

Мы не отказываемся от селекции как искусства, но для уверенности, быстроты и преемственности в работе мы нуждаемся в твердой, разработанной, конкретной теории селекции. Коллектив не может работать по интуиции, на случайных удачах“

Н.И. Вавилов

Теор. осн. селекции, 1935. Т. 1. С. 5.

Эпигенетика и конструирование прорывных по урожаю сортов растений

© В.А. Драгавцев

Агрофизический научно-исследовательский институт,
125220 Санкт-Петербург, Россия
e-mail: dravial@mail.ru

Поступило в Редакцию 1 декабря 2021 г.

В окончательной редакции 1 декабря 2021 г.

Принято к публикации 2 марта 2022 г.

На основе открытого нового эпигенетического явления (в процессе выполнения программы ДИАС) — смены спектра (набора) продуктов генов под признаком продуктивности при смене лимитирующего фактора внешней среды — создана и развита теория эколого-генетической организации количественного признака, из которой вышли 20 новых биологических, количественно прогнозируемых, следствий, 10 ноу-хау и 16 инновационных технологий конструирования прорывных по урожаю сортов растений. С использованием этих технологий созданы 4 сорта зерновых культур, дающих высокий экономический эффект. Описаны физические приборы и оборудование, необходимые для более эффективного создания новых урожайных сортов.

Ключевые слова: селекция растений, эпигенетика, теория эколого-генетической организации количественных признаков, селекционный фитотрон.

DOI: 10.21883/JTF.2022.07.52660.306-21

Введение

В период 1972–1982 гг. по инициативе акад. Д.К. Беляева (директора Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО АН, Новосибирский Академгородок) и при очень мощной поддержке председателя СО АН акад. М.А. Лаврентьева была организована Межведомственная кооперативная программа ДИАС (диаллельные скрещивания) по изучению генетики признаков продуктивности у сортов яровой пшеницы, отобранных сибирскими экспертами-селекционерами из мирового списка, и наиболее интересных для повышения урожая на территории Красноуфимск (Предуралье)–Иволгинск (Забайкалье, Бурятия) — с запада на восток, и Тюмень (Сев. Зауралье)–Усть-Каменогорск (Сев. Казахстан) — с севера на юг. Программу выполняли два НИИ СО АН (ИЦиГ и Вычислительный центр) и 8 селекционных центров ВАСХНИЛ силами более 100 специалистов. Это было первое широкое изучение в СССР генетики признаков продуктивности в наборе 15 тщательно отобранных родительских сортов яровой пшеницы и первое

в мире приложение методов генетического диаллельного анализа на столь географически огромной территории. Руководителем программы ДИАС Президиум СО АН утвердил зав. лаб. генетических основ селекции растений ИЦиГ СО АН В.А. Драгавцева.

Был собран банк данных замеров признаков продуктивности объемом около 5 млн. значений у 15 родительских сортов и у 210 гибридов первого гибридного поколения. На каждом растении измеряли 13 признаков продуктивности (в течение двух лет). В каждой точке анализировали динамику главных лимитирующих урожай метеофакторов в процессе вегетации. Генетический анализ вели на ЭВМ ВЦ СО АН по специально созданным сотрудниками ВЦ СО РАН приоритетным программам.

1. Об эпигенетике в селекции растений

В результате проведенного в период 1982–1984 гг. генетического диаллельного анализа на ЭВМ Вычис-

лительного центра СО АН удалось открыть новое явление — смену спектров продуктов генов, детерминирующих признак продуктивности, при смене лимитирующего фактора среды [1,2]. Ранее были известны две категории регулирующих механизмов — системы регуляции генной экспрессии и регуляции синтеза белков. Теперь стало три группы механизмов, возможно, полностью определяющих надгенные (эпигенетические) сдвиги внутриклеточных реакций и настройку спектров продуктов генов к новому лим-фактору среды. На основе этого открытия в период 1984–2014 гг. нашей научной школой (к 2017 г. в ней 35 кандидатов и 12 докторов наук) была развита теория эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГО) — теория селекции растений на повышение урожая, о которой мечтал Н.И. Вавилов [1–3]. Главный фундаментальный результат ТЭГО: „Для признака продуктивности (ПП), подверженного явлению „взаимодействие генотип–среда“, невозможно дать стабильную („паспортную“) характеристику для разных сред“. При смене лим-фактора среды меняется набор (спектр) продуктов генов, детерминирующих величину ПП, так что любой ПП имеет „под собой“, образно говоря, „блуждающую генетику“ во времени своего развития. ТЭГО опередила существующий мировой уровень экологической генетики растений во всех странах на 10–15 лет. Можно видеть, что в настоящее время создан приоритетный российский научно-технологический задел для перевода отрасли „Селекция растений на повышение урожая“ из 3-го технологического уклада в 6-ой.

Традиционная генетика — менделизм — описывает только такие феномены наследования, когда большой (майор) менделевский ген (олигоген) имеет однозначный (рельсовый) путь „ген–признак“. В начале XX в. генетики всего мира были уверены в том, что менделизм способен описать все 100% явлений наследования. Однако возникновение и бурное развитие новой ветви общей биологии — эпигенетики [4] („эпи“ означает „над“, т. е. эпигенетика — по-русски — „надгенетика“) показали, что менделизм способен описать только около 10% явлений наследования, 40% описывает эпигенетика, а 50% — биосимметрическое наследование — развитие симметричных структур, которое управляется постулированными проф. Гурвичем биополями (их природа до сих пор неясна). Но поскольку в человеческой гетерозиготной популяции мы не встречаем людей с двумя левыми руками или с двумя правыми ногами (а наличие такой комбинаторики требуют законы Г. Менделя), то это значит, что биосимметрическое наследование принципиально отличается от классического менделизма.

