

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА»
(ФГБНУ ФНЦО)

На правах рукописи

БЕЛОВ СЕРГЕЙ НИКОЛАЕВИЧ

**СЕЛЕКЦИЯ ОГУРЦА ДЛЯ ВЕСЕННИХ ПЛЁНОЧНЫХ ТЕПЛИЦ С
ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КЛАССИЧЕСКИХ И БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ
МЕТОДОВ**

Специальность 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
кандидат сельскохозяйственных наук,
Коротцева Ирина Борисовна

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1 Ботанические и биологические особенности культуры.....	9
1.2 Основные направления селекции огурца	12
1.2.1 Селекция на гетерозис	13
1.2.2 Селекция на партенокарпию.....	15
1.2.3 Селекция на устойчивость к болезням	18
1.3 Методы получения удвоенных гаплоидов семейства Cucurbitaceae .	29
1.4 Факторы, влияющие на эффективность технологии гиногенеза	33
1.5 Пloidность растений-регенерантов и методы ее определения	39
2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	41
2.1 Агротехнологические условия проведения исследований	41
2.2 Метеорологические условия проведения исследований	43
2.3 Материалы и методы исследований.....	44
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	55
3.1 Результаты оценки коллекционных образцов огурца	55
3.2 Получение удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семяпочек	62
3.2.1 Влияние стадии развития женского гаметофита на индукцию гиногенеза	62
3.2.2 Подготовка эксплантов перед введением в культуру <i>in vitro</i>	64
3.2.3 Разработка оптимального состава питательной среды для индукции гиногенеза.....	69
3.2.4 Влияние температурной обработки на индукцию гиногенеза	76
3.2.5 Влияние состава питательной среды на регенерацию растений из гиногенного каллуса	78
3.2.6 Определение ploидности методом проточной цитометрии.....	82

3.2.7 Технология получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопылённых семянечек.....	83
3.3 Создание родительских форм для гетерозисных гибридов огурца ...	86
3.3.1 Оценка образцов огурца, полученных в культуре неопыленных семянечек	86
3.3.2 Селекция на партенокарпию.....	88
3.3.3 Селекция на устойчивость к ложной мучнистой росе (<i>Pseudoperonospora cubensis</i> (Berk. et Curt) Rostow.)	95
3.3.4 Селекция на устойчивость к мучнистой росе (<i>Sphaerotheca fuliginea</i> Poll).....	99
3.3.5 Характеристика лучших линий огурца партенокарпического типа	104
3.4 Оценка новых гибридных комбинаций по комплексу хозяйственно полезных признаков.....	109
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	117
РЕКОМЕНДАЦИИ	119
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	120
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	121
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	141

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Огурец – традиционный овощ российских огородов и наиболее доходная культура тепличных комбинатов. Широкое распространение он получил из-за высокой скороспелости, теневыносливости, урожайности и возможности получать свежие плоды практически круглый год [23; 40].

Согласно данным «Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН», в 2022 году Россия находилась на шестом месте по занимаемым площадям и четвертом – по объёму производства огурца в мире [103].

Производство тепличных овощей – одна из инновационных, наиболее динамично развивающихся сфер сельскохозяйственного производства. Эта отрасль активно внедряет передовые технологии и научные достижения, что позволяет значительно увеличить количество и качество продукции. Согласно данным, представленным ассоциацией «Теплицы России», общий объем овощей, собранных во всесезонных теплицах за первые 11 месяцев 2021 года, составил 1 274,3 тыс. тонн. Более половины этого объема приходится на огурцы (722 700 тонн) и томаты (524 300 тонн) [1].

По оценкам исследовательской компании «Технологии Роста», в 2021 году общая площадь эксплуатируемых весенних теплиц в России составляла 3298 га, весенних теплиц – 1017 га, парников – 56 га [51].

По данным ассоциации «Теплицы России», в 2022 году современные тепличные комплексы круглогодичного выращивания овощей используют 80 % импортных семян, а у некоторых высокотехнологичных тепличных комбинатов зависимость от зарубежных семян достигает 100 % [52].

В рамках программы импортозамещения и для выполнения задач, поставленных в Доктрине продовольственной безопасности Российской Федерации (утвержденной Указом Президента Российской Федерации от 21 января 2020 г. N 20), необходимо создание отечественных короткоплодных гибридов

огурца партенокарпического типа универсального назначения, устойчивых к болезням и имеющих стабильно высокую выраженность женского пола [53].

Для создания родительских форм гетерозисных гибридов огурца, которые бы отвечали всем вышеуказанным параметрам, при использовании классических методов селекции зачастую требуется не менее 5-7 лет [93]. В мировой практике для ускорения селекционного процесса широко используются методы биотехнологии, например получение удвоенных гаплоидов. Культура неопылённых семяпочек позволяет получить гомозиготные линии огурца за период от 1 до 2 лет [41]. Несмотря на успехи биотехнологии в этой области, в настоящее время нет универсальной технологии получения удвоенных гаплоидов огурца, позволяющей получать линии из любого, интересующего селекционера материала. Разработка новых и усовершенствование существующих методов получения удвоенных гаплоидов огурца повысит эффективность и ускорит процесс получения селекционных линий.

Цель исследования. Создать линии огурца партенокарпического типа для весенних пленочных теплиц, характеризующиеся комплексом хозяйственно полезных признаков, с использованием классических и биотехнологических методов селекции для получения отечественных конкурентоспособных гибридов.

Задачи:

1. Провести оценку исходного материала огурца по основным хозяйственно полезным признакам и выделить наиболее ценные образцы для дальнейшего использования в селекции.

2. Оптимизировать отдельные элементы технологии получения ДН (удвоенных гаплоидов) растений огурца в культуре неопыленных семяпочек *in vitro*.

3. Создать линейный материал, характеризующийся комплексом хозяйственно полезных признаков: скороспелостью, женским типом цветения, высоким уровнем партенокарпии, устойчивостью к настоящей и ложной мучнистой росе.

4. Получить перспективные гибридные комбинации огурца на основе новых созданных линий.

Научная новизна. Разработана технология получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семяпочек *in vitro*, которая позволяет достичь индукции гиногенеза более 60%.

Впервые в России, в культуре неопыленных семяпочек огурца, получены ДН-линии из 12 генотипов, показавшие высокую выравненность по основным морфологическим признакам.

Подобран оптимальный способ механического раскрытия завязи с использованием препаровальной иглы, упрощающий процесс извлечения семяпочек и позволяющий уменьшить их травмирование, по сравнению с традиционным методом поперечного и продольного разрезания завязи скальпелем.

Показано, что добавление нитрата серебра в концентрации 10 мг/л и TDZ в 0,04-0,2 мг/л, к индукционным питательным средам способствует увеличению количества введенных в культуру неопыленных семяпочек, образующих морфогенный каллус, из которого развиваются ДН-растения.

Созданы оригинальные гиноцийные линии огурца, сочетающие высокую степень партенокарпии с устойчивостью к настоящей и ложной мучнистой росе.

Теоретическая и практическая значимость. Усовершенствована технология получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семяпочек *in vitro* для ускоренного создания линий с необходимым набором признаков.

Получен принципиально новый исходный материал – удвоенные гаплоидные линии огурца для селекции и генетических исследований

Получен ценный линейный материал для гетерозисной селекции, с признаками: женский тип цветения, высокая степень партенокарпии, устойчивость к настоящей и ложной мучнистой росе и другими хозяйственно полезными признаками.

Получены перспективные гибридные комбинации огурца партенокарпического типа с высокой урожайностью и товарностью плодов для

выращивания в пленочных необогреваемых теплицах и соответствующие запросам как потребителей, так и производителей.

Создан и передан на государственное испытание в ФГБУ «Госсорткомиссия» гибрид огурца партенокарпического типа для весенних теплиц, характеризующийся комплексом хозяйственно полезных признаков – Денди F₁.

