Селекция и семеноводство овощных культур в России (к 100-летию Федерального научного центра овощеводства)

УДК: 635.1/.7:631.52

doi: 10.15389/agrobiology.2020.5.861rus

ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА: ВЕКОВАЯ ИСТОРИЯ КАК ФУНДАМЕНТ РАЗВИТИЯ (обзор)

В.Ф. ПИВОВАРОВ, А.В. СОЛДАТЕНКО, О.Н. ПЫШНАЯ , Л.К. ГУРКИНА

В статье представлены материалы по истории образования первого овощеводческого научного учреждения в России — Грибовской овощной селекционной опытной станции, на базе которой был создан Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур, впоследствии реорганизованный в Федеральный научный центр овощеводства (ФГБНУ ФНЦО). Деятельность центра берет начало с 1920 года, когда под руководством профессора С.И. Жегалова на Грибовской опытной станции была заложена теоретическая и практическая база для развития отечественной селекции. В последующие годы значительное внимание ученых было уделено разработке и совершенствованию методов селекции, повышающих эффективность отбора, а также ускорению селекционного процесса по созданию адресных сортов и гибридов. Применительно к основным овощным культурам разработаны методы межвидовой гибридизации (Н.И. Тимин с соавт., 2013; А.Ф. Агафонов с соавт., 2018), молекулярного маркирования (Т.П. Супрунова с соавт., 2011; Е.А. Домблидес с соавт., 2015), клонального микроразмножения и получения удвоенных гаплоидов, успешно использованные в селекции (М.С. Бунин с соавт., 2004). Предложены базовые протоколы культуры микроспор *in vitro* для большинства капустных культур (Е.А. Домблидес с соавт., 2016), культуры неопыленных семян — для тыквенных культур (Н.А. Шмыкова с соавт., 2015). Разработана технология получения удвоенных гаплоидов моркови столовой в культурах пыльников, неопыленных семян и микроспор *in vitro* (Т.С. Вюртц с соавт., 2016). Доказана экономическая выгода использования современных биотехнологических методов *in vitro* при создании гибридов: сроки создания гибридов сокращаются с 12 до 6 лет, финансовые затраты снижаются в 2 раза (А. Mineikina с соавт., 2019; Т. Vurtz с соавт., 2019). Показано ухудшение фитопатологической обстановки и расширение ареалов новых вредоносных возбудителей на овощных культурах. На основе иммунологической, молекулярно-генетической, морфофизиологической оценки селекционного материала овощных культур в условиях искусственного заражения, провокационного и естественного инфекционных фонов выделены источники резистентности к экономически значимым болезням: капусты — к киле, свеклы столовой — к церкоспорозу, фасоли овощной — к вирусным болезням, лука — к пероноспорозу (И.А. Енгальчева с соавт., 2019). При создании сортов с высоким содержанием биологически активных веществ и антиоксидантов широко применяются физиологические и биохимические методы. С использованием созданных сортов овощебахчевых культур разработаны технологии получения функциональных продуктов питания, включая новые виды чая лечебно-профилактического действия, безалкогольные напитки, пищевые красители, и кондитерские изделия (М.С. Гинс с соавт., 2017). Предложены рецептуры безглютеновых хлебобулочных изделий с применением интродуцированных культур ячменя, амаранта и дайкона. Разработаны технологии обогащения селеном овощных культур для употребления в свежем виде и в качестве сырья для функциональных продуктов (Н.А. Голубкина с соавт., 2018). ФНЦО осуществляет координацию научных исследований по селекции, производству и переработке овощных и бахчевых культур в России в рамках государственных программ по развитию отрасли и обеспечению продовольственной безопасности.

Ключевые слова: история, юбилей, научные исследования, сорта, овощные культуры, селекция, биотехнология, иммунитет, молекулярное маркирование, биохимия, функциональные продукты.

Вековая история Федерального научного центра овощеводства (ФГБНУ ФНЦО) начиналась с Грибовской овощной опытной станции, организованной 1 марта 1920 года по инициативе Наркомзема для государственного производства семян огородных растений и устранения дефицита, сложившегося от ввода санкций ряда зарубежных стран. К 1920 году российский Каталог районированных сортов сельскохозяйственных растений включал 70 сортов овощных культур, из которых за иностранными

компаниями было зарегистрировано 50, что и побудило приступить к решению проблемы и создать питомник сортов огородных растений. К 1970 году ученые Грибовской овощной опытной станции создали и передали в производство 240 сортов овощных и бахчевых культур. В Эрфурте (Германия) в 1961 и 1969 годах грибовские сорта получили 18 золотых, 13 серебряных и две бронзовые медали, 11 сортов белокочанной капусты (автор Е.М. Попова) удостоились Гран-при. Решением Государственного комитета Совета Министров СССР по науке и технике от 28 октября 1970 года и приказом Министерства сельского хозяйства СССР от 23 ноября 1970 года № 377 Грибовская овощная опытная станция была преобразована во Всесоюзный НИИ селекции и семеноводства овощных культур (ВНИИССОК), который стал методическим центром в этих фундаментальных и прикладных исследованиях в этой области, при этом особое внимание уделялось организации семеноводства и выращиванию высококачественной элиты. В 2017 году после присоединения к ВНИИССОК восьми филиалов был создан Федеральный научный центр овощеводства как координатор консолидированных научных исследований по селекции, производству и переработке овощных и бахчевых культур в России в рамках государственных программ по развитию отрасли и обеспечению продовольственной безопасности.

Этапы развития отечественной селекции и семеноводства овощных культур можно проследить по истории Грибовской станции, методам работы, созданию уникальных сортов.

Сначала была поставлена задача по размножению иностранных сортов с целью обеспечить страну семенным материалом, однако в связи с отсутствием исходных образцов или их несоответствием сортовым требованиям возникла необходимость создания новых отечественных сортов овощных культур. На первых этапах были освоены техника и учет хозяйственных и морфологических признаков, изучено варьирование сортовых особенностей, выявлены корреляционные связи. Вскрытие корреляций у капусты белокочанной позволило разработать методику оценки скороспелых сортов посредством определения темпов нарастания кочана; для ускорения селекции тыквенных культур использовали корреляции между скороспелостью и близостью расположения женских цветков к семядольным листьям. Определение характера доминирования признаков у гороха овощного позволило подбирать родительские пары для скрещивания и отбирать желаемые формы с учетом доминирования признаков, предполагаемого расщепления, а также хозяйственной ценности исходных образцов. Применялись разнообразные методы отбора: непрерывный массовый, индивидуальный с использованием метода половинок (тыквенные), семейственный с оценкой по потомству, чистотинейный (бобовые), групповой (пасленовые), негативный (цветочные культуры), клоновый у вегетативно размножаемых культур (эстрагон, ревень), отбор из популяции. Использовались рефрактометры при селекции на повышенное содержание сухого вещества в клеточном соке, штангенциркули для измерения диаметра плодов, весовой метод при определении продуктивности растений. Как и во всем мире, с целью обогащения генофонда культурных растений велись исследования по индуцированному мутагенезу и отдаленной гибридизации (1).

Первые межвидовые гибриды лука получили в США в 1930-е годы (2), а в России А.А. Кривенко провел первые скрещивания в 1936 году (1). От скрещивания *Allium cepa* L. с многолетними видами лука *A. altaicum* Pall., *A. fistulosum* L., *A. vavilovii* Popov & Vved. созданы оригинальные формы межвидовых гибридов с высокой устойчивостью к пероноспорозу. Впер-

вые в селекционно-генетических исследованиях по межвидовой гибридизации в роде *Allium* L. были получены фертильные гибриды между ди- и тетраплоидными видами: *A. cepa* L. ($\times 2$) $\times$ *A. nutans* L. ($\times 4$) и *A. cepa* L. ($\times 2$) $\times$ *A. schoenoprasum* L. ($\times 4$) (3). На основе межвидовой гибридизации лука созданы сорта с низким баллом поражения пероноспорозом и высокой урожайностью: Сигма, Золотые Купола, Цепариус (4). В настоящее время исследования по получению и изучению межвидовых гибридов лука продолжают как в нашей стране, так и за рубежом (5, 6). Мировая практика селекции лука репчатого показывает, что использование видов *A. roylei* Stearn, *A. galanthum* Kar. & Kir., *A. vavilovii* Popov & Vved. целесообразно для получения новых форм с устойчивостью к ложной мучнистой росе и шейковой гнили (7), а также для ускорения создания сортов, устойчивых к фузариозу (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae*) (8).

