

УДК 634.75: 631.524

UDC 634.75: 631.524

DOI 10.30679/2219-5335-2021-3-69-65-75

DOI 10.30679/2219-5335-2021-3-69-65-75

**ЭПИСТАТИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ
В НЕЙТРАЛЬНО-ДНЕВНОМ ТИПЕ
ПЛОДОНОШЕНИЯ ЗЕМЛЯНИКИ**

**EPISTATIC EFFECT
OF GENES INTERACTION
IN NEUTRAL DAY RIPPENING
OF STRAWBERRY**

Лапшин Вадим Игоревич
канд. биол. наук
ст. научный сотрудник
лаборатории сортоизучения
и селекции садовых культур
e-mail: lavai@list.ru

Lapshin Vadim Igorevich
Cand. Biol. Sci.
Senior Research Associate
of Variety study and Breeding
of Garden crops Laboratory
e-mail: lavai@list.ru

Яковенко Валентина Владимировна
канд. с.-х. наук
ст. научный сотрудник
лаборатории сортоизучения
и селекции садовых культур
e-mail: yakovenko_valent@mail.ru

Yakovenko Valentina Vladimirovna
Cand. Agr. Sci.
Senior Research Associate
of Variety study and Breeding
of Garden crops Laboratory
e-mail: yakovenko_valent@mail.ru

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

*Federal State
Budget Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Wine-making»,
Krasnodar, Russia*

Наследование нейтрально-дневного типа плодоношения у сортов земляники садовой изучалось путем генетического анализа результатов скрещиваний между сортами короткого дня и нейтрально-дневными. В весенне-осенний период в каждой гибридной комбинации проводился индивидуальный учет сеянцев для выявления расщепления по изучаемому признаку на нейтрально-дневные формы и однократно плодоносящие растения короткого дня. Целью настоящей работы является определение типа взаимодействия генов, детерминирующих нейтрально-дневное плодоношение земляники в ряде гибридных комбинаций. Для проведения исследований использовались общепринятые в России программы и методики. С учетом частот расщеплений в гибридных семьях генетический анализ наследования

The inheritance of the neutral day type of fruiting in garden strawberry varieties was studied by genetic analysis of the crosses results between short day and neutral day varieties. In the spring-autumn period, in each hybrid combination, an individual registration of seedlings was carried out for the reveal the splitting according to the studied trait into neutral day forms and single fruiting short day plants. The aim of this work is to determine the type of the genes interaction that determine the neutral day fruiting of strawberry in a number of hybrid combinations. For research, the programs and methods generally accepted in Russia were used. With considering of the frequency of splitting in hybrid families, genetic analysis of the inheritance

нейтрально-дневного типа плодоношения земляники проводился с использованием метода хи-квадрат χ^2_{05} . При сравнении фактических расщеплений по нейтрально-дневному типу плодоношения в изученных семьях подтвердились достоверные различия между гибридными комбинациями, что обусловило целесообразность объединения семей в две группы по классам расщепления для описания наследования по типу двойного доминантного эпистаза. Изученные гибридные комбинации разделились на два класса расщепления 3:1 и 7:1 (сеянцы короткого дня и нейтрально-дневные формы соответственно), что позволило предположить наличие генетической системы, включающей 3 гена, взаимодействующих по типу двойного доминантного эпистаза. В результате проведенного генетического анализа нейтрально-дневного типа плодоношения земляники садовой получила подтверждение модель взаимодействия генов по типу двойного доминантного эпистаза, в соответствии с которой сочетание в одном генотипе нейтрально-дневных сортов и гибридных сеянцев двух доминантных аллелей А и В определяет проявление нейтральности сортов к длине светового дня. Доминантная аллель гена С у сортов земляники короткого дня выступает в качестве ингибитора, препятствующего проявлению нейтрально-дневного плодоношения.