Методология и методы исследования. Теоретические исследования основаны на анализе научных данных из открытых источников информации. Эксперименты проведены с использованием стандартных методик с различными модификациями и последующей статистической обработкой результатов.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Элементы технологии получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семяпочек *in vitro*.

2. Новые оригинальные линии и гибридные комбинации огурца с комплексом хозяйственно полезных признаков.

Степень достоверности. Достоверность результатов исследований обеспечена проведением опытов в соответствии с существующими методиками. Опыты были заложены с необходимым числом повторностей и достаточным объемом выборки. Полученные данные были статистически обработаны с применением дисперсионного анализа.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы доложены на: Всероссийской научно-практической конференции «Генетические ресурсы растений для генетических технологий: к 100-летию Пушкинских лабораторий ВИР» (2022 г., Россия, г. Санкт-Петербург, ВИР); IX Международной научно-практической конференции «Современные тенденции в селекции и семеноводстве тыквенных культур. Традиции и перспективы» (2022 г., Россия, п. ВНИИССОК, ФГБНУ ФНЦО); V Международной научной конференции «Генетика и биотехнология XXI века проблемы, достижения, перспективы» (2022 г., Республика Беларусь, г. Минск, ГНУ ИГиЦ НАНБ); XXIII Международной конференции молодых ученых «Биотехнология в

растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии» (2023 г., Россия, г. Москва, ФГБНУ ВНИИСБ).

Публикация результатов исследований. По теме диссертации автором опубликовано 9 научных работ, из которых 6 – в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 1 заявка на селекционное достижение.

Личный вклад. Все представленные в диссертации результаты были получены лично автором. Соискателю принадлежат: разработка программы исследования, проведение экспериментов, теоретическое обобщение полученных результатов, подготовка в соавторстве к публикации научных статей и материалов конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа представлена на 147 страницах, включая введение, обзор литературы, основную часть, содержащую 29 рисунков, 31 таблицу, заключение, рекомендации, список сокращений и условных обозначений, библиографический список, включающий 200 источников, в том числе 140 на иностранном языке, 5 приложений.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Ботанические и биологические особенности культуры

Огурец посевной (*Cucumis sativus* L.) – вид однолетнего травянистого растения, принадлежащего к роду *Cucumis* L., семейства тыквенных (Cucurbitaceae Juss.). В отличие от остальных 66 видов рода *Cucumis* L. огурец посевной характеризуется наличием 14 хромосом ($2n = 14$). Остальные виды рода имеют 24 хромосомы ($2n = 24$) или четное количество хромосом, кратное 12. Огурец посевной очевидно произошел от вида с 24 хромосомами, предположительно, через потерю или редукцию части хромосом. Этот эволюционный процесс сопровождался изменениями в геномной структуре, однако седьмая хромосома огурца сохранилась без значительных изменений в процессе его эволюции [199].

Считается, что центр происхождения этой культуры находится на территории Индо-Гангской равнины. Происхождение огурца подтверждается наличием его дикого предка (*C. sativus* var. *hardwickii*) [84]. Первая волна распространения культуры огурца произошла около 2000 лет назад, когда огурец попал в Китай. Вторая волна началась между 500 и 1300 годами нашей эры, когда огурец распространился по всей Европе [199].

Корневая система стержневого типа, с сильно развитым главным корнем, достигающим один метр в длину, и сильно разветвленными боковыми корнями. Корни сосредоточены в почве на глубине до 25 сантиметров, радиально могут расходиться до полутора метров [32].

Главный побег взрослого растения стелющийся, ветвящийся, в сечении круглый или округло-гранёный, опушённый и лиановидный. Его длина варьирует в зависимости от сорта и условий произрастания и в хороших условиях может достигать 5 метров. Растения по длине стебля можно разделить на четыре группы: кустовые, коротко – , средне – и длинноплетистые. Растения с более коротким стеблем обычно характеризуются более коротким вегетационным периодом и более ранним плодоношением. На главном стебле развиваются боковые побеги (плети) первого порядка, на которых, в свою очередь, формируются плети второго

порядка и так далее Растения по типу ветвления можно классифицировать на несколько групп: одностебельные растения (один основной стебель и не образуют боковых побегов); слабоветвистые растения (от 1 до 4 боковых побегов); средневетвистые растения (от 5 до 8 боковых побегов); сильноветвистые растения (более 8 боковых побегов) [40].

Листья огурца обычно имеют поочередное расположение на стебле, хотя супротивное расположение также встречается. Листовая пластинка имеет цельную лопастную форму. Края листовой пластинки могут быть как цельнокрайними, так и пильчатыми. С обратной стороны черешка можно заметить выемку. Поверхность листьев обычно опушенная. Форма листьев обычно сердцевидная, округлая или овальная, но может варьировать в зависимости от сорта, так же, как и его размеры. По длине листья растений могут быть короткими (менее 12 см), средними (от 12 до 15 см) и длинными (более 15 см), по ширине: малые (менее 15 см), средние (от 15 до 20 см) и большие (более 20 см). Нижние листья растений обычно меньше по размеру и имеют более округлую форму по сравнению с верхними листьями. В благоприятных условиях, когда достаточно влаги и питательных веществ, листья могут достигать 30 см в длину. Однако в условиях засухи или перегрева, листья могут быть меньше, около десяти сантиметров в длину [23].

Огурец перекрестноопыляющееся энтомофильное растение. Цветки огурца раздельнополые. На одном растении располагаются как тычиночные, так и пестичные цветки, причем пестичные – обычно располагаются на боковых ветвях. Мужские цветки огурца образуются в пазухах листьев по 5-7 штук, образуя соцветие в виде щитка. Чашечка цветка бокаловидной формы, венчик желтого цвета состоит из пяти лепестков. В каждом цветке пять тычинок, четыре из которых сросшиеся попарно, а пятая свободная. Женские цветки крупнее мужских и имеют опушенную эллипсоидную нижнюю завязь. Рыльце пестика трех или пятираздельное. Опушение завязи делится на три типа: простое, сложное и смешанное. При простом опушении волоски (шипы) находятся непосредственно на поверхности завязи. При сложном опушении волоски располагаются на пузырьчатых вздутиях. Смешанное опушение представляет собой комбинацию

простого и сложного типов. В гермафродитном цветке завязь может быть полунижняя и нижняя. Чашечка бокаловидная, чашелистики ланцетовидные или шиловидные, а пестик окружен пятью тычинками. [41].

Плод – мясистая ложная ягода (тыква), с гладкой или бугристой поверхностью, которая может иметь от трех до пяти семенных камер. Форма плодов варьирует от шаровидной до змеевидной, а длина, в технической зрелости, составляет от 5 до 70 см. В зависимости от сорта окраска зеленца может быть салатовой или зеленого цвета различной интенсивности. Поверхность зеленца огурца может быть мелкобугорчатой, крупнобугорчатой, гладкой глянцевой или гладкой шероховатой. В пищу употребляются плоды в возрасте от 8 до 12 дней. Окраска плодов в биологической спелости может быть от молочно-белой до коричневой. Окраска опушения возможна: белая, коричневая (бурая) и черная [40].

Семена внутри плодов крупные, продолговатой формы, желтовато-белые, их количество может достигать 400 штук и более. Масса 1000 семян составляет от 16 до 35 граммов. На юго-востоке Китая известны случаи выращивания огурцов с плодом до одного метра в длину и десяти сантиметров в диаметре [45].

При благоприятных условиях семена огурца дают всходы на 4-6 сутки после посева. Оптимальная температура для прорастания семян – от 25 до 35 °С. Первый лист образуется через 5-6 суток после появления всходов. Боковые побеги образуются после образования на главном стебле у скороспелых сортов 4-6 листьев, у позднеспелых сортов – 6-8 листьев. Первыми распускаются цветки соцветий, расположенных в пазухах нижних листьев. Цветение распространяется снизу вверх и с главного стебля на боковые побеги. Ранние сорта огурца начинают плодоносить уже на 32-45 день после посева. Среднеранние сорта плодоносят на 46-55 день, а поздние только по истечении 56 дней [60]. Жизнеспособность пыльцы зависит от температуры воздуха. При снижении температуры до 17 °С жизнеспособность пыльцы не превышает 25 %, а при температуре ниже 12 °С она становится стерильной [7].