Создание и оценка межвидовых гибридов сопровождается цитогенетическими исследованиями, которые были начаты в 1931 году с целью получения полиплоидных форм капусты и томата (1). Сейчас как в нашей стране, так и за рубежом такие исследования проводятся с привлечением высокоэффективных способов диагностики с помощью флуоресцентной геномной *in situ* гибридизации (genomic *in situ* hybridization, GISH; fluorescence *in situ* hybridization, FISH), что позволяет определить степень близости образцов и предсказать успех работы по отдаленной гибридизации (9, 10).

Кроме отдаленной гибридизации, использовались межсортные скрещивания. Для селекции тыквенных культур широко применялся подбор пар из географически и экологически отдаленных мест, как, например, при создании сорта огурца Изящный, дыни Грунтовая грибовская 149, арбуза Грибовский длинноплетистый, тыквы Грибовская зимняя (1). Помимо отбора и парных скрещиваний, распространенных на первых этапах селекции, в настоящее время используются сложные ступенчатые беккроссы с акцентом на женский тип цветения и отбор на инфекционном фоне. Широкое распространение в открытом грунте получили сорта и гибриды огурца (*Cucumis sativus* L.) с групповой устойчивостью к четырнадцати болезням и адаптивностью к абиотическим факторам внешней среды: Водолей, Электрон 2, Единство, F₁ Дебют, F₁ Крепыш, F₁ Брюнет, F₁ Красотка, кустовой сорт Коротышка и др. (11). Созданы уникальные сорта и гибриды тыквы крупноплодной (*Cucurbita maxima* Duchesne): ультраскороспелый Веснушка; скороспелые с высокими вкусовыми качествами плодов Улыбка, Конфетка, Ольга; среднеспелый урожайный Россиянка; позднеспелые с высоким содержанием сухого вещества и сахаров Премьера, Грибовская зимняя и Москвичка. Три последних сорта создают непрерывный конвейер потребления и даже в условиях Московской области могут быть выращены при посеве семян в открытый грунт в конце мая (12).

Новые сложные схемы скрещиваний с участием сортов местной селекции и географически отдаленного иностранного происхождения успешно применялись при селекции бобовых культур. В 1949 году из гибридной популяции гороха овощного (*Pisum sativum* L.) впервые была отобрана форма с усатым типом листа и создан сорт Усатый 5, послуживший генетическим источником для создания исходного материала и сортов, устойчивых к полеганию. С использованием разработанных методов подбора родительских компонентов получены современные сорта гороха с оптимальным сочетанием элементов продуктивности: зеленосемянные консервного типа использования, отличающиеся высокой урожайностью, верхним расположением бобов и замедленным переходом сахара в крахмал

(Совинтер 1, Фрагмент, Изумруд, Дарунок, Викинг, Барин, Корсар); сахарные, без пергаментного слоя в створках боба для употребления в свежем виде (Неистощимый 195, Сахарный 2, Великан) (13). Кроме того, созданы высококачественные сорта фасоли овощной (*Phaseolus vulgaris* L.) Золушка, Пагода, Лика, Мрия, Антошка, Светлячок и бобов овощных (*Vicia faba* L. var. *major* Harz) Русские белые со светлыми семенами, высоким содержанием белка, устойчивые к болезням, пригодные для механизированных технологий возделывания (15).

Еще в 1930-е годы перед селекционерами была поставлена задача создать сорта лука репчатого для однолетней культуры (получение лука-репки посредством посева семян в грунт). Такое направление селекции актуально и сейчас: для выращивания лука-репки из семян созданы высокоурожайные сорта, способные формировать урожай товарных луковиц не только в южных районах, но и в Нечерноземной зоне России. К ним можно отнести Черный принц, Глобус, Золотничок, Золотые купола, Колобок, Патрыда, Вермелес (16). Интенсивно ведется работа по созданию гетерозисных гибридов на основе цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС). С использованием стерильных линий создан ряд гетерозисных гибридов, в том числе F₁ Визит, обладающий высокой товарностью, вызреваемостью, урожайностью луковиц, устойчивостью к заболеваниям (17).

С помощью метода гибридизации у капустных культур получены сорта-космополиты Июньская 3200, Подарок 2500, Зимняя грибовская 2176, Слава Грибовская 231, Слава 1305, Номер первый Грибовский 147, Стахановка 1315, Амагер 611 (1). Практически весь сортимент сортов капусты белокочанной *Brassica oleracea* L. convar. *capitata* (L.) Alef. var. *alba* DC. селекции Грибовской станции и Всероссийского НИИ селекции и семеноводства овощных культур (ВНИИССОК), районированный более полувека назад, служит уникальным генофондом при создании новых гетерозисных гибридов и сортов. Так, получены гетерозисные гибриды F₁ Аврора, F₁ Снежинка, F₁ Зарница, F₁ Мечта, F₁ Северянка, на основе которых создан конвейер поступления свежей продукции потребителям (18).

На заре становления селекции столовых корнеплодов основным методом гибридизации было свободное опыление. С помощью поликросс-переопыления группы образцов выведены сорта свеклы столовой (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris* var. *conditiva* Alef.) Бордо 237, моркови (*Daucus carota* L.) Нантская 4, редиса (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*) Тепличный Грибовский и Софит (1). Методом парных скрещиваний (разновидность свободного переопыления двух родителей, прямое и обратное) был получен сорт моркови Московская зимняя А-515. Внутрисемейственное скрещивание и скрещивание внутри групп использовались для получения раздельноплодных форм свеклы столовой (Бордо односемянная, Любава, Гаспадыня). В последние годы основными методами при создании линий стали инбридинг, беккросс и кроссбридинг. Метод sibсовых скрещиваний используется для преодоления инбредной депрессии (19).

Со временем требования к создаваемым сортам изменились. Появилась необходимость получения сортов и гибридов с модифицированными биологическими свойствами. Предметом изучения стали биохимические показатели и динамика химического состава: углеводов в зеленом горошке, белка в фасоли овощной, аскорбиновой кислоты у щавеля крупнолистного *Rumex acetosa* L., кресс-салата *Lepidium sativum* L., в листьях брюссельской *Brassica oleracea* L. var. *gemmifera* Zenker и савойской капусты *Brassica oleracea* L. convar. *capitata* (L.) Alef. var. *sabauda* L. (20). В условиях неблагоприятных техногенных воздействий это направление особен-

но востребовано, поскольку овощи рассматриваются как необходимый продукт для нормальной жизнедеятельности человека. В последние годы в Японии и странах ЕС получили распространение так называемые функциональные продукты питания. В нее входят продукты, которые содержат компоненты, позитивно воздействующие на физиологические функции человека (21–23).

Мировой рынок функциональных продуктов интенсивно развивается, ежегодно увеличиваясь на 15–20 %, что отражает современный тренд — стремление населения к полезному и сбалансированному питанию. Лидером на рынке функциональных продуктов питания остается Япония, которая производит около 40 % мирового объема этой категории продукции, на втором месте находятся США (чуть более 30 %), на долю европейских стран приходится менее 30 % (24, 25). На создание функциональных пищевых продуктов ориентировано такое актуальное направление селекции растений, как получение сортов с повышенным содержанием каротиноидов, флавоноидов и других биологически активных компонентов (26–28).

