

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ОТРИЦАТЕЛЬНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ НА ПРИМЕРЕ СОИ И МАСЛИЧНОГО ЛЬНА

С.В. Зеленцов,

доктор сельскохозяйственных наук

Е.В. Мошненко,

кандидат биологических наук

Л.А. Бубнова,

младший научный сотрудник

В.С. Зеленцов,

кандидат биологических наук

ФГБНУ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

E-mail: soya@vniimk.ru

Для цитирования: Зеленцов С.В., Мошненко Е.В., Бубнова Л.А., Зеленцов В.С. Некоторые аспекты устойчивости растений к отрицательным температурам на примере сои и масличного льна // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 2 (174). – С. 55–70.

Ключевые слова: соя, масличный лён, отрицательные температуры, заморозкоустойчивость, клеточный сок, цитозоль, цитокolloиды.

Актуальность селекции яровых культур на повышение устойчивости к отрицательным температурам на примере сои и масличного льна вызвана большой долей засушливых регионов РФ, где повышение продуктивности может быть обеспечено более ранними сроками посева и созреванием до наступления пиков летних засух. Сорты сои и льна для очень ранних посевов должны раньше всходить и более активно развиваться в ранневесенний период на фоне низких положительных температур, а также лучше переносить ранневесенние заморозки. Однако практическая селекция сои и льна в этом направлении сдерживается недостаточной изученностью механизмов холодоустойчивости и почти полным отсутствием генетических источников этого признака. Лучшие современные холодоустойчивые формы сои выдерживают заморозки до минус 5 °С, а сорта масличного льна – до минус 20 °С. Степень

устойчивости к замерзанию растений сои и льна при этих температурах определяется наличием криоколлоидных компонентов в их цитоплазме. Более глубокое (для сои – ниже минус 6 °С; для льна – ниже минус 15 °С) промораживание приводит к коагуляции и седиментации криоколлоидов после оттаивания растений с существенным уменьшением концентрации клеточного сока. При определении полярности поверхностного заряда коллоидных мицелл цитоплазмы в качестве модельных биохимических аналогов использовали коллоидные растворы, полученные из муки семян сои и льна. При изучении их реакции с растворами электролитов установлено, что с увеличением заряда катионов от одновалентного катиона натрия Na⁺ до трёхвалентного катиона железа Fe³⁺ коагуляция и седиментация коллоидов увеличивается. Эти факты указывают на отрицательный поверхностный заряд мицелл коллоидов водных экстрактов муки и коллоидов цитоплазмы.

UDC 633.853.52+633.854.54:631.1:631.524.86

Some aspects of plant resistance to negative temperatures on an example of soybean and oil flax.

S.V. Zelentsov, doctor of agriculture

E.V. Moshnenko, PhD in biology

L.A. Bubnova, junior researcher

V.S. Zelentsov, PhD in biology

All-Russian Research Institute of Oil Crops by the name of V.S. Pustovoi (VNIIMK)

17 Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

E-mail: soya@vniimk.ru

Key words: soybean, oil flax, negative temperature, frost resistance, cell sap, cytosol, cytocolloids.

The urgency of spring crops breeding for increasing resistance to negative temperatures by the example of soybean and oil flax is caused by a large share of the arid regions of the Russian Federation, where the increase in productivity can be ensured by earlier planting and ripening periods before the summer droughts peaks. Soybean and flax varieties for very early planting should first rise and develop more actively in the early spring period against the background of low positive temperatures, and better tolerate early spring frosts. However, practical soy and flax breeding in this direction is hampered by insufficient knowledge of the mechanisms of cold resistance and almost complete absence of genetic sources of this trait. The best modern cold-resistant forms of soybean can withstand frosts to minus 5 °С, and of oil flax – to minus 20 °С. The degree of resistance to freezing of soybean and flax plants at these temperatures is determined by the presence of cryocolloidal components in its cytoplasm. Deeper (for soybeans below minus 6 °С, for flax below minus 15 °С) freezing leads to coagulation and sedimentation of cryocolloids after thawing of plants with a

significant decrease in the concentration of cell sap. When determining the polarity of the surface charge of colloid micelles of the cytoplasm, colloidal solutions obtained from soybean and flax seed flour were used as model biochemical analogues. When studying its reaction with solutions of electrolytes, it was established that with the increase in the charge of cations from the monovalent cations Na^+ to the trivalent cation Fe^{3+} , the coagulation and sedimentation of the colloids increases. These facts indicate a negative surface charge of colloid micelles of aquatic flour extracts and colloids of the cytoplasm.

Введение. Необходимость повышения устойчивости к отрицательным температурам для многих сельскохозяйственных культур, включая заморозкоустойчивость, морозоустойчивость и зимостойкость, обусловлена целым рядом причин. Прежде всего, это актуально для озимых и зимующих растений, поскольку северная граница распространения этих культур определяется вероятностью их успешной перезимовки в зимний период. Кроме этого, озимые культуры отличаются более высокой и стабильной урожайностью по сравнению с яровыми аналогами из-за более эффективного использования запасов осенне-зимней влаги [5; 8; 10; 13; 19; 26; 27].

Озимые и зимующие культуры высоко востребованы в засушливых южных регионах, когда дефицит воды в почве в летний период зачастую не позволяет растениям сформировать достаточный урожай семян. И только подзимние посевы морозоустойчивых и зимостойких сортов этих культур позволяют получить более высокий (за счёт использования осенне-зимних запасов влаги в почве) и ранний урожай до наступления летних засух [6; 8; 10; 16; 19; 26].

Есть необходимость в повышении устойчивости к весенним заморозкам (заморозкоустойчивости) и яровых культур [10; 15; 23; 24; 25; 35]. В регионах Северного Кавказа, Крыма, Нижнего и Среднего Поволжья, Южного Предуралья имеется большое количество сельскохозяйственных территорий с засушливым и острозасушливым климатом, где богарное

(неорошаемое) земледелие яровых культур сопряжено с большими рисками из-за регулярных летних засух [14; 29]. В ряде случаев орошение таких земель нерентабельно или технически затруднено из-за дефицита или удалённости источников воды.