Ключевые слова: ЗЕМЛЯНИКА, СОРТА, КОМБИНАЦИИ СКРЕЩИВАНИЯ, НЕЙТРАЛЬНО-ДНЕВНОЙ ТИП ПЛОДОНОШЕНИЯ, ЭПИСТАЗ

of the neutral day type of fruiting in strawberry was carried out using the chi-square method as χ^2_{05} . When comparing the actual splitting by the neutral day type of fruiting in the studied families, significant differences between hybrid combinations were confirmed, which made it advisable to combine families into two groups of the splitting classes to describe inheritance according to the type of double dominant epistasis. The studied hybrid combinations were divided into two classes of splitting as 3:1 and 7:1 (short day seedlings and neutral day forms, respectively), which suggested the presence of a genetic system including 3 genes interacting according to the type of double dominant epistasis. As a result of the genetic analysis of the neutral day type of fruiting of garden strawberry, the model of gene interaction by the type of double dominant epistasis was confirmed, according to which the combination of two dominant alleles A and B in the genotype of neutral day varieties and hybrid seedlings determine manifestation of variety neutrality to daylight duration. The dominant genetic allele C in short day strawberry varieties is an inhibitor that prevents of manifestation of the neutral day fruiting.

Key words: STRAWBERRY, VARIETIES, CROSSING COMBINATIONS, NEUTRAL DAY TYPE OF FRUITING, EPISTASIS

Введение. Выведение и внедрение в производство новых нейтрально-дневных сортов с высокой адаптацией и качеством ягод является одной из основных задач в селекционных программах по землянике [1-3]. Сорта земляники в зависимости от реакции на длину фотопериода, при котором формируются цветки, разделяются на три группы: сорта короткого дня, ремонтантные и нейтрально-дневные.

Июньские сорта, цветочная почка которых закладывается при световом дне менее 12 часов, определяются как сорта короткого дня; сорта, закладывающие урожай при длине светового дня более 12 часов классифицируются как ремонтантные; сорта, не чувствительные к продолжительности светового дня при формировании цветочных почек, относятся к сортам нейтрально-дневного типа плодоношения, их цветение определяется, в основном, температурой воздуха [4-6].

Интерес к нейтрально-дневным сортам земляники непрерывно растет из-за их способности формировать цветки и давать высокий урожай в течение весенне-осеннего периода, поэтому изучение наследования нейтрально-дневного типа плодоношения земляники, проводимое как в направлении описания эффектов отдельных генов, контролирующих различные типы плодоношения, так и выявления биологических особенностей взаимодействия генотипов изучаемых сортов с факторами среды выращивания, актуально и сегодня.

Результаты изучения систем генетического контроля нейтрально-дневного типа плодоношения приводятся во многих исследованиях [7-9]. В последние годы эти работы строятся на тесной взаимосвязи методов традиционной генетики и молекулярной биологии [10-12]. Число генов и тип их взаимодействия при наследовании нейтрально-дневного типа плодоношения могут различаться. По мнению одних исследователей, этот признак определяется одним доминантным геном [13], другие указывают на комплиментарное взаимодействие доминантных аллелей, третьи говорят о полигенном наследовании этого признака [13-15].

В СКФНЦСВВ также проводится работа по изучению генетического контроля нейтрально-дневного плодоношения в комбинациях скрещиваний с участием сортов земляники короткого и нейтрального дня, предусматривающая возможность получения нейтрально-дневных сеянцев и их гибридологический анализ.

Ранее в наших исследованиях было установлено, что генетический контроль нейтрально-дневного типа плодоношения может определяться эпистатическим взаимодействием как двух, так и трех генов [16, 17]. Целью настоящей работы является определение типа взаимодействия генов, детерминирующих нейтрально-дневное плодоношение земляники в ряде гибридных комбинаций.

Объекты и методы исследований. На селекционном участке СКФНЦСВВ изучались 6 сортов земляники, из которых Онда и Белруби относятся к сортам короткого дня; F₁ Тоскана, Сан Андреа, Елизавета II, Сельва – нейтрально-дневные. Вместе с сортами изучались 6 гибридных семей с их участием – Онда × Тоскана F₁, Онда × Сан Андреа, Онда × Елизавета II, Онда × Сельва, Белруби × Елизавета II и Белруби × Сельва.

В весенне-осенний период в каждой гибридной комбинации проводился индивидуальный учет сеянцев для выявления расщепления по изучаемому признаку на нейтрально-дневные формы и однократно плодоносящие растения короткого дня.

Для проведения исследований использовались общепринятые в России программы и методики: «Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» [18], «Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур» [19], «Программа Северо-Кавказского центра по селекции плодовых, ягодных, цветочно-декоративных культур и винограда на период до 2030 года» [20], «Статистические методы генетического анализа» [21], «Теоретические основы селекции земляники» [22].

