ISSN pr. 2412–608X, ISSN on. 2412-6098
Масличные культуры.
Вып. 2 (182), 2020

УДК 633.853.52:631.52

DOI: 10.25230/2412–608X–2020–2–182–128–143

Методические основы селекционного процесса у сои и его улучшающие модификации во ВНИИМК (обзор)

С.В. Зеленцов,
доктор сельскохозяйственных наук, чл.-кор. РАН

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК
Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
Тел.: (861) 275-5789-45
E-mail: vniimk-soy@yandex.ru

Для цитирования: *Зеленцов С.В.* Методические основы селекционного процесса у сои и его улучшающие модификации во ВНИИМК (обзор) // Масличные культуры. – 2020. – Вып. 2 (182). – С. 128–143.

Ключевые слова: соя, селекционный процесс, схема селекции, метод массовых популяций, модификации селекции, селекционные питомники, гомозиготизация гибридных популяций.

Селекция сои во ВНИИМК основана на модифицированном методе массовых популяций. Весь селекционный процесс разделён на пять последовательных этапов. На первом этапе формируют питомник исходного материала (ПИМ). Его главная задача – изучение и подбор перспективных родительских форм для скрещивания для реализации современных адаптивных моделей сорта, потенциально способных устранить недостатки и ограничения существующих сортов. На втором этапе из перспективных сортообразцов ПИМ формируют родительский питомник (РП), в котором выполняют искусственные скрещивания. Для повышения результативности гибридизации во ВНИИМК разработана уникальная технология скрещивания с использованием микроскопов, которая позволяет на 25–30 % повысить результативность этой операции. На третьем этапе полученные гибридные потомства изучают в гибридных питомниках (ГП) F_1–F_4. Во ВНИИМК используется модифицированная схема отбора перспективных гибридных особей в F_2 и F_3 на основе позитивного массового отбора. На четвертом этапе в селекционном (СП) и контрольном (КП) питомниках индивидуально по комплексу признаков оценивают гибридные потомства F_5–F_6. Пятый этап включает в себя питомник предварительного сортоиспытания (ПСИ) и питомник конкурсного сортоиспытания (ПСИ). Блоки ПСИ формируют из потомств F_7–F_8 по группам спелости и сравнивают с сортами-стандартами. На основании комплексной оценки лучших линий поколений F_8–F_9 направляют в КСИ для 2-летней финальной комплексной оценки. Самые высокопродуктивные линии сои, максимально соответствующие актуальным моделям сорта, в качестве новых сортов передают на государственное сортоиспытание. Используемая во ВНИИМК модифицированная схема и методы селекционного процесса у сои за более чем 40-летний период доказали свою высокую результативность. За этот период было выведено более 50 высокопродуктивных и адаптивных сортов сои, в том числе с не имеющими аналогов в мире признаками.

UDC 633.853.52:631.52

Methodological fundamentals of the breeding process in soybean, and its improving modifications at VNIIMK (review).

S.V. Zelentsov, doctor of agriculture, corresponding member of RAS

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK)
17, Filatova str., Kranodar, 350038, Russia
Tel.: (861) 275-5789-45
E-mail: vniimk-soy@yandex.ru

Key words: soybean, breeding process, breeding scheme, bulk-method, breeding modifications, breeding nurseries, homozygotization of hybrid populations.

Soybean breeding at the V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK) is based on a modified bulk-method. The entire breeding process is divided into five successive stages. At the 1st stage, a nursery of germplasm material (NGM) is formed. Its main task is to study and select promising parental forms for crossbreeding for the implementation of modern adaptive varietal models that are potentially capable of eliminating the shortcomings and limitations of existing varieties. At the 2nd stage, a promising parental nursery (PN) is formed from promising varieties of NGM, in which artificial crosses are performed. To increase the efficiency of hybridization, VNIIMK has developed a unique technology of crossbreeding using microscopes, which allows increasing the effectiveness of this operation by 25–30%. At the 3rd stage, the resulting hybrid progenies are studied in hybrid nurseries (HN) F_1–F_4. At VNIIMK there is used a modified breeding scheme for promising hybrid individuals in F_2 and F_3 based on positive bulk-method. At the 4th stage, in the breeding (SN) and control (CN) nurseries, hybrid generations F_5–F_6 are individually evaluated by a set of traits. The 5th stage includes a nursery of prelimi-

nary variety testing (PVT) and a nursery of competitive variety testing (CVT). PVT blocks are formed from F_7–F_8 generations according to maturity groups and are compared with standard varieties. Based on a comprehensive assessment of the progenies of the best lines of F_8–F_9 generations, selected plants are sent to the CVT for a 2-year final comprehensive assessment. The most highly productive soybean lines, which correspond as much as possible to the current variety models, are transferred to the state variety competitions as new varieties. The modified scheme and methods of the soybean breeding process used at VNIIMK have proved to be highly effective over a 40-year period. Over this period, more than 50 highly productive and adaptive soybean varieties were bred, including those with no analogues in the world.

Главной задачей селекции всех сельскохозяйственных культур, включая сою, как в предшествующие десятилетия, так и в настоящее время, является непрерывное улучшение основных хозяйственно ценных признаков с целью увеличения объёмов производства, расширения ареала возделывания и улучшения качества продукции [1; 2; 4; 5; 23]. На современном этапе селекция сои в мире ведётся на различные признаки и их комбинации, но по значимости и распространённости основными являются следующие направления:

- селекция на повышение урожайности в оптимальных условиях возделывания;
- селекция на иммунитет и толерантность к основным патогенным микроорганизмам, насекомым-вредителям и гербицидам;
- селекция на улучшение биохимического состава семян, включая повышение содержания белка, снижение ингибиторов трипсина, изменение баланса жирных кислот, белковых и углеводных фракций и т.п.;
- селекция на улучшение технологических качеств растений и семян, включая габитус куста, устойчивость к полеганию, крупность семян, окраску семенной оболочки и т.п.;
- селекция на повышение адаптивности к абиотическим стрессорам, таким как дефицит воды в почве, пониженные температуры, разные типы засоления почв, неоптимальные фотопериоды и т.п. [16].

Решение этих и многих других задач, с целью практического выведения новых сортов сои с улучшенными хозяйственно ценными признаками, преимущественно обеспечивается классическими научными методами селекции, основанными на искусственной гибридизации и индивидуальном отборе [2; 4; 20; 24].

Эти методы в многочисленных модификациях давно и хорошо изучены и с разной степенью детализации изложены практически во всех монографиях и вузовских учебниках по селекции сельскохозяйственных культур [2; 3; 7; 8; 21; 22; 33; 40] и т.д. Наиболее значимыми из них следует признать фундаментальные работы по научным основам и принципам селекции растений R.W. Allard (1960), Ф. Бриггз, П. Ноулз (1972), С. Бороевич (1984) [2; 3; 40].

Поскольку культурная соя, как и остальные дикорастущие виды рода Соя, относится к строго самоопыляющимся растениям, то для практической селекции, как правило, применяют одну из общепринятых схем селекционного процесса для растений-самоопылителей. Международная и отечественная практика показывает, что при селекции сои наиболее распространена схема селекционного процесса, основанная на методе массовых популяций, он же метод в смеси, или балк-метод (от англ.: *bulk-method*). Преимущество этого метода, привлекающее большинство селекционеров, основано на возможности получения большого количества комбинаций скрещиваний, не требующих больших затрат и средств на проведения наблюдений и отборов [2, с. 125]. Довольно наглядно схема селекционного процесса растений-самоопылителей на основе метода массовых популяций представлена в изданной в 1987 г. монографии коллектива авторов МСХА им. К.А. Тимирязева под руководством профессора Ю.Б. Коновалова (рис. 1).