В России также успешно ведется селекционная работа на высокое содержание биологически активных соединений, в том числе на антиоксидантную активность и повышенное количество микронутриентов. Необходимое качество продукции достигается посредством регулярной оценки биохимических показателей на всех этапах селекционного процесса (29). Итогом этих исследований стали функциональные продукты для повышения иммунитета и увеличения продолжительности жизни человека. С использованием созданных сортов овощебахчевых культур разработаны технологии производства новых видов чая лечебно-профилактического действия, безалкогольных напитков, пищевых красителей и кондитерских изделий, в том числе для диабетиков. Созданы рецептуры безглютеновых хлебобулочных изделий с применением интродуцированных культур ячменя, амаранта и дайкона (30). Разработаны технологии обогащения селеном овощных культур для употребления в свежем виде и использования как сырья для функциональных продуктов (31–34).

Исследования по иммунитету и защите растений всегда были приоритетной и необходимой составляющей научной работы. Они начинались с изучения наиболее вредоносных патогенов и решения методических вопросов по оценке и отбору растений на устойчивость (1). Сейчас это направление приобретает особую актуальность. В мире ежегодно теряются миллионы тонн ценной для населения овощной продукции в результате эпифитотийных ситуаций, создаваемых фитопатогенами различной этиологии (35). Мониторинг патогенного комплекса на сельскохозяйственных культурах в течение последних 10–15 лет свидетельствует о расширении ареалов новых вредоносных возбудителей, изменении численности популяций фитопатогенов, характера и размеров занимаемых ими экологических ниш, смене доминирующих видов в сообществах, повышении вирулентности и агрессивности ранее малопатогенных групп организмов (36, 37).

Причины таких популяционных сдвигов во многом связаны с экологическими факторами, которые влияют на взаимоотношения в системе патоген—растение (38, 39). На корнеплодах моркови столовой в период хранения нами впервые были обнаружены грибные патогены *Sclerotinia nivalis*, *Gleocladium roseum*, *Trichotecium roseum*, *Chaetomium* spp., *Typhula ishikariensis*. Отмечено нарастание распространенности и агрессивности бактерии *Pectobacterium carotovora*. В последние годы в Московской области на овощных культурах расширился видовой состав микромицетов рода *Fusarium* — возбудителей фузариозных гнилей и увядания, многие из ко-

торых относятся к теплолюбивым видам и ранее не встречались в указанном регионе. На культуре чеснока озимого выделены и идентифицированы виды *F. oxysporum*, *F. avenacium*, *F. nivale*, *F. chlamidosporum*, *F. solani*, *F. culmorum*, *F. semitectum*; на культуре моркови столовой — *F. chlamidosporum*, *F. equiseti*, *F. proliferatum* (40). На луке обнаружен и идентифицирован новый для Центрального региона России патоген *Aspergillus niger*, вызывающий черную плесень к концу вегетации и в период хранения (41, 42). На корнеплодах свеклы столовой выделены *Typhula ishikariensis*, на семенах редиса — *Drechslera* Бондарцева (43).

Основные причины возникающих эпифитотий фитовирусов — появление новых, более агрессивных штаммов, возделывание сортов со слабой устойчивостью, неконтролируемая торговля посадочным и семенным материалом, появление новых видов векторов-переносчиков и недостаточные меры борьбы с ними (44, 45). В последние годы на овощных культурах отмечается нарастание вредоносности фитовирусов, проявляющееся в снижении продуктивности и качества возделываемых культур. Поэтому идентификация и изучение вирусов и болезней, вызываемых ими на овощных культурах, остаются актуальными направлениями в современных иммунологических исследованиях.

На культуре салата (*Lactuca sativa* L.) идентифицированы вредоносные заболевания, вызываемые вирусом мозаики салата (*Lettuce mosaic virus*, LMV, *Potyvirus*, *Potyviridae*) и вирусом аспермии томата (*Tomato aspermy virus*, AsTV, *Cucumovirus*, *Bromoviridae*) (46). На культурах семейства *Fabaceae* (фасоль, бобы, горошек душистый) в условиях Московского региона наибольшей вредоносностью обладают вирус обыкновенной мозаики фасоли (*Bean common mosaic virus*, BCMV, *Potyvirus*, *Potyviridae*), вирус желтой мозаики фасоли (*Bean yellow mosaic virus*, BYMV, *Potyvirus*, *Potyviridae*), вирус обыкновенной мозаики гороха (*Pea mosaic virus*, PMV, *Potyvirus*, *Potyviridae*) (47). С помощью методов иммунодиагностики идентифицированы наиболее вредоносные и экономически значимые фитовирусы, поражающие культуры семейства *Solanaceae* (перец сладкий и томат): вирус табачной мозаики (*Tobacco mosaic virus*, TMV, *Tobamovirus*, *Virgaviridae*), вирус бронзовости томата (*Tomato spotted wilt virus*, TSWV, *Tospovirus*, *Bunyaviridae*), вирус огуречной мозаики (*Cucumber mosaic virus*, CMV, *Cucumovirus*, *Bromoviridae*), X-вирус картофеля (*Potato virus X*, PVX, *Potexvirus*, *Alphaflexiviridae*), Y-вирус картофеля (*Potato virus Y*, PVY, *Potyvirus*, *Potyviridae*), вирус мозаики люцерны (*Alfalfa mosaic virus*, AMV, *Alfamovirus*, *Bromoviridae*) (48, 49). Для выделения форм, устойчивых к заболеваниям, разрабатываются и непрерывно модифицируются методы оценки и отбора в зависимости от биологических особенностей растений-хозяев и фитопатогенов в рамках целевой селекции. Особое влияние уделяется разработке экспресс-методов на ранних стадиях развития растения (семя, проросток, сеянец) с использованием этиолированных и фотосинтезирующих проростков, что позволяет провести скрининг широкого генетически разнообразного материала (40, 50, 51). Предложен методический подход к оценке устойчивости капусты белокочанной к *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* с использованием этиолированных и фотосинтезирующих проростков и изучены особенности влияния этого патогена на ростовые процессы в зависимости от расового состава возбудителя, степени устойчивости сорта (52).

На основе иммунологической, молекулярно-генетической, морфофизиологической оценки коллекционного и селекционного материала овощных культур в условиях искусственного заражения, провокационного

и естественного инфекционного фонов выделены источники резистентности овощных культур к экономически значимым болезням: капусты — к киле (53), свеклы столовой — церкоспорозу (54) фасоли овощной — к вирусным болезням (47), лука — к пероноспорозу (4).

Обширная опытная сеть и размещение опорных пунктов института в разнообразных природных зонах (Россия, Украина, Туркмения, Узбекистан, Азербайджан) позволяли организовать выращивание высококачественной элиты в различных почвенно-климатических условиях. С 1970-х годов экологические исследования были направлены на повышение роли сорта в системе генотип—среда, что стало основой получения пластичных сортов с высокой адаптивной способностью (55). Получили развитие механизированные технологии производства семян и методы малой механизации, разрабатывались приемы экономической оценки в семеноводстве и селекционном процессе. Расширился набор культур, селекционную работу стали проводить по зеленым, пряно-вкусовым и малораспространенным культурам (всего 110 наименований).

На современном этапе развития селекции наиболее важны расширение спектра генетических ресурсов и усиление формообразовательного процесса для получения принципиально нового исходного материала. В ФГБНУ ФНЦО создана богатейшая признаковая коллекция, насчитывающая более 16 тыс. образцов по 120 культурам. В 2017 году она зарегистрирована как УНУ (уникальная научная установка) «Генетическая коллекция растительных ресурсов ВНИИССОК». В коллекцию входят сорта овощных, бахчевых и цветочных культур, селекционные формы, используемые как генетические источники и доноры селекционно ценных признаков, а также сорта народной селекции.

