

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Семенова Елена Александровна

**ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОБОСНОВАНИЕ
РОЛИ АДАПТАЦИИ СОИ В ПОВЫШЕНИИ УРОЖАЙНОСТИ**

Специальность 06.01.01 – Общее земледелие, растениеводство

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора сельскохозяйственных наук

Научный консультант:
доктор сельскохозяйственных наук,
профессор Тихончук Павел Викторович

Благовещенск – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	7
ГЛАВА 1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИИ И УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	16
Выводы по первой главе.....	29
ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	30
2.1 Климатические и почвенные условия районов исследования	30
2.1.1 Характеристика климатических и погодных условий в период проведения полевых опытов	30
2.1.2 Характеристика почвенных условий проведения полевых опытов.....	50
2.2 Объекты исследования	53
2.3 Методы исследования.....	59
2.3.1 Методика проведения полевых и вегетационных опытов.....	59
2.3.2 Оценка устойчивости растений сои к болезням	63
2.3.3 Биохимические методы исследования.....	65
2.3.4 Статистическая обработка полученных результатов	69
Выводы по второй главе.....	71
ГЛАВА 3 ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ <i>G. MAX</i> И <i>G. SOJA</i> К УСЛОВИЯМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ	72
3.1 Адаптация <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к условиям внешней среды в период прорастания.....	77
3.1.1 Влияние условий внешней среды на прорастание семян <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	77
3.1.2 Влияние условий внешней среды на энзиматическую активность <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> в период прорастания	80
3.2 Адаптация <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к условиям внешней среды в течение вегетационного периода.....	88

3.2.1 Влияние условий внешней среды на прохождение фенологических фаз роста и развития <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	88
3.2.2 Влияние условий внешней среды на энзиматическую активность <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> в течение вегетационного периода	90
3.3 Адаптация <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к условиям внешней среды в период созревания семян.....	98
3.3.1 Влияние условий внешней среды на формирование, развитие и созревание семян <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	98
3.3.2 Влияние условий внешней среды на энзиматическую активность <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> в период созревания семян	101
Выводы по третьей главе.....	108
ГЛАВА 4 АДАПТАЦИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ <i>G. MAX</i> И <i>G. SOJA</i> К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ	
4.1 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к высокой и низкой положительным температурам с участием антиоксидантной системы	112
4.1.1 Влияние высокой положительной температуры на рост, развитие и показатели продуктивности <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	117
4.1.2 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к высокой положительной температуре с участием антиоксидантных ферментов	119
4.1.3 Влияние высокой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов в листьях и семенах <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	131
4.1.4 Влияние низкой положительной температуры на рост, развитие и показатели продуктивности <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	134
4.1.5 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к низкой положительной температуре с участием антиоксидантных ферментов	137
4.1.6 Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов в листьях и семенах <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	146
4.2 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к избыточному и недостаточному увлажнению почвы с участием антиоксидантной системы.....	149

4.2.1 Влияние избыточного и недостаточного увлажнения почвы на рост, развитие и показатели продуктивности <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	152
4.2.2 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к избыточному и недостаточному увлажнению почвы с участием антиоксидантных ферментов	156
4.2.3 Влияние избыточного и недостаточного увлажнения на содержание низкомолекулярных антиоксидантов в листьях и семенах <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	168
4.3 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к различной продолжительности дня с участием антиоксидантной системы.....	173
4.3.1 Влияние различной длительности дня на рост, развитие и показатели продуктивности <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	175
4.3.2 Адаптация и устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к различной длительности дня с участием антиоксидантных ферментов	177
4.3.3 Влияние различной длительности дня на содержание низкомолекулярных антиоксидантов в листьях и семенах <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	184
Выводы по четвертой главе.....	186
ГЛАВА 5 УСТОЙЧИВОСТЬ <i>G. MAX</i> И <i>G. SOJA</i> К БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ	188
5.1 Устойчивость сои к поражению почвенной (корневой) инфекцией	195
5.1.1 Влияние погодных условий на развитие корневой гнили сои	195
5.1.2 Изменение энзиматической активности в корнях и листьях сои при поражении возбудителями корневой гнили.....	199
5.2 Устойчивость <i>G. max</i> и <i>G. soja</i> к поражению листостеблевыми инфекциями.....	205
5.2.1 Влияние погодных условий на развитие листостеблевой инфекции <i>G. max</i> и <i>G. soja</i>	205
5.2.2 Изменение энзиматической активности в листьях сои при поражении листостеблевыми инфекциями	211
5.3 Устойчивость сои к заражению фитопатогенами семян и проростков..	219

5.3.1 Влияние зараженности семян сои фитопатогенами на их биохимический состав и продуктивность	219
5.3.2 Изменение энзиматической активности в семенах и проростках сои при поражении фитопатогенами	223
Выводы по пятой главе	229
ГЛАВА 6 АДАПТАЦИЯ СОИ К АГРОКЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ВЫРАЩИВАНИЯ	230
6.1 Урожайность сои при выращивании в различных агроклиматических условиях	232
6.2 Изменение химического состава семян сои при выращивании в различных агроклиматических условиях	242
6.3 Изменение энзиматической активности сои при выращивании в различных агроклиматических условиях, взаимосвязи с урожайностью, содержанием белка и жира	267
Выводы по шестой главе	283
ГЛАВА 7 ЭКОНОМИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВЫРАЩИВАНИЯ СОРТОВ СОИ В РАЗЛИЧНЫХ АГРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ	284
Выводы по седьмой главе	288
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	289
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	292
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	293
ПРИЛОЖЕНИЯ	361
Приложение А Метеорологические условия	362
Приложение Б Удельная активность и множественные молекулярные формы пероксидазы и каталазы в онтогенезе сои	367
Приложение В Влияние высокой и низкой положительной температуры на удельную активность пероксидазы и каталазы сои	386
Приложение Г Влияние высокой и низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов	398
Приложение Д Влияние избыточного и недостаточного увлажнения почвы на удельную активность пероксидазы и каталазы сои	409

Приложение Е Влияние избыточного и недостаточного увлажнения почвы на содержание низкомолекулярных антиоксидантов.....	419
Приложение Ж Влияние различной длительности дня на удельную активность пероксидазы и каталазы сои	426
Приложение К Влияние различной длительности дня на содержание низкомолекулярных антиоксидантов.....	432
Приложение Л Распространенность и развитие болезней сои.....	436
Приложение М Удельная активность пероксидазы и каталазы в корнях и листьях сои при поражении фитопатогенами.....	439
Приложение Н Удельная активность пероксидазы и каталазы в семенах и проростках сои при поражении фитопатогенами.....	447
Приложение П Значимость и вклад факторов в накопление белка и жира семенами сои.....	451
Приложение Р Параметры экологической пластичности и стабильности....	456
Приложение С Содержание аминокислот и жирных кислот в семенах сои, выращенной в различных агроклиматических условиях.....	458
Приложение Т Удельная активность ферментов в семенах сои, выращенной в различных агроклиматических условиях.....	464
Приложение У Внедрение результатов исследований.....	466

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) – одна из важнейших белково-масличных культур в мировом земледелии. По своему химическому составу она уникальна. Содержание белка в сортах сои составляет от 34% до 48% в зависимости от генотипа, почвенно-климатических условий и технологий выращивания этой культуры. Помимо белка она содержит более 20% масла, которое является источником незаменимых жирных кислот – линолевой (53%) и α -линоленовой (8%), содержит необходимые для организма человека аминокислоты, витамины, минеральные вещества, изофлавоноиды, фосфолипиды (Сингх Г., 2014).

Данной культуре отводится важная роль в решении продовольственной безопасности страны. Острый дефицит как пищевого, так и кормового белка ощущается во многих странах мира, он усиливается в связи с динамичным ростом народонаселения планеты. В России дефицит белка составляет 1,4 млн. т (из них одна половина – кормового белка, другая – пищевого) (Питебская В.С., 2012). В связи с этим расширение соевого производства актуально и продиктовано необходимостью импортозамещения пищевой и кормовой соевой продукции. Согласно отраслевой программе Российского Соевого Союза производство сои в России к 2020 году должно быть доведено до 7 млн. 177 тыс. тонн. Для решения этой задачи Россия располагает земельными, агроклиматическими, водными ресурсами, уникальным сортовым потенциалом и многолетним опытом возделывания сои (Отраслевая программа..., 2014).

До недавнего времени возделыванием сои в России преимущественно занимались в Дальневосточном (Амурской области, Приморском и Хабаровском краях, Еврейской автономной области) и Южном (Краснодарском крае) федеральных округах. С 2004-2008 гг. значительный рост производства сои произошел в Центральном федеральном округе (Белгородской области) (Шевченко Н.С., Смуров С.И., Зеленская Т.И., 2010).

Основной резерв увеличения производства сои в России – расширение посевных площадей за счет Европейского региона, прежде всего областей Южного, Центрального и Приволжского федеральных округов (Отраслевая программа..., 2014). Однако это может быть затруднено вследствие отсутствия сортов, приспособленных к местным условиям и сортовой агротехники. В связи с этим становится актуальным вопрос интродукции сои (Посыпанов Г.С., 2007; Кобозева Т.П., 2007), подбор генотипов для каждой агроклиматической зоны должен осуществляться с учетом результатов испытания в различных экологических условиях с использованием эффективных методов тестирования (Стрижова Ф.М., 2005). Это позволит получить более полную информацию о продуктивности и устойчивости к стрессовым ситуациям.

Амурская область является идеальным регионом для производства сои, так как имеет соответствующие агроклиматические условия, здесь находится северный ареал дикорастущей сои (*Glycine soja* Siebold & Zucc), обладающей высоким адаптивным потенциалом (Ала А.Я. и др., 2009; Иваченко Л.Е., Коничев А.С., 2016). Однако потенциальную продуктивность сортов сои не всегда удается реализовать из-за значительных перепадов дневных и ночных температур, неравномерного выпадения осадков, низких температур в начале вегетационного периода и раннего осеннего похолодания.

Экономический ущерб посевам сои наносят также болезни, вызывающие гибель всходов и поражение корневой системы, среди которых наиболее вредоносные грибные инфекции (фузариоз, аскохитоз, пероноспороз, церкоспороз, септориоз и др.), а также бактериальные (бактериальная угловатая пятнистость) и вирусные (мозаика сои), от поражения ими снижается не только количество, но и качество получаемой продукции (Дубовицкая Л.К., Положиева Ю.В., 2014).

Основой получения высокого и стабильного урожая сои является адаптивная интенсификация растениеводства, предусматривающая рациональное формирование устойчивых агроценозов с учетом

контрастности, нестабильности экологических условий. В адаптивном растениеводстве повышенные требования предъявляются не только к продукционным способностям сорта, но и его адаптивности к стрессовым погодно-климатическим ситуациям, устойчивости к патогенам, надежности и стабильности по вегетации (Синеговская В.Т. и др., 2016).

Создание сортов сои, сочетающих высокую продуктивность с устойчивостью, – задача труднодостижимая. Успех этой работы в значительной мере зависит от понимания механизмов адаптации и устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям окружающей среды. Наиболее перспективным в настоящее время является биохимический подход, причем изучение биохимической адаптации целесообразно проводить на ферментативном уровне. Весьма ценную информацию в этом плане дает исследование множественных молекулярных форм ферментов (Конарев В.Г., 1983, 2001; Markert C.L., 1975; Nevo E. et al., 1986; 1988).

Степень разработанности темы. Изучением биохимических механизмов адаптации сои к условиям выращивания занимались О.А. Селихова (2003), П.В. Тихончук (2004), С.И. Лаврентьева (2011), Л.Е. Иваченко (2012). Однако исследования проводились со зрелыми семенами или проростками сои. Вместе с тем, для оценки адаптационного потенциала сортов сои необходимо изучение активности и состава электрофоретических спектров важнейших ферментов в онтогенезе.

Для разработки системы адаптивного растениеводства необходимо оценить устойчивость растений сои в экстремальных условиях (гипо- и гипертермии, избыточного и недостаточного увлажнения, различной длительности дня) с применением морфобиометрических и биохимических методов диагностики, базирующихся на представлениях о механизмах адаптации растений к стрессам.

Одно из направлений адаптивного растениеводства – это обеспечение фитосанитарного благополучия агрофитоценозов сои, которое невозможно без использования устойчивых сортов. В связи с этим возникает

необходимость эффективной оценки сортов сои как для дальнейшего использования непосредственно в адаптивном растениеводстве, так и в качестве исходного материала для селекции на устойчивость.

Следовательно, представляется актуальным проведение разносторонних исследований по изучению адаптации сои и поиска путей и способов повышения её продуктивности и устойчивости в соответствующих, зачастую экстремальных погодно-климатических условиях выращивания.

Цель и задачи исследований. Цель исследований – теоретически и экспериментально обосновать роль адаптации в повышении продуктивности и устойчивости сои к неблагоприятным воздействиям и разработать систему оценки её адаптивного потенциала.

Задачи:

1. Определить особенности онтогенетической адаптации культурной и дикорастущей сои к условиям внешней среды по энзиматической активности.
2. Исследовать влияние неблагоприятных абиотических факторов (гипо- и гипертермии, избыточного и недостаточного увлажнения, различной длительности дня) на рост, развитие и продуктивность растений сои, выявить особенности антиоксидантной защиты культурной и дикорастущей сои.
3. Определить болезнеустойчивость культурной и дикорастущей сои к фитопатогенам с различным типом питания, оценить роль антиоксидантных ферментов в формировании устойчивости растений сои.
4. Изучить влияние агроклиматических условий региона выращивания сои на урожайность и биохимические показатели семян, охарактеризовать адаптивность сортов сои, включенных в исследование.
5. Оценить возможности использования активности и гетерогенности ферментов для диагностики устойчивости сои к абиотическим и биотическим факторам.
6. Разработать систему оценки адаптивных свойств сои для выявления генотипов, обеспечивающих формирование высокопродуктивных и экологически устойчивых агрофитоценозов.

7. Определить экономическую эффективность выращивания сортов сои в различных агроклиматических условиях.