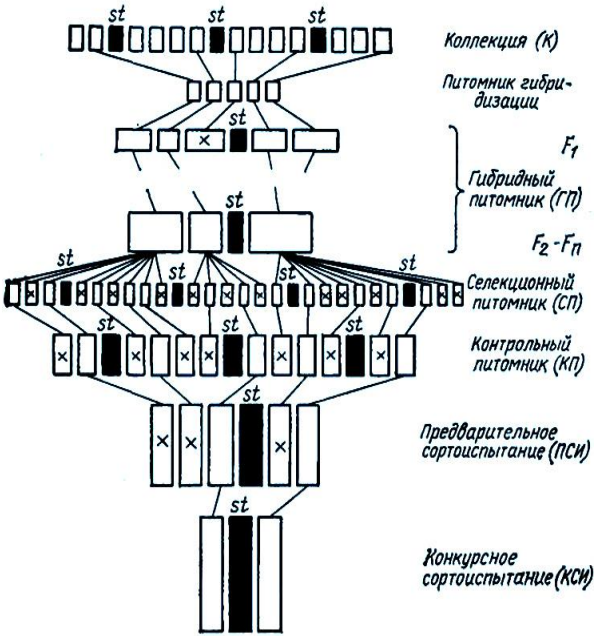

Рисунок 1 – Типовая схема селекционного процесса растений-самоопылителей на основе метода массовых популяций, цит. по: [21, с. 6].

Практическая селекция сои во ВНИИМК, г. Краснодар, развёрнутая с 1957 г. первым руководителем лаборатории селекции сои Ю.П. Мякушко, первоначально была основана на аналитическом методе отбора перспективных особей из уже имеющихся сортовых популяций. Но в последующем в сжатые сроки трансформировалась в полноценную синтетическую селекцию на основе метода массовых популяций с непрерывным подбором и комплексным изучением родительских форм, разработкой оригинальных методов искусственной гибридизации, различными вариантами индивидуального отбора из расщепляющихся гибридных популяций и последующей оценкой выделившихся линий по комплексу хозяйственно ценных признаков. Значительный фундаментальный вклад в теоретическое и практическое совершенствование синтетического метода селекции сои во ВНИИМК внесли многочисленные труды бессменного, с 1987 по 2015 гг., руководителя лаборатории селекции сои, профессора А.В. Кочегуры [24; 25; 26; 27; 28; 30; 39].

При адаптации селекционного процесса растений-самоопылителей на основе метода массовых популяций для его практической реализации в селекции сои во ВНИИМК обязательно учитывались такие биологические особенности культуры, как очень сильная реакция сои на длину дня. Диапазон вегетационных периодов сортов и расщепляющихся гибридных популяций, вызревающих на широте г. Краснодара, может варьировать в пределах 80–160 суток [10].

У сои очень мелкие (5–7 мм) закрыто опыляющиеся цветки, размеры которых существенно зависят от продолжительности фотопериода [11; 14]. В силу этого искусственное опыление цветков и получение достаточного количества гибридных семян связано с определёнными техническими сложностями [26].

Практический опыт показывает, что средний коэффициент размножения у сои при оптимальной густоте от 1 : 40 до 1 : 60, при разреженной густоте стояния в идеальных условиях среды – до 1 : 500.

Эколого-географические условия Северного Кавказа и Предкавказья, где географически расположен ВНИИМК, способствуют формированию спонтанных мутаций в геноме сои в диапазоне 0,01–0,04 %. В стрессовых условиях частота генетических рекомбинаций может увеличиться до 0,8 % [32].

Внутривидовой признаковый полиморфизм культурой сои, прежде всего по количественным полигенным признакам, очень широк [6; 10; 36]. В фенотипе культурной сои, морфометрическими, физиологическими и биохимическими методами достоверно фиксируется до 40–50 качественных и количественных признаков. При этом общее количество кодирующих белки генов в секвенированном геноме культурной сои, выполненном группой американских генетиков в 2010 г., насчитывало 46430 шт. [42]. По более поздним данным группы китайских гене-

тиков, при полном секвенировании генома сои в 2015 г. общее количество экспрессирующих генов у сои составило 55582 шт. [41].

В практической селекции сои в подавляющем большинстве случаев в гибридизацию вовлекаются родительские формы, отличающиеся друг от друга более чем по одной паре аллельных генов. Поэтому рабочая схема селекционного процесса обязательно учитывает скорость перехода полученных гибридных гетерозиготных популяций в гомозиготное состояние с учётом предполагаемой внутривидовой генетической дивергентности их родительских форм. Динамику увеличения процента гомозиготных особей в гибридной популяции по *n*-числу парных генов, по которым гипотетически различаются родительские формы, в любом поколении можно рассчитать по формуле (1) на основе алгоритма Р.В. Алларда [40]:

$$X = 100\left(\frac{2^m-1}{2^m}\right)^n, \qquad (1)$$

где X – доля гомозиготных особей в %;

m – число поколений после самоопыления в F_1;

n – предполагаемое число парных генов, по которым различаются родительские формы.

Основные хозяйственно ценные признаки у сои, такие как: урожай семян, масса семян с растения, линейные размеры и масса одного семени, высота стебля, вегетационный период, содержание белка и масла в семенах и т.д., являются количественными, кодируемыми большим количеством генов. Следовательно, включённые в программы искусственной гибридизации родительские формы в подавляющем большинстве случаев отличаются друг от друга более чем одной парой генов. Поэтому процесс гомозиготизации полученных с их участием гибридных популяций будет более продолжительным.

В целом, по мнению академика С. Бороевича (1984), успех в селекции растений-самоопылителей зависит от времени, в течение которого можно достигнуть гомозиготности по признакам, требующим улучшения, а это обусловлено числом и действием генов, контролирующих данные признаки [2].

Рассчитанные по формуле (1) теоретические частоты накопления гомозиготных особей в гибридных популяциях, полученных от скрещивания родительских форм, отличающихся друг от друга *n*-числом парных генов, для частных случаев n = 1, 5, 10 и 50, представлены в таблице.

Таблица

Динамика увеличения частот гомозиготных особей в нарастающих поколениях гибридной популяции сои

Гибридное поколение, F	Степень гомозиготности гибридной популяции при *n*-числе парных генов, по которым могут отличаться родительские формы, %			
	при 1-й паре генов	при 5 парах генов	при 10 парах генов	при 50 парах генов
F_1	0	0	0	0
F_2	50	3,125	0,098	$8{,}882 \times 10^{-14}$
F_3	75	23,730	5,631	$5{,}663 \times 10^{-5}$
F_4	87,5	51,291	26,308	0,126
F_5	93,75	72,420	52,446	3,968
F_6	96,875	85,322	72,798	20,445
F_7	98,438	92,428	85,429	45,502
F_8	99,219	96,154	92,457	67,560
F_9	99,609	98,062	96,162	82,226
F_{10}	99,805	99,027	98,064	90,687
F_{11}	99,902	99,513	99,028	95,232
F_{12}	99,951	99,756	99,513	97,588
F_{13}	99,976	99,878	99,756	98,787
F_{14}	99,988	99,939	99,878	99,391
F_{15}	99,994	99,969	99,939	99,695

В настоящее время, с учётом результатов мировых исследований и тенденций по совершенствованию селекционного процесса у растений-самоопылителей, а также на основании более чем 40-летних аналитических исследований во ВНИИМК, здесь сформировалась и эффективно используется оптимизированная схема синтетической селекции сои на основе метода массовых популяций (рис. 2).

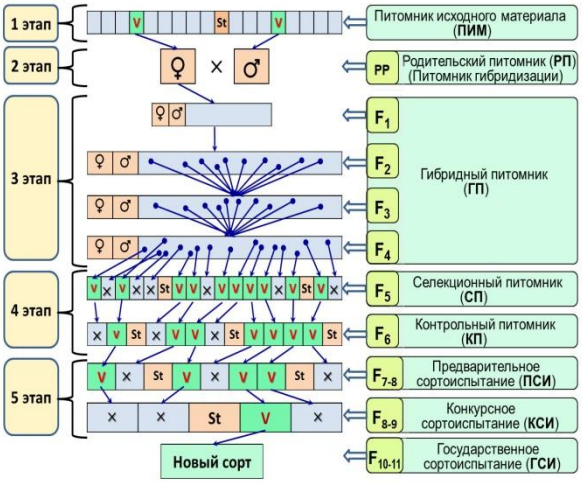

Рисунок 2 – Используемая во ВНИИМК оптимизированная модификация базовой схемы селекционного процесса у сои на основе метода массовых популяций:
♀ – материнская родительская форма;
♂ – отцовская родительская форма;
V – перспективный образец для селекции;
× – выбракованный образец;
St – сорт-стандарт

Представленная на рисунке 2 схема селекции сои во ВНИИМК на основе метода массовых популяций является базовой. Согласно этой схеме весь селекционный процесс у сои разделён на пять этапов:

1-й этап – питомник исходного материала для селекции (ПИМ);

2-й этап – родительский питомник (РП), он же питомник гибридизации;

3-й этап – гибридные питомники (ГП) F_1–F_4;

4-й этап – младшие питомники: селекционный (СП) и контрольный (КП);

5-й этап – старшие питомники предварительного (ПСИ) конкурсного сортоиспытания (КСИ).

