

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОВОКАЦИОННЫХ ФОНОВ В СЕЛЕКЦИИ ПЕРЕКРЕСТНООПЫЛЯЕМЫХ КУЛЬТУР В ПОЛЕССКОМ ИНСТИТУТЕ РАСТЕНИЕВОДСТВА

В. И. КРАВЦОВ, В. А. РАДОВНЯ, В. Л. КОПЫЛОВИЧ, О. С. РАДОВНЯ

РНДУП «Полесский институт растениеводства»,
аг. Криничный, Республика Беларусь, 247781

(Поступила в редакцию 21.03.2023)

В селекции перекрестноопыляющихся культур (ПОК) чрезвычайно важно проводить раннюю оценку селекционного материала (до цветения). Для повышения эффективности селекции ПОК в РНДУП «Полесский институт растениеводства» используются провокационные фоны, позволяющие многократно увеличить объемы первоначальной оценки селекционного материала и повысить эффективность отбора элитных растений с заданными признаками и свойствами. Сообщаются некоторые особенности селекции ПОК. Для отбора холодостойких линий кукурузы и сорго сахарного посева селекционного материала проводится в оптимально ранние сроки (вторая – третья декада апреля по кукурузе и начало мая по сорго), а для самоопыления отбираются формы, обладающие косвенными признаками холодостойкости (различные показатели). При формировании гибридных популяций использование групповых изоляторов сорго площадью 600 м² (ориентировочно 12 тыс. растений) позволяет вовлечь в популяцию большое количество генотипов и избежать сужения его генетического состава.

Установлено, что при густоте стояния растений 120 тыс. шт./га хорошо дифференцируется селекционный материал и гибриды кукурузы по признаку засухоустойчивости. Вместе с тем, повышенная густота стояния затрудняет оценку самоопыленных линий и проведение работ по самоопылению, в связи с чем данный фон предлагается использовать в конкурсном сортоиспытании для проведения дополнительной оценки. Использование в селекции зерновой озимой ржи провокационных фонов «поздние сроки сева» в сочетании с отбором после перестоя растений на корню, позволили повысить хлебопекарные качества нового селекционного материала и его толерантность к поздним срокам сева, обычным для условий Полесского региона. Благодаря многократному посеву зеленоужосной ржи в поздние сроки на постоянных изоляторах в сочетании с отбором на высокую массу 1000 семян были созданы гибридные популяции, обладающие повышенной устойчивостью к фузариозным корневым гнилям и активным осенним развитием. Эффективность выбранных методов селекции ПОК в Полесском институте растениеводства подтверждается высокой оценкой хозяйственной ценности новых сортов и гибридов в государственном сортоиспытании и включением их в Реестр сортов растений Республики Беларусь.

Ключевые слова: методы селекции, отборы, оценка, перекрестноопыляющиеся культуры, кукуруза, сорго, рожь озимая.

In cross-pollination crop (CPC) breeding, it is extremely important to evaluate the breeding material early (before flowering). To increase the efficiency of CPC breeding, the Polesye Institute of Plant Growing uses provocative backgrounds, which make it possible to multiply the volume of the initial evaluation of the breeding material and increase the efficiency of selecting elite plants with desired traits and properties. Some features of CPC selection are reported.

To select cold-resistant lines of corn and sugar sorghum, sowing of breeding material is carried out at the optimally early time (the second – third 10-day period of April for corn and the beginning of May for sorghum), and forms with indirect signs of cold resistance (various indicators) are selected for self-pollination. When forming hybrid populations, the use of sorghum group isolators with an area of 600 m² (approximately 12 thousand plants) makes it possible to involve a large number of genotypes in the population and avoid narrowing its genetic composition.

It has been established that at a plant density of 120 thousand pcs/ha, breeding material and maize hybrids are well differentiated on the basis of drought resistance. At the same time, the increased standing density makes it difficult to evaluate self-pollinated lines and carry out self-pollination work, and therefore this background is proposed to be used in competitive variety testing for additional evaluation.

The use of provocative backgrounds “late sowing dates” in the breeding of grain winter rye, in combination with selection after plants standing on the vine, made it possible to increase the baking qualities of the new breeding material and its tolerance to late sowing dates, which are common for the conditions of the Polesky region. Thanks to the repeated sowing of green-cut rye at a later date on permanent isolators, in combination with the selection for a high weight of 1000 seeds, hybrid populations were created with increased resistance to Fusarium root rot and active autumn development.