Для ускорения селекционного процесса немаловажное значение имеет разработка и применение инновационных методов. С конца 1980-х годов в институте активно применяются технологии культивирования тканей и клеток *in vitro*. Первые исследования были направлены на получение безвирусного посадочного материала чеснока в меристемной культуре. Продолжателем этого направления стал А.В. Поляков с коллегами, которые установили, что использование воздушных луковичек, изолированных из нераскрывшихся соцветий диаметром до 25 мм, для введения чеснока озимого в культуру *in vitro* дает возможность получить свободные от внутренней инфекции растения (56). В дальнейшем была разработана технология клонального микроразмножения капусты белокочанной, позволяющая получать растения с мужской стерильностью в неограниченных количествах (57). Разработанная технология клонального микроразмножения баклажана (*Solanum melongena* L.) и перца (*Capsicum annuum* L.) (58) легла в основу эмбриокультуры по спасению зародышей при межвидовой гибридизации (59).

С момента обнаружения первых гаплоидов в 1922 году (60) многие генетики и селекционеры растений заинтересовались этим открытием для получения гомозиготных линий. На сегодняшний день в мировой практике с применением гаплоидной биотехнологии создано почти 300 сортов сельскохозяйственных культур. Список видов, у которых получены гаплоиды и удвоенные гаплоиды, постоянно пополняется, появляются новые обзорные публикации, посвященные гаплоидии, проводятся генетические и фундаментальные исследования на ДН-линиях, создаются новые сорта и гибриды на основе линий удвоенных гаплоидов, в том числе овощных культур (61–65). Методы гаплоидии во ВНИИССОК на растениях моркови и капусты белокочанной начали развиваться в 1990-е годы. Были получе-

ны удвоенные гаплоидные растения моркови сортов образцов различного происхождения — НИИОХ 336, Витаминная, Московская зимняя А-515, Лосиноостровская 13, Леандр, Шантанэ 2461, Напе, Рондо, гибриды F₁ Каратан, F₁ Калисто (66).

Разработанные инновационные биотехнологии позволяют существенно ускорить селекционный процесс для большинства овощных культур. Базовый протокол технологии получения удвоенных гаплоидов с помощью культуры изолированных микроспор, разработанный в начале 1980-х годов (67) для рапса, адаптирован для представителей рода *Brassica* (68, 69). Он успешно используется в разных странах, много сообщений по указанной тематике публикуют ученые из Индии (70), Канады (71), Чехии (72). В ФГБНУ ФНЦО разработан базовый протокол культуры микроспор *in vitro* для капустных культур (73) и получены удвоенные гаплоиды, в том числе капусты белокочанной (74, 75), капусты брокколи *Brassica oleracea* L. *convar. botrytis* (L.) Alef. *var. cymosa* Duch. (76, 77), репы (78), капусты пурпурной *Brassica rapa* L. *ssp. chinensis* (L.) Hanelt *var. purpuraria* (L.H. Bailey) Hanelt (79), горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Czern., индау посевного *Eruca sativa* Mil. (80) и даже самой малоотзывчивой в этом семействе культуры — редиса европейского (81).

Исследования по получению удвоенных гаплоидов моркови в мире ведутся давно, но первые успехи достигнуты в последнее время. Еще в 1995 году впервые сообщалось об образовании многоядерных структур в культуре изолированных микроспор моркови, однако получить растения не удалось (82). Имеются публикации об использовании этого подхода польскими (83) и китайскими (84) учеными. В ФГБНУ ФНЦО разработана технология получения удвоенных гаплоидов моркови столовой в культуре пыльников, неопыленных семян и микроспор *in vitro* и получены удвоенные гаплоиды из 8 различных сортов образцов (85). Расчет стоимости создания чистых линий капусты белокочанной (86) и моркови столовой (87) доказал экономическую выгоду от применения метода культуры изолированных микроспор *in vitro* при создании гибридов. При этом сроки производства гибридов сокращаются с 12 до 6 лет, а финансовые затраты снижаются в 2 раза.

Проводятся работы по оптимизации методик получения удвоенных гаплоидов в культуре неопыленных семян для тыквенных культур, получены ДН-растения тыквы крупноплодной (88). Значительные успехи достигнуты в создании гомозиготных линий кабачка (89) и огурца (90). Базовый протокол технологии получения удвоенных гаплоидов в культуре неопыленных семян *in vitro* для тыквенных культур, разработанный еще во второй половине XX века, впервые запатентован только в 2017 году (91). Со временем его адаптировали для различных представителей семейства *Cucurbitaceae* (92, 93), в частности для важнейших из них — кабачка (*Cucurbita pepo* L.), тыквы крупноплодной и твердокорой (94), огурца (95). Однако было показано, что технологии получения удвоенных гаплоидов в культуре неопыленных семян *in vitro* тыквенных культур, разработанные в ФГБНУ ФНЦО, более эффективны по сравнению с зарубежными аналогами, поскольку число полученных растений-регенерантов с одной завязи было больше, чем указано в зарубежных источниках. Впервые среди потомства ДН-линий, полученных в культуре неопыленных семян *in vitro*, было описано образование уродливых аномальных цветков, представляющих интерес для генетических исследований по детермина-

ции пола у *Cucurbita pepo* L. (96). Цитологический анализ растений-регенерантов R₀ показал, что 7 % были гаплоидами, около 20 % оказались миксоплоидами, а остальные были удвоенными гаплоидами ($2n = 2 \times = 40$). Впервые были получены микрофотографии хромосом кабачка *C. pepo* subsp. *brevicaulis* var. *giraumonts* Duch и его отдаленного гибрида с твердоко-рой тыквой *C. pepo* subsp. *pepo* var. *pepo*, а также полученных из них удво-енных гаплоидов (97).

В ФГБНУ ФНЦО разработка систем молекулярного маркирования была начата в 1990-е годы и продолжает активно развиваться (98). В насто-ящее время молекулярное маркирование служит главным методом при соз-дании гибридов овощных культур на основе ЦМС. Разработана система ДНК-идентификации различных типов стерильной цитоплазмы у капуст-ных культур, позволяющая определять все типы цитоплазмы, где найден новый аллельный вариант локуса *orf138*, отвечающего за проявление стер-ильной цитоплазмы типа Ogura у образцов капусты белокочанной (99).

Идентифицированы митохондриальные гены *coxII* и *atp6*, отвеча-ющие за признак ЦМС, у образцов перца сладкого и межвидовых гибри-дов *Capsicum frutescens* и *C. chinense*, что позволяет определить образцы со стерильной и фертильной цитоплазмой (100). Выявлены образцы лука репчатого с митохондриальными генами *orf4501* и *cob* и определен тип стерильной цитоплазмы (S- или Т-плазмотип) (101). В дальнейшем были использованы дополнительные маркеры для гена цитоплазмы *orf725* и ядерных генов с целью более полной оценки исходного материала лука репчатого, что позволило выявить необходимые селекционные образцы для получения гибридов (102).

С использованием современных методов селекции созданы гетеро-зисные гибриды перца F₁ Натали, F₁ Гусар (100), капусты белокочанной среднепозднего срока созревания F₁ Натали (74), тыквы крупноплодной F₁ Вега (103), капусты брокколи F₁ Спарта (104).

Таким образом, селекция овощных культур в России прошла не-сколько этапов: интродукция, применение различных способов отбора среди местных и иностранных популяций, получение новых сортов по-средством скрещивания видов и родов, использование методов биотехно-логии и молекулярного маркирования для быстрого достижения конечно-го результата. Спустя век после основания Федеральный научный центр овощеводства остается одним из ведущих отраслевых научных учреждений Российской Федерации, в котором создаются сорта и гибриды овощных культур для открытого и защищенного грунта, гидропонных и аэропонных установок в комплексе с технологиями возделывания, системами удобре-ний и защиты растений в соответствии с мировыми тенденциями совре-менного овощеводства, разрабатываются инновационные решения для по-лучения функциональных продуктов питания. Федеральный научный центр овощеводства осуществляет координацию научных исследований по се-лекции, производству и переработке овощных и бахчевых культур в Рос-сии в рамках государственных программ по развитию отрасли и обеспече-нию продовольственной безопасности.

