

**К РАСКРЫТИЮ МЕХАНИЗМА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ «ГЕНОТИП-СРЕДА»
ПО ФАЗАМ ОНТОГЕНЕЗА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЕГО
В СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР***

**Драгавцева И.А., д-р с.-х. наук, Ефимова И.Л.,
Кузнецова А.П., канд. биол. наук, Клюкина А.В.**

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский
федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия»
(Краснодар)*

Реферат. Создание сортов плодовых культур, отвечающих современным требованиям интенсивных технологий производства плодовой продукции, требует более четкого и глубокого анализа факторов среды, влияющих на фенотипические проявления основных хозяйственно-ценных признаков в рамках системы «взаимодействия генотип-лимитирующие факторы среды». Роль среды в этой системе становится особо важной в связи с изменением климата, уменьшением (или усилением) стресс-факторов и сдвигом их проявления по фазам развития.

На примере 2-х сортов абрикоса, произрастающих в разных зонах садоводства Краснодарского края, определена частота проявления (в количественных показателях) зимне-весенних стресс-факторов с учётом фаз онтогенеза растений. Различная степень устойчивости сортов при наступлении критических минимальных температур обеспечивается взаимодействием в системе «генотип-среда», то есть работой генетико-физиологической системы адаптивности (ГФС ад), детерминирующей реакцию сортов в зависимости от фазы развития растений, на которую пришлось действие стресса. Для повышения эффективности селекционного процесса при подборе доноров и источников необходимо учитывать их морозостойкость или другие признаки адаптивности не в целом по сортам, а по оценке их проявления в различные фазы развития.

Ключевые слова: плодовые культуры, селекция, абрикос, лимитирующие факторы среды, взаимодействие «генотип-среда»

Summary. The creation of fruit cultivars that meet modern requirements of intensive technologies of fruit production requires more clear and deep analysis of environmental factors influencing phenotypic expression of the basic economic-valuable signs within a system "interactions genotype-limiting environmental factors". The role of the environment in this system becomes particularly important in connection with climate change, decrease (or increase) stress factors and their manifestations shift their phases of development. For example, 2 varieties of apricots, grown in different areas of horticulture of the Krasnodar region; identifies the frequency of occurrence (in quantitative terms) winter-spring stress factors taking into account the phases of ontogenesis.

Varying degrees of varietal resistance upon the occurrence of a critical minimum temperatures provided by interaction in the system "genotype-environment", that is, the work of genetic-physiological systems of adaptability (GFS BP) that determine the reaction of varieties depending on the phase of plant development, which had the effect of stress. To improve the efficiency of the breeding process in the selection of donors and sources, it is necessary to take into account their frost resistance or other signs of adaptability is not, in General, by varieties, and the evaluation of their expression in different phases of development.

Key words: fruit crops, selection, apricot, limiting environmental factors, «genotype-environment» interaction

* Публикуется в рамках гранта № 19-230023 p_a и госзадания № 069-2019-004

Введение. Глобальный кризис нехватки растениеводческой продукции для питания человечества в XXI веке требует новой стратегии роста ее производства. По данным International Food Policy Research Institute of CGIAR (Washington, 2009), в течение суток на Земле рождается 250 000 младенцев, а к 2030 году население Земли достигнет 8 миллиардов человек. Если правительства и аграрии всех стран не смогут за оставшееся время увеличить объем растениеводческой продукции в мире в 2 раза, то над 2,5 миллиардами людей нависнет угроза смерти. Эксперты ФАО в отчете 2014 г. подчеркнули: «мировой опыт показывает, что техногенная интенсификация растениеводства уже не способна решить проблему дальнейшего повышения урожаев и при этом связана с ростом энергозатрат по экспоненте и нарушением экологического равновесия в природе» [1].

Н.Н. Вавилов еще в 1935 году указал: «Раньше на первый план выдвигался уход за землей – удобрения, обработка почвы, именно земледелие. Но ведь главная наша цель в другом – в растениеделии. Вопрос о среде и взаимодействии организма и среды является одним из важнейших разделов селекции» [2]. То есть речь идет о селекции – выведении новых гибридов и сортов сельскохозяйственных растений, значительно повышающих их урожайность за счет устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам среды.