The effectiveness of the selected methods of CPC breeding at the Polesye Institute of Plant Growing is confirmed by a high assessment of the economic value of new varieties and hybrids in the state variety testing and their inclusion in the Register of Plant Varieties of the Republic of Belarus.

Key words: breeding methods, selections, assessment, cross-pollinated crops, corn, sorghum, winter rye.

Введение

РНДУП «Полесский институт растениеводства» специализируется на селекции засухоустойчивых культур, приспособленных к произрастанию в условиях Полесского региона. В преобладающем большинстве – это перекрестноопыляемые культуры (далее – ПОК) – кукуруза, сорго, подсолнечник, люцерна, озимая рожь. При создании сортов и гибридов данных культур применяются методы как гетерозисной, так и популяционной селекции, с помощью которых реализуется главные цели – концентрирование в популяции максимального количества «положительных» генов (определяющих хозяйственно ценные признаки), или устранение из популяции нежелательных генов.

Селекция ПОК – весьма длительный процесс, предполагающий проведение многократных отборов элитных растений: гетерозиготных, полученных после свободного или направленного переопыления (концентрация положительных генов) и гомозиготных, полученных в процессе самоопыления (устранение нежелательных генов). Наибольшие методологические и практические сложности в селекции ПОК возникают на этапе проведения отборов, которые фактически начинаются уже на этапе начала цветения, т.к. направленное переопыление элитных растений, или выбраковка из популяции нежелательных фенотипов, – это уже отбор. Если в линейной селекции вопрос эффективности проведения отборов в ранних поколениях ($F_1 - F_2$) всё ещё остаётся дискуссионным, то в селекции ПОК он проводится во всех селекционных питомниках, в том числе и в коллекционном.

От выбранной методики и объемов проведения работ по опылению и отбору зависит результативность селекционного процесса в целом. Главной задачей является точное определение генотипа по фенотипу ещё на ранних этапах развития растений, которое осуществляется по ряду признаков (в том числе маркерных): морфологических, (биометрических), реже биохимических и физиологических. Последние в селекционной работе оцениваются по реакции генотипов на стрессовые воздействия различной силы и продолжительности опять же по морфологическим признакам, либо по изменению биохимического состава.

В целом, методология оценки генотипов по фенотипу в настоящее время в мире получает большое развитие, разрабатывается специализированное оборудование (начиная от датчиков и видеокамер и заканчивая капитальными сооружениями), а также программные комплексы для анализа и интерпретации полученных результатов. В своей практической работе при селекции ПОК мы широко используем провокационные фоны, позволяющие многократно увеличить объемы исследуемого селекционного материала, упростить проведение оценки элитных растений и в итоге повысить эффективность проведения направленных отборов.

На провокационных фонах моделируется «критическая» ситуация (воздействие пониженных температур, недостаток влаги и др.), соответствующая основной цели селекционной программы (селекция «на холодостойкость», «на устойчивость к прорастанию зерна» и др.). Сочетание отборов на признаки устойчивости к стрессовым явлениям и на признаки продуктивности, а также проведение части отборов до цветения позволяет повышать результативность селекции – в относительно короткие сроки и при минимальных затратах трудовых и финансовых средств создавать конкурентоспособные сорта, линии и гибриды ПОК.

Несмотря на неплохое теоретическое обоснование экологической (адаптивной) селекции и необходимости проведения отборов на различных фонах [1–4], вопросы практического использования провокационных фонов в селекции ПОК изучены недостаточно. В современной научной литературе приводятся лишь единичные примеры использования провокационных фонов, крайне мало внимания уделяется отработке их параметров, не предлагаются новые оригинальные подходы к моделированию стрессовых условий, актуальных для того или иного региона. Даже существующее определение провокационного фона как «искусственно создаваемые условия для ускоренной оценки селекционного материала на устойчивость к тому или иному неблагоприятному фактору; применяется в селекции на иммунитет, засухоустойчивость, морозостойкость и т.д.» придают провокационному фону второстепенное значение – проведение дополнительной или ускоренной оценки.

