

Генетические и физиологические основы селекции

УДК 634.1.055:575.22:575.162:575.167

doi: 10.15389/agrobiologia.2018.1.151rus

**К ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ ПОДТВЕРЖДЕНИЮ ГИПОТЕЗЫ
ОБ ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ФЕНОМЕНА
«ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОТИП—СРЕДА» У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ*****В.А. ДРАГАВЦЕВ¹, И.А. ДРАГАВЦЕВА², И.Л. ЕФИМОВА², А.П. КУЗНЕЦОВА²,
А.С. МОРЕНЕЦ²**

Гипотеза об эпигенетической (эколого-генетической) природе феномена «взаимодействие генотип—среда» (ВГС) была выдвинута российскими учеными (В.А. Драгавцев с соавт., 1984) после открытия на однолетних культурах нового эпигенетического феномена — смены наборов продуктов генов, детерминирующих один и тот же количественный признак, при изменении лимитирующего фактора внешней среды. Многолетние плодовые культуры — идеальный объект для исследования механизмов ВГС: генетическое разнообразие по детерминации признаков внутри сортов практически равно нулю (каждый сорт представляет собой генетически однородный клон); саженцы одного возраста высаживаются одновременно; все деревья в саду имеют одинаковую площадь питания (отсутствуют шумы генетической и экологической конкуренции). Годичные приросты по толщине (диаметру) штамба или по толщине ветвей разных порядков у плодовых несут важную информацию о качестве условий роста в конкретный год на протяжении многих лет. Целью исследований была расшифровка эпигенетической природы взаимодействия генотип—среда (ВГС) посредством экспериментального подтверждения гипотезы о природе ВГС. Объектом исследования были сорта яблони и абрикоса северного и южного происхождения, обладающие различной устойчивостью к лим-факторам среды. Для выявления фактов смены продуктов генов, детерминирующих годичный прирост штамбов или ветвей 1-го порядка в толщину, проводили анализ сортов с разной генетической адаптивностью. В базе метеоданных выбирали годы с разным сочетанием температурного и влажностного режима (влажные и холодные; сухие и жаркие). Выявлено, что во влажный холодный год прирост ветвей в толщину был больше у сорта яблони Краса Севера, созданного в Екатеринбурге и имеющего лучшие генетико-физиологические системы холодостойкости, а в сухой жаркий год — у южного сорта Бахорн (Узбекистан). Поскольку такие компонентные признаки, вносящие вклад в повышение засухоустойчивости, как опущение листьев и толщина кутикулы, в принципе не могут участвовать в повышении холодостойкости, значит, смена рангов по толщине годичного прироста древесины говорит о смене набора компонентных признаков адаптивности и наборов продуктов генов, детерминирующих эти признаки, при изменении лим-фактора среды. Таким образом, посредством выбора контрастных по лим-факторам лет и подбора разных по происхождению и адаптивности сортов удалось обнаружить факты, которые были предсказаны гипотезой о природе явления «взаимодействие генотип—среда».

Ключевые слова: гипотеза о природе взаимодействия «генотип—среда», плодовые культуры, адаптивность, смена наборов продуктов генов количественного признака.

В 1984 году группой исполнителей кооперированной программы «ДИАС» (Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири) был открыт новый эпигенетический феномен — смена наборов продуктов генов, детерминирующих один и тот же количественный признак. Установлено, что продуктивность и урожай определяются меняющимися наборами и числом продуктов генов при смене лимитирующих факторов среды (1).

Понятие «взаимодействие генотип—среда» (ВГС) в узком смысле появилось с началом экологических испытаний предсортов и сортов. Было отмечено явление смены рангов продуктивности в наборе сортов, который испытывали в разные годы в одной географической точке или в один год, но в разных точках. Феномен ВГС обнаруживается при наличии не менее двух генотипов и выражается в смене их рангов по признакам продуктивности минимум в двух средах (3, 4). Если в одной эконише ранги четырех сортов по продуктивности — 1, 2, 3, 4, а в другой — 1, 2, 3, 4, то ВГС рав-

* Публикуется при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00199.