В простейшей форме селекция плодовых культур ведется с глубокой древности. Ее технология впервые появилась в XVII столетии, когда жители древней Италии и Франции стали применять гибридизацию. Отбирая случайные сеянцы от посева семян, прибегая к искусственной гибридизации и производя отбор в первом поколении, оригинаторы Бельгии, Франции, в меньшей степени Англии и Германии в XIX в столетии обогащают помологию новейшими «европейскими» сортами яблони, груши, сливы, вишни, черешни, персика, абрикоса, которые стали составлять основу промышленной культуры плодоводства во всем мире.

В последней четверти XIX столетия ведущая роль в селекции плодовых культур переходит к Северной Америке, где начаты работы по использованию мирового разнообразия плодовых (Лютер Бербанк) [3]. В 1895 году Ганзен [4] устанавливает ценность селекции диких видов плодовых, константных в передаче хозяйственно ценных признаков (зимостойкость, засухоустойчивость, раннее плодоношение, иммунитет и др.). Этот подход широко используется и в настоящее время (например, яблоня Сиверса и дикие фермы *Armeniaca Vulgaris* в Казахстане. Далее следует открытие закона Менделя, с которого начинается период планомерной селекции. Но закон Менделя показал, что не существует генов урожайности, пластичности, зимостойкости и т.д.

В XX столетии в Европе начинается развитие генетики и использование в селекции гибридологического анализа, метода полиплоидии и цитологических исследований [5]. Проблема наследственности волнует биологов не одно столетие. Академик Н.И. Вавилов писал о необходимости создания теории селекции растений: «Мы не отказываемся от селекции как искусства, но для уверенности, быстроты и преемственности в работе мы нуждаемся в твердой, разработанной конкретной теории селекционного процесса» [2].

Во второй половине прошлого века учёные пришли к выводу, что у организмов существуют мощные регуляторные элементы (в геноме и на уровне клетки), которые контролируют работу генов [5, 6]. Эти сигналы накладываются на генетику и часто по-своему решают «быть или не быть». Возникла новая ветвь генетики количественных признаков – «эпигенетика» – наука, изучающая регуляцию систем на надгенных уровнях организации жизни («эпи» – «над»). Эпигенетика наследования изучает все феномены возникновения и передачи по наследству всех морфологических, физиологических и биохимических свойств организмов при полной неизменности структуры ДНК.

Эпигенетика развития в константной комфортной среде изучает динамику онтогенозов вне влияния лимитирующих факторов внешней среды. Эпигенетика развития на фоне

смены лимитирующих факторов среды изучает более сложные эколого-генетические системы регуляции [7-9].

Суть эпигенетики популярно объяснил М.Е. Лобашев [10]: «Программа действия генов в системе генотипа напоминает партитуру симфонии. Эта партитура записана нотами в виде генов. Композитор – эволюционный процесс, оркестр – развивающиеся организмы, а дирижер исполнителя симфонии – внешняя среда».

В настоящее время эпигенетики из США, России, Бразилии и Сингапура выполняют проект «Глобальная эпигенетика», а коллективы из двенадцати государств Евросоюза, а также Индии и Африки организуют общеевропейский проект «От генотипа к фенотипу». Их работы доказывают, что для обеспечения продукционного процесса и проведения селекции на заданный уровень необходимы знания о взаимоотношении между генными системами и определенными компонентами среды [11].

С целью раскрытия этого взаимодействия еще Н.И. Вавилов и В.В. Таланов в 1920 г. добиваются правительственного решения об организации сети многочисленных селекционных центров, разбросанных по разным зонам растениеводства СССР. Результаты этой работы показали, что урожай детерминируется не генами (не существует специфических генов урожая, морозостойкости, засухоустойчивости и т.д.), а взаимодействием генотип-среда [7].

А.А. Жученко в 2010 году пришел к выводу, что «генов урожайности как таковых не существует, а величины и качество урожаев обеспечиваются особенностями систем и филогенетической адаптацией и характером их взаимодействия (вновь возникающими эмерджентными свойствами) на разных уровнях организации жизни, и делает заключение, что при этом технология селекции продолжает оставаться прежней, как и много лет назад [12, 13].