Научная новизна. Впервые дана оценка адаптивных свойств сои по параметрам пластичности, гомеостатичности, стрессоустойчивости, стабильности по урожайности и показателям качества семян при выращивании в контрастных агроклиматических условиях (Амурской, Саратовской, Оренбургской областей и Хабаровского края). Установлена динамика изменения активности и электрофоретических спектров пероксидаз и каталаз в процессе прорастания, развития и созревания растений *G. max* и *G. soja*, различающихся адаптационным потенциалом, и в зависимости от метеорологических условий. Определены механизмы антиоксидантной защиты, действующие при выращивании сои в экстремальных условиях (гипо- и гипертермия, избыточное и недостаточное увлажнение почвы, различная длительность дня). Доказаны различия в защитных реакциях у контрастных по устойчивости *G. max* и *G. soja* при заражении патогенами с разным типом питания: *Fusarium solani* (некротроф), *Septoria glycines* (гемибиотроф), *Perenospora manshurica* (биотроф). Установлено, что устойчивость растений сои к возбудителям болезней связана с изменением активности ферментов в ответ на внедрение патогена и не зависит от изначальной активности пероксидазы и каталазы в листьях сои. Выявлены формы ферментов, которые можно использовать в качестве маркеров устойчивости сои к абиотическим и биотическим факторам. Разработана система оценки адаптивных свойств сои с использованием визуальных, морфобиометрических, биохимических и статистических методов.

Теоретическая и практическая значимость. Выявлены межсортовые и межвидовые различия сои в активности и электрофоретических спектрах пероксидаз и каталаз при прорастании, в период вегетации и на стадии формирования и налива семян. Обоснована роль антиоксидантной защиты в адаптации и устойчивости *G. max* и *G. soja* к гипо- и гипертермии, избыточному и недостаточному увлажнению почвы, различной длительности

дня, воздействию фитопатогенов. Результаты изучения адаптации сои позволили дифференцировать сорта сои по их адаптивным свойствам, урожайности, качеству семян, для дальнейшего использования в адаптивном растениеводстве и селекции. Разработана шкала для сравнительной оценки ферментативной активности (пероксидазы и каталазы) в семенах, проростках и листьях сои.

Результаты исследований внедрены в ФГБНУ «ФНЦ агrobiотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» и в сельскохозяйственных предприятиях Амурской области: ЗАО «Агрофирма АНК», ЗАО(НП) «Агрофирма «Партизан»», использованы в изданном в 2016 году производственно-практическом справочнике «Система земледелия Амурской области». Основные теоретические положения и практические результаты диссертационной работы используются в учебном процессе ФГБОУ ВО Дальневосточный ГАУ для подготовки бакалавров и магистрантов по направлению «Агрономия» при преподавании профильных дисциплин «Растениеводство», «Адаптивное растениеводство», «Экологические основы интегрированной защиты растений».

Работа выполнена в рамках программы НИР Министерства сельского хозяйства России, тема «Оценка агроэкологической адаптивности сортов сои», является частью тематического плана ФГБОУ ВО Дальневосточного ГАУ, тема «Биохимическая адаптация культурной и дикой сои» (номер госрегистрации 0120.0503579).

Методология и методы исследований. Методологической основой исследований явился системный подход в познании механизмов адаптации сои к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам внешней среды и её взаимосвязи с урожайностью растений. Теоретическую основу исследований составили законы биологии, экологии, положения адаптивного растениеводства, теории статистики и вероятности. Для проверки выдвинутых положений и решения поставленных задач использовались следующие методы исследований: теоретический анализ литературных

источников; эксперимент в естественных и смоделированных контролируемых условиях; анализ и синтез экспериментальных данных; статистическая обработка результатов эксперимента.

Основные положения, выносимые на защиту:

- особенности онтогенетической адаптации *G. max* и *G. soja* обусловленные различной изменчивостью биохимических показателей;
- взаимное влияние компонентов антиоксидантной системы в обеспечении нормальной жизнедеятельности растений *G. max* и *G. soja* при воздействии на них неблагоприятных факторов;
- взаимосвязь энзиматической активности с экологической устойчивостью и урожайностью сои в системе «генотип-среда»;
- использование активности ферментов для диагностики устойчивости сои к абиотическим и биотическим факторам;
- экономическая оценка выращивания сортов сои с разной экологической пластичностью в контрастных агроклиматических условиях.

Степень достоверности результатов исследований. Научные положения, выводы и рекомендации, сформулированные в диссертации, обоснованы теоретическими и экспериментальными данными, они не противоречат известным положениям агрономических и биологических наук: базируются на строго доказанных выводах многолетних исследований, данные обработаны методами математической статистики.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на научно-практических конференциях профессорско-преподавательского состава и аспирантов Дальневосточного государственного аграрного университета (г. Благовещенск, 2004-2017 гг.); школе-семинаре молодых селекционеров им. В.А. Золотницкого (г. Благовещенск, ВНИИ сои, 2004, 2007 гг.); координационных совещаниях зоны Дальнего Востока и Сибири «Итоги координации НИР по сое за 2001-2004 гг. и направления исследований на 2006-2010 гг.», по программе «Соя», «Итоги координации НИР по сое за 2006-2010 гг. и направления исследований на 2012-2015 гг.»

(г. Благовещенск, ВНИИ сои, 2005, 2009, 2012 гг.); V Международной научно-практической конференции «Интродукция нетрадиционных и редких растений» (пос. Персиановский, 7-11 июня 2004 г.); VI Международном симпозиуме «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (г. Пущино, 18-22 июня 2007 г.); межведомственной научно-практической конференции «Современные проблемы исследований в биологии» (г. Благовещенск, 16 апреля 2009 г.); Всероссийской научной конференции «Устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды» (г. Иркутск, 24-28 августа 2009 г.); Международных научно-практических конференциях: «Аграрные проблемы соеяющих территорий Азиатско-Тихоокеанского региона» (г. Благовещенск, 8-9 сентября 2010 г.); «Фундаментальные и прикладные исследования» (города Рим-Флоренция (Италия), 6-13 сентября 2012 г.); «Фундаментальные исследования» (г. Тель-Авив (Израиль), 16-23 октября 2012 г.); «Фундаментальные и прикладные науки сегодня» (North Charleston (USA), 12-13 сентября 2016 г.); «Научное обеспечение производства сои: проблемы и перспективы» (г. Благовещенск, 18 апреля 2018 г.); II Амурском региональном фестивале науки (г. Благовещенск, 29 октября 2012 г.), III Амурском российско-китайском фестивале науки (г. Благовещенск – г. Хэйхэ (КНР), 30-31 октября 2013 г.); семинаре научно-технического обмена по российско-китайской современной агротехнике (г. Хэйхэ (КНР), 20 сентября 2016 г.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 50 работ, включая 21 работу в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ и 1 монографию.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, практических рекомендаций, списка литературы, содержащего 642 источника, в том числе 211 на иностранных языках, и приложений. Общий объем диссертации 470 страниц, содержит 63 рисунка, 77 таблиц и 16 приложений, включающих 80 таблиц.

Личный вклад автора. Проведение полевых и лабораторных опытов, всех учетов, наблюдений и анализов осуществлялось при непосредственном участии автора совместно с аспирантами и другими исследователями (о чем свидетельствуют ссылки на совместные публикации). Автором выполнено обобщение полученных данных, теоретический и статистический анализ результатов, формулирование заключения и рекомендаций производству.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность доктору сельскохозяйственных наук, профессору Тихончуку П.В., декану факультета агрономии и экологии, кандидату сельскохозяйственных наук Селиховой О.А., кандидату сельскохозяйственных наук, доценту Дубовицкой Л.К., кандидату биологических наук Хайрулиной Т.П., кандидату биологических наук Титовой С.А. – за консультации и помощь в проведении исследований, доктору сельскохозяйственных наук Мордвинцеву М.П. (ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ), научному сотруднику Комолых В.О. (ФГБНУ ДВ НИИСХ), руководителю лаборатории селекции и семеноводства сои Решетникову А.А., ведущему научному сотруднику, кандидату сельскохозяйственных наук Соколову С.М. (ФГБНУ «Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока») – за проведение полевых опытов в своих подразделениях.

ГЛАВА 1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИИ И УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

С момента своего возникновения организмы существуют в постоянно меняющихся условиях окружающей среды, которая характеризуется хорошо выраженными суточными, сезонными и многолетними колебаниями температуры, интенсивности солнечного излучения, фотопериода, силы и направления ветра, количества осадков и т.д. Кроме периодических колебаний этих параметров случаются и трудно предсказуемые флуктуации, подчас представляющие собой необычные по силе отклонения от средней для данного экологического региона величины (Лекавичюс Э., 1986).

Живые организмы очень чувствительны к воздействиям извне, независимо от того, являются ли они изменениями абиотических или биотических факторов. Именно механизм адаптации, выработанный в результате длительной эволюции, обеспечивает возможность существования организма в постоянно меняющихся условиях среды (Чебышев Н.В., 2000).

Эволюционные идеи о механизмах адаптации были высказаны Ж.Б. Ламарком, но сформулированы они были нечетко. На фоне этой неоднозначности одни последователи Ж.Б. Ламарка начали толковать адаптацию как поддержание устойчивого состояния равновесия между организмами и окружающей средой или как прямое приспособление их к этой среде. Другие усматривали в адаптации внутреннее свойство организмов приспосабливаться, обусловленное какой-то извечной, внутренней нематериальной силой, таящейся в организмах (Шмальгаузен И.И., 1965; Завадский К.М., Колчинский Э., 1977).

Ч. Дарвин рассматривал адаптацию не как результат прямого воздействия факторов внешней среды и не как изначально кем-то predetermined целесообразность, что просматривалось в учении Ж.Б. Ламарка, а как явление генотипического порядка, возникающее в процессе

взаимодействия живого организма со средой и складывающееся исторически (Ярошенко М.Ф., 1985). Однако он выражал сожаление по поводу того, что в своей теории недооценил прямое воздействие условий внешней среды на организмы (Дарвин Ч., 1950). При этом некоторыми современными биологами вовсе отрицается сама дарвиновская теория эволюции (Denton M., 1985).

В настоящее время проблема адаптации до конца не разрешена, подтверждением может служить то, что до сих пор нет общепризнанной терминологии, однозначно выражающей понятие адаптации.

А.Д. Слоним (1964) представляет адаптацию живых существ как совокупность физиологических изменений, лежащих в основе уравнивания удовлетворения жизненных потребностей организма соответственно конкретным условиям его внешней среды.

Г.Л. Шкорбатов (1971) понимает адаптацию как совокупность реакций живой системы, поддерживающих её функциональную устойчивость при изменении условий окружающей среды. Согласно Реймерсу Н.Ф. (1991), адаптация – комплекс морфофизиологических, поведенческих и информационно-биоценологических поведений особи, популяции, вида или сообщества, обеспечивающий им успех с другими особями, популяциями, видами и сообществами и устойчивость к воздействию факторов абиотической среды.

Термином адаптивности, или приспособляемости, определяют способность живых систем к приспособлению. Естественно, что виды, как и отдельные фенотипы внутри вида, могут значительно отличаться по приспособляемости к сдвигам в среде. Критериями адаптации принято считать выживание и репродукцию (Лежачий Э., 1986).

Ряд авторов предлагает использовать в качестве меры приспособленности затраты энергии на приспособление, чем они меньше, тем выше приспособленность (Шкорбатов Г.Л., 1982), а адаптация сводится к

восстановлению потерянного равновесия темпов притока энергии в системе и оттока из неё (Калабухов Н.И., 1946).

Таким образом, адаптация представляет собой способность живых организмов приспособливаться к изменяющимся условиям окружающей среды с одновременным повышением вероятности выживания и самовоспроизведения.

Однако ряд ученых рассматривает адаптацию как поступательное эволюционирующее биологическое явление, присущее биологическим системам не ниже популяционного уровня, так как формирование её происходит только в процессе филогенеза. Они считают, что на организменном или онтогенетическом уровне может проявляться только адекватность реакций организма на воздействие тех или иных факторов внешней среды (Ярошенко М.Ф., 1985).

В то же время индивидуальный и видовой, или иначе говоря, онто- и филогенетический аспекты адаптации и эволюции пересекаются именно на организменно-фенотипическом уровне (Камшилов М.М., 1961; 1974).

Принято различать следующие уровни адаптации: субклеточный (усиление синтеза нуклеиновых кислот и белков, активация митохондриального аппарата клетки как энергетической станции клетки), клеточный, тканевый, отдельного органа, отдельной системы органов, целостного организма, групповой, популяционный, видовой, биоцено- тический, экосферный (Якубова М.М., 2011).

В соответствии с двумя основными формами изменчивости (генотипической и фенотипической) различают генотипическую и фенотипическую (модификационную) адаптации: первая обуславливает многообразие, полиморфизм популяции; вторая обеспечивает большую свободу передвижения в новых условиях, большую экологическую пластичность организмов (Майр Э., 1974; Grant V., 1963; Mayr E., 1982, 2004). Обоснование использования термина «модификационные» вместо «фенотипические адаптации» дано В.Я. Александровым (1975).

Известно, что адаптация организмов к условиям среды строится на более полном использовании всех потенциальных возможностей, закрепленных в геноме. Адаптивный потенциал культурного растения является производной функции его генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации, а также эффектов их взаимодействия (Жученко А.А., 2001). Процессы адаптации наиболее успешно проходят у растений дикой флоры (Вавилов Н.И., 1987; Зауралов О.А., 1987; Прокопьев И.А., 2009; Радюкина Н.Л., 2015), которые в длительном процессе эволюции приспособились к определенному сочетанию экологических факторов. Чем больше несоответствие новой среды обитания среде естественного ареала, тем больше полезных изменений приобретает растение в процессе адаптации (Гаевская И.С., 1974).

В.П. Казначеев (1980) рассматривает адаптацию в двух аспектах – статическом и динамическом. Статическое понятие адаптации отражает свойство (состояние) биосистемы, её устойчивость к условиям среды – уровень её адаптированности. Динамическое понятие адаптации отражает процесс приспособления биосистем к меняющимся условиям среды (т.е. изменение биосистемы во времени, обеспечивающее её жизнедеятельность в данных условиях).

Способность растительных организмов адаптироваться к новым условиям существования важна для проявления различных видов устойчивости. Адаптация тесно связана с устойчивостью и этому явлению посвящено значительное число работ (Библь Р.И., 1965; Хочачко П., Сомеро Дж., 1970; Удовенко Г.В., 1975, 1977, 1979, 1985; Лархен В., 1978; Генкель П.А., 1982; Гродзинский Д.М., 1983; Александров В.Я., 1985; Батыгин Н.Ф., 1986; Алексеев В.Г., 1994; Levitt J., 1972, 1980 а, б).

Устойчивость живых систем – одна из немногих фундаментальных характеристик организма, она постоянно проявляется в стабильности и надежности его структурного состояния, химического, физического и компонентного состава, базисных свойств, физиологических,

метаболических и морфогенетических функций, а также в постоянстве и стабильности общих закономерностей его индивидуального и исторического развития. В общебиологическом плане устойчивость живой системы есть результат приспособительной интеграции генетических программ и экологических факторов (Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С., 1993).