С учетом частот расщеплений в гибридных семьях, генетический анализ наследования нейтрально-дневного типа плодоношения земляники проводился с использованием метода хи-квадрат χ^2_{05} [23].

Обсуждение результатов. Значения фактических и теоретических частот расщеплений в изученных семьях на сеянцы короткого дня и нейтрально-дневные представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Фактические и теоретические частоты сеянцев двух типов плодоношения в гибридных семьях

n_i	n_t	$n_i - n_t$	χ^2
52	56,8	-4,8	0,41
48	56,0	-8,0	1,14
51	50,0	1,0	0,02
63	60,1	2,9	0,14
58	54,4	3,6	0,24
62	56,8	5,2	0,48
15	10,2	4,8	2,26
18	10,0	8,0	6,40
7	8,0	-1,0	0,13
8	10,9	-2,9	0,77
7	10,6	-3,6	1,22
5	10,2	-5,2	2,65
Суммарное эмпирическое значение χ^2			15,86
Стандартное значение $\chi^2_{ст.} (f = 5)$			11,10

Примечание: n_i – фактическое распределение; n_t – теоретическое распределение; f – число степеней свободы, $\chi^2_{станд.}$ – стандартное значение χ^2 .

Общие значения числа сеянцев короткого дня и нейтрально-дневных по всем шести изученным гибридным семьям составили 334 и 360, соответственно. Сумма разностей фактических и теоретических значений сеянцев, согласно расщеплениям, составила 0.

При сравнении фактических расщеплений по нейтрально-дневному типу плодоношения в изученных семьях подтвердились достоверные различия между гибридными комбинациями (суммарное эмпирическое значение χ^2 по всем семьям составило 15,86 при стандартном $\chi^2_{ст.}$ 11,10 для числа степеней свободы $f = 5$), что обусловило целесообразность объединения семей в две группы по классам расщепления для проверки ранее описанной нами генетической системы двойного доминантного эпистаза.

В соответствии с методикой генетического анализа наиболее близки к математической модели 3:1 эмпирические частоты расщепления на сеянцы короткого дня и нейтрально-дневные формы в семьях Онда × F₁ Тоскана (52:15) и Онда × Сан Андреа (48:18) и к модели 7:1 – в семьях Онда × Елизавета II (51:7), Онда × Сельва (63:8), Белруби × Елизавета II (58:7) и Белруби × Сельва (62:5). Проверка достоверности математических моделей расщепления для каждого отдельного класса, согласно объединению гибридных семей, представлена в таблице 2.

Таблица 2 – Распределение гибридных семей по классам расщепления

n_i	n_t	$n_i - n_t$	χ^2	Сумма χ^2	f	$\chi^2_{\text{станд.}}$
3:1 – Онда × F₁ Тоскана и Онда × Сан Андреа						
52	50,5	1,5	0,04	0,51	1	3,80
48	50,0	-2,0	0,08			
15	16,5	-1,5	0,14			
18	16,0	2,0	0,25			
7:1 – Онда × Елизавета II, Онда × Сельва, Белруби × Елизавета II, Белруби × Сельва						
51	52,0	-1,0	0,02	0,84	3	7,80
63	63,6	-0,6	0,006			
58	58,3	-0,3	0,002			
62	60,1	1,9	0,06			
7	6,0	1,0	0,17			
8	7,4	0,6	0,05			
7	6,7	0,3	0,013			
5	6,9	-1,9	0,52			

В классе расщепления 3:1, представленном гибридными комбинациями Онда × F₁ Тоскана и Онда × Сан Андреа, общее соотношение эмпирических частот сеянцев короткого дня к нейтрально-дневным составило 100:33; в классе 7:1, объединившем семьи Онда × Елизавета II, Онда × Сельва, Белруби × Елизавета II и Белруби × Сельва, – 234:27. Соотношение теоретических частот для класса 3:1 составило 100,5:32,5; для 7:1 – 234:27.

Отсутствие достоверных различий по нейтрально-дневному типу плодоношения между гибридными комбинациями для каждого класса под-

твердилось в результате проверки нуль-гипотезы: для класса 3:1 суммарное значение χ^2 по двум семьям составило 0,51 при стандартном $\chi^2_{ст.}$ 3,80; для 7:1 – по четырем вошедшим семьям соответствующие значения χ^2 составили 0,84 и 7,80.