Вместе с тем формирование гибридных популяций ПОК на провокационных фонах, где проводится не только оценка, но и пере- или самоопыление с получением семян нового поколения) следует рассматривать в качестве усовершенствованного метода селекции. В связи с этим некоторыми авторами приводятся другие наименования фонов (аналитический, селекционный, селективный), подразумевающих более значимую роль, которую имеет фон в селекционном процессе. Приведенные выше типы фонов несколько отличаются параметрами и методикой, но имеют одну общую цель – упростить процесс отбора. Поэтому все типы фонов, на которых проводится оценка селекционного материала, в данной статье мы называем провокационными.

В селекции ПОК необходимость всесторонней оценки исходного материала (линии, сорта и сортообразцы в коллекционном питомнике) на фоне различных экологических условий не вызывает сомнения. Для этих целей служит экологическое сортоиспытание. Но более значимым, на наш взгляд, является проведение отборов элитных растений в селекционных питомниках на конкретных провокационных фонах, которые создают необходимое давление отбора, способствуют выявлению скрытой изменчивости и позволяют существенно увеличить объемы выборки.

В настоящей статье представлены некоторые элементы методики и итоги практического использования провокационных фонов в селекции ПОК в условиях Полесского института растениеводства.

Основная часть

Кукуруза. На первоначальном этапе главным направлением в селекции кукурузы в Республике Беларусь было создание раннеспелых гибридов и раннеспелых самоопыленных линий, семеноводство

которых возможно в наших условиях. Включение в гибридную формулу кремнистых линий помимо сокращения вегетационного периода до ФАО 180–220 повышало их холодостойкость, а зубовидные линии обеспечивали высокий потенциал продуктивности гибридов. Со временем была поставлена задача повышения холодостойкости и зубовидных линий.

Для отбора холодостойких генотипов посев селекционного материала проводится нами в оптимально ранние сроки (вторая – третья декада апреля). Для самоопыления отбираются формы, обладающие косвенными признаками холодостойкости: «интенсивный стартовый рост растений», «высокая интенсивность ростовых процессов и накопления вегетативной массы» (в сравнении с линиями-индикаторами соответствующей группы спелости), синхронность развития генеративных органов и др.

В 2019–2021 годах нами были проведены исследования по оценке эффективности использования провокационных фонов для отбора холодостойких форм. В опыте исследовались по 10 константных кремнистых и зубовидных линий различного генетического и географического происхождения, созданных в предыдущие годы, и отличающихся по признакам холодостойкости. Посев проводился в провокационный ранний срок (при температуре почвы на глубине заделки семян 5–7 °С) и в оптимальный срок – при температуре почвы на глубине заделки семян 10–12 °С (табл. 1).

Таблица 1. Варьирование признаков холодостойкости у самоопыленных линий кукурузы на провокационном фоне «сроки сева» (среднее 2019–2021 гг.)

Признак	Среднее		Варьирование, %		Интервал варьирования (min-max)	
	I срок*	II срок	I срок*	II срок	I срок*	II срок
Урожайность зерна, ц/га **	26,0	25,6	47,2	12,8	18,2...93,3	1,8...18,7
	33,1	35,6	45,7	43,5	14,5...77,5	3,5...76,9
Высота растений в фазе 3 листьев, см	19,4	7,3	67,7	31,5	14,3...9,6	3,0...44,4
	18,8	6,4	72,1	36,1	14,0...107,6	2,8...50,7
Интенсивность накопления сырой массы за период 3-12 листьев, г/сут x раст.	1,0	1,5	33,2	41,6	0,5...55,7	0,9...62,1
	1,1	1,5	29,0	35,9	0,4...41,9	0,7...48,2
Разрыв цветения початка от метелки, дней	-3,1	-3,3	-50,0	-38,7	-173...1,4	-88,6...-5,4
	-3,3	-3,7	-35,0	-96,8	-79,0...2,6	-67,3...1,9

Примечание: * I срок – провокационный, пояснения в тексте; ** – в числителе приведены кремнистые формы, в знаменателе – зубовидные.

В результате исследований выяснилось, что урожайность зерна кремнистых самоопыленных линий мало зависит от сроков сева, а по зубовидным формам при раннем посеве снижается в среднем на 2,5 ц/га.

