения криоколлоидной гипотезы заморозкоустойчивости сои на основе явления криоседиментации цитоколлоидов.

Предложенная гипотеза адекватно описывает такое явление, как длительная устойчивость к кристаллизации цитозоля сои при температурах до минус 1,0–1,5 °С. В рамках этой гипотезы показано, что сохранение переохлаждённого цитозоля сои в жидкой фазе определяется массовой долей цитоколлоидов и термодинамической стабильностью их поверхностных зарядов при отрицательных температурах.

Сформулированы основные элементы криоседиментационного метода селекционного отбора сои на повышенную заморозкоустойчивость, и уравнение расчёта термодинамической устойчивости цитозоля к отрицательным температурам.

3.5.3 Полевая оценка выделенных криоседиментационным методом холодоустойчивых линий сои

В 2016–2017 гг. изучали 35 нерасщепляющихся гибридных потомств поколений F_6–F_7 с повышенной холодоустойчивостью из конкурсного сортоиспытания. В качестве холодоустойчивого контроля использовали сорт сои Славия, также отличающегося пониженной реакцией на длину дня. Слабо холодоустойчивым контролем служил сорт Лира.

Из-за существенных различий по годам по динамике температур и распределения осадков в весенний и летний периоды, сроков наступления и длительно-

сти позднелетних засух, анализ изучаемых сортообразцов проводили отдельно по годам.

В условиях 2016 г. при посеве сои и в 3-й декаде марта период от посева до полных всходов составлял 18 дней, при продолжительности дня на момент появления всходов 13 ч 29 мин. При посеве в 3-й декаде апреля период «посев-всходы» составлял 12 дней при продолжительности дня 14 ч 12 мин. Разница в продолжительности периода «посев-всходы» в мартовские и апрельские сроки посева была незначительна, и составляла 6 дней. Это было обусловлено сложившимися особенностями динамики температур воздуха и почвы в этот период.

Первые всходы стандартного сорта сои Славия с повышенной холодо- и заморозкоустойчивостью были отмечены 12 апреля. Массовые всходы этого сорта были зафиксированы 14 апреля (рис. 3.33).

У сортообразцов сои с повышенной холодо- и заморозкоустойчивостью всходы были зафиксированы на 1–2 сут. раньше, чем у сорта Славия. На момент фотофиксации 15 апреля, у этих сортообразцов было отмечено полное раскрытие семядолей и начало роста примордиальных листьев.

Рисунок 3.33 – Фаза развития сорт-стандарта сои Славия с повышенной холодо- и заморозкоустойчивостью по состоянию на 15 апреля 2016 г., ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК.

У сорта-стандарта Лира с низкой холодоустойчивостью на эту дату фиксировали только начало появления первых единичных всходов (рис. 3.34 и 3.35).

Линия Д-3169 (Л-2577 × Aldana) Сорт-стандарт Лира

Рисунок 3.34 – Фаза развития линии сои Д-3169 (Л-2577 × Aldana) в сравнении с низко холодо- и заморозкоустойчивым сортом-стандартом сои Лира по состоянию на 15 апреля 2016 г., ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК.

Сорт-стандарт Лира Линия Д-2723 (Л-2577 × Aldana)

Рисунок 3.35 – Фаза развития линии сои Д-2723 (Л-2577 × Aldana) в сравнении с низко холодо- и заморозкоустойчивым сортом-стандартом сои Лира по состоянию на 15 апреля 2016 г., ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Фенологические наблюдения в течение вегетации показали заметные изменения продолжительности основных межфазных периодов. При очень раннем посеве продолжительность периода «всходы – начало цветения» составляла 49–56

сут, тогда как при оптимальном посеве этот период не превышал 36 сут. Более продолжительный период от всходов до цветения при мартовском сроке посева был обусловлен сокращённой продолжительностью дня в апреле, а также пониженными температурами воздуха и почвы. Межфазный период «начало цветения–полное созревание» при очень раннем посеве длился 40–47 сут, при оптимальном – около 69 сут. Продолжительность вегетационного периода сои при мартовском сроке посева в среднем составила 130 сут, при оптимальном сроке посева – 115 сут.

Появление всходов холодоустойчивых сортообразцов сои очень раннего срока посева во II-й декаде апреля в условиях укороченных длин дня (13 ч 20 мин –13 ч 40 мин), оказали заметное влияние на формирование признака высоты растений (табл. 3.18).

Таблица 3.18 – Реакция некоторых холодоустойчивых сортообразцов сои на укороченные фотопериоды по признаку высоты растений при очень раннем сроке посева
ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016 г.

№ делянки	Происхождение	Высота растений, см		Отклонение высоты раст. при оч. раннем сроке в сравнении с опт. сроком посева, ±Δ	
		очень ранний срок посева (3-я декада марта)	оптимальный срок (3-я декада апреля)	см	%
2116	Л-17 × Фора	74	110	-36	33
2118	Вилана × Славия	70	103	-33	32
2126	Славия × Predator	68	126	-58	46
2135	Вилана × Славия	70	106	-36	34
2717	ИО Парма	91	108	-17	16
2723	Л-2577 × Aldana	87	104	-17	16
2845	Белогорская × Фора	91	108	-17	16
3158	Л-2577 × Aldana	51	76	-25	33
3169	Л-2577 × Aldana	53	78	-25	32
–	Лира (ст. 1)	56	84	-28	33
–	Славия (ст. 2)	85	107	-22	21
	Среднее	*72*	*101*	*-29*	*28*

Как следует из данных, представленных в таблице 3.18, высота растений сои при очень раннем сроке посева была в среднем ниже на 28 % с варьированием в пределах выборки от 16 до 46 %, по сравнению с высотой растений, сформиро-

вавшихся при посеве в оптимальные сроки. Минимальные различия по высоте, при формировании растений в условиях укороченных и оптимальных фотопериодов, выявлены у сортообразцов Д-2845/16 (Белогорская × Фора), Д-2723/16 (Л-2577 × Aldana) и Д-2717/16 (ИО Парма), во всех случаях не превышавшие 16 %.

При анализе урожайности была выделена группа сортообразцов, превышавших по урожайности холодоустойчивый и слабо фоточувствительный сорт-стандарт Славия, как при посеве в очень ранний, так и в оптимальный срок (табл. 3.19).

Таблица 3.19 – Сравнительная урожайность холодоустойчивых сортообразцов сои при очень раннем и оптимальном сроках посева

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016 г.

№ делянки	Происхождение	Очень ранний срок посева (3-я декада марта)		Оптимальный срок (3-я декада апреля)		Индекс холодоустойчивости, *Cr*
		вегетационный период, сут	урожайность, т/га	вегетационный период, сутки	урожайность, т/га	
2116	Л-17 х Фора	128	2,08	119	2,04	0,45
2118	Вилана х Славия	135	2,11	112	2,05	0,56
2126	Вилана х Predator	130	2,00	118	1,96	0,55
2135	Вилана х Славия	130	2,10	120	2,15	0,48
2717	ИО Парма	125	2,15	118	2,12	2,67
2723	Л-2577 × Aldana	132	2,15	116	2,14	2,80
2845	Белогорская × Фора	132	2,12	118	2,14	2,67
3158	Л-2577 × Aldana	115	1,78	92	1,75	2,83
3169	Л-2577 × Aldana	117	1,81	93	1,81	2,67
–	Лира (st. 1)	107	1,54	98	1,89	0,08
–	Славия (st. 2)	127	1,96	112	1,98	2,67
Среднее		*125*	*1,98*	*111*	*2,55*	–
$НСР_{05}$		–	0,37	–	0,21	–

По совокупности признаков высокой урожайности и индексов холодоустойчивости (*Cr* = 2,67–2,80) наибольший интерес для селекции сои представляют линии Д-2723/16 (Л-2577 × Aldana), Д-2717/16 (ИО Парма), и Д-2845/16 (Белогорская × Фора). Эти линии, при близких к сорту Славия вегетационных периодах при сверхраннем и оптимальном сроках посева, оказались способны формировать стабильно высокий урожай и при сверхраннем сроке посева обеспечили прибавку

урожайности в сравнении с контролем на 0,19, 0,19 и 0,16 т/га, соответственно; и на 0,16, 0,14 и 0,16 т/га – при оптимальном сроке посева. Созревание этих линий при посеве в ранние сроки происходило в I-й декаде августа, а при посеве в оптимальные сроки – в III-й декаде августа. Холодоустойчивая и высокопродуктивная линия сои Д-2723/16 (Л-2577 × Aldana) под названием «Ирбис» в 2016 г. была передана на Государственное сортоиспытание.

Высокими индексами холодоустойчивости, на уровне *Cr* = 2,67–2,83, также обладали очень ранние линии Д-3158/16 и Д-3169/16, выделенные из гибридной комбинации Л-2577 × Aldana. Однако на широте Краснодара (45°) и продолжительности дня, не превышающей 15 ч 37 мин, эти линии отличались низкорослостью – 51–53 см при очень раннем посеве, и 76–78 см – при оптимальном посеве (табл. 3.18). Также эти линии уступали по урожайности очень раннему сорту-стандарту Лира. Поэтому было принято решение, их дальнейшее испытание на холодоустойчивость проводить в условиях большей продолжительности дня на более высоких географических широтах. Образцы семян линий сои Д-3158/16 и Д-3169/16 были переданы в Сибирский институт физиологии и биохимии растений (СИФИБР СО РАН), расположенный в Иркутской области на широте 52° с максимальной длиной дня в летний период 16 ч 46 мин.

Наиболее перспективные и адаптированные к географическим широтам Западного Предкавказья (44–46°) и складывающимся здесь фотопериодам, холодоустойчивые линии сои были повторно испытаны в 2017 г. при сверхраннем и оптимальном сроках посева. В связи с большим количеством осадков, выпавших в ранневесенний период, посев в сверхранние сроки выполняли 3 апреля. В результате всходы сои этого срока посева появились только 18 апреля при продолжительности дня 13 ч 38 мин.

Посев холодоустойчивых линий в оптимальные сроки выполняли 26 апреля. Всходы были получены 3 мая при длине дня 14 ч 20 мин.

На фоне сложившихся погодных условий весной и летом 2017 г. из всех изучаемых сортообразцов была выделена группа линий, при посеве в очень ран-

ний и оптимальный сроки, превысивших по урожайности холодоустойчивый и слабо фоточувствительный сорт-стандарт Славия (табл. 3.20).

Лучшими по урожайности при сверхраннем и оптимальном сроках посева оказались линии сои Д-901/17 (Белогорская × Фора) и Д-907/17 (ИО Парма), которые при близких к сорту Славия вегетационных периодах, превысили стандарт на 0,08 т/га при очень раннем сроке посева, и на 0,72 и 0,82 т/га – при оптимальном сроке посева, соответственно.

Таблица 3.20 – Сравнительная урожайность холодоустойчивых сортообразцов сои при очень раннем и оптимальном сроках посева

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2017 г.

№ делянки	Происхождение	Очень ранний срок посева (1-я декада апреля)		Оптимальный срок (3-я декада апреля)	
		вегет. период, сутки	урожайность, т/га	вегет. период, сутки	урожайность, т/га
882	Славия × Фора	128	3,47	112	1,67
883	Л-17 × Фора	127	3,41	115	1,79
892	Вилана × Славия	129	3,49	112	2,10
893	Вилана × Славия	129	3,41	118	2,56
906	ИО Славия SI ферт.	129	3,35	112	2,79
901	Белогорская × Фора	129	3,49	114	2,69
907	ИО Парма	130	3,49	116	2,79
–	Славия (ст.)	129	3,41	111	1,97
Среднее		*129*	*3,44*	*114*	*2,30*
$НСР_{05}$		–	0,23	–	0,17

Созревание этих линий при посеве в очень ранние сроки, из-за обильных осадков в начале лета наступило в начале 2-й декады августа, а при посеве в оптимальные сроки – в конце 3-й декады августа.

Холодоустойчивая и высокопродуктивная линия сои Д-907/17 (Д-2717/16), под названием «Барс» в 2017 г. была передана на Государственное сортоиспытание. Холодоустойчивая и высокопродуктивная линия сои Д-901/17 (Л-2845/16), под названием «Иней» была передана на Государственное сортоиспытание в 2018 г.

3.5.4 Ранний холодоустойчивый сорт сои южного экотипа Ирбис

Примером создания холодоустойчивого сорта сои южного экотипа, выделенного с использованием полевых и лабораторных методов оценки на холодоустойчивость, включая криоседиментационный метод оценки заморозкоустойчивости, явилась линия сои Д-2723/16, под коммерческим названием Ирбис, переданная в 2016 году на Государственное сортоиспытание. Основой холодоустойчивой линии Д-2723/16 послужило элитное растение, выделенное в 2010 г. в гибридной популяции F_4 Л-2577 × Aldana.

Вегетационный период нового сорта при оптимальных сроках посева (3-я декада апреля) на широте Краснодара (45°), в зависимости от метеоусловий года варьировал от 100 до 112 суток. И в среднем, за период 2013–2016 гг., составил 105 суток.

При оптимальных сроках посева в предварительном и конкурсном сортоиспытании урожайность сорта Ирбис несущественно отличалась от высокоурожайного зернового сорта-стандарта Славия, как во влажные, так и в засушливые годы (табл. 3.21).

Таблица 3.21 – Характеристика раннего холодоустойчивого сорта южного экотипа Ирбис

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, ПСИ, КСИ 2013–2016 гг.

Сорт	Вегетационный период при оптимальных сроках посева, сут	Урожайность, т/га				
		2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	Среднее за 4 года
Ирбис (Л-2723)	105	2,31	2,33	1,55	1,75	1,99
Славия (стандарт)	106	2,36	2,37	1,65	1,80	2,05
Отклонения от стандарта, ±Δ	-1	-0,05	-0,04	-0,10	-0,05	-0,06
$НСР_{05}$	–	0,32	0,24	0,14	0,15	–

Главным преимуществом холодоустойчивого (индекс холодоустойчивости *Cr* = 2,80) сорта сои Ирбис является его повышенная урожайность при ранневе-

сенних сроках посева. В условиях центральной климатической подзоны Краснодарского края урожайность сорта Ирбис в 2016 г. при таких сроках посева превышала этот показатель у стандартного сорта Славия на 0,19 т/га (см. подразд. 3.5.3, табл. 3.19).

При выращивании сорта Ирбис на богаре в оптимальные сроки посева, особенно в условиях позднелетних засух, масса 1000 семян составляет 128–144 г. В годы с достаточным количеством осадков в фазы формирования и налива семян, и на орошении, масса 1000 семян этого сорта может увеличиться до 170–200 г. Сорт устойчив к недостаточному влагообеспечению, среднеустойчив к фузариозу и пепельной гнили.

Ещё одним хозяйственно-полезным преимуществом сорта Ирбис является повышенное содержание белка в семенах, в среднем за 4 года исследований составившее 42,8 %, что превышало этот показатель у зернового сорта-стандарта Славия на 3,7 абс. % (табл. 3.22).

Содержание белка в семенах сорта Ирбис было выше, даже в сравнении с распространённым в европейской части РФ канадским высокобелковым сортом Opus. Максимальное содержание белка в семенах сорта Ирбис в 2015 г. составило 45,8 %. Содержание масла в семенах этого сорта варьировало от 18,5 до 20,5 %.

Таблица 3.22 – Биохимическая характеристика семян сорта сои Ирбис
ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, ПСИ, КСИ 2013–2016 гг.

Сорт	Содержание белка в семенах, %				
	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.*	среднее за 4 года
Ирбис (Л-2327)	43,4	43,2	45,8	38,8	42,8
Славия (зерновой стандарт)	38,1	39,0	43,0	36,4	39,1
Опус (высокобелковый стандарт)	–	–	45,5	37,7	41,6
Отклонения от зернового стандарта, абс. %	+5,3	+4,2	+2,8	+2,4	+3,7
Отклонения от высокобелкового стандарта, абс. %	–	–	+0,3	+1,1	+0,7

* – на почвенном фоне, свободном от азотфиксирующих бактерий

Повышенное содержание белка у сорта Ирбис формируется при наличии в почве достаточного количества минерального азота, резидентных клубеньковых бактерий родов *Rhizobium* Young et al. и *Bradyrhizobium* Jordan, или при предпосевной инокуляции семян коммерческими штаммами азотфиксирующих бактерий.

Даже на почвах с полным отсутствием клубеньковых азотфиксирующих бактерий содержание белка в семенах сорта Ирбис превышало зерновой сорт-стандарт Славия на 2,4 абс. %, а высокобелковый сорт-стандарт Opus – на 1,1 абс. % (табл. 3.22). Поэтому для обеспечения высокого (43–45 %) содержания белка в семенах сорта Ирбис необходимо использование полей с наличием в почве резидентных азотфиксирующих бактерий, или инокуляция семенного материала штаммами азотфиксирующих клубеньковых бактерий, или предпосевное внесение в почву азотных удобрений в дозе не менее 30 кг азота по действующему веществу.

Высота растений сорта Ирбис – от 93 до 112 см, нижние бобы при оптимальной густоте стояния растений (300–350 тыс. раст./га) располагаются на высоте 15–16 см от поверхности почвы (рис. 3.36). Во влажные годы и на более высоких географических широтах (48–50°) высота растений может увеличиться до 120–130 см. Тип развития куста по международному классификатору UPOV – от полудетерминантного до индетерминантного [108]. По усовершенствованному классификатору ВНИИМК типов роста сои [69] сорт Ирбис отличается полудетерминантным (полуограниченным) типом роста (код типа роста – SD3), завершающимся в период начала формирования семян (рис. 3.36).

По внутривидовой классификации сои ВНИИМК сорт Ирбис относится к среднестебельному сортотипу – сс. *medicaulis* Zel. et Koch. северокавказской эколого-географической группы маньчжурского подвида сои ssp. *manshurica* (Enken) Zel. et Koch. [58]. Растения сорта Ирбис устойчивы к полеганию и преждевременному вскрытию (растрескиванию) бобов при длительном перестое на корню. Повышенная устойчивость сорта к преждевременному вскрытию бобов определяется увеличенным до 50–55° углом отхождения склеренхимных волокон в створках бобов и повышенной прочностью соединения семян через семяножки и рубчики с сосудистыми пучками брюшных швов бобов.