В отдельных случаях эта схема может видоизменяться до схемы аналитической селекции за счёт отбора отдельных особей с улучшенными признаками из уже имеющихся сортов под воздействием абиотических и биотических стрессоров или при индивидуальном отборе в специальных (инфекционных, сверхранних, летних и т.п.) питомниках. В этих случаях потомства выделенных перспективных особей для дальнейшего изучения сразу размещаются в селекционном питомнике (СП). По этой же упрощённой схеме аналитической селекции в СП возвращаются потомства индивидуальных растений, выделившиеся по хозяйственно ценным признакам в контрольном питомнике (КП) и в питомниках предварительного (ПСИ) и конкурсного сортоиспытания (КСИ).

При необходимости более детального изучения какого-либо признака селекционный процесс по отдельным гибридным комбинациям переводится на метод индивидуального отбора, или метод педигри, подразумевающий индивидуальный отбор особей в гибридных популяциях F_1–F_3 и пересев их потомств на отдельных делянках в следующих поколениях [7; 8]. Этот метод из-за большого количества делянок с индивидуальными потомствами в F_2–F_4 технологически и пространственно более громоздок, однако за счёт детального изучения характера расщепления потомств всех изучаемых гибридных растений в нескольких поколениях позволяет получить более надёжные результаты о характере наследования изучаемого признака.

Первый этап селекции представляет собой формирование, пополнение и изучение сортообразцов в питомнике исходного материала (ПИМ). Главные задачи ПИМ: подбор на основе комплексного изучения по морфологическим, биохимическим, в отдельных случаях по цитологическим и фитопатологическим признакам перспективных родительских форм для скрещивания; поддержание ежегодным пересевом ранее уже участвовавших в скрещиваниях родительских форм для их фенотипического сравнения с гибридными популяциями, полученными с их участием.

Подбор в ПИМ родительских форм с перспективными хозяйственно ценными признаками, которые необходимо передать будущему гибридному потомству,

осуществляется по нескольким критериям. Прежде всего, в основу оценки сортообразца закладываются параметры, потенциально позволяющие компенсировать те или иные недостатки и ограничения уже возделываемых сортов, сдерживающие эффективность промышленного выращивания сои. С этой целью осуществляют постоянный мониторинг и анализ текущего регионального, федерального и даже мирового состояния результативности соеводства.

На основе такого анализа разрабатывают и формулируют биологически непротиворечивые, адаптивные модели сорта сои с признаками, потенциально способными устранить выявленные недостатки и ограничения существующих сортов. Примерами оригинальных и перспективных моделей сортов сои, разработанных во ВНИИМК, призванных повысить результативность сельхозпроизводства, являются модели на основе модифицированной для сои концепции «закреплённого гетерозиса» В.М. Струнникова с использованием источников комплексов компенсационных генов (ККГ) [15; 17]; модель сорта на основе концепции повышения продуктивности и адаптивности сои на основе увеличения уборочного индекса [31]; модель сорта на основе концепции криоколлоидной холодо- и заморозкоустойчивости [18; 19]; модель сорта на основе концепции засухоустойчивости [9; 29]; модель сорта с использованием концепции осмотической блокировки питания грибных патогенов [34; 35] и ряд других. Для селекционной реализации этих и других разрабатываемых моделей целенаправленно подбирают родительские формы, у которых, как правило, собственными исследованиями во ВНИИМК выявлены необходимые хозяйственно ценные признаки.

Целенаправленный подбор родительских форм в ПИМ для реализации актуальных моделей сорта, в зависимости от степени изученности желаемого признака, осуществляют на основе концепции сорта, концепции признака или концепции гена.

Все сортообразцы в ПИМ высевают на 2-рядных делянках длиной 2,5 м, с междурядьями 0,7 м и общей площадью 3,5 м^2. Норма высева из расчёта 35–40 шт. семян на 1 м^2. Этого количества растений достаточно для оценки фенотипической реализации изучаемых и контролируемых хозяйственно ценных признаков в почвенно-климатических условиях пункта организации селекционного процесса, а также для получения определённого резерва семян.

Второй этап селекции заключается в организации искусственных скрещиваний в родительском питомнике (РП). Гибридизация у сои является технически довольно сложной операцией в связи с клейстогамным (закрытым) типом цветения, очень маленькими размерами (5–7 мм) цветка, малым количеством пыльцы в цветке (до 200 пыльцевых зёрен на 1 пыльник) [11; 12; 13; 26]. Для повышения результативности искусственного опыления цветков сои во ВНИИМК профессором А.В. Кочегурой с коллегами была разработана «микрохирургическая» технология гибридизации с использованием бинокулярных микроскопов и оригинальных режущих микропинцетов со специальной конфигурацией рабочих частей [26]. Эта уникальная технология позволила на 25–30 % повысить завязываемость и выход гибридных семян по отдельной гибридной комбинации скрещивания [15; 24].

Тем не менее, при гибридизации сои всё ещё сохраняется ряд не полностью решённых технических и биологических ограничений. В частности, при использовании в качестве родительских форм очень ранних, длиннодневных сортообразцов северного экотипа, выведенных на широтах 53–56°, в более короткодневных условиях на широте г. Краснодара (45°) у них регулярно отмечается очень низкая пыльцевая продуктивность (до 50 шт.

пыльцевых зёрен на 1 пыльник) и повышенная стерильность пыльцы [11]. Это нередко приводит к заметному снижению результативности гибридизации в гибридных комбинациях с участием длиннодневных родительских форм. Кроме этого, в случаях использования в качестве второй родительской формы более поздних сортообразцов для совмещения сроков цветения нередко приходится высевать очень раннего родителя в несколько сроков с интервалом 2 недели.

Ряд технических и биологических ограничений при гибридизации также возникает при использовании в качестве родительской формы очень поздних короткодневных сортообразцов. Такие формы, как правило, формируют крупные цветки с обилием пыльцы в пыльниках. Но позднее, иногда на 1–2 месяца позже основной массы сортообразцов, зацветание таких родителей приводит к необходимости очень позднего, летнего высева вторых родителей. В качестве альтернативы, для ускорения зацветания короткодневных форм сои, можно использовать искусственно сокращение для них продолжительности фотопериода. С этой целью в течение 2–3 недель после формирования на короткодневных растениях 3–4 настоящих листьев их ежедневно накрывают светонепроницаемыми коробами ранним вечером и открывают поздним утром, с целью ускорения индукции цветения на фоне искусственной имитации короткого (8–12 ч) дня.

Перед закладкой питомника РП формируют список необходимых для посева родительских форм, составляют план их участия в скрещиваниях с другими родительскими формами в рамках реализации тех или иных моделей сорта. Все родительские формы в РП высевают на 2-рядных делянках длиной 5 м, с междурядьями 0,7 м и общей площадью 7 м^2. Норма высева – из расчёта 30–40 шт. семян на 1 м^2, в зависимости от скороспелости, габитуса куста и фотопериодической реакции отдельного сортообразца. Для удобства размещения гибридизаторов и микроскопов между делянками с родительскими формами оставляют свободное пространство шириной 1,4 м (один незасеянный ряд). При необходимости посева родительских компонентов в несколько сроков, в РП оставляют резервы свободной площади.

Часть питомника РП может быть высеяна в осенне-зимний период в теплицах. Однако в искусственных условиях выращивания размеры цветков, их фертильность и количество пыльцы в пыльниках, завязываемость и выход гибридных семян F_1 могут значительно варьировать в зависимости от генотипов родительских форм, температуры воздуха, а также условий освещения, включая его интенсивность, продолжительность в пределах суток и спектр источников света. Пригодность тех или иных родительских форм к результативной гибридизации в теплице, как правило, определяют опытным путём.