В данный момент среди эпигенетических представлений о существовании механизмов бионаследования наиболее перспективной и в теоретическом, и прикладном плане является разрабатываемая академиком В.А. Драгавцевым, Е. Б. Поповым и С.Н. Малецким эколого-(онто)-генетическая эпигенетическая концепция (эконика) [14]. В её рамках группой сибирских генетиков и селекционеров (Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Академии наук) в 1984-2014 гг. была создана теория эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП), которая создала приоритетный российский научно-технологический задел для перевода отрасли селекции на новый современный уровень [15].

В 1998 году были открыты семь генетико-физиологических систем (ГФС), плюсовые отклонения (сдвиги) которых всегда повышают урожаи новых сортов и определяют эффективность продукционного процесса у растений в целом [16, 17].

Эти системы следующие:

- ГФС аттракции (аттр), обеспечивающие в период налива плодов аттрагирование («перекачку») пластических веществ из листьев и ветвей в плоды (для пшеницы – из соломины и листьев в колос);
- ГФС микрораспределений (мик) аттрагированной пластики между мякотью плода и косточкой (у косточковых), между мякотью плода и семенной камерой (сердцевинной) или между мякиной и зерном колоса (зерновые);
- ГФС адаптивности (ад) – морозо-, холодо-, засухо-, жаро-, соле-устойчивость, устойчивость к рН почвы, вымоканию, выпреванию и т.п.;
- ГФС олигогенного и полигенного иммунитета (имм) – вертикальной и горизонтальной устойчивости;
- ГФС «оплаты» сухой биомассой растения лимитирующего фактора почвенного питания (эфф) – N, P, K и др.;
- ГФС толерантности к загущению фитоценоза (тол);
- ГФС генетической вариабельности длин фаз онтогенеза (онт).

Все перечисленные виды ГФС могут быть улучшены генетико-селекционными технологиями, а отдельные – агротехнологиями. Например, ГФС аттракции можно улучшать как генетико-селекционными технологиями – скрещиванием сортов с высокой аттракцией и последующими отборами, так и агротехнологическими приёмами: например, опрыскиванием листьев кинетином (это повышает аттракцию) или обработкой сеникатами (веществами, ускоряющими старение листьев, которые при этом легче отдают пластические вещества плодам).

ГФС микрораспределений можно улучшать как генетико-селекционными технологиями, то есть отборами на уменьшение косточки и семенной камеры и увеличение объема мякоти плода, так и агротехнологическими приёмами (регулирование режимов водоснабжения и питания растений).

ГФС адаптивности можно улучшать как генетико-селекционными технологиями, ведя селекцию на провокационных фонах, так и агротехнологическими приёмами: например, рациональным размещением сортов по зонам и микрозонам.

ГФС иммунитета можно улучшать только генетико-селекционными технологиями.

ГФС «оплаты» сухой биомассой растения лимитирующего фактора почвенного питания можно улучшать только генетико-селекционными технологиями.

ГФС толерантности к загущению агроценоза можно улучшать как генетико-селекционными технологиями, так и агротехнологическими приёмами (регулирование режимов водоснабжения и питания растений, корректировка типа кроны).

ГФС генетической вариабельности длин фаз онтогенеза можно улучшать как генетико-селекционными технологиями по результатам оценки сдвига их наступления и продолжительности в условиях изменения климата, так и агротехнологическими приёмами (использование биологически активных веществ).

Таким образом, большинство ГФС могут быть улучшены в рамках генетико-селекционной парадигмы. Эти подходы были успешно отработаны в 1973-1984 гг. под руководством академика В.А. Драгавцева на однолетних культурах в рамках Межведомственной Кооперативной программы «ДИАС» (диаллельные скрещивания), изучавшей генетику признаков продуктивности яровых пшениц Западной Сибири и Казахстана.