В монографии В.Г. Алексеева (1994) сформулированы основные противоречия между такими понятиями, как «адаптация» и «устойчивость», которые заключаются в том, что: а) в природе не бывает абсолютно полной и адекватной устойчивости и адаптации; б) устойчивость по своим генеральным целям больше тяготеет к константности и равновесию, чем к изменчивости, а адаптация постоянно «отрицает» наличную устойчивость в меняющихся условиях внешней среды, стремится к новой, более совершенной устойчивости; в) адаптации готовят и создают устойчивость, несовершенство, неполнота устойчивости являются, в свою очередь, предпосылкой к новым адаптациям; г) устойчивость по своей природе более консервативна, менее динамична, чем адаптация.

Впервые проблему устойчивости поставил Ч. Дарвин в работе «Происхождение видов» (1859). Устойчивость, согласно Ч. Дарвину, формируется на основе более полного приспособления организмов к условиям внешней среды под контролем естественного отбора. Поэтому наиболее приспособленные организмы одновременно являются и наиболее устойчивыми. И.И. Шмальгаузен (1964, 1982) указывал, что за счет повышения устойчивости организмы приобретают большую независимость от внешней среды.

Несмотря на то, что устойчивость как критерий адаптивной эволюции организмов была заложена в дарвиновской теории эволюции, проблема устойчивости до сих пор остается одной из наиболее сложных и нерешенных.

Принято выделять два общих типа устойчивости: гомеостаз и гомеорез. Первоначально под гомеостазом понимали способность организма

поддерживать с помощью компенсаторных и регулирующих механизмов постоянство внутренней среды в изменяющихся условиях внешней среды. К.Х. Уоддингтон (1964) относит гомеостаз к категории неконсервативных онтогенетических реакций организма, позволяющих направленно перерабатывать поступающую извне информацию. Гомеорез выражает устойчивость структур, функций и состояний организма путем становления, т.е. развития (Уоддингтон К.Х., 1964; Шмальгаузен И.И., 1964, 1982). Следовательно, гомеорез в отличие от гомеостаза отражает направленный конечный характер процессов развития организма, их сохраняемость и повторяемость (Алексеев В.Г., 1994).

К этим общим типам устойчивости организмов примыкают частные типы. Применительно к растениям П.А. Генкель (1967, 1978) различает сопряженную и конвергентную устойчивость. В.Ф. Альтергот (1976) выделяет структурную (статическую) и функциональную (динамическую) устойчивость растений.

В практике растениеводства существует необходимость в определении устойчивости растений к засухе, жаре, морозу, засолению и т.п., так как продуктивность посевов падает под влиянием этих факторов. Различают устойчивость биологическую и агрономическую. Биологическая устойчивость характеризует тот предел стрессовой нагрузки, при которой растения еще могут образовывать жизнеспособные семена (осуществлять функцию сохранения вида как биологической единицы). Агрономическая устойчивость отражает степень снижения урожайности под влиянием стрессового воздействия среды (Удовенко Г.В., Гончарова Э.А., 1989).

Экологическая устойчивость культурных растений в сочетании с большей потенциальной продуктивностью является главным условием обеспечения высокого и стабильного урожая сельскохозяйственных культур. Между потенциальной продуктивностью и экологической устойчивостью растений нередко существует отрицательная корреляция. Однако в неблагоприятных условиях внешней среды именно благодаря экологической

устойчивости растений могут быть обеспечены процессы накопления, сохранения и трансформации первичных продуктов ассимиляции на всех стадиях формирования урожая.

В монографии А.А. Жученко (2001) представлены сведения о взаимосвязи потенциальной продуктивности и экологической устойчивости. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что сорта с большей потенциальной продуктивностью чувствительнее к экологическим стрессам и им нередко свойственна большая амплитуда варибельности урожайности в неблагоприятных условиях среды. Тенденция к снижению экологической устойчивости и показателей качества урожая с ростом потенциальной продуктивности связана с ограничением биоэнергетического потенциала растений, а также отрицательными фенотипическими и генотипическими корреляциями между хозяйственно-ценными признаками растений. Одно из основных противоречий между ростом потенциальной продуктивности и экологической устойчивостью растений состоит в том, что многие механизмы адаптации к экологическим стрессам основаны на ингибировании роста растений. Вместе с тем компоненты потенциальной урожайности и экологической устойчивости нередко находятся под контролем независимо наследуемых генетических детерминантов, что открывает возможности их сочетания в одном сорте.

При характеристике устойчивости растений к болезням различают два вида: специфическую моногенную (вертикальную) и неспецифическую устойчивость, позволяющую растению избегать поражения или приводящую к медленному развитию болезни (горизонтальную устойчивость) (Озерецковская О.Л., 2002; Karjalainen R., 1985). Вертикальная устойчивость была названа (Flor Н.Н., 1971) устойчивостью «ген-на-ген». Современная интерпретация взаимоотношений «ген-на-ген» между растением и микроорганизмом на уровне межмолекулярных контактов представляется взаимодействием продукта гена устойчивости (R) растения с продуктом гена авирулетности (avr) патогена (Дьяков Ю.Т. и др., 2001; Veronese P. et al.,

2003). Вследствие мутации авт-гена в популяции фитопатогена могут проявляться новые генотипы, способные преодолевать устойчивость растений этого вида и становиться вирулентной расой (Вандерпланк Я., 1981). Таким образом, формы растений с генами устойчивости и формы микроорганизмов с генами вирулентности возникают в ходе сопряженной эволюции (Метлицкий Л.В., Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., 1986; Дьяков Ю.Т. и др., 2001).

Растения, произрастая в естественных условиях, постоянно испытывают действие стрессовых факторов разной силы и продолжительности, при этом не избегают их и полагаются исключительно на свои внутренние защитные ресурсы (Beck E., Liittge U., 1990). Если по силе воздействия какой-либо фактор среды выходит за привычные рамки, освоенным живым организмом в результате естественного отбора (популяционно-генетическая адаптация) или онтогенеза (индивидуальная адаптация), организм переходит в состояние стресса – органического или физиологического расстройства, сопровождаемого нарушением обмена веществ (Цветков И.Л., Коничев А.С., 2013).

Впервые понятие «стресс» было предложено канадским физиологом Г. Селье еще в 1936 году для описания реакции животного организма на любое сильное неблагоприятное воздействие. Согласно его определению стресс – это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих под влиянием любых сильных или новых воздействий и сопровождающихся перестройкой защитных систем организма (Селье Г., 1972). Одновременно, Г. Селье (1977) рассматривал стресс как механизм сохранения гомеостаза, универсальный для всех живых организмов (цит. по Цветков И.Л., Коничев А.С., 2013).

Понятие «стресс» в физиологии растений используется сравнительно недавно – со второй половины XX в., растения легко уязвимы для любых экстремальных факторов, играющих роль стрессоров. В состав стрессорного ответа входят неспецифические и специфические реакции растений

(Урманцев Ю.А., Гудсков Н.Л., 1986), соотношение между которыми может существенно изменяться в зависимости от особенностей как стрессирующего фактора, так и самого растения (Пятыгин С.С., 2008).

Основные признаки неспецифической формы реагирования на стресс у растений достаточно хорошо изучены. Всего по разным оценкам, насчитывают от 15 до 20 различных признаков (Тарчевский И.А., 2001; Лукаткин А.С., 2002).

Многими исследователями специфическая составляющая очень часто игнорируется, между тем фитостресс – это интегральный по составу и системный по значению процесс, включающий многочисленные по своим проявлениям специфические и неспецифические признаки (Урманцев Ю.А., Гудсков Н.Л., 1986).

Г. Селье (1972) выделял три фазы стресса: тревога, адаптация и истощение ресурсов надежности. Аналогичную трехстадийную структуру стресса у растений приводят в качестве основной и другие исследователи (Пахомова В.М., 1995; Тарчевский И.А., 2001). При этом, в отличие от животных, для первой стадии стресса у растений с учетом особенностей её протекания обычно используют следующие названия: первичная стрессовая реакция, фаза физиологической депрессии и другие (Пятыгин С.С., 2008).

Меерсон Ф.З. (1986) предлагает рассматривать протекание адаптационных реакций в два этапа: начальный этап срочной, но несовершенной адаптации и последующий этап совершенной, долговременной адаптации. Реализация срочного этапа адаптации возможна только благодаря тем резервам организма, которые обусловлены генетически, за счет ранее сформированных физиолого-биохимических механизмов. Продолжительность этапа полностью зависит от запаса пластических и энергетических ресурсов в организме. Проявляется сразу в ответ на действие фактора, но, однако, ограничена тем, что деятельность организма протекает на пределе его функциональных возможностей и не всегда может быть совершенной.

Долговременный этап адаптации развивается на основе многократной реализации срочной адаптации. При этом организм вырабатывает устойчивый комплекс адаптационно приспособительных механизмов, которые позволяют ему противодействовать более разрушительным факторам и выдерживать нагрузки, действие которых ранее было несовместимо с жизнью (Рогожин В.В., 2004).

По мнению Г.В. Удовенко (1977), реакция растения на экстремальное воздействие начинается с фазы «раздражения», характеризующейся резкими и быстрыми колебаниями метаболизма. Затем наступает фаза «повреждения», отличающаяся снижением синтетических процессов и дезинтеграцией метаболизма. Если действующий фактор не является летальным, то через некоторое время наступает фаза «адаптации».

В.В. Кузнецов (2001) придерживается иной точки зрения, он считает, что адаптация не является одной из фаз стресс-реакции растений. Стресс-реакция выполняет исключительно оперативную кратковременную защиту растительного организма от гибели в наступивших неблагоприятных условиях, а также инициирует формирование или мобилизацию механизмов специализированной адаптации. При этом стресс-реакция носит транзиторный характер и обеспечивает переход растений от нормального к стрессорному метаболизму.

Воздействие биотических стрессоров приводит к ответу растений, в основных чертах сходному с ответом на абиотические стрессоры (Тарчевский И.А., 1993; Neumann D. et al., 1989).

Из вышеизложенного следует, что существующие представления о стрессе у растений далеки от единообразия, хотя и не являются противоречащими друг другу. Растения реагируют на стресс развитием устойчивости, которая включает биохимические, физиологические и морфологические изменения, необходимые для преодоления стресса. Принято различать три главные стратегии устойчивости: 1) действие стресса на растение не оказывает существенных изменений; 2) растение

противостоит стрессу с помощью приемлемых механизмов защиты; 3) растение устраняет последствия стресса, восстанавливая повреждения (Mohr H., Shopfer P., 1995). Выбор той или иной стратегии приспособления организма или клетки определяется величиной возмущающего воздействия и фактором времени.

Для более глубокого и всестороннего понимания сути адаптации и устойчивости организмов важное значение имеет изучение биохимических механизмов этих процессов. Механизмы адаптации в процессе эволюции биосистем подверглись естественному отбору и поэтому их количество невелико (Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С., 1993).

В настоящее время различают три основные стратегии биохимической адаптации: 1) приспособление макромолекулярных компонентов клеток качественное (могут меняться типы макромолекул) и количественное (могут изменяться концентрации макромолекул); 2) приспособление микросреды, в которой функционируют макромолекулы (качественно и количественно); 3) приспособление на функциональном уровне (адаптивная регуляция функции макромолекул) (П. Хочачка, Дж. Сомеро, 1977).

Биохимическая адаптация может проявляться как: приспособительный защитный механизм; самообновление (механизм повышения чувствительности к внешним воздействиям); связь между самообновлением и адаптационной пластичностью (реакциями приспособления модификационного и мутационного характера); механизмы репарации структурных повреждений как буферная система, являющаяся приспособительным и защитным процессом (Тарчевский И.А., 2001; Чиркова Т.В., 2002; Исученко А.А., 2004; Прокопьев И.А., 2009; Кошкин Г.А., 2010).

Известно, что растения для защиты от проникновения в свой организм чужеродных агентов синтезируют разнообразные токсические вещества (так называемые фитотоксины) – терпены, фенолы, хиноны, алкалоиды и т.п., являющиеся вторичными метаболитами или ксенобиотиками (Бурлакова Е.Б. и др., 1975). Существенную роль в защите растений играют белки и пептиды,

в частности гликопротеины, участвующие в распознавании чужеродного белка (Бурлакова Е.Б., 1976).

К важнейшим приспособительным реакциям относят изменение обмена нуклеиновых кислот, взаимопревращение белков, перестройку ферментных систем. Первый фактор адаптации, количественный, основан на циклической динамике активности ферментов, которая представляет собой реализацию принципа устойчивого неравновесия – естественного состояния любого живого организма. Второй фактор, качественный, реализуется специализированными белками: специфическими стресс-индуцируемыми формами ферментов, металлотioneинами, белками теплового шока, стресс-белками, в том числе стресс-индуцируемыми ферментами, если их индукция регулируется на уровне экспрессии и др. Помимо белков в состоянии стресса может изменяться экспрессия генов, составы и физико-химические свойства клеточных и субклеточных мембран, пул мРНК (Цветков И.Л., Коничев А.С., 2013).

Роль ферментов в жизнедеятельности животных, растений и микроорганизмов колоссальна. Сложнейшая сеть химических превращений, которые идут в живом организме, непрерывно зависит всецело от действия ферментов. Ферменты не только избирательно ускоряют определенные химические реакции, но и столь же избирательно отвечают глубоким изменением каталитической активности на тонкие сдвиги в состоянии среды, где эти реакции протекают. Именно ферментам отводится основная роль в поддержании постоянства метаболизма при влиянии различных факторов среды.

В 50-е годы XX века было установлено, что многие ферменты присутствуют в клетках животных, растений и микроорганизмов в виде множественных молекулярных форм (изоферментов) (Уилкинсон Дж., 1968; Корочкин Л.И., 1977, 1987; Райдер К., Тейлор К., 1983; Яаска В., 1985; Глазко В.И., Созинов И.А., 1993).

Исследования 60-70-х гг. показали, что изоферменты имеют как генетическое, так и негенетическое (посттрансляционное) происхождение. Присутствие в клетке изоферментов, различающихся по структурным, физико-химическим и кинетическим свойствам, клеточной компартиментализации, а также ткане- и видоспецифичности наряду с другими механизмами, обеспечивает быструю и тонкую регуляцию клеточного метаболизма в условиях приспособления организма к постоянным изменениям внешней среды (П. Хочачка, Дж. Сомеро, 1977; К. Райдер, К. Тейлор, 1983).

Физиологическая адаптация во многом обусловлена полиморфизмом ферментов, изучение которого позволяет глубже понять молекулярные основы приспособления растений к условиям окружающей среды и оценить эволюционное значение этого феномена (Созинов А.А., 1985).