Третий этап селекции включает в себя гибридные питомники (ГП), где в течение нескольких лет пересеваются ранние поколения гибридных потомств. Некоторые авторы, например, Ю.Л. Гужов с соавторами (1999), предлагают пересевать гибридные популяции растений-самоопылителей до поколений F_5–F_6 [7]. Исходя из расчётной динамики гомозиготизации (см. таблица), при различиях между родителями, например, по 5–10 парам генов, гибридные популяции F_5 приобретают гомозиготность на уровне 72–52 % соответственно, а гибридные популяции F_6 – на уровне 85–72 %. Однако многолетние исследования А.В. Кочегуры (1998) во ВНИИМК показали, что в большинстве случаев расщепление в гибридных популяциях по основным морфологическим признакам заметно снижается уже в F_4, когда степень их гомозиготности, например, по 5–10 парам генов, достигает 51–26 % соответственно, и дальнейший пересев до F_5–F_6 и отборы в этих поколениях, как правило, оказываются неэффектив-

ными. Поэтому пересев гибридных поколений в ГП чаще всего ограничивается поколением F_4 [24].

В ГП F_1 гибридные растения выращивают при пониженной в 3–5 раз густоте стояния растений с целью максимального увеличения коэффициента размножения. Длина рядов в ГП F_1 – 2,5 м. Вследствие небольшого количества семян F_1 по каждой гибридной комбинации, обычно все они размещаются в одном ряду. На соседних рядах размещают по одному ряду материнской и отцовской форм данной гибридной комбинации с целью их фенотипического сравнения с растениями F_1 в условиях текущего года. Семена для посева родительских форм берут из резервов ПИМ.

Для ускоренного получения гибридных потомств F_2 семена F_1 могут быть высеяны в осенне-зимний период в теплицах. Однако коэффициент размножения семян в теплицах в среднем в 1,5 раза ниже, чем при размножении в полевых условиях. При этом гибридные растения, полученные с участием очень ранних родительских форм, при искусственном освещении в теплицах могут формировать пониженную фертильность цветков и слабую завязываемость семян.

Из-за 100%-ной гетерозиготности и, в большинстве случаев, выраженного гетерозисного эффекта в поколении F_1 проводят только размножение семян, оценку растений на гибридность и фиксацию доминантности отдельных признаков растений. Гибридные растения, фенотипически неотличимые от материнских родительских форм, квалифицируются как «ложные гибриды» и исключаются из дальнейшей работы. Все растения F_1 с подтверждённой гибридностью сразу после полного созревания убирают вручную, вывозят из поля и в лаборатории вручную обмолачивают, объединяя семена всех растений F_1 в пределах каждой гибридной комбинации.

В гибридных питомниках F_2–F_4 гибридные растения выращивают с пониженной, в 1,2–2,0 раза ниже нормы, густотой стояния (15–20 раст./м^2) с целью увеличения коэффициента размножения и, одновременно, с целью обеспечения хотя бы минимального взаимного затенения и повышения взаимной конкуренции для частичного моделирования производственных условий.

Длина рядов в ГП F_2–F_4 – 5 м. Количество рядов по отдельной гибридной комбинации не фиксировано, а определяется доступным объёмом семян предыдущего поколения. Классический вариант селекционного процесса растений-самоопылителей методом массовых популяций предусматривает систематическое размещение в гибридных питомниках сортов-стандартов [21] либо не предусматривает стандарты совсем [2; 7]. В улучшенной модификации ВНИИМК вместо стандартов перед началом каждой гибридной комбинации в ГП F_2–F_4 так же, как в ГП F_1, обязательно размещают материнскую и отцовскую формы с целью с их фенотипического сравнения с гибридными растениями в погодных условиях текущего года. Наши многолетние исследования показывают, что замена сортов-стандартов на родительские формы в ГП более эффективна при позитивном массовом отборе, особенно в рамках реализуемых в текущем селекционном процессе моделей сорта.

Для посева родительских форм в ГП F_2–F_4 также используют семена из резервов ПИМ. На однорядную 5-метровую делянку, как правило, достаточно по 20 г семян каждого родительского сортообразца. Для более наглядного разделения между собой многорядных делянок с разными гибридными комбинациями на начальных этапах онтогенеза растений (появление всходов, примордиальных и первого тройчатосложного листа) между ними можно высеять один ряд другой зернобобовой культуры с выраженными морфологическими отличиями от сои, выдерживающей применяемые на сое гербициды, например, фасоли, вигны, че-

чевицы или нута. Этот приём также можно отнести хотя и к простой, но облегчающей разделение гибридных популяций микромодификации селекционного процесса.

В 1987 г. А.В. Кочегурой [24] во ВНИИМК была разработана и в настоящее время продолжает активно использоваться модифицированная схема отбора перспективных гибридных особей в ГП. В отличие от простого массового отбора и пересева всех полученных семян, в гибридных популяциях F_2 и F_3 применяется позитивный массовый отбор по признакам, соответствующим той или иной модели сорта. Это позволяет уже на ранних поколениях освобождаться от большого объёма малоперспективного селекционного материала, а также регулировать количество пересеваемых гибридных популяций в зависимости от их ценности.

Ещё одной, учитывающей широкое внутривидовое варьирование по вегетационному периоду и фотопериодической чувствительности сои модификацией метода массовых популяций во ВНИИМК на этапе гибридных питомников ГП F_2–F_4 является позитивный массовый отбор в три срока, по мере созревания, гибридных особей, перспективных в рамках используемых в селекционном процессе моделей сорта. В результате из большинства гибридных популяций в питомнике ГП F_2 отдельно формируются очень ранние, с вегетационным периодом 90–100 суток на широте г. Краснодара (45°); ранние, с вегетационным периодом 101–110 суток, и среднеранние (111– 120 сут.) группы. Вследствие небольшого объёма полученных семян F_2 для посева, количество рядов и площади делянок в ГП F_2 незначительны. Поэтому в этом поколении можно отбирать практически все перспективные гибридные растения.

Все отобранные гибридные растения обмолачивают вручную, на селекционном комбайне или на молотилках, затем в пределах гибридной комбинации и одного срока отбора объединяют семена и пересевают их на следующий год. Потомства семян очень ранней, ранней и среднеранней групп спелости в следующих гибридных питомниках высевают отдельными блоками в пределах каждой гибридной популяции.

Методика отбора перспективных гибридных растений ГП F_3 в рамках реализации моделей сорта, критериев и сроков отбора в целом аналогична ГП F_2. Практически единственное отличие – увеличенная масса семян, полученных с отобранных при позитивном массовом отборе перспективных гибридных особей, из-за увеличенной площади делянок в F_3. Практика показывает, что в зависимости от реализуемой модели сорта и ценности конкретной гибридной популяции общее количество отобранных перспективных особей может варьировать от 5–10 до 150–200 растений.

Отбор перспективных особей в F_4 также проводится в три срока, по мере созревания. Но, в отличие от питомников ГП F_1–F_3, в поколении F_4 отбор гибридных растений осуществляется по признакам максимального фенотипического соответствия актуальным моделям сорта. Обмолот выделенных растений проводят индивидуально. При необходимости, например, в рамках реализации модели сорта с изменённым биохимическим составом семян, проводят неразрушающую семена биохимическую оценку индивидуальных потомств. Все потомства отобранных в F_4 элитных растений направляют в селекционный питомник СП.

Четвёртый этап селекции заключается в индивидуальном размножении и первичной комплексной оценке индивидуальных потомств отобранных в питомнике ГП F_4 элитных растений и включает в себя селекционный (СП) и контрольный (КП) питомники.

Потомства элитных растений F_4 в поколении F_5 индивидуально и без повторностей, в зависимости от имеющегося объёма семян, высевают в СП на 1–2-рядных делянках длиной 2,5 м. Для удобства

целенаправленной оценки в рамках той или иной модели сорта, делянки в СП группируют по гибридным комбинациям. Кроме этого, в пределах каждой отдельной комбинации делянки группируют по группам спелости. На этом этапе в состав СП впервые вводят сорта-стандарты, высеваемые каждой десятой 2-рядной делянкой. Стандартами служат наиболее распространённые в данной климатической зоне высокопродуктивные сорта сои разных групп спелости.

В СП, для изучения и размножения, также периодически размещают индивидуальные потомства элитных растений, выделенных в специальных (инфекционных, сверхранних, летних и т.п.) питомниках, а также потомства перспективных особей, выщепившихся в старших (ПСИ и КСИ) питомниках. Общее количество делянок в СП, в зависимости от результативности гибридных комбинаций, количества реализуемых моделей сорта и объёмов отбора элитных растений в ГП F_4, во ВНИИМК может варьировать по годам от 3 до 6 тыс.