Кроме этого, в ряде южных регионов РФ вследствие продолжающегося потепления климата в последние десятилетия непрерывно увеличивается частота, продолжительность и интенсивность летних засух [3; 36]. В регионах с недостаточным увлажнением (весь северо-восток Южного федерального округа, Приволжский федеральный округ и некоторые другие регионы РФ) из-за повышения летних температур усиливается испарение влаги с поверхности почвы, усугубляющееся увеличением частоты и интенсивности позднелетних засух [29; 30].

Чаще всего сортовая политика в засушливых регионах основана на выборе для посева очень ранних сортов, успевающих созреть до наступления пиков засух и обезвоживания корнеобитаемого слоя почвы. Однако такие сорта, как правило, формируют пониженный урожай, по сравнению с более поздними сортами [13].

Одним из альтернативных путей решения проблемы повышения рентабельности полевого растениеводства в засушливых климатических зонах является сдвиг сроков посева яровых культур на более ранние и сверхранние сроки (конец зимы – начало весны), а в некоторых случаях (в климатических подзонах с мягкой зимой) даже их перевод на подзимние посевы [29]. Для этого необходимы холодоустойчивые сорта, обеспечивающие быстрые и дружные всходы, а также активное развитие растений в ранневесенний период на фоне пониженных положительных температур. Кроме этого, холодоустойчивые сорта должны отличаться повышенной заморозкоустойчивостью и выживать в случае наступления ранневесенних заморозков [15; 23].

Однако в имеющемся ассортименте, за редким исключением, практически нет сортов сои и масличного льна, адаптированных к таким условиям и способных выдерживать ранневесенние заморозки и зимние морозы [15; 16; 23].

В частности, всходы и молодые растения подавляющего большинства сортов сои способны выдерживать лишь кратковременные заморозки до минус 2–4 °С. Дальнейшее понижение температур или удлинения периода заморозков приводит к прекращению транспорта метаболитов, нарушению проницаемости мембран, замерзанию клеточного сока в тканях сои и гибели растений [13; 15; 20; 31]. Поэтому соя отнесена к поздним яровым культурам, у которых обычные сроки посева определяются гарантированным снижением почти до нуля вероятности весенних заморозков с температурами ниже минус 2 °С. Например, в Краснодарском крае, на юге Украины и Молдове рекомендуемые сроки посева – вторая половина апреля – начало мая. На Дальнем Востоке РФ, из-за региональных особенностей динамики температур, сроки посева сдвигаются, в зависимости от подзоны, на середину – конец мая или на начало июня [1; 12; 31; 33]. В ряде регионов юга России оптимальные по климатическим показателям, сроки посева сои предопределяют прохождение самой чувствительной фазы развития растений – налива семян – на очень засушливый август, что очень часто приводит к неполному наливу семян и заметному снижению урожая [11; 23].

Всходы и молодые растения обычных сортов масличного льна способны выдерживать заморозки и даже морозы от минус 5–7 °С [9] до минус 8–10 °С [15; 16]. Поэтому масличный лён относится к ранним яровым культурам и в Краснодарском крае рекомендуется к посеву уже в III декаде марта. Однако в более северных регионах, например: на Среднем Урале или в Западной Сибири, благоприятные по температурным режимам сроки посева льна наступают только во II–III декадах

мая [7; 17; 18]. При подзимних посевах в центральной зоне Краснодарского края растения льна обычно погибают от морозов уже к началу января [16]. Тем не менее среди сортов сои и масличного льна изредка встречаются отдельные специально выведенные сорта с повышенной заморозкоустойчивостью и морозоустойчивостью.

Так, сорта сои Славия, Альба, Парма селекции ВНИИМК способны выдерживать неоднократные весенние заморозки до минус 5 °С. Посев этих сортов в конце марта в условиях Краснодара позволяет им созревать на месяц раньше обычного, уводя при этом от августовских засух, и обеспечивает дополнительный урожай до 0,5 т/га [15; 23].

Французский зимующий сорт масличного льна Oliver в условиях севера Франции и на юге Великобритании способен при осенних посевах успешно переносить мягкие западноевропейские зимы и созревать на 1–1,5 месяца раньше весенних сроков посевов. При подзимнем посеве в условиях Краснодара этот сорт льна способен выдерживать (хотя и с частичными повреждениями) неоднократные морозы до минус 15–17 °С и созревать уже в начале июня, то есть на 1,5 месяца раньше созревания льна обычных весенних сроков посева [16]. Из этого сорта во ВНИИМК уже выделена ещё более морозостойкая линия ФХЛ-М/13 (Снегурок), способная выдерживать зимние морозы до минус 22 °С, что по уровню зимостойкости позволяет приравнять эту линию к озимому ячменю и озимому рапсу [16].

Однако зона возделывания уже имеющихся заморозкоустойчивых сортов сои и морозоустойчивых сортов льна ограничена нижними границами их выживаемости при отрицательных температурах. Сверхранние мартовские посевы сорта сои Славия могут проводиться только в центральной и предгорной зонах Краснодарского края и в предгорных зонах северокавказских республик. Но уже на севере Краснодарского края, не говоря

уже о Ростовской области и других более северных регионах, при весенних заморозках уже при минус 6–8 °С растения этого сорта полностью погибнут. Морозоустойчивый лён Oliver также непригоден для подзимних посевов за пределами Краснодарского края. По линии льна ФХЛ-М/13 пока нет достаточных эколого-географических данных, но вероятно он может пойти и севернее.

В то же время потенциальный рынок сортов сои с повышенной заморозкоустойчивостью и зимующих сортов льна с повышенной морозоустойчивостью имеет широкий ареал распространения. И многие селекционные учреждения готовы развернуть их селекцию в этом направлении. Камнем преткновения является почти полное отсутствие достоверно выявленных у сои и льна источников с более высокой заморозко- и морозоустойчивостью, чем у известных форм [2].

Известны многочисленные исследования по изучению генетических, физиологических и биохимических механизмов повышенной морозостойкости у многих культурных растений [8; 10; 15; 18; 19; 20; 22; 28]. Но в целом современная селекция сельскохозяйственных растений на повышенную заморозко-, морозоустойчивость и зимостойкость преимущественно основана на прямой оценке и выделении источников повышенной устойчивости к отрицательным температурам в лабораторных или полевых условиях за счёт промораживания растений.