S.L. Markert (1975), Л.И. Корочкин (1977, 1987), Б.П. Плешков (1980), В.Г. Конарев (1983), Ф. Айяла (1984), В. Яаска (1985), А.А. Созинов (1985), Е.В. Левитес (1986) и другие ученые внесли значительный вклад в разработку фундаментальных исследований изоферментов. При этом оказалось, что растения – более удобный объект исследования полиморфизма белков, чем животные. Это связано с обилием материала, значительным числом разнообразных видимых мутантов, хорошо различимых фаз развития полиплоидных форм и т.д.

Значительное число работ посвящено исследованию изоферментов растений (Козлов Н.Н. и др., 1997; Глазко В.И., 2000; Синькевич М.С. и др., 2008; Хелдт Г.-В., 2011). В настоящее время накопилось большое количество данных о том, что полиморфизм ферментов имеет адаптивный характер, а «размах» полиморфизма зависит от функциональной роли конкретного фермента в обмене веществ и разнообразия факторов среды (Иваченко Л.Е., 2012). Увеличение числа изоферментов в условиях стресса, повышение активности одних ферментов при подавлении других, катализирующих превращение тех же субстратов, свидетельствуют о включении различных

шунтовых механизмов при неблагоприятных для растения условиях окружающей среды (Удовенко Г.В., 1979; Karsai I. et al., 2004).

Безусловно, природу и механизмы адаптации на уровне метаболизма живых систем еще предстоит изучать, однако уже сейчас можно представить себе колоссальное функциональное значение познания биохимических процессов на уровне ферментных систем для разрешения проблем растениеводства, связанных с сохранением урожая и его качества в условиях стресса, а также использования их в качестве тест-систем в селекционном процессе на повышение адаптивного потенциала.

Анализ теоретических основ адаптивности и устойчивости растений показал, что это отличительные свойства живых систем, которые имеют сложную природу и происхождение. Взаимосвязь экологической устойчивости и потенциальной продуктивности сортов весьма специфична, поэтому изучение механизмов адаптации является важным условием в разработке эффективных способов управления продуктивностью и устойчивостью сельскохозяйственных культур.

Выводы по первой главе

1. В данной главе представлен анализ теоретических основ адаптации и устойчивости живых организмов. Рассмотрены особенности взаимосвязи потенциальной продуктивности и экологической устойчивости растений.

2. Особое внимание уделено биохимическим механизмам адаптации. Показано, что открытие изоферментов позволяет глубже понять молекулярные основы приспособления растений к условиям окружающей среды. Отмечено, что познание биохимических процессов на уровне ферментных систем необходимо для разрешения проблем растениеводства, связанных с сохранением урожая и его качества в условиях стресса.

ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые опыты проводили: в Амурской области на опытном поле ФГБОУ ВО «Дальневосточный государственный аграрный университет» (с. Грибское, Благовещенский район) (2003-2013 гг.); в Хабаровском крае на селекционном поле ФГБНУ «Дальневосточный научно-исследовательский институт сельского хозяйства» (с. Восточное, Хабаровский район) (2010-2013 гг.); в Оренбургской области на учебно-опытном поле ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет» (п. Пригородный, Оренбургский район) (2010-2013 гг.); в Саратовской области на опытном поле ФГБНУ «Ершовская опытная станция орошаемого земледелия научно-исследовательского института сельского хозяйства Юго-Востока» (п. Тулайково, Ершовский район) (2010-2013 гг.).

2.1 Климатические и почвенные условия районов исследования

2.1.1 Характеристика климатических и погодных условий в период проведения полевых опытов

Амурская область расположена на юго-западе Дальнего Востока и граничит на западе с Читинской областью, на севере – с Саха (Якутией), на востоке – с Хабаровским краем и на юге – с Китаем.

Общая площадь территории Амурской области составляет 363,7 тыс. км². Рельеф представляет сочетание более или менее обширных равнин и горных хребтов различной высоты. Горы занимают 57,5%, равнины – 42,5% территории. Выделяют 3 крупные равнины: Зейско-Буреинскую, Амуро-Зейскую и Верхне-Зейскую (Технологии ..., 2011; Система земледелия..., 2016).

Климат Амурской области резко континентальный по температурному режиму и муссонный по характеру формирования, которое происходит под

влиянием Азиатского континента и Тихого океана, имеющих различную температуру поверхностей в зимнее и летнее время (Система земледелия..., 2016).

Термические ресурсы территории зависят в первую очередь от прихода суммарной солнечной радиации, на потоки которой влияет длина дня, облачность и прозрачность атмосферы. В Амурской области продолжительность светового дня зимой 8-10, летом 16-17 часов. За год сумма часов солнечного сияния составляет на севере около 2000, на юге – 2500. Приход суммарной солнечной радиации в условиях ясного неба равен 148-157 ккал/см². Самый холодный месяц в области – январь, самый теплый – июль (Система земледелия..., 2016).

Для сельского хозяйства главными факторами, влияющими на продуктивность сельскохозяйственных культур, является режим тепла и влаги за вегетационный период.

Для роста и развития сельскохозяйственных культур в Амурской области определены два неблагоприятных периода: 1) период вегетации, когда недостаток влаги в почве и воздухе обусловлен малым количеством осадков, приходится на первые этапы развития сои (всходы, ветвление); 2) период муссонных дождей (июнь-август), когда избыток влаги в почве и воздухе в течение 20...40 дней вызывает вымокание посевов и развитие грибных болезней (Технологии..., 2011).

Территория области делится на пять агроклиматических зон: южная, центральная, северная, северная таёжная, горная таёжная. Сою возделывают в трёх сельскохозяйственных зонах (южной, центральной, северной), основные посевные площади сосредоточены в южных районах области.

Опытное поле ФГБОУ ВО «Дальневосточный государственный аграрный университет» расположено в Благовещенском районе в юго-западной части южной зоны Амурской области. Метеорологические условия в южной сельскохозяйственной зоне в годы проведения опытов (2003-2013 гг.) имели некоторые отличия от среднемноголетних по

температурному режиму и количеству осадков (прил. А, табл. А.1, А.2) (Агрометеорологический обзор..., 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013).

К основным факторам, определяющим продуктивность сои, относят температуру воздуха и сумму активных температур (выше 10°C). Соя относится к теплолюбивым культурам. По данным В.М. Пенчукова (1984), для нормального роста и развития возделываемых в южной зоне Амурской области сортов сои требуется 2100-2300°C тепла.

Для ультраскороспелых сортов сумма активных температур за вегетацию составляет 1700-1900°C, для скороспелых – 2000-2200°C, для среднеспелых – 2600-2700°C, для поздних сортов – 3000-3200°C (Золотницкий В.А., 1962; Соя, 1970; Черноголовин В.П. и др., 1971; Губанов П.Е. и др., 1987; Лавриненко Г.Т. и др., 1987; Сичкарь В.И., 1988; Соя, 1988; Щегорец О.В., 2018).

Из одиннадцати лет наблюдений в 91% случаев сумма активных температур была выше среднемноголетней (рис. 1).

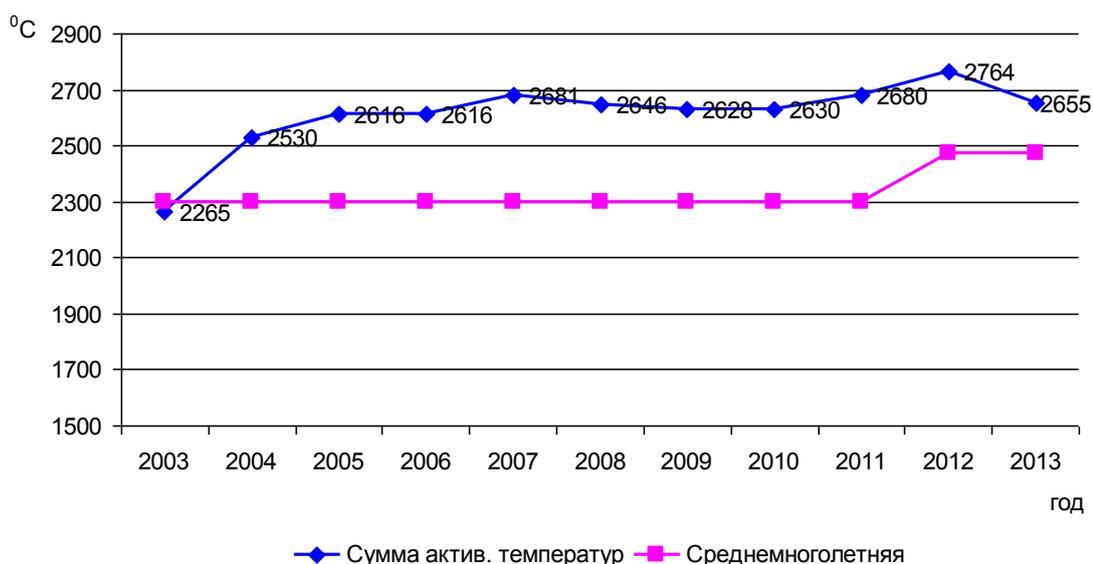


Рисунок 1 – Сумма активных температур вегетационных периодов, °C (по данным ГМС Благовещенска)

Минимальное количество набранных активных температур отмечено в 2003 году, самым теплым был 2012 год, сумма активных температур превысила среднемноголетние показатели на 293°C.

Каждая фаза развития растений имеет свой биологический минимум температур, в период прорастания, всходов и образования вегетативных органов. Минимальная температура прорастания семян сои – 6-7°C. Достаточно благоприятная температура для прорастания – 12-14°C, оптимальная – 20-22°C (Соя, 2005; Ващенко А.П. и др., 2010). В период вегетации наибольшее значение для формирования высокого урожая имеет уровень температуры воздуха в фазы цветения и бобообразования, средняя температура воздуха в этот период должна быть не ниже 24-25°C (Картер Д.Л., Хартвиг Э., 1970). По данным В.Б. Енкена (1959) формирование репродуктивных органов у сои начинается при температуре воздуха 16-18°C.

По наблюдениям В.А. Золотницкого (1951) на Дальнем Востоке соя особенно быстро растет при температуре воздуха 22-25°C, хороший рост и развитие наблюдается при 20-21°C, угнетающе действует температура 16-17°C, но при температуре 14°C рост прекращается.

В.М. Степанова (1972, 1985) считает оптимальной для роста сои температуру воздуха 18-24°C, а снижение или повышение ее, по сравнению с оптимальной, приводит к торможению роста растений.

Образование семян может происходить при меньшем напряжении тепла (14-16°C). Однако при среднесуточной температуре 13°C их формирование прекращается полностью (Золотницкий В.А., 1962; Соя, 1981; Ващенко А.П. и др., 2010).

В последнее время среднесуточная температура для всех фаз развития сои находится в пределах, близких к оптимальным. За одиннадцатилетний период (2003-2013 гг.) отмечено повышение температуры воздуха по сравнению со среднемноголетними температурами на 0,64-1,79°C (рис. 2).

Значительный рост средней температуры отмечен в мае и июне, за время проведения исследований среднемесячная температура мая превысила

среднюю многолетнюю на 1,0-1,9°C. Восемь лет из одиннадцати характеризовались повышенным температурным режимом в июне, среднемесячная температура превысила среднюю многолетнюю на 0,9-3,3°C. В сентябре также происходит повышение температуры за счет увеличения температуры в первой декаде сентября на 1,1°C. Повышение средней температуры воздуха в мае, июне и сентябре может повлиять на сроки посева и период вегетации сои.

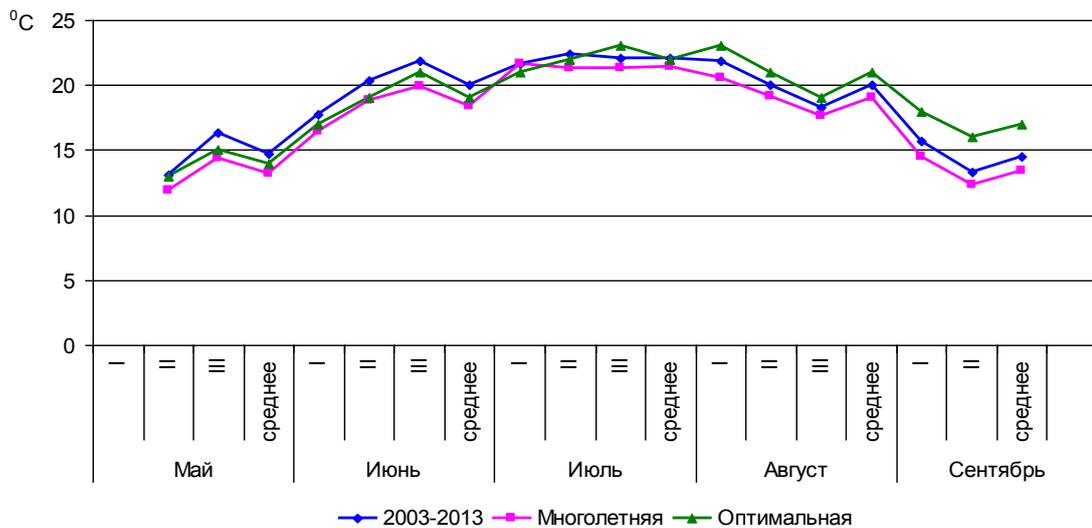


Рисунок 2 – Среднедекадная температура воздуха за период вегетации сои с 2003 по 2013 гг. (по данным ГМС Благовещенска, оптимальная по В.М. Степановой, Н.И. Корсакову, 1977)

Соя считается культурой влаголюбивой, что генетически обусловлено её происхождением из муссонного климата. За вегетационный период она потребляет от 3200 до 5500 м³ воды с 1 га. Транспирационный коэффициент ее в зависимости от условий выращивания колеблется от 400 до 500 в районах с избыточным, от 500 до 700 – с неустойчивым увлажнением (Лавриненко Г.Т. и др., 1978). По данным В.М. Степановой (1972, 1985), при урожае 18-20 ц/га суммарное водопотребление сои составляет для раннеспелых сортов 350-400 мм, среднеспелых – 400-450 мм, позднеспелых – 450-500 мм.

За годы исследования количество осадков за вегетационные периоды сильно колебалось от 229 мм в 2005 году до 713 мм в 2013 году (рис. 3). В остальные годы количество осадков составляло 401-629 мм за вегетационный период.



Рисунок 3 – Сумма осадков вегетационных периодов, мм
(по данным ГМС Благовещенска)

Годы наблюдений за культурой были разделены на три группы: «нормальные» по увлажнению – близкие к среднемноголетним, «недостаточно влажные» – менее 90% суммы осадков от средней многолетней и «избыточно влажные» – свыше 110% суммы осадков от среднемноголетней.

