

ГЛАВА 4 АДАПТАЦИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ *G. MAX* И *G. SOJA* К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Для более глубокого и всестороннего понимания адаптации и устойчивости организмов были определены активность и множественные молекулярные формы антиоксидантных ферментов (пероксидазы и каталазы) и уровень низкомолекулярных антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, каротинов, токоферолов) в листьях и семенах *G. max* и *G. soja*, подверженных воздействию высокой и низкой положительных температур, избыточному и недостаточному увлажнению почвы, продолжительности светового дня.

4.1 Адаптация и устойчивость *G. max* и *G. soja* к высокой и низкой положительным температурам с участием антиоксидантной системы

Воздействие высокой температуры (45°C) в течение 2 и 12 часов на растения сои приводит к существенным нарушениям и повреждениям, которые проявляются в изменении продолжительности фенологических фаз, формировании репродуктивных органов и продуктивности. Гипертермия отрицательно сказывается на всех показателях продуктивности растений сои, особенно в фазах цветения и бобообразования, масса семян с одного растения снижается в 2-3,5 раза у культурной и дикорастущей сои (табл. 4).

Таблица 4 – Влияние температуры (45°C) на показатели продуктивности *G. max* и *G. soja*, среднее за 2008-2010 гг.

Фенологическая фаза	Сорт (Фактор А)	Температура и время воздействия (Фактор В)	Высота растения, см	Количество бобов, шт.	Количество семян, шт.	Масса семян, г
Третий тройчатый лист	Лидия	Контроль	49,7	7,0	14,0	1,4
		45°C, 2 ч	46,9	6,0	12,0	1,2
		45°C, 12 ч	41,1	5,0	8,0	0,9
	КА 1344	Контроль	67,4	7,0	20,0	1,4
		45°C, 2 ч	61,4	6,0	11,0	0,9
		45°C, 12 ч	59,0	5,0	7,0	0,5
Цветение	Лидия	Контроль	49,7	7,0	14,0	1,4
		45°C, 2 ч	47,2	5,0	9,0	0,7
		45°C, 12 ч	43,5	4,0	7,0	0,5
	КА 1344	Контроль	67,4	7,0	20,0	1,4
		45°C, 2 ч	57,7	5,0	11,0	0,6
		45°C, 12 ч	47,9	2,0	5,0	0,4
Бобообразование	Лидия	Контроль	49,7	7,0	14,0	1,4
		45°C, 2 ч	43,1	5,0	7,0	0,9
		45°C, 12 ч	44,1	4,0	4,0	0,4
	КА 1344	Контроль	67,4	7,0	20,0	1,4
		45°C, 2 ч	61,3	5,0	8,0	0,6
		45°C, 12 ч	62,0	3,0	6,0	0,4
НСР _{0,5}			1,0	1,4	1,3	0,11
НСР _А			0,6	0,9	0,7	0,07
НСР _В			0,4	0,6	0,5	0,05

Однако при оценке устойчивости растений очень важно учитывать их сохранность, так как от этого зависит урожайность сои. Выживаемость растений культурной и дикорастущей сои составила 87 и 93% соответственно.

Воздействие высокой температуры (45°C) в фазах третьего тройчатого листа и бобообразования в течение двух и двенадцати часов приводит к увеличению активности пероксидазы в листьях культурной и дикорастущей сои; в фазе цветения – к инактивации (рис. 1). Кратковременное влияние высоких температур на растения способствует росту активности каталазы (рис. 2). Следует отметить, что активность каталазы увеличивается в большей степени, чем пероксидазы. По-видимому, каталаза – наиболее значимый фермент, разрушающий H_2O_2 в листьях растений, что согласуется с литературными данными (Ху Ю.Ф., Лиу Ж.П., 2008). В отличие от пероксидазы активность каталазы в фазе цветения у опытных растений увеличивается. Семисуточной репарации оказалось достаточно для нормализации активности, она соответствовала контролю.

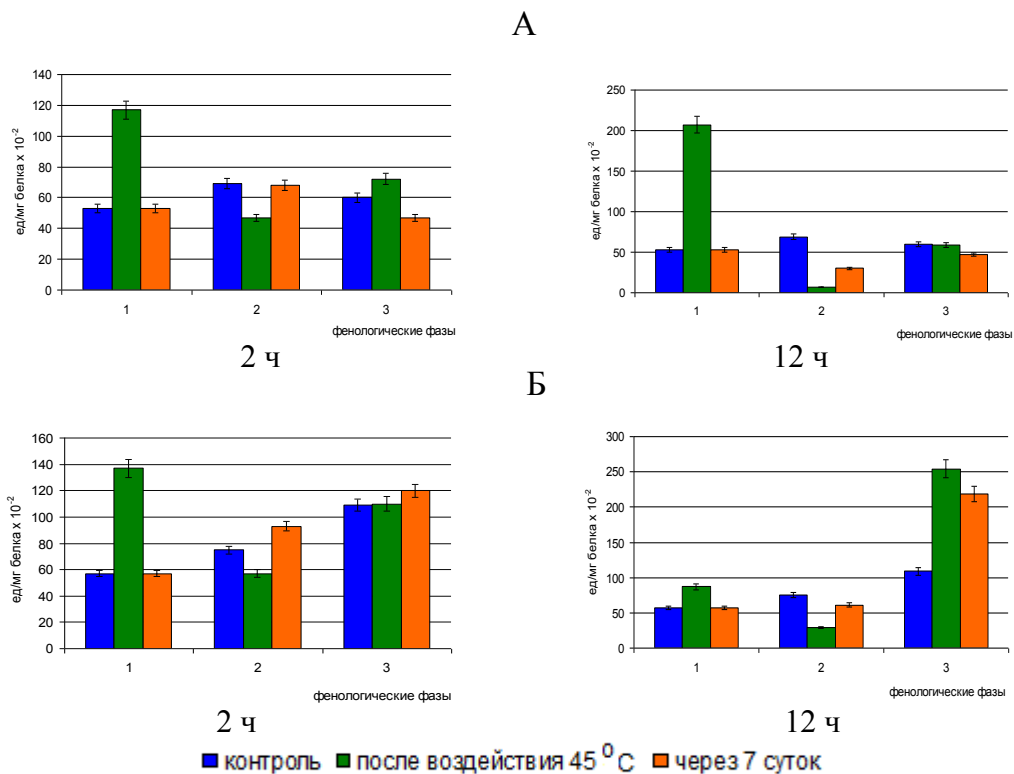


Рисунок 1 – Удельная активность пероксидазы в листьях сорта Лидия (А) и формы КА 1344 (Б) при действии температуры (45°C) в фенологические фазы: 1 – третий тройчатый лист; 2 – цветение; 3 – бобообразование, ед/мг белка x 10⁻², среднее за 2008-2010 гг.

Гипертермия в течение двенадцати часов в фазах цветения и образования бобов приводит к увеличению множественных молекулярных форм пероксидазы в листьях *G. max* и *G. soja* с низкой электрофоретической подвижностью и инактивации высоко- и среднеподвижных пероксидаз и каталаз. Особое внимание заслуживают множественные молекулярные формы пероксидазы со значениями Rf 0,05; 0,12 у сорта Лидия и Rf 0,05; 0,07 и 0,12 у

формы КА 1344. Они синтезируются на более поздних фазах развития сои и обеспечивают функционирование растений в экстремальных условиях. После возвращения растений в оптимальные условия различия между электрофоретическими спектрами пероксидазы опытных и контрольных растений сохраняются.

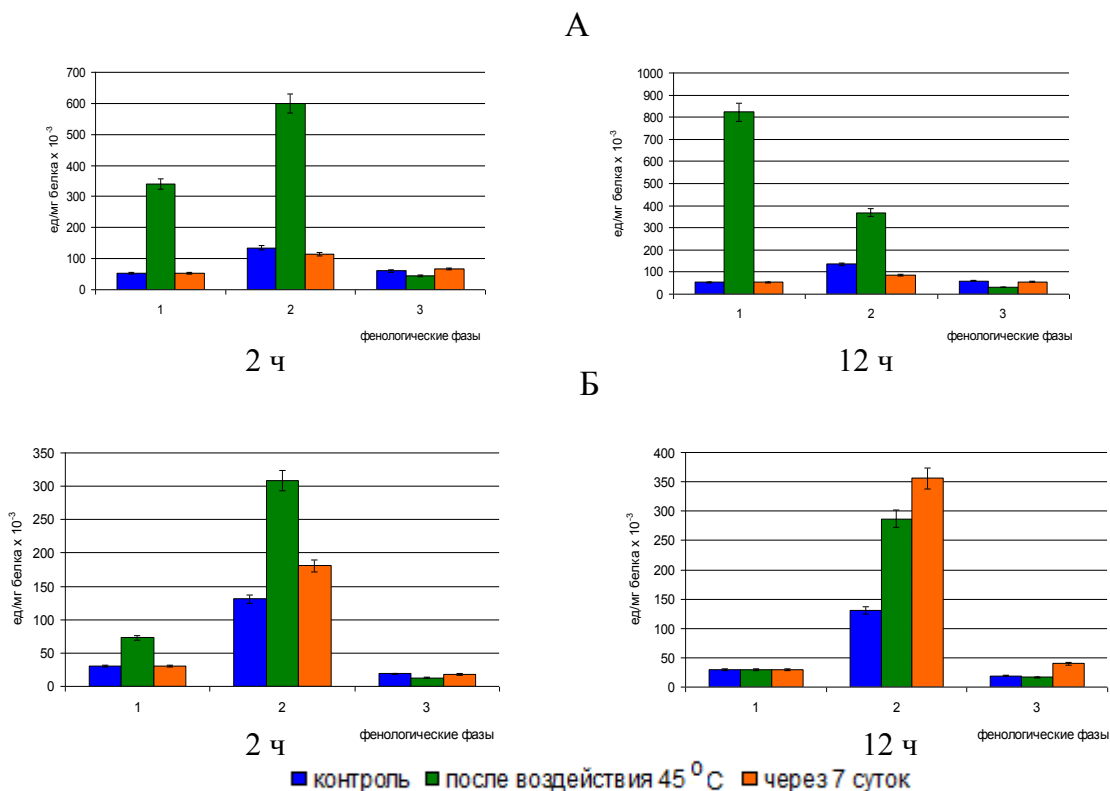


Рисунок 2 – Удельная активность каталазы в листьях сорта Лидия (А) и формы КА 1344 (Б) при действии температуры (45°С) в фенологические фазы: 1 – третий тройчатый лист; 2 – цветение; 3 – бобообразование, ед/мг белка × 10⁻³, среднее за 2008-2010 гг.

При воздействии высокой температуры ферментная защита оказывается менее эффективной в сравнении с действием низкомолекулярных антиоксидантов. Максимальное количество низкомолекулярных антиоксидантов в листьях сои отмечено у *G. soja* в фазе образования бобов, у *G. max* – в фазах цветения (аскорбиновая кислота) и бобообразования (каротин). В семенах сои накапливается токоферол, который обеспечивает компенсацию истощения других компонентов антиоксидантной защиты.