Открытие „блуждающей“ генетики под признаками продуктивности доказало, что природа детерминации ПП является не генетической, а эпигенетической, что между генами и величинами ПП нет однозначного (рельсового) пути „ген–признак“, что смена спектра продуктов генов под признаком происходит не на молекулярном уровне, а на уровне „организм–среда“, а причина

этого феномена — смена прежнего лим-фактора среды на новый. Стало ясно, что методы геномного редактирования, вполне пригодные для работы с микроорганизмами (очень короткий путь „ген–конечный продукт гена“), или с теплокровными животными и человеком, обладающими гомеостазом температуры и влажности тканей, не могут быть полезными в управлении ПП растений. Стало ясно, что надежды на маркерную помощь (ДНК-маркеры) при отборах весьма сомнительны, поскольку „блуждающую“ генетику под любым ПП невозможно маркировать каким-либо стабильным набором ДНК-маркеров. Стало ясно, что специфических генов ПП, которые сейчас ищут сотни генетиков (и что самое странное — находят) — QTLов — в природе не существует [3]. На фоне засухи ПП „подпираются“ генетико-физиологическими системами (ГФС) засухоустойчивости, а на фоне холода — ГФС холодостойкости, на фоне жары — ГФС жаростойкости, а на фоне кислых почв — ГФС устойчивости к рН почвы. Это приводит к смене рангов продуктивности в любом наборе сортов, выращенных на одном поле в разные годы, или в разных зонах в один год. Феномен смены рангов продуктивности в наборе сортов называется „взаимодействием генотип–среда“ (ВГС). Он был открыт и описан очень давно, но до последнего времени в трех ветвях генетики (менделизме, биометрической и молекулярной) не существовало ни одной гипотезы о природе ВГС. Недавно нам удалось экспериментально доказать, что явление ВГС имеет эпигенетическую природу — при смене лим-фактора среды меняются наборы (спектры) продуктов генов „под“ ПП [5].

Из ТЭГО вышли 24 новых биологических следствия с точными количественными прогнозами [3], 10 селекционно мощных ноу-хау и 16 инновационных технологий конструирования прорывных по урожаю и качеству сортов [6].

2. Инновационные технологии конструирования прорывных по урожаю сортов, вышедшие из ТЭГО

1) Технология надежной идентификации лучших генотипов по продуктивности при индивидуальном отборе в расщепляющихся гибридных поколениях, начиная с F₂ (или в диких популяциях). До ТЭГО принципиальная возможность быстрой (без смены поколений) идентификации (узнавания) генетически лучших растений по их фенотипам в расщепляющихся генерациях категорически отрицалась следующими утверждениями.

– Профессор Н.П. Кренке [7, с. 167] отмечал: „Начиная от первых стадий развития, не существует константно особого феногенетического выражения для модификаций и наследственных признаков“.

– Профессор Н.А. Плохинский [8, с. 5] подчеркивал: „Для одной особи бессмысленно определять, какая часть ее фенотипа обусловлена наследственностью, а

какая — условиями жизни. Генетическая информация, полученная одним индивидуумом, реализуется в таком взаимодействии с условиями жизни, при котором обе причины неотделимы друг от друга“.

– Профессор У. Уильямс [9, с. 350] утверждал: „В продуктивности одного организма невозможно разделить генетические и внешние воздействия на признаки со слабой наследуемостью, и отбор в F_2 ненадежен“.

– Заведующий лабораторией ИЦиГ СО АН З.С. Никоро и соавторы [10, с. 300] сожалели: „Для оценки генотипа необходимо знать величину генотипического значения признака, однако, нет способа отделить генотипическое значение от экологического для каждой отдельной особи“.

– Академик П.Ф. Рокицкий [11, с. 200] писал: „Фенотип особей — это единый целостный организм. О генотипе особей непосредственно, без анализа их потомства, судить невозможно“.

– Профессор В.К. Савченко [12, с. 19] считал: „Вычленив непосредственно для каждого организма влияние на развитие признака генотипа и среды — не представляется возможным“.

Экспериментальная оценка нашей научной школой эффективности традиционных визуальных отборов по фенотипам показала, что из 1000 отобранных растений с лучшими фенотипами (при отборах на фоне легкой засухи) генетически ценным оказалось лишь одно растение, т. е. точность „узнавания“ генотипа по его фенотипу составила около 0.001 [13]. В таких ситуациях случайный отбор может быть эффективнее отбора по лучшим фенотипам. Создается впечатление, что постулаты шестерых крупнейших феногенетиков и генетиков — справедливы.

Однако первое следствие ТЭГО — принцип фоновых признаков (ПФП) — теоретически и экспериментально отверг эти утверждения [14,15] и создал методы быстрой (без смены поколений) идентификации генотипического значения любого признака продуктивности у отдельной особи в расщепляющейся популяции с точностью до 1000 раз превышающей точность традиционного визуального „узнавания“ генетически ценной особи [16].

Дальнейшее развитие ПФП и открытие семи генетико-физиологических систем, де-факто повышающих урожай новых сортов, породили принцип разнонаправленной („ортогональной“) идентификации (ПРИ) [17], что позволило, во-первых, быстро (без смены поколений) идентифицировать плюсовые генетические вклады каждой из семи генетико-физиологических систем (ГФС) в продуктивность любой особи, во-вторых, отказаться от традиционных низкоэффективных визуальных отборов по фенотипическим значениям признаков (что делали и делают все селекционеры мира уже в течение многих сотен лет), и, в третьих, использовать величины признаков продуктивности в качестве специальных двумерных координат, в которых все „шумы“ (экологический, конкурентный генотипический и конкурентный экологический) сдвигают точку сорта по положительной линии регрессии, а ценный плюсовой сдвиг ГФС, например

аттракции, — по отрицательной (эффект „ортогональности“). При этом ценный вклад в урожай любой ГФС „очищается“ от маскирующих эффектов всех шумов и проявляется (и измеряется) с абсолютной точностью. Принцип фоновых признаков и принцип разнонаправленной („ортогональной“) идентификации при отборах в лесной селекции оценивают в лесных популяциях генотип любого отдельного дерева за 3–4 min, тогда как при оценке по семенному потомству отобранных по фенотипам „плюсовых“ деревьев необходимо ждать 10–20 лет.