Правомерность утверждения, что урожайность многолетних плодовых культур детерминируется взаимодействием генотип-среда, была в 2016-2018 гг. доказана результатами исследований, выполненных в ФГБНУ СКФНЦСВВ в рамках гранта РФФИ № 16-04-00199 А «Расшифровка природы феномена «взаимодействие генотип-среда» у древесных растений путем экспериментальной проверки гипотезы, вытекающей из Теории эколого-генетической организации количественных признаков и объясняющей сдвиги рангов признаков продуктивности генотипов при смене лимитирующего фактора внешней среды за счет изменения спектра и числа генов, детерминирующих тот же признак», на примере абрикоса и яблони и продолжается по другим культурам (груша, персик, черешня) [17-19].

В процессе проведения скрининга генофонда плодовых с целью поиска наиболее продуктивных для селекции генотипов основное внимание было уделено изучению ГФС адаптивности к неблагоприятным факторам зимне-весеннего периода, чаще всего «снижающих» урожай плодовых в Краснодарском крае.

Объекты и методы исследований. Для проведения селекции на признак морозостойкости, были необходимы знания о взаимоотношении между генными системами сортов и определенными компонентами внешней среды – критическими минимальными температурами в зимне-весенний период. Для их получения была выбрана наименее зимостойкая культура из косточковых – абрикос. Исследовались сорта Краснощекий (районированный, средней зимостойкости) местной селекции и Нью-Джерси – пониженной морозостойкости (американской селекции). Опыты проводились в зонах садоводства

Краснодарского края: прикубанская (метеостанции г. Краснодара и г. Усть-Лабинска); предгорная (метеостанция г. Крымска).

Обсуждение результатов. Проявление температурных стресс-факторов, превышающих лимиты для культуры абрикоса, проанализировано за длительный срок по двум периодам: 1985-2000 гг. и 2001-2018 гг. с учетом фаз развития и изменения климата. Для каждого анализируемого сорта были выявлены годы, когда минимальные температуры были ниже допустимого для них лимита, что приводило к гибели урожая. Для сорта Краснощекий в прикубанской зоне этот анализ приведен в таблице 1.

Таблица 1 – Частота проявления стресс-факторов зимне-весеннего периода для сорта абрикоса Краснощекий в прикубанской зоне садоводства Краснодарского края (метеостанция г. Краснодара, за периоды 1986-2000 гг. и 2001-2018 гг.) по фазам развития растений

Период		1986-2000			2001-2018		
Месяц, декада	Фаза развития	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С
Январь I	Органический и вынужденный покой	-25			-25	2002	-24,6
Январь II		-24			-24		
Январь III	Вынужденный покой	-24	1988	-26,5	-24	2005	-27,7
Февраль I		-22	1991	-23,5	-22		
Февраль II	Набухание цветковых почек	-20	1991	-21,6	-20		
			1994	-20,5			
Февраль III		-16	1985	-17,1	-16	2007	-17,5
			1986	-21,2			
Март I	Распускание цветковых почек	-13	1985	-26,5	-13		
Март II				1986		-25,6	
Март III		-10	1985	-18,7	-10		
Апрель I	Цветение	-8			-8		
Апрель II		-3			-3	2004	-5,6
		-3			-3	2009	-3,3
Количество лет с $t^{\circ} \min^{\circ}$, превосходящей лимит			5			4	

Из данной таблицы видно, что лимит минимальной температуры был превзойден в 1986-2000 годах в фазы вынужденного покоя, набухания и распускания цветковых почек. В период 2001-2018 гг., когда зафиксировано существенное изменение метеопараметров, лимит минимальной температуры был превзойден в другие фазы: вынужденного покоя и

цветения. То есть флуктуация климата привела к проявлению этого стрессора в другие фазы развития растений абрикоса сорта Краснощекий.

За 15 лет (1986-2000 гг.) лимит минимальной температуры воздуха был превзойден 5 раз (в 1985, 1986, 1988, 1991 и 1994 годах), то есть частота гибели урожая сорта Краснощекий составила 33,3 %. За другие 18 лет (2001-2018 гг.) лимит минимальной температуры был превзойден 4 раза (в 1988, 2004, 2007 и 2009 годах), то есть частота гибели урожая сорта Краснощекий изменилась и составила 22,2 %.