Воздействие низкой положительной температуры (5°С) приводит к уменьшению количества бобов и семян, как у культурной, так и у дикорастущей сои. Максимальное снижение продуктивности растений отмечено после воздействия низкой температуры в течение 48 часов. Выживаемость растений культурной и дикорастущей сои составила 100%.

Адаптация культурной и дикорастущей сои к низкой положительной температуре осуществляется за счет повышения удельной активности пероксидазы и каталазы. Длительная гипотермия способствовала усложнению

электрофоретических спектров: пероксидазы за счет дополнительных форм с Rf 0,54; 0,57 (сорт Лидия), 0,62; 0,68 (форма КА 1344), каталазы – с Rf 0,20; 0,32. Существенное накопление аскорбиновой кислоты и каротина в листьях и семенах сои, способствует формированию у растительного организма устойчивости к низким температурам. Высокое содержание токоферола в семенах *G. max* и *G. soja* отмечено при кратковременном воздействии низкой температуры на растения в фазе цветения.

4.2 Адаптация и устойчивость *G. max* и *G. soja* к избыточному и недостаточному увлажнению почвы с участием антиоксидантной системы

Избыточное и недостаточное увлажнение почвы оказывает влияние на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур (Калашников Ю.Е. и др., 1994; Yee-Shan Ku et al., 2013). Переувлажнение почвы весь период вегетации сокращает продолжительность вегетативного и генеративного периодов у *G. max* и *G. soja*. Недостаток влаги сокращает лишь продолжительность вегетативного периода у сорта Лидия.

Переувлажнение весь период вегетации способствовало увеличению количества бобов и семян на растении, при этом масса семян снижается, но только у сорта Лидия, у дикорастущей сои она такая же, как в контроле. Недостаточное увлажнение весь период вегетации привело к снижению массы семян на 41% у сорта Лидия и на 50% у формы КА 1344.

Повышение активности пероксидазы в листьях сои наблюдается при выращивании растений в условиях недостаточного и избыточного увлажнения почвы (табл. 5).

Таблица 5 – Удельная активность пероксидазы в листьях сои при различном уровне влажности почвы, ед/мг белка $\times 10^{-2}$, среднее за 2008-2010 гг.

Вариант опыта*	Фенологическая фаза					
	третий тройчатый лист		цветение		бобообразование	
	Лидия	КА 1344	Лидия	КА 1344	Лидия	КА 1344
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	
1	44 ± 1	81 ± 4	158 ± 6	45 ± 2	187 ± 4	98 ± 1
2	102 ± 3	68 ± 2	267 ± 7	62 ± 1	153 ± 3	109 ± 3
3	186 ± 2	109 ± 4	354 ± 8	101 ± 4	653 ± 18	210 ± 2
4	197 ± 1	113 ± 2	368 ± 8	86 ± 2	291 ± 3	137 ± 1
5	142 ± 2	107 ± 2	253 ± 6	65 ± 2	207 ± 1	119 ± 2
6	41 ± 1	108 ± 3	152 ± 4	59 ± 2	530 ± 2	141 ± 3
7	48 ± 1	107 ± 3	174 ± 8	48 ± 1	263 ± 5	139 ± 3
НСР ₀₅	1,47	1,89	1,65	1,80	2,14	1,04

Примечание: *1 – контроль (70% ПВ); 2 – 135% ПВ весь период; 3 – 35% ПВ весь период; 4 – 35% ПВ до цветения, затем 70%; 5 – 135% ПВ до цветения, затем 70%; 6 – 70% ПВ до цветения, затем 35%; 7 – 70% ПВ до цветения, затем 135%; $\bar{X} \pm S\bar{x}$ – среднее арифметическое \pm ошибка среднего

Самая высокая активность пероксидазы в листьях *G. max* отмечена в варианте с недостаточным увлажнением почвы весь период вегетации. Существенный рост удельной активности каталазы наблюдается у *G. max* и *G. soja* в вариантах с переувлажнением (табл. 6).

Таблица 6 – Удельная активность каталазы в листьях сои при различном уровне влажности почвы, ед/мг белка $\times 10^{-3}$, среднее за 2008-2010 гг.

Вариант опыта*	Фенологическая фаза					
	третий тройчатый лист		цветение		бобообразование	
	Лидия	КА 1344	Лидия	КА 1344	Лидия	КА 1344
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	
1	48 ± 5	24 ± 2	438 ± 8	520 ± 5	163 ± 6	124 ± 2
2	82 ± 3	49 ± 2	869 ± 24	1300 ± 6	1010 ± 27	182 ± 3
3	48 ± 2	38 ± 3	456 ± 12	617 ± 3	270 ± 6	94 ± 2
4	47 ± 2	39 ± 1	486 ± 7	753 ± 3	150 ± 4	120 ± 6
5	138 ± 2	48 ± 2	808 ± 6	1326 ± 4	1031 ± 30	122 ± 1
6	49 ± 3	45 ± 2	352 ± 2	447 ± 4	753 ± 29	111 ± 2
7	36 ± 2	43 ± 3	481 ± 3	343 ± 1	1060 ± 11	192 ± 2
НСР ₀₅	1,64	1,63	1,85	1,85	1,44	1,75

Примечание: *1 – контроль (70% ПВ); 2 – 135% ПВ весь период; 3 – 35% ПВ весь период; 4 – 35% ПВ до цветения, затем 70%; 5 – 135% ПВ до цветения, затем 70%; 6 – 70% ПВ до цветения, затем 35%; 7 – 70% ПВ до цветения, затем 135%; $\bar{X} \pm S\bar{x}$ – среднее арифметическое \pm ошибка среднего

Приспособление растений к неблагоприятным условиям среды сопровождается изменением количества множественных молекулярных форм. Переувлажнение почвы увеличивает гетерогенность пероксидазы и каталазы в листьях *G. max* и *G. soja*. Основную роль в формировании устойчивости к переувлажнению почвы играют формы пероксидазы с Rf 0,60; 0,76 и каталазы с Rf 0,21; 0,32; 0,40. Недостаток влаги приводит к увеличению числа множественных молекулярных форм пероксидазы (Rf 0,32; 0,43) и уменьшению форм с каталазной активностью.

Рост растений в условиях недостаточного увлажнения почвы способствовал усилению синтеза аскорбиновой кислоты и её накоплению в листьях и семенах сои, особенно у дикорастущей сои. Уровень каротина в семенах сои во всех вариантах опыта ниже, чем в контроле. Семена дикорастущей сои отличались повышенным содержанием токоферола.

4.3 Адаптация и устойчивость *G. max* и *G. soja* к различной продолжительности дня с участием антиоксидантной системы

Разные по скороспелости сорта культурной и форма дикорастущей сои проявляют неодинаковую ответную реакцию на изменение продолжительности светового дня. У среднеспелого сорта Марината при 12-часовом дне период вегетации уменьшается на 19 суток, за счет существенного сокращения продолжительности периодов: «всходы–цветение» и «цветение–образование бобов». Скороспелый сорт Лидия и форма КА 1344 слабо реагируют на

изменение длины светового дня (рис. 3). Сокращение продолжительности дня в большей степени оказывает негативное влияние на хозяйственно-ценные признаки среднеспелого сорта Марината и приводит к снижению активности пероксидазы и каталазы в семенах.

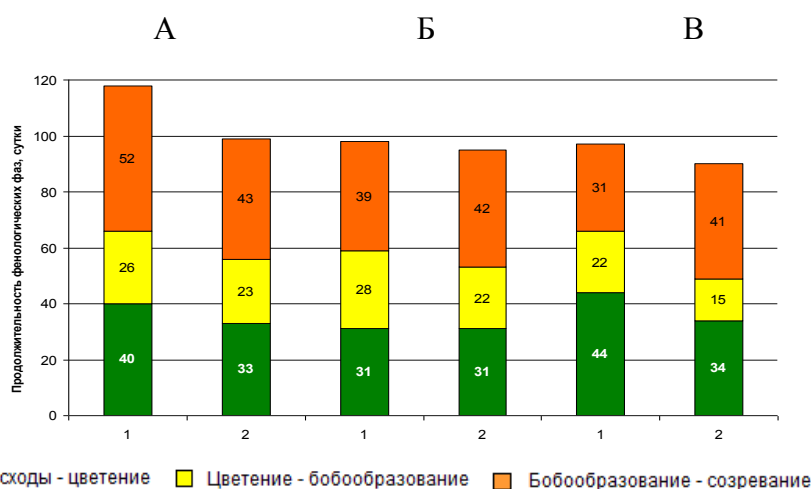


Рисунок 3 – Влияние различной длительности дня на продолжительность фенологических фаз роста и развития сои сортов Марината (А), Лидия (Б), формы КА 1344 (В): 1 – естественный условия; 2 – 12-часовой день, среднее за 2008-2010 гг.

Снижение аскорбиновой кислоты в листьях и, наоборот, увеличение в семенах *G. max* и *G. soja* наблюдается при сокращении продолжительности дня. При коротком дне содержание каротина снижается в семенах среднеспелого сорта Марината и увеличивается в листьях и семенах скороспелого сорта Лидия, но остается на уровне контроля у дикорастущей сои. Короткий световой день не оказал влияния на содержание токоферола в семенах сои.

В целом, адаптация сои к экстремальным условиям направлена на выживание и сопровождается снижением ростовых процессов, продуктивности, перестройкой энзиматических систем, включением компенсаторных механизмов, организацией метаболической и антиоксидантной защиты.

ГЛАВА 5 УСТОЙЧИВОСТЬ *G. MAX* И *G. SOJA* К БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Растения располагают разными механизмами (генетическими, физиологическими, биохимическими, морфологическими), обеспечивающими их устойчивость к болезням. Для определения роли биохимических механизмов в формировании устойчивости растений сои к грибным болезням была определена энзиматическая активность (пероксидазы, каталазы) в корнях, листьях и семенах сои.

5.1 Устойчивость сои к поражению почвенной (корневой) инфекцией

Наиболее вредоносным заболеванием в посевах сои является корневая гниль. Установлено, что наиболее часто корни растений сои поражаются *Fusarium solani* (47,3-69,4%), *F. oxysporum* (20,1-23,2%), значительно реже *F. moniliforme* (1,5-4,3%), очень редко *F. gibbosum* (Заостровных В.И., Дубовицкая Л.К., 2003). Распространенность и развитие заболевания увеличивается по

фазам развития сои, интенсивно поражаются растения от фазы всходов до цветения, максимум приходится на фазу бобообразования. Наибольшей устойчивостью к корневым гнилям обладал сорт Гармония, наименьшей – сорт Соната. Самым благоприятным для развития корневой гнили был прохладный и дождливый 2009 год. Наименьшее поражение растений сои отмечено в 2010 году, который характеризовался повышенным температурным режимом и засушливостью в фазе первого тройчатого листа и рекордным количеством осадков в фазе цветения.