Проверка соответствия объединенных частот по классам расщепления математическим моделям генетического анализа в двух полученных классах представлена в таблице 3.

Таблица 3 – Генетический анализ расщепления в гибридных семьях земляники по признаку нейтрально-дневного типа плодоношения

Математическая модель 3:1			
n_i	n_t	$n_i - n_t$	χ^2
100	101,0	-1,0	0,01
33	32,0	1,0	0,03
Суммарное значение χ^2			0,04
Стандартное $\chi^2_{05} (f=1)$			3,80
Математическая модель 7:1			
234	233,8	0,2	0,00017
27	27,2	-0,2	0,0015
Суммарное значение χ^2			0,002
Стандартное $\chi^2_{05} (f=1)$			3,80

Примечание: n_i – эмпирическое распределение; n_t – теоретическое распределение; f – число степеней свободы.

Для суммарных значений χ^2 0,04 и 0,002, подтверждающих нуль-гипотезу при стандартном $\chi^2_{ст.}$ 3,80 и соответствующих математическим моделям 3:1 для гибридных комбинаций Онда × F₁ Тоскана и Онда × Сан Андреа и 7:1 для комбинаций Онда × Елизавета II, Онда × Сельва, Белрубви × Елизавета II и Белрубви × Сельва, нашел подтверждение генетический контроль признака нейтрально-дневного типа плодоношения земляники, включающий 3 гена, взаимодействующих по типу двойного доминантного эпистаза.

Указанная генетическая система строится на совместном эффекте доминантных аллелей двух генов, определяющих проявление признака нейтральности к длине светового дня, и возможное участие доминантной

аллели третьего гена у сортов и гибридных форм земляники короткого дня, выступающего ингибитором нейтрально-дневного типа плодоношения. Проявляющие эпистатическое взаимодействие генетические локусы расположены в разных парах негомологичных хромосом, формирующихся в результате мейоза при образовании генеративных клеток земляники.

Возможные сочетания аллелей в генотипах родительских сортов земляники, соответствующие выявленной эпистатической модели, контролируемой тремя генами, приводятся в таблице 4.

Таблица 4 – Аллели родительских сортов земляники по признаку нейтрально-дневного типа плодоношения

Родительская форма	Сочетания аллелей
Нейтрально-дневные	
Сельва	AaBbcc
Елизавета II	AaBbcc
Тоскана F ₁	AABbcc
Сан Андреа	AABbcc
Короткодневные	
Онда	aabbCc
Белруби	aabbCc

Объединение в одном генотипе нейтрально-дневных сортов доминантных аллелей А и В как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии АА, Аа или Вв определяет реализацию признака нейтральности к длине светового дня. Доминантная аллель С у однократно плодоносящих сортов короткого дня выступает в качестве ингибитора обоих аллелей А и В. В работе также установлено, что у изученных сортов Онда и Белруби оба гена нейтрально-дневного плодоношения находятся в состоянии гомозиготных рецессивов aabb.

Выщепляющиеся нейтрально-дневные сеянцы в комбинациях с участием Сельвы, Елизаветы II, Тосканы F₁ и Сан Андреа могут нести генотипы AABbcc и AaBbcc.

Выводы. Таким образом, в результате проведенного генетического анализа нейтрально-дневного типа плодоношения земляники садовой получила подтверждение модель взаимодействия генов по типу двойного доминантного эпистаза, в соответствии с которой сочетание в одном генотипе нейтрально-дневных сортов и гибридных сеянцев двух доминантных аллелей А и В определяет проявление нейтральности сортов к длине светового дня. Доминантная аллель гена С у сортов земляники короткого дня выступает в качестве ингибитора, препятствующего проявлению нейтрально-дневного плодоношения.

