

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

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата сельскохозяйственных наук

Краснодар – 2025

Диссертационная работа выполнена в федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта»

Научный руководитель:

Зеленцов Сергей Викторович,
доктор сельскохозяйственных наук,
член-корреспондент РАН

Официальные оппоненты:

Зотиков Владимир Иванович,
доктор сельскохозяйственных наук,
член-корреспондент РАН, профессор,
ФГБНУ «Федеральный научный центр
зернобобовых и крупяных культур»,
научный руководитель

Зеленов Андрей Анатольевич,
кандидат сельскохозяйственных наук,
ООО «Пластилин», директор отдела
селекции и семеноводства

Ведущая организация:

ФГБНУ «Федеральный Ростовский
аграрный научный центр»

Защита диссертации состоится «17» февраля 2025 г. в 10:00 ч на заседании диссертационного совета: 35.2.019.05 на базе ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина» по адресу: 350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13 (гл. корпус, 1 этаж, ауд. 106).

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет им. И.Т. Трубилина», по адресу 350044, г. Краснодар, ул. Калинина 13 и на сайтах: <http://www.kubsau.ru> и Высшей аттестационной комиссии – <https://vak.gisnauka.ru/>

Автореферат разослан «26» декабря 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Коваль А.В.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Соя - очень ценная белково-масличная культура мирового земледелия, является лидером среди возделываемых зернобобовых культур во всем мире. Внутривосточный 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.

В современной России соя успешно выращивается не менее чем в 40 субъектах Федерации. Основные посевные площади расположены в Дальневосточном, Центральном, Южном, Приволжском и Сибирском федеральных округах. Однако в большинстве районов интенсивного соевосаждения в Южном, частично в Центральном и Приволжском федеральных округах, в последние два десятилетия, количество осадков во второй половине лета заметно снижается, а частые суховейные ветры способствуют развитию позднелетних засух, подтверждая тенденцию нарастающего потепления и сезонной аридизации юга России. 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.

Одним из перспективных путей решения этой проблемы может быть сдвиг посева на более ранние сроки, что повысит эффективность использования растениями сои осенне-зимних запасов влаги, обеспечит более благоприятные условия для формирования семян и завершения их полного налива до наступления позднелетних засух. Для этого требуются специализированные холодо- и заморозкоустойчивые сорта южного экотипа. При посеве в очень ранние сроки такие сорта должны быстрее прорасти при пониженных положительных температурах почвы и без повреждений выдерживать возможные возвратные заморозки. При возделывании в оптимальных по увлажнению условиях и при оптимальных сроках посева такие сорта должны обеспечивать урожайность не ниже обычных слабо холодоустойчивых 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.

Степень разработанности темы. Исследования, проведенные начиная с 20-х годов XX века Б.В. Скворцовым (1927), В.А. Золотницким (1951), Сунь Син-дун (1958), В.Б. Енкеным (1959), И.Ф. Беликовым (1961), П.М. Жуковским (1964), Н.И. Корсаковым (1971), А.К. Лещенко (1978), Ю.П. Мякушко (1984), В.М. Степановой (1985) и многими другими, описывают культурную сою, как довольно теплолюбивым растением с повышенным

требованием к суммам активных температур. Оценка исходного материала сои на устойчивость к низким положительным и отрицательным температурам изложена в работах В.Б. Енкена (1971), В.И. Сичкаря (1984, 1985) и др. Проблемы повышения эффективности селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои наиболее полно рассмотрены в работах В.А. Золотницкого (1951, 1982), В.Б. Енкена (1959), S.A. Holmberg (1973), Т. Нумовитц (1981), Г.С. Посыпанова (1984), В.И. Сичкаря (1990), М.П. Гуреева (1991), Н. Kurosaki (2003), E.R. Cober (2013). Исследования, проведенные И.И. Тумановым (1967), S.H. Duke (1977), С.И. Лебедевым (1982), В.В. Полевым (1989), Н.Ф. Funatsuki (2003), Е.И. Кошкиным (2010) и многими другими затронули физиолого-биохимические процессы, происходящие в растениях, при воздействии низких положительных и отрицательных температур. Изучение характера наследования холодо- и морозоустойчивости проводилось неоднократно J. Schmid (1980), M.J. Morrison (1994, 1997), Н. Funatsuki (2005), Т. Ikeda (2009), E.R. Cober (2013).

Накопленные знания все еще недостаточны для успешной и эффективной работы по созданию исходного материала для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои.

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, 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 работы. Проведена сравнительная оценка существующих полевых и лабораторных методов оценки сои по признакам холодо- и заморозкоустойчивости в фазы семядольных и примордиальных листьев. Для обеспечения надёжности оценки исходного материала 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 прорасти и развиваться при пониженных положительных температурах почвы, и без повреждений выдерживать кратковременные заморозки до минус 5 °С на начальных этапах онтогенеза.

Установлены температурные и временные критерии устойчивости сои к отрицательным температурам и выявлена матричная разнокачественность исходного материала сои по холодо- и заморозкоустойчивости. Выделено три этапа отклика растений сои на непрерывное воздействие отрицательных температур.