2) Технология устранения больших ошибок методов визуальных индивидуальных отборов (даже с использованием ПФП и ПРИ) в нетипичные годы для конкретной зоны селекции. Селекционер испытывает в коллекционном питомнике коллекцию исходных сортов для селекции в своей зоне минимум 3 года, подбирая, по его мнению, лучших родителей. На 4-й год он высевает в питомнике гибридизации этих родителей, скрещивает их и получает семена первого гибридного поколения F_1 . На 5-й год он высевает семена F_1 в питомнике отборов и получает семена F_2 . На 6-й год, вырастив F_2 , производит визуальные отборы лучших фенотипов. Но если год отборов выдался нетипичным для данной зоны селекции, то лучшую продуктивность проявят другие генотипы, которые не дадут в типичные годы максимального урожая. Отобрав их в нетипичный год, селекционер совершит большую ошибку, поскольку в типичный год отобранные генотипы „просядут“, а имеющиеся в популяции лучшие генотипы для типичного года — в основном (после отборов в нетипичный год) будут потеряны, поскольку невозможно весь материал всех семей F_2 пересевать в F_3 , F_4 и т.д. В итоге 6 лет напряженной работы селекционера часто пропадают впустую [1]. Именно отборы в нетипичные годы приводят к тому, что сорт, созданный в одной географической точке, после испытания в системе Госсортосети районировается за сотни (и даже тысячи) километров от места его выведения. Так, в последние годы в Ленинградской области был районирован сорт Красноуфимская 100, созданный на Урале; в Липецкой области возделывали сорта из Одессы; на казахстанской целине и в Западной Сибири высевали Саратовскую 29, созданную в Саратове; сорт Харьковская 46 оккупировал Алтай, но не Харьковщину; шведский сорт Ранг в 70-е годы занимал огромные площади в Тюменской и Омской областях. Это говорит о низкой разрешающей способности методов традиционной полевой селекции, которую можно убрать, если проводить отборы в F_2 и последующих поколениях по нашим инновационным технологиям как в поле, так и в Селекционном фитотроне, в котором поворотами рукояток можно легко создавать типичные динамики лим-факторов для любой зоны селекции на Земле.

3) Технология селекции на гомеостаз урожая (на повышение „пластичности“ сорта) в ряду лет в одной географической точке или в один год в разных точках. До создания ТЭГО природа гомеостаза урожая

(пластичности сорта) была неизвестна. Селекцию на повышение гомеостаза урожая вели методом проб и ошибок (методом „тыка“) с огромными затратами времени и средств. Теория эколого-генетической организации количественных признаков расшифровала ранее неизвестный эколого-генетический механизм гомеостаза урожая (пластичности сорта) [1] и позволила создать приоритетную технологию селекционного повышения пластичности новых сортов [18].

4) Технология селекции на повышение засухоустойчивости новых сортов. Ежегодно экономика РФ теряет 7–8 млрд руб. из-за недостаточной засухоустойчивости сортов зерновых и зернобобовых культур. То же самое происходит и в других странах. Так, в Австралии в 2003 г. производство пшеницы из-за засухи сократилось с 24 до 9 млн тонн, или на 62.5%. Традиционные методы селекции — парные, диаллельные и другие схемы скрещиваний и визуальные отборы на фоне засухи — не способны повысить наследственную засухоустойчивость, вклад в которую вносят минимум 22 компонентных признака, каждый из которых детерминируется числом генов от 10 до 9000 [19]. Созданный в рамках ТЭГО приоритетный фенотайпинг („русский фенотайпинг“, так его называют на Международных форумах по фенотайпингу) позволил создать новую неканоническую высокую технологию наследственного повышения засухоустойчивости в Селекционном фитотроне [19].

5) Эффективные технологии селекции на повышение холодостойкости и жаростойкости новых сортов. Приоритетный фенотайпинг, вышедший из ТЭГО, позволил создать новую инновационную технологию селекции для наследственного повышения холодо- и жаростойкости новых сортов при селекции в Селекционном фитотроне, последовательно повышая устойчивости для каждой фазы онтогенеза (например, у пшеницы — 12 фаз онтогенеза) [20].

6) Технологии преодоления нежелательных отрицательных генотипических корреляций между экономически важными свойствами и проблемы прогноза положительных генотипических корреляций между легко наблюдаемым признаком и трудно регистрируемым невидимым признаком. Теория эколого-генетической организации количественных признаков впервые выяснила эколого-генетические механизмы сдвигов знаков и величин генотипических корреляций в разных средах и создала методы прогноза их изменений от среды к среде [21].

7) Технология получения новых знаний о природе трансгрессий по продуктивности и урожаю. Трансгрессии — главный рычаг повышения урожаев растений самоопылителей. Их природу надо знать для прогнозов и надежных алгоритмов подбора родительских пар. Во многих учебниках генетики излагается комбинаторно-генетическая гипотеза природы трансгрессий: $AaBb \times aabb = AaBb$ (в случае направленного доминирования генотип $AaBb$ будет превышать

по продуктивности лучший родительский сорт). Теория эколого-генетической организации количественных признаков отвергла эту гипотезу, не позволяющую селекционеру прогнозировать возникновение трансгрессий в F_2 , расшифровала эколого-генетическую природу трансгрессий, создала методы прогноза трансгрессий и технологии подбора родительских сортов для скрещивания [21], что позволяет сократить ежегодные объемы скрещиваний (в каждом селекционном центре их обычно 1000 и более) — до 5–10 кроссов. Сейчас в РФ около 40 селекцентров, так что сокращение объемов скрещиваний в 100 и более раз существенно снизит затраты и поднимет эффективность селекции на повышение урожая.

8) Технология получения новых знаний о природе гетерозиса у перекрестников и самоопылителей и задача создания новых алгоритмов подбора пар в селекции на гетерозис. Теория эколого-генетической организации количественных признаков подтвердила мнение Ю.Н. Иванова: „Гетерозис — явление, не имеющее под собой генетической теории. Оно скорее физиологическое, чем генетическое. Ни одна красивая генетическая теория гетерозиса не уцелела; ожидания эффекта гетерозиса у гибридов катастрофически лопались, но это замалчивалось“ [22, с. 367]. Теория эколого-генетической организации количественных признаков расшифровала эпигенетический (эколого-генетический) механизм экологически зависимого гетерозиса, создала инновационную технологию его прогнозирования и экспериментально доказала возможность получения гетерозисного эффекта по продуктивности у яровой пшеницы — более 100% от лучшего родителя [23]. Это позволяет на базе этого нового знания вернуться к проблеме создания высокоурожайной гибридной пшеницы (до наших работ максимальный эффект гетерозиса по продуктивности у пшеницы не превышал 10%).

9) Технология получения новых знаний о природе важнейшего для селекции явления — взаимодействия „генотип–среда“ (ВГС). ВГС — это смена рангов продуктивности в наборе сортов, выращиваемых в разных средах (в разные годы в одной географической точке или в один год в разных точках). В период с 1905 по 1918 гг. К. Пирсон, С. Спирмен и Р. Фишер [24–26] предложили количественные методы („линейки“) для измерения эффектов ВГС — коэффициент ранговой корреляции и двухфакторный дисперсионный анализ, которые с успехом применяются и поныне. Однако природа ВГС была неизвестна до 2010 г. Из ТЭГО вышла гипотеза об эколого-генетической природе ВГС, она была нами экспериментально подтверждена, так что сегодня природа ВГС полностью расшифрована. Это позволяет прогнозировать эффекты ВГС для любых сред, а при интродукции генотипа в новые условия среды — заранее знать „портрет“ данного генотипа (сорта) в новой среде, до его экспериментального переноса в новую среду [5].