Литература

1. Faedi W., Mourgues F., Rosati C. Situazione e prospettive della ricerca genetica sulla fragola nel mondo // Frutticoltura. 2000. № 12. P. 12-10.
2. Mezzetti B., Giampieri F., Zhang Y., Zhong C. Status of strawberry breeding programs and cultivation systems in Europe and the rest of the world // Journal of Berry Research. 2018. № 8. P. 205-221.
3. Barth E., Resende J.T.V., Moreira A.F.P., et al. Selection of Experimental Hybrids of Strawberry Using Multivariate Analysis // Agronomy. 2020. № 10(598). P. 1-19.
4. Ahmadi H., Bringhurst R.S., Voth V. Modes of Inheritance of Photoperiodism in *Fragaria* // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990. № 115(1). P. 146-152.
5. Bradford E., Hancock J.F., Warner R.M. Interactions of Temperature and Photoperiod Determine Expression of Repeat Flowering in Strawberry // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2010. № 135(2). P. 102-107.
6. Козлова И.И. Особенности ремонтантных сортов земляники, специфика технологий выращивания и программ питания // Ягоды России. 2020. № 1. С. 24-26.
7. Shaw D.W. Heterogeneity of Segregation Ratios from Selfed Progenies Demonstrate Polygenic Inheritance for Day Neutrality in Strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2003. № 128(4). P. 504-507.
8. Sakin M., Hancock J.F., Luby J.J. Identifying New Sources of Genes that Determine Cyclic Flowering in Rocky Mountain Populations of *Fragaria virginiana* ssp. *glauca* Staudt // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1997. № 122(2). P. 205-210.
9. Mookerjee S. Genetics of remontancy in octoploid strawberry (*Fragaria* × *ananassa*): A Dissertation in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor Of Philosophy: Plant Breeding, Genetics, and Biotechnology-Horticulture / Mookerjee Sonali. Michigan State University, 2012. 203 pp.
10. Koskela E. Genetic and Environmental Control of Flowering in Wild and Cultivated Strawberries: Dissertationes Schola Doctoralis Scientiae Circumiectalis, Alimentariae, Biologiae 16 / Koskela Elli. University of Helsinki, 2016. 54 pp.
11. Lewers K.S., Castro P., Hancock J.F. Evidence of epistatic suppression of repeat fruiting in cultivated strawberry // BMC Plant Biology. 2019. № 19(386). P. 1-18.

12. Hytönen T., Kurokura T. Control of Flowering and Runnering in Strawberry // The Horticulture Journal. 2020. № 89(2). P. 96-107.
13. Bringham R.S., Voth V. Origin and evolutionary potentiality of the day-neutral trait in octoploid *Fragaria* // Genetics. 1978. № 90. P. 510 (Abstr.).
14. Serçe S., Hancock J.F. Inheritance of Day-neutrality in Octoploid Species of *Fragaria* // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2005. № 130(4). P. 580-584.
15. Weebadde C.K., Wang D., Finn C.E., et al. Using a linkage mapping approach to identify QTL for day-neutrality in the octoploid strawberry // Plant Breeding. 2008. № 127. P. 94-101.
16. Лапшин В.И., Яковенко В.В. Оценка наследования ремонтантного типа цветения в гибридных семьях земляники садовой [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2013. № 21(3). С. 9-14. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/13/03/02.pdf> (дата обращения: 19.02.2021).
17. Лапшин В.И., Яковенко В.В. Система генетического контроля нейтрально-дневного типа плодоношения земляники садовой // Аграрная наука. 2017. № 2(17). С. 5-7.
18. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова и др. Орел: ВНИИСПК, 1999. 608 с.
19. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова и др. Орел: ВНИИСПК, 1995. 502 с.
20. Программа Северо-Кавказского центра по селекции плодовых, ягодных, цветочно-декоративных культур и винограда на период до 2030 года / под ред. Е.А. Егорова [и др.]. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2013. 202 с.
21. Федин М.А., Силис Д.Я., Смирязев А.В. Статистические методы генетического анализа. М.: Колос, 1980. 207 с.
22. Зубов А.А. Теоретические основы селекции земляники. Мичуринск: ВНИИГиСПР, 2004. 196 с.
23. Тихомирова М.М. Генетический анализ. Л.: ЛГУ, 1990. 280 с.