Опушение растений серое. Окраска бобов светло-коричневая. Окраска венчика цветка фиолетовая. Семенная оболочка жёлтая, в оптимальных условиях созревания – без пигментации (рис. 3.36). В острозасушливые годы и на фоне пониженных температур на оболочке семян из верхних узлов растений может формироваться коричневая пигментация. Рубчик семени светло-коричневый, с варьированием от почти бесцветного до тёмно-коричневого в зависимости от погодных условий в период налива и созревания семян.

Рисунок 3.36 – Фенотипические признаки растения, боба и семян у холодоустойчивого сорта сои южного экотипа Ирбис.

В лаборатории иммунитета и молекулярного маркирования ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, для сорта Ирбис создан молекулярный паспорт на основе анализа ДНК методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием 8 микросателлитных локусов ДНК (SSR – simple sequence repeats). Результаты ПЦР-анализа сорта сои Ирбис приведены в таблице 3.23.

Таблица 3.23 – Молекулярный паспорт холодоустойчивого сорта сои Ирбис

Локус	Аллели	Молекулярный вес (п.н.)
Satt 1	2	141–150
Satt 2	1	140–152
Satt 5	1	157–177
Satt 9	3	142–221
Soypr 1	2	163–188
Sat 1	3	188–235
Sat 36	2	115–185
Soyhsp 176	3	118–135

Нумерацию микросателлитных аллелей по каждому локусу проводили следующим образом: фрагмент ДНК с максимальным значением молекулярного веса обозначали цифрой 1 и далее, по мере уменьшения молекулярного веса, цифрами 2 и 3. Молекулярный вес амплифицированных аллелей расположен в определённом интервале, характерном для каждой праймерной пары (табл. 3.23).

В целом, ранний сорт сои Ирбис отличается повышенной холодоустойчивостью, повышенным содержанием белка, что в сочетании с высоким урожаем семян позволяет его возделывать на зерно в основных посевах практически во всех соепроизводящих хозяйствах Южного федерального округа, а также в южной части Центрально-Черноземного федерального округа на широтах 48–50°. В связи с этим сорт Ирбис был передан в 2016 г. на Государственное сортоиспытание по Центрально-Черноземному и Северо-Кавказскому регионам.

После успешного Государственного сортоиспытания в 2017–2018 гг. на сортоучастках этих регионов сорт Ирбис был включён в Государственный реестр селекционных достижений и с 2019 г. допущен к использованию в Центрально-Черноземном и Северо-Кавказском регионах. На этот сорт получены авторское свидетельство № 70389 и патент на селекционное достижение № 10235 (Приложения Г и Д).

3.5.5 Среднеранний холодоустойчивый сорт сои южного экотипа Барс

Ещё одним примером создания холодоустойчивого сорта сои южного экотипа, выделенного с использованием полевых и лабораторных методов оценки на холодоустойчивость, включая криоседиментационный метод оценки заморозкоустойчивости, является линия сои Д-2717/16, под коммерческим названием Барс, переданная в 2017 году на Государственное сортоиспытание. Основой холодоустойчивой линии Д-2717/16 послужило элитное растение, выделенное в 2010 г. из сорта Парма.

Вегетационный период нового сорта при оптимальных сроках посева (3-я декада апреля) на широте Краснодара (45°), в зависимости от метеоусловий года варьировал от 102 до 117 суток. И в среднем, за период 2015–2017 гг., составил 111 суток (таблица 3.24).

Таблица 3.24 – Характеристика среднераннего холодоустойчивого сорта южного экотипа Барс

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, ПСИ, КСИ 2015–2017 гг.

Сорт	Вегетационный период при оптимальных сроках посева, сут	Урожайность, т/га			
		2015 г.	2016 г.	2017 г.	Среднее за 3 года
Барс (Л-2717)	111	1,68	1,74	2,63	2,02
Славия (стандарт)	108	1,65	1,72	2,51	1,96
Отклонения от стандарта, ±Δ	+3	+0,03	+0,02	+0,12	+0,06
$НСР_{05}$	–	0,14	0,15	0,18	–

Также, как и у сорта Ирбис, главным преимуществом сорта сои Барс является его повышенные холодоустойчивость и урожайность при ранневесенних сроках посева. В условиях центральной климатической подзоны Краснодарского края урожайность сорта Барс в 2016 г. при таких сроках посева превышала этот показатель у стандартного сорта Славия на 0,19 т/га, а в 2017 г. превышала сорт-стандарт на 0,08 т/га (подразд. 3.5.3, табл. 3.19 и 3.20).

При оптимальных сроках посева в предварительном и конкурсном сортоиспытании урожайность сорта Барс была близка к сорту-стандарту Славия, и даже несколько превышала его, как во влажные, так и в засушливые годы (табл. 3.24).

Помимо повышенной холодоустойчивости (индекс холодоустойчивости *Cr* = 2,67), не менее ценными преимуществами сорта Барс являются: повышенная устойчивость к возбудителю пепельной гнили и повышенное содержание белка в семенах.

Содержание белка в семенах сорта Барс, при выращивании в условиях центральной почвенно-климатической зоны Краснодарского края, и при наличии в почве специализированных азотфиксирующих бактерий, в среднем за 4 года исследований составило 42,8 %, с варьированием этого показателя от 40,9 до 45,5 %, что превышало этот показатель у зернового сорта-стандарта Славия на 3,7 абс. %. Содержание масла в семенах – 18,5–24,7 % (табл. 3.25).

Таблица 3.25 – Биохимическая характеристика семян сорта сои Барс
ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, ПСИ, КСИ 2015–2017 гг.

Сорт	Содержание белка в семенах, %				Содержание масла в семенах, %			
	2015 г.	2016 г.*	2017 г.	среднее за 3 года	2015 г.	2016 г.*	2017 г.	среднее за 3 года
Барс (Л-2717)	45,5	36,6	41,0	40,9	18,5	24,7	22,7	22,0
Славия (стандарт)	41,7	36,4	39,5	39,2	20,1	24,9	23,3	22,8
Отклонения от стандарта, абс. %	+3,8	+0,2	+1,5	+1,7	-1,6	-0,2	-0,6	-0,8

* – на почвенном фоне, свободном от азотфиксирующих бактерий

У сорта Барс отсутствует отрицательная корреляции между урожайностью и содержанием белка в семенах, что при его выращивании в оптимальных по влагообеспечению условиях обеспечивает высокую продуктивность в сочетании с повышенным содержанием белка.

Высота растений сорта Барс на широте Краснодара – от 87 до 107 см. Во влажные годы и на более высоких географических широтах (48–50°) высота растений может увеличиться до 110–125 см. Нижние бобы при оптимальной густоте стояния растений (350–400 тыс. раст./га) располагаются на высоте 14–16 см от поверхности почвы.

Тип развития куста по международному классификатору UPOV – полудетерминантный [108]. По классификатору типов роста сои ВНИИМК [69] сорт Барс также относится к полудетерминантному (полуограниченному) типу роста (код типа роста – SD4) с удлинённым периодом цветения, завершающимся в период начала налива семян в бобах нижних узлов.

На географических широтах 45 ± 2° фенотип растений сорта Барс, по внутривидовой классификации сои ВНИИМК, соответствуют среднестебельному сортотипу – сс. *medicaulis* Zel. et Koch. северокавказской эколого-географической группы маньчжурского подвида сои ssp. *manshurica* (Enken) Zel. et Koch. [58]. На более высоких широтах (48–50°), из-за удлинённого фотопериода, фенотип сорта Барс может приобретать признаки мощного сортотипа – сс. *athlanta* Zel. et Koch. На более южных широтах (38–42°) фенотип растений сорта Барс будет приближаться к раннему сортотипу – сс. *praecox* (Enk.) Zel. et Koch.

Окраска опушения растений серая. Окраска бобов от бежевой до светло-коричневой. Окраска венчика цветка фиолетовая. Семенная оболочка жёлтая, в оптимальных условиях созревания – без пигментации (рис. 3.37). В острозасушливые годы и на фоне пониженных температур на оболочке семян из верхних узлов растений может формироваться коричневая пигментация. Рубчик семени светло-коричневый.

При выращивании сорта Барс на богаре при оптимальных сроках посева (3-я декада апреля), особенно в засушливых условиях, масса 1000 семян составляет 114–149 г. Однако в годы с достаточным количеством осадков в фазы формирования и налива семян, и на орошении, масса 1000 семян этого сорта может увеличиться до 160–180 г. Глубина проникновения центрального корня в почву достигает 1,9–2,4 м, что обеспечивает растениям сорта Барс повышенную засухоустой-

чивость при пересыхании верхних горизонтов почвы. Сорт высокоустойчив к пепельной гнили и фузариозу.

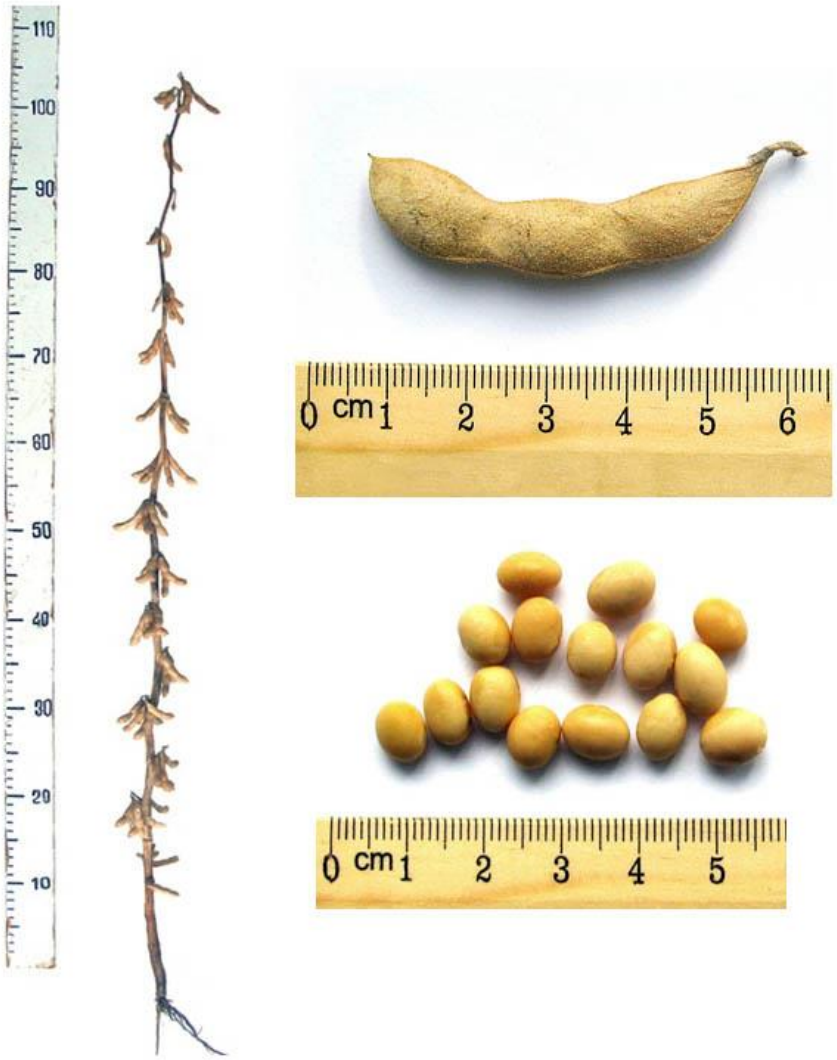


Рисунок 3.37 – Фенотипические признаки растения, боба и семян у холодоустойчивого сорта сои южного экотипа Барс.

Для сорта сои Барс разработан индивидуальный молекулярно-генетический паспорт на основе анализа ДНК методом ПЦР с использованием 11 микросателлитных локусов SSR (табл. 3.26).

В целом, исследования 2015–2017 гг. показывают, что среднеранний холодоустойчивый сорт сои Барс отличается повышенной, для своей группы спелости, урожайностью, содержанием белка в семенах, засухоустойчивостью, а также повышенной устойчивостью к пепельной гнили и фузариозному увяданию, что определяет его потенциальную привлекательность для сельхозтоваропроизводителей. В

связи с этим в 2017 г. холодоустойчивый сорт Барс был передан на Государственное сортоиспытание по Северо-Кавказскому, Нижневолжскому и Дальневосточному регионам Российской Федерации.

Таблица 3.26 – Молекулярный паспорт сорта сои Барс

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2017 г.

Локус	Аллели	Молекулярный вес (п.н.)
Satt1	2	141–150
Satt 2	1	140–152
Satt5	1	157–177
Soypr 1	2	163–188
Sat 1	1	188–235
Sat36	1	115–185
Sat43	1	157–203
Soyhsp176	1	118–135
Satt141	2	134–190
Satt681	3	176–224
Satt161	4	190–245

Решением экспертной комиссии по масличным, техническим, прядильным, эфиромасличным и лекарственным культурам ФГБУ «Государственная комиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений», Протокол № 1 от 23.12.2019 г., принято решение о включении в Госреестр РФ с 2020 года сорта сои Барс по Северо-Кавказскому и Нижневолжскому регионам Российской Федерации (Приложение Е и Ж).

3.5.6 Ранний холодоустойчивый сорт сои южного экотипа Иней

Следующим, холодоустойчивым сортом сои южного экотипа, созданным в результате комплексного использования полевых, лабораторных и криоседиментационного методов оценки на холодоустойчивость, стала линия сои Д-796/17,

под коммерческим названием Иней переданная в 2018 году на Государственное сортоиспытание.

В 2010 г. в гибридной популяции F_4 Белогорская × Фора было выделено элитное растение, потомство которого в период 2011–2012 гг. проходило комплексную оценку на дифференцирующих фонах по признакам пониженной реакции на длину дня и засухоустойчивости. В 2013 г. методами полевой и лабораторной оценки на холодоустойчивость, из нерасщепляющихся потомств гибридной комбинации Белогорская × Фора был выделен холодо- и заморозкоустойчивый сортообразец сои Д-2845/16. В 2016 г. его повышенная холодоустойчивость (индекс холодоустойчивости Cr = 2,67) была подтверждена криоседиментационным методом. В последующие годы этот сортообразец проходил комплексную оценку на продуктивность и другие хозяйственно-ценные признаки.

С 2017 г. сформированная из сортообразца Д-2845/16 нерасщепляющаяся и фенотипически выровненная линия сои Л-796/17 проходила оценку в питомниках предварительного и конкурсного сортоиспытания при оптимальных сроках посева, где было установлено, что по основным хозяйственно ценным признакам она не уступает высокоурожайному холодоустойчивому сорту-стандарту Славия. Урожайность среднеранней линии сои Д-796/17 в конкурсном сортоиспытании, в среднем за два года (2017–2018 гг.) превысила этот показатель у сорта-стандарта Славия на 0,20 т/га (табл. 3.27).

Таблица 3.27 – Характеристика раннего холодоустойчивого сорта сои Иней
ФГБУ ФНЦ ВНИИМК, КСИ 2017–2018 гг.

Сорт	Вегетационный период при оптимальных сроках посева, сут	Урожайность, т/га		
		2017 г.	2018 г.	среднее за 2 года
Иней (Л-796/17)	112	2,69	2,54	2,62
Славия (стандарт)	113	2,51	2,32	2,42
Отклонения от стандарта, ±Δ	-1	+0,18	+0,22	+0,20
$НСР_{05}$	–	0,20	0,18	–

Вегетационный период нового сорта на широте Краснодара (45°), в зависимости от метеоусловий года, варьировал от 110 до 114 суток, и в среднем, за 2017–2018 гг., составил 112 суток, что на 1 сутки короче раннего сорта-стандарта Славия.

Высота растений сорта Иней на широте Краснодара – от 95 до 108 см. Во влажные годы и на более высоких географических широтах (48–50°) высота растений может увеличиться до 110–125 см. Нижние бобы при оптимальной густоте стояния растений (350–450 тыс. раст./га) располагаются на высоте 14–16 см от поверхности почвы.

Тип развития куста по международному классификатору UPOV и классификатору ВНИИМК тип роста растений сорта Иней – от полудетерминантного до индетерминантного с удлинённым периодом цветения, завершающимся в период начала налива семян в бобах нижних узлов (код типа роста – SD4) [108; 69].

На географических широтах 45 ± 2° фенотип растений сорта Иней, по внутривидовой классификации сои ВНИИМК, соответствуют среднестебельному сортотипу – сс. *medicaulis* Zel. et Koch. северокавказской эколого-географической группы маньчжурского подвида сои ssp. *manshurica* (Enken) Zel. et Koch. На более высоких широтах (48–50°), из-за удлинённого фотопериода, фенотип сорта Иней может приобретать признаки мощного сортотипа – сс. *athlanta* Zel. et Koch. На более южных широтах (38–42°) фенотип растений сорта Иней будет приближаться к раннему сортотипу – сс. *praecox* (Enk.) Zel. et Koch. [58].

Окраска опушения растений серая. Окраска венчика цветка фиолетовая. Окраска бобов от бежевой до светло-коричневой. Семена среднего размера, округло-удлинённые. Семенная оболочка жёлтая, в оптимальных условиях созревания, без пигментации. Рубчик семени серый, в зависимости от положения на растении – от почти бесцветного (в нижнем ярусе) до интенсивно окрашенного в верхнем ярусе (рис. 3.38).

В температурных и фотопериодических условиях Краснодарского края лепесток-парус окрашен интенсивно, почти равномерно. Лепестки-вёсла светло-пурпурные, широко расставленные, в верхней части загнутые в сторону продоль-

ной оси симметрии цветка. Лепестки-лодочки сине-пурпурной окраски, плотно сомкнутые. В стадии полного раскрытия цветка полностью закрывают вскрывшиеся пыльники с созревшей пыльцой.