10) Технология точной оценки эколого-генетического потенциала повышения урожая при скрещивании кон-

кретного набора сортов по диаллельной схеме. На основе ТЭГО, используя огромный банк данных (программы ДИАС) замеров признаков продуктивности (около 5 млн. значений), созданы инновационные алгоритмы и программы для ЭВМ для количественной оценки возможного наследственного превышения урожая будущего сорта над урожаем лучшего сорта из взятого набора сортов для любых географических точек [1].

11) Технология получения нового знания всех возможных „рычагов“ повышения урожая в процессе селекции. Теория эколого-генетической организации количественных признаков показала, что существуют 4 главных рычага повышения урожая новых сортов [4]: 1) типизация динамики лим-факторов среды для каждой зоны селекции, для того чтобы потом воспроизводить типичные динамики типичных лет в селекционном фитотроне; 2) точная идентификация генотипов при отборах на фоне типичной динамики лим-факторов (существует альтернатива: либо при селекции в поле ждать прихода типичного года и не вести отборы в нетипичные годы, утопая в огромных объемах семей второго, третьего и других поколений, либо создавать в селекционном фитотроне динамики лим-факторов типичных лет для любой географической точки и проводить отборы в фитотроне); 3) „введение“ путем скрещиваний в критические фазы онтогенеза конкретного сорта — генетических систем устойчивости к стрессорам („фазовая селекция“). Этот рычаг способен поднять урожай на 20–30%; 4) снятие генетических лимитов в суточной динамике физиологических процессов. Так, продление нормальной „работы“ физиологических систем на 2 h в сутки даст за 100 дней вегетации прибавку биомассы, которую дает более позднеспелый (на 9 суток) сорт, т. е. 20–30%. Суммарно возможное эколого-генетическое повышение урожая пшеницы яровой в Западной Сибири — 50–70%; в Европейской части РФ — 60–80%. Взять этот потенциал можно только с помощью селекционного фитотрона [27].

12) Технология быстрой (без смены поколений) оценки генетической (аддитивной) дисперсии признаков продуктивности. Применение в селекционных технологиях ПФП и ПРИ позволяет очень точно оценивать генотипическую дисперсию признаков продуктивности, однако эта дисперсия имеет сложную природу: в нее входят эффекты межаллельных взаимодействий в локусах (доминирование и сверхдоминирование), эффекты межлокусных взаимодействий (парные эпистазы — комплементарный и дубликатный) и мультилокусные эпистазы. Генетическую (аддитивную) дисперсию порождает изменчивость только аддитивных вкладов генов. Поскольку генетическое улучшение самоопылителей происходит только за счет накопления плюсовых аддитивных генов, то селекционеру необходимо знать не только генотипическую дисперсию, но гораздо более важную для него — генетическую (аддитивную). До появления ТЭГО аддитивную дисперсию оценивали либо по корреляции

„родитель–потомок“, либо по корреляции родственников (сибы и полусибы). Эти оценки требуют смены поколений, т. е. больших затрат времени, и при этом нельзя прогнозировать уровень возможного генетического повышения продуктивности у будущего сорта. Теория эколого-генетической организации количественных признаков предложила принцип быстрой оценки (без смены поколений) аддитивной дисперсии по степени „симилярности“ реагирования родительских генотипов в экологическом градиенте [28], что позволило делать количественные прогнозы прибавок продуктивности у будущего сорта.

13) Теория и технологии построения оптимальных селекционных индексов для разных динамик лимитирующих факторов в разных зонах селекции. Ю.А. Филипенко [29, с. 38,39] подчеркивал: „На основании своего опыта я должен предостеречь всех изучающих наследование количественных признаков от пользования индексами — если не совершенно, то в громадном большинстве случаев. Только в очень немногих случаях метод индексов дает нечто большее, чем пользование одними абсолютными величинами... В громадном же большинстве случаев пренебрежение абсолютными величинами при выяснении хода наследования может вызвать только путаницу и ошибки“. Однако физиологи растений изучают только количественные признаки (генетики еще и качественные), при этом только в виде индексов. Интенсивность фотосинтеза или транспирации в абсолютном значении не имеют никакого смысла (в отличие от „массы колоса“ или „числа колосков в колосе“). Физиологи рассчитывают эти интенсивности на клетку, на единицу площади листа, на единицу массы листа (сырой или сухой), на число хлоропластов и т. п. Но отношение двух признаков — это и есть индекс, значит использование индексов в физиологии растений — обычная и повсеместная процедура. Почему же индексы при изучении генетики количественных признаков приводят к „путанице и ошибкам“, а индексы тех же количественных, но физиологических, признаков имеют повсеместное распространение, более того, без них вообще невозможно изучать физиологические процессы? Из ТЭГО вышла новая теория селекционных индексов — НТСИ [16], которая увязала информативность индексов с лим-факторами внешней среды. Так, отбор по „индексу аттракции“ — отношению массы колоса к массе соломины главного стебля одного растения — при селекции пшеницы в Северной Индии (на фоне полива, оптимального минерального питания, оптимальной температуры и освещенности) будет отражать генетические различия растений по качеству ГФС аттракции, и отбор по этому индексу даст новый сорт с наилучшими системами аттракции. Но если мы будем вести отборы по этому же индексу в Саратове (на фоне засухи), то у генотипа, имеющего лучшие гены засухоустойчивости, параллельно увеличатся и „масса колоса“, и „масса соломины“, а „индекс аттракции“ при этом останется неизменным. Отбор по этому индексу

в Саратове приведет к потере самых ценных засухоустойчивых генотипов. В Саратове надо вести отборы по индексу — „максимальная общая сухая биомасса растения на фоне средней оводненности листьев и стебля“. Новая теория селекционных индексов показала, что в одной среде конкретный селекционный индекс может давать прекрасные селекционные результаты, а в другой — приводить к потерям наиболее ценных генотипов. Новая теория селекционных индексов предложила конкретные индексы для конкретных сред с четким прогнозом успешности селекции на продуктивность и урожай.