В период вегетации в СП проводят фенологические наблюдения и тщательные периодические осмотры. Наиболее фенотипически перспективные в рамках той или иной модели сорта делянки отмечают в полевом журнале. Кроме этого, при описании таких делянок отмечают степень фенотипической выравненности, группу спелости, визуально описывают основные качественные и количественные признаки.

В рамках реализации отдельных моделей сорта, например, на основе концепции увеличения продуктивности за счёт повышения уборочного индекса, кроме общей визуальной оценки растений, на выделенных делянках дополнительно определяют уборочный индекс генотипа, как отношение общей массы семян с делянки к биомассе растений [37; 38; 39].

Остальные делянки в СП, не соответствующие критериям ни одной модели сорта и фенотипически уступающие сортам-стандартам, выбраковывают. После полного созревания на выделенных делянках проводят негативный отбор с удалением всех растений, фенотипически отличающихся по качественным и количественным признакам. Оставшиеся растения на делянке убирают общим снопом и обмолачивают. Общее количество убранных в питомниках СП делянок обычно составляет 400–500 шт. В лаборатории проводят дополнительную браковку делянок СП по объёму и качеству семян. Масса семян, полученных из 1-рядных делянок площадью 1,75 м^2 в СП, в зависимости от погодных условий года составляет 400–600 г, с 2-рядных делянок площадью 3,5 м^2 – 600–800 г.

В контрольный питомник поступают все лучшие потомства F_6 из СП. Полученных в СП объёмов семян уже достаточно для их высева без повторностей в КП на 4-рядных делянках длиной 5 м и общей площадью 14 м^2. Учётными на делянке являются два средних ряда. Первый и четвёртый ряды в делянке выполняют защитные функции от возможного модифицирующего влияния (затенение, полегание, повышенное потребление воды в почве и т.п.) соседних делянок.

В отличие от питомников ГП и СП, все поступившие в КП сортообразцы объединяют в отдельные блоки не по реализуемым моделям сорта и гибридным комбинациям, а только по группам спелости. Общее количество делянок в КП, как правило, составляет 252–336 шт., объединённых в три или четыре блока. В каждый блок включается соответствующий по группе спелости сорт-стандарт. В отличие от базовой схемы контрольного питомника для растений-самоопылителей [7], согласно которой стандарт размещают через каждые две делянки, в схеме селекционного процесса сои во ВНИИМК стандарты в КП помещают через каждые четыре делянки с целью их сравнения с двумя ближайшими делянками F_6 с обеих сторон.

В период вегетации в КП проводят фенологические наблюдения, тщательно осматривают и описывают фенотипы всех делянок. При этом в полевом журнале отмечают степень фенотипической выравненности, группу спелости, особенности реализации основных качественных и количественных признаков. Достаточные (14 м^2) размеры делянок в КП уже позволяют впервые предварительно оценить селекционный материал на урожайность с единицы площади. Для этого после полного созревания два средних ряда делянок убирают селекционным комбайном. Перед уборкой на всех делянках КП удаляют все фенотипически отличающиеся растения. В лабораторных условиях после очистки семян от примесей их взвешивают, определяют влажность и рассчитывают урожайность. Средний выход очищенных семян с делянки КП, в зависимости от группы спелости и метеоусловий года, составляет 1000–1500 г.

При необходимости, в рамках отдельных моделей сорта, резервы семян сортообразцов, направляемых в КП, могут быть высеяны в специальных (инфекционных, сверхранних, летних и т.п.) питомниках для их параллельной оценки на дополнительные признаки, которые сложно учесть при оптимальных условиях выращивания.

На пятом, завершающем этапе селекции выделившийся по хозяйственно ценным признакам селекционный материал проходит оценку в питомниках предварительного конкурсного сортоиспытания (ПСИ).

Семена поколения F_7 из лучших, в соответствии с актуальными моделями сорта, по основным хозяйственно ценным признакам делянок КП направляют в ПСИ. При генетической дивергенции материнской и отцовской родительских форм, например, по 5–10 парам генов, гомозиготность популяций в F_7 теоретически составляет 92–85 % соответственно. Фенотипически подавляющее количество растений на делянке уже выравнено, хотя вероятность выщепления отдельных отличающихся особей сохраняется. Поэтому, в целом, популяции растений F_7 в делянках ПСИ формально можно отнести уже к селекционным линиям.

Все потомства семян из КП высевают в ПСИ в трех повторностях на 4-рядных делянках длиной 5 м, общей площадью 14 м^2 и учётной – 7 м^2. Это позволяет применить дисперсионный анализ для оценки существенности различий между вариантами по урожайности и некоторым другим признакам. Стандарты в ПСИ размещают через каждые четыре делянки для парного сравнения с двумя ближайшими делянками с обеих сторон.

Блоки ПСИ, также как и в КП, формируют по группам спелости с соответствующими сортами-стандартами. Общее количество селекционных делянок в ПСИ в трех повторностях, без учёта стандартов, во ВНИИМК составляет 336–504 шт., объединённых в 4–6 блоков.

На всех делянках ПСИ в течение вегетации и перед уборкой проводят фенотипическое и морфологическое описание по основным хозяйственно ценным признакам. В течение вегетации периодически проводят тщательные сортопрочистки с удалением фенотипически отличающихся и поражённых болезнями растений. После полного созревания селекционным комбайном убирают по два средних учётных ряда всех высеянных в ПСИ делянок. Средний выход очищенных семян с одной делянки ПСИ, в зависимости от метеоусловий года, составляет 1000–1500 г, или 3,0–4,5 кг со всех трёх повторностей.

При наличии в год испытания селекционных линий в ПСИ внешних форс-мажорных обстоятельств (стрессовые условия года, нетипичная густота стояния на делянке, повреждения насекомыми-вредителями и т.п.), или вследствие повышенной дисперсии по основным хозяйственно ценным признакам между повторностями, часть линий возвращается в ПСИ для повторной оценки.

После завершения 1–2-летнего этапа изучения в ПСИ семена лучших селекционных линий поколений F_8–F_9 с достаточно высокой, на уровне 92–98 %, гомозиготностью направляют в питомник конкурсного сортоиспытания (КСИ). В этом питомнике все линии высевают в 4-кратной повторности на 4-рядных делянках длиной 10 м, общей площадью 28 м^2 и учётной – 14 м^2. Блоки КСИ также формируют по группам спелости с соответствующими сортами-стандартами. Общее количество делянок в КСИ, без учёта стандартов, составляет 192–240 шт., объединённых в 4–5 блоков. Стандарты в КСИ, аналогично питомникам КП и ПСИ, размещаются через каждые четыре делянки.

На всех делянках КСИ в течение вегетации и перед уборкой проводят подробное фенотипическое и морфологическое описание растений. В течение всей вегетации периодически проводят тщательные сортопрочистки. Учётные (2–3-й) ряды всех делянок убирают селекционным комбайном. Средний выход семян с одной делянки КСИ, в зависимости от условий года и группы спелости, составляет 2,0–3,5 кг, или 10–14 кг со всех четырёх повторностей. Этого количества семян достаточно, чтобы посеять 0,1–0,2 га.

Семена F_9 из лучших линий в КСИ урожая предыдущего года с гомозиготностью по 5–10 парам генов на уровне 98–96 % повторно размещают в КСИ. Резервы семян этих линий направляют на предварительное размножение с целью получения, как минимум, 100–150 кг оригинальных семян.

В случае подтверждения преимуществ над сортами-стандартами в рамках реализации тех или иных моделей сорта, лучшим линиям из КСИ присваивают уникальное название, и с гомозиготностью не менее 99 % в качестве новых сортов передают на государственное сортоиспытание. Для рассылки семян на сортоучастки используют семена этих сортов из предварительного размножения. В период двулетнего государственного сортоиспытания новых сортов сои в учреждении-оригинаторе продолжается их предварительное размножение с тщательными, многократными сортопрочистками с целью дальнейшего повышения степени гомозиготности.

В целом, используемая во ВНИИМК модифицированная схема селекционного процесса у сои доказала свою эффективность. Однако, как у модифицированной, так у исходной классической схемы селекционного процесса растений-самоопылителей сохраняются объективные ограничения, связанные как со специфическими биологическими особенностями сои, так и с единой для всех растений-самоопылителей динамикой увеличения частот гомозиготных особей в нарастающих поколениях гибридных популяций.