но нулю. Если в одной среде ранги — 1, 2, 3, 4, в другой — 4, 1, 3, 2, то ВГС присутствует. При изучении одного генотипа в разных средах (комфортных и дискомфортных) феномен ВГС наблюдать нельзя, поскольку проявятся лишь ненаследственные изменения признаков — модификации (5). Еще Е.Н. Синская (6), а позднее С.Г. Инге-Вечтомов (7) подчеркивали, что существенной проблемой в генетике и селекции остается дефицит знаний о природе модификаций. Механизмы модификаций в настоящее время интенсивно изучаются (8-12), но полного понимания их природы пока нет. ВГС — это более сложный феномен, чем модификация, и, возможно, именно поэтому ни одной гипотезы о природе ВГС не существовало до конца XX века ни в классической генетике (менделизме), ни в биометрической и молекулярной ветвях современной генетики.

В начале XX века К. Пирсон (13) дал строгое формализованное определение феномену ВГС и предложил ранговый коэффициент корреляции для его измерения. Позднее R.A. Fisher (14) создал двухфакторный дисперсионный анализ для более строгой количественной оценки эффектов ВГС. В настоящее время существуют различные статистические методы для количественного определения эффектов ВГС (15-20). Однако их оценка в разных средах без понимания природы (механизмов) этого явления не дает возможности построить систему прогнозов величин и сдвигов эффектов ВГС, что не позволяет прогнозировать ранги продуктивности и урожая конкретного сорта в разных географических точках.

Гипотеза о природе ВГС, вышедшая из теории эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП) (21), сформулирована так: «Механизм эффектов ВГС — это смена набора продуктов генов, имеющихся в клетках сортов и детерминирующих признак продуктивности при смене лим-фактора среды». Гипотеза была проверена на признаке «интенсивность транспирации» (ИТ) в двух группах сортов яровой пшеницы: I группа — с крупными, часто расположенными устьицами на листьях и толстой плотной кутикулой, II группа — с мелкими, редко расположенными устьицами и тонкой рыхлой кутикулой. Утренняя ИТ была интенсивнее у сортов I группы, дневная (кутикулярная) — во II группе. Утром различия по ИТ между группами сортов детерминировались генетическими системами, контролирующими размер и частоту размещения устьиц на листе, в полдень — генами синтеза восков, определяющими толщину и плотность кутикулы. При этом происходила смена рангов групп сортов по ИТ, то есть возникал эффект ВГС, механизм которого очевиден: смена наборов продуктов генов, детерминирующих признак ИТ (22).

При решении задач наследственной передачи следует выбирать объекты с коротким периодом онтогенеза (дрозофила, арабидопсис, кишечная палочка). Для расшифровки механизмов феномена ВГС (задачи «наследственного осуществления»), ввиду полного незнания путей от ВГС к конкретному гену (23), нами был выбран идеальный, на наш взгляд, объект (многолетние плодовые) и идеальный признак (толщина годичного прироста древесины в нужный год).

Ряд преимуществ для исследования механизмов ВГС имеют многолетние плодовые. Они размножаются прививкой (окулировка, копулировка), то есть каждый сорт — это клон, внутри которого генетическое разнообразие по детерминации признаков практически равно нулю. Сады многолетних плодовых закладываются одновременно саженцами одного возраста, то есть все деревья одинаковы по возрасту. Деревья высаживаются на равных расстояниях друг от друга, у них одинаковые площади питания (отсутствуют шумы генетической и экологической конкуренции). Для повышения урожаев в саду высаживают несколько сортов, чтобы перео-

пыление происходило за счет пыльцы разных генотипов, это исключает депрессию урожаев от самоопыления. В мире создано много сортов плодовых (от северных до самых южных), поэтому всегда можно найти разные по адаптивности сорта в одном или в соседних садах. Признак «площадь годичного кольца» в нужный год (на спилах ствола или ветвей) позволяет судить об усредненном качестве условий роста в каждый год на протяжении многих лет. Этот признак фиксирует информацию об интегральных условиях года, которая таким образом сохраняется в течение всей жизни дерева.

В настоящей работе впервые экспериментально проверена гипотеза об эколого-генетической природе феномена ВГС на идеальном объекте — сортах многолетних плодовых культур.

Целью исследований была расшифровка эпигенетической природы взаимодействия генотип—среда (ВГС) посредством экспериментального подтверждения гипотезы о природе ВГС.