Впервые в мире разработана криоколлоидная гипотеза заморозкоустойчивости сои. В рамках этой гипотезы показано, что сохранение переохлажденного 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 разработано уравнение расчета индексов термодинамической устойчивости цитозолей сои Cr к отрицательным температурам.

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.

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.

Криоседиментационный метод позволяет провести массовую оценку исходного материала сои для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов.

В результате комплексного использования полевых, лабораторных и криоседиментационного методов оценки на холодоустойчивость, было

выделено четыре линии сои с высокими индексами холодоустойчивости, пригодных для использования в селекции в качестве холодоустойчивых сортов и как источники этого признака для гибридизации.

Практическая значимость разработанных новых, и оптимизированных полевых и лабораторных методов оценки сои по признакам холодо- и заморозкоустойчивости подтверждена авторским свидетельством № 70389 на холодоустойчивый сорт сои Ирбис южного экотипа; авторским свидетельством № 73195 на холодоустойчивый сорт Барс южного экотипа; авторским свидетельством № 75752 на холодоустойчивый сорт Иней южного экотипа; авторским свидетельством № 78532 на холодоустойчивый сорт Баргузин.

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. Очень ранний холодо- и заморозкоустойчивый сорт северного экотипа Баргузин.

Степень достоверности и апробация результатов исследований подтверждается значительным объемом экспериментальных данных, накопленных в результате многолетних 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 ученых «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» г. Краснодар, 2011 г.; на IV международной научно-практической конференции «Научно-техническое

творчество молодежи – путь к обществу, основанному на знаниях», г. Москва, 2012 г.; на 9-ой международной школе молодых ученых «Системная биология и биоинформатика, SBV-2017» г. Ялта, 2017 г., а также результаты работы и выводы ежегодно докладывались в виде аспирантского отчета 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 РФ. Получено 4 авторских свидетельств и 4 патента на сорта сои.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 222 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. 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, селекционной методической помощи при проведении фенологических и биометрических измерений и анализе полученных результатов.

Благодарность. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, члену-корреспонденту РАН, доктору сельскохозяйственных наук С. В. Зеленцову; ведущему научному сотруднику отдела сои ВНИИМК Е. В. Мошненко; сотрудникам отдела сои; ведущему научному сотруднику лаборатории молекулярно-генетических исследований ВНИИМК С. А. Рамазановой; заведующему лабораторией физиолого-биохимической адаптации СИФИБР СО РАН кандидату биологических наук Н. В. Дорофееву, и научному сотруднику этой лаборатории Н. Б. Катышевой.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 Культура сои (обзор литературы). На основании анализа литературных источников в данной главе изложены история происхождения, распространение и народно-хозяйственное значение культуры, ботаническая характеристика. Основное внимание уделено требованиям сои к теплу, устойчивости растений к низким положительным и отрицательным температурам и селекции сои на холодоустойчивость, а также основным методам оценки исходного материала. Рассмотрены физиолого-биохимические процессы и генетические исследования данных признаков.

Глава 2 Условия, материал и методы проведения исследований.
Основные полевые и лабораторные исследования проводили в 2011–2019 гг. на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар, расположенном в степной части Западного Предкавказья на 45° 04' с. ш. и 39°03' в. д.

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

- на центральной экспериментальной базе 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.

- 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.

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 (В.П. Бражник и др., 1999; В.В. Пушкин и др., 2003).

При выполнении полевых и лабораторных исследований наблюдения за растениями, их измерения и учеты проводили в соответствии с методическими указаниями по селекции сои, принятой во ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК (Ю.П. Мякушко и др., 1984).

Материалом исследований являлись оригинальные семена из питомника исходного материала, предварительного сортоиспытания, экологического сортоиспытания, а также сортообразцы сои из мировой коллекции ВИР, сорта ВНИИМК, а также других отечественных и зарубежных научных учреждений.

Сравнительную оценку лабораторных методов определения заморозкоустойчивости проводили на 15 сортах и линиях сои селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК.

Для исследования динамики осмотического давления клеточного сока (ОДКС) в тканях сои в фазу семядольных и примордиальных листьев использовали рефрактометр PR-101a по методике Н.Н. Третьякова (1990).

Все статистические расчеты выполняли с использованием соответствующих алгоритмов в изложении В.Ю. Урбаха, Б.А. Доспехова, Г.Н. Зайцева и электронного учебника по статистике StatSoft.

Глава 3. Методы выделения исходного материала и селекция холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои (результаты исследования)

3.1 Полевые методы оценки сои на холодо- и заморозкоустойчивость

Для оценки селекционного материала на холодо- и заморозкоустойчивость нами были использованы прямые полевые методы в очень ранние, оптимальные и подзимние сроки посева.

В 2011 году на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК при очень раннем посеве (1-я декада апреля) и при оптимальном (3-я декада апреля) были изучены 197 коллекционных образцов сои по признаку холодо- и морозоустойчивости, а также реакции на длину дня.

Очень ранние посевы позволяют 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 провести не удалось.

Для обеспечения гарантированного воздействия пониженных положительных и отрицательных температур воздуха на всходы сои, 226 сортообразцов из питомников экологического сортоиспытания и исходного материала были высеяны в поле 8 октября 2011 г. Учет выживших растений был произведен 31 октября после утренних заморозков до минус 4,4 °С. Подсчитывалось общее количество взошедших растений, и выживших.