14) Технология удешевления создания новых прорывных сортов. Все селекционные компании мира проводят экологические испытания новых предсортов (в РФ это делает Госкомиссия по сортоиспытанию МСХ РФ). Так, компания KWS (ФРГ) имеет 150 испытательных полигонов в 55 разных странах. Предсорт, например свеклы сахарной, испытывается в каждой географической точке не менее 3–4-х лет. Это очень дорого — создание одного нового гибрида свеклы сахарной длится 15–16 лет и обходится в 15–18 млн евро. В селекционном фитотроне можно поворотами рукояток создать типичную динамику лим-факторов для любой географической точки Земли. Объемы испытаний можно резко сократить по времени (4 месяца вместо 3–4 лет) и по объемам (вместо полевых делянок с тысячами растений достаточно 100 растений (для каждой среды) в вегетационных сосудах селекционного фитотрона с убранными экологическими и конкурентными шумами). Эти испытания не будут зависеть от сезона года и от любых случайных парадоксов погоды. Стоимость экологических испытаний в фитотроне можно уменьшить в 3–4 раза, тем самым резко снизить цену создания нового прорывного сорта и тем самым существенно увеличить конкурентоспособность сортов РФ на мировых рынках.

15) Новые фитотронные технологии для упреждающего создания сортов для будущего климата, который сформируется в зоне селекции через 10–15 лет. Потепление (как и похолодание) климата на Земле идет не равномерно, а „пятнами“. Климатологи создают прогнозы изменений климата для каждого „пятна“. Только в селекционном фитотроне можно создать климат, который будет через 10–15 лет в данном регионе, и за 5–6 лет на фоне этого будущего климата, созданного в фитотроне, сконструировать сорт, идеально подогнанный к будущему климату. Полевая селекция этого сделать не может, так как сорт в поле создается 10–15 лет. Полевая селекция всегда будет отставать на 10 лет от идеального соответствия созданного в поле сорта изменившемуся климату. Это приводит и будет приводить к большому недобору валовых урожаев. ТЭГО создала фитотронные технологии упреждающего создания идеально приспособленных сортов к будущим климатам в любых точках Земли.

16) Технология повышения экспортных перспектив новых сортов, создаваемых в селекционном фитотроне. В селекционном фитотроне можно создавать типичную динамику лим-факторов для любой точки Земли. Сегодня почти все сорта сельскохозяйственных растений, растущие на Земле, выведены в полевых условиях, где очень низкий процент (0.001%) достоверного „узнавания“ самых лучших индивидуальных генотипов при визуальных отборах, кроме того, отсутствует „фазовая“ селекция (т.е. селекционное улучшение адаптивности каждой фазы онтогенеза), а если год проведения отборов совпадет с нетипичным годом для данной зоны селекции, то предыдущие 6 лет работы селекционера могут просто пропасть. Поэтому все сорта мира, выведенные в поле, имеют большой резерв повышения продуктивности.

Эксперты ФАО в отчете за 2014 г. подчеркнули: „Мировой опыт показал, что техногенная интенсификация растениеводства уже не способна решить проблему дальнейшего повышения урожаев, но при этом связана с ростом энергозатрат по экспоненте и нарушениями экологического равновесия в природе. Глобальный кризис растениеводства в сельскохозяйственном производстве XXI века требует новой стратегии — биологизации растениеводства, т.е. создания устойчивых к абиотическим и биотическим факторам среды новых сортов, гибридов и видов с/х растений“.

Вот что писал по этому же поводу Сельскохозяйственный Информационный Бюллетень МСХ США в 2001 г. — „Применение биотехнологий, включая генную инженерию, не увеличивает максимальные урожаи. Нужны более фундаментальные научные прорывы, если мы хотим наращивать валовую продукцию растениеводства“ (USDA Agricultural Information Bulletin, 2001, USA).

Такой прорыв сделан: это наша теория эколого-генетической организации количественных признаков с 24 новыми мощными прогнозными биологическими следствиями, с 10 ноу-хау и с 16 инновационными технологиями конструирования прорывных по урожаю и качеству новых сортов.

Элементы ТЭГО включены в Международную энциклопедию — „Главные науки о жизни“, в „Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологиям и биоинформатике“, в „Толковый словарь (русско-английский) по инновационным вопросам селекции, семеноводства...“, в „Краткий словарь по лесной генетике и селекции“. Все теоретические принципы ТЭГО опубликованы в сотнях статей в РФ и за рубежом. Число цитирований статей и монографий с ТЭГО — 3729. Получены 6 авторских свидетельств и патентов. Элементы ТЭГО включены в 20 учебников по генетике и селекции для университетов, включая учебники России, Германии, Мексики, Болгарии, Украины, Беларуси.

3. Генетико-физиологические системы, эпигенетически управляющие урожаями, и пути максимизации их вкладов в радикальные подъемы урожая

В процессе развития ТЭГО [19] были открыты семь генетико-физиологических систем (ГФС), которые управляют урожаями (вносят в урожай либо плюсовые, либо минусовые вклады). Эти системы следующие:

- 1) аттракции пластических веществ из соломы и листьев в колос, или из листьев и стебля подсолнечника в корзинку;
- 2) микрораспределения аттрагированных веществ между зернами и мякиной в колосе у пшеницы, или между лузгой и ядром в семянке подсолнечника;
- 3) адаптивности (зимо-, морозо-, холодо-, засухо-, жаро-, солеустойчивости, устойчивости к неблагоприятным почвенным условиям, например, к кислым почвам);
- 4) горизонтального (полигенного) иммунитета;
- 5) „оплаты“ сухой биомассой низких (лимитирующих) доз почвенного питания (N, P, K и пр.);
- 6) толерантности к загущению фитоценоза;
- 7) генетической вариабельности длин фаз онтогенеза разных сортов.

Открытие этих семи ГФС сразу же привело к пониманию механизмов селекционных успехов выдающихся селекционеров СССР и России.