Методика. Исследования проводили в ООО «ОПХ им. К.А. Тимирязева» (Краснодарский край, г. Усть-Лабинск), ЗАО «ОПХ Центральное» ФГБНУ Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия и ООО «Плодовод» (г. Краснодар). Изучали сорта с разной степенью адаптивности, зависящей от их происхождения: сорта яблони (*Malus domestica* Borkh.) Бахорн из Узбекистана и Краса Севера из Екатеринбурга (ЗАО «ОПХ Центральное»), сорт абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) New Jersey (Нью Джерси) из США и местный сорт Краснощекий (ООО «ОПХ им. К.А. Тимирязева», ООО «Плодовод»).

Анализировали смену рангов толщины годичного прироста древесины в трех повторностях с трех деревьев по методике Г.Н. Теренько (20). Толщину измеряли на кервах, взятых с помощью бура из скелетных ветвей, или на спилах ветвей. В базе метеоданных выбирали годы с различным сочетанием температурного и влажностного режима (влажные и холодные; сухие и жаркие), то есть те, в которые ожидалась смена рангов толщины годичного прироста и проявление феномена ВГС. Оценивали среднюю ширину годичного кольца за нужный год и его площадь.

При статистической обработке данных рассчитывали средние значения ширины или площади годичных колец (M) и ошибки средних ($\pm SEM$).

Результаты. Гипотеза постулирует, что природа ВГС — это смена наборов продуктов генов, детерминирующих один и тот же признак, при изменении лимитирующего фактора внешней среды (21, 22, 25). В сухой жаркий год толщина годичного прироста древесины должна быть больше у южного засухоустойчивого сорта, поскольку он несет лучшие генетико-физиологические системы засухо- и жаростойкости, сформированные посредством естественного и искусственного отборов за годы выведения сорта в сухой жаркой зоне. Во влажный и холодный год толщина годичного прироста должна быть больше у сорта, созданного в умеренной или северной зоне и имеющего лучшие системы холодостойкости.

Полученные данные подтвердили правомерность сформулированной гипотезы (табл. 1, 2). Во влажный и холодный год годичный прирост ветвей в толщину был больше у северного сорта яблони Краса Севера, в сухой и жаркий год — у южного сорта Бахорн.

Поскольку такие компонентные признаки, вносящие вклад в повышение засухоустойчивости, как опушение листьев и толщина кутикулы, в принципе не могут участвовать в повышении холодостойкости, значит, смена рангов по толщине годичного прироста древесины указывает на смену набора компонентных признаков адаптивности и наборов продуктов ге-

нов, детерминирующих эти признаки, при изменении лим-фактора среды.

1. Толщина годовичного прироста ветвей 1-го порядка у двух сортов яблони
($M \pm SEM$, сад посадки 2007 года, подвой М 9, ЗАО «ОПХ Центральное», г. Краснодар)

Сорт	Происхождение	Средняя толщина годовичного кольца, мм		Площадь годовичного кольца, мм ²	
		2011 год (ВХ)	2012 год (СЖ)	2011 год (ВХ)	2012 год (СЖ)
Бахорн ($n = 9$)	Узбекистан	0,78±0,19	0,95±0,18 ^a	1,91±0,09	2,83±0,07
Краса Севера ($n = 9$)	Свердловск	1,50±0,46	0,75±0,12 ^a	7,07±0,22	1,77±0,11

Примечание. ВХ — влажный и холодный год, СЖ — сухой и жаркий год. Достоверно при уровне значимости 5 %. Между вариантами, помеченными буквой (a), отсутствуют статистически значимые различия при $p = 0,05$.

2. Толщина годовичного прироста ветвей 1-го порядка у двух сортов абрикоса
($M \pm m$, сады посадки 2006 года; подвой — сеянцы культурных сортов, жердели)

Сорт	Площадь годовичного кольца, мм ²		
	2007 год	2010 год	2014 год
ООО «Плодовод» (г. Краснодар)			
New Jersey (Нью Джерси) ($n = 9$)	27,45±0,77	196,37±0,98	341,12±7,00
Краснощекий ($n = 9$)	23,12±0,84	119,94±0,88	428,50±1,42
ООО «ОПХ им. К.А. Тимирязева» (г. Усть-Лабинск)			
New Jersey (Нью Джерси) ($n = 9$)	29,00±2,53	185,00±3,81	697,34±4,72
Краснощекий ($n = 9$)	13,52±0,13	73,30±0,34	498,40±1,12

Примечание. ОСЖ — очень сухой и жаркий год, МСЖ — менее сухой и жаркий год, ОЗ — обледенение зимой (в ООО «ОПХ им. К.А. Тимирязева» в 2014 году обледенения не было).