В годы с избыточным увлажнением наибольшее количество осадков выпадает в июле и августе (242 и 182 мм), в годы с недостатком влаги дефицит её наиболее ощущается в июне (рис. 4).

На протяжении вегетации потребность сои в воде неодинакова. Период «цветение – налив семян» является критическим в отношении влаги. В годы с недостаточным увлажнением нами было отмечено снижение продуктивности сои в результате преждевременного засыхания и пожелтения листьев, опадения бутонов, цветков и завязей.

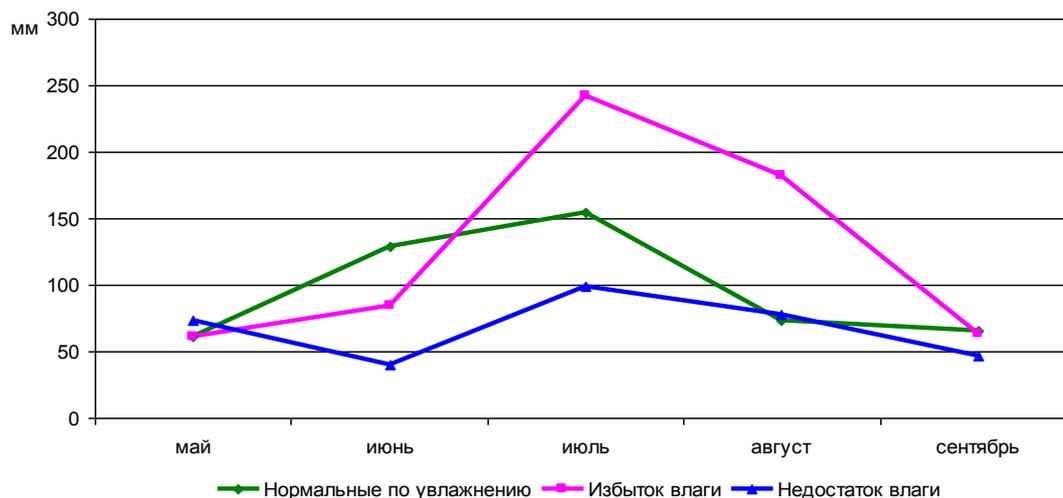


Рисунок 4 – Сумма осадков в течение периода вегетации в годы с недостаточным, избыточным и близким к среднеголетним значениям с 2003 по 2013 гг., мм (по данным ГМС Благовещенска)

Переувлажнение во время цветения и формирования семян растения переносят относительно легко, что связано с развитием мощного ассимиляционного аппарата и горизонтальным размещением корневой системы в наиболее аэрированном верхнем слое почвы. Избыточное увлажнение до цветения и в фазе цветения вызывает опадение около 50% нижних листьев и пожелтение оставшихся. После устранения избыточного увлажнения листовой аппарат сои восстанавливается за счет появления новых листьев (Тихончук П.В., Оборская Ю.В., 2010).

Увлажненность региона определяется не только количеством выпавших осадков, но и расходом влаги на испарение и сток. Наглядным показателем увлажненности местности и влагообеспеченности периода вегетации является гидротермический коэффициент (ГТК), предложенный Г.Т. Селяниновым и получивший большое применение в агроклиматологии. С учетом ГТК (табл. 1) период исследования охарактеризован по влагообеспеченности вегетации растений.

Таблица 1 – Оценка климата по условиям увлажнения в зависимости от величины гидротермического коэффициента (ГТК) (Методические ..., 2006)

Степень увлажнения	ГТК
Избыточно влажная	> 1,6
Влажная	1,6-1,3
Слабо засушливая	1,3-1,0
Засушливая	1,0-0,7
Очень засушливая	0,7-0,4
Сухая	0,4-0,2
Очень сухая	<0,2

Анализ ГТК (2003-2013 гг.) в целом за период вегетации сои показал, что 10 лет были влажные или избыточно влажные и один год (2005 г.) засушливый (рис. 5). Максимальные значения ГТК отмечены в 2003 и 2013 гг. – 2,8 и 2,7 соответственно. Наиболее благоприятные условия для роста и развития сои отмечались в течение вегетационного периода 2008 (ГТК = 1,5) и 2011 (ГТК = 1,6), которые характеризовались наилучшим сочетанием тепла и влаги.

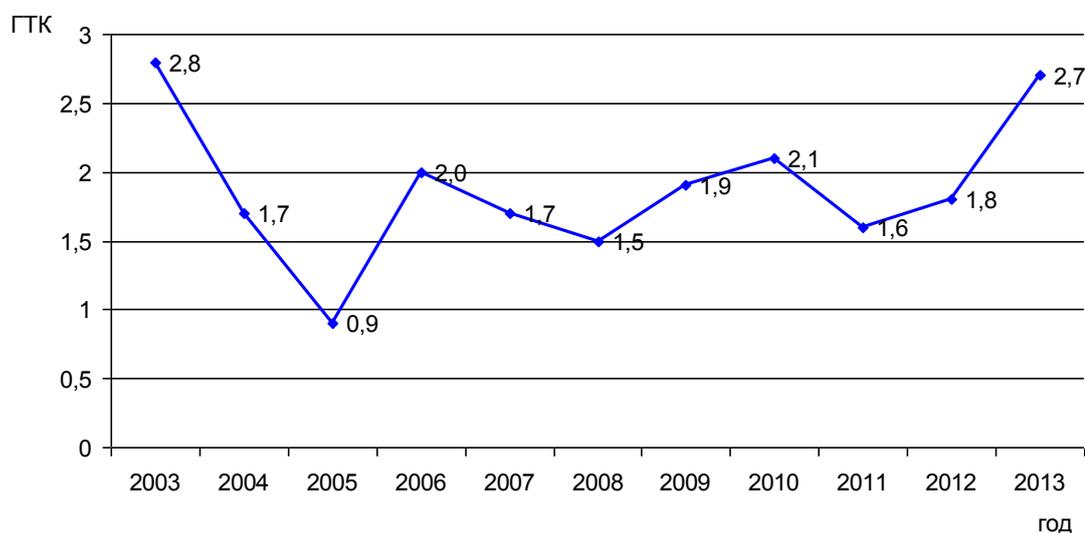


Рисунок 5 – Гидротермический коэффициент за периоды вегетации сои (по данным ГМС Благовещенска)

Продуктивность сои зависит не столько от общей влагообеспеченности за вегетационный период, сколько от обеспеченности теплом и влагой в отдельные фазы развития растений.

Анализ ГТК за 2003-2013 гг. в Амурской области показал, что из них 6 лет в период «посев-всходы» относятся к избыточно влажным, один год – к очень сухим. Максимальные значения ГТК в период «посев-всходы» отмечены в 2009 и 2011 годах (ГТК = 3,5 и 3,4 соответственно), минимальные – в 2007 году (ГТК = 0,1) (рис. 6).

Из одиннадцати лет наблюдений шесть лет в фазе «всходы-цветение» относятся к избыточно влажным, один год – к влажным, остальные года – к засушливым. Максимальные значения ГТК в период «всходы-цветение» отмечены в 2003, 2009 и 2010 годах (ГТК = 2,6; 3,0 и 2,9 соответственно).

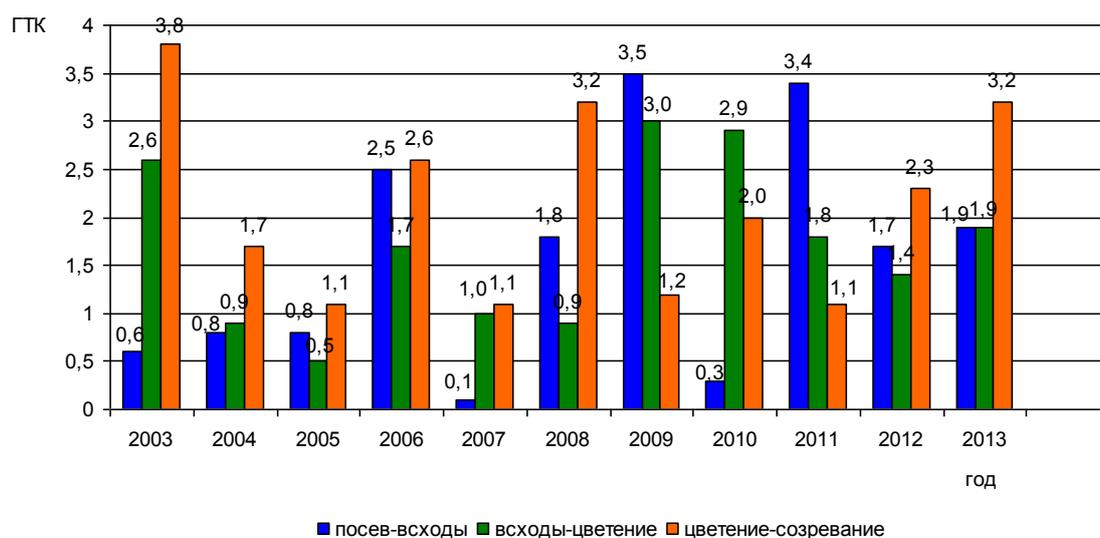


Рисунок 6 – Гидротермический коэффициент в фенофазы сои

Период «цветение-созревание» в Амурской области преимущественно характеризуется избыточным увлажнением (семь лет из одиннадцати), остальные были слабо засушливые с ГТК от 1,1-1,2.

Свет играет важную роль в развитии сои, которая относится к растениям короткого дня. Длина дня оказывает влияние на продолжительность цветения, периодов от цветения до завязывания бобов и

от завязывания бобов до созревания, на число узлов и высоту растения (Хауэлл Р.В., 1970).

По степени отзывчивости на изменение длины дня В.Б. Енкен (1959) и А.К. Лещенко (1978) выделили четыре группы сортов сои: очень слабо реагирующие, слабо реагирующие, средне реагирующие и сильно реагирующие.

Максимальная освещенность для сои создается при 20-25 тыс. люкс (Соя, 1981), что составляет в Амурской области примерно пятую часть интенсивности солнечного света в полдень. Для нормального развития растения сои нуждаются в освещенности не ниже 1076 люкс. Эта величина является для сои критической. При искусственном освещении для нормального роста и развития растений достаточно 6500-8000 люкс (Лопаткина Э.Ф., 1976; Ващенко А.П. и др., 2010).

По данным гидрометеостанции г. Благовещенска, продолжительность светового дня в летний период колеблется 16-17 часов в июне, 14-15 часов в августе. Годовой приход прямой солнечной радиации на горизонтальную поверхность в условиях ясного неба составляет 124-132, рассеянной – 24-25 ккал/см². В летний период из-за облачности уменьшается приход прямой и увеличивается приход рассеянной радиации в 1,5-2,5 раза. Максимум суммарной и прямой радиации приходится на май-июнь (15 ккал/см² – прямая). За период с температурой выше 10°C приходит 14950 мДж/м² физиологически активной радиации (Технологии..., 2011).

Таким образом, метеорологические условия в Амурской области в годы проведения исследований различались по температурному режиму и количеству выпавших осадков, в основном это были годы с избыточным увлажнением (ГТК = 1,7-3,8). Однако, несмотря на большое количество осадков в июле и августе, которые приводят к переувлажнению почвы, агрометеорологические условия в целом благоприятны для возделывания сортов сои, хорошо адаптированных к местным экологическим условиям. Положительным фактором изменения агроклиматических ресурсов является

увеличение суммы активных температур, так как удлинение вегетационного периода чрезвычайно важно для получения полноценного урожая сои.

Климат Хабаровского края носит муссонный характер. Летом над океаном давление повышено, а над материком понижено. В этот период на территорию Хабаровского края проникают с моря воздушные потоки южных и юго-восточных направлений (летний муссон), обуславливая на материке облачное и дождливое лето. Средняя температура летом не превышает 24°C в южной части края и 15°C на севере, зимой – минус 23°C на юге и минус 40°C, на севере. Годовое выпадение осадков составляет 400-600 мм на севере и 600-800 на юге, в горах этот показатель порой достигает 1000 мм. Максимум осадков (70-75%) приходится на лето. Вегетационный период – 170-180 суток на юге края (Хабаровский ..., <http://rusgeoportal.ru>).

Метеорологические условия 2010-2013 годов различались по температурному режиму и количеству осадков (рис. 7) (Архив ..., http://pogoda-service.ru/archive_gsod.php).

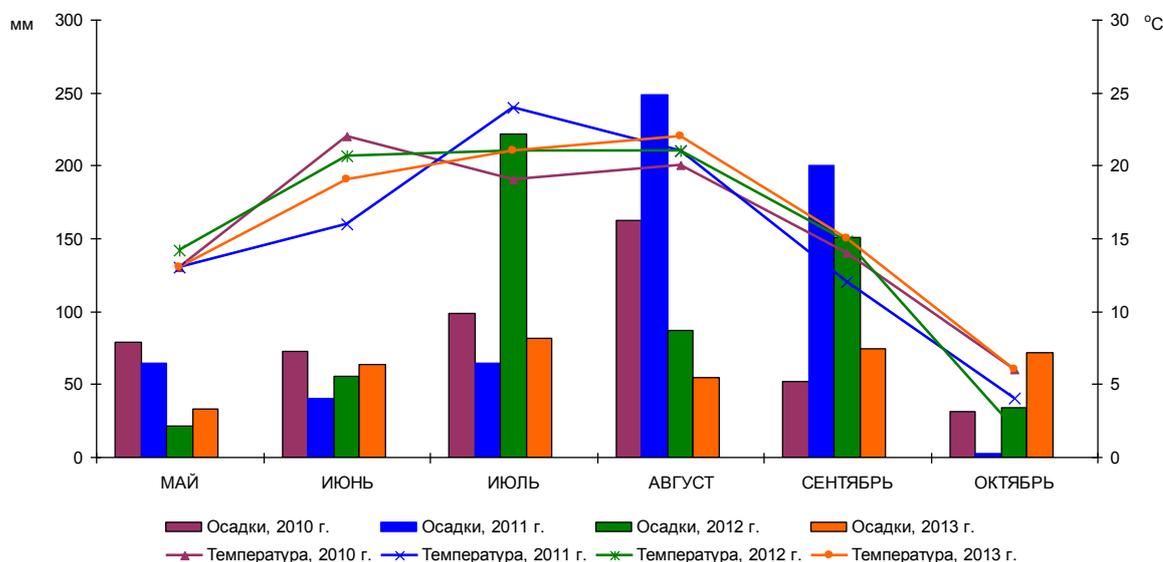


Рисунок 7 – Среднемесячная температура воздуха (°C) и сумма осадков (мм) за вегетационный период (по данным метеостанции Хабаровска)

Агрометеорологические условия в 2010 году для проведения полевых работ, начального роста и развития растений сои были сложные,

среднесуточная температура воздуха была ниже оптимальной на 3°C. В июне стояла сухая и жаркая погода. Июль и август характеризовались неустойчивой прохладной погодой с большим количеством осадков. Растения формировались в условиях переувлажнения почвы, а созревание семян испытало воздействие ранних заморозков. Сумма активных температур за период вегетации сои в 2010 году составила 2550-2660°C.