Однако, варьирование данного признака значительно увеличилось на провокационном фоне именно в блоке кремнистых линий, что позволило провести отборы по данному признаку. У зубовидных линий на обоих фонах возделывания варьирование признака было постоянно высоким (43,5–45,7 %).

Учитывая, что повышение холодостойкости в первую очередь актуально именно для зубовидных форм, признак урожайности зерна по данной форме является малоинформативным. Однако значительное повышение варьирования установлено по косвенным селекционным признакам, связанным с холодостойкостью – по высоте растений в фазе 3 листьев и по разрыву в цветении генеративных органов. Установлено, что новые самоопыленные линии БКР 105 (кремнистая), БКР 703 и БКР 715 (зубовидные) обладают наименьшим варьированием рассматриваемых признаков, в связи с чем они широко вовлечены в схемы создания гибридов. Другим актуальным направлением в адаптивной селекции кукурузы является повышение засухоустойчивости создаваемых гибридов. Для этих целей нами проводится углублённая оценка самоопыленных линий (в селекционных питомниках) и экспериментальных гибридов (в конкурсном сортоиспытании) в отдельные засушливые годы.

Вместе с тем в селекции «на засухоустойчивость» перспективно использование провокационного фона «повышенная густота стояния растений». В районах с высокой влагообеспеченностью или при проведении орошения, данный фон рассматривается как элемент селекции «на интенсификацию», позволяющую повысить продуктивность посева за счет плотности посева и общей биомассы. В условиях Полесского региона повышенная густота стояния растений создаёт высокий расход почвенной влаги, в результате чего растения оказываются в стрессовом состоянии от влияния почвенной и воздушной засухи в более ранний период.

В результате наших исследований установлено, что при густоте стояния растений 120 тыс. шт/га хорошо дифференцируется селекционный материал и гибриды по признакам засухоустойчивости. Вместе с тем повышенная густота стояния растений затрудняет оценку самоопыленных линий и проведение работ по самоопылению. Данный фон мы предлагаем использовать только в конкурсном сортоиспытании гибридов для проведения дополнительной оценки на засухоустойчивость.

По результатам селекционной работы в 2022–2023 годах в Государственный реестр сортов Республики Беларусь включены 4 новых гибрида кукурузы новой формации, отличающиеся высоким адаптивным потенциалом и устойчивостью к неблагоприятным условиям окружающей среды.

Сорго сахарное. Работы по селекции сорго сахарного в Полесском институте растениеводства начаты сравнительно недавно – с 2008 года, полная схема селекционного процесса развернута в 2013 году. При создании сортов данной культуры основной акцент делался на обеспечение стабильного получения качественных семян, что возможно за счет сочетания в сорте признаков раннеспелости и холодостойкости. При создании холодостойкого селекционного материала сорго сахарного, как и при селекции кукурузы, посев проводился в оптимально ранние сроки – в начале мая. Более ранний посев такой теплолюбивой культуры, как сорго, связан с рисками повреждения возвратными заморозками и с длительным стрессовым эффектом на фазе прорастания семян. В таких случаях вероятность отбора высокоурожайных генотипов резко снижается.

Сложная гибридная популяция, полученная в результате объединения лучших семей сортов *Зерноградский, Янтарь, Северное и Дебют*, отобранных по признакам скороспелости, продуктивности и технологичности, высевалась для свободного переопыления на изоляторе площадью 600 м² (ориентировочно 12 тыс. растений). В период от всходов до цветения проводился негативный отбор (выбраковка составила не менее 50–70 % образцов), причем наибольшее внимание уделялось выбраковке слаборазвитых раннеспелых фенотипов. Ограничение переопыления позднеспелых фенотипов не ставилось главной задачей, т.к. они легко дифференцировались в период уборки и не отбирались.

Во время уборки отбиралось не менее 150 элитных растений по признакам семенной и кормовой продуктивности, устойчивости к полеганию, и другим морфологическим признакам. По результатам лабораторного отбора (семенная продуктивность, масса 1000 зерен) отбраковывалось ещё не менее половины элитных растений. В результате формировалась новая популяция, состоящая из 50–75 семей.