Плоды огурца имеют низкую калорийность – всего 14 килокалорий на 100 грамм продукта. Большая часть их массы (около 95 %) приходится на воду, на долю

сухого вещества приходится около 4-6 % от общей массы. Состав сухого вещества включает сахара (около 2%), белки (0,6-1 %), жиры (0,1 %), клетчатку (0,5-0,7 %). Содержание пектиновых веществ – 0,4 %. Огурцы содержат много калия – до 196 миллиграммов на 100 грамм, а также фосфор, серу, магний, железо и другие микроэлементы. Плоды огурца богаты витаминами: аскорбиновая кислота (витамин С), каротин (провитамин А), тиамин (витамин В1), рибофлавин (витамин В2), фолиевая и пантотеновая кислоты [40].

В соответствии с рекомендациями Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН и Всемирной организации здравоохранения, в ежедневном рационе человека должно содержаться не менее 400 г овощей и фруктов [103].

1.2 Основные направления селекции огурца

Результаты селекционной работы по созданию гибридов огурца должны отвечать требованиям современного рынка, производства и конечных потребителей. Селекция остается наиболее эффективным и экологически безопасным способом повышения урожайности и качества продукции в сельском хозяйстве. Использование пестицидов, даже в малых количествах, может снижать диетические качества овощей, увеличивать себестоимость продукции [22].

В первой половине XX века основным направлением селекции огурца было создание скороспелых и высокоурожайных сортов. В это время также проводились теоретические и практические исследования в области селекции, разрабатывались методы получения семян и способы учета признаков растений [22; 60].

К 1960 году было необходимо создание родительских форм для получения гибридов и исходного материала для выведения новых сортов огурца. Велась селекция на скороспелость, продуктивность, вкусовые и технологические качества, уделялось внимание устойчивости новых сортов к болезням и неблагоприятным факторам окружающей среды, а также их пригодности для механизированной уборки [22; 60].

На сегодняшний день селекция огурца ориентирована на создание высокопродуктивных гибридов, адаптированных к различным условиям выращивания, по направлениям использования. Для открытого грунта создаются сорта и гибриды, приспособленные к механизированному возделыванию и уборке. В защищенном грунте создаются теневыносливые и менее требовательные к теплу сорта, способные плодоносить круглый год. Очень важна селекция на устойчивость к болезням и вредителям. Не маловажным является направление селекции на улучшение качества плодов [22; 41].

Для северных регионов создаются скороспелые и устойчивые к перепадам температур гибриды, а для южных – сорта с разными сроками созревания, обеспечивающие постоянное наличие свежей продукции. Также ведется работа по усовершенствованию методов селекции, включая использование биотехнологических и физиолого-биохимических подходов, с целью ускорения селекционного процесса [41].

1.2.1 Селекция на гетерозис

Использование гетерозиса в селекции овощных культур позволяет повысить урожайность, качество плодов и устойчивость растений к биологическим и экологическим стрессам [149].

Началом гибридной селекции считают 1920 год [83]. В 1924 году были проданы первые несколько бушелей гибридных семян кукурузы [81] и в ее производстве начался стремительный переход от свободноопыляющихся сортов к гибридам [56].

К классическим гипотезам генетических механизмов гетерозиса относятся теория доминирования [86; 130] и сверхдоминирования, основанные на аллельных взаимодействиях [92; 117; 182] и эпистаз, основанный на неаллельных взаимодействиях [124; 172; 177; 181]. Сочетание этих генетических механизмов в каждом случае может происходить с различным долевым участием [13].

Гетерозис – это максимальное состояние проявления гетерозиготности, которого успешнее всего можно достичь путем скрещивания генетически различных самоопыленных гомозиготных линий [8].

Впервые явление гетерозиса среди овощных культур было описано на примере огурца [149]. Было отмечено, что урожайность гибридов F_1 превосходит родительские линии от 26 до 39 % [117].

Урожайность – это сложный признак, из-за его низкой наследуемости и сильного влияния окружающей среды. Наиболее эффективным методом селекции для повышения урожайности огурцов считается отбор по признакам: раннеспелость, тип цветения, длина и диаметр плода, количество плодов в узле и на растении [82; 197].

Ушанов, Миронов, Франц (2021) в условиях открытого грунта отмечали, для партенокарпических гибридов огурца Кайман F_1 и Хоббит F_1 , высокий положительный эффект гетерозиса и сверхдоминирование по наследованию скороспелости, урожайности, числу плодов на растении и средней массе плода, а отрицательные показатели были отмечены по раннеспелости [54].

В исследовании Ушанов, Ульянов, Миронов (2022) в условиях малообъемной технологии отметили высокий положительный эффект гетерозиса и сверхдоминирование по урожайности и числу плодов с одного растения и отрицательные показатели по раннеспелости («всходы-цветение») и средней массе плода для гибрида Дружный (F_1 I 73514 x I 74011) и обратного гибрида I7 3514 x I 7 4011. Для признака раннеспелость («всходы-цветение») было выявлено промежуточное наследование [55].

Мокрянская, Гороховский (2021) наблюдали гетерозис трех типов (конкурсный, истинный и гипотетический) с положительным эффектом в весенне-летнем и летнем оборотах пленочных теплиц и открытом грунте [31].

Белокопытова (2019) зафиксировала, что при скрещивании родительских линий огурца, выращенных в разных экологических зонах, ранняя и общая урожайность гибридных комбинаций будет выше по сравнению с гибридной комбинацией, чьи родительские формы были выращены в одной экологической

зоне [4]. Прибавка урожая при использовании эколого-географического принципа также были отмечены в работе Мещерова (1957) [30] и Ghaderi, Lower (1979) [112].

1.2.2 Селекция на партенокарпию

Партенокарпия была впервые замечена в конце 1800-х годов [185]. Noll в 1902 году впервые ввел термин «партенокарпия» для описания образования бессемянных плодов огурцов без функционального опыления или других стимулирующих факторов [152].

Использование партенокарпических гибридов может потенциально решить проблему снижения урожайности из-за отсутствия опылителей или неблагоприятных условий окружающей среды. Однако это не всегда эффективное решение, так как у бессемянных плодов может снижаться качество плодов в результате нарушения генетической стабильности растений [100].

Ауксин и гиббереллин являются важными растительными гормонами, которые могут вызвать искусственную партенокарпию у различных растений, включая огурцы и арбузы. Важно проводить исследования и эксперименты, чтобы определить оптимальные условия и методы применения этих гормонов для получения максимальной выгоды от партенокарпии в сельскохозяйственных культурах [111].

Использование гормонов может повлиять на размер, форму и упругость плодов огурца. В исследовании Qian et al. (2008), успешно индуцировала партенокарпию у огурца обработка NAA (1-Нафталинуксусная кислота), которая не повлияла на внешний вид и питательные характеристики огурцов при сборе урожая и после хранения, а обработка CPPU (Форхлорфенурон) увеличила партенокарпию и повысила упругость мякоти при сборе урожая, но снизила содержание фенольной кислоты и витамина С после хранения. В группе гиббереллинов обработка GA₃ (гиббереллиновая кислота) не повлияла на степень партенокарпии, в отличие от – GA₄₊₇, которая так же снижала упругость мякоти, но увеличивала общее содержание флавоноидов и белка после хранения [95].

Степень проявления партенокарпии значительно зависит от условий выращивания, таких как температура, длина дня, освещенность и обеспеченность элементами питания [5; 14; 25; 26; 35]. Высокая температура может подавлять партенокарпию, блокируя синтез ауксина и гиббереллина в семяпочках огурца [145]. Условия короткого светового дня могут усилить партенокарпию, повышая активность ауксина [12]. Максимальное количество растений с партенокарпией наблюдается в условиях короткого дня и высокой температуры. Эти факторы действуют совместно и не эффективны в других комбинациях [46].