Лето 2007 года в Краснодаре и Усть-Лабинске было очень жарким и сухим, лето 2010 года также характеризовалось высокими температурами воздуха на фоне длительной умеренной засухи. При этом условия в Усть-Лабинске были существенно жестче по влагообеспеченности и повышенному температурному режиму в летний период вегетации.

Площади годовичных колец у обоих исследованных сортов абрикоса оказалась существенно больше в 2010 году, что говорит о более комфортных условиях роста (см. табл. 2). Значительные различия в величине площади годовичного кольца у ветвей 1-го порядка деревьев сорта Краснощекий в 2007 и 2010 годах обусловлены его сортовой отзывчивостью (адаптивностью), которая в данном случае обеспечила более интенсивный рост молодых деревьев абрикоса.

В 2014 году с 22 по 24 января в Краснодаре наблюдалось аномальное погодное явление — ледяной дождь (выпадение осадков в виде дождя при температуре воздуха 0 или $-1...-2$ °С). Это привело к постепенному обледенению деревьев, которые находились в таком состоянии в течение 2 сут. Обледенение вызвало значительные повреждения вегетативных органов и генеративных почек у всех плодовых культур (особенно абрикоса) и, как следствие, угнетение роста. В Усть-Лабинском районе такого явления не было. В Усть-Лабинске сорт New Jersey (Нью Джерси) по толщине годовичного прироста превосходил сорт Краснощекий по всем трем годам, а лим-фактор «ледяной дождь» в Краснодаре привел к смене рангов сортов, то есть к четкому проявлению феномена ВГС (см. табл. 2).

Таким образом, посредством выбора из банка метеоданных контрастных по лим-факторам лет и подбора разных по происхождению и адаптивности сортов удалось обнаружить факты, которые были предсказаны гипотезой о природе взаимодействия генотип—среда (ВГС). Экспериментально подтвержденная гипотеза о природе (механизмах) феномена ВГС позволяет прогнозировать явления ВГС в новой среде, если для нее известны типичные динамики лим-факторов. Зная географические точки

происхождения взятых для опыта сортов и главные лим-факторы в этих точках и сопоставляя их с типичными динамиками лим-факторов в новой среде, куда мы хотим интродуцировать наши сорта, можно делать прогнозы рангов сортов по урожаям до проведения экспериментальной интродукции. Это открывает перспективы нового подхода к подбору сортов, интродуцируемых в другие зоны, и позволяет оценивать конкретные генетические недостатки каждого сорта для их последующей элиминации методами селекции для полного соответствия каждого нового сорта типичным лим-факторам зоны выращивания.

1ФГБНУ Агрофизический научно-исследовательский институт,

195220 Россия, г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14,
e-mail: dravial@mail.ru ✉;

2ФГБНУ Северо-Кавказский федеральный научный центр

садоводства, виноградарства, виноделия,

350921 Россия, г. Краснодар, ул. им. 40-летия Победы, 39,

e-mail: i_d@list.ru, efimiril@mail.ru, anpalkuz@mail.ru,

funny_annie91@mail.ru

*Поступила в редакцию
23 октября 2017 года*

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2018, V. 53, № 1, pp. 151-156

TO THE EXPERIMENTAL CONFIRMATION OF THE HYPOTHESIS ABOUT AN ECO-GENETIC NATURE OF THE PHENOMENON GENOTYPE × ENVIRONMENT INTERACTION FOR WOODY PLANTS

V.A. Dragavtsev¹, I.A. Dragavtseva², I.L. Efimova², A.P. Kuznetsova², A.S. Morenets²