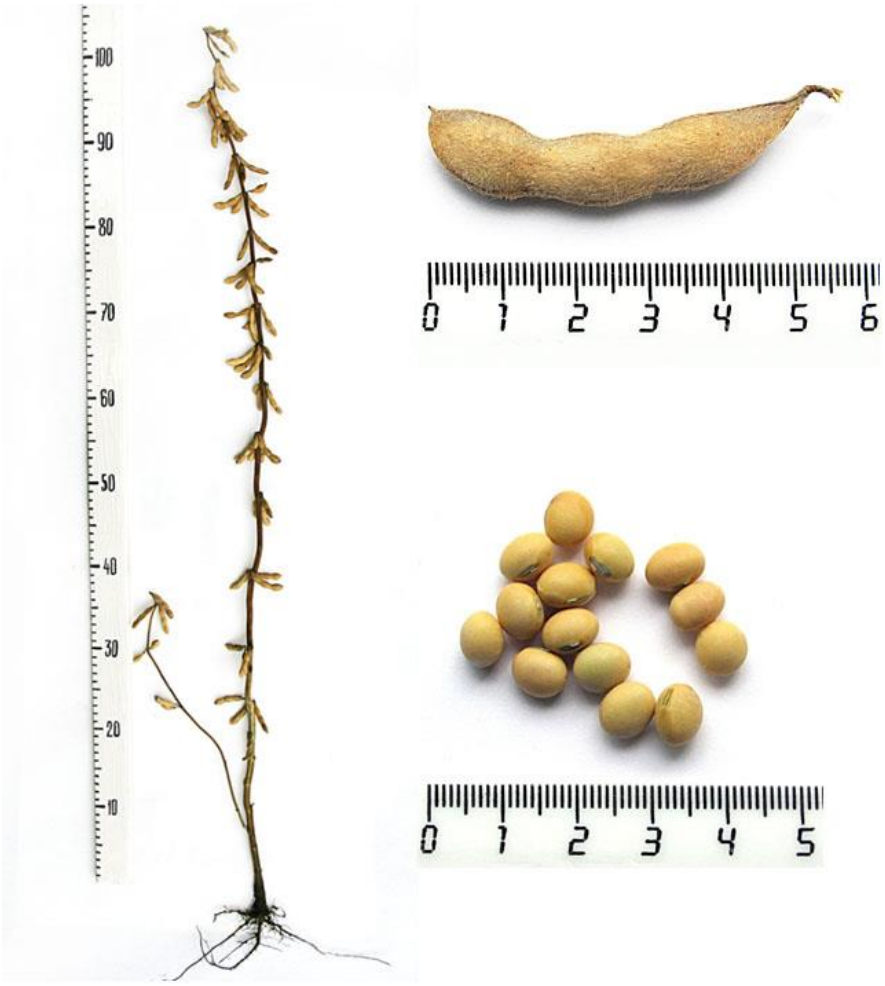


Рисунок 3.38 – Фенотипические признаки растения, боба и семян у холодоустойчивого сорта сои южного экотипа Иней.

В оптимальных по влагообеспечению богарных условиях и на орошении масса 1000 семян этого сорта составляет 150–175 г. При выращивании сорта Иней в засушливых и острозасушливых условиях, масса 1000 семян снижается до 107–139 г. Глубина проникновения центрального корня в почву достигает 2,1–2,4 м, что обеспечивает растениям сорта Иней повышенную засухоустойчивость при пересыхании верхних горизонтов почвы. В условиях Краснодарского края сорт среднеустойчив к пепельной гнили, аскохитозу и фузариозу.

Содержание белка в семенах сорта Иней при выращивании в условиях центральной почвенно-климатической зоны Краснодарского края и с наличием на почве специализированных азотфиксирующих бактерий близко к рядовому и составляет 40,3–43,0 %. Содержание масла в семенах – 21,7–23,5 % (табл. 3.28).

Таблица 3.28 – Биохимическая характеристика семян сои сорта Иней

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, КСИ 2017–2018 гг.

Сорт	Содержание белка в семенах, %			Содержание масла в семенах, %		
	2017 г.	2018 г.	среднее за 2 года	2017 г.	2018 г.	среднее за 2 года
Иней (Л-796/17)	40,3	43,0	41,7	23,5	21,7	22,6
Славия (стандарт)	39,5	41,5	40,5	23,3	21,5	22,4
Отклонения от стандарта, абс. %	+0,8	+1,5	+1,2	+0,2	+0,2	+0,2

Индивидуальный молекулярно-генетический паспорт холодоустойчивого сорта сои Иней на основе анализа ДНК методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием 10 микросателлитных локусов SSR, представлен в таблице 3.29.

Таблица 3.29 – Молекулярный паспорт холодоустойчивого сорта сои южного экотипа Иней

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2018 г.

Локус	Аллели	Молекулярный вес (п.н.)
Satt1	3	141–150
Satt 2	1	140–152
Satt5	2	157–177
Satt9	1	142–221
Soypr 1	2	163–188
Sat 1	2	188–235
Sat 36	2	115–185
Sat43	2	157–203
Soyhsp176	2	118–135
Satt181	2	180–210

В целом, проведённые исследования на всех этапах селекционного процесса показывают, что сорт сои Иней, помимо повышенной холодо- и заморозкоустойчивости, отличается повышенной, для своей группы спелости, урожайностью и засухоустойчивостью. Такие физиолого-генетические особенности сорта позволяют осуществлять его посев на 3–4 недели ранее оптимальных сроков, что для сельхозтоваропроизводителей в засушливых регионах юга России представляет высокую хозяйственную ценность. В связи с этим в 2018 г. сорт Иней был передан на Государственное сортоиспытание по Северо-Кавказскому, Центрально-Черноземному, Нижневолжскому и Дальневосточному регионам Российской Федерации.

После успешного Государственного сортоиспытания в 2019–2020 гг. сорт Иней был включён в Государственный реестр селекционных достижений и с 2021 г. допущен к использованию в Северо-Кавказском регионе. На этот сорт получены авторское свидетельство № 75752 и патент на селекционное достижение № 11568 (Приложение З и И).

3.5.7 Очень ранний холодоустойчивый сорт сои северного экотипа Баргузин

В 2013 г. в гибридной популяции F_4 Л-2577 × Aldana было выделена группа индивидуальных растений, потомство которых проходило комплексную оценку при очень раннем и оптимальном сроках посева по признакам пониженной реакции на длину дня и холодоустойчивость.

В 2015 г., в результате комплексной оценки на холодоустойчивость полевыми и лабораторными методами из нерасщепляющихся потомств гибридной комбинации Л-2577 × Aldana был выделен холодо- и заморозкоустойчивый сортообразец сои Л-3169. В последующие годы (2016–2019 гг.) этот сортообразец проходил комплексную оценку на продуктивность, холодоустойчивость, фотопериодическую чувствительность и другие хозяйственно-ценные признаки. Высокий индекс холодоустойчивости этой линии (*Cr* = 2,67) позволил провести её оценку не только в климатических условиях Западного Предкавказья (Краснодар-

ский край), но и в Восточной Сибири (Иркутская обл.), в том числе на многолетнемерзлотных почвах. В 2019 г. холодоустойчивая линия Д-3169/16, под коммерческим названием «Баргузин» была передана на Государственное сортоиспытание.

В Иркутской области сорт Баргузин (линия Д-3169/16) проходил испытание в двух эколого-географических пунктах: на центральной базе СИФИБР СО РАН в г. Иркутске, на широте 52° 14′, при максимальной длине дня в 3-й декаде июня 16 ч 46 мин; и на Заларинском агроэкологическом стационаре СИФИБР в д. Тунгуй Заларинского района Иркутской обл. на широте 53° 34′, при максимальной длине дня в 3-й декаде июня 17 ч 05 мин (подразд. 2.1, рис. 2.3).

Помимо увеличенной продолжительности дня в Иркутской области, этот регион представляет интерес для полевой оценки исходного материала сои на холодоустойчивость, в том числе, к пониженным температурам почвы. В Иркутске температура грунта на глубине 1,6 м, даже в летний период не превышает 6,7 °С. При этом Заларинский стационар СИФИБР организован в пределах островного участка многолетнемерзлотных грунтов.

С 2018 г. очень ранняя холодоустойчивая линия сои Д-3169/16 (Баргузин) проходила оценку во ВНИИМК, в питомниках предварительного и конкурсного сортоиспытания при оптимальных сроках посева (табл. 3.30.).

Таблица 3.30 – Характеристика очень раннего холодоустойчивого сорта сои северного экотипа Баргузин (Л-3169)

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, КСИ 2018–2019 гг.

Сорт	Вегетационный период при оптимальных сроках посева, сут	Урожайность, т/га		
		2018 г.	2019 г.	среднее за 2 года
Баргузин (Л-3169)	94	1,31	1,01	1,16
Лира (стандарт)	98	1,35	1,09	1,22
Отклонения от стандарта, ±Δ	-4	-0,04	-0,08	-0,06
$НСР_{05}$	–	0,17	0,27	–

Было установлено, что по основным хозяйственно ценным признакам она практически не уступает очень раннему сорту-стандарту Лира. Урожайность линии сои Л-3169 в конкурсном сортоиспытании, в среднем за два года (2018–2019 гг.) оказалась ниже, чем у сорта-стандарта Лира всего на 0,06 т/га.

Вегетационный период сорта Баргузин на широте Краснодара (45°), в зависимости от метеоусловий года, варьировал от 91 до 98 суток, и в среднем, за 2018–2019 гг., составил 94 дня, что на 4 суток короче, чем у очень раннего сорта-стандарта Лира.

Визуальная оценка выведенного на широте 45° сорта сои Баргузин на широте Иркутска (52°) свидетельствует о его более мощном развитии и более позднем зацветании в этих условиях. На момент фиксации состояния растений (17.07.2018 г.) растения сорта-стандарта № 15 завершили цветение и находятся в фазе формирования бобов. При этом сорт Баргузин находится только в фазе полного цветения и начала формирования бобов (рис. 3.39).

а *б*

Рисунок 3.39 – Особенности роста и развития растений сорта сои Баргузин (Д-3169/16) (*а*) в Иркутске, в сравнении с сортом-стандартом № 15 (*б*), дата фотосъёмки 17.07.2018 г.

Анализ результатов агроэкологического сортоиспытания сорта Баргузин (Д-3169/16) в условиях Иркутска показывает, что при выращивании на более высоких, по сравнению с Краснодаром, широтах (> 7°), его вегетационный период составил 114–116 сут в зависимости от срока посева (табл. 3.31).

Таблица 3.31 – Результаты экологического испытания сорта сои Баргузин (Л-3169) на широте Иркутска

Иркутск, СИФИБР, 2018 г.

Сорт	Срок посева	Вегет. период, сут	Высота растений, см	Масса 1000 семян, г	Продуктивность, г/м^2.
Баргузин (Л-3169)	10 мая	114	78	126,7	122,2
	21 мая	116	73	127,5	127,5
№ 15 (стандарт)	10 мая	89	36	127,0	62,0
	21 мая	87	55	136,8	78,0

Высота растений сорта Баргузин составила 73–78 см, что в 1,5–2,0 раза превышало высоту стандартного сорта № 15. Даже в условиях недостаточного увлажнения на супесчаных почвах Иркутска его продуктивность составила 122,2–127,5 г/м^2, или (в пересчёте) 1,22–1,28 т/га. Продуктивность сорта-стандарта № 15 в аналогичных условиях оказалась 1,5–2,0 раза ниже, и составила всего 62–78 г/м^2.

При агроэкологическом сортоиспытании сорта Баргузин на многолетнемерзлотных грунтах Заларинского стационара СИФИБР на широте 53°, и связанными с этой особенностью низкими температурами почвы, закономерно привело к дальнейшему увеличению продолжительности, до 136 сут, вегетационного периода. Тем не менее, даже на широте более 53°, на многолетнемёрзлых грунтах, сорт успешно вызрел и сформировал высокую продуктивность – 349,8 г/м^2 (≈ 3,5 т/га), на 34,7 г/м^2 превысив сорт-стандарт. (табл. 3.32).

Введённый в экологическое сортоиспытание в качестве второго стандарта, очень ранний в Краснодарском крае сорт Лира селекции ВНИИМК, в условиях Заларинского стационара СИФИБР также отличался позднеспелостью и высоко-

рослостью – 135 сут и 113 см, соответственно. Однако по продуктивности (273,4 г/м^2) сорт Лира уступил не только сорту Баргузин, но и сорту № 15.

Таблица 3.32 – Результаты экологического испытания сорта сои Баргузин на многолетнемерзлотных почвах Иркутской области (посев 17 мая)

Заларинский стационар СИФИБР, 2018 г.

Сорт	Вегетационный период, сут	Высота растений, см	Масса 1000 семян, г	Урожайность, г/м^2
Баргузин (Л-3169)	136	104	128,0	349,8
№ 15 (стандарт СИФИБР)	99	96	179,8	317,1
Лира (стандарт ВНИИМК)	135	113	115,1	273,4

В целом, на широте Краснодара (45°) высота растений сорта Баргузин варьировала в пределах 53–65 см. На более высоких географических широтах пунктов экологического испытания в Иркутской обл. (52–53°) высота растений закономерно увеличивалась.

В широтных условиях Краснодара тип развития куста сорта Баргузин по международному классификатору UPOV и тип роста растений по классификатору ВНИИМК – полудетерминантный со средним периодом цветения (≈30 сут), завершающимся в период начала формирования семян в бобах нижних узлов (код типа роста – SD3). В широтных условиях Иркутской обл. тип развития куста сорта Баргузин остаётся полудетерминантным, но с удлинённым периодом цветения, завершающимся в период начала налива семян в бобах нижних узлов (код типа роста – SD4) [69; 108].

На географических широтах 45 ± 2° фенотип растений сорта Баргузин, по внутривидовой классификации сои ВНИИМК, соответствуют раннему сортотипу – сс. *praecox* (Enk.) Zel. et Koch. северокавказской эколого-географической группы маньчжурского подвида сои ssp. *manshurica* (Enken) Zel. et Koch. В условиях Иркутской обл., на широтах 52–53°, из-за удлинённого фотопериода, фенотип

сорта Баргузин приобретает признаки среднестебельного сортотипа – сс. *medicaulis* Zel. et Koch. [58].

Окраска опушения растений серая. Окраска венчика цветка белая. В стадии полного раскрытия цветка не полностью закрывают вскрывшиеся пыльники с созревшей пыльцой. Окраска бобов от бежевой до светло-коричневой. Семена среднего размера, округло-удлинённые. Семенная оболочка жёлтая, в оптимальных условиях созревания, без пигментации. Рубчик семени жёлтый (рис. 3.40). Масса 1000 семян этого сорта составляет 110–135 г. В условиях Краснодарского края сорт отличается повышенной устойчивостью к пепельной гнили, аскохитозу, фузариозу и бактериальной пятнистости.

Рисунок 3.40 – Фенотипические признаки растения, боба и семян у холодоустойчивого сорта сои северного экотипа Баргузин.
1 – фенотип растения в Краснодаре; 2 – фенотип растения в Иркутске.

Содержание белка в семенах сорта Баргузин при выращивании в условиях центральной почвенно-климатической зоны Краснодарского края, и с наличием на почве специализированных азотфиксирующих бактерий, близко к рядовому и составляет 39,9–40,3 %. Содержание масла в семенах – 20,8–24,3 % (табл. 3.33).

Таблица 3.33 – Биохимическая характеристика семян сорта сои Баргузин

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, КСИ 2018–2019 гг.

Сорт	Содержание белка в семенах, %			Содержание масла в семенах, %		
	2018 г.	2019 г.	среднее за 2 года	2018 г.	2019 г.	среднее за 2 года
Баргузин (Л-3169)	39,9	40,3	40,1	24,3	20,8	22,6
Лира (стандарт)	39,6	40,9	40,3	25,0	20,4	22,7
Отклонения от стандарта, абс. %	+0,3	-0,6	-0,2	-0,7	+0,4	-0,1

Индивидуальный молекулярно-генетический паспорт холодоустойчивого сорта сои Баргузин на основе анализа ДНК методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием 10 микросателлитных локусов SSR, представлен в табл. 3.34.

Таблица 3.34 – Молекулярный паспорт холодоустойчивого сорта сои северного экотипа Баргузин

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Локус	Аллели	Молекулярный вес (п.н.)
Satt1	3	141–150
Satt 2	3	140–152
Satt5	1	157–177
Satt9	2	149–221
Soypr 1	2	163–188
Sat 1	2	188–235
Sat 36	1	115–185
Sat43	3	157–203
Soyhsp 176	2	118–135
Satt 181	2	180–210

В целом, проведённые на всех этапах селекционного процесса исследования и экологические испытания показывают, что сорт сои Баргузин, помимо повы-

шенной холодо- и заморозкоустойчивости, также отличается повышенной урожайностью в длиннодневных условиях Восточной Сибири. Такие особенности сорта позволяют рекомендовать его для выращивания в Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском, Средневолжском, Нижневолжском, Уральском, Западно-Сибирском и Восточно-Сибирском регионах (рис. 3.41).

Рисунок 3.41 – Заявленные регионы Государственного сортоиспытания и потенциального внедрения холодоустойчивого сорта сои Баргузин.

В связи с этим, в 2019 г. сорт Баргузин был передан на Государственное сортоиспытание по указанным регионам.

После успешного Государственного сортоиспытания в 2020-2021 гг. на сортоучастках сорт Баргузин был включён в Государственный реестр селекционных достижений и с 2022 г. допущен к использованию в Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском, Средне-Волжском, Уральском и Восточно-Сибирском регионах. На этот сорт получены авторское свидетельство № 78532 и патент на селекционное достижение № 12170 (Приложения К и Л).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В климатических условиях центральной зоны Краснодарского края проведена сравнительная оценка существующих полевых и лабораторных методов оценки исходного материала сои на холодо- и заморозкоустойчивость.

2. Оценка исходного материала сои в условиях Краснодарского края при ранневесенних сроках посева (III-я декада марта – I-я декада апреля) позволяет выделить ранние и адаптированные на начальных этапах онтогенеза к укороченным фотопериодам с длиной дня 13 ч 20 мин –13 ч 40 мин, формы сои. Ограничением метода выделения исходного материала по холодо- и заморозкоустойчивости при ранневесенних посевах является низкая вероятность наступления заморозков в послевсходовый период.

3. Оценка исходного материала сои при осеннем (I-я декада октября) посеве в условиях Краснодарского края обеспечивает гарантированное воздействие на растения позднеосенних заморозков. Ограничением метода выделения исходного материала при осенних посевах являются очень короткие фотопериоды (длина дня в октябре менее 12 ч); вероятность понижения температур при первых заморозках ниже минус 5 °С, что может привести к криогенной гибели всего исходного материала независимо от его заморозкоустойчивости; нерегулируемая длительность и частота заморозков.

4. Лабораторные методы оценки холодо- и заморозкоустойчивости сои в криокамерах позволяют контролировать и поддерживать с точностью ± 0,5 °С температурные режимы и обеспечивать их необходимую продолжительность. Ограничением лабораторных методов оценки заморозкоустойчивости в криокамерах являются существенные отличия встроенного искусственного освещения от интенсивности и спектра естественного освещения в поле, а также ограниченный полезный объём криокамер и вегетационных сосудов с грунтом.