Инфицирование корней *Fusarium solani* у устойчивого сорта Гармония приводит к увеличению, а у восприимчивого сорта Соната – к снижению удельной активности пероксидазы не только в корнях, но и в листьях, которые не контактировали с патогеном. Удельная активность каталазы, наоборот, была ниже в пораженных корнях сорта Гармония и выше у сорта Соната, при этом в листьях активность фермента ниже, чем в здоровых у всех сортов (рис. 4).

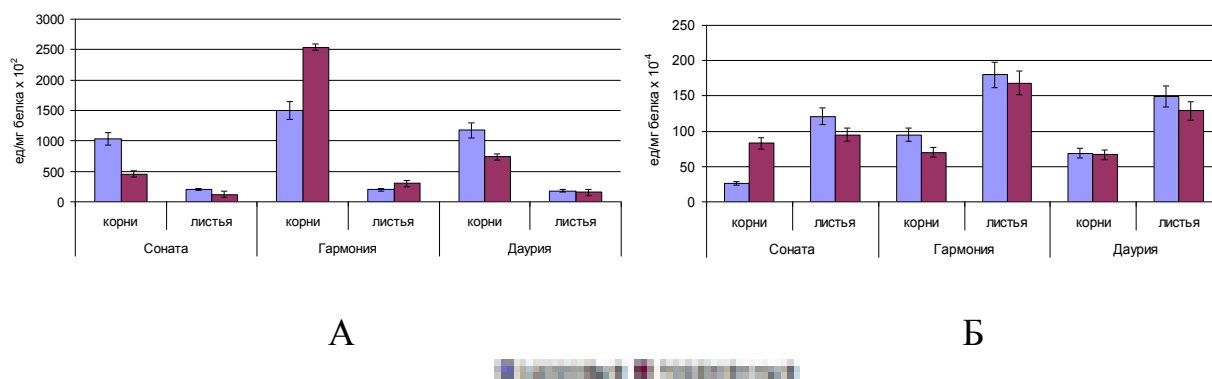


Рисунок 4 – Удельная активность пероксидазы (А) (ед/мг белка x 10⁻²) и каталазы (Б) (ед/мг белка x 10⁻⁴) в корнях и листьях сои, пораженной корневой гнилью, среднее за 2008-2010 гг. (фаза бобообразования)

Установлена отрицательная связь между удельной активностью пероксидазы и степенью поражения растений, наиболее сильная сопряженность отмечена в фазах цветения ($r = -0,746$, $p < 0,05$) и бобообразования ($r = -0,855$, $p < 0,01$), т.е. чем выше активность фермента, тем ниже балл поражения корней сои. Связь с каталазной активностью носит положительный характер, однако в фазе бобообразования была сильной отрицательной ($r = -0,746$, $p < 0,05$).

Патоген индуцирует синтез множественных молекулярных форм пероксидазы в корнях и листьях у устойчивого сорта Гармония и ингибирует у восприимчивого сорта Соната. Эти данные ещё раз подчеркивают чрезвычайно важную роль пероксидазы в системе защитных реакций растения от фитопатогенов.

5.2 Устойчивость *G. max* и *G. soja* к поражению листостеблевыми инфекциями

Из листостеблевых инфекций на Дальнем Востоке особо вредоносными являются септориоз и пероноспороз. Наиболее сильно септориозом поражался сорт Соната, сорт Даурия – пероноспорозом. Сорт Гармония проявил среднюю устойчивость к данным заболеваниям, дикорастущая соя (форма КА 1344)

оказалась устойчивой к пероноспорозу и среднеустойчивой к септориозу (рис. 5). Наибольшее развитие септориоза отмечено в 2008 году, который отличался высокими температурами за вегетационный период. Большое количество осадков в сочетании с пониженной температурой в 2009 году способствовало развитию пероноспороза на посевах сои.

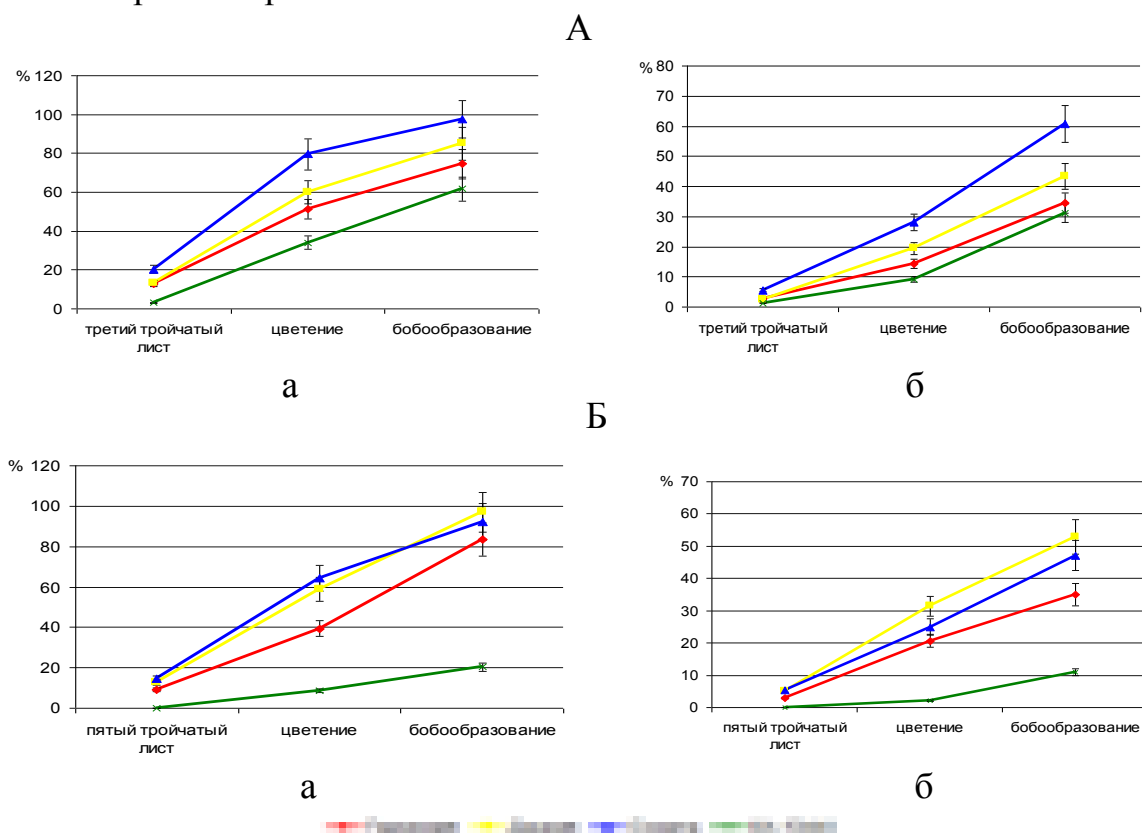


Рисунок 5 – Динамика распространенности (а) и развития (б) септориоза (А), пероноспороза (Б), %, среднее за 2008-2011 гг.

В качестве ответной реакции для борьбы с инфекцией у растений усиливается интенсивность процессов обмена веществ, прежде всего окислительно-восстановительных, что приводит к увеличению активности ферментов. Изменение энзиматической активности зависит от генотипа растения и типа трофности возбудителя болезни. Заражение листьев сои патогенами как с гембиотрофным (*S. glycines*), так и биотрофным (*P. manshurica*) типом питания приводит к увеличению пероксидазной активности у среднеустойчивых генотипов и снижению каталазной активности.

Удельная активность пероксидазы в пораженных листьях сои отрицательно коррелировала со степенью поражения септориозом и пероноспорозом, связь была средней силы. Сильная положительная связь выявлена между удельной активностью каталазы и развитием септориоза в фазах третьего тройчатого листа ($r = 0,962$, $p < 0,01$) и цветения ($r = 0,664$, $p < 0,01$), отрицательная со степенью развития пероноспороза ($r = -0,862$, $p < 0,01$) в фазе бобообразования.

Взаимосвязи устойчивости сои к фитопатогенам с удельной активностью пероксидазы и каталазы в здоровых листьях растений слабые. Следовательно,

формирование совместимых или несовместимых взаимоотношений «растение-хозяин – патоген» не зависит от изначальной активности пероксидазы и каталазы в листьях сои, а зависит от изменения активности фермента в ответ на внедрение патогена.

Инфицирование листьев сои *S. glycines* привело к появлению дополнительных высокоподвижных форм пероксидазы, при этом отмечено уменьшение числа множественных молекулярных форм с каталазной активностью, это связано с преждевременным старением пораженных листьев *G. max* и *G. soja*. Заражение растений сои *P. manshurica* не повлияло на качественный и количественный состав электрофоретических спектров каталазы. В электрофоретическом спектре листьев *G. soja*, устойчивой к пероноспорозу, выявлена дополнительная форма пероксидазы с Rf 0,56, которую можно использовать в качестве маркера устойчивости к фитопатогену.

5.3 Устойчивость сои к заражению фитопатогенами семян и проростков

В годы исследований семена изучаемых сортов в той или иной степени были заражены возбудителями аскохитоза, пероноспороза, антракноза, церкоспороза, пурпурного церкоспороза, фузариоза и бактериоза (Дубовицкая Л.К., Положиева Ю.В., Семенова Е.А., 2013). Наибольшее поражение семян пероноспорозом отмечено у сорта Даурия (3,06%), бактериозом – у сорта Гармония (0,76%), процент поражения семян аскохитозом был выше у сорта Соната (0,60%).

Корреляционный анализ показал, что чем больше степень поражения сои септориозом, тем ниже её урожайность ($r = -0,686$, $p < 0,01$). Заражение сои пероноспорозом не оказывает существенного влияния на урожайность сои. Содержание белка и незаменимых аминокислот в семенах, пораженных *P. manshurica*, не отличалось от здоровых. Содержание жира незначительно снижается, отмечено статистически значимое уменьшение олеиновой и увеличение линоленовой кислот.

Количественные и качественные изменения ферментов в пораженных семенах и проростках, полученных из них, зависели от сорта сои и вида возбудителя. В наибольшей степени активность пероксидазы снижается в семенах, пораженных фузариозом (в 2,3-4,7 раза). Существенные сдвиги в количестве множественных молекулярных форм отмечаются при поражении семян бактериозом и фузариозом. Под влиянием патогенов нарушается обмен веществ не только в пораженных семенах, но и в проростках, полученных из них. В проростках всех сортов, полученных из семян, пораженных бактериозом, активность пероксидазы и каталазы была ниже, чем в контроле.

Совокупность полученных экспериментальных данных свидетельствует о том, что энзиматическая активность (пероксидазы и каталазы) может быть использована для диагностики устойчивости сои к фитопатогенам.