По данной схеме было проведено 3 повторных отбора. Таким образом, применение провокационного фона «ранние сроки сева» следует рассматривать в качестве главного метода селекции, позволившем провести отбор холодостойких раннеспелых форм в сравнительно большой гибридной популяции, сохранив ее гетерогенность и повысив вероятность отбора ценных форм. В результате был создан первый отечественный сорт сорго сахарного *Яхонт*, обладающий урожайностью сухого вещества на уровне 150–170 ц/га. В конкурсном сортоиспытании сорт *Яхонт* достоверно превзошёл по урожайности сухого вещества контрольный сорт *Порумбень 4* на 7,2–12,4 %. Однако более важными характеристиками сорта являются его скороспелость и возможность получения семян. Так, за годы сортоиспытания уборочная влажность зерна в среднем составила 25,7 % (-5 % к контролю), масса 1000 семян 22,4 г (+4,0 г к контролю). По результатам государственного сортоиспытания сорт *Яхонт* включен в Государственный реестр сортов Республики Беларусь с 2023 года.

В табл. 2 представлена потенциальная продуктивность отечественного сорта сорго сахарного *Яхонт* в зависимости от сроков сева. Заметно, что благодаря своей скороспелости сорт *Яхонт* обладает более высоким содержанием сухого вещества в зеленой массе, что способствует получению силоса хорошего качества даже при посеве в поздние сроки (18 мая), тогда как получение силоса из сорта *Порумбень-4* будет проблематично даже при первом сроке сева. Заметно, что по мере опоздания со сроками сева не только потенциал продуктивности, но и динамика снижения урожая сухого вещества у сорта *Яхонт* являются более плавными, что связано с его повышенной холодостойкостью – как в весенний, так и в осенний периоды.

Таблица 2. Динамика снижения урожайности и качества основной массы сорго сахарного при опоздании сроков сева (среднее за 2016–2018 гг.)

Срок сева	Сорт <i>Порумбень-4</i>			Сорт <i>Яхонт</i>		
	содержание сухого вещества, %	урожайность сухого вещества, ц/га	динамика снижения, % к I сроку	содержание сухого вещества, %	урожайность сухого вещества, ц/га	динамика снижения, % к I сроку
2 мая	25,0	147,8	100	27,3	166,2	100,0
11 мая	23,3	134,2	90,8	26,8	158,1	95,1
18 мая	21,8	120,1	81,2	25,7	151,6	91,2
25 мая	20,2	101,5	68,7	23,9	123,1	74,1
НСР ₀₅ срок сева		9,6				
сорт		7,1				

У раннеспелых гибридов кукурузы зернового направления в осенний период важно обеспечить, главным образом, перераспределение питательных веществ в растении и быстрый налив зерна. Холодостойкие позднеспелые формы сорго сахарного в осенний период ассимилируют пластические вещества и накапливают их в форме сахаров в стебле. Определение содержания сахаров в растительном соке сорго можно выполнять простыми способами (рефрактометрия, сухая химия) даже в полевых условиях и отбирать холодостойкие генотипы по маркерному признаку «содержание сахара в растительном соке».

Холодостойкие скороспелые формы, напротив, отличаются низким содержанием сахаров в стебле, т.к. направляют питательные вещества в формирующееся зерно. Чем выше семенная продуктивность растений – тем ниже будет содержание сахаров в стебле. Для выращивания сорго сахарного на кормовые цели высокое содержание сахаров не требуется, важно получить высокий урожай сухого вещества (листочестебельная масса + зерно). Поэтому при отборе высокопродуктивных холодостойких форм сорго сахарного на кормовые цели следует использовать систему селекционных признаков: «содержание

сахара в соке», «сухой вес растения», «сухой вес зерна». Параметры данных признаков определяются принятой моделью сорта в селекционной программе.

Озимая рожь хлебопекарная. Проблема оптимальных предшественников озимых зерновых культур в нашей республике стоит довольно остро. В южной части республики, характеризующейся высокой долей кукурузы в структуре посевных площадей, озимую рожь высевают после уборки кукурузы в довольно поздние сроки – в первой декаде октября. В период 2005–2014 гг. в НПЦ по земледелию и Полесском институте растениеводства была реализована специальная селекционная программа по созданию сорта озимой ржи хлебопекарного назначения, толерантного к поздним срокам сева.