5. При оценке исходного материала сои в полевых условиях при осеннем посеве, а также в лабораторных условиях, при воздействии отрицательных температур минус 3–5 °С, в пределах однородных сортообразцов между особями выявлены различия по заморозкоустойчивости.

6. При полевых и лабораторных методах оценки исходного материала сои обнаружена матрикальная разнокачественность по признаку заморозкоустойчивости. В пределах растений выявлены несколько ярусных зон формирования семян с самой высокой выживаемостью потомств на фоне отрицательных температур минус 3–5 °С.

7. Не выявлено существенных связей между холодо- и заморозкоустойчивостью и содержанием белка и масла в семенах разных ярусов растений. Сделано предположение, что матрикальные различия семян по холодо- и заморозкоустойчивости могут определяться различной массовой долей и компонентным составом водорастворимых фракций углеводов.

8. Выявлена способность растений сои при отрицательных температурах некоторое время сохранять клеточный сок в жидкой фазе и не замерзать. Выделено три последовательных этапа отклика растений сои на непрерывное воздействие отрицательных температур: 1-й этап – охлаждение тканей и цитоплазмы до окружающей температуры; 2-й этап – переохлаждённая в клетках тканей растений цитоплазма в жидкой фазе; 3-й этап – замерзание цитоплазмы и криогенная гибель растений;

9. Продолжительность этапа сохранения в жидкой фазе переохлаждённой при температурах минус 3–6 °С цитоплазмы в тканях сои позволяет выявить и количественно оценить собственно заморозкоустойчивость растений. Продолжительность этого этапа может быть использована в качестве критерия отбора для выделения наиболее заморозкоустойчивых особей и сортообразцов.

10. Для исследования возможных физических и физико-химических механизмов динамического отклика цитоплазмы сои на отрицательные температуры сформулировано три альтернативных гипотезы: гипотеза метастабильности жидкой фазы переохлаждённой цитоплазмы (жидкостная модель); гипотеза ячеистой кристаллизации цитоплазмы (кристаллизационная модель); гипотеза отсроченной криогенной седиментации коллоидов цитоплазмы (криоколлоидная модель).

11. Установлено, что сохранение в жидкой фазе переохлаждённой цитоплазмы растений сои наиболее адекватно описывается криоколлоидной моделью,

предусматривающей наличие в цитозоле коллоидов, обладающих криопротекторными свойствами (КПК). При этом степень заморозкоустойчивости генотипа сои может определяться их концентрацией. У сортообразцов сои с различной устойчивостью к отрицательным температурам выявлены различия в динамике концентрации КПК, которые позволяют использовать этот маркерный признак в качестве нового критерия при лабораторной оценке сои на заморозкоустойчивость.

12. Впервые сформулированы основные положения и постулаты криоколлоидной гипотезы заморозкоустойчивости сои. Предложенная гипотеза адекватно описывает такое явление, как длительная устойчивость к кристаллизации переохлаждённого цитозоля сои при температурах до минус 1,0–1,5 °С. Показано, что сохранение переохлаждённого цитозоля сои в жидкой фазе определяется как концентрацией криоколлоидов, так и термодинамической стабильностью их поверхностных зарядов при отрицательных температурах. Существенная положительная корреляция между выживаемостью проростков сои при минус 4 °С, и долей седиментировавших коллоидов их цитозолей (от $r = 0,59$ при p-уровне 0,04 до $r = 0,79$ при p-уровне 0,02), подтверждает криоколлоидную гипотезу заморозкоустойчивости.

13. На основе криоколлоидной гипотезы предложены основные элементы криоседиментационного метода селекционного отбора сои на повышенную заморозкоустойчивость. Для ранжирования полученных результатов разработано уравнение расчёта индексов термодинамической устойчивости цитозолей сои *Cr* к отрицательным температурам. Практическое использование криоседиментационного метода при оценке исходного материала позволило установить, что индекс холодоустойчивости слабозаморозкоустойчивых сортообразцов сои, выдерживающих заморозки до минус 2,5 °С, составляет $Cr = 0,08–0,15$. Индекс холодоустойчивости среднезаморозкоустойчивых сортообразцов сои, выдерживающих заморозки до минус 3,5 °С, составляет $Cr = 0,36–0,55$. Индекс холодоустойчивости у высокозаморозкоустойчивых сортообразцов сои достигает $Cr = 2,67–2,83$.

14. По совокупности признаков индексов холодоустойчивости ($Cr = 2,67–2,80$) и высокой урожайности наибольший интерес для селекции холодо- и замо-

розкоустойчивых сортов сои представляют линии Л-2723/16, Л-2717/16 (ИО Парма), Л-2845/16 (Белогорская × Фора). Эти линии, при близких вегетационных периодах к холодоустойчивому сорту-стандарту Славия, при очень ранних сроках посева на фоне пониженных положительных температур воздуха и почвы обеспечивают достоверную прибавку урожайности, а при оптимальных сроках посева формируют урожай семян не ниже лучших слабоустойчивых сортов.

15. Очень ранняя холодо- и заморозкоустойчивая линия Л-3169 (Л-2577 × Aldana) с индексом холодоустойчивости *Cr* = 2,67, на широте Краснодара (45° сев. широты) при очень раннем посеве отличалась низкорослостью – 51–53 см. Поэтому дальнейшее испытание этой линии на холодоустойчивость проводили на более высоких широтах в Иркутской области (52° сев. широты).

16. На основе этих линий сои с высокими индексами холодоустойчивости (*Cr* = 2,67–2,83) и повышенными урожаями семян при очень ранних сроках посева, выведены ранние и среднеранние, холодо- и заморозкоустойчивые сорта сои южного экотипа Ирбис, Барс, Иней и очень ранний сорт сои Баргузин.

17. Установлена пригодность использования криоседиментационного метода оценки исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов северного экотипа, позволившего вывести очень ранний холодо- и заморозкоустойчивый сорт сои северного экотипа Баргузин, успешно вызревающий в условиях недостаточного теплоснабжения и холодового стресса, и пригодный для возделывания в Восточной Сибири.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для создания исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои использовать криоседиментационный метод и уравнение расчёта индексов термодинамической устойчивости цитозолей *Cr* к отрицательным температурам.

2. При селекции холодоустойчивых сортов сои южного экотипа, в качестве родительских форм использовать сорта сои Ирбис, Барс, Иней а также холодоустойчивые формы сои с индексами холодоустойчивости $Cr \geq 2{,}67$.

3. При селекции холодоустойчивых сортов сои северного экотипа, в качестве родительской формы использовать сорт сои Баргузин с индексом холодоустойчивости $Cr \geq 2{,}67$.

4. При возделывании в Северо-Кавказском регионе использовать допущенные к использованию в производстве новые высокопродуктивные холодоустойчивые сорта сои южного экотипа Ирбис, Барс и Иней, пригодные для очень ранних, на месяц раньше оптимальных сроков, посевов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Краснодарского края / Под ред. З. Н. Русеевой и Ш. Ш. Народецкой – Л.: Гидрометиздат, 1975. – 276 с.

2. Агроклиматический справочник по Иркутской области / Под ред. Е. Н. Пятницкой. – Ленинград: Гидрометеорологическое изд-во, 1962. – 159 с.

3. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран. Климат, 2005. – [Электронный ресурс]. – URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_maps/Temperature_avg/Temperature_avg/index.html (дата обращения 18.11.2019).

4. Алексеева, Е. Н. Генофонд холодоустойчивых образцов сои / Е. Н. Алексеева, Л. Г. Щелко // Бюл. ВИР, – 1991. – Вып. 213. – С. 69–72.

5. Асанов, А. М. Итоги и перспективы селекции сои в СибНИИСХ / А. М. Асанов, Л. В. Омельянюк // В сб. статей 2-й междунар. конф. по сое «Современные проблемы селекции и технологии возделывания сои», Краснодар, 9–10 сент. 2008 г – Краснодар, ВНИИМК. – 2008. – С. 222–226.

6. Атлас Иркутской области: Экологические условия развития / А. Р. Батуев, А. В. Мартынов, Н. А. Мартынова [и др.]. – Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН; М.: Рос-картография. – 2004. – 90 с.

7. Бабич, А. А. Соя на корм / А. А. Бабич.– М.: Колос, 1974. – 112 с.

8. Бабич, А. О. Сучасне виробництво і використання сої / А. О. Бабич. – Київ: Урожай, 1993. – 430 с.

9. Бабич, А. О. Селекція, виробництво, торгівля і використання сої у світі / А. О. Бабич, А. А. Бабич-Побережна – Київ. Аграрна наука, 2011. – 548 с.

10. Баранов, В. Ф. Требования сои к факторам жизни / Соя. Биология и технология возделывания // Под ред. В. Ф. Баранова и В. М. Лукомца – Краснодар, 2005. – С. 40–43.

11. Баранов, В. Ф. Современные агротребования к севу сои с учетом биологических особенностей сорта / Соя. Биология и технология возделывания // В. Ф. Баранов, Уго Торо Корреа. – Краснодар, 2005. – 221 с.

12. Белик, В. В. Физическая и коллоидная химия / В. В. Белик, К. И. Киенская – М.: Изд. центр «Академия», 2015. – С. 119.

13. Беликов, И. Ф. Соя в Приморском крае / И. Ф. Беликов, И. Г. Ткаченко. – Владивосток, 1961. – 147 с.

14. Беляева, Г. Н. Исторический путь развития селекции сои в Амурской области / Г. Н. Беляева, Е. М. Фокина, С. А. Титов // Научное обеспечение производства сои: проблемы и перспективы : сб. научн. статей по материалам международной научно-практической конференции, посвящённой 50-летию образования Всероссийского НИИ сои – Благовещенск: «ООО ОДЕОН», 2018. – С. 264–280.

15. Березина, Н. А. Экология растений / Н. А. Березина, Н. Б. Афанасьева. – М.: Изд. центр «Академия», 2009. – С. 181–187.

16. Биохимическая термодинамика / Под ред. М. Джоунса, пер. М. Г. Гольфельда – М.: Мир, 1982. – С.39–42, 204–205.

17. Блажний, Е. С. Почвы равнинной и предгорной степной части Краснодарского края / Е. С. Блажний // Труды Кубанского СХИ, Краснодар, 1958. – Вып. 4 (32). – С. 7–35.

18. Брежнева, В. И. Достижения в селекции зимующего гороха / В. И. Брежнева, А. П. Мирошниченко, А. В. Брежнев // Научный журнал КубГАУ, 2012. – № 78. – С. 665–674.

19. Бубнова, Л. А. Отбор заморозкоустойчивых генотипов сои на ранних этапах онтогенеза / Л. А. Бубнова, С. В. Зеленцов // Современные тенденции в сельском хозяйстве : сб. тр. I Междунар. интернет-конф. – Казань: ФГАОУ ВПО Казанский (Приволжский) Федеральный университет, 15–17 октября 2012 г. – С. 39–43.

20. Будыко, М. И. Глобальное потепление и его последствия / М. И. Будыко, Ю. А. Израэль, А. Л. Яншин // Метеорология и гидрология, 1991. – № 12. – С. 5–10.

21. Булах, П. П. Исходный материал для селекции сои на Дальнем Востоке / П. П. Булах // Биология и возделывание сои. – Владивосток, 1971. – С. 145–148.

22. Вавилов, Н .И. Центры происхождения культурных растений / Н. И. Вавилов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Л., 1926. – Т. XVI. – № 2. – С. 248.

23. Вавилов, Н. И. Проблема северного земледелия / Н. И. Вавилов // Труды ноябрьской сессии академии наук СССР 25–30 ноября 1931 г. – Л., 1932. – С. 250–264.

24. Вавилов, Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов. – М.-Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1935. – 56 с.

25. Вавилов, Н. И. Избранные сочинения. Генетика и селекция / Н. И. Вавилов. – М.: Колос, 1966. – С. 176–225.

26. Винокуров, М. А. Экономика Иркутской области: В 4 т / М. А. Винокуров, А. П. Суходолов. – Иркутск: Изд-во: БГУПЭ, 1998. Т. 1. – С. 203.

27. Вишнякова, М. А. Коллекция сои ВИР – источник исходного материала для современных направлений селекции / М. А. Вишнякова, И. В. Бурляева, М. А. Сеферова, М. А. Никишкина // сб. ст.: Итоги исследований по сое за годы реформирования и направления НИР на 2005–2010 гг. – Краснодар, 2004 – С. 46–53.

28. Вишнякова, М. А. Развитие идей Вавилова о расширении пределов земледелия на примере сои / М. А. Вишнякова, И. В. Сеферова, Т. В. Мисюрина // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы : материалы II Вавиловской международной конференции. – С-Пб., 2007. – С. 11–13.

29. Вишнякова, М. А. Требования к исходному материалу для селекции сои в контексте современных биотехнологий / М. А. Вишнякова, И. В. Сеферова, М. Г. Самсонова // Сельскохозяйственная биотехнология, 2017. – Том. 52. – № 5. – С. 905–916.

30. Генофонд и селекция зерновых бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль) / Под ред. Б.С. Курловича и С.И. Репьева. – С-Пб, ВИР, 1995. – 438 с.

31. География России – [Электронный ресурс]. – URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/География_России (дата обращения 16.11.2019).

32. ГОСТ 17109-88 «Соя. Требования при заготовках и поставках» – М.: ИПК Издательство стандартов, 2003. – С. 40–43.

33. ГОСТ Р 7.0.11–2011 «Диссертация и автореферат. Структура и правила оформления». – М: Стандартинформ, 2012. – 12 с. – [Электронный ресурс]. – URL: http://gostpdf.ru/gost-7.0.11-2011/download#text (дата обращения 05.10.2019).

34. ГОСТ Р 7.0.12–2011 «Библиографическая запись. Сокращения слов и словосочетаний в русском языке. Общие требования и правила» – М: Стандартинформ, 2011. – 21 с. – [Электронный ресурс]. – URL: http://gostpdf.ru/gost-7.0.12-2011/download (дата обращения 05.10.2019).

35. ГОСТ Р 7.0.5-2008 «Библиографическая ссылка». – М: Стандартинформ, 2008. – 12 с. – [Электронный ресурс]. – URL: http://protect.gost.ru/v.aspx?control=8&baseC=-1&page=0&month=-1&year=-1&search=&RegNum=1&DocOnPageCount=15&id=165614 (дата обращения 05.10.2019).

36. Гуреева, М. П. Результаты селекции сои северного экотипа для Нечернозёмной зоны РСФСР / М. П. Гуреева // сб. ст.: Биологический азот в растениеводстве Калуга: СОИСАФ, 1990. – С. 60.

37. Гуреева, М. П. Селекция сои северного экотипа с повышенной симбиотической активностью для Центрального Нечерноземья / М. П. Гуреева // сб. ст. : Биологический азот. – Калуга, 1991. – С. 56–58.

38. Гуреева, Е. В. Результаты и перспективы научной работы по сое / Е. В. Гуреева / Современные проблемы селекции и технологии возделывания сои // сб. статей 2-й международной конференции по сое, Краснодар, 9–10 сент. 2008 г – Краснодар, ВНИИМК, 2008. – С. 51–53.

39. Давыденко, О. Г. Подходы к селекции раннеспелых сортов сои / О. Г. Давыденко, Д. В. Голоенко, В. Е. Розенцвейг // сб. ст.: Итоги исследований по сое за годы реформирования и направления НИР на 2005–2010 гг. – Краснодар. 2004. – С. 110–127.

40. Давыденко, О. Г. Соя для умеренного климата / О. Г. Давыденко, Д. В. Голоенко, В. Е. Розенцвейг. – Минск: Тэхналогія, 2004. – 176 с.

41. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.

42. Дудик, Н. М. Морфология плодов бобоцветных в связи с эволюцией / Н. М. Дудик. – Киев, 1979. – 211 с.

43. Енкен, В. Б. Соя / В. Б. Енкен. – М.: Гос. изд-во с.-х. лит-ры, 1959. – 653 с.

44. Енкен, В .Б. Краткий обзор селекции сои в СССР / В. Б. Енкен // сб. ст : Биология и возделывание сои. – Владивосток, 1971. – С. 121–131.

45. Ефимов, А. Г. Сроки сева / А. Г. Ефимов, Уго Торо Корреа //В книге: Соя. Биология и технология возделывания // Под ред. В. Ф. Баранова и В. М. Лукомца – Краснодар, 2005. – С. 222–230.

46. Жуковский, П. М. Культурные растения и их сородичи / П. М. Жуковский. – Л.: Колос, 1964. – С. 333, 344–348.

47. Жуковский, П. М. Пути эволюции культурных растений на основе генетических и ботанических закономерностей П. М. Жуковский // Генетика, 1965. – № 1. – С. 41–49.

48. Жуковский, П. М. Новые генетические центры происхождения и новые генцентры культурных растений включая специализированные эндемичные микроцентры видов, близких к культурным видам П. М. Жуковский // Ботанический журнал, 1968. – т. 53. – С. 430–480.

49. Зайцев, Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике Г. Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

50. Зайцев, Н. И. Современные направления и методы селекции сои для юга России / Н. И. Зайцев, С. В. Зеленцов, М. В. Трунова // Краснодар: Труды КубГАУ, 2016. – Вып. 2. (59) – С. 155–162.

51. Захарченко, В. Н. Коллоидная химия / В. Н. Захарченко. – М.: Высшая школа, 1989. – С. 224.

52. Зеленцов, С. В. К вопросу о происхождении сложного листа сои культурной *Glycine max* (L.) Merrill. (Fabaceae Lindl.) / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко,

С. С. Чукуриди // Краснодар, Научно-техн. бюллетень ВНИИМК, 2004. – Вып. 1(130). С. 37–45.

53. Зеленцов, С. В. Современное состояние систематики культурной сои *Glycine max* (L.) Merrill / С. В. Зеленцов, А. В. Кочегура // Масличные Культуры. Науч.-техн. бюл. ВНИИМК, 2006. – Вып. 1 (134). – С. 34–48.

54. Зеленцов, С. В. К вопросу изменения климата Западного Предкавказья / С. В. Зеленцов, А. С. Бушнев // Масличные Культуры, 2006. –Вып. 2 (135). – С. 79–92.

55. Зеленцов, С. В. Реакция сортов сои на различную длину дня / С. В. Зеленцов, А. А. Савельев, В. Б. Лунёва, Х. Р. Бабаи // Масличные культуры, 2006. – № 2 (135). – С. 93–99.