Одним из основных биологических ограничений является довольно длительный период селекционного процесса, вызванный необходимостью доведения степени гомозиготизации гибридных популяций до уровня не менее 99 %. Поэтому от гибридизации родительских пар до передачи нового сорта на государственное сортоиспытание, проходит не менее 9–10 лет/поколений. Все известные многочисленные попытки сократить сроки селекции, например, за счёт исключения из селекционного процесса одного из этапов (например, СП, КП или ПСИ), влекут за собой повышенную гетерозиготность передаваемых на государственное сортоиспытание новых сортов. Решить задачу ускорения естественной динамики гомозиготизации гибридных популяций по всем фенотипически фиксируемым признакам не способны даже современные высокотехнологические методы маркерной и геномной селекции (см. таблица). Единственным, реально действующим способом сокращения периода выведения сорта является использование сооружений искусственного климата в осенне-зимний период для ускоренного размно-

жения гибридных популяций F_1–F_2, а также использование зимних питомников в южном полушарии Земли на всех этапах селекционного процесса. Однако в последнем случае, с учётом технических, юридических, финансовых и кадровых проблем по организации зимних питомников в странах умеренного пояса южного полушария, значительных финансовых затрат на транспортировку в обе стороны селекционного материала, таможенные сборы на границах и т.п., себестоимость ускоренного выведения новых сортов оказывается крайне высока и практически не окупается прибавками урожайности.

Ещё одним фактором, объективно снижающим результативность многочисленных модификаций классических, небиотехнологических методов селекционного процесса, является отбор перспективных форм на всём протяжении селекционного процесса, преимущественно по фенотипу. В решении задачи повышения надёжности отборов по заданным признакам действенную помощь могут оказать маркерный и геномный методы селекции. Однако для реализации новых, оригинальных моделей сорта, основанных на вновь выделенных хозяйственно ценных признаках, необходимо секвенирование геномов источников этих признаков, выделение участков ДНК, связанных с реализацией в фенотипе этих признаков, создание специализированных маркеров к ним, а впоследствии многократное генотипирование гибридных популяций для выделения особей с маркированными признаками. Существующие международные базы данных уже известных нуклеотидных последовательностей ДНК со значительным влиянием на определённые хозяйственно ценные признаки, обеспечивают контроль только за уже известными признаками. Их повторное использование в практической селекции приведёт всего лишь к созданию сортов-аналогов со свойствами, уже имеющимися у других сортов, выведенных с использованием источников тех же замаркированных признаков. При этом, несмотря на заявленную возможность генетического маркирования количественных признаков (QTL), главный полигенный признак сорта – урожайность, практически не контролируется современными методами маркерной и геномной селекции, поскольку аддитивно кодирующие этот признак множественные неаллельные гены не могут передаваться гибридному потомству отдельным целостным пакетом.

Ограничивает надёжность оценок селекционного материала в полевых условиях высокая зависимость фенотипической реализации количественных признаков оцениваемого сортообразца от слабо контролируемых условий внешней среды. Даже если соответствующие генные комплексы в геноме сорта имеются, они далеко не всегда в полной мере реализуются или совсем не проявляются в фенотипе.

Надёжность и эффективность отбора наиболее ценного селекционного материала на всех этапах селекционного процесса также во многом зависит от квалификации и опыта селекционера. В этой связи высокую актуальность приобретают преемственность среди селекционеров и сохранение селекционных школ.

Тем не менее, более чем 40-летний период непрерывного совершенствования во ВНИИМК схемы и методов селекционного процесса у сои показал свою высокую результативность. За это период было создано более 50 высокопродуктивных и адаптивных сортов сои, в том числе с уникальными, не имеющими аналогов в мире признаками. А проблема длительного периода выведения сорта легко компенсируется поддержанием непрерывного селекционного процесса с ежегодными массовыми гибридизациями, ежегодным выделением в КСИ перспективных высокопродуктивных линий сои и их регулярной передачей на государственное сортоиспытание.

Благодарности. Автор выражает свою глубокую благодарность и признатель-

ность выдающемуся отечественному селекционеру, основателю и разработчику концепции селекции сои во ВНИИМК на основе модифицированного метода массовых популяций, доктору сельскохозяйственных наук, профессору А.В. Кочегуре, а также выдающемуся отечественному теоретику и методисту селекции масличных культур, кандидату биологических наук А.Б. Дьякову, внёсшим неоценимый вклад в разработку современной и эффективной схемы селекционного процесса сои и в создание селекционной соевой школы во ВНИИМК.

Список литературы

1. *Бабич А.О., Бабич-Побережна А.А.* Селекція, виробництво, торгівля і використання сої у світі. – Київ: Аграрна наука, 2011. – С. 128–129.

2. *Бороевич С.* Принципы и методы селекции растений / Пер. с сербохорв. В.В. Иноземцева. – М.: Колос, 1984. – 334 с.

3. *Бриггс Ф., Ноулз П.* Научные основы селекции растений / Пер. с англ. Л.И. Вайсфельд и Ю.И. Лашкевич. Под ред. Г. В. Гуляева. – М.: Колос, 1972. – 398 с.

4. *Вавилов Н.И.* Теоретические основы селекции. – М.: Наука, 1987. – С. 7–68.

5. *Ващенко А.П., Мубрик Н.В., Фисенко П.П., Дега Л.А., Чайка Н.В., Капустин Ю.С.* Соя на Дальнем Востоке. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – С. 96–103.

6. *Вишнякова М.А., Бурляева И.В., Сеферова М.А., Никишкина М.А.* Коллекция сои ВИР – источник исходного материала для современных направлений селекции // В сб.: «Итоги исследований по сое за годы реформирования и направления НИР на 2005–2010 гг.». – Краснодар, 2004. – С. 46–53.

7. *Гужов Ю.Л., Фукс А., Валичек П.* Селекция и семеноводство культивируемых растений. – М.: Изд-во РУДН, 1999. – 536 с.

8. *Гуляев Г.В., Дубинин А.П.* Селекция и семеноводство полевых культур с основами генетики. – М.: Колос, 1980. – 375 с.

9. *Дьяков А.Б., Трунова М.В., Васильева Т.А.* Оценка потенциалов урожайности и засухоустойчивости сортов сои // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2009. – Вып. 2 (141). – С. 78–86.

10. *Енкен В.Б.* Соя. – М.: Гос. изд. с.-х. лит-ры, 1959. – С. 96.

11. *Зеленцов В.С.* Изучение репродуктивных процессов в цветке сои для повышения результативности скрещивания в селекционной практике: дис. … канд. биол. наук, специальность: 06.01.05. – Краснодар: Кубанский гос. аграрный ун-т, 2011. – 162 с.

12. *Зеленцов В.С., Мошненко Е.В.* Нежелательные морфологические признаки цветка в селекции облигатно самоопыляющихся сортов сои // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2019. – Вып. 3 (179). – С. 40–47.

13. *Зеленцов В.С., Цаценко Л.В., Мошненко Е.В.* Влияние изменяющихся условий внешней среды на палинологические показатели генотипов сои // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2007. – С. 56.

14. *Зеленцов В.С., Цаценко Л.В., Мошненко Е.В.* Фотопериодическая зависимость гинецея у разных генотипов сои // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2010. – Вып. 2 (144–145). – С. 61–70.

15. *Зеленцов С.В.* Селекционно-генетическое улучшение сои: основы, современные концепции и методы. – Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co., KG. – 2011. – 321 с.

16. *Зеленцов С.В.* О новых методах селекции сои за рубежом и о возможности их использования в селекции сои // Масла и жиры. – 2018. – № 3–4. – С. 36–39.

17. *Зеленцов С.В., Кочегура А.В., Мошненко Е.В.* Генетическое улучшение сои с использованием комплекса компенсирующих генов // В сб. тр.: Итоги исследований по сое за годы реформирования и направления НИР на 2005–2010 гг. – Краснодар, 2004. – С. 67–73.

18. *Зеленцов С.В., Мошненко Е.В., Бубнова Л.А.* Обоснование критериев селекционного отбора форм сои с повышенной заморозкоустойчивостью на основе явления криогенной седиментации цитоколлоидов (обзор) // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 2 (178). – С. 128–143.

19. *Зеленцов С.В., Мошненко Е.В., Саенко Г.М., Бубнова Л.А., Зеленцов В.С.* Некоторые аспекты устойчивости растений к отрицательным температурам на примере сои и масличного льна // Масличные культуры. – 2018. – Вып. 2 (174). – С. 55–70.