ГЛАВА 6 АДАПТАЦИЯ СОИ К АГРОКЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ВЫРАЩИВАНИЯ

В связи с расширением ареала культурной сои необходимым является изучение адаптации и выявление сортов, способных реализовать потенциал

высокой продуктивности в широком спектре агроклиматических условий. Для оценки адаптивности сортов Соната, Гармония, Даурия и Соер 4 сою выращивали в контрастных агроклиматических условиях (Амурской, Саратовской, Оренбургской областях и Хабаровском крае).

6.1 Урожайность сои при выращивании в различных агроклиматических условиях

Урожайность изучаемых сортов сои за годы исследований была наибольшей в Амурской области и Хабаровском крае, в среднем по сортам она составляла: 21,1-27,6 ц/га и 18,7-21,3 ц/га соответственно. Низкую урожайность имели исследованные сорта сои при выращивании в Саратовской (6,1-10,2 ц/га) и Оренбургской (5,8-8,0 ц/га) областях, где лимитирующим фактором является недостаточная влагообеспеченность в течение вегетационного периода.

Для оценки взаимодействия «генотип-среда», значимости и величины вклада факторов в формирование урожайности сои было проведено два двухфакторных и один трехфакторный дисперсионный анализ. По данным первого двухфакторного дисперсионного анализа, в формирование урожайности сои во всех регионах выращивания наибольший вклад вносит фактор «год» (37,1-58,1%) по сравнению с фактором «сорт» (4,7-30,1%).

Результаты второго двухфакторного дисперсионного анализа показали, что доля вклада фактора «регион выращивания» была значительно выше, чем доля вклада фактора «сорт» и составила соответственно 58,9-95,1% и 0,4-15,2%.

По данным трехфакторного дисперсионного анализа, наибольший вклад в формирование урожайности сортов сои вносит фактор «регион выращивания». Вклад факторов «год» и «сорт» составляет соответственно 0,6 и 1,4%. Существенная роль в формировании урожайности принадлежит взаимодействию «год x регион выращивания», доля которого составляет 12,7% (табл. 7).

Таблица 7 – Значимость и вклад факторов в формирование урожайности сортов сои, 2010-2013 гг. (трехфакторный дисперсионный анализ)

Дисперсия	Степень свободы	Средний квадрат	F _{факт}	F ₀₅	Вклад фактора, %
Общая	255	-	-	-	-
Год (фактор А)	3	32,45	53,20	2,70	0,6
Регион выращивания (фактор В)	3	4056,05	6649,09	2,70	73,3
Сорт (фактор С)	3	77,71	127,38	2,70	1,4
Взаимодействие (А x В)	9	234,57	384,52	1,97	12,7
(А x С)	9	58,77	96,34	1,97	3,2
(В x С)	9	57,48	94,22	1,97	3,1
(А x В x С)	27	30,39	49,81	1,63	4,9
Остаток	189	0,61	-	-	-

По результатам анализа адаптивности, изучаемые сорта были распределены по группам следующим образом: сорта Лидия и Гармония – хорошо отзываются на улучшение условий, но имеют низкую стабильность;

сорта Соер 4 и Соната – экстенсивные, они слабее реагируют на изменение условий выращивания (табл. 8).

Таблица 8 – Параметры адаптивных свойств сортов сои по урожайности, 2010-2013 гг.

Сорт	Урожайность, ц/га lim	b_i	S^2d_i	$Y_{min}-Y_{max}$	$V, \%$	H_{om}
Лидия	3,4-27,0	1,16	122,70	-23,6	65,0	3,38
Соната	4,6-28,7	0,88	102,31	-24,1	50,4	4,59
Соер 4	3,4-26,8	0,96	84,28	-23,4	49,4	4,56
Гармония	3,2-31,9	1,09	168,0	-28,7	56,4	3,84

Примечание: b_i – пластичность (коэффициент регрессии на среду); S^2d_i – относительная стабильность сорта; $Y_{min}-Y_{max}$ – стрессоустойчивость; V – вариабильность; H_{om} – гомеостатичность

Все сорта сои характеризуются очень высокой вариабельностью урожайности семян и низкой гомеостатичностью. Наиболее высокую стрессоустойчивость проявили сорта Лидия (-23,6) и Соер 4 (-23,4).

6.2 Изменение химического состава семян сои при выращивании в различных агроклиматических условиях

В среднем за 2010-2013 гг. повышенным содержанием белка отличались семена скороспелых сортов Соната (41,0 и 40,6%) и Соер 4 (41,6 и 40,4%) из Амурской и Оренбургской областей соответственно. Минимальное количество белка отмечено в семенах среднеспелого сорта Гармония (34,4%) из Хабаровского края. Выявлена положительная связь между содержанием белка и среднесуточной температурой воздуха за период «цветение-созревание» в Амурской области и Хабаровском крае и отрицательная – в Саратовской и Оренбургской областях. И наоборот, с суммой осадков за данный период содержание белка отрицательно коррелировало в Амурской области и положительно – в Оренбургской области.

По данным трехфакторного дисперсионного анализа, наибольший вклад в накопление белка семенами сои вносит фактор «регион выращивания» (27,4%). В равной степени в накопление белка семенами сои вносят вклад факторы «год» и «сорт» (соответственно 10,7 и 11,8%). Основная роль в накоплении белка принадлежит взаимодействию «год x регион выращивания», доля которого составляет 34,7%.

Высокую экологическую пластичность по содержанию белка проявил сорт Гармония ($b_i = 1,19$), которая сочеталась с низкой стабильностью ($S^2d_i = 1,37$). Сорта Лидия и Соер 4 имели экологическую пластичность близкую к единице, но также были нестабильными по данному признаку. Сорт Соната ($b_i = 0,70$) отличался низкой чувствительностью к изменению условий выращивания, наиболее стабильным ($S^2d_i = 0,75$) и гомеостатичным ($H_{om} = 104,4$).

Незаменимых аминокислот в белке сои в среднем содержалось (% от суммы): лейцина – 8,25; лизина – 6,86; валина – 7,05; изолейцина – 5,74;

треонина – 3,64; фенилаланина – 4,59; метионина + цистина – 1,59. Преобладали в семенах – глутаминовая и аспаргиновая кислоты, аргинин, гистидин, лейцин, валин.

Агроклиматические и погодные условия оказывают влияние на аминокислотный состав семян сои, но есть стабильные аминокислоты, содержание которых слабо зависело от региона выращивания. Стабильным в белке сои был фенилаланин, размах варьирования которого не превышал 0,7%, пролин – 0,6%, серин – 0,5%. А также в белке содержатся аминокислоты, размах варьирования которых составляет от 1,7 до 14,6% (гистидин) – от 5,2 до 11,6% (валин) и от 1,5 до 6,4% (тирозин) (рис. 6).

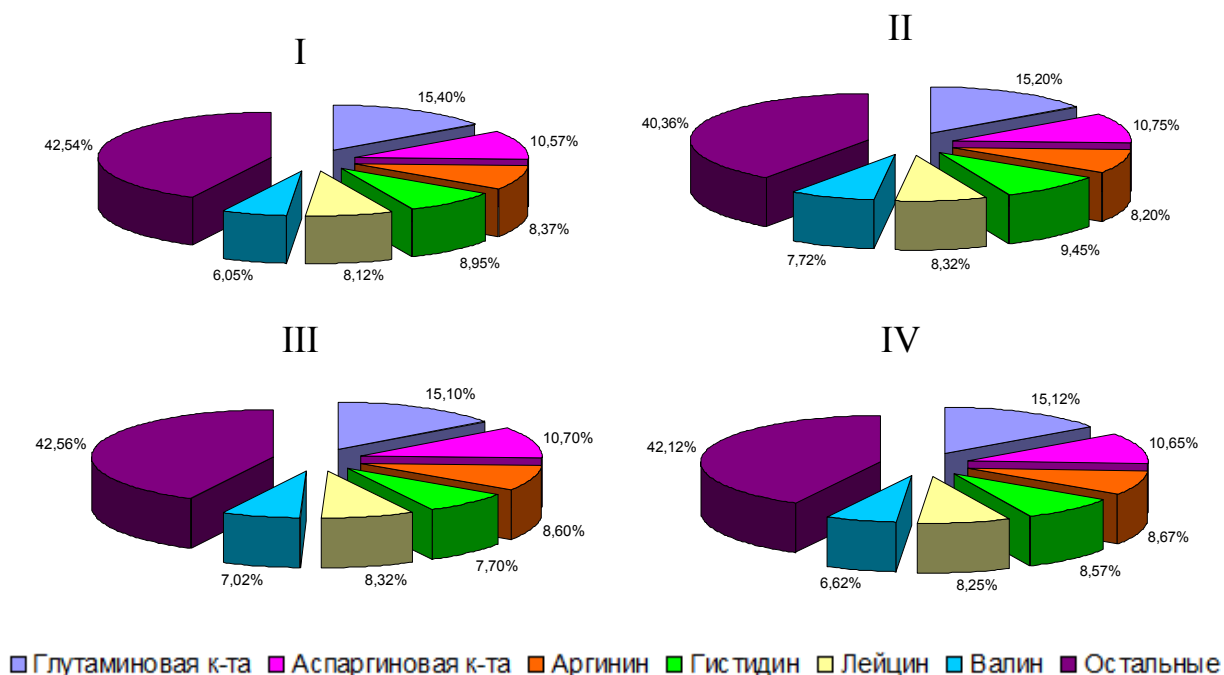


Рисунок 6 – Содержание преобладающих аминокислот в семенах сои:
 I – Амурская область, II – Хабаровский край, III – Саратовская область,
 IV – Оренбургская область, % от суммы, среднее по сортам за 2010-2013 гг.

Изменчивость аминокислотного состава так же, как и содержание белка, определяется генотипом сорта. Семена сортов Лидия и Соната, независимо от региона выращивания, отличались более высоким содержанием незаменимых аминокислот, таких как валин, изолейцин, метионин. Корреляционный анализ показал, что в основном содержание аминокислот в белке слабо и недостоверно зависело от количества белка. Но следует отметить снижение ряда незаменимых аминокислот, таких как лизин ($r = -0,601$, $p < 0,05$), треонин ($r = -0,562$, $p < 0,05$) по мере возрастания белковости семян, отмеченные обстоятельства следует учитывать при селекции сои на белковость.

Содержание жира в семенах сои зависело от сортовых особенностей и от погодно-климатических условий выращивания. В среднем за четыре года исследований наибольшее содержание жира отмечено в семенах сортов Лидия (20,5%) и Гармония (20,5%) из Хабаровского края, наименьшее – в семенах сорта Соната (16,6%) из Оренбургской области. Из изученных регионов

наиболее благоприятным для получения семян с высокой масличностью является Хабаровский край. Содержание жира положительно коррелировало с осадками за вегетацию в Саратовской ($r=0,730$, $p<0,01$) и Оренбургской областях ($r=0,726$, $p<0,01$) и отрицательно с температурой воздуха в Амурской области за период «цветение-созревание» ($r= -0,560$, $p<0,05$) и Хабаровском крае за вегетацию ($r= -0,853$, $p<0,01$).