56. Зеленцов, С. В. Развитие учения о центрах формообразования культурных растений на примере сои *Glycine max* (L.) Merrill / С. В. Зеленцов // Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК, 2007. – Вып. 2 (137). – С. 68–77.

57. Зеленцов, С. В. Использование параметров ярусной изменчивости длины междоузлий для выявления генотипов сои с пониженной реакцией на длину дня / С. В. Зеленцов, А. А. Савельев // Масличные культуры, 2008. – № 1 (138). – С. 47–53.

58. Зеленцов, С. В. К вопросу о внутривидовой классификации сои / С. В. Зеленцов, А. В. Кочегура // сб. статей 2-й межд. конф. по сое «Современные проблемы селекции и технологии возделывания сои». – Краснодар, 9–10 сентября 2008 г. – С. 178–193.

59. Зеленцов, С. В. Некоторые итоги VIII всемирной научной конференции по сое в Пекине С. В. Зеленцов // Масличные Культуры, 2009. – Вып. 2 (141). – С. 99–104.

60. Зеленцов, С. В. Перспективы использования сверхранних посевов сои в условиях Краснодарского края / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Масличные Культуры, 2010. – Вып. 1 (142–143). – С. 87–94.

61. Зеленцов, С. В. Эволюционная роль полиплоидной рекомбинации цветковых растений (Сообщение I) / С. В. Зеленцов // В сб. материалов IV между-

народного симпозиума «Эволюция жизни на Земле», 10–12 ноября 2010 г. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 137–139.

62. Зеленцов, В. С. Изучение репродуктивных процессов в цветке сои для повышения результативности скрещивания в селекционной практике : дис. … канд. биол. наук. / Зеленцов Виктор Сергеевич. – Краснодар: Кубанский гос. аграрный. ун-т, 2011. – 162 с.

63. Зеленцов, С. В. Селекционно-генетическое улучшение сои: основы, современные концепции и методы / С. В. Зеленцов // Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co., KG, 2011. – 321 с.

64. Зеленцов, С. В. Усовершенствованная классификация типов роста сои / С. В. Зеленцов, А. С. Лучинский // Масличные культуры, Науч.-техн. бюл. ВНИИМК, 2011. – Вып. 2 (148–149). – С. 88–94.

65. Зеленцов, С. В. Пути адаптации сельского хозяйства России к глобальным изменениям климата на примере экологической селекции сои / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Научный диалог. Естествознание и экология, 2012. – № 7. – С. 40–59.

66. Зеленцов, С. В. Селекционно-генетическая адаптация сои к развивающейся сезонной аридизации европейского юга России / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // В сб.: «Посібник українского хлібороба» // Вінниця, 2013. – Том 2. – С. 257–258.

67. Зеленцов, С. В. Проблема селекции сои на устойчивость к преждевременному вскрытию (растрескиванию) бобов (Сообщение I) / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Масличные культуры, 2014. – Вып. 2 (159–160). – С. 47–59.

68. Зеленцов, С. В. Стрессовые условия внешней среды как причина генетических рекомбинаций у цветковых растений на примере видов сои культурной *Glycine max* (L.) Merr., сои уссурийской *G. soja* Sieb. et Zucc. и льна обыкновенного *Linum usitatissimum* L / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Л. В. Цаценко, В. С. Зеленцов // Научный диалог, 2014. – № 1 (25): Естественные науки – С. 14–29.

69. Зеленцов, С. В. Некоторые аспекты устойчивости растений к отрицательным температурам на примере сои и масличного льна / С. В. Зеленцов, Е. В.

Мошненко, Л. А. Бубнова, В. С. Зеленцов // Масличные культуры, 2018. – Вып. 2 (174). – С. 55–70.

70. Зеленцов, С. В. Нежелательные морфологические признаки цветка сои в селекции облигатно самоопыляющихся сортов сои / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Масличные культуры, 2019. – Вып. 3 (179). – С. 40–47.

71. Золотницкий, В. А. Соя в Хабаровском крае / В. А. Золотницкий. – Хабаровск, 1951. – 238 с.

72. Золотницкий, В. А. Соя на Дальнем Востоке / В. А. Золотницкий. – Хабаровск, 1982. – 230 с.

73. Иванова, Н. И. Коагуляция / Н. И. Иванова // В кн.: Большая российская энциклопедия.– М.: Большая Российская энциклопедия, 2009. – Т. 14. – С. 357.

74. Изменения агрохимических и физико-химических свойств почвы / Л. П. Леплявченко, В. П. Василько, З. П. Марченко [и др.] // Агроэкологический мониторинг в земледелии Краснодарского края. – Краснодар, 1997. – С. 33–46.

75. Изучение скороспелой коллекции сои в условиях северного, восточного и юго-восточного Казахстана / С. В. Дидоренко, С. И. Абугалиева, А. К. Затыбеков [и др.] // Алматы: Казахский национальн. аграрн. ун-т. Ізденістер, нәтижелер – Исследования, результаты, 2017. – № 4 (76). – С. 294–304.

76. Клыков, В. В. Ранние сроки сева сои, как резерв повышения урожайности // Науч.-техн. бюл. ВНИИ Масличных культур, 1988. – Вып. 4. – С. 52–55.

77. Клыков, В. В. Связь холодоустойчивости с устойчивостью к фузариозу в период прорастания семян сои / В. В. Клыков, Д. В. Подкина // Науч.-техн. бюл. ВНИИ масличных культур, 1990. – № 2. – С 44–46.

78. Кондратьев, К. Я. Климат Земли и Протокол Киото / К. Я. Кондратьев, К. С. Демирчяк // Вестник Российской академии наук, 2001. – т. 71. – № 11. – С. 1002–1009.

79. Корсаков, Н. И. Географические очаги формообразования сои Н. И. Корсаков // Тр. По прикл. бот. ген. и сел., 1971. – Т. 45. – Вып. 3. – С. 189–193.

80. Корсаков, Н. И. Определение видов и разновидностей сои : Методические указания / Н. И. Корсаков. – Л.: ВНИИР, 1972. – 189 с.

81. Корсаков, Н. И. Соя : систематика и основы селекции : автореф. дис. … доктора с.-х. наук / Корсаков Николай Иванович – Л., 1973. – 46 с.

82. Корсаков, Н. И. Соя / Н. И. Корсаков, Ю. П. Мякушко – Л., ВНИИ растениеводства. – 1975. – 160 с.

83. Корсаков, Н. И. Географические очаги формообразования и гомологические ряды в наследственной изменчивости признаков рода *Glycine* L. / Н. И. Корсаков // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1982. – Т. 72. – № 1. – С. 3–15.

84. Кочегура, А. В. Создание сортов сои разных направлений использования для условий Северного Кавказа / А. В. Кочегура, С. В. Зеленцов // В сб.: Пути повышения эффективности использования орошаемых земель. – Новочеркасск, ФГНУ РосНИИПМ, 2005. – С. 48–54.

85. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е. И. Кошкин. – М.: Дрофа, 2010. – С. 80–121; 123–148.

86. Красовская, А. В. Сортоиспытание сои в подтаёжной зоне Западной Сибири / А. В. Красовская, А. Ф. Степанов, Т. М. Веремей // Вестник КрасГАУ, 2019. – № 2. – С. 20–25

87. Ландау, Л. Д. Физика для всех: Молекулы / Л. Д. Ландау, А. И. Китайгородский. – М.: Наука. Главная редакция физико-математической литературы, 1984 – С. 120–122.

88. Лебедев, С. И. Физиология растений / С. И. Лебедев. – М.: Колос, 1982. – С. 424–429.

89. Левина, Р. Е. Морфология и экология плодов / Р. Е. Левина.– Л., 1987. – 160 с.

90. Левина, Р. Е. Классификация плодов / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1989. – С. 12–15; 27–32.

91. Левченков, С. И. Физическая и коллоидная химия. Часть 4. Коллоидная химия / С. И. Левченко. – Ростов-на-Дону, РГУ, 2004. – С. 14–15, 26–27.

92. Лещенко, А. К. Культура сои / А. К. Лещенко – Киев: Наукова думка, 1978. – 236 с.

93. Лещенко, А.К. Соя : Генетика, селекция, семеноводство / А. К. Лещенко, В. И. Сичкарь, В. Г. Михайлов, В. Ф. Марьюшкин. – Киев: Наукова думка, 1987. – 256 с.

94. Лукомец, В. М. Создание сортов сои с расширенной адаптацией к изменяющемуся климату Западного Предкавказья / В. М. Лукомец, Н. И. Бочкарев, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Труды КубГАУ, 2012. – т. 1. – № 35. – С. 248–254.

95. Лунин, Н. Д. Отбор форм сои, устойчивых к низким температурам в фазу прорастания семян / Н. Д. Лунин // В сб.: «Использование фитотрона в селекции масличных культур». – Краснодар, 1984. – С. 79–84.

96. Лунин, Н. Д. Создание сортов сои для Северного Кавказа и юга Украины: диссертация ... доктора сельскохозяйственных наук в форме науч. докл. : 06.01.05 / Лунин Николай Дмитриевич. – Запорожье, 2000. – 47 с.

97. Майсурян, Н. А. Растениеводство : лабораторно-практические занятия / Н. А. Майсурян. – М.: Колос, 1964. – С. 120–121.

98. Макашева, Р. Х. К истории зимующих форм гороха посевного (*Pisum sativum* L. Sensu *amplisimmo* Govorov) / Р. Х. Макашева // Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции. – Л.: ВИР 1971. – Т. 45, Вып. 3. – С. 16–25.

99. Макашева, Р. Х. Горох / Р. Х. Макашева. – Л.: Колос, 1973. – С. 47–86, 87–124.

100. Макрушин, Н. М. Основы гетеросперматологии / Н. М. Макрушин. – М.: Агропромиздат, 1989. – 287 с.

101. Малыш, Л. К. Устойчивость амурских сортов сои к низким положительным температурам в период прорастания / Л. К. Малыш, К. С. Малышев // Новосибирск: Науч.-техн. бюл. СО ВАСХНИЛ, 1988. – Вып. 4. – С. 3–9.

102. Малыш, Л. К. Проблемы и перспективы селекции сои для умеренно-холодного климата / Л. К. Малыш // сб. науч. тр. ВНИИ сои : Селекция и технология производства сои. – Благовещенск, 1997. – С. 8–13.

103. Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Соя *Glycine max* (L.) Merrill) / Утв. Председателем ФГУ «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений» В.В. Шмаль, № 12-06/21 от 30.10.2006 г. – [Электронный ресурс]. – URL: http://gossort.com/metodic/R0080.zip (дата обращения: 18.06.2019).

104. Посыпанов, Г. С. Методы создания сортов сои северного экотипа / Г. С. Посыпанов, Т. П. Кобозева, У. А. Делаев [и др.] // Сельскохозяйственная биология, 2006. – Том 41. – № 5. – С. 29–33.

105. Многолетняя мерзлота и сезонное промерзание горных пород (Атлас). – [Электронный ресурс]. – URL: //http://irkipedia.ru/content/mnogoletnyaya_merzlota_i_sezonnoe_promerzanie_gornyh_porod_atlas (дата обращения 21.12.2019).

106. Моисеенко, И. Я. Изучение коллекции ВИР – основа селекционного процесса сои северного экотипа / И. Я. Моисеенко, О. А. Зайцева // Вестник Брянской ГСХА, 2009. – № 5. – С. 24–36.

107. Момот, Я. Г. Сорта сои и районы их распространения / Я. Г. Момот. – М.: Наркомзем СССР, 1932. – С. 8–9.

108. Мудрик, Н. В. Исходный материал для селекции сои в Приморье: автореф. дисс. … канд. с.-х. наук : / Мудрик Надежда Васильевна. Л. ВИРР, 1983. – 21 с.

109. Мякушко, Ю. П. Методические указания по селекции и семеноводству сои / Ю. П. Мякушко, Н. Д. Лунин, Д. В. Подкина, А. В. Кочегура. – М., 1981. – 35 с.

110. Мякушко, Ю. П. Соя / Ю. П. Мякушко, В. Ф. Баранов. – М.: Колос, 1984. – 332 с.

111. Носов, П. В. Фосфаты в почвах Краснодарского края и применение фосфорных удобрений: автореф. дис. … доктора с.-х. наук : 06.01.04 / Носов Павел Васильевич. – Краснодар, Кубанский СХИ, 1972. – 48 с.

112. О ходе уборочных работ в РФ. / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, 2019. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: – URL:

http://mcx.ru/ministry/departments/departament-rastenievodstva-mekhanizatsii-khimizatsii-i-zashchity-rasteniy/industry-information/info-vesennie-polevye-raboty-v-rf/ (дата обращения 31.12.2019).

113. Омельянюк, Л. В. Селекция гороха и сои для условий Западной Сибири: дисс. … доктора сельхоз. наук : 06.01.05 / Омельянюк Людмила Валентиновна. Омск, 2014. – 505 с.

114. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Том I. Изменения климата. / Под общ. ред. А. И. Бедрицкого, В. Г. Блинова, Д. А. Гершинковой [и др.] – М.: Росгидромет, 2008а. – 227 с.

115. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Том II. Последствия изменений климата / Под общ. ред. А. И. Бедрицкого, В. Г. Блинова, Д. А. Гершинковой [и др.] – М.: Росгидромет, 2008б. – 288 с.

116. Перестова, Т.А. Морфология и анатомия / Т. А. Перестова // В кн.: Соя. / Под ред. Ю. П. Мякушко и В. Ф. Баранова – М.: Колос, 1984. – С. 27.

117. Перрен, Ж. Атомы : Современные проблемы естествознания. Книга 20 / Под ред. А.Д. Архангельского [и др.] – М.: Госиздат, 1921. – С. 123–124, 134–138.

118. Петибская, В. С. Соя: качество, использование, производство / В. С. Петибская, В. Ф. Баранов, А. В. Кочегура, С. В. Зеленцов. – М.: Аграрная наука, 2001. – 64 с.

119. Петибская, В. С. Соя: химический состав и использование / В. С. Петибская. – Майкоп: ОАО «Полиграф-ЮГ», 2012. – С. 19–25.

120. Погода и климат. Климат Иркутска, 2019. – [Электронный ресурс]. – URL: http://www.pogodaiklimat.ru/climate/30710.htm (дата обращения 18.11.2019).

121. Подгорный, П. И. Растениеводство / П. И. Подгорный. – М.: Изд-во с-х лит-ры. журналов и плакатов, 1963. – С. 194.

122. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М.: Высшая школа, 1989. – С. 424–428.

123. Посевные площади сои в России. Итоги 2019 года. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: – URL: https://ab-centre.ru/news/posevnye-ploschadi-soi-v-rossii-itogi-2019-goda (дата обращения 23.12.2019).

124. Посевные площади, валовые сборы и урожайность сои в России. Итоги 2018 года. / Агровестник, 2019. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: – URL: https://agrovesti.net/lib/industries/oilseeds/posevnye-ploshchadi-valovye-sbory-i-urozhajnost-soi-v-rossii-itogi-2018-goda.html (дата обращения: 23.12.2019).

125. Посыпанов, Г. С. Биологические параметры сорта сои для Центрального района Нечерноземной зоны Европейской части РСФСР / Г. С. Посыпанов // Изв. ТСХА, 1984. – С. 4.

126. Почвы Краснодарского края, их использование и охрана / В. Ф. Вальков, Ю. А. Штомпель, И. Т. Трубилин [и др.] – Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ ВШ, 1996. – 191 с.

127. Растениеводство / Г. С. Посыпанов, В. Е. Долгодворов, Б. Х. Жеруков [и др.] // Под ред. Г.С. Посыпанова. – М.: Колос, 2007. – С. 306–309.

128. Рекомендации по возделыванию сои в различных зонах Краснодарского края / В. В. Пушкин, М. В. Пашков, С. В. Гаркуша [и др.] – Краснодар, 2003. – 32 с.

129. Рожанская О.А., Потапов Д.И., Чураков А.А., Халипский А.Н. Особенности селекции сои в Сибири // Екатеринбург, Международный научно-исследовательский журнал, 2015. – № 10 (41). – Часть 3. – С. 62–65.

130. Роль цитоколлоидов в формировании морозо- и заморозкоустойчивости яровых культур на примере сои и льна / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Л. Г. Рябенко [и др.] // Проблемы современной науки и образования, 2015. – № 12 (42). – С. 102–107.

131. Руководство по адаптивной технологии возделывания сои в Краснодарском крае / В. П. Бражник, Н. И. Бочкарев, В. Ф. Баранов [и др.]. – Краснодар, 1999. – 20 с.

132. Саенко, Г. М. Отбор толерантных к пепельной гнили генотипов сои на основе онтогенетической динамики осмотического давления клеточного сока / Г.

М. Саенко, С. В. Зеленцов // Масличные Культуры, 2011. – Вып. 2 (148–149). – С. 74–81.

133. Саенко, Г. М. Патогенез гриба *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid / Г. М. Саенко, С. В. Зеленцов // Deutschland, Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, AV Academikerverlag GmbH & Co., KG, 2012. – С. 62–64.

134. Селекция ультраскороспелых сортов сои для северных и Восточных регионов Республики Казахстан / С. В. Дидоренко, И. В. Сидорик, Ю. Шилина [и др.] // Семей қаласының Шәкәрім атындағы МУ Хабаршысы, 2014 – 3 (67). – С. 204–208.

135. Сергеев, Г. Б. Криохимия / Г. Б. Сергеев, Б. А. Батюк. — М.: Химия, 1978. — 296 с.

136. Серышев, В. А. Агроландшафтное районирование Иркутской области / В. А. Серышев, В. И. Солодун // География и природные ресурсы, 2009. – № 2. – С. 86–94 с.

137. Сеферова, И. В. Эколого-географическая оценка биологического потенциала скороспелых сортов и осеверение сои / И. В. Сеферова, Т. В. Мисюрина, М. А. Никишкина // С.-х. биология. Сер. Биология растений, 2007. – №5. – С. 42–47.

138. Сеферова, И. В. Соя в условиях Северо-Запада Российской Федерации / И. В. Сеферова // Масличные культуры, 2016. – Вып. 3 (167). – С. 101–105.

139. Сеферова, И. В. Генофонд сои из коллекции ВИР для продвижения агрономического ареала культуры к северу / И. В. Сеферова, М. А. Вишнякова // Зернобобовые и крупяные культуры, 2018. – № 3 (27). – С. 41–47.

140. Симакин, А. И. Удобрения, плодородие почвы и урожай / А. И. Симакин. – Краснодар: Кн. изд-во, 1983. – 270 с.