Однако у прямого метода оценки морозостойкости есть ряд практически неустраняемых ограничений. В полевых условиях из-за нерегулируемых естественных колебаний температуры довольно сложно обеспечить необходимые для селекционной оценки растений температурные параметры. В отдельные годы, особенно на юге России, зимние температуры порой просто не опускаются до достаточных для оценки уровней. В центральной и южной части Краснодарского края далеко не каждый год случа-

ются весенние заморозки, либо эти заморозки оказываются очень слабыми. В центральных регионах РФ, наоборот, оцениваемые в поле сортообразцы могут попасть в экстремально холодные температурные условия, что повлечёт за собой гибель даже самого морозоустойчивого селекционного материала [30].

В условиях искусственного климата можно более точно поддерживать нужные уровни отрицательных температур, однако искусственное освещение зачастую существенно отличается от естественного по целому ряду параметров, растения выращиваются в ограниченных объёмах грунта и формируют нетипичную и ослабленную корневую систему. Кроме этого, сооружения искусственного климата имеют очень малые полезные площади для холодной оценки и высокую себестоимость эксплуатации [16; 23].

Таким образом, проблема низкой эффективности селекции сельскохозяйственных растений на повышенную устойчивость к отрицательным температурам сохраняется. Разработанные ещё в начале XX века и продолжающие активно использоваться методы прямого отбора на низкотемпературных фонах просто не позволяют превысить уже достигнутый с помощью этих же методов уровень заморозко- и морозоустойчивости. В итоге, прогресс в селекции более морозоустойчивых и зимостойких сортов растений практически замер. Отдельные успехи в этом направлении имеют случайный характер и только подчёркивают общую стагнацию в решении проблемы морозостойкости.

У родственных культурной сое и льну дикорастущих видов известны факты выживания при более низких отрицательных температурах. Например, дикорастущая соя уссурийская способна выдерживать заморозки до минус 6–8 °С. В селекционных учреждениях Сибири и Дальнего Востока неоднократно пытались скрестить дикорастущую и культурную сою с целью передачи культурному виду генов

повышенной морозостойчивости [1]. Однако практических результатов передачи повышенной заморозкостойчивости пока нет. Тем не менее среди однолетних зернобобовых культур имеются виды, в частности люпин узколистный и люпин белый, в фазе проростков и молодых растений способные выдерживать отрицательные температуры до минус 12 °С [21]. Родственный культурному льну лён многолетний, особенно его северные разновидности (лён северный, лён таймырский), способен выживать даже в арктической тундре. Его корневая система успешно выдерживает суровые арктические морозы до минус 50 °С [24].

В целом, наличие фактов высокой морозостойкости у родственных дикорастущих видов позволяет применить положения закона гомологических рядов Н.И. Вавилова для поиска источников этого признака среди культурных форм [4]. Согласно этому закону генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами параллельной наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов. Следовательно, существует вероятность обнаружения форм культурной сои и льна, обладающих генетически детерминированной повышенной заморозко- или морозостойчивостью, подобной уровням дикорастущих родственных видов, пусть даже если их пока не удаётся обнаружить с использованием существующих способов оценки [16; 23; 24; 25].

Материалы и методы. Исследования проводили в 2010–2017 гг. на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ВНИИМК, г. Краснодар. Слабо заморозкостойчивыми стандартами в различных экспериментах служили сорта сои Лира, Вилана и Чара, а также сорта масличного льна ВНИИМК 620, ВНИИМК 630 и Ручеёк. В качестве сортообразцов с повышенной заморозко- и морозостойчивостью использовали сорта сои Славия и

Парма, а также сорта льна Oliver и ФХЛ-М/13 (Снегурок). В качестве высокоустойчивого к отрицательным температурам модельного объекта использовали сорт люпина узколистного Смена.

Для определения заморозко- и морозостойчивости сои и масличного льна *in vivo* посев всех сортообразцов осуществляли в октябре. После наступления позднеосенних заморозков и зимних морозов проводили все необходимые наблюдения и учёт.

В лабораторных условиях из части взошедших растений сои, люпина и льна прессованием получали объёмы клеточного сока, достаточные для определения его концентрации в 4-х повторениях. Клеточный сок всех сортообразцов промораживали при температурах минус 5, минус 15 и минус 20 °С. Последующую разморозку проводили при комнатной температуре в течение последующих суток для завершения процессов коагуляции и седиментации цитокolloидов. Динамику изменения температуры растений в криокамере при отрицательных температурах определяли контактным способом с использованием цифрового термодатчика. Концентрацию цитозолей определяли на рефрактометре PR-101a с погрешностью $\pm 0,1$ абс. %. Расчёт температур замерзания растворов выполняли с использованием on-line калькулятора [32].

Результаты исследований. Современное состояние селекции заморозко- и морозостойчивых форм культурных растений характеризуется наличием очевидных противоречий в понимании механизмов выживания растений в условиях отрицательных температур. Так, повышение морозостойкости только за счёт увеличения водорастворимых углеводов в цитоплазме морозостойких форм совершенно не объясняет эффект длительного сохранения при отрицательных температурах цитоплазмы растений в жидкой или, по крайней мере, в не кристаллизующейся фазе. Например, концентрация

клеточного сока в тканях проростков растений сои, льна и люпина узколистного, в среднем составляет около 2,5–4,3 % (таблица).

Таблица

Некоторые физические параметры цитоплазмы сортообразцов сои, люпина и льна с различной заморозко- и морозоустойчивостью

Культура	Сорт	Концентрация цитоплазмы, %	Расчётная температура замёрзания цитоплазмы, °С		Температура замёрзания растений <i>in vivo</i> , °С
			по глюкозе	по сахарозе	
Соя	Лири	4,3	-0,46	-0,24	-2,5
	Славия	4,2	-0,45	-0,24	-5,0
Люпин узколистный	Смена	3,4	-0,36	-0,19	-12,0
Лён	ВНИИМК 620	2,6	-0,28	-0,15	-10,0
	Снегурок	2,5	-0,26	-0,14	-20,0

Точка замёрзания клеточного сока (рассматриваемого как истинный раствор) этих видов, рассчитанная, например, по молярной массе сахарозы, должна составлять минус 0,14–0,24 °С, по глюкозе или фруктозе – минус 0,26–0,46 °С. Увеличение концентрации клеточного сока при закаливании растений у наиболее морозостойких образцов до 5–6 % за счёт повышенного количества водорастворимых углеводов, безусловно, снижает расчётную точку кристаллизации, но всего до минус 0,3 °С по сахарозе и до минус 0,5–0,7 °С по глюкозе и фруктозе. При этом реальная цитоплазма у сои не кристаллизуется даже при минус 2,5–5,0 °С, у люпина – до минус 12,0 °С, у подавляющего большинства сортов масличного льна – до минус 10 °С, а у отдельных сортообразцов – даже до минус 20 °С. У арктических популяций дикорастущего вида льна многолетнего и других представителей флоры тундры кристаллизация клеточного сока не происходит даже до минус 50 °С, что не может быть объяснено простым увеличением концентрации клеточного сока за счёт водорастворимых соединений.