Такой же анализ был проведен для сорта Краснощекий, выращиваемого в иных погодных условиях, – Усть-Лабинска и Крымска (табл. 2, 3).

Таблица 2 – Частота проявления стресс-факторов зимне-весеннего периода для сорта абрикоса Краснощекий в прикубанской зоне садоводства Краснодарского края (метеостанция г. Усть-Лабинска, за периоды 1986-2000 гг. и 2001-2018 гг.) по фазам развития растений

Период		1986-2000			2001-2018		
Месяц и декада	Фаза развития	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С
Январь I	Органический и вынужденный покой	-25			-25	2002	-29
						2015	-25
Январь II	Вынужденный покой	-24			-24		
Январь III							
Февраль I	Вынужденный покой	-20	1986	-22	-20	2012	-23
			1991	-20			
			1998	-20			
Февраль II	Набухание цветковых почек	-20	1994	-22	-20		
Февраль III							
Март I Март II Март III	Распускание цветковых почек	-13	1986	-22	-13		
			1994	-11			
				-8			
Апрель I	Цветение	-3	1994	-4	-3	2004	-7
						2005	-4
						2009	-4
						2014	-3
Количество лет с t° min°, превосходящей лимит			7			10	

В условиях Усть-Лабинского района лимит минимальной температуры воздуха за первые 15 лет анализируемого периода (1986-2000 гг.) был превзойден 7 раз, то есть частота гибели урожая сорта Краснощекий составила 46,7 %. За следующие 18 лет лимит минимальной температуры был превзойден 10 раз или 55,6 %, то есть налицо увеличение частоты наступления губительных для урожая абрикоса погодных стрессов.

Таблица 3 – Частота проявления стресс-факторов зимне-весеннего периода для сорта абрикоса Краснощёкий в Предгорной зоне садоводства Краснодарского края (метеостанция г. Крымск за периоды 1986-2000 гг. и 2001-2018 гг.) по фазам развития растений

Период		1985-2000			2001-2018		
Месяц и декада	Фаза развития	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С
Январь I	Органический и вынужденный покой	-25	1988	-26,8	-25		
Январь II		-24			-24	2002	-29,0
Январь III	Вынужденный покой	-24			-24	2006	-30,7
Февраль I		-20	1986	-21,1	-20	2012	-24,0
			1991	-24,0		2014	-22,0
Февраль II	Набухание цветковых почек	-20	1994	-20	-20		
Февраль III		-16			-16	2007	-21,0
Март I Март II Март III	Распускание цветковых почек	-13	1986	-24,0	-13		
			1987	-15,2			
		-10			-10	2012	-12,0
Апрель I	Цветение	-3	1997	-3,0	-3	2005	-8,0
						2007	-3,0
						2009	-4,0
			1999	-5,0		2014	-4,0
Количество лет с t° min°, превосходящей лимит			8			10	

В условиях предгорной зоны садоводства лимит минимальной температуры воздуха в 1986-2000 гг. был превзойден 8 раз, то есть частота гибели урожая сорта Краснощекий составила 53,3 %. В последующие 18 лет лимит минимальной температуры был превзойден 10 раз или 55,6 % – частота наступления губительных для абрикоса погодных стрессов также увеличилась, как и в Усть-Лабинском районе.

Аналогичный анализ был выполнен для сорта абрикоса Нью-Джерси в тех же зонах садоводства Краснодарского края и приведен в таблице 4 на примере предгорной зоны.

Таблица 4 – Частота проявления стресс-факторов зимне-весеннего периода для сорта абрикоса Нью-Джерси в предгорной зоне садоводства Краснодарского края (метеостанция г. Крымска, за периоды 1986-2000 гг. и 2001-2018 гг.) по фазам развития растений