Например, в селекции пшеницы акад. В.С. Пустовойт [16] поднимал процент масла в семенах подсолнечника путем идентификации и отбора лучших ГФС микрораспределений пластических веществ между лузгой и ядром в семянке подсолнечника (ГФС 2) и лучших ГФС горизонтального иммунитета (ГФС 4) (он улучшал только две ГФС из семи). Акад. П.П. Лукьяненко [16] улучшал ГФС морозостойкости (ГФС 3) и сдвигал созревание урожая сорта озимой пшеницы Безостая 1 с июля на июнь, чтобы „увести“ фазу налива от июльской жары (ГФС 7) (тоже только две системы из семи). Выдающиеся селекционеры Ю.М. Пучков и Л.А. Беспалова [16] (КНИИСХ, Краснодар) создали высокоурожайные сорта озимой пшеницы — Спартак, Скифянка и Крошка, улучшая одну ГФС — толерантность к загущению (ГФС 6).

В плодоводстве селекционером А.А. Рихтером (Никитский ботанический сад) [30] был создан путем отбора у миндаля лучших ГФС микрораспределений (ГФС 2) сорт „Бумажноскорлупый“ с мягкой скорлупой и высоким выходом ядра. Аналогичную работу с грецким орехом провел А.А. Петросян (СКЗНИИСиВ) [31]. Им был создан сорт ореха „Масляничный“ с тонкой скорлупой и высоким содержанием масла (ГФС микрораспределений, ГФС 2). К.Ф. Костина (Никитский ботанический сад) [32] создала новый гибрид *Prunus cerasifera* x *Prunus salicina* с крупными плодами и мелкой косточкой (ГФС микрораспределений, ГФС 2).

Аналогичную работу проделал Г.В. Еремин (Крымская ОСС ВИРА) [33]. Им получены крупноплодные сорта Русской сливы „Глобус“ и „Дынная“ с маленькой косточкой (ГФС 2). Селекционером В.М. Гориной создан сорт абрикоса „Боярин“ (Шаларт × Профессор Смыков) с поздним цветением и повышенной устойчивостью к заморозкам (ГФС адаптивности — ГФС 3 и ГФС 7).

Но ни один селекционер в мире пока не улучшил свой самый выдающийся сорт одновременно по всем семи ГФС, что говорит о высоком эколого-генетическом потенциале повышения урожая по всем сельскохозяйственным культурам на планете Земля.

Штаб программы „ДИАС“ [1] создал алгоритмы и ЭВМ-программы для оценки потенциала генетически возможного повышения урожая (ПГВПУ) в наборе сортов, возделываемых в Сибири и Забайкалье. Оказалось, что ПГВПУ в Сибири составляет 60–80%, но чтобы его реализовать (поднять урожай на 60–80%), необходимо построить в РФ первое в мире мегасайенс сооружение — селекционный фитотрон и конвейерно запустить в нем 16 наших инновационных технологий селекции для конструирования прорывных по урожаю и качеству сортов сельскохозяйственных растений для стран ЕАЭС (а затем по коммерческим договорам и для любых стран мира).

Недавно (2019) в Англии специалисты Ротамстедской опытной станции создали свой метод оценки ПГВПУ и оценили перспективу подъема урожая в наборе коммерческих сортов на полях Англии. Потенциал оказался — 60–80%, т.е. совпал с нашими оценками, сделанными в 1984 г. (но у англичан нет наших 10-ти ноу-хау и 16 инновационных технологий конструирования прорывных по урожаю сортов).

Человек вносит в урожай только 1% энергии (вспашка, боронование, удобрения, защита от болезней и вредителей, уборка, сушка), а 99% дарит урожаю Солнце. Именно поэтому селекция растений на 1 рубль затрат дает 3–5 тысяч рублей прибыли (при использовании строго научных селекционных технологий). Первый Председатель СО АН СССР акад. М.А. Лаврентьев в интервью французскому журналисту подчеркнул: „В 60-е годы создание только одного сорта яровой пшеницы „Новосибирская 67“ в ИЦиГ СО АН полностью окупило первую очередь строительства Новосибирского Академгородка“.

На трех селекционных центрах РФ — Тюменском, Красноуфимском и Барнаульском — были применены наши новые технологии создания прорывных по урожаю сортов. Сорт яровой мягкой пшеницы — Гренада, созданный в Тюмени (авторы В.В. Новохатин, В.А. Драгавцев, Т.В. Шеломенцева) обогнал по урожаю все стандартные сорта в 9-м и 10-м растениеводческих регионах РФ — на 10–12 centner/ha (на 30–40%). При создании Гренады улучшали 5 ГФС из семи (не улучшали толерантность к загущению, ГФС 6, и не меняли длин фаз онтогенеза, ГФС 7). Сорт был районирован в 2019 г. В 9-м (Уральском) регионе под яровой пшеницей —

$7 \cdot 10^6$ га, в 10-м (Западно-Сибирском) около $8 \cdot 10^6$ га. Семенные хозяйства уже получили 1000 t семян Гренады. Фермеры их активно покупают. В Башкирии на полях двух фермеров сорт Гренада дал в 2020 г. урожай около 70 centner/ha. Ожидаемый экономический эффект от прибавок урожаев Гренады — около 60 млрд руб. в год. В 2019 г. созданный по нашим технологиям сорт яровой пшеницы Икар 2 передан в Госсортосеть. Еще один сорт — Атланта 2 тоже передан в Госсортосеть. В 2019 г. урожай Икара 2 был 54.5 centner/ha, а у стандартного сорта — Омская 36 — урожай был 38.5 centner/ha. В 2019 г. был районирован сорт голозерной полбы Гремме 2У (авторы Э.Ф. Ионов, Казань, В.А. Драгавцев, СПб, С.К. Темирбекова, Москва) сразу по всем 12 регионам РФ (это очень редкое событие в селекции). Он превысил стандарт в Казани (дающий максимальный урожай в 20 centner/ha) на 20 centner/ha (на 100%), т. е. его урожай стал 40 centner/ha. Одна тонна зерна полбы стоит в Казани 40 тыс. руб. (1 t пшеницы — 10 тыс. руб.), в Москве 1 t полбы — 100 тыс. руб., в Европе — 250 тыс. руб. и в США — 500 тыс. руб.