Условия 2011 года для проведения полевых работ были преимущественно благоприятными. Посев сои проведен в оптимальные агротехнические сроки. Холодная и дождливая погода в июне затянула вегетацию растений, в июле установилась сухая и жаркая погода. Налив бобов и созревание семян происходило при холодной и дождливой погоде. Сумма активных температур за период вегетации сои в 2011 году составила 2460-2550°C.

Май 2012 года в Хабаровском крае характеризовался среднемесячной температурой воздуха, равной 14,2°C, сумма осадков составила 22 мм. Вегетация растений была продолжительной ввиду неустойчивой погоды – тепло чередовалось с прохладой, а сухость с влажностью. В июне 2012 года средняя температура воздуха была 20,7°C, количество осадков составило 56 мм, относительная влажность воздуха равна 65%. В июле средняя температура воздуха – 21°C, количество осадков составило 222 мм, наблюдалось сильное увлажнение почвы. Август был влажным и душным, почва была хорошо увлажнена, среднемесячная температура – 21,8°C, количество осадков равно 87 мм, относительная влажность воздуха – 77%. Сентябрь был дождливым, наблюдалось сильное и избыточное увлажнение почвы, средняя температура за месяц – 14,8°C, количество осадков составило 151 мм, относительная влажность воздуха – 73%. Агрометеорологические условия способствовали большому поражению болезнями семян и листьев сои. Сумма активных температур за период вегетации сои в 2012 году составила 2690-3040°C.

Погодные условия вегетационного периода 2013 года были удовлетворительными. Май 2013 года был благоприятным для посева сои, средняя температура воздуха – 13°C, количество осадков – 33 мм, хорошее увлажнение почвы, относительная влажность воздуха составила 74%. Июнь характеризовался средней температурой воздуха, равной 19°C, количеством осадков – 64 мм, относительной влажностью воздуха, равной 74%, хорошим увлажнением почвы. В июле средняя температура воздуха была равна 21°C, количество осадков – 82 мм, увлажнение почвы хорошее. Август был жарким, среднемесячная температура составила 22°C, осадков выпало 55 мм, влажность воздуха была равна 80%. Сентябрь был относительно теплым, среднемесячная температура – 15°C, осадки – 75 мм, наблюдалось переувлажнение почвы, относительная влажность воздуха – 68%. Сумма активных температур за период вегетации сои в 2013 году составила 2620-2760°C.

Анализ ГТК за 2010-2013 гг. в Хабаровском крае показал, что три года были избыточно влажными (ГТК от 1,7 до 2,2) и только 2013 год – влажный (ГТК = 1,6) (рис. 8).

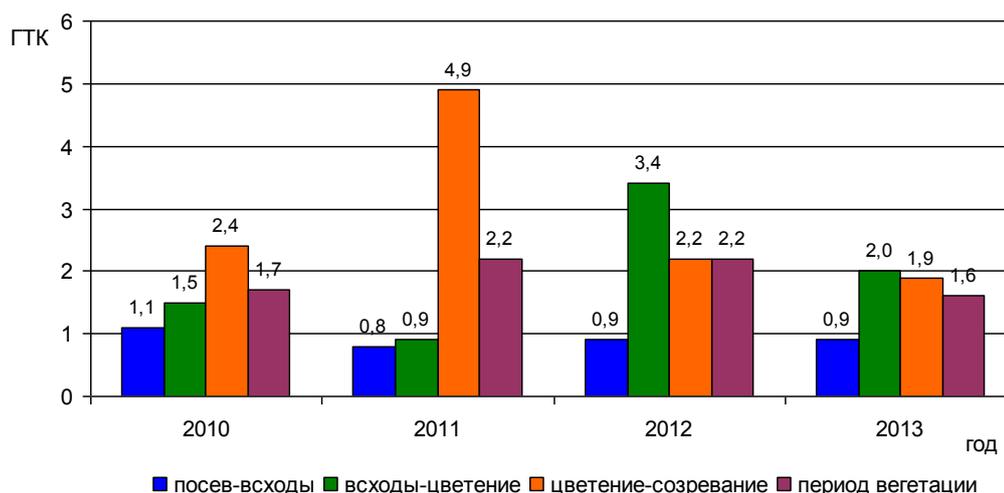


Рисунок 8 – Гидротермический коэффициент в отдельные фенофазы и за весь период вегетации сои

Период «посев-всходы» чаще всего характеризовался засушливыми (2011, 2012 и 2013 гг.) или слабо засушливыми (2010 г.) условиями. Период «всходы-цветение» два года был избыточно влажным, в 2010 году – влажным, а в 2011 году – засушливым. Максимальное значение ГТК в фазе цветения отмечено в 2012 году – 3,4, минимальное – 0,9 в 2011 году. Созревание семян сои происходило в условиях избыточного увлажнения (ГТК от 1,9 до 4,9).

Таким образом, климатические условия Хабаровского края в целом благоприятны для возделывания сои. Однако растения сои часто испытывают недостаточное количество тепла в конце вегетационного периода и переувлажнение в период «цветение-созревание», то есть в фазы, наиболее важные для формирования полноценного урожая сои.

Характерные особенности климата Саратовской области – континентальность, засушливость, которая повторяется в среднем через два года. Для Саратовского Поволжья характерны достаточно морозные зимы. Средняя температура зимних месяцев снижается до минус 10 градусов в правобережье, до минус 14 градусов в Заволжье. Нередки морозы 30-35 градусов. В то же время бывают и оттепели. В связи с этим наблюдаются большие колебания температуры. Нередки снежные зимы, когда высота снежного покрова превышает 50 см. Часты метели. При метелях скорость ветра может достигать больших значений.

Лето длится в среднем 4,5 месяца. В это время года средняя температура колеблется от 21 до 24 градусов. Как правило, погода сухая малооблачная. Часто с конца июня и до середины августа наблюдается сильная продолжительная жара, когда температура не опускается ниже 30 градусов. Летние осадки довольно неравномерны как во времени, так и в пространственном распределении. Дожди часто имеют ливневый характер, и месячное количество осадков может складываться из одного-двух дождей (Климат ..., http://trasa.ru/region/saratovskaya_clim.html).

Зона нахождения Ершовской опытной станции орошаемого земледелия по климатическим условиям является засушливой. Осадков выпадает 250-375 мм, разница между их количеством и потребностью во влаге растений очень большая: дефицит влаги в мае-июле обычно составляет более 260 мм. Гидротермический коэффициент в среднем не превышает 0,6, что соответствует очень засушливой зоне увлажнения. Вероятность засух сильной и средней интенсивности составляет около 60-70%. Сумма активных температур колеблется в пределах 2800-3000°C. Средняя температура самого теплого месяца (июля) составляет 21-23°C.

Метеорологические условия в период закладки опытов (2010-2013 гг.) были различны как по условиям увлажнения, так и по сумме среднесуточных температур (рис. 9) (Архив ..., http://pogoda-service.ru/archive_gsdod.php).

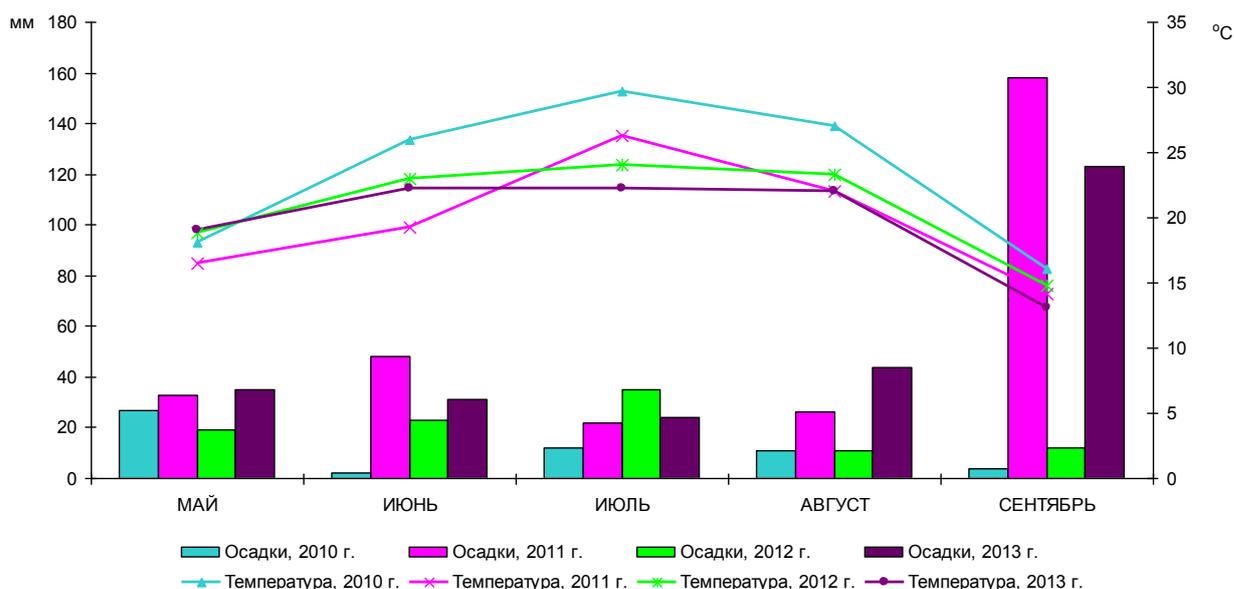


Рисунок 9 – Среднемесячная температура воздуха (°C) и сумма осадков (мм) за вегетационный период (по данным метеостанции Ершова)

В 2010 году сложились аномально жаркие погодные условия, не благоприятные для роста и развития растений сои. За вегетационный период количество осадков составило всего 26 мм, в то же время температура воздуха в июле достигала 30°C, что способствовало угнетению растений и

неполному наливу семян. К моменту уборки многие сорта вызрели неравномерно, часть растений была зелёной, а другая уже осыпалась.

В 2011 году температура в июле превышала среднемноголетнюю на 4°C и на 2°C в августе. Осадки выпадали неравномерно. В июле, когда соя находилась в фазах цветения и бобообразования, их выпало на 14 мм меньше среднемноголетней. Полученные семена были щуплыми и легковесными. В сентябре выпало осадков в 7,9 раза больше среднемноголетнего количества. Убирали сою с влажностью семян 18-20%.

Агрометеорологические условия 2012 года сложились неблагоприятно для роста, развития растений и формирования урожая. Температура превышала среднемноголетние значения в июле на 2°C и на 3°C в августе. Осадки выпадали неравномерно в июне и августе.

В 2013 года агрометеорологические условия также были неблагоприятны для роста, развития растений и формирования урожая. За вегетационный период количество осадков составило 262 мм, но осадки выпадали неравномерно. Май характеризовался повышенным температурным фоном. Среднемесячная температура воздуха составила 20°C, выше среднемноголетней на 4°C. Максимальная температура воздуха повышалась до 26°C. Осадков за месяц выпало 35 мм, это меньше среднемноголетних значений. Температура превышала среднемноголетние значения в июле на 2°C и на 4°C в августе. Температура воздуха в августе достигала 30°C, что способствовало угнетению растений и неполному наливу семян. Полученные семена были щуплыми и легковесными. Сумма выпавших осадков за лето составила 99 мм, что соответствует среднемноголетним значениям. Однако в июле, когда соя находилась в фазах цветения и бобообразования, их выпало на 12 мм меньше среднемноголетней. В августе и сентябре их количество превысило среднемноголетние значения на 12 и 112 мм соответственно.

Анализ ГТК в целом за период вегетации сои (2010-2013 гг.) в Саратовской области показал, что два года были сухими (2010 и 2012 гг.),

один год очень засушливый (2013 г.) и 2011 г. – засушливый. Максимальное значение ГТК отмечено в 2011 году – 0,9, минимальное – в 2010 году (ГТК = 0,2) (рис. 10).

В период «посев-всходы» минимальное значение ГТК было выявлено в 2012 году, очень сухим в фазе «всходы-цветение» был 2010 год. Максимальное значение ГТК отмечено в 2011 году в период «цветение-созревание» – 1,1.

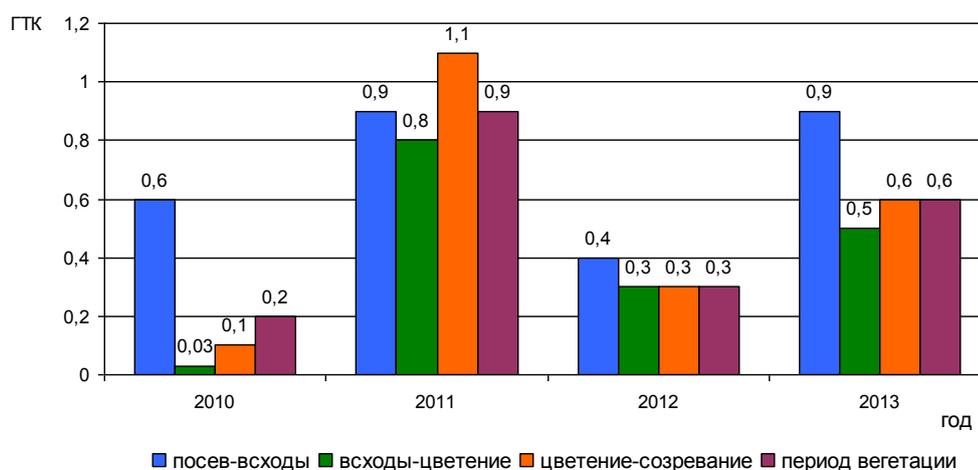


Рисунок 10 – Гидротермический коэффициент в отдельные фенофазы и за весь период вегетации сои

Таким образом, за время проведения исследований погодные условия в Саратовской области были засушливыми, очень засушливыми и сухими, то есть растения в период роста и развития испытывали недостаток влаги.