Период		1986-2000			2001-2018		
Месяц и декада	Фаза развития	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С	Температура гибели цветковых почек (лимит), °С	Год проявления лимитов	Фактическая минимальная температура, °С
Январь I	Органический и вынужденный покой	-22	1988	-22	-22	2015	-24
Январь II		-22			-22	2002	-29
						2006	-30,7
Январь III	Вынужденный покой	-20	1993	-20,4	-20	2010	-23,6
Февраль I		-20			-20	2007	-21
						2012	-24
						2014	-22
Февраль II	Набухание цветковых почек	-18	1986	-21,1	-18		
			1991	-24,0			
Февраль III		-15			-15	2003	-17
Март I	Распускание цветковых почек	-10	1986	-24,0	-10	2005	-10
Март II						2011	-10
Март III			-8			-8	
Март III		-5			-5		
Апрель I	Цветение	-3			-3		
Количество лет с $t^{\circ} \text{ min}^{\circ}$, превосходящей лимит			5				10

Установлено, что частота низкотемпературных стрессов для сорта Нью-Джерси в условиях предгорий была вдвое больше во второй период анализируемых лет (2001-2018 гг.), характеризующихся наиболее заметными изменениями температурного режима. Так, в конце января-начале февраля частота стрессов увеличилась вчетверо, а в фазу распускания цветковых почек – вдвое. Результаты анализа частоты наступления температурных стрессов у двух изучаемых сортов абрикоса в условиях разных зон садоводства представлены в таблице 5.

Таблица 5 – Частота наступления низкотемпературных стрессов в зимне-весенний период, приводящих к гибели урожая сортов абрикоса в различных зонах садоводства Краснодарского края, %

Сорт	Период	
	1986-2000 гг.	2001-2018 гг.
Краснощекий (средняя морозостойкость)	Прикубанская зона (г. Краснодар)	
	33,3	22,2
	Прикубанская зона (г. Усть-Лабинск)	
	46,7	55,6
	Предгорная зона (г. Крымск)	
	53,3	55,6
Нью-Джерси (пониженная морозостойкость)	Прикубанская зона (г. Краснодар)	
	53,3	38,9
	Прикубанская зона (г. Усть-Лабинск)	
	53,3	94,4
	Предгорная зона (г. Крымск)	
	33,3	55,6

Таким образом, выявлено изменение частоты наступления низкотемпературных стрессов в зимне-весенний период, приводящее к гибели урожая изучаемых сортов абрикоса в различных зонах садоводства Краснодарского края: уменьшение стрессов в условиях г. Краснодара и увеличение их в условиях гг. Усть-Лабинск и Крымск.

Различная степень устойчивости сортов при наступлении критических минимальных температур обеспечивается взаимодействием в системе «генотип-среда», то есть работой генетико-физиологической системы адаптивности (ГФС ад), детерминирующей реакцию сортов в зависимости от фазы развития растений, на которую прошло действие стресса. Следовательно, в каждой фазе онтогенеза устойчивость растений к температурным стрессорам обеспечивается строго определенным спектром генов, зависящих от характера лимитирующего фактора.

Фаз онтогенеза у плодовых достаточно много (основных 8). В данной работе проанализирована устойчивость растений только в фазы зимне-весеннего развития. Данная работа продолжается в рамках гранта Министерства образования и науки Краснодарского края №19-230023.

Изучение взаимоотношений между генетико-физиологическими системами адаптивности сортов и определенными лимитирующими компонентами среды во времени позволяет проводить рациональное размещение сортов плодовых культур с учётом их требований к условиям среды в конкретные фазы развития; выявить «узкие места» устойчивости сортов по фазам онтогенеза к конкретному признаку среды для дальнейших рекомендаций по подбору родительских пар.

Выявление сортов, устойчивых в конкретную фазу к лим-фактору и скрещивание их с сортами, у которых в эту фазу нет устойчивости, является важнейшей составляющей технологии её селекционного повышения, в данном случае холодостойкости новых сортов на основе последовательности повышения их устойчивости для каждой фазы онтогенеза.

Проведенная работа позволяет выйти на новые подходы к селекции плодовых культур на основе раскрытия механизма взаимодействия «генотип-среда» по фазам онтогенеза и подбора доноров по степени адаптивности сорта не в целом, а в каждую конкретную фазу. Вместе с тем, свойство сорта (в данном случае морозостойкость), определяется сочетаниями активности разных генетико-физиологических систем, и критерии селекции, уместные в одних условиях, могут быть неадекватными в других. Поэтому селекционная работа с учётом «взаимодействия генотип-среда» должна идти с учётом глобальных изменений климата.