Самой морозоустойчивой оказалась полукультурная (*G. gracilis*) форма сои ZYD-403 (таблица 1). Достаточно высокую выживаемость (34,3–50,0 %) при заморозках до минус 4,4 °С показали сортообразцы культурной сои: Чера-1, Кордоба, Воронежская 31, Верас и Белгородская 48. Доля выживших растений в пределах остальных образцов сои была менее 10 %.

Таблица 1 – Выживаемость некоторых сортообразцов сои с максимальной морозоустойчивостью из питомника исходного материала после воздействия осенних утренних заморозков на почве до минус 4,4 °С

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

| Сортообразец | Происхождение | Выживаемость растений при 4,4 °С, % |
|-----------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
| ZYD 403 | ВИР, ВНИИМК, Россия | 66,7 |
| Чера 1 | ФГБНУ Чувашский НИИСХ, Россия | 50,0 |
| Кордоба | Saatbau Linz, Австрия | 50,0 |
| 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 |
| Шама 508 | Societe Ragt 2N, Франция | 12,5 |
| Амфор | Euralis Semences, Франция | 7,7 |

Осенний посев позволил провести оценку сортообразцов сои на морозоустойчивость в естественных полевых условиях при воздействии отрицательных температур. Однако фенотип и реакция растений на осенние посевы существенно отличаются от весенних сроков посева.

3.2 Лабораторные методы оценки морозоустойчивости сои

Лабораторные методы оценки холодо- и морозоустойчивости исходного материала сои проводили в несколько этапов. На первом этапе изучали

реакцию образцов сои при температуре от минус 1 до минус 6 °С и заданной экспозицией – 6 часов, в фазу семядольных и примордиальных листьев.

В фазу семядольных листьев выживаемость растений большинства генотипов была низкой, отдельные сортообразцы при температуре минус 2 °С погибли полностью (таблица 2).

Таблица 2 – Степень заморозкоустойчивости незакаленных растений некоторых сортообразцов сои в фазу семядольных и примордиальных листьев
ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2010 г.

| Сорт, линия | Доля выживших растений (%) при отрицательных температурах, °С | | | | |
|-----------------------------|---|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Фаза семядольных листьев | | | | | |
| Валента | 12,5 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Альба | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Ли́ра | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Славия | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Парма | 14,3 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Фаза примордиальных листьев | | | | | |
| Валента | 10,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Альба | 44,4 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Ли́ра | 70,0 | 10,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Славия | 66,7 | 33,3 | 33,3 | 0,0 | 0,0 |
| Парма | 40,0 | 40,0 | 40,0 | 30,0 | 10,0 |

В фазу примордиальных листьев при воздействии температуры минус 4 °С заморозкоустойчивость сортообразцов Славия, Парма составила 33,3 и 40 %. А 10 % растений сорта Парма выдержали 6-ч. экспозицию при минус 6 °С.

3.3 Матрикальная разнокачественность по заморозкоустойчивости сои

Анализ полученных в полевых и лабораторных условиях результатов оценки заморозкоустойчивости сортообразцов сои показал, что при воздействии околокритических отрицательных температур (минус 2–4 °С) часть из генетически однородных растений в пределах сортообразца сохраняет свою жизнеспособность, а другие в этих же условиях замерзают. Возможно, это внутрисортовая матрикальная разнокачественность семян, связанная с неодинаковой массовой долей и балансом биохимических компонентов семян.

Для подтверждения вклада матрикальной разнокачественности в признак заморозкоустойчивости отобранные растения индивидуально обмолачивались вручную по отдельным узлам. В результате проведенных экспериментов установлено, что потомство одного растения может иметь различную степень выживаемости, не всегда совпадая с родоначальными растениями.

3.4 Криокolloидный метод оценки сортообразцов сои на заморозкоустойчивость

3.4.1 Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур

Для изучения динамики охлаждения сои в условиях отрицательных температур использовали группу 10-дневных растений, для этого использовали выносной термодатчик цифрового термометра, к которому плотно прижимали и фиксировали гипокотили растений.

Было выявлено три последовательных этапа реакции растений на отрицательные температуры (рисунок 1).

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.

Второй этап длительностью 3–8 ч, позволяет выявить и количественно оценить заморозкоустойчивость растений в условиях отрицательных температур.

Третий этап ведет 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.

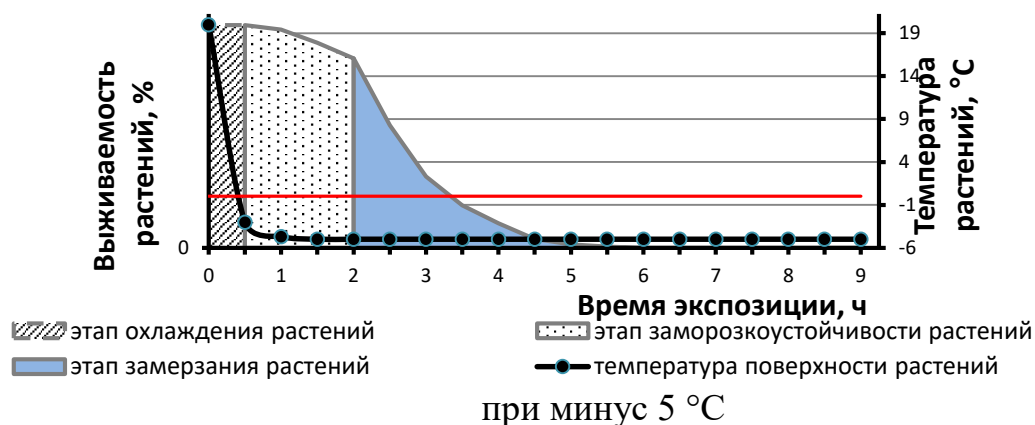


Рисунок 1 – Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур, сорт сои Вилана при минус 5 °С, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2011 г.