В своих исследованиях нами использовался разработанный ранее метод сложных гибридных популяций, последние были сформированы по показателю «числа падения». Селекционная работа проводилась в два этапа (I – создание гетерозиготной синтетической популяции; II – отбор однотипных семей) и базировалась на одновременном применении двух провокационных фонов: «перестой на корню в течение 3 недель после наступления фазы полной спелости семян» и «посев в поздние сроки сева» (ежегодно 4–6 октября). Работа велась по 4 популяциям диплоидной ржи и по двум популяциям тетраплоидной ржи.

Применение указанных фонов позволило повысить эффективность отборов по признакам «устойчивость к прорастанию зерна на корню», «толерантность к ломкости стеблей и полеганию», «активное осеннее развитие». За годы исследований было проведено 3 повторных отбора на признаки качества и продуктивности и 3 повторных отбора на однотипность, включающие негативный отбор до цветения, полевой отбор по элементам продуктивности и технологичности, лабораторный отбор по качеству зерна.

За годы государственного сортоиспытания по своей продуктивности новый диплоидный сорт *Дзива* превзошел контрольный сорт *Офелия* на сортоучастках Витебской, Минской и Могилевской областей, где районирован с 2021 года. Показатель «числа падения» зерна сорта *Дзива* ежегодно превышал контрольный сорт на 23–30 с или в среднем на 13 %, а в 2018 году, характеризующемся избыточным выпадением осадков в период уборки, различия составили 17 %.

Озимая рожь зеленоуксная. Зеленоуксные сорта озимой ржи отличаются высокой устойчивостью к поражению бурой ржавчиной. При этом они более восприимчивы к корневым гнилям, в том числе фузариозным. Одним из основных недостатков зеленоуксных сортов в существующей системе кормопроизводства является их слабое осеннее развитие и необходимость проведения посева во второй половине августа. Активное осеннее развитие растений озимой тесно коррелирует с массой 1000 зерен. И в этом направлении у мелкосемянных зеленоуксных сортов есть большой «запас развития». Однако, прямой отбор по данному признаку малоэффективен, т.к. он отрицательно коррелирует с кормовой продуктивностью, в связи с чем может использоваться на завершающем этапе только в комплексе с другими селекционными признаками.

При селекции сорта зеленоуксной озимой ржи *Укосная* (районирован по республике с 2012 года) мы ориентировались на оптимально поздние сроки сева – начало сентября. Кроме того, формирование популяции (3 цикла отбора) ежегодно проводилось на одном и том же групповом изоляторе, который служил естественным инфекционным фоном для развития корневых гнилей.

Негативный отбор до цветения предполагал удаление низкопродуктивных растений (малая кустистость, малая облиственность, небольшая высота растений). В период уборки отбирались наиболее продуктивные и устойчивые к полеганию растения, и только по результатам лабораторного анализа отбирались образцы, сочетающие высокую кормовую продуктивность с большой массой 1000 зерен и оптимальной зерновой продуктивностью. В результате для нового цикла отбора сформировалась высокопродуктивная популяция, обладающая повышенной массой 1000 зерен и потенциалом активного осеннего развития.

За годы государственного сортоиспытания (2009–2011 гг.) сорт *Укосная* обеспечил среднюю урожайность сухого вещества 82,5 ц/га, при этом средняя масса 1000 зерен составила 25,8 г. Данный показатель у старого белорусского сорта *Заречанская зеленоуксная* никогда не превышал 22 г.

Заключение

Таким образом, в селекции ПОК провокационный фон следует рассматривать как один из главных элементов селекционного процесса, влияющих на результативность селекционной работы. Главным условием эффективного его использования является определение главного стрессового параметра, лимитирующего урожайность культуры, определение «мягких» параметров фона для предотвращения высокого давления отбора, комплексное использование нескольких провокационных фонов в сочетании с другими селекционными тестами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Драгавцев, В. А. Теория селекционной идентификации генотипов растений по фенотипам на ранних этапах селекции / В. А. Драгавцев, А. Б. Дьяков // Генетика популяций. – Москва: Наука, 1982, С. 30–37.
2. Кильчевский, А. В. Генотип и среда в селекции растений / А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева. – Минск, 1989. – 191 с.
3. Коваль, С. Ф. Комплексный отбор ценных генотипов на провокационном фоне у самоопыляющихся культур // С.-х. биология. 1985. – № 3. – С. 3–13.
4. Жученко, А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В трех томах / А. А. Жученко. – М.: Изд-во Агрорус, 2009. Том 2. – 1104 с.