При создании гетерозисных гибридов партенокарпического огурца родительские линии должны обладать хорошо выраженной партенокарпией. У гибридов первого поколения между партенокарпическими и не партенокарпическими сортами отмечается слабое проявление партенокарпии. При беккроссе гибридов с родительской формой партенокарпического типа степень партенокарпии возрастает. В поколении F_2 не наблюдается четко различающихся по партенокарпии групп гибридов и растения проявляют большое разнообразие по этому признаку [26; 113].

При селекции на партенокарпию Sun, Lower, Staub (2006) рекомендуют использовать селекционные методы, такие как отбор и гибридизация. Однако эффективность отбора, вероятно, будет различаться в зависимости от генотипа популяции и условия окружающей среды, поэтому важно проводить повторную оценку потомства. Рекомендуется проводить тестирование в разных условиях и использовать различные поколения потомства (например, F_3 и F_4). Это позволит получить уникальные линии с высокими и устойчивыми показателями партенокарпии в различных условиях выращивания [186].

Результаты генетических исследований партенокарпии огурца были противоречивы в течение последних нескольких десятилетий. Некоторые исследования указывают на моногенное, в то время как другие – предполагают полигенное наследование, при котором несколько генов участвуют в определении признака партенокарпии [25].

Первые исследования на эту тему провели Wellington, Hawthorne (1928). Они обнаружили, что гибриды, полученные от скрещивания партенокарпического и не партенокарпического сортов, в первом поколении не всегда давали бессемянные плоды. Только во втором поколении некоторые плоды были партенокарпическими. Это позволило предположить, что признак партенокарпии имеет неполное доминирование [198]. Впоследствии другие ученые подтвердили эти результаты, установив, что ген «Р» контролирует партенокарпию у огурца по принципу неполного доминирования. Гомозиготные растения «РР» образуют партенокарпические плоды сразу, а гетерозиготные «Рр» позже и в меньшем количестве. Гомозиготные рецессивные растения «рр» вообще не образуют партенокарпических плодов [159; 158].

Другие ученые наблюдали, что партенокарпия может контролироваться не только одним рецессивным геном [59; 115]. В своем исследовании, Kvasnikov et al. (1970) пришли к выводу, что партенокарпия регулируется несколькими не полностью рецессивными генами [146].

Исследования Живницкой и Гусевой (1983) показали, что партенокарпия гибридов огурца в первом поколении в значительной степени определяется генотипами исходных форм, использованных в гибридизации. Проявление партенокарпии у этих гибридов может варьировать от положительного гетерозиса до промежуточного уровня и даже отрицательного неполного доминирования [18].

Результаты De Ponti, Garretsen (1976) и El-Shawaf, Bakera (1981) также указывают на то, что партенокарпия у огурца может быть обусловлена несколькими генами [87; 98].

Генетический анализ Gou et al. (2022) подтверждает, что партенокарпия у разных экотипов огурцов контролируется множеством локусов и генов с неполным доминированием [100].

Несмотря на то, что партенокарпия контролируется генетически, это очень сложный признак, который изменяется в онтогенезе. По литературным данным плоды у огурца завязываются в нижних узлах хуже, чем в верхних. Завязывание

плодов без опыления в значительной степени зависит от мощности растений, нагруженности их завязями [11; 45].

1.2.3 Селекция на устойчивость к болезням

Селекция на устойчивость к болезням обеспечивает высокий экономический эффект в сравнении с другими методами защиты растений [119].

Для определения толерантного и устойчивого к возбудителям материала необходимо создание инфекционного фона на изолированных участках теплицы/поля или в лабораторных условиях. В качестве инфекции используют местные популяции возбудителя. При отсутствии устойчивых исходных форм используют межвидовую гибридизацию, а также селекцию на толерантность. Важно выводить сорта с групповым иммунитетом к нескольким болезням. Внимание должно быть сосредоточено на заболеваниях, наиболее опасных для соответствующей зоны или типа теплиц, определенного культурооборота. Для успешного выделения ценных устойчивых форм следует создавать оптимальные условия для развития патогенов и учитывать расовый состав возбудителей. Внешние условия сильно влияют на устойчивость к болезням, поэтому к оценке в неконтролируемых условиях надо относиться очень осторожно и оценку на устойчивость целесообразно делать в контролируемых условиях среды. Для точной оценки селекционного материала необходимо использовать совместную оценку полученных образцов с устойчивыми и восприимчивыми сортами в качестве контрольных образцов. При выведении болезнеустойчивых сортов, подбирают родительские формы, происходящие из разных географических зон, чтобы увеличить генетическую изменчивость за счет создания многолинейных и гибридных сортов [60].

Огурец поражается вирусами: *Cucumber mosaic virus* (CMV), вирус огуречной мозаики (ВОМ-1); *Cucumber green mottle mosaic tobamovirus* (CGMMV), вирус зелёной крапчатой мозаики огурца (ВЗКМО); *Cucumber Vein Yellowing Virus* (CVYV), вирус жёлтых жилок огурца, а также вириодом бледноплодности огурца

Cucumber pale fruit viroid (CPFVd) [6]. Устойчивость к ВОМ-1 обеспечивает доминантный ген Cm_w [196].

Поражение бактериальными болезнями, вызывается семейством бактерий *Pseudomonadaceae* из класса Gamma Proteobacteria. В пленочных теплицах вредоносно поражение угловатой пятнистостью листьев огурца *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* (Smith et Bryan) Young et al. Хлоротичная пятнистость листьев огурца *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* van Hall. встречается намного реже и мало вредоносна, т.к. страдают только листья [6].

Большинство гнилей корней и прикорневой зоны вызываются фитопатогенными грибами и грибоподобными организмами, вызываемые почвенными грибами рода *Pythium* (*P. debaryanum* R. Hesse, *P. ultimum* Trow, *P. aphanidermatum* (Edson) Fitzp.); рода *Fusarium* (*F. oxysporum* Schlecht., *F. solani* (Mart.) Sacc., *F. culmorum* (W.G.Sm.) Sacc.), а также *Rhizoctonia solani* J.G. Kuhn, *Ascochyta cucumis* Fautrey et Roum., *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) deBary. Споры этих патогенов могут проникать в растения через повреждения в тканях или через почву. Устойчивые сорта и виды растений не стимулируют прорастание этих спор, что является отличительным признаком их устойчивости. Однако устойчивость растений не абсолютна, так как при возникновении травм корней и стеблей, что случается довольно часто, патогены могут проникнуть в незащищенное растение [6; 20].

Возбудители трахеомикозного увядания огурца – грибы отдела Аскомицеты: *Fusarium oxysporum* Schltdl. (Ascomycota: *Nectriaceae*); *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold и *V. dahliae* Kleb. (Ascomycota: *Plectosphaerellaceae*). Общий симптом, это увядание, вызванное поражением проводящей системы растения. При вертициллёзе симптомы появляются на взрослых растениях. Заболевание начинается как пожелтение с последующим отмиранием части листа, и полным увяданием всей листовой пластинки. Фузариоз первоначально может проявиться на рассаде в виде корневой гнили. По мере развития растений наблюдается характерное частичное привядание листьев [6; 20].

Аскохитоз, или чёрная микосфереллёзная стеблевая гниль огурца — это заболевание огурцов, которое широко распространено в теплицах и поражает листья, стебли и плоды растений. При развитии болезни увеличивается доля нестандартной продукции и растение преждевременно погибает из-за излома стебля. Болезнь вызывается грибом *Didymella bryoniae* (Fuckel) Rehm (Ascomycota: *Pleosporales*). Бесполой (анаморфной) стадия – *Ascochyta cucumis* Fautr. et Roum. = *Mycosphaerella cucumis* (Fautrey et Roum.) W.F. Chiuet J.C. Walker, который сохраняется в растительных остатках и семенах [6; 20].