3.4.2 Гипотезы и возможные механизмы заморозкоустойчивости.

Для исследования возможных механизмов отклика цитоплазмы сои на отрицательные температуры нами было сформулировано три гипотезы.

1. Гипотеза метастабильности жидкой фазы переохлажденной цитоплазмы (жидкостная модель) предполагает, что при отрицательных температурах она ведет себя как переохлажденная жидкость (рисунок 2). Такая жидкость способна кристаллизироваться в результате спонтанного формирования центров кристаллизации, локального изменения плотности в результате механических сотрясений, или непрерывного сублимационного испарения одного из компонентов среды. Согласно жидкостной модели, при одном и том же атмосферном давлении концентрация цитоплазмы будет монотонно возрастать за счет испарения воды.

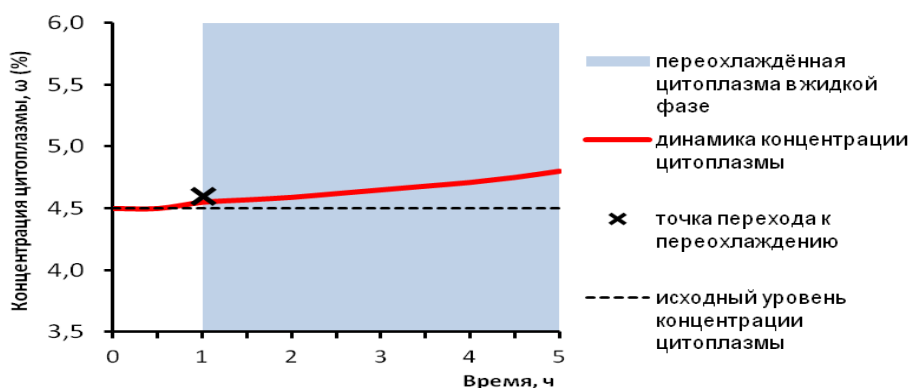


Рисунок 2 – Жидкостная модель динамики концентрации переохлажденной цитоплазмы ω (%) при промораживании.

2. Гипотеза ячеистой кристаллизации цитоплазмы (кристаллизационная модель) подразумевает постепенное замерзание клеточного сока при достижении отрицательных температур. Общая концентрация жидкой фазы клеточного сока на начальных этапах замерзания будет возрастать (рисунок 3), но после размораживания должна вернуться к исходному уровню за счет разбавления рассолов размороженной водой. Дальнейшее нахождение цитоплазмы в замороженном состоянии приведет к сублимационным потерям воды и увеличению концентрации клеточного сока.

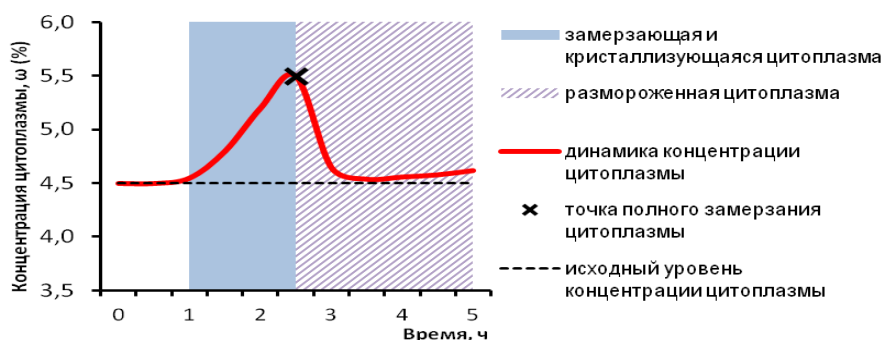


Рисунок 3 – Кристаллизационная модель динамики концентрации цитоплазмы ω (%) при промораживании.

3. Гипотеза отсроченной криогенной седиментации коллоидов клеточного сока (криоколлоидная модель) основана на том, что жидкая фаза цитоплазмы 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. Точка начала замерзания коллоидных растворов намного ниже, чем у истинных растворов (рисунок 4). Концентрация цитозоля в период начального охлаждения может немного снизиться вследствие понижения электрического заряда на поверхности коллоидных мицелл. Дальнейшее снижение поверхностных зарядов приведет к начальной стадии их агрегации (коагуляции). Общая концентрация цитозоля при этом должна резко снизиться

до уровня ниже исходного. Длительное сохранение в замороженном состоянии будет приводить к повышению его концентрации.