Климат Оренбургской области континентальный, с жарким, сопровождающимся суховеями летом и холодной зимой с устойчивым снежным покровом. Зима отличается постоянством отрицательных температур и суровыми морозами. Лето солнечное и жаркое, в дневные часы, особенно в июле. Вегетационный период около 180 дней. Продолжительность залегания снегового покрова составляет от 135 дней на юге до 154 дней на севере. Частые проникновения сибирских антициклонов вызывают иногда понижение температуры до минус 42°C. Весна

непродолжительная с частыми резкими снижениями температуры и поздневесенними заморозками. Таяние снега начинается во второй половине марта. Для этого периода характерны значительные перепады температуры воздуха в течение суток (от 15°C днем до минус 12°C ночью), малое количество ясных солнечных дней. Небо затянуто, как правило, облаками или дымкой. Лето, обычно сухое и жаркое, начинается в последних числах мая – начале июня. В отдельные дни еще возможны понижения температуры воздуха, а по ночам – заморозки на почве. Среднесуточная максимальная температура воздуха в мае составляет 20°C, в июне – 26,9°C. В июле воздух прогревается до 40-42°C, относительная влажность снижается до 54% (Климат ..., http://trasa.ru/region/orenburgskaya_clim.html).

Для характеристики погодных условий в период проведения опытов использовали данные Оренбургской агрометеорологической станции (рис. 11) (Архив ..., http://pogoda-service.ru/archive_gsod.php). Погодные условия 2010 года в вегетационный период сои сложились очень неблагоприятно для роста, развития растений и формирования урожая.

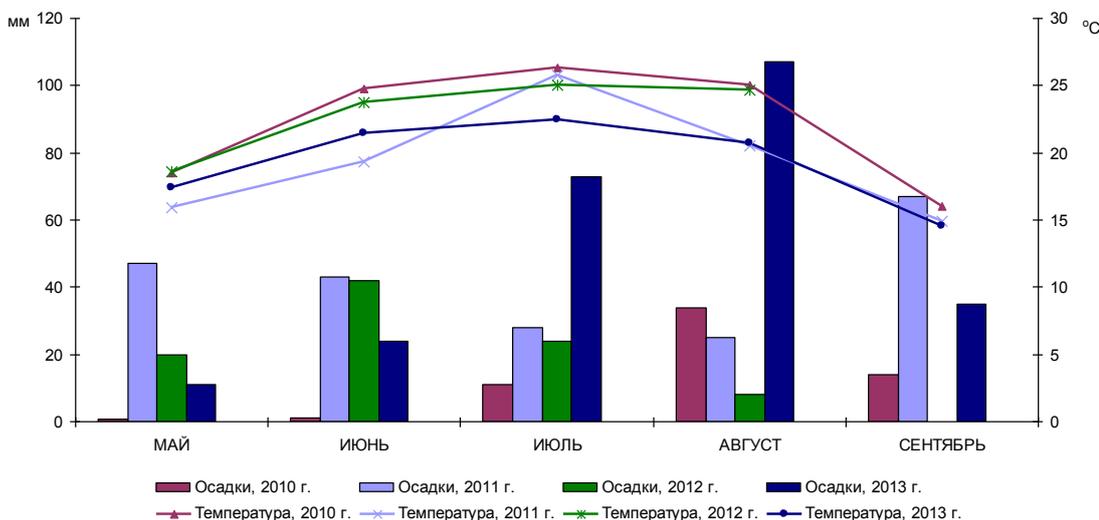


Рисунок 11 – Среднемесячная температура воздуха (°C) и сумма осадков (мм) за вегетационный период (по данным метеостанции Оренбурга)

Температурный режим воздуха в течение этого периода был намного выше среднемноголетних данных (на 4,5-6,0°C). В то же время количество выпавших осадков было практически равно нулю и только в июле выпало 11 мм осадков, что при среднесуточной температуре выше 25°C не имело хозяйственного значения. Дефицит атмосферных осадков за май-июнь составил 90% их среднемноголетнего количества.

В начальный период вегетации сои 2011 года (посев, всходы, начало цветения) погодные условия сложились благоприятно для этой культуры, температура воздуха и количество осадков были почти оптимальными. Это позволило получить очень высокую полноту всходов сои и интенсивное нарастание биомассы её растений ко времени цветения. Однако условия второй половины лета 2011 года (июль, август) оказались достаточно засушливыми, температура воздуха превышала среднемноголетние показатели, осадков выпало меньше нормы, относительная влажность воздуха в среднем была близка к 50%, а нередко менее 30%. Для сои такие условия оказались неблагоприятными. Положение усугубилось достаточно большой накопленной к этому времени биомассой растений, вследствие чего соя рано стала испытывать дефицит влаги и сбрасывать репродуктивные органы (цветы, а затем завязи и бобы) и даже листья.

Погодные условия 2012 года уже в начальный период вегетации сои (посев, всходы) сложились неблагоприятно, температура воздуха превышала среднемноголетние значения на 3,3°C, количество осадков было небольшим и составило 22 мм. Ко времени зацветания сои выпало довольно большое количество осадков, что обеспечило неплохое развитие растений. Однако условия второй половины лета 2012 года (июль и август) оказались очень засушливыми, температура воздуха превышала среднемноголетние показатели, осадков выпало намного меньше нормы. Для сои такие условия оказались неблагоприятными.

Погодные условия 2013 года продолжительное время (май-июнь) оказались неблагоприятными для сои. Температура воздуха превышала

среднемноголетние показатели, особенно в мае – на 2,1°C. Количество осадков было небольшим, что отразилось на полевой всхожести семян, высоте и мощности растений. В среднем в мае выпало около половины нормы осадков, за июнь – две трети нормы. И только начиная с середины июля, выпало значительное количество осадков, выпадение которых продолжилось в августе, а затем в сентябре.

При анализе ГТК в целом за период вегетации сои (2010-2013 гг.) два года были засушливыми (ГТК = 0,7), один год был сухим с ГТК = 0,4, а 2010 год – очень сухим (ГТК = 0,1) (рис. 12).

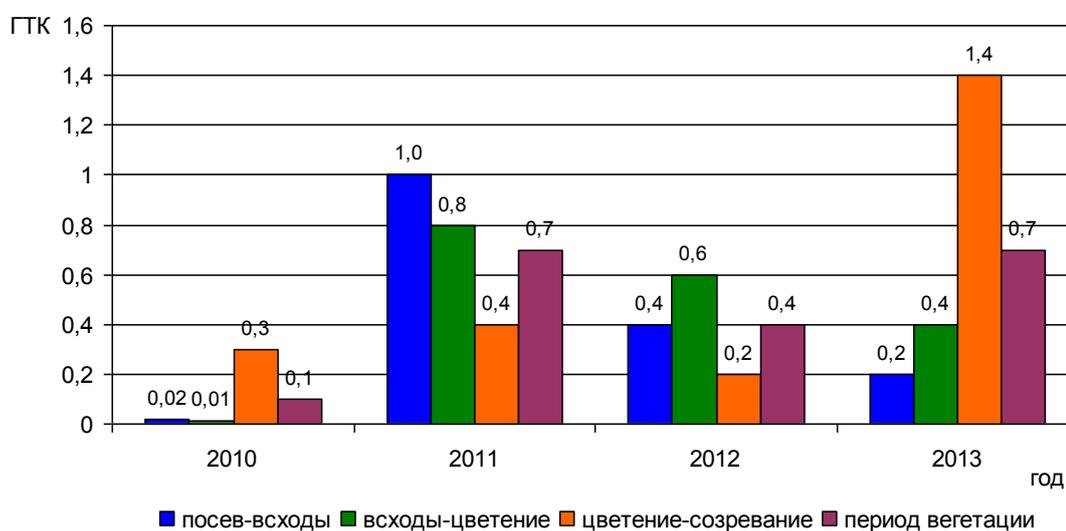


Рисунок 12 – Гидротермический коэффициент в отдельные фенофазы и за весь период вегетации сои

В периоды роста и развития растений сои минимальные значения ГТК были выявлены в 2010 году: 0,02 («посев-всходы») и 0,01 («всходы-цветение»). Развитие растений сои и формирование урожая в 2010 году происходило в условиях длительной атмосферной и почвенной засухи. В результате продуктивность сои оказалась очень низкой, а семена – легковесными и щуплыми.

Максимальное значение ГТК отмечено в 2013 году в период «цветение-созревание» – 1,4. В результате продуктивность сои оказалась высокой, прежде всего из-за крупных, хорошо налитых семян.

Таким образом, при возделывании сои в неорошаемых условиях центральной зоны Оренбуржья очень часто растения в «критические» периоды роста и развития испытывают недостаток влаги, что приводит к снижению продуктивности.

Соответствие метеорологических условий биологическим требованиям культуры способствует оптимизации процессов роста и развития, формированию продуктивности растений и получению высококачественного урожая. Однако урожайность сои определяется не только географическим размещением и природно-климатическими ресурсами, но и генетическим потенциалом современных сортов, адаптивными технологиями, заинтересованным отношением общества к этой культуре, её экономической эффективностью (Щегорец О.В., 2018). Благодаря этому соя распространилась далеко за пределы первоначальных очагов своего произрастания, где имелось большое количество тепла и влаги.

2.1.2 Характеристика почвенных условий проведения полевых опытов

Соя умеренно требовательна к почве. Её можно успешно возделывать на черноземных, каштановых и дерново-подзолистых почвах разного механического состава, а при достаточном количестве питательных веществ – и на песчаных почвах. Непригодны для неё солонцы и солончаки, заболоченные и кислые почвы с рН ниже 5. Оптимальная для сои кислотность – рН 6,0-7,0 (Соя, 1984; Алиев Д.А., Акперов З.И., 1995).

Опытное поле ФГБОУ ВО Дальневосточный ГАУ расположено в юго-западной части южной сельскохозяйственной зоны Амурской области. Рельеф поля – волнистая равнина, с небольшим количеством понижений

слабого уклона. Почвы лугово-черноземовидные, среднемошнные (мощность пахотного горизонта – 25-30 см). По механическому составу они глинистые, содержание гумуса в пахотном слое составляет 3,5-4,0%, реакция слабокислая ($pH_{\text{сол}} = 5,5-5,6$) (Система земледелия..., 1997).

Соя отличается специфичностью питания. Она потребляет на формирование урожая больше питательных веществ, чем многие другие культуры, и неравномерно поглощает элементы питания по фазам развития растения (Салтанов М.Д., 1971; Прокопчук В.Ф., 2000).

Несмотря на способность сои с помощью клубеньковых бактерий фиксировать азот из атмосферы, растение обеспечивает себя этим элементом на 50-70%. Наибольшее количество азота необходимо в фазе формирования и налива семян. Но азотфиксация начинается спустя примерно две недели после всходов, поэтому молодые проростки должны быть хорошо обеспечены достаточным количеством минерального азота (Синеговская В.Т., 2005).

Продуктивность сои зависит и от уровня фосфорного питания. Фосфор усиливает развитие корневой системы, особенно на ранних этапах развития растений, повышает засухоустойчивость, стимулирует образование и развитие генеративных органов, ускоряет созревание семян (Балакай Г.Т., Безуглова О.С., 2003). В условиях Амурской области, по данным Н.А. Пенчуковой и В.М. Пенчукова (1970), наивысший эффект дает некорневое питание фосфором в фазе образования бобов, а на фоне основного удобрения – в конце цветения.

Калий играет важную роль в азотном обмене, в перераспределении углеводов, регулирует водный баланс и синтез белка, повышает устойчивость к заболеваниям (Голов Г.В., 2001; Балакай Г.Т., Безуглова О.С., 2003).

Оптимальные параметры плодородия почвы для возделывания сои следующие: содержание гумуса – 4-5%, подвижного фосфора – больше 15 мг/кг, обменного калия – более 250 мг/кг. Соя обеспечивает себя

биологически ценным азотом, и часть его оставляет для последующей культуры (Тихончук П.В., Оборская Ю.В., 2010).

Почвы опытного участка характеризуются низким содержанием подвижного фосфора (P_2O_5) – 26 мг/кг почвы; высоким содержанием обменного калия (K_2O) – 203 мг/кг почвы (по А.Т. Кирсанову). Содержание минерального азота ($N_{мин}$) в почве составляло 21,8 мг/кг почвы; реакция почвенного раствора слабокислая – $pH_{KCl} = 5,7$ (табл. 2).

Таким образом, несмотря на то, что в лугово-черноземовидной почве опытного поля содержание доступных форм фосфора очень низкое, почвенные условия в целом благоприятны для возделывания сои и соответствуют оптимальным.

По данным ФГБНУ ДВ НИИСХ, почвы селекционного поля лугово-бурые оподзоленные, сильно кислые – $pH_{KCl} = 4,0$. Содержание доступных форм фосфора среднее – 53 мг/кг почвы, а калия высокое – 194 мг/кг почвы (по А.Т. Кирсанову). Содержание минерального азота среднее (40,1, мг/кг), представлен в основном нитратным азотом (табл. 2).

Почвы опытного участка ФГБНУ Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока представлены темно-каштановыми разностями, по агрохимическим свойствам и плодородию темно-каштановые почвы уступают черноземам. Реакция почвенного раствора нейтральная – $pH_{KCl} = 6,8$, содержание доступных форм фосфора и калия высокое – 60 и 563 мг/кг почвы соответственно (по Б.П. Мачигину), содержание минерального азота – 28,5 мг/кг в пахотном слое почвы (0-20 см) (табл. 2).

Темно-каштановые почвы, как правило, отличаются резким дефицитом влаги, грунтовые воды залегают глубоко. Средняя глубина весеннего промачивания почвы в этой зоне – 50-70 см, запасы продуктивной влаги в метровом слое – 90-100 мм. Поэтому урожаи сельскохозяйственных культур на них неустойчивые.

Таблица 2 – Агрохимическая характеристика почв опытных участков, среднее за 2012-2013 гг. (по данным агрохимической лаборатории ФГБОУ ВО Дальневосточный ГАУ)

Регион	Тип почвы	Показатель					
		рН _{KCl}	N-NO ₃	N-NH ₄	N _{мин}	P ₂ O ₅	K ₂ O
Амурская область	Лугово-черноземовидная	5,5	4,0	15,8	21,8	26*	203*
Хабаровский край	Лугово-бурые оподзоленные	4,0	37,7	2,4	40,1	53*	194*
Саратовская область	Темно-каштановые разности	6,8	15,1	13,4	28,5	60**	563**
Оренбургская область	Чернозём южный	6,8	2,6	2,9	5,5	33**	372**

Примечание: * по А.Т. Кирсанову; ** по Б.П. Мачигину

Почвенный покров учебно-опытного поля ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ представлен в основном чернозёмом южным. Механический состав почв – средний суглинок, мощность пахотного горизонта А – около 25 см, гумусного горизонта А + В – 37-48 см. Среднее содержание гумуса в почве – 4,0%. Содержание минерального азота (N_{мин}) в почве опытного участка составляло 5,5 мг/кг почвы, он представлен равным количеством аммонийного и нитратного азота. Содержание подвижного фосфора (33 мг/кг почвы) и обменного калия (372 мг/кг почвы) повышенное (по Б.П. Мачигину). Реакция почвенного раствора нейтральная – рН_{KCl} = 6,8 (табл. 2).