4. Физические приборы и программное обеспечение для ЭВМ, необходимые для полевого селекционного процесса и для фитотронной селекции

16 инновационных технологий конструирования прорывных по урожаю сортов растений, вышедшие из следствий ТЭГО, могут работать как в полевой селекции, так и в фитотронной. Сегодня в мире существуют 38 экономически важных направлений селекции растений, 28 из них невозможно вести в полевых условиях, для этого нужен селекционный фитотрон. Некоторые специалисты считают, что если увеличить финансирование всем полевым селекционным центрам РФ и купить им новую технику, то все будет в порядке. Не будет! Во многих зернопроизводящих регионах (особенно в Сибири) сортосмены уже не приводят к повышению валовых сборов зерна. Контрастность погодных условий по годам и примитивные технологии полевой селекции (например, визуальный отбор по фенотипам), давно исчерпавшие себя, препятствуют дальнейшему селекционному повышению урожаев. Есть много фактов, когда сорта, созданные в одной зоне, выращиваются совершенно в другой. Так, недавно в Ленинградской области был районирован сорт Красноуфимская 100, созданный на среднем Урале, в Липецкой области выращивали сорта из Одессы, на казахстанской целине возделывали Саратовскую 29, сорт Харьковская 46 заселил Алтай, но не Харьковщину, шведский сорт Ранг в 70-е годы занимал огромные площади в Тюменской и Омской областях. Столь низка разрешающая способность методов традиционной полевой селекции. Ситуация в полевой селекции сегодня подобна той, что была в прыжках

с шестом: когда спортсмены прыгали с бамбуковым шестом, мировой рекорд был на уровне 4 м. Появление фиброглассового шеста подняло мировой рекорд до 6 м. По мнению акад. РАН Л.А. Беспаловой: „Вторая Зеленая революция не обойдется дешево: „все низко висящие вишни уже сорваны“, и для радикального повышения эффективности селекции нужны принципиально новые методы и технологии“.

У человека около 25 тыс. генов, у твердой пшеницы — 90 тыс. У мягкой (хлебной) — 120 тыс. Сорт пшеницы — это система в десятки раз более сложная, чем автомобиль или самолет. Полевые селекционные центры РФ можно уподобить колхозным кузницам, которые могут делать сорта-телеги, в лучшем случае сорта-тачанки, но они никогда не сделают сорт-автомобиль или сорт-самолет. Для этого нужны ультрасовременные селекционные „заводы“. Таким „заводом“ мог бы быть Центр превосходства по селекции растений, он же — Федеральный центр селекции растений, он же — Центр коллективного пользования для селекционеров России и стран ЕАЭС. Его сердцевиной должен быть селекционный фитотрон.

В первую очередь с использованием мощностей вычислительного центра (ВЦ) (Политехнический университет Петра Великого в СПб имеет один из самых мощных в Европе ВЦ) по уже разработанным алгоритмам необходимо проанализировать огромный банк метеоданных Гидромета для выявления типичных лет (типичных динамик лим-факторов среды) для каждой зоны селекции производства промышленного зерна. Знание типичных динамик лим-факторов среды в каждой зоне селекции позволит воспроизводить эти типичные динамики в селекционном фитотроне для оценки фаз онтогенеза конкретного коммерческого сорта, обладающего слабыми ГФС адаптивности и „плохими“ другими из шести ГФС. Знание всех „узких мест“ конкретных производственных сортов по всем фазам онтогенеза (у пшеницы их 12) позволит „ввести“ в эти сорта (путем скрещивания) необходимые „хорошие“ ГФС от сортов из Вавиловских коллекций.

Во-вторых, на таком же сверхмощном ВЦ необходимо проанализировать огромный банк экспериментальных данных, имеющийся в распоряжении Госсортосети МСХ РФ. Из этого банка можно извлечь информацию — в какой год, при „ударе“ каким лим-фактором по какой фазе онтогенеза, какой из испытываемых сортов дал лучшую продуктивность зерна (эта информация необходима для подбора родительских пар для скрещиваний).

Открытые нами семь ГФС должны использоваться для решения двух задач при селекции в поле.

1) Для оценки генотипических значений ПП в коллекционных питомниках любого селекционного центра. Для этого с делянок каждого сорта (в эксперименте по схеме полных случайных блоков) необходимо (по таблицам случайных чисел) выбрать 20–40 растений, измерить нужный ПП на каждом растении и получить среднюю величину этого ПП. Это будет генотипическое значение (ГЗ) этого ПП. Нанесение на график двумерных признаковых координат

ГЗ позволить идентифицировать вклад каждой ГФС в урожай конкретного сорта.

2) При отборе лучших генотипов — родоначальников будущих высокоурожайных сортов — на график накладываются точки индивидуальных растений, взятых из поколения F_2 — из расщепляющейся популяции в питомнике отбора, что позволяет оценить величину вклада каждой из семи ГФС в продуктивность этого растения [19].

Для идентификации особей с максимальными генетическими вкладами в продуктивность ГФС 1 (аттракции) надо массу колоса разделить на массу соломины (получить индекс аттракции). Для этого нужны точные весы без инерции с автоматической записью результата (от 5 мг до 5 г). Особи с низким индексом аттракции могут иметь не пустой, а заполненный стебель (относительно тяжелый). Такие растения надо проверять на выполненность стебля портативным рентгеновским аппаратом акад. Г.Н. Фурсея и его коллег. Выполненность стебля делает пшеницу неполегающей от дождей и ветра, и комбайны убирают такую пшеницу без потерь.

Для идентификации лучших ГФС 2 (микрораспределений) необходимы колосовые молотилки, взвешивающие колос и взвешивающие обмолоченное зерно (масса колоса минус масса зерна из него — получаем массу мякины). Важно, чтобы такие молотилки записывали результаты. Для оценки ГФС 2 у плодовых культур на самых ранних этапах плодоношения желательно использовать рентгеновские аппараты Г.Н. Фурсея.

ГФС 3 — адаптивности можно рассматривать с двух точек зрения: 1) адаптивность в общем смысле (каждого сорта к данному году, к данному полю, к данному режиму удобрений, к данной густоте посева); 2) адаптивность к конкретному лим-фактору среды (холодо-, морозо-, жаро-, засухо-, солеустойчивость, устойчивость к кислым почвам и т.п.). Для этого необходимо иметь климатические камеры селекционного фитотрона для создания конкретного провокационного фона (сегодня полевые селекционеры ждут самой холодной зимы, чтобы отобрать самые морозостойкие генотипы, но ведь ее можно ждать много лет). Адаптивность в обоих случаях измеряется сухой биомассой растения. Ее нельзя измерять массой зерна, как это делают сегодня многие селекционеры, поскольку различие в ГФС аттракции может вносить существенный шум в объективную оценку адаптивности.

ГФС 4 — горизонтального иммунитета. Для идентификации вкладов этой системы необходимы фотоаппараты, фотографирующие растения через определенные интервалы времени.