ФГБНУ Федеральный научный центр овощеводства,
143072 Россия, Московская обл., Одинцовский р-н,
пос. ВНИИССОК, ул. Селекционная, 14,
e-mail: pivovarov@vniissok.ru, alex-soldat@mail.ru, pishnaya_o@mail.ru ✉,
lub_09@mail.ru

Поступила в редакцию
30 марта 2020 года

FEDERAL RESEARCH CENTER FOR VEGETABLE GROWING — 100-YEAR HISTORY AS A BASIS FOR FUTURE DEVELOPMENTS (review)

V.F. Pivovarov, A.V. Soldatenko, O.N. Pyshnaya ✉, L.K. Gurkina

Federal Research Center for Vegetable Growing, 14, ul. Selektionsnaya, pos. VNISSOK, Odintsovskii Region, Moscow Province, 143072 Russia, e-mail pivovarov@vniissok.ru, alex-soldat@mail.ru, pishnaya_o@mail.ru (corresponding author ✉), lub_09@mail.ru

ORCID:

Pivovarov V.F. orcid.org/0000-0001-9522-8072

Soldatenko A.V. orcid.org/0000-0002-9492-6845

The authors declare no conflict of interests

Received March 30, 2020

Pyshnaya O.N. orcid.org/0000-0001-9744-2443

Gurkina L.K. orcid.org/0000-0002-8384-2857

doi: 10.15389/agrobiology.2020.5.861eng

Abstract

The review presents the history of the Gribovskaya Vegetable Breeding Experimental Station, the first in Russia and the USSR for vegetable breeding and seed production, on the basis of which the All-Russian Research Institute of Vegetable Breeding and Seed Production was established, farther reorganized into the Federal Research Center for Vegetable Growing. The center's activity dates back to 1920, when, under the leadership of Sergei I. Zhegalov, a theoretical and practical basis for the development of domestic breeding was laid. The century-old anniversary of the selection of vegetable crops allows us to trace the way of its formation in Russia, successes and future development. Since 1920, scientists paid much attention to the development and improvement of breeding methods that increase the efficiency of selection, as well as to accelerate the selection process to create targeted varieties and hybrids. With regard to the main vegetable crops, methods have been developed for interspecific hybridization (N.I. Timin et al., 2013; A.F. Agafonov et al., 2018), molecular labeling (T.P. Suprunova et al., 2011; E.A. Domblides et al., 2015), clonal micropropagation and production of doubled haploids successfully used in breeding (M.S. Bunin et al., 2004). Basic protocols have been proposed for in vitro culture of microspore for most cabbage crops (E.A. Domblides et al., 2016) and non-pollinated ovules for *Cucurbitaceae* (N.A. Shmykova et al., 2015). A technology has been developed for the production of doubled haploids in carrots in in vitro cultures of anthers, non-pollinated ovules and microspores (T.S. Wurtz et al., 2016). The economic benefit of modern biotechnological in vitro methods when creating hybrids has been proven: the time for creating hybrids is reduced from 12 to 6 years, financial costs are reduced 2 times (A. Mineikina et al., 2019; T. Wurtz et al., 2019). The aggravated situation with plant diseases and the expansion of the areas of new harmful pathogens on vegetable crops are discussed. Based on immunological, molecular and morphophysiological tests at artificial, provocative and natural infections, the sources of resistance to economically significant diseases are identified, in cabbage to *Plasmidiophora brassicae*, in table beet to *Cercospora beticola*, in vegetable beans to viral diseases, in onions to *Peronospora destructor* (I.A. Engalycheva et al., 2019). Physiological and biochemical methods are widely used when creating varieties with a high content of biologically active substances and antioxidants. Technologies have been developed for obtaining functional food products, including new types of teas with a therapeutic and prophylactic effect, soft drinks, food dyes, and confectionery (M.S. Gins et al., 2017). Recipes for gluten-free bakery products have been created using introduced yacon, amaranth and daikon cultures. Technologies for selenium enrichment of vegetable crops for fresh consumption and as raw materials for functional products have been developed (N.A. Golubkina et al., 2018). The intellectual potential accumulated over a hundred-year history is inextricably linked with the traditions laid down at the experimental station. Nowadays the Federal Research Center for Vegetable Growing coordinates scientific research on the selection, production and processing of vegetable and melon crops in Russia within the framework of state programs for the development of the industry and ensuring food security.

Keywords: history, anniversary, research, varieties, vegetables, breeding, biotechnology, immunity, molecular marking, biochemistry, functional products.

REFERENCES

1. *Seleksiya i semenovodstvo ovoshchnykh kul'tur na Gribovskoi opytnoi stantsii za 50 let* /Pod redaktsiei Z.V. Kuptsovoi [Selection and seed production of vegetable crops at the Gribovskaya experimental station for 50 years. Z.V. Kuptsova (ed.)]. Moscow, 1970 (in Russ.).
2. Emsweller S.L., Jones H.A. An interspecific hybrid in *Allium* L. *Hitgardis*, 1935, 5(9): 265-273.