Полевая оценка всходов сои при подзимнем (октябрь) посеве, прошедших естественную холодовую закалку пониженными положительными температурами в поле, показала, что некоторые сортообразцы могут выживать при заморозках до минус 4–5 °С (рис. 1).



а



б

Рисунок 1 – Выживаемость сортов сои с обычной (а) и повышенной (б) заморозкоустойчивостью при позднеосенних заморозках на почве до минус 4,4 °С, Краснодар, 2011 г. (ориг.)

В лабораторных условиях при изучении воздействия на растения сои отрицатель-

ных температур в диапазоне от минус 1 до минус 6 °С, а также при различном времени экспозиции было выявлено три последовательных этапа реакции растений на отрицательные температуры (рис. 2):

- охлаждение растений до температуры окружающей среды;
- сохранение жизнеспособности (заморозкоустойчивости) растений;
- криогенная гибель растений.

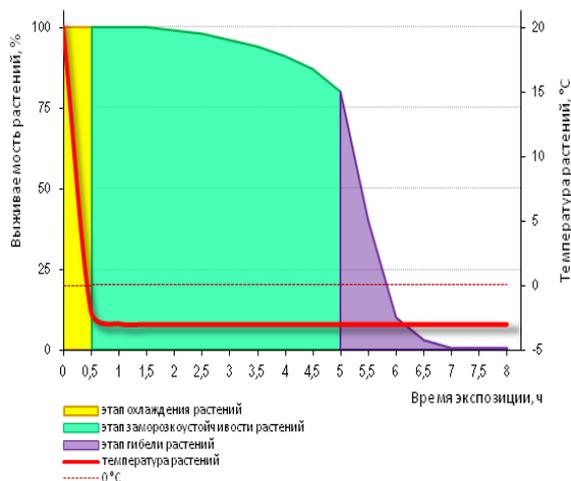


Рисунок 2 – Этапы отклика растений сои на воздействие отрицательных температур в криокамере при частном случае минус 3 °С

На первом этапе в течение первых 30–60 мин (в зависимости от разницы температур криокамеры и растений) происходит выравнивание температуры растений и окружающей среды.

Второй этап позволяет выявить собственно заморозкоустойчивость разных генотипов сои. Этот период при температурах минус 1 и минус 2 °С длится 8–9 ч; при минус 3 °С – 7 ч; при минус 4 °С – 3 ч; при минус 5 и минус 6 °С – не более 2 ч экспозиции.

Третий этап характеризуется полным замерзанием клеточного сока и гибелью растений.

Особенностью физиологического состояния растений на втором этапе является сохранение в тканях переохлажденного некристаллизующегося клеточного сока. При этом растения практически полно-

стью сохраняют свою жизнеспособность и после повышения температуры до положительных значений способны продолжить дальнейший рост.

При выполнении и анализе этих экспериментов возникает целый ряд вопросов. Среди них:

- почему различные сортообразцы имеют неодинаковую заморозкоустойчивость?

- почему в пределах одного сортообразца и даже потомства одного самоопыленного растения отдельные особи имеют различную заморозкоустойчивость?

- что в течение нескольких часов предохраняет переохлажденную цитоплазму от кристаллизации и что вызывает её последующее замерзание?

Для объяснения возможных механизмов заморозкоустойчивости сои нами было сформулировано три рабочих гипотезы данного явления. В их основе лежат различные физические и физико-химические процессы, которые могут происходить в переохлажденном клеточном соке (рис. 3):

1. Гипотеза метастабильности жидкой фазы переохлажденного клеточного сока предполагает, что цитоплазма при отрицательных температурах ведёт себя как переохлажденная жидкость. Она через определенное время кристаллизуется, например: в результате механического сотрясения переохлажденных растений или частичной сублимации воды из поверхностных тканей растений. Согласно этой модели при одной и той же температуре и давлении концентрация клеточного сока монотонно возрастает только за счёт испарения и сухой возгонки воды

2. Гипотеза кристаллизации и вымораживания воды из клеточного сока предполагает увеличение концентрации незамерзшей части рассола перед точкой полного замерзания. При этом процесс кристаллизации воды предположительно будет развиваться от периферии к центру клеток и от наружных клеточных слоев

тканей к внутренним. После размораживания клеточного сока его концентрация должна вернуться к исходному уровню. Однако дальнейшее нахождение в замороженном состоянии приведёт к сублимационным потерям воды и увеличению концентрации клеточного сока.

3. Гипотеза отсроченной криогенной седиментации коллоидов клеточного сока основана на том, что жидкая фаза цитоплазмы – цитозоль, представляет собой сложный комплекс водорастворимых и коллоидных компонентов. При этом точки замерзания коллоидных растворов предположительно должны быть ниже, чем у истинных растворов. Поэтому при температуре тканей растений сои до минус 1 °С клеточный сок остаётся в жидкой фазе неограниченно долгое время.

На основании литературных сведений предполагается, что особенностью коллоидных растворов при отрицательных температурах должно быть постепенное снижение поверхностного заряда мицелл и их коагуляция. При достижении критической массы укрупнённых коллоидных агрегатов они выпадают в осадок, снижая таким образом общую концентрацию цитозоля [34].

В случае реакции клеточного сока как коллоидной системы на переохлаждение, его концентрация в период начальной коагуляции коллоидных частиц не должна существенно изменяться. Последующее укрупнение коллоидных агрегатов и их седиментация должны привести к расслоению на дисперсную и коллоидную фазы, снижению концентрации дисперсной фазы клеточного сока и его замерзанию. Длительное нахождение клеточного сока в замороженном состоянии может приводить к повышению его концентрации за счёт сухой возгонки воды в соответствии с кристаллизационной моделью. Не исключено, что все предложенные модели отклика клеточного сока на переохлаждение

будут действовать совместно с разной долей вклада на разных этапах промораживания.