141. Сичкарь, В. И. О холодоустойчивости растений сои / В. И. Сичкарь // Сельскохозяйственная биология, 1984. – № 6. – С. 11–16.

142. Сичкарь, В. И. Основные направления и результаты научно-исследовательской работы / В. И. Сичкарь, Л. К. Малыш // Сельскохозяйственная биология, 1985. – № 8. – С. 116–121.

143. Сичкарь, В. И. Влияние пониженной температуры на рост и развитие растений сои / В. И. Сичкарь // В сб.: Устойчивость сои к неблагоприятным факторам среды. // Новосибирск, Науч.-техн. бюл., 1988. – С. 9–15.

144. Сичкарь, В. И. Селекция сои на адаптивность к факторам внешней среды: автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 06.01.05. / Сичкарь Вячеслав Иванович. – Одесса, СГИ, 1990. – 36 с.

145. Скворцов, Б. В. Дикая и культурная соя Восточной Азии / Б. В. Скворцов. – Харбин: Изд-во общества изучения Маньчжурского края, 1927. – 44 с.

146. Скрипов, В. П. Спонтанная кристаллизация переохлажденных жидкостей. Зарождение кристаллов в жидкостях и аморфных твердых телах / В. П. Скрипов, В. П. Коверда. – М.: Наука, 1984. – С. 70–74, 133–138.

147. Словарь ботанических терминов. / Под общ. ред. И.А. Дудки. – Киев: Наукова Думка, 1984. – 307 с.

148. Создание сортов сои северного экотипа и интродукция ее в Нечерноземную зону России / Г. С. Посыпанов, Т. П. Кобозева, В. П. Мухин [и др.] // Известия ТСХА, 2007. – Вып. 1. – С. 73–78.

149. Соя в России / В. А. Федотов, С. В. Гончаров, О. В. Столяров [и др.]. – М.: Агролига России, 2013. – С.258–261.

150. Соя на Дальнем Востоке / А. П. Ващенко, Н. В. Мудрик, П. П. Фисенко [и др.] – Владивосток, Дальнаука, 2010. – С. 111–112, 236–335.

151. Стегний, В. Н. Системная реорганизация генома при видообразовании / В. Н. Стегний // В сб.: Проблемы генетики и теории эволюции : под ред. В. К. Шумного и А. О. Рувинского. Новосибирск. – Наука, 1991. – С. 242–252.

152. Степанова, В. М. Климат и сорт. Соя / В. М. Степанова. – Л., Гидрометиздат, 1985. – С. 97–142.

153. Страхов, Н. П. Учебник неорганической химии / Н. П. Страхов. – М.: Медгиз, 1960. – С. 160–166, 181–182.

154. Стромберг, А. Г. Физическая химия / А. Г. Стромберг, Д. П. Семченко. – М.: Высшая школа, 2001. – С. 192–199.

155. Сунь Син-дун. Соя – М.: Сельхозгиз, 1958. – 248 с.

156. Танакулов, А. Х. Исходный материал для селекции сои в южной лесостепи Омской области / А. Х. Танакулов, Л. В. Омельянюк, А. М. Асанов // Вестник Алтайского ГАУ, 2013. – № 2(100). – С. 25–28.

157. Тарасенко, Б. И. Повышение плодородия почв Кубани / Б. И. Тарасенко. – Краснодар, 1981. – С. 6–23.

158. Температура начала кипения и кристаллизации (замерзания) растворов неэлектролитов. – [Электронный ресурс]. – URL: http://planetcalc.ru/352/ (дата обращения: 28.11.2018).

159. Теплякова, Т. Е. Номенклатурный анализ основных таксономических систем сои культурной (*Glycine max* (L.) Merr.) / Т. Е. Теплякова // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1997. – Т. 152. – С. 102–110.

160. Терез, Э. И. Устойчивое развитие и проблемы изменения глобального климата Земли / Э. И. Терез // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского, Симферополь, 2004. – т. 17(56). – № 1. – С. 181–205.

161. Терминология роста и развития высших растений / М. Х. Чайлахян, Р. Г. Бутенко, О. Н. Кулаева [и др.] – М.: Наука, 1982. – С. 78.

162. Тильба, В. А. Проблемы научного обеспечения производства сои в дальневосточном регионе России / В. А. Тильба // Масличные культуры, 2012. – № 2 (151–152). – С. 3–9.

163. Тильба, В. А. Особенности формирования симбиотического аппарата у среднеспелых сортов сои на выщелоченном чернозёме Краснодарского края / В. А. Тильба, Н. М. Тишков, М. В. Шкарупа // Масличные культуры, 2017. – Вып. 4 (172). – С. 72–78.

164. Тишков, Н. М. Плодородие выщелоченного чернозёма Западного Предкавказья и продуктивность зернопропашного севооборота с масличными культурами при длительном применении удобрений: автореф. дисс. … доктора. с.-х. наук : 06.01.04. / Тишков Николай Михайлович. – Краснодар, 2006. – 48 с.

165. Туманов, И. И. Методы определения морозостойкости растений / И. И. Туманов / Под ред. И. И. Туманова – М.: Наука, 1967. – 88 с.

166. Туманов, И .И. Физиология закаливания и морозостойкости растений / И. И. Туманов. – М.: Наука, 1979. – 349 с.

167. Урбах, В. Ю. Биометрические методы / В. Ю. Урбах. – М.: Наука. – 1964. – 416 с.

168. Фадеев, А. А. Влияние норм и способов посева на продуктивность сои сорта Чера 1 / А. А. Фадеев, М. Ф. Фадеева, Л. В. Воробьева // Аграрная наука Евро-Северо-Востока, 2009. – № 2 (13). – С. 16–19.

169. Фадеев, А. А. Оценка раннеспелых сортообразцов сои северного экотипа чувашской селекции по основным хозяйственно ценным признакам в конкурсном сортоиспытании / А. А. Фадеева, М. Ф. Фадеева, Л. В. Воробьева // Масличные культуры, 2016. – Вып. 2 (166). – С. 57–62.

170. Фридрихсберг, Д. А. Курс коллоидной химии / Д. А. Фридрихсберг. – Л.: Химия, 1984. – 368 с.

171. Хасбиуллина, О. И. Выделение источников и доноров высокой продуктивности в селекции сои / О. И. Хасбиуллина // сб. статей : Пути повышения продуктивности полевых культур на Дальнем Востоке. – Благовещенск, 2004. – Ч. 1. – С. 82–89.

172. Хмельницкий, Р. А. Физическая и коллоидная химия / Р. А. Хмельницкий. – М.: Высшая школа, 1988. – С. 174–177.

173. Хромов, С. П. Метеорология и климатология для географических факультетов / С. П. Хромов. – Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – С. 123–126.

174. Шахпаронов, М. И. Введение в современную теорию растворов / М. И. Шахпаронов. – М.: Высшая школа, 1976. – С. 8–9.

175. Шерепитко, В. В. Генетическая детерминированность холодоустойчивости сои на ранней стадии онтогенеза: автореф. канд дис. .. канд. биол. наук : 03.0015. / Шерепитко Валентин Васильевич. – Минск, 1986. – 24 с.

176. Щербаков, В. Г. Биохимия растительного сырья / В. Г. Щербаков. – М.: Колос, 1999. – 375 с.

177. Эйнштейн, А. К теории броуновского движения / А. К. Эйнштейн // В сб.: А. Эйнштейн. Собр. соч., – М., Наука, 1966. – т. 3, – С. 118–127.

178. Электронный учебник по статистике. – М: StatSoft, 2012. – [Электронный ресурс]. – URL: http://statsoft.ru/home/textbook/default.htm (дата обращения 18.10.2017).

179. Яковлев, Г. П. Бобовые Земного шара / Г. П. Яковлев. – Л.: Наука, 1991. – 144 с.

180. Alves, B. J .R. Soybean benefit to a subsequent wheat crop in a cropping system under zero tillage / B. J. R. Alves, L. Zotarelli, R. M. Boddey, S. Urquiaga // In: Proceedings of an International Symposium «Nuclear Techniques in Integrated Plant Nutrient, Water and Soil Management». – Vienna, Austria, 2002. – P. 87–93.

181. A novel major quantitative trait locus controlling seed development at low temperature in soybean (*Glycine max*) / T. Ikeda, S. Ohnishi, M. Senda [et al.] // Theor. Appl. Genet., 2009. – Vol. 118. – P. 1477–1488.

182. Berglund, D. R. Crops vary in their tolerance to frost / In: Winter storm information. – North Dakota State University, 2005. – [Электронный ресурс]. – URL: https://www.ag.ndsu.edu/winterstorm/winter-storm-information-farm-and-ranch-information1/farm-and-ranch-crops-general/crops-vary-in-their-tolerance-to-frost (дата обращения: 11.09.2019)

183. Böhm, W. Development of soybean root system as affected by plant spacing / W. Böhm // Zeitschript fur Acker- und Pflanzenzenbau/Journal of Agronomy and Crop Science, 1977. – Vol. 144. – № 2. – P. 104–111.

184. Böhm, W. Comparison of five methods for characterizing soybean rooting density / W. Böhm, H. Maduakor, H. M. Taylor // Agronomy Journal, 1977. – Vol. 69. – № 3. – P. 415–418.

185. Brown, R. A brief account of microscopical observations made on the particles made in the months of June, July, and August, 1827, on the particles contained in the pollen of plants; and on the general existence of active molecules in organic and inorganic bodies. / In: The miscellaneous botanical works of Robert Brown/ Ed. by J.J. Bennett, 1866. – Vol. 1. – P. 466–483. [Репринтное издание] – [Электронный ресурс]. – URL: https://en.wikisource.org/wiki/The_miscellaneous_botanical_works_of_Robert_Brown/Volume_1/A_brief_account_o

f_microscopical_observations_made_on_the_particles_contained_in_the_pollen_of_plants (дата обращения: 20.03.2019)

186. Buzzell, R. I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent day length conditions / R. I. Buzzell // Canadian J. Genet. Cytol., 1971. – vol. 13. – P. 703–707.

187. Cammack, R. Oxford dictionary of Biochemistry and Molecular Biology / R. Cammack. – Oxford University Press, 2006. – P. 164.

188. Chang, R. Z. Studies on the origin of cultivated soybean / R. Z. Chang // Oil Crop of China, 1989. – Vol. 1. – P. 1–6.

189. Chen, Y. Y. Differential responses of the cultivated and wild species of soybean to dehydration stress / Y.Y. Chen., P.Y. Chen, G. De los Reyes // Crop Science, 2006. – Vol. 46. – P. 2041–2046.

190. Clegg, J. S. Properties and Metabolism of the Aqueous Cytoplasm and its Boundaries / J. S. Clegg // American Journal of Physiology, 1984. – Vol. 246. – No. 2 (Pt. 2). – P. 133–151.

191. Cold tolerance of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) during the reproductive phase / T. Gass, A. Schori, A. Fossati [et al.] // Eur. Journ. Agron., 1996. – Vol. 5. – P. 71–88.

192. Deficiency of a cytosolic ascorbate peroxidase associated with chilling tolerance in soybean / H. F. Funatsuki., H. K. Kurosaki., T. M. Murakami [et al.] // Theor. Appl. Genet., 2003. – Vol. 106. – P. 494–502.

193. Duke, S. H. Low Temperature Effects on Soybean (*Glycine max* [L.] Merr. cv. Wells) Mitochondrial Respiration and Several Dehydrogenases during Imbibition and Germination / S. H. Duke, L. E. Schrader, M. G. Miller // Plant Physiol., 1977. – Vol. 60. – P. 716–722.

194. Eastwood, R. J. Diversity and evolutionary history of lupins – insights from new phylogenies / R. J. Eastwood, C. S. Drummond, M. T. Schifino-Wittmann, C. E. Hughes // In: Lupins for Health & Wealth. / Proceedings of 12th International Lupin Conference, Fremantle, Australia; International Lupin Association – Canterbury, New Zealand, 2008. – P. 346–354.

195. Elbein, A. D. New insights on trehalose: a multifunctional molecule / A.D. Elbein, Y. T. Pan., I. Pastuszak , D. Carroll // Glycobiology, 2003. – P. 17R–27R. – URL: https://academic.oup.com/glycob/article-pdf/13/4/17R/1512415/cwg047.pdf (дата обращения: 14.02.2017)

196. Faostat. Production. Crops. Soybean. / In: The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2019. – [Электронный ресурс]. – URL: http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC (дата обращения 30.12.2019).

197. Fehr, W. R. Soybean / W. R. Fehr // In: Principles of Cultivar Development : Ed. L. Fehr & H. J. Jessen. – New York–London, 1987. – Vol. 2. – P. 533–577.

198. Funatsuki, H. Recent advances in physiological and genetics studies on chilling tolerance in soybean / H. Funatsuki, S. Ohnishi // Jpn. Agric. Res. Qual., 2009. – Vol. 43. – P. 95–101.

199. Gladsotones, J. S. Lupinus of the Mediterranean region and Africa / J. S Gladsotones // Bull. West. Austral. Depart. Of Agronomy, 1974. № 26. – 48 p.

200. Goodsell, D. S. Inside a living cell / D. S. Goodsell // Trends Biochem. Sci., 1991. – Vol. 16 (6). – P. 203–206.

201. Harlan, J. R. Crops and Man / J. R. Harlan. – Madison-Wisconsin. USA, 1975. – 295 P.

202. Hermann, F .J. A revision of the genus *Glycine* and its immediate allies / F. J. Hermann // USDA Tech. Bull., 1962. – vol. 1268. – P. 1–79.

203. Herridge, D .F. Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems / D .F. Herridge, M. B. Peoples, R. M. Boddey. // Plant and Soil, 2008. – № 311. – P. 1–18.

204. History of soybeans and soyfood in Sweden. Norway, Denmark and Finland (1737–2015) / Ed. by W. Shurtleff and A. Aoyagi. – Lafayette, USA, SoyinfoCenter, 2015. – P. 160. – [Электронный ресурс]. – URL: https://www.soyinfocenter.com/pdf/187/Scan.pdf (дата обращения 06.10.2020).

205. Holmberg, S. A. Soybeans for cool temperature climates / S. A. Holmberg // Agric. Hortic. Genetics, 1973. – Vol. 31. – P. 1–20.

206. Hume, D. J. Pod formation in soybeans at low temperatures / D. J. Hume, A .K. H. Jackson // Crop Sci., 1981. – Vol. 21. – P. 933–937.

207. Hymowitz, T. On the domestication of the soybean / T. Hymowitz // Economic Botany, 1970. – Vol. 24. – №. 4. – P. 408–421.

208. Hymowitz, T. Taxonomy of the genus Glycine, domestication and uses of soybeans / T. Hymowitz, C. A. Newell // Economic Botany, 1981. – Vol. 35. – P. 272–288.

209. International Chronostratigraphic Chart / International Commission on Stratigraphy, 2019. – [Электронный ресурс]. – URL: http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale (дата обращения 12.11.2019).

210. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants. Chapter III: Nomenclature of taxa according to their rank. Section 2: Names of families and subfamilies, tribes and subtribes. Article 18.5 / Ed. by Turland N.J. et al. – Glashütten: International Association for Plant Taxonomy, 2018. – [Электронный ресурс]. – URL: https://www.iapt-taxon.org/nomen/pages/main/art_18.html (дата обращения 06.08.2019).

211. Kendall, E. J. Trehalase activity in plant tissue cultures / E. J. Kendall, R. P. Adams, K. K. Kartha // Phytochemistry, 1990. – Vol. 29. –P. 2525–2528.

212. Kurosaki, H. Pod Setting Pattern during and after Low Temperature and the Mechanism of Cold-Weather tolerance at the flowering stage in soybean / H. Kurosaki, S. Yumoto, I. Matsukawa // Plant production science, 2003. – Vol. 6 (4). – P. 247–254.

213. Lackey, J. A. Phaseoleae / J. A. Lackey // Advances in legume systematics. – Kew. 1981. – Pt. 1. – P. 301–327.

214. Leray, C. Seven important oils, 2005. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: URL: http://www.cyberlipid.org/glycer/glyc0052.htm (дата обращения 01.04.2019).

215. Li, F. S. Discussion about the earliest cultivation area of soybean in China / F. S. Li // China Seeds, 1987. – Vol. 1. – P. 3–4.

216. Luby-Phelps, K. Cytoarchitecture and physical properties of cytoplasm: volume, viscosity, diffusion, intracellular surface area / K. Luby-Phelps // International review of Cytology, 2000. – Vol. 192. – P. 189–221.

217. *Lupinus arcticus* S. Watson arctic lupine LUAR2 / In: USDA PLANTS Database of Natural Resources Conservation Service (NRCS), 2019 – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: URL: https://plants.usda.gov/java/charProfile?symbol=LUAR2 (дата обращения 18.10.2019).

218. *Lupinus nootkatensis* Donn. ex Sims Nootka lupine LUNO / In: USDA PLANTS Database of Natural Resources Conservation Service (NRCS), 2019. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: URL: https://plants.usda.gov/java/charProfile?symbol=LUNO (дата обращения 18.10.2019).

219. Magnússon, B. Effects of introduced Nootka lupin (*Lupinus nootkatensis*) on plant succession in Iceland / B. Magnússon, S. H. Magnússon, B. D. Sigurðsson // Náttúrufræðingurinn, 2003. – Vol. 71. – P. 98–111.

220. Magnússon, B. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Lupinus nootkatensis*. / From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, 2010. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: URL: www.nobanis.org (дата обращения 18.10.2019).

221. Mapping of QTL associated with chilling tolerance during reproductive growth in soybean / H. Funatsuki, K. Kawaguchi, S. Matsuba [et al.] // Theor. Appl. Genet., 2005. – Vol. 111. – P. 851–861.

222. Mann, M. E. Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries / M. E. Mann., R. S. Bradley, M. K. Hughes // Nature, 1998. – Vol. 392 (6678). – P. 779–787.

223. McWilliams, D. A. Soybean Growth and Management Quick Guide / D. A McWilliams, D .R. Berglund, G .J. Endres. – North Dakota State University and University of Minnesota, 2004. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: URL: http://www.ag.ndsu.edu/pubs/plantsci/rowcrops/a1174/a1174w.htm (дата обращения 12.02.2019).

224. Metabolic function of glycogen phosphorylase and trehalose phosphorylase in fruit-body formation of *Flammulina velutipes* / Y. Kitamoto, A. Kobayashi, N. Mori [et al.]. // Mycoscience, 2001. – Vol. 42. – P. 143.