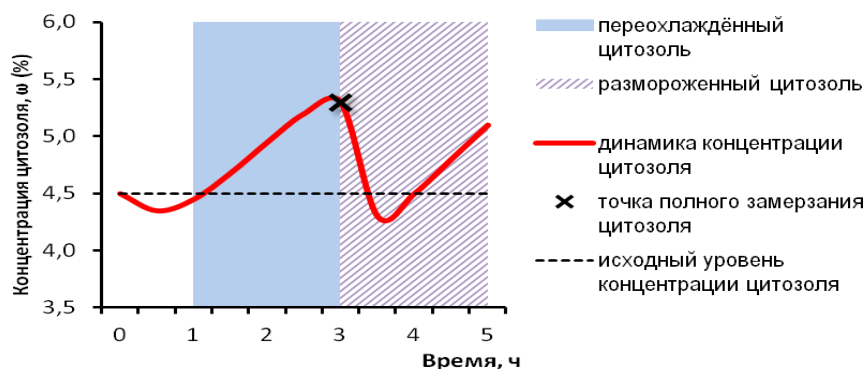


Рисунок 4 – Коллоидная модель динамики концентрации цитозоля ω (%) при промораживании.

3.4.3 Экспериментальная проверка гипотез заморозкоустойчивости

Для экспериментальной проверки был заложен эксперимент в лабораторных условиях при температуре минус 4 °С у сортов сои Чара и Парма, отличающихся друг от друга устойчивостью на начальных этапах онтогенеза. Исходная концентрация цитозоля в фазу примордиальных листьев у растений сорта Чара составила 4,2 %, у сорта Парма – 5,5 %, через 0,5 ч после начала охлаждения, снизилась до 3,9 % и 4,8 %. Дальнейшее воздействие отрицательных температур повлекло за собой увеличение концентрации цитозоля вплоть до точек промерзания цитозоля растений (рисунок 5).

Растения сорта Чара заморзли через 2,5 ч экспозиции, а растения сорта Парма – через 3,5 ч. В связи с этим дальнейший отжим и определение концентрации цитозолей проводили после размораживания растений в течение 1 ч. У образцов обоих сортов, отобранных через 0,5 ч после фиксации полного промораживания растений, отмечено резкое снижение концентрации цитозоля ниже исходного (до начала промораживания) уровня: до 4,0 % у сорта Чара, и до 5,3 % – у сорта Парма. В последующих пробах концентрация клеточного сока стала опять возрастать.

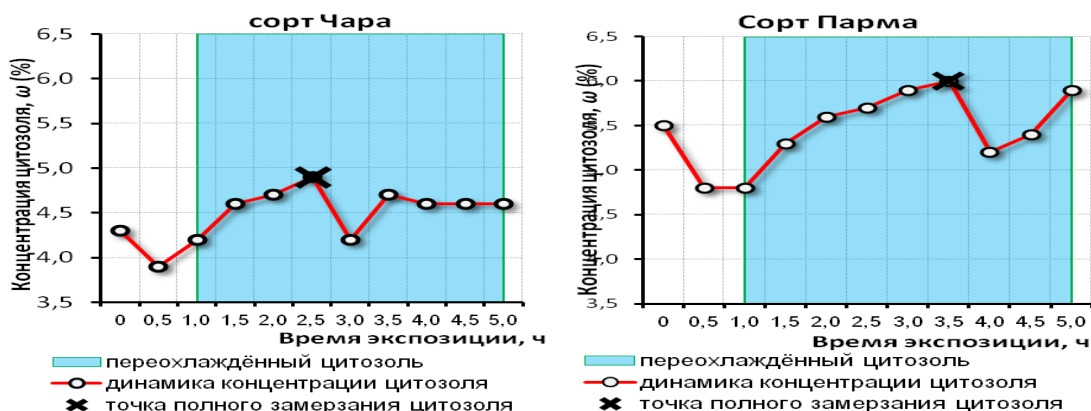


Рисунок 5 – Динамика концентрации цитозоля ω (%) в растениях сортов Чара и Парма при 5-часовой экспозиции при температуре минус 4 °С.

Анализ результатов показал, что динамика концентрации клеточного сока на фоне отрицательных температур (минус 4 °С) у сортов Чара и Парма наиболее адекватно описывается коллоидной моделью.

3.4.4 Физико-химические свойства цитозоля сои при переохлаждении

Литературные данные свидетельствуют, что температурные точки замерзания коллоидных растворов намного ниже, чем у истинных растворов, поэтому следующий эксперимент заключался в промораживании клеточного сока сои в течение 5 ч до минус 5 и 15 °С (рисунок 6).

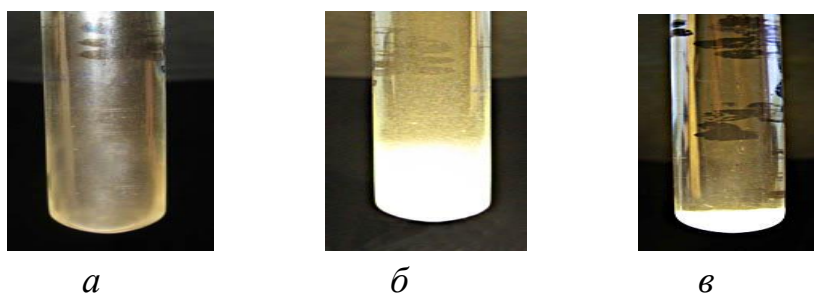


Рисунок 6 – Развитие седиментационного процесса при промораживании профильтрованного клеточного сока сои, сорт Лира.