Для практической проверки сформулированных моделей на двух сортах сои – слабо заморозкоустойчивом сорте Чара и более заморозкоустойчивом сорте Парма, был заложен модельный эксперимент (рис. 4).

Из большой выборки проростков сои, находящихся при температуре минус 4 °С с интервалом 0,5 ч часть из них отбирали из криокамеры и размораживали до комнатной температуры, затем отжимали из них клеточный сок, определяли его концентрацию и пересчитывали на осмотическое давление (кПа) по основному углеводу цитоплазмы – сахарозе.

Было выявлено, что осмотическое давление клеточного сока (ОДКС) растений обоих сортов на начальном этапе охлаждения несколько снизилось. Затем, вплоть до точек замерзания, ОДКС обоих сортов возрастало.

При оценке ОДКС оттаявших после замораживания растений сорта Парма оно сначала понизилось до значений ниже исходного уровня ОДКС, а после стало опять возрастать.

Замерзание клеточного сока растений сорта Чара наступило раньше, чем у сорта Парма. Общая динамика повышения ОДКС у живых и замерзших растений сорта Чара была менее выражена.

На основании полученных данных сделано заключение, что динамика осмотического давления клеточного сока на примере этих сортов наиболее адекватно описывается коллоидной моделью реакции цитозоля на отрицательные температуры. Это позволяет предположить наличие количественных или качественных различий некоего коллоидного криопротекторного компонента цитоплазмы, который и определяет степень заморозкоустойчивости сои.

Рис. 3-4

Если заморозкоустойчивость сои определяется коллоидным компонентом цитозоля, то после глубокого промораживания этот компонент должен коагулировать, что приведёт либо к полной седиментации, либо к расслаиванию цитозоля на две фазы. При этом ОДКС жидкой фазы оттаявшего клеточного сока станет меньше. При его повторном помещении в среду с отрицательными температурами, при отсутствии коллоидного криопротекторного компонента такой клеточный сок должен вести себя как истинный раствор. Потери воды за счет испарения и сублимации будут идти более быстро и монотонно.

Для проверки этой гипотезы из проростков сои сортов Парма и Чара были получены образцы клеточного сока, открытые ёмкости с которыми были помещены в камеру с температурой минус 3 °С до полного замораживания. Затем эти ёмкости были закупорены и выдержаны при комнатной температуре в течение 15 ч для размораживания и завершения процесса предполагаемой коагуляции и седиментации коллоидного компонента. После этого ёмкости с клеточным соком были откупорены и помещены в морозильную камеру с температурой минус 4 °С (рис. 5). Отбор проб для определения концентрации осмотического давления клеточного сока после его промораживания здесь и в последующих экспериментах проводился выше границы раздела цитозоля на мелкодисперсную и коллоидную фазы.

Периодическая оценка ОДКС показала, что до первого замораживания этот параметр возрастал незначительно. После размораживания клеточного сока его концентрация оказалась ниже, чем исходный уровень ОДКС в начале эксперимента. Затем на фоне температуры минус 4 °С

концентрация цитозоля, в соответствии с коллоидной моделью, начала возрастать.

У более заморозкоустойчивого сорта Парма снижение концентрации клеточного сока после замораживания оказалось больше по сравнению с сортом Чара, что предположительно может указывать на коагуляцию и седиментацию большего количества коллоидных компонентов цитозоля. В связи с этим в качестве рабочей гипотезы предположено, что повышенная устойчивость сорта Парма к отрицательным температурам может определяться увеличенным количеством некоего коллоидного компонента в клеточном соке, который определяет выживание заморозкоустойчивых сортообразцов сои при заморозках до минус 5 °С.

Многочисленные лабораторные и полевые эксперименты показали, что дальнейшее понижение температур воздуха и почвы ниже минус 5 °С губительно действует даже на самые заморозкоустойчивые формы сои (рис. 6). Предполагаемая причина этого – замерзание всей находящейся в цитоплазме растений сои воды за счёт нарастающей коагуляции и седиментации цитокolloидов и, как следствие, существенного уменьшения концентрации клеточного сока.

В то же время в семействе бобовых есть виды растений, например, люпин узколистый, который даже при более низких отрицательных температурах сохраняет цитоплазму в жидкой фазе (см. рис. 6б).

В пределах генофонда культурного льна также существуют большие различия по морозоустойчивости различных сортообразцов при равной концентрации клеточного сока (рис. 7).

Рис. 5-6



а



б

Рисунок 7 – Сравнительная реакция сортов масличного льна с различной морозоустойчивостью в бесснежные морозные дни при минус 11,6 °С, Краснодар, 2014 г. (ориг.):

а – сорт масличного льна ВНИИМК 620 со слабой морозоустойчивостью;
б – сорт масличного льна Oliver с повышенной морозоустойчивостью

В рамках отдельного эксперимента были исследованы некоторые особенности цитозоля сои, льна и люпина.

С целью получения больших объёмов коллоидных растворов брали водные экстракты из муки семян этих видов, поскольку биохимический состав цитозоля на начальных стадиях развития растений и водного экстракта из муки семян по основным биохимическим компонентам довольно близки. Для эксперимента брали равные навески муки из измельчённых семян исследуемых образцов, которые смешивали с дистиллированной водой и водными растворами электролитов в пропорции: мука : вода – 1:5.

При сравнительном изучении устойчивости к коагуляции коллоидов из водного экстракта муки (далее – мучных коллоидов) двух сортов сои – заморозкоустойчивого сорта Славия и слабо

заморозкоустойчивого сорта Вилана, а также люпина узколистного, использовали метод седиментации мучных коллоидов в водных растворах сильных электролитов NaCl, MgCl₂·6H₂O и FeCl₃·6H₂O. Все растворы электролитов выравняли по концентрации анионов хлора из расчёта 0,05 mol по Cl. Контролем служила дистиллированная вода (рис. 8).

Полученные данные позволяют предположить в качестве одного из вариантов зависимость исходных концентраций коллоидов в клеточном соке проростков от вида и генотипа (сорта) сортообразцов. Дистиллированная вода и раствор хлорида натрия практически не оказали заметного влияния на коагуляцию и седиментацию коллоидов. Седиментация коллоидов сои и люпина в растворе хлорида магния была выше и достигала максимума в растворе хлорида железа.