2.2 Объекты исследования

Объектом исследования служили сорта культурной сои (*Glycine max* (L.) Merrill) Соната, Гармония, Лидия, Даурия, Марината, Соер 4 и дикорастущая форма (*Glycine soja* Siebold & Zucc.) КА 1344 (рис. 13).

А

*G. max**G. soja*

Б

*G. max**G. soja*

Рисунок 13 – Растения (А) и семена (Б) культурной (*G. max*) и дикорастущей (*G. soja*) сои

Выращиваемые на Дальнем Востоке сорта сои относятся к маньчжурскому подвиду. Они имеют толстый прямой стебель кустовой формы высотой до 1 м, с крупными тройчатыми листьями и сильным опушением всего растения рыжего цвета. Листья узколистной или широкоовальной формы. Цветки фиолетовые или белые, очень мелкие. Семена овальные или шаровидные. Масса 1000 семян – 110-250 г (Золотницкий В.А., 1962; Ващенко А.П. и др., 2010; Щегорев О.В., 2018).

Сорт Соната относится к маньчжурскому (*manshurica*) подвиду, апробационной группы *flavida* *Enk.*, создан Всероссийским НИИ сои, выведен методом гибридизации с последующим многократным индивидуальным

отбором с оценкой по потомству (педигри). Авторы – Л.К. Малыш, Т.П. Рязанцева, Н.Д. Фоменко, Г.Н. Беляева, А.П. Дымова, Е.Н. Мельникова, К.Е. Малышев. Включен в Госреестр по Средневолжскому и Дальневосточному регионам с 1998 года. Сорт предназначен для возделывания в умеренно холодных соесеющих регионах. В среднем высота растений – 72 см. Куст компактный, слабоветвистый, с хорошо выполненной верхушкой. Листья овально-заострённые, кончик листа заострённый, окраска листа зелёная. Цветок средней величины, фиолетовый, кисти укороченные, 2-8-цветковые. Бобы коричневые, слабоизогнутые, 2-3-семенные, не растрескиваются. Опушение рыжее с желтоватым оттенком. Высота прикрепления нижних бобов – 14,5 см. Семена средней величины, округлые и округло-овальные, окраска семян светло-жёлтая, белёсая, без блеска, с матовым оттенком, пигментация не наблюдалась. Рубчик средний, линейный и слабоовальный, цвета семени иногда темнее. Масса 1000 семян – 136 г, с колебаниями по годам 120-145 г, содержание белка в семенах – 38,8-40,9%, жира – 20,0-20,7%. Сорт скороспелый, продолжительность вегетации – 96-100 дней. Урожайность – 24,0-31,0 ц/га (Каталог ..., 2015).

Сорт Гармония относится к маньчжурскому (*manshurica*) подвиду, апробационной группы *flavida* *Enk.*, создан Всероссийским НИИ сои, выведен методом внутривидовой гибридизации с последующим многократным индивидуальным отбором с оценкой по потомству. Авторы: Л.К. Малыш, Т.П. Рязанцева, Н.Д. Фоменко, Г.Н. Беляева, А.П. Дымова, Е.Н. Мельникова, Г.П. Лавриченко. Включен в Госреестр по Средневолжскому и Дальневосточному регионам с 2003 года. Растение среднерослое, высота средняя – 51,4-69,7 см. Форма куста полукомпактная. Лист узкий, копьевидный. Опушение при созревании рыжее, редкое. Окраска венчика белая. Форма бобов слабоизогнутая, заостренная, отмечено наличие 4-семенных бобов. Высота прикрепления нижних бобов – 15,0 см. Семена желтые, иногда с зеленоватым оттенком, рубчик цвета семени, иногда темнее, в отдельные годы у основания имеется коричневая точка, которая

переходит в коричневый подтек. Масса 1000 семян – 154-181 г. Содержание белка – 37,5-39,6%, жира – 19,3-22,0%. Сорт среднеспелый, продолжительность периода вегетации – 100-108 дней. Средняя урожайность – 27,0-34,0 ц/га (Каталог ..., 2015).

Сорт Даурия относится к маньчжурскому (*manshurica*) подвиду, апробационной группы *communis* *Enk.*, создан Всероссийским НИИ сои. Авторы сорта: Н.С. Слободяник, Г.С. Беляева, А.П. Дымова, Е.Н. Мельникова, Н.Д. Фоменко, Г.Н. Лавриченко. Включен в Госреестр по Дальневосточному региону с 2003 года. Растение средневысокое (70-100 см), куст компактный, высота прикрепления нижних бобов – 16-18 см. Число междоузлий – от 8 до 12, число цветков на цветоносе – 4-9, цветок фиолетовый. Форма листа яйцевидная. Бобы серые, слабоизогнутые, заострённые, 2-3-семянные. Форма семян округлая, почти шаровидная. Окраска семян жёлтая, рубчик цвета семени, линейный. Масса 1000 семян – 182-215 г. Содержание белка – 37,3-40,3%, жира – 19,9-21,9%. Сорт среднеспелый, период вегетации – 104-110 дней. Урожайность – 28,0-35,0 ц/га (Каталог ..., 2015).

Сорт Лидия относится к маньчжурскому (*manshurica*) подвиду, апробационной группы *sordida* *Enk.*, создан Всероссийским НИИ сои путем гибридизации с применением в F₃ метода ОСП с последующим многократным индивидуальным отбором. Авторы сорта: Л.К. Малыш, Т.П. Рязанцева, Н.Д. Фоменко, Г.Н. Беляева, А.П. Дымова, Е.Н. Мельникова. Включен в Госреестр по Дальневосточному региону с 2005 года. Тип роста индетерминантный, куст промежуточный (среднекомпактный). Высота растений – 57-59 см, высота прикрепления нижних бобов – 13-18 см. Стебель прямой, листья заостренно-яйцевидные, опушение рыжее, цветок фиолетовый. Бобы коричневые, 2-3-семянные. Семена желтые, рубчик коричневый. Масса 1000 семян – 158-168 г. Содержание белка – 39,3-41,1%, жира – 20,6-21,8%. Сорт скороспелый, период вегетации – 96-104 дней. Урожайность – 23,0-30,5 ц/га (Каталог ..., 2015).

Сорт Марината создан в Дальневосточном научно-исследовательском институте сельского хозяйства. Авторы сорта: О.М. Комолых, Р.В. Комолых, В.О. Комолых, И.В. Загайнов. Включен в Госреестр по Дальневосточному региону с 2005 года. Растение детерминированное, полураскидистой формы, с серым опушением. Боковые листочки ланцетовидной формы, зеленые, среднего размера. Цветок белый. Боб коричневый. Семена шаровидно-приплюснутые, желтые, рубчик желтый. Высота прикрепления нижнего боба – 13,3-15,0 см. Масса 1000 семян – 118-210 г. Содержание белка в семенах – 40,4 %, жира 20,9 %. Сорт среднеранний, период вегетации составляет 110-120 дней. Максимальная урожайность – 24,5 ц/га (Соя Марината, <http://dvniish.ru/soja-marinata.html>; Тихончук П.В., Оборская Ю.В., 2010).

Сорт Соер 4 создан на Ершовской опытной станции орошаемого земледелия НИИСХ Юго-Востока, выведен путем гибридизации с последующим отбором, относится к апробационной группе hybrida Enk. Авторы сорта: М.П.Мордвинцев, В.С. Визнер, Д.В. Подкина, С.М. Соколов.

Включен в Госреестр по Центрально-Черноземному, Средневолжскому, Нижневолжскому, Уральскому, Дальневосточному регионам с 1997 года. Подсемядольное колено с антоциановой окраской, листочки овально-удлиненные, средней длины и ширины, темно-зеленые, кончик заостренный. Облиственность слабая. Стебель зеленый, слабоограниченный, междоузлия короткие, опушение рыжее, редкое. Цветок фиолетовый. Форма боба прямая до слабоизогнутой, верхушка заостренная, окраска желто-бурая, опушение редкое. Семя овальное, желтое, без пигментации, средней крупности. Рубчик овальный. Масса 1000 семян – 130-174 г. Содержание белка – до 40,9%, жира – до 20,2%. Сорт скороспелый, продолжительность вегетационного периода – 98-102 дней. Урожайность семян в регионе – 12,1-17,7 ц/га (Соя Соер 4, <https://www.arisersar.ru/soer4.htm>; Тихончук П.В., Оборская Ю.В., 2010).

Дикорастущая соя – однолетнее ветвистое растение, стебли очень тонкие, вьющиеся, поднимающиеся по опоре, как лиана, или стелющиеся,

0,5-3 м высотой, весьма ветвистые, ветвление начинается у самой земли, главный стебель и ветви почти по всей длине одинаковой толщины. Листья узколанцетные, сложные, тройчатые, обычно опадающие, но встречаются формы с неоппадающими листьями. Цветки очень мелкие, в коротких пазушных кистях, фиолетовые. Бобы сильно опушенные, плоские, слегка изогнутые, многосемянные, при созревании растрескиваются. Семена мелкие, продолговатые, плоские, черные, матовые, с серым налетом. Рубчик удлиненный, черный. Масса 1000 семян варьируется от 15 до 50 г, масса кожуры составляет 20-25% от массы семян при 6-7% у культурной сои (Сунь Син-Дун, 1958; Золотницкий В.А., 1963; Ала А.Я., Тильба В.А., 2005). Дикорастущая соя отличается стойкостью к неблагоприятным климатическим условиям, выносит переувлажнение, засуху и засоление почвы, мало поражается болезнями (Ала А.Я., 2009; 2011).

Форма КА 1344, интродуцирована из Архаринского района А.Я. Ала, однолетнее растение с тонкими, обильно ветвящимися, вьющимися стеблями, покрытыми жесткими, редкими рыжеватыми волосками. Высота растения – 124 см. Листья тройчатые, опушенные, с ланцетными заостренными листочками. Окраска венчика цветка фиолетовая. Бобы мелкие (0,7-2,5 см длиной и 4-5 мм шириной), темно-бурые, покрытые жесткими волосками. При созревании они растрескиваются и разбрасывают очень мелкие семена. Окраска кожуры семян темно-умбровая. Масса 1000 семян – 30,4 г. Содержание белка – 45,3%, содержание жира – 11,0%. Продолжительность периода вегетации составляет 97 дней (Ала А.Я., Ала В.С., Супряга Ю.А., 2000; Ала А.Я., Ала В.С., 2002; Ала А.Я., Тильба В.А., 2005).

Форма КА 1344 широко используется в генетико-селекционных исследованиях, это обусловлено высоким содержанием белка в семенах и её повышенной устойчивостью к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды.

2.3 Методы исследования

При выполнении работы использовались полевые, вегетационные, лабораторные и статистические методы. Закладка опытов осуществлялась в соответствии с общепринятыми требованиями: «Методика полевого опыта» (Доспехов Б.А., 1985), «Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур» (1985), «Методика агрохимических исследований» (Юдин Ф.А., 1971).

Определение посевных и сортовых качеств семян осуществлялось в соответствии с ГОСТ Р 52325-2005. Почвенные образцы для агрохимического анализа отбирались по ГОСТ 28168-89. В почве определялись следующие показатели: подвижные соединения фосфора и калия по методу А.Т. Кирсанова (ГОСТ Р 54650-2011) в модификации Центрального научно-исследовательского института агрохимического обслуживания сельского хозяйства (ЦИНАО) и по методу Б.П. Мачигина (ГОСТ 26205-91) в модификации ЦИНАО; нитратный азот ионометрическим методом (ГОСТ 26951-86); аммонийный азот методом ЦИНАО (ГОСТ 26489-85); актуальную и обменную кислотность методом ЦИНАО (ГОСТ 26483-90).

2.3.1 Методика проведения полевых и вегетационных опытов

Для изучения онтогенетической адаптации к условиям внешней среды представителей рода *Glycine* L. были заложены полевые опыты (2003-2005 гг.) на опытном поле ФГБОУ ВО Дальневосточный ГАУ. Сою высевали вручную на глубину 4-5 см, с площадью питания одного растения 50x90 см. Такой способ посева позволяет одиночным растениям, свободным от конкуренции с другими особями, полностью реализовать свой биологический потенциал (Мошков Б.С., 1973; Ничипорович А.А., 1982). Площадь делянки составляет 72 м². Повторность 4-кратная, расположение

делянок рендомизированное. В день посева определяли влажность почвы по слоям 0...5, 5...10 и 10...20 см весовым методом и температуру почвы на глубине заделки семян с использованием термометра Савинова (Добровольский В.В., 2001).

Перед посевом семена дикорастущей сои скарифицировали препаровальной иглой. Высевали по два семени в лунку, с последующим прорыванием до одного. В фазе первого тройчатого листа с северной стороны на расстоянии 10-15 см от растения забивали колышек высотой 150 см. В течение вегетационного периода следили за тем, чтобы дикорастущая соя обвивалась вокруг него. (Ала А.Я., Ала В.С., Супряга Ю.А., 2000). Уборку сои *G. max* проводили в фазе полной спелости, *G. soja* – до растрескивания нижних бобов.

Для изучения адаптации *G. max* и *G. soja* к неблагоприятным абиотическим факторам были заложены **вегетационные и полевой опыты** (2008-2010 гг.). Посев в вегетационном опыте был проведен согласно методике, предложенной Ф.А. Юдиным (1971). Семена при посадке заделывали на глубину 1,5-2 см. Семена засыпали почвой с краев лунки пинцетом, а поверхность почвы – слоем кварцевого песка (200 г на сосуд). Песок обязательно должен иметь нейтральную реакцию среды во избежание отрицательного влияния на всходы. На сосуд диаметром 20 см количество семян сои составляло 10-15 штук. После посева сосуды накрывали бумагой и ежедневно увлажняли верхний слой почвы. При появлении всходов бумагу убирали. Чтобы растения во время роста не ломались и не полегали, делали каркас из длинных жердей с проволочными кольцами. Сосуды поливали ежедневно в ранние утренние или вечерние часы.

Влияние высокой и низкой положительной температуры на продуктивность и антиоксидантную систему *G. max* и *G. soja*

Схема вегетационного опыта № 1:

1. Контроль (естественные условия);
2. Воздействие на растения сои (по фазам развития) высокой