- а* – исходное состояние цитозоля, конц. раствора – 4,7 %;
- б* – после промораживания при минус 5 °С, конц. раствора – 3,6 %;
- в* – после промораживания при минус 15 °С, конц. раствора – 2,8 %.

Прозрачность клеточного сока в пробирке на рисунке 6а определяется тем, что коллоидные мицеллы равномерно распределены в растворе, а их линейные размеры меньше длин волн видимого спектра света. Исходная концентрация цитозоля у сорта Лира в этом эксперименте составила 4,7 %.

На рисунке 6б помутнение клеточного сока в верхней части пробирки вызвано коагуляционным укрупнением коллоидных частиц. Светлая взвесь в нижней половине пробирки – седиментировавшие коллоидные коагуляты. На рисунке 6в процессы коагуляции и седиментации, в основном, уже завершены. На дне пробирки сформировался непрозрачный осадок из макрокоагулятов, остаточная концентрация цитозоля составила 2,8 %.

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

Теоретические положения криоколлоидной гипотезы и проведенные эксперименты 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, фаза семядольных и примордиальных листьев (1)
2. Определение концентрации цитозоля в образцах после 5–7 ч (вероятный период воздействия заморозка) промораживания при заданных околочритических отрицательных температурах (например, при минус 4, или минус 5 °С).

3. Определение концентрации цитозоля в образцах после 5–7 ч промораживания при сверхкритических отрицательных температурах (при минус 15 °С), при которых коагулирует и седиментирует в осадок основная часть коллоидов цитозоля.

4. Все три значения используют для определения степени холодо- и заморозкоустойчивости на основе разработанного нами уравнения.

$$Cr = \frac{(\omega_{cr} - \omega_{scr})}{(\omega_{in} - \omega_{cr})} = \frac{\Delta\omega_2}{\Delta\omega_1}, \quad (1),$$

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.

Согласно уравнению (1), 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.

Практическую применимость данного метода оценивали при изучении клеточного сока линий сои, впервые выделившихся в 2013 г., при очень ранних посевах (26 марта 2016 г.) (таблица 3).

Слабозаморозкоустойчивые сортаобразцы при температуре минус 5 °С отличались повышенным снижением концентрации цитозоля (на 25–27 относ. %), а при минус 15 °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, отличалась меньшим снижением концентрации цитозоля при минус 5 °С – на 21–22 относ. %, а при минус 15 °С концентрация их цитозолей понизилась уже на 0,5–0,6 абс. %, или 13–15 относит. %. Индекс составил $Cr = 0,45–0,55$.

У образцов с повышенной заморозкоустойчивостью (до минус 5 °С), концентрация цитозоля при температуре минус 5 °С составила всего 10–12 относ. %. При минус 15 °С концентрация их цитозолей уменьшилась значительно – на 1,4–1,6 абс. %, или на 34–43 относит. %. Индексы данной группы сортаобразцов варьировали в пределах $Cr = 2,67–2,80$.

Таблица 3 – Сортные 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. | Происхож- дение, гибридная комбинация | Исход- ная кон- центра ция ци- тозоля, ω_{in} (%) | Концентрация цитозоля после промораживания, ω_{sed} (%) | | Разница концентраций исходного и седимен- тировавш. цитозоля при -5 °С, $\Delta\omega_1 (\omega_{in} - \omega_{cr})$ | | Разница кон- центраций седименти- ровавш. цитозоля при -5 и -15 °С, $\Delta\omega_2 (\omega_{cr} - \omega_{scr})$ | | 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 |
| 2256 | Predator | 4,9 | 3,6 | 3,4 | 1,3 | 27 | 0,2 | 6 | 0,15 |
| Средняя заморозкоустойчивость, до минус 3,5 °С | | | | | | | | | |
| – | Вилана (ст.) | 5,0 | 3,9 | 3,4 | 1,1 | 22 | 0,5 | 13 | 0,45 |
| 2242 | Aldana | 5,2 | 4,1 | 3,5 | 1,1 | 21 | 0,6 | 15 | 0,55 |
| 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 |
| 2723 | Л 2577 × Aldana | 5,0 | 4,5 | 3,1 | 0,5 | 10 | 1,4 | 38 | 2,80 |
| 3169 | Л 2577 × Aldana | 5,3 | 4,7 | 3,1 | 0,6 | 11 | 1,6 | 34 | 2,67 |

В 2016–2017 гг. изучали 35 нерасщепляющихся гибридных потомств поколений F_6 – F_7 с повышенной холодоустойчивостью из конкурсного сортоиспытания. В условиях 2016 г. по совокупности признаков высокой урожайности и индексов холодоустойчивости ($Cr = 2,67$ – $2,80$) были выделены линии Д-2723/16 (Л-2577 × Aldana), Д-2717/16 (ИО Парма) и Д-2845/16 (Белогорская × Фора) (таблица 4). Линия сои Д-2723/16 (Л-2577 × Aldana) под названием «Ирбис» с 2019 г. была допущена к использованию в Центрально-Черноземном и Северо-Кавказском регионах. Линия Д-3169/16 (Л-2577 × Aldana) на широте Краснодара (45°), отличалась низкорослостью – 51–53 см при очень раннем посеве, и 76–78 см – при оптимальном посеве. Поэтому дальнейшее испытание проводили в СИФИБР СО РАН, расположенный в Иркутской области. В 2022 г. линия Д-3169/16 под коммерческим названием «Баргузин» была допущена к использованию в Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском, Средне-Волжском, Уральском и Восточно-Сибирском регионах.