¹Agrophysical Research Institute, Federal Agency for Scientific Organizations, 14, Grazhdanskii prosp., St. Petersburg, 195220 Russia, e-mail dravial@mail.ru (✉ corresponding author);

²North Caucasian Federal Research Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Federal Agency for Scientific Organizations, 39, ul. 40-letiya Pobedy, Krasnodar, 350901 Russia, e-mail i_d@list.ru, efimiril@mail.ru, anpalkuz@mail.ru, funny_annie91@mail.ru

ORCID:

Dragavtsev V.A. orcid.org/0000-00-2-0934-020X

Efimova I.L. orcid.org/0000-0002-0835-9996

Morenets A.S. orcid.org/0000-0003-3199-2308

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by a grant from Russian Foundation for Basic Research (project № 16-04-00199)

Received October 23, 2017

Dragavtseva I.A. orcid.org/0000-0003-2557-1822

Kuznetsova A.P. orcid.org/0000-0003-4829-6640

doi: 10.15389/agrobiol.2018.1.151eng

Abstract

The hypothesis of the eco-genetic nature of the phenomenon genotype × environment interaction (GEI) was developed by Russian scientists in 1984 after discovering an epigenetic phenomenon, the change in the spectra of genes that determine the same quantitative trait in annual crops with a change in the limiting factor. Perennial fruit trees are ideal objects for studying mechanisms of genotype × environment interaction. Genetic diversity within a fruit tree variety is practically zero as the trees are genetically homogeneous clones due to grafting, plants in a commercial garden are of the same age because of simultaneous planting, and they have the same soil area of nutrition, that is, there is no superposition of genetic and environmental competition. Annual growth in thickness of trunk and branches is very informative, and the pattern of a tree's annual growth rings records information about growth conditions, above all weather conditions, for many years. We studied apple (*Malus domestica* Borkh.) and apricot (*Prunus armeniaca* L.) varieties of northern and southern origin which possess different tolerance to weather stressors. To reveal alterations in the spectra of genes determining an increase in the thickness of a tree trunk and branches, we compared annual rings in the commercially grown trees of different adaptiveness which undergone the action of various limiting weather factors changing over a long period, particularly the effects of dry and hot years in contrast to the wet and cool years. It was revealed that wet and cold weather caused a bigger increase in branch thickness in the northern-originated apple variety Krasa Severa from Ekaterinburg with better genetic and physiological systems for cold resistance, whereas dry and hot weather similarly affected the southern-originated variety Bahorn from Uzbekistan. Pubescence of leaves and cuticle thickness which contribute to drought resistance can not contribute to an increase in cold resistance. Hence, a change in the incremental thickness grades suggests a change in the set of component traits, and, therefore, the sets of genes that determine these traits, with a change in the limiting factors of the

environment. Thus, due to the choice of the varieties of different origin and adaptability and the years with contrasting limiting environmental factors, we succeeded to discover the facts that were predicted by the hypothesis of the nature of the genotype \times environment interaction phenomenon.

Keywords: nature of genotype \times environment interaction, fruit crops, adaptability, change of gene spectra.