Трехфакторный дисперсионный анализ показал, что наибольший вклад в накопление жира семенами сои вносит фактор «регион выращивания» (37,4%). Существенная роль в накоплении жира принадлежит взаимодействию «год x регион выращивания x сорт», доля которого составляет 12,0%.

Анализ изменчивости содержания жира в зависимости от сортовых особенностей, погодных и агроклиматических условий не позволил выявить наиболее стабильный сорт, так как коэффициенты вариации у сортов очень близки: для сорта Лидия – $V = 7,9\%$, для сорта Соната – $V = 7,5\%$, для сорта Соер 4 – $V = 7,7\%$, для сорта Гармония – $V = 7,8\%$. Сорта сои Лидия ($b_i = 1,09$), Гармония ($b_i = 1,09$), Соер 4 ($b_i = 1,02$) сильнее реагируют на изменение условий выращивания, чем сорт Соната ($b_i = 0,96$). Все изучаемые сорта сои характеризовались высокой гомеостатичностью.

Изученные сорта характеризовались слабой изменчивостью содержания пальмитиновой, стеариновой и линолевой кислот. Существенные различия выявлены в содержании олеиновой и линоленовой кислот. В среднем за четыре года исследований семена с растений, выращенных в Саратовской (14,07% от суммы) и Оренбургской (16,02% от суммы) областях, содержали больше олеиновой кислоты, повышенное содержание линоленовой кислоты выявлено в семенах из Амурской области (9,91% от суммы) (рис. 7).

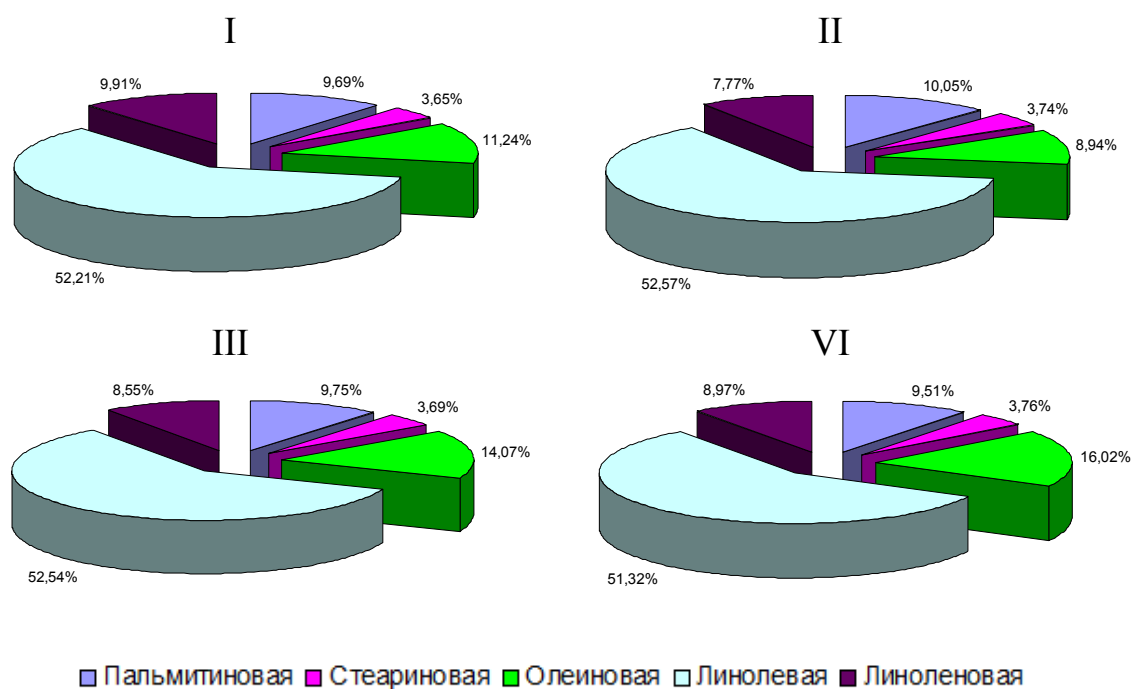


Рисунок 7 – Содержание преобладающих жирных кислот в семенах сои: I – Амурская область, II – Хабаровский край, III – Саратовская область, IV – Оренбургская область, % от суммы, среднее по сортам за 2010-2013 гг.

Выявлена статистически значимая связь между масличностью семян и некоторыми жирными кислотами: сильная положительная – с пальмитиновой кислотой, сильная отрицательная – с олеиновой и линоленовой кислотами. Установлена статистически значимая положительная корреляция между содержанием пальмитиновой и линолевой кислотами, отрицательная – между пальмитиновой и олеиновой, стеариновой и линоленовой, олеиновой и линолевой кислотами. Отсутствовала статистически значимая корреляция между пальмитиновой и линоленовой кислотами. Аналогичные данные были получены другими авторами (Тымчук Д.С. и др., 2005; Primomo V. et al., 2002), подтверждающими наличие независимых систем генетической регуляции содержания пальмитата и линолената в соевом масле и возможности сочетания их низких уровней в пределах одного сорта.

В процессе адаптации сои к условиям произрастания наблюдается увеличение содержания белка в семенах у всех исследованных сортов репродукции второго года. Аминокислотный состав белков в основном был стабилен, и по сортам, и по регионам. При адаптации сои к условиям выращивания существенных изменений масличности семян не обнаружено. Однако выявлены различия в содержании ненасыщенных жирных кислот. Семена репродукции третьего года, из всех регионов, включенных в исследование, содержали олеиновой кислоты больше, чем семена репродукции первого года. В семенах хабаровской репродукции третьего года увеличивается не только содержание олеиновой кислоты, но и линоленовой. Выявленные различия в содержании олеиновой и линоленовой кислот в липидах сои при её адаптации к различным агроклиматическим условиям свидетельствуют о возможности использования данного показателя для оценки её адаптивного потенциала.

6.3 Изменение энзиматической активности сои при выращивании в различных агроклиматических условиях, взаимосвязи с урожайностью, содержанием белка и жира

Семена сортов сои, включенных в исследование, различались активностью ферментов, особенно удельной активностью пероксидазы (рис. 8). Сорта амурской селекции Лидия, Соната и Гармония относятся к высокопероксидазным, а сорт Соер 4 (саратовской селекции) при выращивании в Амурской области проявил себя как низкопероксидазный, низкая активность фермента была зафиксирована и в семенах данного сорта, полученных из Хабаровского края. Однако в климатических условиях Саратовской и Оренбургской областей сорт Соер 4 проявил себя по-иному, несмотря на то, что активность фермента была немного ниже, чем у других сортов, в то же время она была в 59 и 29 раз выше, чем в семенах из Амурской области.

Обратная корреляция средней силы выявлена между активностью пероксидазы и среднесуточной температурой воздуха за период «цветение-созревание» в Амурской области и Хабаровском крае ($r = -0,561$, $p < 0,05$; $r = -0,483$, $p < 0,05$ соответственно). В Саратовской и Оренбургской областях, наоборот, между активностью пероксидазы и среднесуточной температурой

воздуха за данный период связь была положительной ($r = 0,596, p < 0,05$; $r = 0,746, p < 0,01$ соответственно).

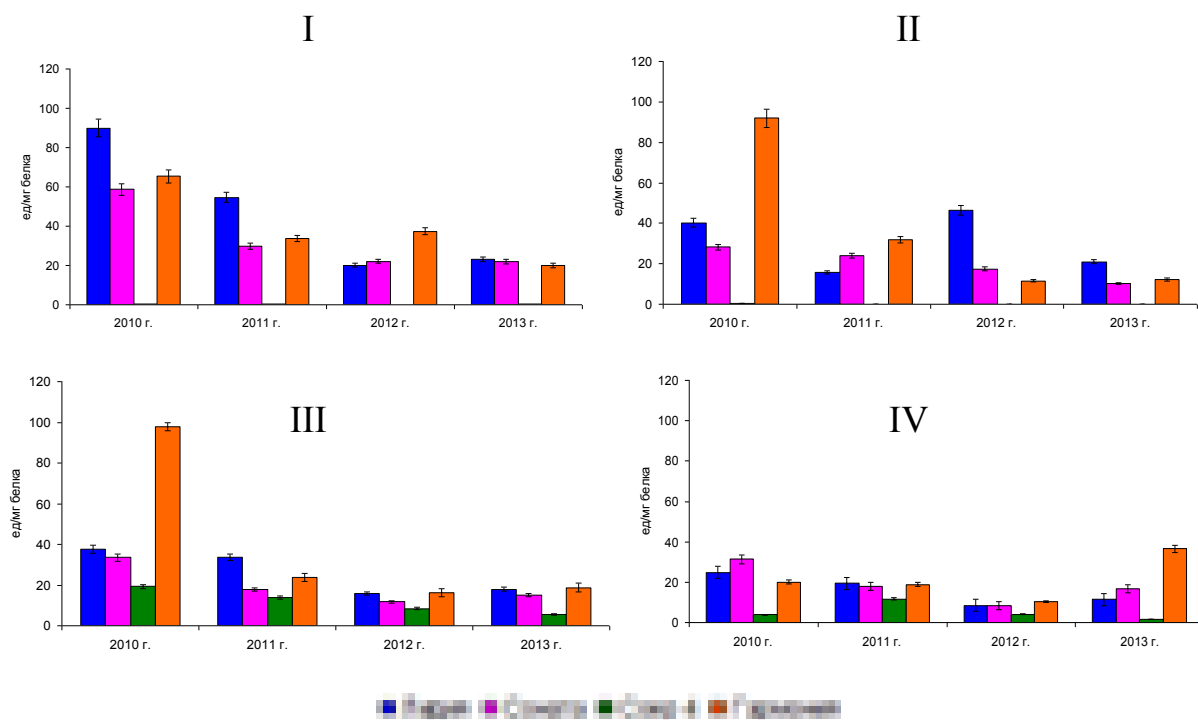


Рисунок 8 – Удельная активность пероксидазы в семенах сои: I – Амурская область, II – Хабаровский край, III – Саратовская область, IV – Оренбургская область, ед/мг белка, 2010-2013 гг.

Наиболее высокая удельная активность каталазы, в среднем по годам, выявлена в семенах сортов Лидия и Соер 4 из Саратовской области, сорта Соната – из Амурской и Саратовской областей, сорта Гармония – из Амурской области (рис. 9). Взаимосвязи активности каталазы с гидротермическими факторами были в основном слабыми или средней силы и только в семенах из Оренбургской области установлены статистически значимые корреляции между активностью энзима и среднесуточной температурой воздуха за период «цветение-созревание» ($r = 0,746, p < 0,01$), гидротермическим коэффициентом за вегетацию ($r = -0,602, p < 0,05$).

Семена всех сортов сои амурской селекции из Хабаровского края содержали меньше форм пероксидазы, чем из Амурской области. В Саратовской и Оренбургской областях недостаточная влагообеспеченность и высокая температура воздуха в течение периода вегетации сои приводит к увеличению гетерогенности пероксидазы, за исключением сорта Гармония.