Возбудителем серой гнили огурца является гриб *Botrytis cinerea* Pers. (Ascomycota: *Sclerotiniaceae*). Заболевание поражает свежие раны на растениях, которые могут быть механическими или естественными. Раны могут образовываться возле плодоножки, на вершине плода или в основании стеблей [6].

Массовую гибель огурца способна вызвать в теплицах и в открытом грунте белая гниль огурца. Возбудитель болезни *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Vary = *Whetzelinia sclerotiorum* (Lib.) Korf et Dumont (Ascomycota: *Sclerotiniaceae*), развивается на корнях, стеблях, черешках, листьях и на плодах огурца. Гриб выделяет токсические вещества, убивающие клетки растения-хозяина. В ранний период молодые растения погибают от склероциальной гнили стеблей, во второй половине лета большей частью поражаются плоды [6].

Кладоспориоз огурца – это заболевание, которое вызывает отмирание листьев, поражает плоды огурца, ухудшая их качество и количество. Оно вызывается *Cladosporium cucumerinum* Ellis et Arthur (Ascomycota: *Mycosphaerellaceae*). В случае высокой влажности и температуры заболевание может быстро распространяться на соседние растения. Внешними симптомами являются появление на листьях, черешках и плодах растения небольших коричневых пятен, которые со временем могут увеличиваться в размерах и приводить к отмиранию листьев. На плодах образуются немного углублённые маслянистые, а позднее подсыхающие пятна, на которых развивается обильное спороношение гриба в виде серо-оливкового налёта [6].

Ризоктониоз — заболевание растений семейства Тыквенные, вызываемое грибами *Thanatephorus cucumeris* (A.B. Frank) Donk (Basidiomycota: *Ceratobasidiaceae*). Бесполоая (анаморфная) стадия – *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn. Заболевание проявляется в виде чёрных пятен на корнях и нижней части стебля растений, что может привести к гибели растения [6].

Альтернариоз проявляется в начале плодообразования на листьях, постепенно усиливаясь к концу вегетации. Возбудители – *Altemaria cucumerina* (Ellis et Everh.) J.A. Elliott, *A. tenuissima* (Nees) Wiltshire, *A. alternata* (Fr.) Keissl. (Ascomycota: *Pleosporaceae*) [6].

Антракноз вызывается грибами *Colletotrichum orbiculare* (Berk.) (Ascomycota: *Glomerellaceae*), развивается на листьях, стебле, плодах. Заболевание может привести к снижению содержания сахаров и органических кислот в плодах, что в свою очередь может ухудшить их вкусовые качества [6].

Ложная мучнистая роса – заболевание огурца открытого и защищенного грунта. Болезнь распространена более чем в 80 странах на всех континентах [140]. Поражение растений может быть от 30 % до полной гибели урожая [34; 190].

Симптомы заболевания проявляются на настоящих листьях в период начала плодоношения. На верхней стороне листа и вдоль главных жилок развиваются крупные жёлтые пятна размером до 2-3 см. Пятна позже сливаются, покрывая большую часть пластинки. В центре пятна ткань некротизируется, приобретает тёмно-коричневую или тёмно-серую окраску, лист быстро засыхает, скручивается, края листьев выворачиваются вверх, и вскоре весь лист засыхает, может отломиться листовая пластинка, тогда на растении остаются лишь одни черешки. Потеря листовой пластинки задерживает процесс завязывания плодов и их нормальное развитие. Зрелые плоды слабо окрашены и безвкусны [6].

Ложная мучнистая роса у огурца вызывается возбудителем *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. et. Curt.) Rostow., относящимся к царству *Chromista*, подотделу *Peronosporomycotina*, классу *Peronosporomycetes* (первоначально описанный как *Oomycetes*), порядку *Peronosporales*, семейству *Peronosporaceae* [121; 140; 195].

Первичным источником инфекции являются пораженные остатки растений, в тканях которых сохраняются ооспоры. Весной они прорастают в первичные зооспорангии, из которых выходят зооспоры. В период вегетации зооспоры попадают с каплями влаги на ткань растения хозяина. Обычно зооспоры проникают в ткань листа через устьица и механические повреждения. Питается гриб посредством присосок (гаусторий), внедряющихся в клетки ткани растения. Зимует гриб в стадии ооспоры [3].

В естественных условиях инкубационный период длится от 4 до 12 дней, в зависимости от климатических условий и генотипа хозяина. На начальной стадии инфекционного процесса благоприятный температурный режим составляет от 25 до 30 °С днем и от 10 до 15 °С ночью. Лучшая освещенность в инкубационный период способствует развитию болезни, что приводит к массовому поражению

На скорость развития симптомов существенное влияние оказывает температура. При низких температурах, происходит задержка развития симптомов, в то время как при более высоких температурах усиливаются развитие симптомов, ускоряя прогресс поражения от хлоротического до некротического [140]. В условиях открытого грунта жаркие и сухие погодные условия усиливают некротизацию поражений и ведут к гибели *P. Cubensis* на листьях [140].

Динамика развития болезни на сортообразцах с разной степенью устойчивости к ложной мучнистой росе неодинакова. Высокоустойчивые – сохраняют некоторую устойчивость на протяжении всего периода вегетации, среднепоражаемые, и особенно неустойчивые образцы огурца, характеризуются быстрыми темпами нарастания болезни. Максимальное заражение как на устойчивых, так и на сильно поражаемых сортообразцах огурца наблюдается в период массового плодоношения [178].

Устойчивость к ложной мучнистой росе изучалась многими исследователями, но полученные результаты различались и противоречили друг другу. Jenkins (1946) и Barnes, Epps (1954) предполагают, что устойчивость огурца к пероноспорозу наследуется полигенно [129; 68]. Fanourakis, Simon (1987), Van Vliet, Meijssing, (1974, 1977), пришли к выводу, что устойчивость к ложной

мучнистой росе связана с одним рецессивным геном [102; 193; 194]. Doruchowski, Lakowska-Ryk (1992), Shimizu et al. (1963) обнаружили, что этот признак находится под контролем трех рецессивных генов [89; 184]. Petrov et al. (2000) выявили, что наследование устойчивости идет по типу неполного доминирования и обусловлено одним или двумя генами [169]. Pershin, Medvedeva, Medvedev (1988) определили, что устойчивость контролируется тремя основными генами, с частичным доминированием [157]. Call (2012) и Kozik et al. (2013) установили, что этот признак могут контролировать от одного до трех генов [75; 118]. Badr, Mohamed (1998), Barnes (1948), El-Hafez et al. (1990) определили, что устойчивость, является результатом эпистатического взаимодействия между доминантными генами восприимчивости и рецессивными генами устойчивости [67; 70; 128].

Большинство используемых в производстве сортов и гибридов огурца не обладают достаточной устойчивостью к пероноспорозу. Поэтому одно из основных условий получения гарантированных урожаев огурца в сложившихся условиях эпифитотии ложной мучнистой росы – правильный выбор сорта.

Среди достижений отечественной селекции следует особо отметить повышенную устойчивость к ложной мучнистой росе сортов, созданных в условиях Дальневосточного региона [21], сорта Крымской опытно-селекционной станции [24].

Наиболее устойчивы к пероноспорозу японские сорта: Sadao rishu, Дзибаи, Хиган Фусинари, Tropical slicer. Повышенную устойчивость к ложной мучнистой росе имели и польские гибриды из Скерневиц, такие, как Aladyn (SKW 190), Heron (SKW 290) и Parys (SKW 390) [24].

Аникина И.И. при оценке в Московской области Московская области 120-ти образцов огурца различного происхождения на искусственном инфекционном фоне выявила, что наиболее устойчивыми к ложной мучнистой росе оказались образцы из США: Sampson, Dixie, Polaris; из Нидерландов: Bilair F₁, Breslo F₁ [2].