20. *Зеленцов С.В., Мошненко Е.В., Саенко Г.М., Бубнова Л.А., Зеленцов В.С.* Современные небиотехнологические методы селекционно-генетического улучшения сои // В сб. тезисов докладов VII съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС), 18–22 июня 2019 г., Санкт-Петербург. – СПбГУ, 2019. – С. 163.

21. *Коновалов Ю.Б., Березкин А.Н., Долгодворова Л.И., Березкина Л.Л., Клочко И.А., Корябин Н.А., Паушева З.П., Степанова Л.В., Хупацария Т.И.* Практикум по селекции и семеноводству полевых культур. – М.: Агропромиздат, 1987. – С. 5–89.

22. *Коновалов Ю.Б., Пыльнев В.В., Хацапария Т.И., Рубец В.С.* Общая селекция растений: учебник. – СПб: Изд-во «Лань», 2013. – 480 с.

23. *Корсаков Н.И., Мякушко Ю.П.* Соя (методические указания по селекции и семеноводству). – Л., 1974. – С. 10–54.

24. *Кочегура А.В.* Селекция сортов сои разных направлений использования: автореферат дис. ... д-ра с.-х. наук, специальность: 06.01.05. – Краснодар: ВНИИ масличных культур, 1998. – 47 с.

25. *Кочегура А.В.* Результаты и перспективы НИР по селекции сои // В сб.: «Итоги исследований по сое за годы реформирования и направления НИР на 2005–2010 гг.» Сборник статей координационного совещания, Краснодар, 8–9 сентября 2004 г., Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 2004. – С. 7–15.

26. *Кочегура А.В., Зеленцов С.В., Трембак Е.Н.* Улучшенный способ гибридизации сои // Технические культуры. – 1994. – № 2. – С. 8–9.

27. *Кочегура А.В., Зеленцов С.В., Трембак Е.Н.* Состояние и перспективы селекции сои // Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 1996. – № 1 (117). – С. 69–72.

28. *Кочегура А.В., Зеленцов С.В., Трембак Е.Н.* Основные результаты селекции сои во ВНИИМК // В кн.: История научных исследований во ВНИИМКе за 90 лет / Под ред. Н.И. Бочкарёва и С.Д. Крохмаля. – Краснодар, 2002. – С. 33–43.

29. *Кочегура А.В., Мирошниченко М.В.* Признаки адаптивности растений сои к условиям недостаточного увлажнения // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2007. – № 2 (137). – С. 84–87.

30. *Лукомец В.М., Кочегура А.В., Дьяков А.Б., Ткачёва А.А.* Новые фоновые признаки для идентификации высокоурожайных генотипов сои на ранних этапах селекции // Масличные культуры. – 2012. – Вып. 2 (151–152). – С. 39–43.

31. *Мирошниченко М.В.* Изменение хозяйственно биологических признаков сортов сои в результате селекции: дис. … канд. биол. наук: специальность 06.01.05. – Краснодар: ВНИИ риса, 2005. – 167 с.

32. *Мошненко Е.В.* Морфологическая и цитогенетическая характеристика форм сои с пониженной фертильностью в условиях Западного Предкавказья: дис. ... канд. биол. наук, специальность: 06.01.05 – Краснодар: КубГАУ, 2007. – 145 с.

33. *Пыльнев В.В., Коновалов Ю.Б., Хупацария Т.И.* [и др., всего 11 авторов]. Частная селекция полевых культур. – М.: Изд-во «КолосС», 2005. – С. 321–331.

34. Саенко Г.М. Особенности патогенеза гриба *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. на сое и селекционные меры снижения его вредоносности: дис. ... канд. биол. наук, специальности: 06.01.07, 06.01.05 – Краснодар: КубГАУ, 2011. – 188 с.

35. *Саенко Г.М., Зеленцов С.В., Лучинский А.С.* Метод создания исходного материала для селекции сои с повышенной устойчивостью к пепельной гнили и фузариозному увяданию // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2010. – Вып. 2 (144–145). – С. 54–61.

36. *Теплякова Т.Е.* Соя // В сб.: Теоретические основы селекции. Том. III. Генофонд и селекция зерновых бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль) / Под ред. Б.С. Курловича и С.И. Репьева. – СПб.: ВИР, 1995. – С. 196–217.

37. *Трунова М.В.* Методика отбора высокопродуктивных генотипов сои в селекционном питомнике // Масличные культуры. – 2017. – Вып. 4 (172). – С. 25–30.

38. *Трунова М.В., Кочегура А.В.* Соответствие оценок на делянках селекционного питомника оценкам урожаев в конкурсном сортоиспытании сои // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 1 (161). – С. 41–45.

39. *Трунова М.В., Кочегура А.В.* Возможность повышения точности оценок урожайности селекционного материала сои в ранних питомниках // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2016. – Вып. 3 (167). – С. 9–15.

40. *Allard R.W.* Principles of Plant Breeding. – New York: John Wiley & Sons Inc., 1960. – 485 p.

41. Liu Z.Z., Yao D., Zhang J., Li Z.L., Ma J., Liu S.Y., Qu J., Guan S.Y., Wang D.D., Pan L.D. , Wang D., Wang P.W. Identification of genes associated with the increased number of four-seed pods in soybean (*Glycine max* L.) using transcriptome analysis // Genetics and Molecular Research. – 2015. – Vol. 14 (4). – P. 18895–18912. DOI: 10.4238/2015.December.28.39.

42. *Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J.* [et al., 45 authors totally]. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean // Nature. – 2010. – Vol. 463. – P. 178–183. DOI: 10.1038/nature08670.

References

1. Babich A.O., Babich-Poberezhna A.A. Selekciya, virobnictvo, torgivlya i vikoristannya soï u sviti. – Kiïv. Agrarna nauka, 2011. – S. 128–129.

2. Boroevich S. Principy i metody selekcii rastenij / Per. s serbohorv. V.V. Inozemceva. – M.: Kolos, 1984. – 334 s.

3. Briggs F., Noulz P. Nauchnye osnovy selekcii rastenij / Per. s angl. L.I. Vajsfel'd i YU.I. Lashkevich. Pod red.: G.V. Gulyaev. – M.: Kolos, 1972. – 398 s.

4. Vavilov N.I. Teoreticheskie osnovy selekcii. – M.: Nauka, 1987. – S. 7–68.

5. Vashchenko A.P., Mubrik N.V., Fisenko P.P., Dega L.A., CHajka N.V., Kapustin YU.S. Soya na Dal'nem Vostoke. – Vladivostok: Dal'nauka, 2010. – S. 96–103.

6. Vishnyakova M.A., Burlyaeva I.V., Seferova M.A., Nikishkina M.A. Kollekciya soi VIR – istochnik iskhodnogo materiala dlya sovremennyh napravlenij selekcii // V sb.: «Itogi issledovanij po soe za gody reformirovaniya i napravleniya NIR na 2005–2010 gg.». – Krasnodar, 2004 – S. 46–53.

7. Guzhov YU.L., Fuks A., Valichek P. Selekciya i semenovodstvo kul'tiviruemyh rastenij. – M.: Izd-vo RUDN, 1999. – 536 s.

8. Gulyaev G.V., Dubinin A.P. Selekciya i semenovodstvo polevyh kul'tur s osnovami genetiki. – M.: Kolos, 1980. – 375 s.

9. D'yakov A.B., Trunova M.V., Vasil'eva T.A. Ocenka potencialov urozhajnosti i zasuhoustojchivosti sortov soi // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byull. VNIIMK. – 2009. – Vyp. 2 (141). – S. 78–86.

10. Enken V.B. Soya. – M.: Gos. izd. s.-h. lit-ry, 1959. – S. 96.

11. Zelentsov V.S. Izuchenie reproduktivnyh processov v cvetke soi dlya povysheniya re-zul'tativnosti skreshchivaniya v selekcionnoj praktike: dis. … kand. biol. nauk, special'-nost': 06.01.05. – Krasnodar: Kubanskij gos. agrarnyj un-t, 2011. – 162 s.

12. Zelentsov V.S., Moshnenko E.V. Nezhelatel'nye morfologicheskie priznaki cvetka v selekcii obligatno samoopylyayushchihsya sortov soi // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2019. – Vyp. 3 (179). – S. 40–47.