225. Methods for evaluation of soybean chilling tolerance at the reproductive stage under artificial climatic conditions / H. Funatsuki, S. Matsuba, K. Kawaguchi [et al.] // Plant Breeding, 2004. – Vol. 123. – P. 558–563

226. Morrison, M. J. Soybean pubescence color influences seed yield in cool-season climates / M. J. Morrison, H. D. Voldeng, R. J. D. Guillemette // Agron. J., 1994. – Vol. 86. – P. 796–799.

227. Morrison, M. J. Yield of cool-season soybean lines differing in pubescence color and density / M. J. Morrison, H. D. Voldeng, R. J. D. Guillemette, E. R. Cober // Agron. J., 1997. – Vol. 89. – P. 218–221.

228. Palmer, R. G. List of the genus *Glycine* Willd / R. G. Palmer, T. Hymowitz, R. L. Nelson– New York, 1996. – P. 10–13.

229. Pfeil, B. E. A review of the *Glycine clandestina* species complex (Fabaceae: Phaseoleae) reveals two new species / B. E. Pfeil, M. D. Tindale, L. A. Craven // J. Australian Systematic Botany. – 2001. – Vol. 14. – № 6. – P. 891–900.

230. Pfeil, B. E. New taxa in *Glycine* (Fabaceae: Phaseoleae) from northwestern Australia / B. E. Pfeil, L. A. Craven // J. Australian Systematic Botany, 2002. – Vol. 15. – № 4. – P. 565–573.

231. Population size, distribution, and symbiotic characteristics of indigenous Bradyrhizobium spp. that nodulate TGx soybean genotypes in Africa / R. C. Abaidoo, H. H. Keyser, P. W. Singleton [et al.] // Applied Soil Ecology, 2007. – Vol. 35. – P. 57–67.

232. Raven, P. H. Biogeography of the Leguminosae / P. H. Raven, R. M. Polhill // In: Advances in legume systematics. Kew, GB. 1981. – Pt. 1. – P. 27–34.

233. Saito, M. The influence of cool temperature before and after anthesis, on podsetting and nutrients in soybean plants / M. Saito, T. Yamamoto, K. Goto, K. Hashimoto // Proc. Crop Sci. Soc. Jpn., 1970. – Vol. 39. – P. 511–519.

234. Schmid, J. The behavior of three cold tolerant and a standard soybean variety in relation to the level and the duration of a cold stress / J. Schmid, E. R. Keller // Can. J. Plant Sci., 1980. – Vol. 60. – P. 821–829.

235. Selection for Cold Tolerance during Flowering in Short-Season Soybean / E. R. Cober, S. J. Molnar, S. Rai [et al.] // Crop Science, 2013. – Vol. 53. – P. 1356–1365.

236. Shumwans, C. R. Effect of temperature on protein and oil content in soybean seeds / C. R. Shumwans, M. E. Westate // American soc. Agron. Annual meeting, Madison, 1991. – P. 133.

237. Singer, M. A. Thermotolerance in *Saccharomyces cerevesiae*: the yin and yang of trehalose / Singer, M. A., Lindquist S. – TIB Tech., 1998. – Vol. 16. – P. 460–468.

238. Stone, L. R. Soybean root development and soil water depletion / L. R. Stone, I. D. Teare, C. D. Nickell, W. C. Mayaki // Agronomy Journ., 1976. – Vol 68. – № 4. – P. 677–680.

239. Transformation of tobacco with an Arabidopsis thaliana gene involved in trehalose biosynthesis as a model to increase drought resistance in crop plants / A. M. Almeida, S. S. Araújo, L. A. Cardoso // In: Genetic Variation for Plant Breeding : Ed. by J. Vollmann, H. Grausgruber, P. Ruckenbauer, eds. – Vienna: University of Natural Resources and Applied Life Sciences, 2004. – P. 285–289.

240. Varietal differences and morphology of cleistogamy in soybean / E. R. Benitez, N. A. Khan, H. Matsumura [et al.] // Crop science, 2010. – vol. 50 (1). – P 185–190.

241. Wang, L. Z. The origin, evolution and distribution of soybean / L. Z. Wang // Soybean Science, 1985. – Vol. 1. – P. 1–6.

242. Witter, S. H. Rising carbon dioxide is great for plants – 2008. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: URL: http://intranet.wcastl.org/ sites/wsmith/ upload/4914610a2dea4.PDF (дата обращения 13.11.2019).

243. Yadav, S. K. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A rewiew / S. K. Yadav // Agron. Sustain. Dev., 2010. – Vol. 30. – P. 515–527.

244. Zohary, D. Centers of diversity and centers of origin / D. Zohary // In: Genetic resources in plants. Ed. by O.H. Frankel and E. Benett. – Oxford, GB, 1970. – P. 33–42.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Календарные сроки основных фенологических фаз, вегетационный период и урожайность коллекционных сортообразцов сои при очень раннем (1-й срок) и оптимальном (2-й срок) посеве

Сортообразец	Начало цветения, ДД.ММ		Полное созревание, ДД.ММ		Вегетационный период, сут		Урожайность, г/м^2	
	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок
ПЭП-26	16.05	01.06	24.06	27.07	71	92	84,0	75,4
Магева	16.05	01.06	24.06	20.07	71	85	66,2	112,0
Светлая	16.05	01.06	24.06	20.07	71	85	69,1	144,0
Касатка	15.05	01.06	24.06	25.07	71	90	65,7	113,0
Окская	15.05	01.06	24.06	30.07	71	95	82,8	136,5
Малета	15.05	01.06	24.06	20.07	71	85	58,8	102,2
Брянская Мия	15.05	01.06	24.06	23.07	71	88	98,2	217,0
Брянская 11	15.05	01.06	16.07	29.07	93	94	83,4	153,0
Ланцентная	16.05	01.06	16.07	01.08	93	97	140,5	298,0
Свапа	16.05	01.06	24.06	30.07	71	95	88,5	265,0
Алтом	16.05	01.06	16.07	01.08	93	97	90,8	217,0
Дина	16.05	01.06	24.06	01.08	71	97	71,4	158,0
Золотистая	15.06	01.06	24.06	26.07	71	91	118,8	132,0
Эльдорадо	16.05	01.06	24.06	03.08	71	99	99,4	134,0
Аннушка	15.05	01.06	24.06	01.08	71	97	85,7	215,0
Роксолана	20.05	05.06	20.07	06.08	97	102	276,5	209,7
Спритна	20.05	01.06	20.07	05.08	97	101	205,1	273,0
Байка	20.05	05.06	29.07	06.08	106	102	209,7	204,0
Эстафета	20.05	05.06	28.07	06.08	105	102	212,5	110,8
Мальвина	20.05	05.06	28.07	06.08	105	102	280,0	273,7
Романтика	20.05	05.06	16.07	03.08	93	99	192,0	320,5
Криница	20.05	05.06	01.08	06.08	109	102	296,0	189,7
Кобза	20.05	05.06	25.07	03.08	102	99	314,8	316,0
Белоснежка	20.05	01.06	20.07	03.08	97	99	192,0	278,0
Романтика	20.05	05.06	16.07	09.08	93	105	234,2	288,0
Хор.Зел.Корм	20.05	05.06	20.07	06.08	97	102	145,14	252,0
Белгородская 48	20.05	01.06	20.07	03.08	97	99	234,2	285,7
Белгородская 143	20.05	01.06	16.07	06.08	93	102	104,0	184,0
Воронежская 31	20.05	01.06	20.07	01.08	97	97	245,14	307,4
Даурия	20.05	05.06	28.07	15.08	105	111	166,2	198,2
Нива 70	20.05	01.06	16.07	01.08	93	97	142,8	297
Соер 3	20.05	01.06	16.07	06.08	93	94	202,2	333,1

Сортообразец	Начало цветения, ДД.ММ		Полное созревание, ДД.ММ		Вегетационный период, сут		Урожайность, г/м^2	
	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок
Соер 4	20.05	01.06	16.07	03.08	93	91	156,0	236,5
Соер 7	20.05	01.06	16.07	30.07	93	87	178,2	286,8
ВНИИОЗ 31	20.05	01.06	16.07	20.07	93	77	166,8	128,5
Оресса	17.05	01.06	24.06	01.08	71	89	145,1	-
Чера 1/09	16.05	01.06	24.06	22.07	71	79	31,4	114,2
KG-20 (свет.руб)	16.05	01.06	16.07	01.08	93	89	125,7	238,2
Aldana	20.05	05.06	24.06	21.07	71	78	62,2	-
Keller	20.05	05.06	20.07	03.08	97	91	216,5	297,1
Major	20.05	05.06	01.08	08.08	109	96	248,5	282,8
Мерлин	20.05	01.06	06.08	09.08	114	97	221,1	254,2
Злата	16.05	01.06	24.06	02.08	71	90	46,8	101,7
Донская	20.05	05.06	27.07	06.08	104	94	194,8	-
К-4947	20.05	01.06	20.07	30.07	97	87	108,0	249,7
Hei-He 25	16.05	01.06	24.06	30.07	71	87	72,5	170,8
MON-22	16.05	01.06	31.07	06.08	108	94	327,4	229,1
Кордоба	16.05	01.06	08.08	08.08	116	96	245,1	286,2
Версия	20.05	05.06	01.08	15.08	109	103	329,1	-
Подяка	20.05	05.06	05.08	15.08	113	103	278,8	233,1
Мрия	20.05	13.06	05.08	20.08	113	108	298,8	236,0
Нега	20.05	05.06	05.08	08.08	113	96	224,5	247,4
Лик	20.05	07.06	06.08	13.08	114	101	277,1	205,1
Самарянка	20.05	05.06	06.08	17.08	114	105	229,7	278,2
Л-266	20.05	05.06	03.08	10.08	111	98	340,0	226,8
Optimus	20.05	07.06	30.07	10.08	110	98	275,4	221,7
Селекта 101	20.05	13.06	01.08	06.08	109	94	288,0	292,5
Славия	20.05	13.06	03.08	10.08	111	98	383,4	329,7
Азовская	20.05	13.06	06.08	25.08	114	113	257,7	237,1
Дон-21	20.05	01.06	06.08	13.08	114	101	192,0	187,4
Мечта	20.05	07.06	06.08	22.08	114	110	348,0	222,2
Ласточка	20.05	07.06	06.08	20.08	114	108	-	242,2
Дуниза	20.05	13.06	05.08	31.08	113	119	208,5	-
Дуар	20.05	07.06	06.08	20.08	114	108	264,0	214,8
Синеока	20.05	07.06	07.08	15.08	115	103	328,5	246,2
Ника	20.05	07.06	06.08	06.08	114	94	240,5	175,4
Дельта	20.05	01.06	08.08	16.08	116	104	219,4	256,5
Диэва	20.05	07.06	08.08	13.08	116	101	257,1	175,4
Валента	20.05	07.06	01.08	13.08	109	101	364,5	268,5

Сортообразец	Начало цветения, ДД.ММ		Полное созревание, ДД.ММ		Вегетационный период, сут		Урожайность, г/м^2	
	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок
Селекта 201	20.05	07.06	06.08	15.08	114	103	270,2	182,8
Фея	20.05	13.06	06.08	15.08	114	103	210,2	198,2
Ювілейна	20.05	13.06	05.08	17. 08	113	105	292,0	276,5
Фаэтон	20.05	13.06	20.07	06.08	97	94	298,2	278,2
Васильківська	16.05	01.06	30.07	13.08	107	101	336,0	292,5
Апполон	20.05	07.06	05.08	13.08	113	101	196,5	258,2
ВНИИОЗ 76	20.05	07.06	05.08	16.08	113	104	340,0	255,4
Амфор	16.05	07.06	06.08	13.08	114	101	254,2	146,2
Марианата	20.05	07.06	06.08	13.08	114	101	189,1	213,7
Приморская 13	20.05	07.06	06.08	18.08	114	106	200,5	112,0
Wass Bon	20.05	07.06	05.08	15.08	113	103	213,7	172,0
Полукультурная	20.05	07.06	06.08	15.08	114	103	233,7	177,7
Beechwood	20.05	07.06	06.08	10.08	114	98	168,5	183,4
Dong nong55-6012	20.05	07.06	08.08	22.08	116	110	172,0	152,0
Gracia	20.05	07.06	03.08	08.08	111	96	222,2	189,7
Fortuna	25.05	07.06	06.08	13.08	114	101	293,1	207,4
Диана	20.05	13.06	01.08	10.08	109	98	314,2	386,2
Эванс	20.05	07.06	02.08	10.08	110	98	310,2	199,4
КСХИ-710	20.05	07.06	06.08	13.08	114	101	173,7	156,5
Рента	20.05	13.06	07.08	06.09	115	125	296,0	280,0
Лакта	20.05	13.06	08.08	06.09	116	125	260,5	239,4
РК №2577№5	20.05	07.06	01.08	10.08	109	98	285,1	198,8
Sumu HC 8008	20.05	07.06	30.07	10.08	107	98	277,7	194,2
Верас	16.05	01.06	16.07	06.08	93	94	212,5	241,1
KG-20	16.05	07.06	06.08	10.09	114	125	343,4	-
Романо	20.05	07.06	06.08	22.08	114	110	244,0	-
Натали	20.05	13.06	06.08	24.08	114	112	210,2	262,2
Чаровницу степу	20.05	13.06	07.08	18.08	115	106	267,4	210,2
К-002	16.05	07.06	07.08	24.08	115	112	219,4	145,1
Иван Караманов	20.05	07.06	07.08	25.08	115	113	254,8	186,2
Hudson	16.05	07.06	07.08	25.08	115	113	320,0	286,8
Colby	20.05	07.06	11.08	24.08	119	112	270,8	-
Meli	20.05	13.06	08.08	20.08	116	108	287,4	142,2
Elgin	20.05	07.06	06.08	08.09	114	127	271,4	49,1
Splendor	20.05	17.06	06.08	06.09	114	125	172,0	31,4
MN 1302	20.05	07.06	08.08	09.09	116	128	181,7	240,0
OSSO	25.05	07.06	08.08	18.08	116	106	286,8	79,4

Сортообразец	Начало цветения, ДД.ММ		Полное созревание, ДД.ММ		Вегетационный период, сут		Урожайность, г/м^2	
	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок
Ronest 12/13	20.05	07.06	08.08	24.08	116	112	224,5	50,2
КСХИ 709	20.05	07.06	06.08	06.08	114	94	272,5	82,8
Shuge	24.05	07.06	06.08	06.09	114	125	234,2	135,4
Solador	20.05	07.06	06.08	06.09	114	125	310,8	137,1
PIN GD 4182	20.05	07.06	06.08	-	114	-	183,4	-
PIN GD 4197	20.05	07.06	05.08	-	113	-	105,7	-
Парма	20.05	13.06	09.08	06.09	117	125	297,1	222,2
Л-778	20.05	07.06	08.08	06.09	116	125	321,7	200,0
Веста	20.05	13.06	06.08	08.09	114	127	218,2	180,5
Лань	20.05	13.06	06.08	05.09	114	124	306,2	261,1
РВБ	20.05	13.06	08.08	06.09	116	125	207,4	106,2
РВФ	20.05	15.06	08.08	10.09	116	129	150,8	-
Селекта 302	20.05	13.06	08.08	06.09	116	125	370,2	261,7
Светлана	20.05	13.06	06.08	06.09	114	125	267,4	249,7
Армавирская 15	20.05	13.06	07.08	08.09	115	127	242,2	180,0
Дива	20.05	13.06	08.08	06.09	116	125	217,7	154,2
Приморская 81	20.05	13.06	12.08	09.09	120	128	-	90,8
Изидор	20.05	07.06	10.08	08.09	118	127	176,5	174,8
Спонсор	20.05	13.06	06.08	28.08	114	116	227,4	123,4
2611	20.05	07.06	06.08	28.08	114	116	84,5	126,2
Дуга	24.05	07.06	06.08	07.09	114	126	137,7	163,4
Julija	20.05	07.06	08.08	07.09	116	126	189,1	201,1
NS-31	16.05	07.06	08.08	07.09	116	126	248,0	278,2
Horoson	20.05	07.06	07.08	07.09	115	126	124,5	202,2
Висконсин блэк	20.05	17.06	06.08	07.09	114	126	108,0	195,4
Л-87-2418	20.05	07.06	06.08	06.09	114	125	149,7	141,7
MN 1302	20.05	07.06	08.08	06.09	116	125	213,7	-
Hendricks	20.05	07.06	09.08	06.09	117	125	262,8	257,1
Hicario Kunitz	20.05	07.06	06.08	06.09	114	125	177,7	90,2
Xiao bai dou	24.05	07.06	07.08	06.09	115	125	98,2	90,8
Донька	24.05	13.06	07.08	08.09	115	127	143,4	142,2
Soll x Дельта	20.05	13.06	09.08	10.09	117	129	116,0	77,1
Трембита	20.05	15.06	07.08	06.09	115	125	45,7	65,1
ЗСМ 2	20.05	13.06	01.08	07.09	109	126	446,2	229,7
ЗСМ 3	20.05	13.06	01.08	07.09	109	126	448,0	266,2
ЗСМ 4	20.05	13.06	01.08	06.09	109	125	121,1	206,8
К-4947	25.05	15.06	08.08	28.08	116	116	165,1	145,7