В лаборатории селекции и семеноводства тыквенных культур ВНИИССОК, в настоящее время ФГБНУ ФНЦО, ведется непрерывная работа по созданию устойчивых к ложной мучнистой росе сортов и гибридов огурца. В селекции

пчелоопыляемых сортов и гибридов огурца для открытого грунта уже достигнуты неплохие результаты и был создан ряд сортов и гибридов, выносливых к ложной мучнистой росе: Водолей, Электрон 2, Единство, Водопад, Дебют F₁, Крепыш F₁, Брюнет F₁. Позже были созданы 2 гибрида огурца партенокарпического типа Красотка F₁ и ВНИИССОК 1 F₁, у которых, наряду с комплексом хозяйственно полезных признаков, присутствует и толерантность к пероноспорозу. Однако в последние годы, сильно выросли требования к гибридам огурца для открытого грунта и пленочных теплиц. В связи с этим была проведена большая работа по селекции родительских форм огурца, которые могли бы послужить исходным материалом для создания новых конкурентоспособных гибридов огурца партенокарпического типа, в том числе и по выносливости к пероноспорозу.

Учеными ВИР и его филиалов, проведены многолетние скрининги коллекции огурца по устойчивости к ложной мучнистой росе, на Крымской опытно-селекционной станции ВИР, Майкопской опытной станции ВИР, в Московском отделении ВИР, Волгоградской опытной станции ВИР. В результате исследований установлено, что число устойчивых и относительно устойчивых образцов составляет от 1,2 до 5,0 % от общего количества изученных образцов и устойчивые образцы происходят преимущественно из стран Юго-Восточной Азии. При пересеве образцов через восемь-десять лет повторное изучение показало, что 23 образца, первоначально оцененные нами как относительно устойчивые, стали сильно поражаться [28; 27; 49]. В результате многолетнего изучения образцов учеными были выделены следующие образцы по комплексу признаков [50]:

- с высокой урожайностью и устойчивостью к пероноспорозу: Тянь-узинь яо №5 (вр. к-3840), Тянь-узинь ян № 6 (вр. к-3841), Тянь-узинь ян №7 (вр. К-3842), Jinza №2 F₁ (вр. к-3845), Jinza №4 F₁ (вр. к-3844), Zhong nong №15 (к-4355) из Китая, Tasty Bright F₁ (вр. к-3885) и Tasty Green F₁ (вр. к-3782) из Нидерландов, Tasty Queen 10 F₁ (вр. к-3555), Juliru (к-4420), Natsuhikari F₁ (вр. к-3553), Shaatung Suhyo Cross F₁ (вр. к-3553), Slike mix F₁ (вр. к-3903) из Японии, Mambi (вр. к-3336, Куба), местные образцы (вр. к.-3867, вр. к-3998, вр. к-3999, вр. к-4004, вр. к-4006, вр. к-4011) из Азербайджана;

- обладающее скороспелостью, урожайностью и устойчивостью к пероноспорозу: Ямато 3 дюйма (к-4127, Япония).

Мучнистая роса – распространенное и вредоносное заболевание огурца в открытом и защищённом грунте [71].

Урожай огурца, вследствие поражения растений мучнистой росой, снижается на 30-50 %, а в отдельных случаях более чем на 70 % [38].

Первые признаки болезни могут проявляться уже на семядольных или настоящих листьях. Первые признаки поражения могут появиться и на настоящих листьях. Гриб может также развиваться на черешках листьев и стебле. Поражение мучнистой росой проявляется на листьях в виде отдельных пятен белого налета, которые постепенно сливаются, и вся пораженная поверхность покрывается белым налетом, листья темнеют и деформируются, приобретая волнистую поверхность, подсыхают по краям. Плоды не повреждаются, но в связи с общим обезвоживанием растения, плоды становятся меньше, приобретают горьковатый вкус и вянут. На заключительной стадии, погибают сначала отдельные плети, а потом и всё растение [6; 34].

В условиях Нечерноземного региона в открытом и защищённом грунте, среди выращиваемых представителей семейства Cucurbitaceae, наибольшее распространение и вредоносность оказывают 2 вида мучнисторосяных грибов: *Podosphaera xanthii* (*Sphaerotheca fuliginea* (Schlecht ex Fr.) Poll. или *Podosphaera fusca* (фр.) U. Braun & N. Shishkoff) и *Erysiphe cichoracearum* f.sp.*cucurbitacearum* (DC. ex Merat) (*Golovinomyces cichoracearum*) [34; 47]. В условиях теплиц, чаще всего наибольший вред приносит патоген *Sphaerotheca fuliginea* [34].

Оба возбудителя мучнистой росы являются облигатными паразитами, отличительной особенностью которых является количество сумок в перитециях, величина и форма конидий, расположение ростковых трубок при прорастании конидий, наличие включений в виде фиброзных тел и окраска мицелия [34].

Николаев, Николаева (2018) отмечают, что при работе с возбудителями мучнистой росы, грибы отмечались без учета их видовой принадлежности. Поэтому нельзя определено сказать о количестве поражённых тыквенных культур

конкретным видом грибов, и принять к сведению данные по резистентности популяций к фунгицидам [37].

Соколов (2007) провел исследование по идентификации возбудителей мучнистой росы на тыквенных культурах в Астраханской области, а именно на дыне, арбузе, тыкве и огурце. Исследование проводилось на основе параметров конидиальной стадии гриба. Результаты показали, что конидии *S. fuliginea* достоверно отличаются от конидий *E. cichoracearum*. Конидии *S. fuliginea* имеют эллиптическую форму и содержат включения мелких фибриновых телец, а конидии *E. cichoracearum* имеют цилиндрическую форму. Конидии *S. fuliginea* были длиннее и шире, чем конидии *E. cichoracearum* на дыне, тыкве и огурце, однако на арбузе длиннее были конидии *E. cichoracearum* [48].

E. Cichoracearum и *S. fuliginea* вызывают почти идентичные поражения на тыквенных культурах, однако методом микроскопии возможно определить организмы по комплексу морфологических характеристик [80].

В 2019 году Николаев, изучая патогенов на территории Молдовы, в конидиальной стадии смог проидентифицировать конидии *S. fuliginea* и *E. cichoracearum*. Было отмечено, что при поражении *E. cichoracearum* на листьях растения огурца образуются пятна небольших размеров с компактным спороношением, а при *S. Fuliginea* – крупные и расплывчатые пятна с менее плотным налетом, так же наблюдался смешанный тип заражения [36].

Для *S. fuliginea* идентифицировано 30 физиологических рас возбудителя, а для *E. cichoracearum* – 2 расы, позволяющие, при использовании растений дифференциаторов, определить вид и расу патогена [16; 109].

Дифференциация возбудителей мучнистой росы может происходить по признаку устойчивости к фунгицидам. Она определяется одним или несколькими генами, поэтому мутация признака происходит часто и легко закрепляется при регулярном отборе [36].

По способу взаимодействия с растениями, грибы проявляют свойства эктопаразитов. Они растут на поверхности живой ткани растений, получая питательные вещества из его клеток. Для крепления к растению-донору,

фитопатогенный гриб использует специальные выросты гиф-апрессории. Через эти структуры, называемые гаусториями, гриб получает питательные вещества из клеток эпидермиса хозяина [47].

Исследования Reuveni, Rotem (1974) благоприятных условий для *S. fuliginea* показали, что наибольшее прорастания конидий происходит при 25 °С с относительной влажностью воздуха в пределах 50-55 % [170]. По данным Cheah, Page, Cox (1996) прорастание конидии *S. fuliginea* в насыщенной среде происходит при температуре от 20 до 30 °С с оптимумом при 22 °С [76]. Trecate et al. (2019) считают, что оптимальной температурой для прорастания конидий *S. fuliginea* являются 24,4 и 17,9 °С для – *E. Cichoracearum* [94].