3. Timin N.I., Pyshnaya O.N., Agafonov A.F., Mamedov M.I., Titova I.V., Kan L.Yu., Logunova V.V., Romanov V.S., Shmykova N.A., Timina L.T., Gurkina L.K., Dzhos E.A., Suprunova T.P., Krivosheev S.M., Engalycheva I.A. *Mezhvidovaya gibrizatsiya ovoshchnykh rastenii (Allium L. — luk, Daucus L. — morkov', Capsicum L. — perets)* /Pod redaktsiei V.F. Pivovarova [Interspecific hybridization of vegetable plants (*Allium* L. — onion, *Daucus* L. — carrot, *Capsicum* L. — pepper). V.F. Pivovarov (ed.)]. Moscow, 2013 (in Russ.).
4. Agafonov A.F., Logunova V.V., Gurkina L.K. *Ovoshchi Rossii*, 2018, 4(42): 3-5 (doi: 10.18619/2072-9146-2018-4-3-5) (in Russ.).
5. Umehara M., Sueyoshi T., Shimomura K., Iwai M., Shigyo M., Hirashima K., Nakahara T. Interspecific hybrids between *Allium fistulosum* and *Allium schoenoprasum* reveal carotene-rich phenotype. *Euphytica*, 2006, 148(3): 295-301 (doi: 10.1007/s10681-005-9029-8).
6. Hirschegger P., Jakše J., Trontelj P., Bohanec B. Origins of *Allium ampeloprasum* horticultural groups and a molecular phylogeny of the section *Allium* (*Allium: Alliaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 54(2): 488-497 (doi: 10.1016/j.ympev.2009.08.030).
7. Scholten O.E., van Kaaunen M.P.W., Shahin A., Hendrickx P.M., Keizer L.C.P., Burger K., van Heusden A.W., van der Linden C.G., Vosman B. SNP-markers in *Allium* species to facilitate introgression breeding in onion. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 187-196 (doi: 10.1186/s12870-016-0879-0).
8. Ariyanti N.A., Hoa V.Q., Khrustaleva L.I., Hirata S., Abdelrahman M., Ito S., Yamauchi N., Shigyo M. Production and characterization of alien chromosome addition lines in *Allium fistulosum* carrying extra chromosomes of *Allium roylei* using molecular and cytogenetic analyses. *Euphytica*, 2015, 206(2): 343-355 (doi: 10.1007/s10681-015-1476-2).
9. Kan L.Yu. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 131-oi godovshchine so dnya rozhdeniya akademika N.I. Vavilova «Vavilovskie chteniya — 2018»* [Proc. Int. Conf. «Vavilov Readings-2018»]. Moscow, 2018: 59-63 (in Russ.).
10. Suzuki G., Ogaki Y., Hokimoto N., Xiao L., Kikuchi-Taura A., Harada C., Okayama R., Tsuru A., Onishi M., Saito N., Do G.S., Lee S.H., Ito T., Kanno A., Yamamoto M., Mukai Y. Random BAC FISH of monocot plants reveals differential distribution of repetitive DNA elements in small and large chromosome species. *Plant Cell Rep.*, 2012, 31(4): 621-628 (doi: 10.1007/s00299-011-1178-8).
11. Korotseva I.B. *Ovoshchi Rossii*, 2015, 3(28): 54-57 (doi: 10.18619/2072-9146-2015-3-4-54-57) (in Russ.).
12. Khimich G.A., Korotseva I.B., Gins M.S., Gins V.K., Baikov A.A. *Novye i netraditsionnye rasteniya i perspektivy ikh ispol'zovaniya*, 2016, 12: 271-273 (in Russ.).
13. Kotlyar I.P., Ushakov V.A., Kaigorodova I.M., Pronina E.P. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 2(46): 34-38 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-2-34-38) (in Russ.).
14. Pivovarov V.F., Pronina E.P. *Ovoshchi Rossii*, 2013, 1(18): 4-11 (doi: 10.18619/2072-9146-2013-1-4-11) (in Russ.).
15. Pronina E.P., Ushakov V.A., Kotlyar I.P., Soldatenko A.V. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 6: 50-52 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-6-50-52) (in Russ.).
16. SHimanskii L.P., Kopylovich V.L., Sikorskii A.V., Sirota S.M., Agafonov A.F., Pronina E.P. *Ovoshchi Rossii*, 2014, 4(25): 23-27 (doi: 10.18619/2072-9146-2014-4-23-27) (in Russ.).
17. Logunova V.V., Krivenkov L.V., Gurkina L.K., Grashchenkova N.N. *Izvestiya FNTSO*, 2019, 2: 45-49 (doi: 10.18619/2658-4832-2019-2-45-49) (in Russ.).
18. Bondareva L.L. *Ovoshchi Rossii*, 2017, 1(34): 22-23 (doi: 10.18619/2072-9146-2017-1-22-23) (in Russ.).
19. Fedorova M.I., Stepanov V.A. *Ovoshchi Rossii*, 2017, 4(37): 16-22 (doi: 10.18619/2072-9146-2017-4-16-22) (in Russ.).
20. Gins M.S., Gins V.K. *Fiziologo-biokhimicheskie osnovy introduksii i seleksii ovoshchnykh kul'tur* [Physiological and biochemical bases of the introduction and selection of vegetable crops]. Moscow, 2011 (in Russ.).
21. Hasler C.M., Bloch A.S., Thomson C.A., Enrione E., Manning C. Position of the American dietetic association: functional foods. *Journal of the American Dietetic Association*, 2004, 104(5): 814-826 (doi: 10.1016/j.jada.2004.03.015).
22. Martirosyan D.M. *Functional foods and chronic diseases: science and practice (volume 8)*. Oxford, 2011.
23. Lewandowska U., Szewczyk K., Hrabec E., Janecka A., Gorlach S. Overview of metabolism and bioavailability enhancement of polyphenols. *J. Agric. Food Chem.*, 2013, 61(50): 12183-12199 (doi: 10.1021/jf404439b).
24. European Commission. *Functional foods*. Brussels, 2010 (doi: 10.2777/82512).
25. Mudry J. Functional foods, marketing of. In: *Encyclopedia of food and agricultural ethics*. P.B. Thompson, D.M. Kaplan (eds.). Springer, Dordrecht, 2014 (doi: 10.1007/978-94-007-0929-4_417).
26. Woo K.S., Hwang I.G., Kim T.M., Kim D.J., Hong J.T., Jeon H.S. Changes in the antioxidant

- activity of onion (*Allium cepa*) extracts with heat treatment. *Food Sci. Biotechnol.*, 2007, 16(5): 828-831.
27. Ficco D.B.M., de Simone V., Colecchia S.A., Pecorella I., Platani C., Nigro F., Finocchiaro F., Papa R., de Vita P. Genetic variability in anthocyanin composition and nutritional properties of blue, purple, and red bread (*Triticum aestivum* L.) and durum (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum* convar. *durum*) wheats. *J. Agric. Food Chem.*, 2014, 62(34): 8686-8695 (doi: 10.1021/jf5003683).
 28. Zhang Z., Lei M., Liu R., Gao Y., Xu M., Zhang M. Evaluation of alliin, saccharide contents and antioxidant activities of black garlic during thermal processing. *Journal of Food Biochemistry*, 2015, 39(1): 39-47 (doi: 10.1111/jfbc.12102).
 29. Adzhieva V.F., Babak O.G., Shoeva O.Y., Kilchevsky A.V., Khlestkina E.K. Molecular genetic mechanisms of the development of fruit and seed coloration in plants. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2016, 6(5): 537-552 (doi: 10.1134/S2079059716050026).
 30. Gins M.S., Gins V.K., Kononkov P.F. *Vestnik Rossiiskoi sel'skokhozyaistvennoi nauki*, 2016, 2: 55-58 (in Russ.).
 31. Gins M.S., Romanova E.V., Plyushchikov V.G., Gins V.K., Pivovarov V.F. *Funktsional'nye produkty pitaniya iz rastitel'nogo syr'ya* [Functional plant-based foods]. Moscow, 2017 (in Russ.).
 32. Kryachko T.I., Malkina V.D., Martirosyan V.V., Smirnova S.A., Golubkina N.A., Bondareva L.L. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Pishchevaya tekhnologiya*, 2019, 1(367): 22-26 (in Russ.).
 33. Malkina V.D., Kryachko T.I., Martirosyan V.V., Golubkina N.A., Seredin T.M., Pavlov L.V. *Konditerskoe i khlebopekarnoe proizvodstvo*, 2019, 3-4(180): 31-35 (in Russ.).
 34. Golubkina N.A., Seredin T.M., Koshevarov A.A., Shilo L.M., Baranova E.V., Pavlov L.V. *Mikroelementy v meditsine*, 2018, 19(1): 43-50 (doi: 10.19112/2413-6174-2018-19-1-43-50) (in Russ.).
 35. Pethybridge S.J., Kikker J.R., Hanson L.E., Nelson S.C. Challenges and prospects for building resilient disease management strategies and tactics for the New York table beet industry. *Agronomy*, 2018, 8(7): 112 (doi: 10.3390/agronomy8070112).
 36. West J.S., Townsend J.A., Stevens M., Fitt B.D.L. Comparative biology of different plant pathogens to estimate effects of climate change on crop diseases in Europe. *European Journal of Plant Pathology*, 2012, 133(1): 315-331 (doi: 10.1007/s10658-011-9932-x).
 37. Sanin S.S. V sbornike: *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii* [In: Fruit and berry growing in Russia]. Moscow, 2015, Iss. 43: 178-183 (in Russ.).
 38. Velasquez A.C., Castroverde C.D.M., He S.Y. Plant—pathogen warfare under changing climate conditions. *Current Biology*, 2018, 28(10): R619-R634 (doi: 10.1016/j.cub.2018.03.054).
 39. Ryabushkina N.A. *Biotehnologiya. Teoriya i praktika*, 2005, 5: 5-15 (in Russ.).
 40. Chen J., Shang Y.-T., Wang W.-H. Chen X.-Y., He E.-M., Zheng H.-L., Shangguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1173 (doi: 10.3389/fpls.2016.01173).
 41. Timina L.T., Engalycheva I.A. *Selektsiya i semenovodstvo ovoshchnykh kul'tur*, 2014, 45: 530-539 (in Russ.).
 42. Agafonov A.F., Timina L.T., Shestakova K.S. *Ovoshchi Rossii*, 2012, 3(16): 48-51 (in Russ.).
 43. Nayuolu M.V. *Plant viruses*. India, 2007.
 44. Makkouk K.M., Kumari S.G. Epidemiology and integrated management of persistently transmitted aphid-borne viruses of legume and cereal crops in West Asia and North Africa. *Virus Research*, 2009, 141(2): 209-218 (doi: 10.1016/j.virusres.2008.12.007).
 45. Hampton R.O., Jensen A., Hagel G.T. Attributes of bean yellow mosaic potyvirus transmission from clover to snap beans by four species of aphids (*Homoptera: Aphididae*). *Journal of Economic Entomology*, 2005, 98(6): 1816-1823 (doi: 10.1603/0022-0493-98.6.1816).
 46. Engalycheva I.A., Pavlova O.V. *Vestnik zashchity rastenii*, 2016, 3(89): 68-70 (in Russ.).
 47. Engalycheva I.A., Kozar' E.G. *Agrarnaya nauka*, 2019, S3: 79-85 (doi: 10.32634/0869-8155-2019-326-3-79-85) (in Russ.).
 48. Almási A., Csilléry G., Csömör Z., Nemes K., Palkovics L., Salánki K., Tóbiás I. Phylogenetic analysis of Tomato spotted wilt virus (TSWV) NSs protein demonstrates the isolated emergence of resistance-breaking strains in pepper. *Virus Genes*, 2015, 50(1): 71-78 (doi: 10.1007/s11262-014-1131-3).
 49. Scholthof K.B.G., Adkins S., Czosnek H., Palukaitis P., Jacquot E., Hohn T., Hohn B., Saunders K., Candresse T., Ahlquist P., Hemenway C., Foster G.D. Top 10 plant viruses in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 2011, 12(9): 938-954 (doi: 10.1111/j.1364-3703.2011.00752.x).
 50. Yu L., Zhang C., Shang H., Wang X., Wei M., Yang F., Shi Q. Exogenous hydrogen sulfide enhanced antioxidant capacity, amylase activities and salt tolerance of cucumber hypocotyls and radicles. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(3): 445-456 (doi: 10.1016/S2095-