ГФС 5 — „Оплата“ сухой биомассой низких (лимитирующих) доз элементов почвенного питания (N, P, K). Оценивается по сухой биомассе растения, подобно оценкам на специфическую адаптивность.

ГФС 6 — толерантность к загущению фитоценоза. Структура полевого эксперимента разработана, уже со-

зданы сверхурожайные сорта с помощью этой технологии.

ГФС 7 — генетическая вариабельность длин фаз онтогенеза. Визуальные наблюдения достаточно точно идентифицируют удлинение или укорочение любой конкретной фазы.

Перечень физических приборов и оборудования для фитотронных технологий селекции в селекционном фитотроне достаточно полно изложен в работе [34].

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Список литературы

- [1] В.А. Драгавцев, Р.А. Цильке, Б.Г. Рейтер, В.А. Воробьев, А.Г. Дубровская, Н.И. Коробейников, В.В. Новохатин, В.П. Максименко, А.Г. Бабакишиев, В.Г. Илющенко, Н.А. Калашник, Ю.П. Зуйков, А.М. Федотов. *Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири* (Наука, Новосибирск, 1984), 230 с.
- [2] В.А. Драгавцев, П.П. Литун, Н.М. Шкель, Н.Н. Нечипоренко. Доклады АН СССР, **274** (3), 720–723 (1984).
- [3] В.А. Драгавцев. Биосфера, **4** (3), 251–262 (2012).
- [4] Е.Б. Попов, В.А. Драгавцев, С.И. Малецкий. *Три кита эконоки. Истоки и перспективы нового направления в общей биологии* (Издательско-полиграфическая ассоциация высших учебных заведений, СПб, 2020), 132 с. ISBN 978-5-91155-082-0
- [5] В.А. Драгавцев, И.А. Драгавцева, И.Л. Ефимова, А.П. Кузнецова, А.С. Моренец. *Сельскохозяйственная биология*, **63** (1), 151–156 (2018).
- [6] В.А. Драгавцев. Бюлл. гос. Никитского бот. сада, **132**, 17–30 (2019). DOI: 10.25684/NBGboolt.132.2019.02
- [7] Н.П. Кренке. *Феногенетическая изменчивость* (Биол. ин-т им. К.А. Тимирязева, М., 1933–1935), т. 1, 860 с.
- [8] Н.А. Плохинский. *Наследуемость* (Наука, Новосибирск, 1964), 196 с.
- [9] У. Уильямс. *Генетические основы и селекция растений* (Колос, М., 1968), 448 с.
- [10] З.С. Никоро, З.Н. Харитоновна, Н.Ф. Решетникова. *Различные способы определения племенной ценности животных* (Колос, М., 1968), 294 с.
- [11] П.Ф. Рокицкий. *Введение в статистическую генетику* (Высшая школа, Минск, 1974), 448 с.
- [12] В.К. Савченко. *Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях* (Наука и техника, Минск, 1984), 223 с.
- [13] П.П. Литун. *Материалы IV Всесоюзного съезда ВОГиС им. Н.И. Вавилова* (Кишинев, Молдова, 1982), т. 2, с. 89–91.
- [14] В.А. Драгавцев, В.М. Острикова. *Генетика*, **8** (4), 33–37 (1972).
- [15] В.А. Драгавцев, И.Б. Погожев, Т.А. Соколова. *Модели экосистем и методы определения их параметров* (Вычислительный центр СО АН, Новосибирск, 1981), с. 190–196.
- [16] В.А. Драгавцев. Автореф. докт. дисс. (Институт общей генетики АН СССР. Москва, 1984).

- [17] А.Б. Дьяков, В.А. Драгавцев. *Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов с.-х. растений по урожайности, устойчивости и качеству* (ВИР, СПб, 1998), с. 23–40.
- [18] В.А. Драгавцев, Е.Я. Кондратенко. *Тез. III Всесоюзной конференции „Экологическая генетика растений и животных“* (Кишинев, Молдова, 1987), с. 136.
- [19] В.А. Драгавцев, И.М. Михайленко, М.А. Проскуряков. *Сельскохозяйственная биология*, **52** (3), 487–500 (2017).
- [20] В.А. Драгавцев, И.А. Драгавцева, И.Л. Ефимова, А.С. Моренец, И.Ю. Савин. *Тр. Кубанского гос. аграрного ун-та*, **2** (59), 105–121 (2016).
- [21] V.A. Dragavtsev. *V Міжнародна конференція „Літні наукові читання“* (Київ, Україна, 2017), ч. 1, с. 5–10.
- [22] Ю.Н. Иванов. *Мысли о науке и жизни* (Свиньин и сыновья, Новосибирск, 2011), 4-е изд., 398 с.
- [23] V.A. Dragavtsev, M.M. Rachman. *Biometrics in Plant Breeding, Proc. 7th Meeting of EUCARPIA* (Norway, 1988), p. 126–130.
- [24] К. Пирсон. *Грамматика науки* (Москва, 1905)
- [25] С. Spearman. *Am. J. Psychol.*, **15** (1), 72–101 (1904).
- [26] R.A. Fisher. *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, **52**, 399 (1918).
- [27] В.А. Драгавцев. *Петербургский международный экономический форум* (Санкт-Петербург, Россия, 2017)
- [28] В.А. Драгавцев, А.Ф. Аверьянова. *Генетика*, **15** (3), 518–526 (1979).
- [29] Ю.А. Филипченко. *Генетика мягких пшениц* (Наука, М., 1979), 2-е изд., 311 с.
- [30] А.А. Рихтер. *Миндали в культуру Крыма* (Крымгосиздат, Ялта, 1934), 24 с.
- [31] А.А. Петросян. *Сб. науч. тр. ВНИИ садоводства* (М., 1978), в. 27, с. 57–61.
- [32] К.Ф. Костина. *Селекция в южной зоне СССР. Селекция косточковых культур* (Сельхозиздат, М., 1956), 66 с.
- [33] Г.В. Еремин, Ю.А. Волчков, Е.М. Гарковенко. *Наследование окраски кожицы плода гибридами сливы* (Краснодарск. книжное изд-во, Краснодар, 1975), с. 173–181.
- [34] В.А. Драгавцев. *ЖТФ*, **88** (9), 1331–1335 (2018). DOI: 10.21883/JTF.2018.09.46416.26-18 [V.A. Dragavtsev. *Tech. Phys.*, **63** (9), 1288–1299 (2018). DOI: 10.1134/S1063784218090050]