Таким образом, впервые получена дифференцированная оценка реакции сортов многолетних культур на стрессовые ситуации, раскрывающие механизм их изменчивости по фазам развития. Она позволяет выявить узкие места для дальнейших рекомендаций по подбору родительских форм (фазовая селекция).

Заключение. Работа генетико-физиологической системы адаптивности дифференцирована по конкретным фазам развития растений и зависит от степени проявления негативных погодных факторов среды. Для повышения эффективности селекционного процесса при подборе доноров и источников учитывать их морозостойкость или другие признаки адаптивности не в целом по сортам, а по оценке их проявления в различные фазы развития. Селекционную работу следует вести, привязывая к условиям среды и фазам развития растений, а также упреждая глобальные изменения климата.

Литература

1. <https://yandex.ru/images/search?text=%D0%A4%D0%90%D0%9E%2C%20%D0%BE%D1%82%D1%87%D0%B5%D1%82%202014&stpe=image&lr=35&source=wiz..>
2. Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции растений. 1935. Т.1. С. 5.
3. Burbank Luther. His methods and discoveries and their practical application under the editorial direction of John Whitson And Robert John Henry Smith Williams. Vol. V. New-York and London, 1914.
4. Hansen N.E. The relative value of homozygous and heterozygous parents in the breeding of the apple, plum, cherry, grape and other fruits. The paper for the fifth International Congress of Genetics. Berlin, 1927:726-812.
5. Craine M.B. and Lowrense W.J.C. The genetics of garden plants. London, 1934. 2366 pp.
6. Ванюшин Б.М. Материализация эпигенетики, изменения с большими последствиями. Химия и жизнь. 2004. № 2. С. 32-37.
7. Мелони М., Тиеста Дж. Эпигенетическая революция в пристальном рассмотрении. Биосфера, 2005. №7(4). С. 450-467.
8. Лобашев М.Е. Генетика. 2-е издание. Л., 1967. 752 с.
9. Драгавцев В.А., Малецкий С.И. Пути «гены-признаки» неисповедимы. Журнал «Биосфера», 2016. Т.8. №2. С. 143-150.
10. Zhuchenko A.A. The genetic nature of adaptive potential of cultivated plants.in identifirovannyi Confond Rastenyi in Selektia. Saint Petersburg: VIR, 2005. p. 36-101.
11. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная и научная дисциплина. Теория и практика. Краснодар, 2010. 486 с.
12. Драгавцев В.А., Попов Е.Б., Малецкий С.И. Н.И. Вавилов как один из основателей современной эпигенетики // Успехи современной науки. 2017. Т. 1. № 9. С. 8-17.
13. Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Доклады АН СССР, 1984. 274(3). С. 720-723.
14. Драгавцев В.А. Дьяков А.Б. Теория селекционной идентификации генотипов растений по фенотипам на ранних этапах селекции // Генетика популяций. М., 1982. С. 30-37.
15. Дьяков А.Б., Драгавцев В.А. Разнонаправленность сдвигов количественного признака индивидуального организма под влиянием генетических и средовых причин в двумерных системах признаковых координат // Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов с/х растений по урожайности, устойчивости и качеству. С-Петербург: ВИР, 1998. С. 23-40.
16. Управление взаимодействием «генотип-среда» – важнейший рычаг повышения урожая сельскохозяйственных растений / В.А. Драгавцев, В.А. Драгавцева, И.Л. Ефимова [и др.] // Труды КубГАУ. 2016. № 2. С. 105-121.
17. К экспериментальному подтверждению гипотезы об эколого-генетической природе феномена «взаимодействие генотип-среда» у древесных растений / В.А. Драгавцев, И.А. Драгавцева, И.Л. Ефимова, А.П. Кузнецова, А.С. Моренец // Сельскохозяйственная биология, 2018. Т. 53. С. 1-5.
18. Драгавцева И.А., Кузнецова А.П., Савин И.Ю. Прудникова Е.Ю. Пути обеспечения стабильности плодоношения сортов плодовых на основе оценки их адаптивного потенциала в изменяющихся условиях среды // Садоводство и виноградарство. 2019. № 3. С. 34-42.