- 3119(13)60245-2).
51. Janicka M., Reda M., Czyżewska K., Kabała K. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Functional Plant Biology*, 2018, 45(4): 428-439 (doi: 10.1071/FP17095).
 52. Ushakov A.A., Kozar' E.G., Engalycheva I.A. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 6: 133-140 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-6-133-140) (in Russ.).
 53. Ushakov A.A., Bondareva L.L., Engalycheva I.A. *Ovoshchi Rossii*, 2018, 6(44): 97-100 (doi: 10.18619/2072-9146-2018-6-97-100) (in Russ.).
 54. Kozar' E.G., Vetrova S.A., Engalycheva I.A., Fedorova M.I. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 6: 124-132 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-6-124-132) (in Russ.).
 55. Pivovarov V.F., Dobrutsкая E.G. *Ekologicheskie osnovy selektsii i semenovodstva ovoshchnykh kul'tur* [Ecological bases of selection and seed production of vegetable crops]. Moscow, 2000 (in Russ.).
 56. Polyakov A.V., Azopkova M.A., Lebedeva N.N., Murav'eva I.V. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Seriya: estestvennye nauki*, 2018, 4: 115-124 (doi: 10.18384/2310-7189-2018-4-115-124) (in Russ.).
 57. Bunin M.S., Shmykova N.A. *Ispol'zovanie biotekhnologicheskikh metodov dlya polucheniya iskhodnogo selektsionnogo materiala kapusty* [The use of biotechnological methods to obtain the initial breeding material of cabbage]. Moscow, 2004 (in Russ.).
 58. Verba V.M., Mamedov M.I., Pyshnaya O.N., Shmykova N.A. *Vestnik RASKHN*, 2010, 6: 57-59 (in Russ.).
 59. Verba V.M., Mamedov M.I., Pyshnaya O.N., Suprunova T.P., Shmykova N.A. Isolation of eggplant interspecific hybrids by the method of embryo culture. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2010, 45(5): 66-71 (in Engl.).
 60. Blakeslee A.F., Belling J., Farnham M.E., Bergner A.D. A haploid mutant in the jimson weed, «*Datura stramonium*». *Science*, 1922, 55(1433): 646-647 (doi: 10.1126/science.55.1433.646).
 61. Maluszynski M., Kasha K.J., Szarejko I. Published doubled haploid protocols in plant species. In: *Doubled haploid production in crop plants*. M. Maluszynski, K.J. Kasha, B.P. Forster, I. Szarejko (eds.). Springer, Dordrecht, 2003: 309-335 (doi: 10.1007/978-94-017-1293-4_46).
 62. Forster B.P., Heberle-Bors E., Kasha K.J., Touraev A. The resurgence of haploids in higher plants. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(8): 368-375 (doi: 10.1016/j.tplants.2007.06.007).
 63. *Advances in haploid production in higher plants*. A. Touraev, B.P. Forster, S.M. Jain (eds.). Netherlands, 2009 (doi: 10.1007/978-1-4020-8854-4).
 64. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation. *Plant Biotechnology Journal*, 2010, 8(4): 377-424 (doi: 10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x).
 65. Germanà M.A. Gametic embryogenesis and haploid technology as valuable support to plant breeding. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(5): 839-857 (doi: 10.1007/s00299-011-1061-7).
 66. Tyukavin G.B. *Osnovy biotekhnologii morkovi* [Carrot biotechnology basics]. Moscow, 2007 (in Russ.).
 67. Lichter R. Induction of haploid plants from isolated pollen of *Brassica napus*. *Zeitschrift fur Pflanzenphysiologie*, 1982, 105(5): 427-434 (doi: 10.1016/S0044-328X(82)80040-8).
 68. Pechan P.M., Keller W.A. Identification of potentially embryogenic microspores in *Brassica napus*. *Physiologia Plantarum*, 2006, 74(2): 377-384 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1988.tb00646.x).
 69. Seo M., Sohn S., Park B., Ko H., Jin M. Efficiency of microspore embryogenesis in *Brassica rapa* using different genotypes and culture conditions. *Journal of Plant Biotechnology*, 2014, 41(3): 116-122 (doi: 10.5010/JPB.2014.41.3.116).
 70. Reeta B., Dey S.S., Parkash C., Sharma K., Sood S., Kumar R. Modification of important factors for efficient microspore embryogenesis and doubled haploid production in field grown white cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) genotypes in India. *Scientia Horticulturae*, 2018, 233: 178-187 (doi: 10.1016/j.scienta.2018.01.017).
 71. Ferrie A.M.R. Microspore culture of Brassica species. In: *Doubled haploid production in crop plants*. M. Maluszynski, K.J. Kasha, B.P. Forster, I. Szarejko (eds.). Springer, Dordrecht, 2003: 205-215 (doi: 10.1007/978-94-017-1293-4_31).
 72. Smýkalová I., Větrovcová M., Klíma M., Macháček M., Gríga M. Efficiency of microspore culture for doubled haploid production in the breeding project «Czech Winter Rape». *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2006, 42(2): 58-71 (doi: 10.17221/3655-CJGPB).
 73. Domblides E.A., Shmykova N.A., Shumilina D.V., Zayachkovskaya T.V., Mineikina A.I., Kozar' E.V., Akhramenko V.A., Shevchenko L.L., Kan L.Yu., Bondareva L.L., Domblides A.S. *Tekhnologiya polucheniya udvoennykh gaploidov v kul'ture mikrospor semeistva kapustnye: metodicheskie rekomendatsii* [The technology for obtaining doubled haploids of Brassicaceae family in the culture of microspores: guidelines]. Moscow, 2016 (in Russ.).
 74. Pivovarov V.F., Bondareva L.L., Shmykova N.A., Shumilina D.V., Mineikina A.I. New generation hybrids of white cabbage (*Brassica oleracea* L. convar. *capitata* var. *alba* DC) based on doubled haploids. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2017, 1(52): 143-151 (doi: 10.15389/agrobiologia.2017.1.143eng).