Наибольшее количество множественных молекулярных форм каталазы выявлено в семенах сорта Соер 4, полученных из Амурской области и Хабаровского края. В семенах сортов Лидия, Соната и Соер 4, выращенных в условиях Саратовской и Оренбургской областей, наблюдалось уменьшение множественных молекулярных форм фермента. Наибольшую стабильность проявил сорт Гармония, его электрофоретический спектр содержит одинаковое количество компонентов независимо от региона выращивания сои.

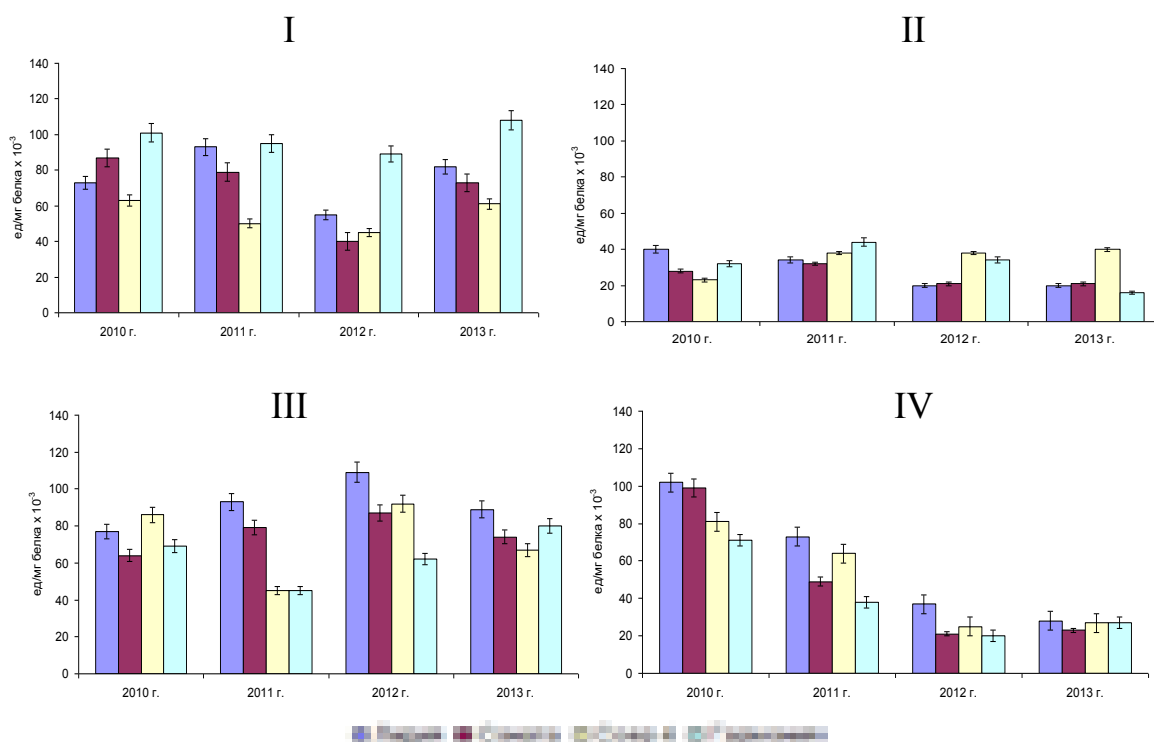


Рисунок 9 – Удельная активность каталазы в семенах сои:
 I – Амурская область, II – Хабаровский край, III – Саратовская область,
 IV – Оренбургская область, ед/мг белка $\times 10^{-3}$, 2010-2013 гг.

Установлено, что урожайность семян сои имеет слабую связь с активностью пероксидазы во всех регионах проведения исследований. Содержание белка и жира в семенах сои статистически значимо коррелировало с активностью пероксидазы только в Амурской области (табл. 9).

Таблица 9 – Коэффициенты корреляции между урожайностью, содержанием белка, жира и активностью пероксидазы в семенах сои

Показатели	Коэффициенты корреляции			
	Амурская область	Хабаровский край	Саратовская область	Оренбургская область
Урожайность семян, ц/га	0,270	-0,133	-0,326	0,049
Белок, %	-0,593*	0,082	-0,395	-0,159
Жир, %	0,603*	0,390	0,066	-0,133

Примечание: * – статистически значимые изменения при $p < 0,05$ ($n = 16$, $r_{\text{крит}} = 0,497$)

Между урожайностью и активностью каталазы в семенах сои выявлена статистически значимая отрицательная средней силы связь в Саратовской и Оренбургской областях. В Амурской области корреляция была положительная средней силы, но несущественная (табл. 10).

Анализ взаимосвязей активности ферментов с некоторыми параметрами адаптивности позволяет заключить, что пероксидаза в большей степени связана с адаптивностью сортов сои по признаку «урожайность», чем каталаза (табл. 11, 12).

Таблица 10 – Коэффициенты корреляции между урожайностью, содержанием белка, жира и активностью каталазы в семенах сои

Показатели	Коэффициенты корреляции			
	Амурская область	Хабаровский край	Саратовская область	Оренбургская область
Урожайность семян, ц/га	0,417	-0,203	-0,572*	-0,584*
Белок, %	-0,490	0,185	0,432	-0,654**
Жир, %	0,358	0,206	-0,194	-0,124

Примечание: * – статистически значимые изменения при $p < 0,05$ ($n = 16$, $r_{\text{крит}} = 0,497$);

** – статистически значимые изменения при $p < 0,01$ ($r_{\text{крит}} = 0,623$)

Таблица 11 – Коэффициенты корреляции между некоторыми параметрами адаптивности по урожайности и активностью пероксидазы в семенах сои

Показатели	Коэффициенты корреляции			
	Амурская область	Хабаровский край	Саратовская область	Оренбургская область
b_i	0,562	0,637*	0,617*	0,247
Sd_i^2	0,671*	0,891**	0,997**	0,786**
V, %	0,759**	0,696*	0,518	0,364
H_{om}	-0,738**	-0,749**	-0,643*	-0,404

Примечание: * – статистически значимые изменения при $p < 0,05$ ($n = 16$, $r_{\text{крит}} = 0,497$);

** – статистически значимые изменения при $p < 0,01$ ($r_{\text{крит}} = 0,623$)

Таблица 12 – Коэффициенты корреляции между некоторыми параметрами адаптивности по урожайности и активностью каталазы в семенах сои

Показатели	Коэффициенты корреляции			
	Амурская область	Хабаровский край	Саратовская область	Оренбургская область
b_i	0,541	0,119	0,368	0,301
Sd_i^2	0,989**	-0,104	-0,306	-0,465
V, %	0,463	-0,254	0,654*	0,544
H_{om}	-0,583*	0,136	-0,493	-0,383

Примечание: * – статистически значимые изменения при $p < 0,05$ ($n = 16$, $r_{\text{крит}} = 0,497$);

** – статистически значимые изменения при $p < 0,01$ ($r_{\text{крит}} = 0,623$)

Таким образом, приспособление растений к агроклиматическим условиям обеспечивается слаженной работой окислительно-восстановительной системы. Адаптивные перестройки зависят от генетических особенностей сорта, почвенно-климатических и погодных условий выращивания.

Для оценки адаптивности генотипов сои была разработана система на основе визуальных, морфобиометрических, биохимических и статистических методов (рис. 10).