Наиболее перспективные линии сои были повторно испытаны в 2017 г. при сверхраннем и оптимальном сроках посева (таблица 5).

Холодоустойчивые и высокопродуктивные линия сои Д-907/17 (Д-2717/16), под названием «Барс» в 2020 г. включен в Госреестр и допущен к использованию в Северо-Кавказском и Нижневолжском регионах РФ и линия Д-901/17 (Л-2845/16), под названием «Иней» допущена в 2021 г. по Северо-Кавказскому региону.

Таблица 4 – Сравнительная урожайность холодоустойчивых сортообразцов сои при очень раннем и оптимальном сроках посева

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016 г.

| № делян- ки | Происхождение | Очень ранний срок (3 я декада марта) | | Оптимальный срок (3 я декада апреля) | | Индекс холодо- Устойчи- вости, <i>Cr</i> |
|-------------------|---------------------|---|---------------------------|---|---------------------------|--|
| | | вегета- ционный период, сутки | урожаи- ность, т/га | вегета- ционный период, сутки | Урожай- ность, т/га | |
| 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 |
| 3169 | Л 2577 × Aldana | 117 | 1,81 | 93 | 1,81 | 2,67 |
| – | Лира (стандарт 1) | 107 | 1,54 | 98 | 1,89 | 0,08 |
| – | Славия (стандарт 2) | 127 | 1,96 | 112 | 1,98 | 2,67 |
| Среднее | | 125 | 1,98 | 111 | 2,55 | – |
| НСР ₀₅ | | – | 0,37 | – | 0,21 | – |

Таблица 5 – Сравнительная урожайность лучших холодоустойчивых сортообразцов сои при очень раннем и оптимальном сроках посева

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2017 г.

| № делян- ки | 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 |
| 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 (стандарт) | 129 | 3,41 | 111 | 1,97 |
| Среднее | | 129 | 3,44 | 114 | 2,30 |
| НСР ₀₅ | | – | 0,23 | – | 0,17 |

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 отрицательных температур. Ограничением метода выделения исходного материала при осенних посевах являются очень короткие фотопериоды (длина дня в октябре менее 12 ч.); вероятность понижения температуры воздуха 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 $\pm 0,5$ °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 объем 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 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 замерзнуть. 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 – переохлажденная в клетках тканей растений цитоплазма в жидкой фазе; 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 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 переохлажденной цитоплазмы (жидкостная модель); гипотеза ячеистой кристаллизации цитоплазмы (кристаллизационная модель); гипотеза отсроченной криогенной седиментации коллоидов цитоплазмы (криоколлоидная модель).

11. Установлено, что сохранение в жидкой фазе переохлажденной 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 переохлажденного 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 расчетов 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 составляет $Cr = 2,67-2,83$.

14. По совокупности признаков индексов холодоустойчивости ($Cr = 2,67-2,80$) и высокой урожайности наибольший интерес для селекции холодо- и заморозкоустойчивых сортов сои представляют линии Л-2723/16, Л-2717/16 (ИО Парма), Л-2845/16 (Белогорская \times 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 \times 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 ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Зеленцов, С. В. Высокобелковый холодоустойчивый сорт Ирбис / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, А. А. Ткачёва, С. А. Рамазанова, М. В. Трунова, Е. Н. Будников, **Л. А. Бубнова**, В. И. Олейник. // Масличные культуры, 2017. – Вып. 3 (171). – С. 115–119.
2. 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.
3. Зеленцов, С. В. Среднеранний сорт сои Барс / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Г. М. Саенко, М. В. Трунова, А. А. Ткачёва, Е. Н. Будников, **Л. А. Бубнова**, С. А. Рамазанова. // Масличные культуры, 2019. – Вып. 1 (177). – С. 138–142.
4. Зеленцов, С. В. Обоснование критериев селекционного отбора форм сои с повышенной заморозкоустойчивостью на основе явления криогенной седиментации цитокolloидов (обзор) / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, **Л. А. Бубнова** // Масличные культуры, 2019. – Вып. 2 (178). – С. 128–143.
5. Зеленцов, С. В. Среднеранний холодоустойчивый сорт сои Иней / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, М. В. Трунова, А. А. Ткачёва, Г. М. Саенко, С. А. Рамазанова. // Масличные культуры, 2019. – Вып. 3 (179). – С. 160–164.
6. Зеленцов, С. В. Холодоустойчивый сорт сои северного экотипа Баргузин / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, М. В. Трунова, А. В. Лукомец, С. А. Рамазанова и др. // Масличные культуры, 2020. – Вып. 1 (181). – С. 132–139.