75. Korottseva K.S., Domblides E.A., Domblides A.S. *Materialy konferentsii «Biotehnologiya v rastenievodstve, zhivotnovodstve i sel'skokhozyaistvennoi mikrobiologii»* [Proc. Conf. "Biotechnology in crop production, animal husbandry and agricultural microbiology"]. Moscow, 2019, 17-19 (in Russ.).
76. Domblides E.A., Kozar' E.V., Shumilina D.V., Zayachkovskaya T.V., Akhramenko V.A., Soldatenko A.V. *Ovoshchi Rossii*, 2018, 1(39): 3-7 (doi: 10.18619/2072-9146-2018-1-3-7) (in Russ.).
77. Zablotskaya E.A., Bondareva L.L., Sirota S.M. *Ovoshchi Rossii*, 2018, 1(39): 8-11 (doi: 10.18619/2072-9146-2018-1-8-11) (in Russ.).
78. Shumilina D., Korniyukhin D., Domblides E., Soldatenko A., Artemyeva A. Impact of genotype and culture conditions on microspore embryogenesis and plant regeneration in *Brassica rapa* L. ssp. *rapa*. *Plants*, 2020, 9(2): 278 (doi: 10.3390/plants9020278).
79. Kozar' E.V., Korottseva K.S., Romanova O.V., Chichvarina O.A., Kan L.Yu., Akhramenko V.A., Domblides E.A. *Ovoshchi Rossii*, 2019, (6): 3-7 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-6-10-18) (in Russ.).
80. Domblides E.A., Chichvarina O.A., Mineikina A.I., Kurbakov E.L., Kharchenko V.A., Domblides A.S., Soldatenko A.V. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 4: 8-12 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-4-8-12) (in Russ.).
81. Kozar' E.V., Domblides E.A., Soldatenko A.V. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2020, 24(1): 31-39 (doi: 10.18699/VJ20.592) (in Russ.).
82. Matsubara S., Dohya N., Murakami K. Callus formation and regeneration of adventitious embryos from carrot, fennel and mitsuba microspores by anther and isolated microspore cultures. *Acta Horticulturae*, 1995, 392: 129-138 (doi: 10.17660/ActaHortic.1995.392.15).
83. Kiszczak W., Kowalska U., Kapuścińska A., Burian M., Górecka K. Comparison of methods for obtaining doubled haploids of carrot. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2017, 86(2): 3547 (doi: 10.5586/asbp.3547).
84. Li J.-R., Zhuang F.-Y., Ou C.-G., Hu H., Zhao Z.-W., Mao J.-H. Microspore embryogenesis and production of haploid and doubled haploid plants in carrot (*Daucus carota* L.). *Plant Cell Tiss. Organ Cult.*, 2013, 112: 275-287 (doi: 10.1007/s11240-012-0235-5).
85. Vyurttis T.S., Shmykova N.A., Fedorova M.I., Zayachkovskaya T.V., Domblides E.A. *Vestnik zashchity rastenii*, 2016, 3(89): 43-44 (in Russ.).
86. Mineikina A., Bondareva L., Domblides E. The economic benefits of the production of double haploid for selection of white cabbage. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, 395: 012081 (doi: 10.1088/1755-1315/395/1/012081).
87. Vurtz T., Domblides E., Soldatenko A. Economic efficiency of obtaining carrot lines using classical and biotechnological methods. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, 395: 012084 (doi: 10.1088/1755-1315/395/1/012084).
88. Shmykova N.A., Khimich G.A., Korottseva I.B., Domblides E.A. *Ovoshchi Rossii*, 2015, 3(28): 28-31 (doi: 10.18619/2072-9146-2015-3-4-28-31) (in Russ.).
89. Domblides E.A., Shmykova N.A., Zayachkovskaya T.V., Khimich G.A., Korottseva I.B., Kan L.Yu., Domblides A.S. V sbornike: *Biotehnologiya kak instrument sokhraneniya bioraznobraziya rastitel'nogo mira (fiziologo-biokhimicheskie, embriologicheskie, geneticheskie i pravovye aspekty)* [Biotechnology as a tool for preserving the biodiversity of the plant world (physiological, biochemical, embryological, genetic and legal aspects)]. Simferopol', 2016: 28-29 (in Russ.).
90. Domblides E.A., Shmykova N.A., Belov S.N., Korottseva I.B., Soldatenko A.V. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 6: 3-9 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-6-3-9) (in Russ.).
91. Chen J., Vanek E., Pieper M. *Method for producing haploid, dihaploid and doubled haploid plants by isolated microspore culture. A01H 1/00 (2006.01)*. Application filed by Vilmorin and Cie (FR). № PCT/EP20 16/067825. Priority data 26.07.2016. Publication 02.02.2017 WO 2017/017108A1.
92. Lofti M., Alan A.R., Henning M.J., Jahn M.M., Earle E.D. Production of haploid and double haploid plants of melon (*Cucumis melo* L.) for use in breeding for multiple virus resistance. *Plant Cell Rep.*, 2003, 21(11): 1121-1128 (doi: 10.1007/s00299-003-0636-3).
93. Baktemur G., Taşkın H., Buyukalaca S. Comparison of different methods for separation of haploid embryo induced through irradiated pollen and their economic analysis in melon (*Cucumis melo* var. *inodorus*). *The Scientific World Journal*, 2013, 10: 529502 (doi: 10.1155/2013/529502).
94. Gałazka J., Niemirowicz-Szczytt K. Review of research on haploid production in cucumber and other cucurbits. *Folia Horticulturae*, 2013, 25(1): 67-78 (doi: 10.2478/fhort-2013-0008).
95. Gałazka J., Slomnicka R., Goral-Radziszewska K., Niemirowicz-Szczytt K. From pollination to DH-lines — verification and optimization of protocol for production of double haploids in cucumber. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 2015, 14(3): 81-92.
96. Domblides E.A., Shmykova N.A., Khimich G.A., Korottseva I.B., Domblides A.S. *Ovoshchi Rossii*, 2018, 5(43): 13-17 (doi: 10.18619/2072-9146-2018-5-13-17) (in Russ.).
97. Domblides E.A., Kan L.Yu., Khimich G.A., Korottseva I.B., Domblides A.S. *Ovoshchi Rossii*, 2018, 6(44): 3-7 (doi: 10.18619/2072-9146-2018-6-3-7) (in Russ.).

98. Kochieva E.Z., Suprunova T.P. Identification of inter- and intraspecific polymorphism in tomato. *Genetika*, 1999, 35(10): 1386-1389.
99. Domblides E.A., Domblides A.S., Zayachkovskaya T.V., Bondareva L.L. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2015, 19(5): 529-537 (doi: 10.18699/VJ15.069) (in Russ.).
100. Pyshnaya O.N., Mamedov M.I., Shmykova N.A., Shumilina D.V., Suprunova T.P., Dzhos E.A., Matyukina A.A. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, 55: 213-216 (in Russ.).
101. Suprunova T.P., Logunov A.N., Logunova V.V., Agafonov A.F. *Ovoshchi Rossii*, 2011, 4(13): 20-21 (in Russ.).
102. Domblides A.S. *Ovoshchi Rossii*, 2019, 5: 15-19 (doi: 10.18619/2072-9146-2019-5-15-19) (in Russ.).
103. Khimich G.A. *Ovoshchi Rossii*, 2016, 1(30): 48-49 (doi: 10.18619/2072-9146-2016-1-48-49) (in Russ.).
104. Pivovarov V.F., Shmykova N.A., Bondareva L.L., Zablotskaya E.A. *Vestnik Rossiiskoi sel'skokhozyaistvennoi nauki*, 2015, 5: 33-35 (in Russ.).