Увеличение седиментации коллоидов с увеличением заряда катионов от одновалентного катиона натрия Na⁺ до трёхвалентного катиона железа Fe³⁺ указывает на отрицательный поверхностный заряд мицелл коллоидов. Возможно, что чем больше положительный заряд катионов из раствора электролитов, тем сильнее ими нейтрализуется отрицательный заряд коллоидных мицелл и тем интенсивнее идёт процесс коагуляции и седиментации.

Обращает на себя внимание пониженная концентрация растворов коллоидов муки в дистиллированной воде и в самом слабом растворе у наиболее морозоустойчивого в этом опыте образца – люпина узколистного, а также у заморозкоустойчивого сорта сои Славия.

Аналогичная реакция по зависимости интенсивности коагуляции и седиментации мучных коллоидов от величины заряда катионов в растворах электролитов у слабо морозоустойчивых сортов льна ВНИИМК 620 и Ручеёк и высоко морозоустойчивой линии ХФЛ-М/13 (Снегурок) также предположительно указывает на наличие отрицательного заряда коллоидных мицелл цитокolloидов у этой культуры (рис. 9).

Рис. 8-9

При этом, как в муке сои и люпина, у льна отмечена гораздо более низкая концентрация мучных коллоидов в дистиллированной воде и в растворе хлорида натрия у высоко морозоустойчивой линии Снегурок.

Выводы. Таким образом, в результате проведённых исследований было установлено, что степень устойчивости к заморзанию растений сои и льна при отрицательных температурах определяется наличием криоколлоидных компонентов в их цитоплазме. Более глубокое (для сои – ниже минус 6 °С, для льна – ниже минус 15 °С) промораживание приводит к коагуляции и седиментации криоколлоидов после оттаивания растений с существенным уменьшением концентрации клеточного сока.

Лучшие современные высоко заморозкоустойчивые сорта сои Славия и Парма выдерживают заморозки до минус 5 °С, а лучшая морозоустойчивая линия масличного льна ХФЛ-М/13 (Снегурок) – до минус 20 °С за счёт увеличенной доли криопротекторных коллоидов цитоплазмы. Поэтому, в целом, коллоидную природу заморозко- и морозоустойчивости у этих видов растений можно считать доказанной.

При определении полярности поверхностного заряда коллоидных мицелл цитоплазмы сои и льна в водных экстрактах муки семян был установлен отрицательный поверхностный заряд.

Выявленные различия в реакции коллоидных компонентов цитозолей у сортообразцов сои и льна с высокой и низкой устойчивостью к отрицательным температурам и полярность заряда мицелл криоколлоидов могут послужить основой для разработки коллоидного экспресс-метода для массовой оценки на заморозкоустойчивость большого количества сортообразцов сои и масличного льна.

Список литературы

1. Бабич А.О. Сучасне виробництво і використання сої. – Київ: Урожай, 1993. – С. 139–157.

2. Бубнова Л.А., Зеленцов С.В. Отбор заморозкоустойчивых генотипов сои на ранних этапах онтогенеза // Сб. тр. I Междунар. интернет-конф.

Современные тенденции в сельском хозяйстве. – Казань, ФГАОУ ВПО Казанский (Приволжский) Федеральный университет, 15–17 октября 2012 г. – С. 39–43.

3. Будыко М.И., Израэль Ю.А., Яншин А.Л. Глобальное потепление и его последствия // Метеорология и гидрология. – 1991. – № 12. – С. 5–10.

4. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – М.-Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1935. – 56 с.

5. Вавилов Н.И. Мировые ресурсы зимостойких сортов озимой пшеницы, ржи и ячменя // В сб.: «Теоретические основы селекции». – М.: Наука, 1987. – С. 80–86.

6. Воскресенская Г.С. Перспективы создания зимостойкого озимого льна на Северном Кавказе // Сборник работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954. – С. 165–178.

7. Галкин Ф.М., Хатнянский В.И., Тишков Н.М., Пивень В.Т., Шафоростов В.Д. Лён масличный: селекция, семеноводство, технология возделывания и уборки / Под ред. Н.И. Бочкарёва. – Краснодар, 2008. – С. 99–105.

8. Гольцберг И.А. Климатическая оценка морозоопасности для растений в условиях изрезанного рельефа // В сб.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути её повышения. – М.: Наука, 1969. – С. 24–29.

9. Горлов С.Л., Галкин Ф.М., Рябенко Л.Г., Пивень В.Т., Семеренко С.А., Тишков Н.М. [и др.]. Возделывание льна масличного. – Краснодар, 2006. – С. 12–13.

10. Дроздов С.Н., Сычёва З.Ф., Будыкина Н.П., Курец В.К. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. – Л.: Наука, 1977. – 228 с.

11. Дьяков А.Б. Физиология и экология льна. – Краснодар, 2006. – С. 172–173.

12. Ефимов А.Г., Уго Торо Корреа. Сроки сева // В сб.: Соя. Биология и технология возделывания / Под ред. В.Ф. Баранова и В.М. Лукомца. – Краснодар, 2005. – С. 222–230.

13. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). – М.: Изд-во РУДН и «Агрорус», 2001. – Т. II. – С. 904, 1154–1156, 1161–1172, 1172–1177.

14. Зеленцов С.В., Бушнев А.С. К вопросу изменения климата Западного Предкавказья // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2006. – Вып. 2 (135). – С. 79–92.

15. Зеленцов С.В., Мошненко Е.В., Рябенко Л.Г., Зеленцов В.С., Будников Е.Н., Бубнова Л.А., Вайлова А.В. Роль цитокolloидов в формировании морозо- и заморозкоустойчивости яровых культур на примере сои и льна // Проблемы современной науки и образования. – 2015. – № 12 (42). – С. 102–107.

16. Зеленцов С.В., Рябенко Л.Г., Мошненко Е.В., Зеленцов В.С. Перспективы создания зимующих форм масличного льна для юга России // В сб. тру-

дов Международной заочной научно-практической конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения М. М. Цыбы, 5 ноября 2014 г. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. – С. 46–52.

17. Колотов А.П. Расширение ареала возделывания льна масличного в Уральском Федеральном Округе // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК, 2012. – Вып. 1 (150). – С. 96–99.

18. Колотов А.П. Соответствие биологических особенностей льна масличного почвенно-климатическим условиям Среднего Урала // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы X-го Международного симпозиума. – М.: РУДН, 2013. – Т. I. – С. 16–18.