Публикации в других изданиях:

7. **Бубнова, Л. А.** Оценка эффективности отбора заморозкоустойчивых форм при искусственном промораживании растений сои / **Л. А. Бубнова** // В сборнике: Инновационные направления исследований в селекции и технологии возделывания масличных культур. Сб. материалов 6-й межд. конференции молодых ученых и специалистов – Краснодар: ГНУ ВНИИМК Россельхозакадемии, 24–25 февраля 2011 г. – С. 136–140.
8. **Бубнова, Л. А.** Особенности лабораторного определения заморозкоустойчивости сои на ранних этапах онтогенеза / **Л. А. Бубнова** // В сборнике: Научное обеспечение агропромышленного комплекса. Материалы 5-й Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых – Краснодар: Кубанский ГАУ, 22–24 ноября 2011 г., том. II. – С. 727–728.
9. **Бубнова, Л. А.** Отбор заморозкоустойчивых генотипов сои на ранних этапах онтогенеза / Л. А. Бубнова, С. В. Зеленцов // В сборнике: Современные тенденции в сельском хозяйстве. Сб. тр. I Межд. интернет-конференции – Казань: ФГАОУ ВПО Казанский (Приволжский) Федеральный университет, 15–17 октября 2012 г. – С. 39–43.
10. Зеленцов, С. В. Роль цитокolloидов в формировании морозо- и заморозкоустойчивости яровых культур на примере сои и льна / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Л. Г. Рябенко, В. С. Зеленцов, Е. Н. Будников, **Л. А. Бубнова** и др. // Науч.-метод. журнал: Проблемы современной науки и образования, 2015. – № 12 (42). – С. 102–107.

11. Мошненко, Е. В. Выделение холодоустойчивых линий сои со стабильной урожайностью при сверхранних и оптимальных сроках посева / Е. В. Мошненко, **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов // В сборнике: Современные тенденции развития науки и технологий. Сб. трудов XX МНПК – Белгород, 30 ноября 2016 г. – № 11. – Часть 4. С. 20–24.

12. **Бубнова, Л. А.** Colloidal method of distribution of soy initial material with high cold stability / **Л. А. Бубнова**, Е. В. Мошненко, С. В. Зеленцов // Systems Biology and Bioinform.: Abstract of The Ninth International Young Scientist School, SBB-2017. – Yalta, Republic of Crimea, Russia, 25–30 June 2017. – P. 19–20.

13. Зеленцов, С. В. Современные небиотехнологические методы селекционно-генетического улучшения сои / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Г. М. Саенко, **Л. А. Бубнова**, В. С. Зеленцов // В книге: VII Congress of Vavilov Society of Geneticists and Breeders (VSG&B) and Associate Symposiums – Saint-Petersburg, Russia, 25–30 June 2019. – P. 19–20.

Авторские свидетельства и патенты:

1. Авторское свидетельство № 70389. Сорт сои Ирбис: заявл. 10.11.2016 зарегистрир. 22.04.2019 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, А. В. Вайлова, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, В. И. Олейник, А. А. Ткачёва, М. В. Трунова; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

2. Авторское свидетельство № 73195. Сорт сои Барс: заявл. 14.11.2017 зарегистрир. 16.09.2020 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, В. И. Олейник, Г. М. Саенко, А. А. Ткачёва, М. В. Трунова; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

3. Авторское свидетельство № 75752. Сорт сои Иней: заявл. 09.10.2018 зарегистрир. 06.04.2021 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Г. М. Саенко, А. А. Ткачёва, М. В. Трунова; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

4. Авторское свидетельство № 78532. Сорт сои Баргузин: заявл. 14.08.2019 зарегистрир. 25.04.2022 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, А. В. Лукомец, М. В. Трунова и др.; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

5. Патент на селекционное достижение № 10235. Соя *Glycine max* (L.) Merr. Ирбис: заявл. 10.11.2016 зарегистрир. 22.04.2019 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, А. В. Вайлова, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, В. И. Олейник, А. А. Ткачёва, М. В. Трунова; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

6. Патент на селекционное достижение № 11248. Соя *Glycine max* (L.) Merr. Барс: заявл. 14.11.2017 зарегистрир. 16.09.2020 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, В. И. Олейник, Г. М. Саенко, А. А. Ткачёва, М. В. Трунова; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

7. Патент на селекционное достижение № 11568. Соя *Glycine max* (L.) Merr. Иней: заявл. 09.10.2018 зарегистрир. 06.04.2021 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Г. М. Саенко, А. А. Ткачёва, М. В. Трунова; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

8. Патент на селекционное достижение № 12170. Соя *Glycine max* (L.) Merr. Баргузин: заявл. 14.08.2019 зарегистрир. 25.04.2022 / **Л. А. Бубнова**, Е. Н. Будников, С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, А. В. Лукомец, М. В. Трунова и др.; патентообладатель ФГБНУ «ФНЦ им. В.С. Пустовойта».

Научное издание

БУБНОВА ЛЮБОВЬ АЛЕКСАНДРОВНА
МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ХОЛОДОУСТОЙЧИВЫХ ГЕНОТИПОВ ПРИ
СЕЛЕКЦИИ СОИ ДЛЯ РАННИХ СРОКОВ ПОСЕВА

Подписано в печать 2025 г. Формат 60x84¹ /₁₆
Усл. печ. л. – 1,0. Тираж 100 экз. Заказ №
Типография Кубанского государственного аграрного университета
350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13