References

1. Faedi W., Mourgues F., Rosati C. Situazione e prospettive della ricerca genetica sulla fragola nel mondo // Frutticoltura. 2000. № 12. P. 12-10.
2. Mezzetti B., Giampieri F., Zhang Y., Zhong C. Status of strawberry breeding programs and cultivation systems in Europe and the rest of the world // Journal of Berry Research. 2018. № 8. P. 205-221.
3. Barth E., Resende J.T.V., Moreira A.F.P., et al. Selection of Experimental Hybrids of Strawberry Using Multivariate Analysis // Agronomy. 2020. № 10(598). P. 1-19.
4. Ahmadi H., Bringham R.S., Voth V. Modes of Inheritance of Photoperiodism in *Fragaria* // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990. № 115(1). P. 146-152.
5. Bradford E., Hancock J.F., Warner R.M. Interactions of Temperature and Photoperiod Determine Expression of Repeat Flowering in Strawberry // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2010. № 135(2). P. 102-107.
6. Kozlova I.I. Osobennosti remontantnyh sortov zemlyaniki, specifika tekhnologij vyrashchivaniya i programm pitaniya // Yagody Rossii. 2020. № 1. S. 24-26.
7. Shaw D.W. Heterogeneity of Segregation Ratios from Selfed Progenies Demonstrate Polygenic Inheritance for Day Neutrality in Strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2003. № 128(4). P. 504-507.

8. Sakin M., Hancock J.F., Luby J.J. Identifying New Sources of Genes that Determine Cyclic Flowering in Rocky Mountain Populations of *Fragaria virginiana* ssp. *glauca* Staudt // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1997. № 122(2). P. 205-210.

9. Mookerjee S. Genetics of remontancy in octoploid strawberry (*Fragaria* × *ananas*): A Dissertation in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor Of Philosophy: Plant Breeding, Genetics, and Biotechnology-Horticulture / Mookerjee Sonali. Michigan State University, 2012. 203 pp.

10. Koskela E. Genetic and Environmental Control of Flowering in Wild and Cultivated Strawberries: Dissertationes Schola Doctoralis Scientiae Circumiectionalis, Alimentariae, Biologiae 16 / Koskela Elli. University of Helsinki, 2016. 54 pp.

11. Lewers K.S., Castro P., Hancock J.F. Evidence of epistatic suppression of repeat fruiting in cultivated strawberry // BMC Plant Biology. 2019. № 19(386). P. 1-18.

12. Hytönen T., Kurokura T. Control of Flowering and Runnering in Strawberry // The Horticulture Journal. 2020. № 89(2). P. 96-107.

13. Bringham R.S., Voth V. Origin and evolutionary potentiality of the day-neutral trait in octoploid *Fragaria* // Genetics. 1978. № 90. P. 510 (Abstr.).

14. Serçe S., Hancock J.F. Inheritance of Day-neutrality in Octoploid Species of *Fragaria* // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2005. № 130(4). P. 580-584.

15. Weebadde C.K., Wang D., Finn C.E., et al. Using a linkage mapping approach to identify QTL for day-neutrality in the octoploid strawberry // Plant Breeding. 2008. № 127. P. 94-101.

16. Lapshin V.I., Yakovenko V.V. Ocenka nasledovaniya remontantnogo tipa cveteniya v gibridnyh sem'yah zemlyaniki sadovoj [Elektronnyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2013. № 21(3). S. 9-14. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/13/03/02.pdf> (data obrashcheniya: 19.02.2021).

17. Lapshin V.I., Yakovenko V.V. Sistema geneticheskogo kontrolya nejtral'no-dnevno tipa plodonosheniya zemlyaniki sadovoj // Agrarnaya nauka. 2017. № 2(17). S. 5-7.

18. Programma i metodika sortoizucheniya plodovyh, yagodnyh i orekhoplodnyh kul'tur / pod red. E.N. Sedova i dr. Orel: VNIISPK, 1999. 608 s.

19. Programma i metodika selekcii plodovyh, yagodnyh i orekhoplodnyh kul'tur / pod red. E.N. Sedova i dr. Orel: VNIISPK, 1995. 502 s.

20. Programma Severo-Kavkazskogo centra po selekcii plodovyh, yagodnyh, cvetochno-dekorativnyh kul'tur i vinograda na period do 2030 goda / pod red. E.A. Egorova [i dr.]. Krasnodar: SKZNIISiV, 2013. 202 s.

21. Fedin M.A., Silis D.Ya., Smiryaev A.V. Statisticheskie metody geneticheskogo analiza. M.: Kolos, 1980. 207 s.

22. Zubov A.A. Teoreticheskie osnovy selekcii zemlyaniki. Michurinsk: VNIIGiSPR, 2004. 196 s.

23. Tihomirova M.M. Geneticheskij analiz. L.: LGU, 1990. 280 s.