REFERENCES

1. Dragavtsev V.A., Litun P.P., Shkel' N.M., Nechiporenko N.N. *Doklady AN SSSR*, 1984, 274(3): 720-723 (in Russ.).
2. Dragavtsev V.A., Tsil'ke R.A., Reiter B.G., Vorob'ev V.A., Dubrovskaya A.G., Korobeinikov N.I., Novokhatin V.V., Maksimenko V.P., Babakishiev A.G., Ilyushchenko V.G., Kalashnik N.A., Zuiikov Yu.P., Fedotov A.M. *Genetika priznakov produktivnosti yarovykh pshenits v Zapadnoi Sibiri* [Genetics of spring wheat productivity in Western Siberia]. Novosibirsk, 1984 (in Russ.).
3. Saini P., Sandhya C. A review on genotype environment interaction and its stability measures. *International Journal of Science and Research (IJSR)*, 2015, 4(1): 1210-1213 (doi: 10.15373/22778179).
4. Greenfield M.D., Danka R.G., Gleason J.M., Harris B.R., Zhou Y. Genotype \times environment interaction, environmental heterogeneity and the lek paradox. *J. Evolution Biol.*, 2012, 25(1): 1-13 (doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02450.x).
5. Kosev V., Georgieva N. Evaluation of genotypic and genetic variances of quantitative traits in pea (*Pisum sativum* L.). *Emir. J. Food Agr.*, 2016, 28(11): 755-763 (doi: 10.9755/ejfa.2016-06-677).
6. Sinskaya E.N. *O kategoriyakh i zakonomernostyakh izmenchivosti v populyatsiyakh vysshikh rastenii. Problemy populyatsii u vysshikh rastenii* [On the categories and regularities of variability in populations of higher plants. Problems of higher plant populations]. Leningrad, 1963 (in Russ.).
7. Inge-Vechtomov S.G. *Genetika s osnovami seleksii* [Genetics and fundamentals of breeding]. Moscow, 1989 (in Russ.).
8. Roeder A.H. Use it or average it: stochasticity in plant development. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2018, 41: 8-15 (doi: 10.1016/j.pbi.2017.07.010).
9. Schmiedel J.M., Klemm S.L., Zheng Y., Sahay A., Blueyhen N., Marcs D.S., van Oudenaarden A. MicroRNA control of protein expression noise. *Science*, 2015, 348: 128-132 (doi: 10.1126/science.aaa1738).
10. Rinott R., Jaimovich A., Friedman N. Exploring transcription regulation through cell-to-cell variability. *PNAS USA*, 2011, 108(15): 6329-6334 (doi: 10.1073/pnas.1013148108).
11. Raj A., Rifkin S.A., Andersen E., van Oudenaarden A. Variability in gene expression underlies incomplete penetrance. *Nature*, 2010, 463: 913-918 (doi: 10.1038/nature08781).
12. Kaern M., Eiston T.C., Blake W.J., Collins J.J. Stochasticity in gene expression: from theories to phenotypes. *Nat. Rev. Genet.*, 2005, 6(6): 451-464 (doi: 10.1038/nrg1615).
13. Pirson K. *Grammatika nauki* [Grammar of science]. Moscow, 1905 (in Russ.).
14. Fisher R.A. *The genetics theory of natural selection: 2nd ed.* NY, 1958.
15. Genet T. Genotype-environment interactions in *Vernonia galamensis*. *Ethiopian Journal of Science and Technology*, 2006, 3(2): 1-14.
16. Saleem N., Ahmad M., Wani S.A., Vashnavi R., Dar Z.A. Genotype-environment interaction and stability analysis in Wheat (*Triticum aestivum* L.) for protein and gluten contents. *Journal of Scientific Research and Essays*, 2015, 10(7): 260-265 (doi: 10.5897/SRE2015.6180).
17. Yang R.C., Crossa J., Cornelius P.L., Burgueso J. Biplot analysis of genotype \times environment interaction: proceed with caution. *Crop Sci.*, 2009, 49(5): 1564-1576 (doi: 10.2135/cropsci2008.11.0665).
18. Tariku S., Lakew T., Bitew M., Asfaw M. Genotype by environment interaction and grain yield stability analysis of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes evaluated in north western Ethiopia. *Net Journal of Agricultural Science*, 2013, 1(1): 10-16.
19. Mustapha M., Bakari H.R. Statistical evaluation of genotype by environment interaction for grain yield in Millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). *The International Journal of Engineering and Science*, 2014, 3(9): 7-16.
20. Ashwinin K.T., Gulshan L. Genotype-environment interaction and stability analysis in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Indian Journal of Hill Farming*, 2014, 27(2): 16-18.
21. Dragavtsev V.A. *Biosfera*, 2012, 4(3): 251-262 (in Russ.).
22. Dragavtsev V.A., Dragavtseva I.A., Efimova I.L., Morenets A.S., I.Yu. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2016, 2(59): 105-121 (in Russ.).
23. Crossa J. From genotype \times environment interaction to gene \times environment interaction. *Curr. Genomics*, 2012, 13: 225-244 (doi: 10.2174/138920212800543066).
24. Teren'ko G.N. *Produktivnost' plodovykh derev'ev* [Productivity of fruit trees]. Krasnodar, 2003 (in Russ.).
25. Dragavtseva I.A., Bandurko I.A., Efimova I.L. *Novye tekhnologii*, 2013, 2: 110-114 (in Russ.).