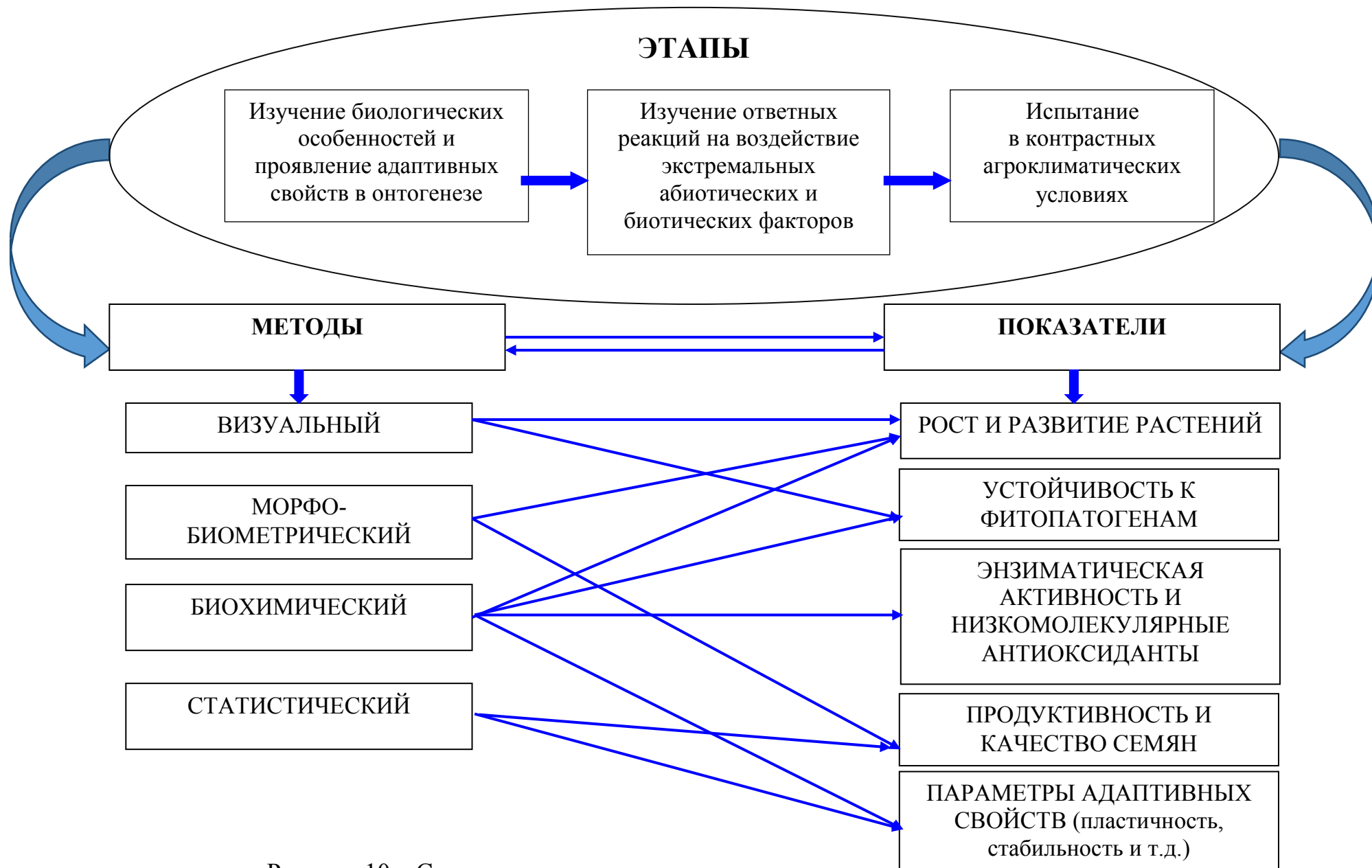


Рисунок 10 – Схема оценки адаптивности генотипов сои

ГЛАВА 7 ЭКОНОМИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВЫРАЩИВАНИЯ СОРТОВ СОИ В РАЗЛИЧНЫХ АГРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Анализ экономической эффективности показал, что наиболее рентабельно выращивание сои в Хабаровском крае, за счет самой высокой цены за реализацию и более низких производственных затрат. При средней цене 2,40 тыс. руб./ц наибольшая прибыль была получена от реализации сои сорта Лидия – 1,78 тыс. руб./ц, рентабельность составила 287,1%. Рентабельность производства сои в Амурской области также была высокой и составляла 114,1-189,7%. Наиболее рентабельным сортом сои в Амурской и Саратовской областях является Гармония (189,7 и 11,6% соответственно). В Оренбургской области наибольшая прибыль получена при реализации сортов Соната (0,36 тыс. руб./ц) и Гармония (0,30 тыс. руб./ц), рентабельность выращивания которых составила 24,4 и 19,7% соответственно. Таким образом, выращивание экологически пластичных сортов сои (Лидии или Гармонии) было более рентабельным и экономически выгодным с учетом погодно-климатических условий региона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных многолетних исследований установлена высокая сопряженность гидротермических факторов с активностью ферментов в ответственные периоды роста и развития растений сои: положительная зависимость между количеством осадков и активностью каталазы, температурой воздуха и активностью пероксидазы. Удельная активность ферментов в период своего максимума выше у *G. soja*: пероксидаза в 1,5-3 раза, каталаза в 1,5-2 раза, что свидетельствует о её высоком адаптивном потенциале. Высокая температура воздуха и недостаток влаги увеличивают гетерогенность пероксидазы, переувлажнение, наоборот, приводит к увеличению гетерогенности каталазы у *G. max* и *G. soja*.

Изменение активности и электрофоретических спектров пероксидазы и каталазы под влиянием колебания температуры, режима увлажнения, фотопериода в листьях и семенах сои зависит от генотипа, фазы развития сои и продолжительности действия неблагоприятного фактора. Скоординированные изменения высокомолекулярных и низкомолекулярных компонентов антиоксидантной системы в экстремальных условиях дают возможность растениям адаптироваться и функционировать, несмотря на снижение продуктивности сои. Статистически значимое снижение активности пероксидазы и каталазы компенсируется синтезом низкомолекулярных антиоксидантов: аскорбиновой кислоты, каротина и токоферола.

Выявленные множественные молекулярные формы следует использовать для диагностики устойчивости сои к неблагоприятным абиотическим факторам (гипо- и гипертермии, избыточному и недостаточному увлажнению почвы). Множественные молекулярные формы пероксидазы с R_f 0,02; 0,10; 0,46 и каталазы с R_f 0,04; 0,24 встречаются в электрофоретических спектрах листьев и семян *G. max* и *G. soja* и обеспечивают протекание окислительно-восстановительных процессов, несмотря на воздействие экстремальных факторов.

Неблагоприятные условия внешней среды нарушают ход метаболических процессов в растениях не только в процессе непосредственного воздействия, но и в последующий период. В большинстве случаев репарационная способность выступает главным компонентом устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Репарационные процессы у *G. soja* протекают интенсивнее, чем у *G. max*.

Устойчивость растений сои к поражающему действию патогенов обусловлена не только их генетической природой, но также зависит от типа трофности возбудителя. Инфицирование корней сои корневой гнилью приводит к увеличению активности пероксидазы и снижению активности каталазы у устойчивого сорта Гармония и, наоборот, к снижению активности пероксидазы и росту активности каталазы у восприимчивого сорта Соната. При патогенезе корневой гнили активность пероксидазы, выделенной из корней и листьев сои, изменяется сходным образом, в отличие от активности каталазы.

Удельная активность и гетерогенность пероксидазы в листьях сои возрастает при поражении фитопатогенами. Степень повышения активности зависит от устойчивости генотипа. Значительное повышение активности отмечено у дикорастущей сои. В электрофоретическом спектре листьев *G. soja*, устойчивой к пероноспорозу, выявлена дополнительная форма пероксидазы с Rf 0,56, которая может являться маркирующим признаком устойчивости. В отличие от пероксидазы, активность каталазы в пораженных листьях снижается. Установлено, что устойчивость растений сои к возбудителям болезней не зависит от изначальной активности пероксидазы и каталазы в листьях сои, а связана с изменением активности ферментов в ответ на внедрение патогена.

Дана оценка адаптивности сортов сои. В основных регионах их выращивания с контрастными агроклиматическими условиями (Амурской, Саратовской и Оренбургской областях и Хабаровском крае) выявлены факторы, лимитирующие урожайность и качество семян. На энзиматическую активность, величину, степень выражения и вариабельность белка и жира в семенах оказывают влияние генотипические особенности сорта (11,8-16,0%), погодные (10,7-10,1%), но в большей степени агроклиматические условия региона (27,4-37,4%). При этом содержание большинства аминокислот (кроме глицина, валина, тирозина) и жирных кислот (кроме олеиновой и линоленовой) слабо зависело от региона выращивания.

Изменение активности, количества множественных молекулярных форм, перестройка электрофоретических спектров пероксидазы и каталазы отражают направление адаптивных реакций сои к условиям выращивания. Взаимосвязи активности ферментов (пероксидазы и каталазы) с урожайностью, содержанием белка и жира в семенах сои были слабыми или средней силы, однако с параметрами адаптивности связь была преимущественно сильной, что указывает на возможность их использования для оценки адаптивных свойств.

Разработана система оценки адаптивности генотипов сои, основанная на визуальных, морфобиометрических, биохимических и статистических методах, позволяющая объективно оценивать устойчивость сорта с учетом всей

совокупности параметров, характеризующих адаптивный потенциал растений. Использование биохимических методов позволяет быстро получать полную и достоверную информацию о состоянии растений.

Экономическая эффективность выращивания сои в Амурской области в 7-12 раз и Хабаровском крае в 13-23 раза соответственно выше, чем в Оренбургской и Саратовской областях на богаре за счет более высокой урожайности. Наиболее рентабельным сортом сои в Амурской и Саратовской областях является Гармония (189,7 и 11,6% соответственно), в Хабаровском крае – Лидия (287,1%), в Оренбургской области – сорта Соната (24,4%) и Гармония (19,7%).

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. В целях обеспечения высокой урожайности и экономической эффективности производства сои рекомендуются экологически пластичные сорта с высокой потенциальной урожайностью (26-30 ц/га): в Хабаровском крае – скороспелый сорт Лидия; в Амурской, Саратовской и Оренбургской областях – среднеспелый сорт Гармония.

2. Для улучшения фитосанитарного состояния агрофитоценозов сои в качестве источников устойчивости к фузариозной корневой гнили рекомендуется сорт Гармония, к септориозу и пероноспорозу – генотипы с комплексной устойчивостью к возбудителям листостеблевой инфекции: сорт Гармония и дикорастущая форма КА 1344.

3. При селекции на повышение адаптивного потенциала сои рекомендуется использовать *G. soja*, обладающую высокой удельной активностью пероксидазы (50-100 и выше ед/мг белка) и каталазы (0,100-1,0 и выше ед/мг белка).

Основное содержание диссертации опубликовано в следующих работах:

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ:

1. Гинс, М.С. Изменение биохимического состава семян сои сортов Соната и Гармония при различных условиях выращивания / М.С. Гинс, О.А. Селихова, **Е.А. Семенова** и др. // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2005. – № 5. – С. 10-12.

2. **Семенова, Е.А.** Энзиматическая активность семян *Glycine max* и *Glycine soja* в период созревания / Е.А. Семенова, П.В. Тихончук // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2006. – № 1. – С. 15-18.

3. Тихончук, П.В. Энзиматическая активность некоторых ферментов *Glycine max* и *Glycine soja* / П.В. Тихончук, **Е.А. Семенова** // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2006. – № 3. – С. 33-35.

4. **Семенова, Е.А.** Изменение активности и электрофоретических спектров некоторых ферментов в листьях растений культурной и дикой сои / Е.А. Семенова, П.В. Тихончук // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2008. – № 2. – С. 10-13.

5. Хайрулина, Т.П. Влияние низкой положительной температуры на активность каталазы, пероксидазы и продуктивность сои // Т.П. Хайрулина, П.В. Тихончук, **Е.А. Семенова** // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – № 7. – С. 8-10.

6. Хайрулина, Т.П. Антиоксидантная система защиты в листьях *G. max* и *G. soja* при водном стрессе / Т.П. Хайрулина, П.В. Тихончук, **Е.А. Семенова** // Вестник Алтайского государственного университета. – 2010. – № 12 (74). – С. 30-33.

7. Хайрулина, Т.П. Влияние различной длительности дня на антиоксидантную систему и продуктивность сои / Т.П. Хайрулина, П.В. Тихончук, **Е.А. Семенова** // Вестник Саратовского государственного университета им. Н.И. Вавилова. – 2011. – № 3. – С. 25-27.

8. **Семенова, Е.А.** Энзиматическая активность инфицированных листьев *G. max* и *G. soja* / Е.А. Семенова, С.А. Титова, Л.К. Дубовицкая // Фундаментальные исследования. – 2011. – № 12(4). – С. 708-711.

9. **Семенова, Е.А.** Активность ферментов у сортов сои с различной степенью устойчивости к септориозу / Е.А. Семенова, С.А. Титова, Л.К. Дубовицкая // Достижения науки и техники АПК. – 2012. – № 4. – С. 24-26.

10. **Семенова, Е.А.** Антиоксидантная система сои при тепловом шоке // Е.А. Семенова, Т.П. Хайрулина // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2012. – № 3. – С. 47-49.

11. Титова, С.А. Анализ устойчивости некоторых сортов сои амурской селекции к септориозу и пероноспорозу / С.А. Титова, **Е.А. Семенова**, Л.К. Дубовицкая // Агро XXI. – 2012. – № 10 – 12. – С. 9-11.

12. Хайрулина, Т.П. Действие температурного и водного стрессоров на содержание низкомолекулярных антиоксидантов в семенах сои / Т.П. Хайрулина, **Е.А. Семенова** // Вестник КрасГАУ, 2013. – вып. 2. – С. 22-26.

13. Дубовицкая, Л.К. Оценка исходного материала сои на поражаемость болезнями / Л.К. Дубовицкая, Ю.В. Положиева Ю.В., **Е.А. Семенова** // Вестник ОрелГАУ. – 2013. – № 2(41). – С. 6-10.

14. Выскварка, Г.С. Изменение посевных качеств семян *Glycine max* и *Glycine soja* при длительном хранении в разных условиях / Г.С. Выскварка, **Е.А. Семенова**, О.А. Селихова, П.В. Тихончук // Достижения науки и техники АПК. – 2013. – № 7. – С. 61-63.