Сортообразец	Начало цветения, ДД.ММ		Полное созревание, ДД.ММ		Вегетационный период, сут		Урожайность, г/м^2	
	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок	1 срок	2 срок
К-5683	25.05	15.06	01.08	28.08	109	116	61,7	36,0
Суматра 309С	25.05	13.06	09.08	06.09	117	125	220,5	140,0
Сантана 58А02	23.05	07.06	06.08	08.09	114	127	92,5	64,5
Сафрана 87А02	23.05	07.06	06.08	22.09	114	110	202,8	50,8
Кордоба	20.05	01.06	06.08	05.08	114	93	149,7	286,2
Шама 314 А	23.05	07.06	09.08	06.09	117	125	207,4	155,4
Сигалия 204 CNT	20.05	13.06	07.08	06.09	115	125	282,2	217,1
Вилана	23.05	13.06	09.08	28.08	117	116	335,4	358,2
Свапа	20.05	01.06	24.08	30.07	71	87	121,1	265,7
Лира	20.05	07.06	16.07	06.08	93	94	82,2	294,2
Султана 162	20.05	07.06	06.08	05.08	114	93	142,8	-
Славия	20.05	13.06	08.08	10.08	116	98	272,0	329,7
Дуниза	20.05	13.06	06.08	31.08	114	119	225,7	-
Чара	20.05	01.06	06.08	10.08	114	98	252,0	-
Л-189	20.05	07.06	06.08	28.08	114	116	281,7	-
Романо	25.05	07.06	09.08	22.08	117	110	160,0	245,7
Дуар	25.05	07.06	06.08	20.08	114	108	263,4	214,8
Мечта	23.05	07.06	06.08	22.08	114	110	223,4	222,2
Альба	25.05	07.06	09.08	16.08	117	104	248,5	308,5
Predator	23.05	07.06	09.08	25.08	117	113	269,7	251,4
Амфор	20.05	07.06	07.08	13.08	107	101	166,8	146,2
Селекта 302	20.05	13.06	06.08	06.09	106	125	311,4	261,7
Дуга	20.05	07.06	06.08	06.09	106	125	234,8	163,4
Таврия	20.05	07.06	06.08	06.09	106	125	141,1	113,7
Шама 508	23.05	07.06	07.08	08.09	107	127	192,5	134,2
Шама 508 D	23.05	07.06	07.08	08.09	107	127	206,8	136,5
Весточка	20.05	13.06	07.08	12.08	107	100	234,2	333,1

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Выживаемость некоторых сортообразцов сои с максимальной заморозкоустойчивостью из питомника исходного материала после воздействия утренних заморозков на почве до минус 4,4 °С при осеннем посеве

Сортообразец	Происхождение	Выживаемость при -4,4 °С, %
Чера 1/09	Чувашский НИИСХ, Россия	50,0
Чера 1/10	Чувашский НИИСХ, Россия	40,0
Кордоба	Saatbau Linz , Австрия	50,0
Касатка	ФГБНУ, ФНАЦВ, Россия	45,5
Схидна	Институт растениеводства, Украина	41,2
Sumu HC 8008	Societe Ragt 2N, Франция	40,7
ZYD-403 (полукультурный)	ВИР, ВНИИМК, Россия	66,7
ЗСМ-3	ВНИИМК, Россия	42,9
OSSO	Societe Ragt 2N, Франция	36,4
Малета	ФГБНУ Рязанский НИИСХ, Россия	37,5
Воронежская 31	ФГБОУ ВО Воронежский ГАУ, Россия	35,9
Galles	Швейцария	35,3
Верас	НПО «Соя-Север», Белоруссия	34,6
KG-20 (свет.руб)	Евросоюз	39,3
Ronest12/13(кор.сем)	Евросоюз	35,3
Белгородская 48	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ, Россия	34,3
Сафрана 87 А 02	Societe Ragt 2N, Франция	33,3
Сиб.НИИК 315	ФГБНУ Сибирский НЦ, Россия	30,8
Hudson	Канада	33,3
Трембита	ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Россия	31,8
Иван Караманов	ФГБНУ Хабаровский ДНИИСХ, Россия	30,0
Hicario Kunitz	Италия	27,8
Азовская	ВНИИ сорго и зерновых культур, Россия	28,6
Белоснежка	УкрНИИ растениеводства, Украина	28,9
Золотистая	ФГБНУ Омский АНЦ, Россия	27,3
Версия	Институт растениеводства, Украина	27,3
Васильківська	Институт растениеводства, Украина	27,6
К-1007(культ)	ВИР, Россия	25,0
Dong nong 55-6012	Провинция Хэйлунцзян	26,1
Белгородская 143	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ, Россия	24,1
Злата	УкрНИИМК, Запорожье, Украина	25,0
Донская	ВНИИМК, Донская ОС, Россия	25,0
Магева	ФГБНУ, ФНАЦВ, Россия	22,2
Байка	Институт растениеводства, Украина	22,9
Нива 70	ФГБНУ, Алтайский НЦ, Россия	23,1
УСХИ-6	ФГБНУ ВО Ульяновский ГАУ, Россия	23,1
Фея	Институт растениеводства, Украина	23,5
Рента	ВНИИМК, Россия	22,9
Дива	ВНИИ сорго и зерновых культур, Россия	22,9

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Выживаемость сортообразцов сои из питомника экологического сортоиспытания после воздействия заморозков на почве до минус 4,4 °С при осеннем посеве

Сортообразец	Происхождение	Выживаемость при -3 °С, %	Выживаемость при -4,4 °С, %
Селекта 302	ООО «СОКО», Россия	61,5	0,0
Суматра 309 С	Societe Ragt 2N, Франция	67,5	5,0
Л-10-136	ВНИИМК, Россия	62,7	25,5
Сепия А 02	Societe Ragt 2N, Франция	73,4	26,6
Шама 508 D	Societe Ragt 2N, Франция	64,5	29,0
Амфор	Euralis Semences , Франция	11,5	7,7
Шама 508	Societe Ragt 2N, Франция	40,6	12,5
Шама 314 А	Societe Ragt 2N, Франция	75,0	12,5
Л-10-77	ВНИИМК, Россия	40,3	15,6
Сантана 58А03	Societe Ragt 2N, Франция	58,7	4,3
Сафрана 87А02	Societe Ragt 2N, Франция	44,4	16,7
Кордоба	Saatbau Linz , Австрия	81,5	7,4
Сигалия 204CNT	Societe Ragt 2N, Франция	57,6	21,2
Вилана	ВНИИМК, Россия	88,1	11,9
Донская 9	ВНИИМК ДОС, Россия	47,6	0,0
Лира	ВНИИМК, Россия	50,0	8,3
Свапа	ФГБНУ Орёл, Россия	82,0	17,0
Голдор х Базалия	ВНИИМК, Россия	44,4	5,6
Сайдина 36086	Societe Ragt 2N, Франция	50,0	0,0
Сайдина 36086 R	Societe Ragt 2N, Франция	68,6	17,1
Султана 162	Societe Ragt 2N, Франция	65,9	17,1
Славия	ВНИИМК, Россия	47,3	10,9
Дуниза	ВНИИМК АОС, Россия	67,2	11,9
Лика	ВНИИМК, Россия	62,2	8,9
Чара	ВНИИМК, Россия	85,7	7,1
Л-189	ВНИИМК, Россия	72,0	16,0
Романо	ВНИИМК ДОС, Россия	68,3	17,1
Дуар	ВНИИМК АОС, Россия	62,2	13,5
Мечта	ВНИИМК, Россия	60,9	13,0
Оресса	Агропром-МДТ, Россия	60,9	17,4
Альба	ВНИИМК, Россия	75,8	21,2
Predator	Сербия	57,1	5,7
Таврия	НПО Нови Сад, Сербия	69,2	5,1
Solador	Франция	62,9	8,6
Парма	ВНИИМК, Россия	51,5	15,2
Изидор	Euralis Semences , Франция	84,2	15,8
Л-10-73	ВНИИМК, Россия	45,2	12,3
Л-10-124	ВНИИМК, Россия	40,3	10,4

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО
№ 70389

Соя

ИРБИС

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **22.04.2019**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 8355366** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **10.11.2016**

Патентообладатель(и)
ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : **БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА**
БУДНИКОВ Е.Н., ВАЙЛОВА А.В., ЗЕЛЕНЦОВ С.В., МОШНЕНКО Е.В., ОЛЕЙНИК В.И., ТКАЧЕВА А.А., ТРУНОВА М.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений

Врио председателя **О.С. Лесных**

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ
№ 10235

Соя
Glycine max (L.) Merr.

ИРБИС

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА
БУДНИКОВ ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ
ВАЙЛОВА АЛЕНА ВЛАДИМИРОВНА
ЗЕЛЕНЦОВ СЕРГЕЙ ВИКТОРОВИЧ
МОШНЕНКО ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА
ОЛЕЙНИК ВИКТОР ИГНАТЬЕВИЧ
ТКАЧЕВА АНТОНИНА АЛЕКСАНДРОВНА
ТРУНОВА МАРИНА ВАЛЕРИЕВНА

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ **№ 8355366** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **10.11.2016 г.**
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 22.04.2019 г.

Врио председателя ***О.С. Лесных***

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

ПРОТОКОЛ № 1 от 23.12.2019 г.
заседания экспертной комиссии по масличным, техническим, прядильным, эфиромасличным и лекарственным культурам

ПРИСУТСТВОВАЛИ

ПРЕДСЕДАТЕЛЬ - Лесных Ольга Серговна	- врио председателя ФГБУ "Госсорткомиссия"
СЕКРЕТАРЬ - Ливанская Галина Александровна	- начальник отдела технических культур ФГБУ "Госсорткомиссия"
Андросова Олеся Викторовна	- начальник отдела ФГБУ "Россельхозцентр"
Бодин Андрей Борисович	- председатель правления Союза сахаропроизводителей России
Воловик Валентина Тимофеевна	- заведующая отделом полевого кормопроизводства ФГБНУ "ФНЦ Всероссийский институт кормов им. В.Р. Вильямса"
Куликов Михаил Александрович	- заместитель начальника отдела технических культур ФГБУ "Госсорткомиссия"
Михилев Анатолий Васильевич	- генеральный ди ректор Национального союза селекционеров и семеноводов
Мордовин Александр Николаевич	- президент Национального союза производителей ячменя, солода, хмеля и пивобезалкогольной продукции
Перекосова Дарья Олеговна	- агроном отдела технических культур ФГБУ "Госсорткомиссия"
Рожмина Татьяна Александровна	- заведующий лабораторией селекционных технологий филиала ФГБНУ "ФНЦ ЛК"-"ВНИИ льна"
Рубцов Алексей Владимирович	- генеральный директор Национального союза производителей ячменя, солода, хмеля и пивобезалкогольной продукции
Савченко Ольга Михайловна	- ведущий научный сотрудник отдела агробиотехнологии ФГБНУ "ВНИИ лекарственных и ароматических растений"
Саламатин Владимир Николаевич	- заместитель председателя ФГБУ "Госсорткомиссия"
Самусь Михаил Викторович	- исполнительный директор Некомерческой организации "Саморегулируемая организация Национальной ассоциации производителей семян кукурузы и подсолнечника"
Санакин Александр Валентинович	- президент Российского соевого союза
Скорикова Ирина Ивановна	- главный агроном отдела технических культур ФГБУ "Госсорткомиссия"
Старцев Виктор Иванович	- заместитель директора ФГБНУ "ВНИИ фитопатологии"
Талеева Дарина Александровна	- заместитель директор Департамента растениеводства, механизации, химизации и защиты растений Минсельхоза России
Трунова Марина Валериевна	- заместитель директора ФГБНУ " ФНЦ ВНИИ масличных культур им. В.С. Пустовойта", академик РАН
Шуравина Екатерина Иршатовна	- ведущий консультант отдела Департамента координации деятельности организации в сфере сельскохозяйственных наук Минобрнауки России

ПОВЕСТКА ДНЯ ЗАСЕДАНИЯ ЭКСПЕРТНОЙ КОМИССИИ

I. Об итогах сортоиспытания масличных, технических, прядильных, эфиромасличных и лекарственных культур и изменениях в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию в РФ, с 2020 года.
II. Рассмотрение предложений отдела технических культур по вопросу отклонения заявок на допуск к использованию и выдачу патента масличных, технических, прядильных, эфиромасличных и лекарственных культур.

I. Экспертная комиссия на основе анализа результатов государственных испытаний масличных, технических, прядильных, эфиромасличных и лекарственных культур приняла решение:

1. Впервые включить в Госреестр:

Код заявки	Селекционное достижение	Регионы допуска	Примечание
	Горчица белая		
8153501	**БЭЛЛА**	1 - 12	
8057020	**ЖЕМЧУЖИНА**	1 - 12	
8153505	**СВЕТЛАНКА**	1 - 12	
	Горчица сарептская		
8057021	**ВИКТОРИЯ**	1 - 12	
8153504	**ПЕРВОТАРОВСКАЯ**	1 - 12	
	Горчица черная		

8057620	Д 9.9 Х П 3 5	1 - 12
8057623	ДЗ 3 Х О 2	1 - 12
8057767	ДМ 175	1 - 12
8057621	ДР 11 Х ДР 34	1 - 12
8261323	МЕТЕОР	6
8057622	МЗ 5 Х Ф 09	1 - 12
8057762	МН 31 Х ЕО 1	1 - 12
8261327	МОЛНИЯ	4, 6
8261321	ПРИЛИВ	5
8356263	РМС 133	5
8261795	СИУ	7
8261324	СКАЛА	7
8261329	СТИХИЯ	4
8262595	ТОРЕРО	6
8261328	ТОРНАДО	4
8057765	Ф 3 Н 12 Х Ф 2 О 22	1 - 12
8261682	ФДР 18 Б 1086	4, 6, 7
8261684	ФДР 18 Б 1089	4, 6
8261681	ФДР 18 Б 4020	4
8057766	Х 77.1 Х Е 12.3	1 - 12
8057761	ЦР 7.6.1 Х Ф 10.1	1 - 12
8261325	ЦУНАМИ	4, 6
	Соя	
8262346	АЛЬБЕНГА	5
8262360	АЛЬТОНА	5
8356442	АМАДЕА	6
8262345	АУРЕЛИА	5, 12
8261471	БАРС	6, 8
8261200	ВЕЗЕЛИЦА	5, 7
8261470	ВИТА	5, 6, 8
8356321	ВОЛГОГРАДКА 2	8
8261536	ЕСГ 1711	8
8457421	ИРИСТОН	6
8262030	КОРА	6
8262408	ЛИДЕР 10	5
8262031	ПАРУС	6
8261871	ПОКРОВСКАЯ	8
8261835	ПРОНЯ	12
8262443	СИБИРИАДА	3, 10, 11
8261855	СК ВИОЛА	6
8355821	СК ФАРТА	5, 6, 8
8261124	СОПРАПА	5
8261997	ТОПАЗ	12

8261199	**БЛЕСТЯЩАЯ**	3, 5, 7	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262217	**ВИКОНТ**	3, 5, 6	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262543	**ГМАКС 531**	5, 6	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262536	**ГРАПТ**	5, 6, 12	Не имеет преимуществ перед стандартом
8261552	**ЕСГ 142**	5, 6, 7, 8, 12	Не имеет преимуществ перед стандартом
8261550	**ЕСГ 161**	5, 12	Не имеет преимуществ перед стандартом
8261551	**ЕСГ 1721**	5, 6, 7, 8	Не имеет преимуществ перед стандартом
8261998	**КОЛОРИТНАЯ**	12	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262218	**КОРНЕТ**	3, 5, 6, 8	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262222	**ЛАЙМА**	3, 5, 6, 8, 9	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262221	**МАЙЯ**	5	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262539	**МИРА**	5, 6, 12	Не имеет преимуществ перед стандартом
8152811	**НЕПИТА**	6	Непоставка запрошенных образцов и материалов
8261125	**РЖТ СИРОКА**	5, 6, 7	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262400	**СГ 0517**	5	Не имеет преимуществ перед стандартом
8261854	**СК ДОКА**	3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12	Не имеет преимуществ перед стандартом
8262276	**ТРАВИЦА**	5, 6, 8, 9	Непоставка запрошенных образцов и материалов

Председатель экспертной комиссии **/ Лесных О.С. /**

Секретарь **/ Ливанская Г.А. /**

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ
№ 11248

Соя
Glycine max (L.) Merr.

БАРС

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА
БУДНИКОВ ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ
ЗЕЛЕНЦОВ СЕРГЕЙ ВИКТОРОВИЧ
МОШНЕНКО ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА
ОЛЕЙНИК ВИКТОР ИГНАТЬЕВИЧ
САЕНКО ГАЛИНА МИХАЙЛОВНА
ТКАЧЕВА АНТОНИНА АЛЕКСАНДРОВНА
ТРУНОВА МАРИНА ВАЛЕРИЕВНА

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ **№ 8261471** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **14.11.2017 г.**
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 16.09.2020 г.

Врио председателя ***О.С. Лесных***

ПРИЛОЖЕНИЕ З

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 75752

Соя

ИНЕЙ

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **06.04.2021**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 8153248** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **09.10.2018**

Патентообладатель(и)
ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : **БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА**
БУДНИКОВ Е.Н., ЗЕЛЕНЦОВ С.В., МОШНЕНКО Е.В., САЕНКО Г.М., ТКАЧЕВА А.А., ТРУНОВА М.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений

Председатель ***М.Ю. Александров***

ПРИЛОЖЕНИЕ И

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ
№ 11568

Соя
Glycine max (L.) Merr.

ИНЕЙ

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА
БУДНИКОВ ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ
ЗЕЛЕНЦОВ СЕРГЕЙ ВИКТОРОВИЧ
МОШНЕНКО ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА
САЕНКО ГАЛИНА МИХАЙЛОВНА
ТКАЧЕВА АНТОНИНА АЛЕКСАНДРОВНА
ТРУНОВА МАРИНА ВАЛЕРИЕВНА

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ **№ 8153248** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **09.10.2018 г.**
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 06.04.2021 г.

Председатель ***М.Ю. Александров***

ПРИЛОЖЕНИЕ К

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 78532

Соя

БАРГУЗИН

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **25.04.2022**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 8057389** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **14.08.2019**

Патентообладатель(и)
ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'
ФГБУН СИБИРСКИЙ ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ СО РАН

Автор(ы) : **БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА**
БУДНИКОВ Е.Н., ДОРОФЕЕВ Н.В., ЗЕЛЕНЦОВ С.В., КАТЫШЕВА Н.Б., ЛУКОМЕЦ А.В., МОШНЕНКО Е.В., ПОМОРЦЕВ А.В., ТРУНОВА М.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений

Председатель ***М.Ю. Александров***

ПРИЛОЖЕНИЕ Л

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ
№ 12170

Соя
Glycine max (L.) Merr.

БАРГУЗИН

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

ФГБУН СИБИРСКИЙ ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ СО РАН

Авторы -

БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА
БУДНИКОВ ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ
ДОРОФЕЕВ НИКОЛАЙ ВЛАДИМИРОВИЧ
ЗЕЛЕНЦОВ СЕРГЕЙ ВИКТОРОВИЧ
КАТЫШЕВА НАТАЛЬЯ БАИРОВНА
ЛУКОМЕЦ АРТЕМ ВЯЧЕСЛАВОВИЧ
МОШНЕНКО ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА
ПОМОРЦЕВ АНАТОЛИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ
ТРУНОВА МАРИНА ВАЛЕРИЕВНА

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ **№ 8057389** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **14.08.2019 г.**
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 25.04.2022 г.

Председатель *М.Ю. Александров*