13. Zelentsov V.S., Tsatsenko L.V., Moshnenko E.V. Vliyanie izmenyayushchihsya uslovij vneshnej sredy na palinologicheskie pokazateli genotipov soi // Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. – 2007. – S. 56.

14. Zelentsov V.S., Tsatsenko L.V., Moshnenko E.V. Fotoperiodicheskaya zavisimost' gineceya u raznyh genotipov soi // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2010. – Vyp. 2 (144–145). – S. 61–70.

15. Zelentsov S.V. Selekcionno-geneticheskoe uluchshenie soi: osnovy, sovremennye koncepcii i metody. – Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co., KG, 2011. – 321 s.

16. Zelentsov S.V. O novyh metodah selekcii soi za rubezhom i o vozmozhnosti ih ispol'zovaniya v selekcii soi // Masla i zhiry. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2018. – № 3–4. – S. 36–39.

17. Zelentsov S.V., Kochegura A.V., Moshnenko E.V. Geneticheskoe uluchshenie soi s ispol'zovaniem kompleksa kompensiruyushchih genov / V sb. tr.: Itogi issledovanij po soe za gody reformirovaniya i napravleniya NIR na 2005–2010 gg. – Krasnodar, 2004. – S. 67–73.

18. Zelentsov S.V., Moshnenko E.V., Bubnova L.A. Obosnovanie kriteriev selekcionnogo otbora form soi s povyshennoj zamorozkoustojchivost'yu na osnove yavleniya kriogennoj se-dimentacii citokolloidov (obzor) // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2019. – Vyp. 2 (178). – S. 128–143.

19. Zelentsov S.V., Moshnenko E.V., Saenko G.M., Bubnova L.A., Zelentsov V.S. Nekotorye aspekty ustojchivosti rastenij k otricatel'nym temperaturam na primere soi i maslichnogo l'na // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2018. – Vyp. 2 (174). – S. 55–70.

20. Zelentsov S.V., Moshnenko E.V., Saenko G.M., Bubnova L.A., Zelentsov V.S. Sovremennye nebiotekhnologicheskie metody selekcionno-geneticheskogo uluchsheniya soi // V sb. tezisov dokladov VII s"ezda Vavilovskogo obshchestva genetikov i selekcionerov (VOGiS), 18–22 iyunya, Sankt-Peterburg, SPbGU. – 2019. – S. 163.

21. Konovalov YU.B., Berezkin A.N., Dolgodvorova L.I., Berezkina L.L., Klochko I.A., Koryabin N.A., Pausheva Z.P., Stepanova L.V., Hupacariya T.I. Praktikum po selekcii i semenovodstvu polevyh kul'tur. – M.: Agropromizdat, 1987. – S. 5–89.

22. Konovalov YU.B., Pyl'nev V.V., Hacapariya T.I., Rubec V.S. Obshchaya selekciya rastenij: Uchebnik – SPb: Izd-vo «Lan'», 2013. – 480 s.

23. Korsakov N.I., Myakushko YU.P. Soya (metodicheskie ukazaniya po selekcii i semenovodstvu) – L., 1974. – S. 10–54.

24. Kochegura A.V. Selekciya sortov soi raznyh napravlenij ispol'zovaniya: avtoreferat dis. ... doktora sel'skohozyajstvennyh nauk, special'nost': 06.01.05. – Krasnodar, VNII maslichnyh kul'tur, 1998. – 47 s.

25. Kochegura A.V. Rezul'taty i perspektivy NIR po selekcii soi // V sb.: «Itogi issledovanij po soe za gody reformirovaniya i napravleniya NIR na 2005–2010 gg. Sbornik statej koordinacionnogo soveshchaniya, Krasnodar, 8–9 sentyabrya 2004 g., Vserossijskij nauchno-issledovatel'skij institut maslichnyh kul'tur imeni V.S. Pustovojta, 2004. – S. 7–15.

26. Kochegura A.V., Zelentsov S.V., Trembak E.N. Uluchshennyj sposob gibridizacii soi // Tekhnicheskie kul'tury. – 1994. – № 2. – S. 8–9.

27. Kochegura A.V., Zelentsov S.V., Trembak E.N. Sostoyanie i perspektivy selekcii soi // Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 1996. – № 1 (117). – S. 69–72.

28. Kochegura A.V., Zelentsov S.V., Trembak E.N. Osnovnye rezul'taty selekcii soi vo VNIIMK / V kn.: Istoriya nauchnyh issledovanij vo VNIIMKe za 90 let / Pod red. N.I. Bochkaryova i S.D. Krohmalya. – Krasnodar, 2002. – S. 33–43.

29. Kochegura A.V., Miroshnichenko M.V. Priznaki adaptivnosti rastenij soi k usloviyam nedostatochnogo uvlazhneniya // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2007. – № 2 (137). – S. 84–87.

30. Lukomets V.M., Kochegura A.V., D'yakov A.B., Tkachyova A.A. Novye fonovye priznaki dlya identifikacii vysokourozhajnyh genotipov soi na rannih etapah selekcii // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2012. – Vyp. 2 (151–152). – S. 39–43.

31. Miroshnichenko M.V. Izmenenie hozyajstvenno biologicheskih priznakov sortov soi v rezul'tate selekcii: dis. … kand. biol. nauk: special'nost' 06.01.05. – Krasnodar, VNII risa, 2005. – 167 s.

32. Moshnenko E.V. Morfologicheskaya i citogeneticheskaya harakteristika form soi s ponizhennoj fertil'nost'yu v usloviyah Zapadnogo Predkavkaz'ya: dis. ... kand. biol. nauk, special'nost': 06.01.05 – Krasnodar, KubGAU, 2007. – 145 s.

33. Pyl'nev V.V., Konovalov YU.B., Hupacariya T.I. [i dr., vsego 11 avtorov]. CHastnaya selekciya polevyh kul'tur. – M.: Izd-vo «KolosS», 2005. – S. 321–331.

34. Saenko G.M. Osobennosti patogeneza griba *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. na soe i selekcionnye mery snizheniya ego vredonosnosti: dis. ... kand. biol. nauk, special'nosti: 06.01.07, 06.01.05 – Krasnodar, KubGAU, 2011. – 188 s.

35. Saenko G.M., Zelentsov S.V., Luchinskij A.S. Metod sozdaniya iskhodnogo materiala dlya selekcii soi s povyshennoj ustojchivost'yu k pepel'noj gnili i fuzarioznomu uvyadaniyu // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byull. VNIIMK. – 2010. – Vyp. 2 (144–145). – S. 54–61.

36. Teplyakova T.E. Soya // V sb.: Teoreticheskie osnovy selekcii. Tom. III. Genofond i selekciya zernovyh bobovyh kul'tur (lyupin, vika, soya, fasol') / Pod red.: B.S. Kurlovicha i S.I. Rep'eva. – SPb., VIR, 1995. – S. 196–217.

37. Trunova M.V. Metodika otbora vysokoproduktivnyh genotipov soi v selekcionnom pitomnike // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2017. – Vyp. 4 (172). – S. 25–30.

38. Trunova M.V., Kochegura A.V. Sootvetstvie ocenok na delyankah selekcionnogo pitomnika ocenkam urozhaev v konkursnom sortoispytanii soi // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2015. – Vyp. 1 (161). – S. 41–45.

39. Trunova M.V., Kochegura A.V. Vozmozhnost' povysheniya tochnosti ocenok urozhajnosti selekcionnogo materiala soi v rannih pitomnikah // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2016. – Vyp. 3 (167). – S. 9–15.

40. Allard R.W. Principles of Plant Breeding. – New York: John Wiley & Sons Inc., 1960, – 485 p.

41. Liu Z.Z., Yao D., Zhang J., Li Z.L., Ma J., Liu S.Y., Qu J., Guan S.Y., Wang D.D., Pan L.D. , Wang D., Wang P.W. Identification of genes associated with the increased number of four-seed pods in soybean (*Glycine max* L.) using transcriptome analysis // Genetics and Molecular Research. – 2015. – Vol. 14 (4). – P. 18895-18912. DOI: 10.4238/2015.December.28.39.

42. Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J. [et al., 45 authors totally]. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. // Nature. – 2010. – Vol. 463. – P. 178–183. DOI: 10.1038/nature08670.

Получено: 22.05.2020 *Принято:* 27.05.2020
Received: 22.05.2020 *Accepted:* 27.05.2020