19. Коровин А.И. Об отношении растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути повышения их холодо- и заморозкоустойчивости // В сб.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути её повышения. – М.: Наука, 1969. – С. 5–15.

20. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. – М.: Дрофа, 2010. – С. 80–121; 123–148.

21. Курлович Б.С. Люпин – *Lupinus L.* (география, классификация, селекция) : автореф. дис. ... д-ра биологических наук: 06.01.05 / ВНИИ растениеводства. – Ленинград, 1991. – 50 с.

22. Лебедев С.И. Холодоустойчивость и морозоустойчивость растений / В кн.: Физиология растений. – М.: Колос, 1978. – С. 424–429.

23. Лукомец В.М., Бочкарёв Н.И., Зеленцов С.В., Мошненко Е.В. Создание сортов сои с расширенной адаптацией к изменяющемуся климату Западного Предкавказья – Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2012. – Т. 1. – № 35. – С. 248–254.

24. Лукомец В.М., Зеленцов С.В. Перспективы селекции сортов масличного льна и рыжика посевого для приарктических и высокогорных областей России // Селекция, семеноводство и генетика. – 2015. – № 3. – С. 41–48.

25. Лукомец В.М., Зеленцов С.В., Рябенко Л.Г. Применение закона гомологических рядов при определении потенциальной адаптивности культурного льна *Linum usitatissimum L.* к приполярным и альпийским условиям // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 1 (161). – С. 121–132.

26. Лукьяненко П.П. О методах селекции зимостойких сортов озимой пшеницы для степных районов Северного Кавказа / В сб.: «Лукьяненко П.П. Избранные труды». – М.: Агропромиздат, 1990. – С. 233–243.

27. Лукьяненко П.П. Основные итоги селекции на зимостойкость сортов озимой пшеницы в условиях Кубани / В сб.: «Лукьяненко П.П. Избранные труды». – М.: Агропромиздат, 1990. – С. 256–267.

28. Медведев С.С. Устойчивость растений к низким температурам / В кн.: Физиология растений. – С-Пб.: Изд-во С-Петербургского ун-та, 2004. – С. 280–282.

29. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Фе-

дерации. Том I. Изменения климата / Под общ. ред. А.И. Бедрицкого, В.Г. Блинова, Д.А. Гершиной [и др.]. – М.: Росгидромет, 2008. – 227 с.

30. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Том II. Последствия изменений климата / Под общ. ред. А.И. Бедрицкого, В.Г. Блинова, Д.А. Гершиной [и др.]. – М.: Росгидромет, 2008. – 288 с.

31. Степанова В.М. Климат и сорт. Соя. – Л.: Гидрометиздат, 1985. – С. 97–142.

32. Температура начала кипения и кристаллизации (замерзания) растворов не электролитов: [Электронный ресурс]. – URL: <http://planetcalc.ru/352/> (дата обращения: 21.03.2016).

33. Федотов В.А., Гончаров С.В., Столяров О.В., Ващенко Т.Г., Шевченко Н.С. Соя в России – М.: Агролига России, 2013. – С. 258–264.

34. Хмельницкий Р.А. Физическая и коллоидная химия. – М.: Высшая школа, 1988. – С. 174–177.

35. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. – М.: Колос, 1992. – С. 416–430.

36. Яншин А.Л. Потепление климата и другие глобальные экологические проблемы на пороге XXI века // Экология и жизнь. – 2001. – № 1. – С. 42.

References

1. Babich A.O. Suchasne virobnytstvo i vikoristannya soi. – Kiïv: Urozhay, 1993. – S. 139–157.

2. Bubnova L.A., Zelentsov S.V. Otkor zamorozkoustoychivyykh genotipov soi na rannikh etapakh ontogeneza // Sb. tr. I Mezhdunar. internet-konf. Sovremennyye tendentsii v sel'skom khozyaystve. – Kazan', FGAOU VPO Kazanskiy (Privolzhskiy) Federal'nyy universitet, 15–17 oktyabrya 2012 g. – S. 39–43.

3. Budyko M.I., Izrael' Yu.A., Yanshin A.L. Global'noe poteplenie i ego posledstviya // Meteorologiya i gidrologiya. – 1991. – № 12. – S. 5–10.

4. Vavilov N.I. Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti. – M.-L.: Oigiz-Sel'khozgiz, 1935. – 56 s.

5. Vavilov N.I. Mirovye resursy zimostoykikh sortov ozimoy pshenitsy, rzhi i yachmenya // V sb.: «Teoreticheskie osnovy selektsii». – M.: Nauka, 1987. – S. 80–86.

6. Voskresenskaya G.S. Perspektivy sozdaniya zimostoykogo ozimogo l'na na Severnom Kavkaze // Sbornik rabot po biologii razvitiya i fiziologii l'na. – M.: Sel'khozgiz, 1954. – S. 165–178.

7. Galkin F.M., Khatnyanskiy V.I., Tishkov N.M., Piven', V.T., Shaforostov V.D. Len maslichnyy: selektsiya, semenovodstvo, tekhnologiya vzdelyvaniya i uborki / Pod red. N.I. Bochkareva. – Krasnodar, 2008. – S. 99–105.

8. Gol'tsberg I.A. Klimaticheskaya otsenka morozoopasnosti dlya rasteniy v usloviyakh izrezannogo rel'efa // V sb.: Ustoychivost' rasteniy k

nizkim polozhitel'nym temperaturam i zamorozkam i puti ee povysheniya. – M.: Nauka, 1969. – S. 24–29.

9. Gorlov S.L., Galkin F.M., Ryabenko L.G., Piven' V.T., Semerenko S.A., Tishkov N.M. [i dr.]. Vozdelyvanie l'na maslichnogo. – Krasnodar, 2006. – S. 12–13.

10. Drozdov S.N., Sycheva Z.F., Budykina N.P., Kurets V.K. Ekologo-fiziologicheskie aspekty ustoychivosti rasteniy k zamorozkam. – L.: Nauka, 1977. – 228 s.

11. D'yakov A.B. Fiziologiya i ekologiya l'na. – Krasnodar, 2006. – C. 172–173.

12. Efimov A.G., Ugo Toro Korrea. Sroki seva // V sb.: Soya. Biologiya i tekhnologiya vozdelyvaniya / Pod red. V.F. Baranova i V.M. Lukomtsa. – Krasnodar, 2005. – S. 222–230.