15. **Семенова, Е.А.** Оценка устойчивости *Glycine max* (L.) Merril к корневой гнили по энзиматической активности / Е.А. Семенова, Л.К. Дубовицкая, С.А. Титова // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2014. – № 2. – С. 18-20.

16. **Семенова, Е.А.** Оценка воздействия водного стресса на растения сои по изменению электрофоретических спектров антиоксидантных ферментов / Е.А. Семенова // Достижения науки и техники АПК, 2014. – № 2. – С. 24-26.

17. Выскварка, Г.С. Влияние сроков и условий хранения на активность некоторых оксидоредуктаз семян сои / Г.С. Выскварка, **Е.А. Семенова**, О.А. Селихова, П.В. Тихончук // Вестник КрасГАУ. – 2014. – вып. 11. – С. 116-121.

18. Выскварка, Г.С. Изменение биохимического состава зерна сои *Glycine max* и *Glycine soja* при длительном хранении в разных условиях / Г.С. Выскварка, **Е.А. Семенова**, О.А. Селихова, П.В. Тихончук // Вестник НГАУ. – 2015. – №2 (35). – С. 12-17.

19. Дубовицкая, Л.К. Морфология возбудителя пурпурного церкоспороза сои и пути снижения его вредоносности / Л.К. Дубовицкая, Ю.В. Положиева Ю.В., **Е.А. Семенова** // Защита и карантин растений. – 2015. – № 8 – С. 47-49.

20. **Семенова, Е.А.** Влияние условий гипертермии на полиморфизм ферментных систем сои / Е.А. Семенова, Т.П. Хайрулина, С.А. Титова // Вестник российской сельскохозяйственной науки. – 2017. – № 3. – С. 47-49.

21. **Семенова, Е.А.** Активность и электрофоретические спектры ферментов в листьях сои при поражении патогенами различных трофических групп / Е.А. Семенова, Л.К. Дубовицкая, В.К. Гинс, М.С. Гинс // Российская сельскохозяйственная наука. – 2018. – № 2. – С. 6-10.

Монография:

22. **Семенова, Е.А.** Биохимическая адаптация *Glycine max* (L.) Merr. и *Glycine soja* / Е.А. Семенова, П.В. Тихончук. – Благовещенск: ДальГАУ, 2006. – 120 с.

Публикации по теме диссертации в других изданиях

23. **Семенова, Е.А.** Активность каталазы, пероксидазы и амилазы в течение вегетационного периода сои сорта ВНИИС-1 / Е.А. Семенова, Л.Е. Иваченко, П.В. Тихончук // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2002. – Вып. 6. – С. 126-133.

24. **Семенова, Е.А.** Энзиматическая активность зрелых и морозобойных семян сои / Е.А. Семенова // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2003. – Вып. 7. – С. 113-124.

25. **Семенова, Е.А.** Энзиматическая активность в листьях культурной и дикой сои в течение вегетационного периода / Е.А. Семенова // Интродукция нетрадиционных и редких растений: материалы V Международной научно-практической конференции. – пос. Персиановский, ДонГАУ, 2004. – С. 130-133.

26. **Семенова, Е.А.** Активность и электрофоретические спектры некоторых ферментов в хранящихся семенах сои / Е.А. Семенова // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2005. – Вып. 8. – С. 113-120.

27. Кашина, В.А. Перераспределение микроэлементов в системе почва – растения сои / В.А. Кашина, **Е.А. Семенова** // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2005. – Вып. 8. – С. 89-96.

28. **Семенова, Е.А.** Изменение активности и электрофоретических спектров некоторых ферментов в семенах сои в период прорастания / Е.А. Семенова // Материалы докладов 55-й научно-практической конференции преподавателей и студентов: В 3-х ч. – Благовещенск: БГПУ, 2005. – Ч. III. – С. 139-143.

29. **Семенова, Е.А.** Влияние погодных условий на энзиматическую активность в листьях *Glycine max* и *Glycine soja* / Е.А. Семенова // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы VII Международного симпозиума. – М.: РУДН, 2007. – Т. 2. – С. 300-303.

30. **Семенова, Е.А.** Морфофизиологические и биохимические изменения семян сои в процессе ускоренного старения / Е.А. Семенова, Г.С. Выскварка //

Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2008. – Вып. 10. – С. 116-123.

31. Хайрулина, Т.П. Влияние влажности почвы на активность пероксидазы и каталазы в листьях *G. max* и *G. soja* / Т.П. Хайрулина, **Е.А. Семенова** // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2009. – Вып. 11. – С. 86-94.

32. **Семенова, Е.А.** Активность пероксидазы листьев *Glycine max* (L.) Merr., инфицированных *Septoria glycinis* Hemmi / Е.А. Семенова, С.А. Титова, Л.К. Дубовицкая // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2009. – Вып. 11. – С. 72-78.

33. **Семенова, Е.А.** Особенности биохимической адаптации сои / Е.А. Семенова, О.А. Селихова // Устойчивость организмов к неблагоприятным внешним факторам среды: материалы Всероссийской научной конференции, 24-28 августа 2009 г. – Иркутск: ИЦ РВХ ВСНЦ СО РАМН, 2009. – С. 414-417.

34. Хайрулина, Т.П. Антиоксидантная система семян культурной сои в условиях недостаточного и избыточного увлажнения / Т.П. Хайрулина, П.В. Тихончук, **Е.А. Семенова** // Устойчивость организмов к неблагоприятным внешним факторам среды: материалы Всероссийской научной конференции, 24-28 августа 2009 г. – Иркутск: ИЦ РВХ ВСНЦ СО РАМН, 2009. – С. 500-502.

35. Титова, С.А. Активность некоторых ферментов в семенах сои, пораженных разной инфекцией / С.А. Титова, **Е.А. Семенова**, Л.К. Дубовицкая // Адаптивные технологии в растениеводстве Амурской области: сб. науч. тр. ДальГАУ. – Благовещенск: ДальГАУ, 2009. – Вып. 5 – С. 39-45.

36. Хайрулина, Т.П. Влияние влажности почвы на активность окислительно-восстановительных ферментов в листьях *G. max* и *G. soja* / Т.П. Хайрулина, **Е.А. Семенова** // Адаптивные технологии в растениеводстве Амурской области: сб. науч. тр. ДальГАУ. – Благовещенск: ДальГАУ, 2009. – Вып.5 – С. 127-133.

37. Титова, С.А. Изменение активности ферментов в семенах сои при патогенезе грибной и бактериальной инфекции / С.А. Титова, **Е.А. Семенова**, Л.К. Дубовицкая // Аграрные проблемы сосеющих территорий Азиатско-Тихоокеанского региона: сб. науч. тр. по материалам Международной научно-практической конференции. – Благовещенск: ГНУ ВНИИ сои, 2011. – С. 168-172.

38. **Семенова, Е.А.** Влияние водного стресса на активность и электрофоретические спектры антиоксидантных ферментов в семенах сои / Е.А. Семенова // Современные наукоёмкие технологии. – 2012. – № 7. – С. 33-35.

39. Выскварка, Г.С. Изменение показателей качества семян сои в процессе длительного хранения / Г.С. Выскварка, **Е.А. Семенова** // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2012. – № 10. – С. 109-110.

40. Мамонова, А.Г. Изменение активности ферментов в семенах сои в зависимости от условий региона выращивания / А.Г. Мамонова, **Е.А. Семенова** // Итоги координации НИР по сое за 2006-2010 и направления исследований на 2012-2015 гг. – Благовещенск: ГНУ ВНИИ сои, 2012. – С. 101-108.

41. Демьяненко, Е.В. Экологическая пластичность сортов сои традиционной селекции в условиях Калужской области / Е.В. Демьяненко, Т.Д. Сихарулидзе, **Е.А. Семенова** // Труды региональной научно-практической конференции по проблеме «Научные аспекты модернизации сельскохозяйственного производства на современном этапе». – Калуга: ГНУ Калужский НИИСХ Россельхозакадемии, 2012. – С. 101-105.

42. Дубовицкая, Л.К. Пурпурный церкоспороз сои на Дальнем Востоке / Л.К. Дубовицкая, Ю.В. Положиева Ю.В., **Е.А. Семенова** // Адаптивные технологии и растениеводство Амурской области: сб. науч. тр. ДальГАУ. – Благовещенск: ДальГАУ, 2013. – Вып. 9. – С. 33 – 41.

43. **Семенова, Е.А.** Разработка биохимических тестов для диагностики посевных качеств семян сои / Е.А. Семенова, Г.С. Выскварка, А.Г. Мамонова // III Амурский российско-китайский фестиваль науки (Благовещенск-Хэйхэ, 30-31 октября 2013 г.): материалы. – Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2013. – С. 74-81.

44. **Семенова, Е.А.** Характеристика электрофоретических спектров антиоксидантных ферментов как маркеров устойчивости к водному стрессу / Е.А. Семенова // Адаптивные технологии и растениеводство Амурской области: сб. науч. тр. ДальГАУ. – Благовещенск: ДальГАУ, 2014. – Вып. 10. – С. 30-35.

45. Мамонова, А.Г. Изменение биохимического состава семян сои при выращивании в разных экологических условиях Дальневосточного региона / А.Г. Мамонова, **Е.А. Семенова**, В.О. Камолых // Дальневосточный аграрный вестник. – 2015. – Вып. 1 (33). – С. 34-39.

46. **Семенова, Е.А.** Множественные молекулярные формы антиоксидантных ферментов сои (*Glycine L.*) при адаптации к низким температурам / Е.А. Семенова, Т.П. Хайрулина // Фундаментальные и прикладные науки сегодня: материалы IX Международной научно-практической конференции, 12-13 сентября 2016 г. – North Charleston, USA, 2016. – Т. 1. – С. 95-101.

47. **Семенова, Е.А.** Влияние погодных условий на развитие болезней сои в южной зоне Амурской области / Е.А. Семенова, С.А. Титова // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сб. науч. тр. – Благовещенск: БГПУ, 2016. – Вып. 17. – С. 12-23.

48. Система земледелия Амурской области: производственно-практический справочник / под общ. ред. д-ра с.-х. наук, проф. П.В. Тихончука. – Благовещенск: Изд-во Дальневосточного ГАУ, 2016. – 570 с.

49. **Semenova, E.A.** Activity and electrophoretic spectra of some enzymes in the seeds and sprouts of soybean in phytopathogenic affection / E.A. Semenova, S.A. Titova, L.K. Dubovitskaya // European Journal of Natural History. – 2017. – № 3 – С. 3-7.

50. **Семенова, Е.А.** Влияние агроклиматических условий на энзиматическую активность семян сои / Е.А. Семенова, А.Г. Мамонова // Научное обеспечение производства сои: Проблемы и перспективы: сб. науч. статей по материалам Международной научно-практической конференции, посвященной 50-летию образования Всероссийского НИИ сои, 18 апреля 2018 г. – Благовещенск, 2018. – С. 82-90.