S. fuliginea преобладает в более теплых регионах, а *E. Cichoracearum* встречается в более прохладных районах континентальной Европы [134; 147].

Smith (1948) предположил, что устойчивость к мучнистой росе *E. Cichoracearum* контролируется рецессивными генами [183]. По данным Barnes, Erps (1956), она обусловлена одним или двумя основными генами и одним или двумя второстепенными генами [69]. Hujieda, Akiva (1962) отмечают, что наследование устойчивости к *S. fuliginea* носит рецессивный характер и контролируется одним геном [122]. Полная устойчивость огурца к мучнистой росе (*Sphaerotheca fuliginea* Poll.) контролируется тремя рецессивными генами: pm-1, pm-2, pm-3, первый и второй содержатся у сорта Natsu fushinari, а третий у PI 200815 PI 200818 [132; 200]. Позже был обнаружен еще рецессивный ген pm-h, который обуславливает устойчивость к этому заболеванию в фазе семядольных листьев [180]. Полигенный рецессивный характер наследования устойчивости к мучнистой росе у огурца подтвердили Пивоваров, Юрина (1970) [39; 42].

Shanmugasundaram, Williams, Peterson (1971) выявили что устойчивость к мучнистой росе, контролируется основным рецессивным геном (*s*), определяющим промежуточную устойчивость в фазе семядолей, доминантным геном (*R*), который проявляется только в присутствии рецессивного гена *s* и контролирует устойчивость листьев, а также геном-ингибитором (*I*), который предотвращает проявление полной устойчивости, но не влияет на ген (*s*) [180].

В результате картирования локуса количественного признака (QTL) было обнаружено множество QTL устойчивости к мучнистой росе, разбросанных по всем семи хромосомам огурца, что говорит о полигенном характере признака [123].

Устойчивость к мучнистой росе тесно связана с устойчивостью к ложной мучнистой росе. По данным Пыженкова (1979), из 70 выделенных образцов, устойчивых к мучнистой росе, 30 сочетали эту устойчивость с устойчивостью к ложной мучнистой росе [44].

Благодаря способности этих облигатных биотрофов к достаточно быстрому формированию новых рас, а также сезонным изменениям в структуре патокомплекса, большинство современных сортов и гибридов огурца восприимчивы к возбудителям мучнистой росы. Наиболее устойчивые формы к настоящей и ложной мучнистой росе сформировались в Индии, Индокитае и Японии. Пивоваров изучал коллекционные образцы огурца в Московской области, а также в Республике Куба рекомендует и для селекции на устойчивость к мучнистой росе следующий исходный материал: Natsu Fusinari, Summer prolific, MSU – 3075, C-7-63, Autumn green, Poinsett, Polaris, Cherokee, Хейва [60].

По данным Налобовой (2005) высокоустойчивыми к мучнистой росе оказались сортообразцы из разных стран: СНГ – Садко F₁, Янус F₁, Конкурент, Парад, Белорусский, Верасень, Зарница; США – Cypper (к-3008), Poinsett (к-2892), MSU 9410(к-3041), Calypso F₁ (к-3328), Explorer (вр.2669), Palamor (к-2845), MSU 821, MSU 921, MSU 61-116, Ashley (к-2719); Нидерландов – Мепрам mix (к-2759), Silvia (к-2749), D.P. 128 (к-2763), N 247/76 (к-2667), Femscore F₁ (к-2760), Bella F₁ (к-2748), Tarca (к-2753); Японии – Summer prolific (к-3017), Natsu fushinari (к-2785), Tikanari Sue (к-3025); Китая – Хей-хань-туй (к-26673), Та-хы-цы (к-2712) [33].

В настоящее время активно ведется селекция огурца для защищенного грунта на устойчивость к настоящей мучнистой росе. В связи с ростом числа локальных очагов поражения и появлением эпифитотий мучнистой росы, направление по селекции на устойчивость для защищённого грунта, особенно при искусственном досвечивании в осеннее-зимнем обороте, приобретает большую актуальность [19]. Осложняет селекцию то, что устойчивость к мучнистой росе может изменяться в

зависимости от возраста и продуктивности растений, условий выращивания, видового состава возбудителей, инфекционной нагрузки и других факторов.

1.3 Методы получения удвоенных гаплоидов семейства Cucurbitaceae

У растений семейства Cucurbitaceae гаплоидные зародыши были обнаружены впервые в 1954 году в семенах межвидового гибрида, полученного от скрещивания двух видов тыквы: *Cucurbita maxima* x *Cucurbita moschata*. Гаплоидность этих растений была подтверждена кариологически. Было отмечено, что на гаплоидных растениях формировались, преимущественно формировались многочисленные женские цветки, а мужские цветки были одиночные или отсутствовали. Опыление женских цветков фертильной диплоидной пылью приводило к образованию бессемянных плодов [116]. Гаплоидные растения дыни так же были получены при межвидовой гибридизации *Cucumis melo* L. ($2n = 2x = 24$) с *Cucumis ficifolius* A. Rich ($2n = 4x = 48$) [91].

В последние десятилетия для технологии получения удвоенных гаплоидов растений были разработаны три основных метода:

1. Индукция партеногенетических эмбриоидов в естественных условиях, путем опыления пылью, подвергшейся облучению с последующим поддержанием эмбриоидов в условиях *in vitro*;
2. Индукция андрогенеза в условиях *in vitro* путем культивирования пыльников либо отдельных микроспор;
3. Индукция гиногенеза в условиях *in vitro* через культивирование неопыленных семязпочек или завязей.

Партеногенез. Кроме межвидовой гибридизации для получения гаплоидов на видах семейства Cucurbitaceae используют индукцию партеногенетического развития при опылении растений обработанной (инактивированной) пылью. Успех метода зависит от дозы облучения, сорта растения, условий выращивания растений, цветки которых опыляли облученной пылью. Опыление инактивированной пылью происходит в естественных условиях, после чего

полученные партеногенетические зародыши выделяются, сохраняются и культивируются в условиях *in vitro* [120].

Одним из способов получения удвоенных галоидов методом партеногенеза является использование X-лучей. Рентгеновское излучение успешно использовалось в дозе 300 Гр на огурце [64], дыне [176] и тыкке [133]. Облучению подвергается пыльца, но в работе Swaminathanand, Singh (1958) после обработки семян арбуза (*Citrullus lanatus*) рентгеновским излучением, на диплоидном растении была обнаружена гаплоидная плеть. Листья и цветки на гаплоидной плети отличались меньшим размером, а стебель был тоньше. Несмотря на попытки опыления, получить плоды на этой ветви не удалось [188].

Используя гамма-лучи ^{137}Cs Lim, Earle (2008) успешно получили гаплоидные растения дыни при дозе облучения 250 Гр [141]. Наибольшее распространение получили гамма-лучи с применением изотопа кобальта (^{60}Co), так как он вызывает высокую частоту мутации, в том числе и генеративных органов, и низкую летальность по сравнению с другими видами облучения [136]. Впервые о получении гаплоидов после опыления пыльцой, обработанной ^{60}Co , было сообщено для дыни *Cucumis melo* L. [176] и огурца [151; 175; 192]. Позднее, данную технологию использовали и на других видах семейства Cucurbitaceae, включая арбуз *Citrullus lanatus* [153], кабачок *Cucurbita pepo* [137], тыквы мускатную *Cucurbita moschata* [127] и крупноплодную *Cucurbita maxima* [136].

Дозы облучения γ -лучами от 100 до 500 Гр чаще всего используют в исследованиях. В большинстве исследований оптимальной была доза облучения от 100 до 300 Гр [171; 107; 142; 155; 165]. Высокие дозы оказываются не эффективными и приводят к снижению индукции образования гаплоидов огурца, ингибируя прорастание пыльцевых трубок [171].