13. Zhuchenko A.A. Adaptivnaya sistema selektsii rasteniy (ekologo-geneticheskie osnovy). – M.: Izd-vo RUDN i «Agrorus», 2001. – T. II. – S. 904, 1154–1156, 1161–1172, 1172–1177.

14. Zelentsov S.V., Bushnev A.S. K voprosu izmeneniya klimata Zapadnogo Predkavkaz'ya // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2006. – Vyp. 2 (135). – S. 79–92.

15. Zelentsov S.V., Moshnenko E.V., Ryabenko L.G., Zelentsov V.S., Budnikov E.N., Bubnova L.A., Vaylova A.V. Rol' tsitokolloidov v formirovanii morozo- i zamorozkoustoychivosti yarovykh kul'tur na primere soi i l'na // Problemy sovremennoy nauki i obrazovaniya. – 2015. – № 12 (42). – S. 102–107.

16. Zelentsov S.V., Ryabenko L.G., Moshnenko E.V., Zelentsov V.S. Perspektivy sozdaniya zimuyushchikh form maslichnogo l'na dlya yuga Rossii // V sb. trudov Mezhdunarodnoy zaochnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 100-letiyu so dnya rozhdeniya M. M. Tsyby, 5 noyabrya 2014 g. – Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2014. – S. 46–52.

17. Kolotov A.P. Rasshirenie areala vozdelyvaniya l'na maslichnogo v Ural'skom Federal'nom Okruge // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK, 2012. – Vyp. 1 (150). – S. 96–99.

18. Kolotov A.P. Sootvetstvie biologicheskikh osobennostey l'na maslichnogo pochvenno-klimaticheskim usloviyam Srednego Urala // Novye i netraditsionnye rasteniya i perspektivy ikh ispol'zovaniya: materialy Kh-go Mezhdunarodnogo simpoziuma. – M.: RUDN, 2013. – T. I. – S. 16–18.

19. Korovin A.I. Ob otnoshenii rasteniy k nizkim polozhitel'nym temperaturam i zamorozkam i puti povysheniya ikh kholodo- i zamorozkoustoychivosti // V sb.: Ustoychivost' rasteniy k nizkim polozhitel'nym temperaturam i zamorozkam i puti ee povysheniya. – M.: Nauka, 1969. – S. 5–15.

20. Koshkin E.I. Fiziologiya ustoychivosti sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. – M.: Drofa, 2010. – S. 80–121; 123–148.

21. Kurlovich B.S. Lyupin – Lupinus L. (geografiya, klassifikatsiya, selektsiya) : avtoref. dis. ... d-ra biologicheskikh nauk: 06.01.05 / VNIIMK rastenievodstva. – Leningrad, 1991. – 50 s.

22. Lebedev S.I. Kholodoustoychivost' i morozoustoychivost' rasteniy / V kn.: Fiziologiya rasteniy. – M.: Kolos, 1978. – S. 424–429.

23. Lukomets V.M., Bochkarev N.I., Zelentsov S.V., Moshnenko E.V. Sozdanie sortov soi s rasshirennoy adaptatsiey k izmeniyayushchemusya klimatu Zapadnogo Predkavkaz'ya – Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2012. – T. 1. – № 35. – S. 248–254.

24. Lukomets V.M., Zelentsov S.V. Perspektivy selektsii sortov maslichnogo l'na i ryzhika posevnogo dlya priarkticheskikh i vysokogornyykh oblastey Rossii // Seleksiya, semenovodstvo i genetika. – 2015. – № 3. – S. 41–48.

25. Lukomets V.M., Zelentsov S.V., Ryabenko L.G. Primenenie zakona gomologicheskikh ryadov pri opredelenii potentsial'noy adaptivnosti kul'turnogo l'na Linum usitatissimum L. k pripolyarnym i al'piyskim usloviyam // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2015. – Vyp. 1 (161). – S. 121–132.

26. Luk'yanenko P.P. O metodakh selektsii zimostoykikh sortov ozimoy pshenitsy dlya stepnykh rayonov Severnogo Kavkaza / V sb.: «Luk'yanenko P.P. Izbrannye trudy». – M.: Agropromizdat, 1990. – S. 233–243.

27. Luk'yanenko P.P. Osnovnye itogi selektsii na zimostoykost' sortov ozimoy pshenitsy v usloviyakh Kubani / V sb.: «Luk'yanenko P.P. Izbrannye trudy». – M.: Agropromizdat, 1990. – S. 256–267.

28. Medvedev S.S. Ustoychivost' rasteniy k nizkim temperaturam / V kn.: Fiziologiya rasteniy. – S-Pb.: Izd-vo S-Peterburgskogo un-ta, 2004. – S. 280–282.

29. Otsenochnyy doklad ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii. Tom I. Izmeneniya klimata / Pod obshch. red. A.I. Bedritskogo, V.G. Blinova, D.A. Gershinkovoy [i dr.]. – M.: Rosgidromet, 2008. – 227 s.

30. Otsenochnyy doklad ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii. Tom II. Posledstviya izmeneniy klimata / Pod obshch. red. A.I. Bedritskogo, V.G. Blinova, D.A. Gershinkovoy [i dr.]. – M.: Rosgidromet, 2008. – 288 s.

31. Stepanova V.M. Klimat i sort. Soya. – L.: Gidrometizdat, 1985. – S. 97–142.

32. Temperatura nachala kipeniya i kristallizatsii (zamerzaniya) rastvorov ne elektrolitov: [Elektronnyy resurs]. – URL: <http://planetcalc.ru/352/> (data obrashcheniya: 21.03.2016).

33. Fedotov V.A., Goncharov S.V., Stolyarov O.V., Vashchenko T.G., Shevchenko N.S. Soya v Rossii – M.: Agroliga Rossii, 2013. – S. 258–264.

34. Khmel'nitskiy R.A. Fizicheskaya i kolloidnaya khimiya. – M.: Vysshaya shkola, 1988. – S. 174–177.

35. Shevelukha V.S. Rost rasteniy i ego regulyatsiya v ontogeneze. – M.: Kolos, 1992. – S. 416–430.

36. Yanshin A.L. Poteplenie klimata i drugie global'nye ekologicheskie problemy na poroge XXI veka // Ekologiya i zhizn'. – 2001. – № 1. – S. 42.