Для обнаружения и выделения гаплоидных эмбриоидов огурца используют метод осмотра семян под стереомикроскопом в стерильных условиях [104] и рентгенографию семян [79]. Для дыни применяли метод плавающих семян на жидких средах и осмотр семян под флуоресцентным светом [163; 141].

Для развития эмбриоидов тыквенных культур, извлеченных из семян, часто используются различные питательные среды, такие как среда CP [77], E20A [176], MS [150] и N6 [99]. Наиболее успешные результаты достигаются при использовании среды E20A [73; 79].

Было выявлено, что на количество полученных гаплоидов при партеногенезе оказывает влияние сезон их получения. Период с мая по июль наиболее благоприятен для индуцирования гаплоидных зародышей [73; 74; 79; 165].

Технология получения удвоенных гаплоидов огурца с использованием опыления облученной пылью считается наиболее разработанной технологией получения ДН-линий [108]. В последнее время большинство исследований по получению удвоенных гаплоидов огурца сосредоточено на изучении процессов андрогенеза и гиногенеза и разработке эффективных протоколов на основе этих методов [63].

Андрогенез. Огурец обладает низкой способностью к андрогенезу. В ранних исследованиях при попытке получить растения из пыльников огурца удавалось вызвать только образование каллуса [90; 139]. Song et al. (2007) получили наилучший результат: на каждый культивируемый пыльник приходилось в среднем 3 эмбриоида [168]. Asadi et al. (2018) апробировали десять различных протоколов после чего им удалось разработать свою технологию, позволяющую получить для образца «Beta Alfa» до 5,34 растения, а для образца «Dastgerdi» – 1,81 эмбриоида на 1 культивируемый пыльник [66].

В отличие от культуры микроспор, в культуре пыльников образование каллуса может происходить из соматических тканей стенок пыльника поэтому необходимо включение в протокол обязательного этапа проверки гомозиготности с использованием SSR-маркеров [65; 66; 135; 168; 187].

Применение культуры микроспор, позволяет не ставить под сомнение происхождение полученных растений.

В лаборатории биотехнологии ВНИИССОК (ФГБНУ ФНЦО), в 2008 году на культуре огурца был получен каллус в культуре микроспор *in vitro*, причем цитологические наблюдения показали, что деления начинались в вегетативной

клетке [187]. В этом же году ученые из Китая запатентовали метод получения изолированной культуры микроспор огурца, однако из опубликованных данных невозможно было сделать вывод об эффективности этой технологии [85]. Chen et al. (2018) получили патент, в котором авторы заявляют, что разработали технологию, не являющуюся генотип-специфичной, и получили 40 растений, которые были диплоидами и октоплоидами, в то время как гаплоидных растений авторам обнаружить не удалось [78].

Использование бутонов огурца, содержащих микроспоры от средней до поздней одноядерной вакуолизированной стадии развития, были оптимальными для индукции андрогенеза [62; 66; 135; 168; 187].

Для того, чтобы микроспоры могли перейти от гаметофитного пути развития к спорофитному, чаще всего используется предварительная холодовая обработка бутонов и обработка высокими температурами непосредственно пыльников или самих микроспор сразу после их введения в культуру *in vitro*. Благоприятное влияние на процесс оказывала предварительная холодовая обработка бутонов при температуре 4 °C [65; 135; 168]. Оптимальной была обработка бутонов в течение 2-3 дней. Если продолжительность обработки увеличивается до семи дней, эмбриогенный потенциал значительно снижается [65].

В качестве основного состава индукционной среды для культуры пыльников *in vitro* использовали среду MS [61; 126; 168]. Suprunova и Shmykova (2008) использовали среду MSm [187]. Оптимальная концентрация макроэлементов для культивирования пыльников на среде MS составляла либо полную, либо половинную концентрацию. Увеличение концентрации макроэлементов в среде двукратно приводило к усилению каллусогенеза, что снижало количество полученных эмбриоидов [126].

Агар также влияет на индукцию эмбриоидов в культурах пыльников. Более высокие концентрации агара (7,0 г/л и 14,0 г/л) улучшали образование каллусной культуры у эмбриоидов арбуза [126]. В культуре пыльников и микроспор используются питательные среды с различными концентрациями гормонов, такие как 6-бензиламинопурин (6-BAР), 2,4-Дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-D) и

кинетин (KIN). Во время стадии дифференцировки избегают использования 2,4-D и добавляют в питательную среду различные комбинации с различными концентрациями 6-BAР, 1-нафталинуксусная кислота (NAA) и KIN и соотношениями между ними [65; 66; 126; 135; 168]. Добавление аминокислот (глутамин, глицин, аргинин, аспарагин и цистеин) в среду В5 в концентрациях от 1 мг/л до 2 мг/л способствовало индукции эмбриогенеза в культивируемых пыльниках [135].

Несмотря на достижения в разработке технологии получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре пыльников и микроспор, массовое применение этой технологии пока не доступно [63].

1.4 Факторы, влияющие на эффективность технологии гиногенеза

При применении технологии гиногенеза в культуру вводят завязи (фрагменты завязи) или семяпочки. Искусственные питательные среды позволяют гаплоидным клеткам зародышевого мешка переключаться со своего обычного гаметофитного пути развития на спорофитный. В результате этого процесса могут образовываться эмбриониды или морфогенный каллус, из которого затем может вырасти полноценное растение. При создании технологии получения удвоенных гаплоидов огурца используется два разных способа введения в культуру *in vitro*. В первом случае молодая завязь огурца после поверхностной стерилизации разрезалась продольно [93; 101; 114; 156; 191] или поперечно [97; 125; 156] на фрагменты, которые помещались на индукционную питательную среду и только после 3-4 недель культивирования, развившиеся семяпочки (либо образовавшийся из них каллус и эмбриониды) извлекались и пересаживались на свежую питательную среду для последующей регенерации из них растений. Во втором случае, семяпочки сразу выделяли из молодой завязи огурца и помещали на индукционную питательную среду [58; 101; 161; 162; 179].

Считается, что оптимальной стадией для введения в культуру *in vitro* будет почти зрелый зародышевый мешок, за 6 часов до распускания цветка [93]. Li et al. (2013) было показано, лучшее время для введения эксплантата в культуру, за 24

часа до распускания цветка. В случае, если сбор был проведен раньше на 12 часов, разница в количестве отозвавшихся семяпочек может достигать девяти раз [191]. В связи с этим бутоны необходимо изолировать с вечера, а рано утром срывать. Для большинства тыквенных культур оптимальным будет полураскрывшийся бутон [58; 162; 164].

Температурную обработку используют перед введением в культуру, используя пониженные температуры в диапазоне от 4 до 5 °С, после введения в культуру, используя повышенную температуру в диапазоне от 25 до 35 °С. Впервые влияние постобработки повышенной температурой на частоту индукции эмбриоидов огурца в культуре провели Gémes-Juhász et al. (2002). В их исследовании, наибольшая частота индукции эмбриоидов (18,4 %) и скорость регенерации растений (7,1 %) были зарегистрированы при 35 °С, через 2-4 дня обработки [93].

Постобработка в 35 °С проводилась Diao et al. (2009) на шести различных генотипах, в период от одного до четырех дней. Для всех генотипов использование повышенной температуры увеличило частоту индукции от 6,2 до 49,7 % по сравнению с контролем, кроме генотипа «Jinchun», который отреагировал на обработку уменьшением выхода эмбриоидов – от 3,8 до 21,2 %. Наибольшая частота образования зародышей – до 89,4 % была установлена для каждого генотипа семяпочек при обработке 35 °С в течение трех суток [97]. В исследовании Moqbeli et al. (2013), наибольшие значения эмбриогенеза были так же достигнуты при культивировании семяпочек при 35 °С в течение трех суток [125]. Tantasawat et al. (2015) получили отрицательный результат при использовании обработки в течение трех суток при 35 °С снижая образования эмбриоподобных структур в 1,3 раза. При этом процент образования каллуса был одинаковым как при культивировании при 25 °С, так и обработке 35 °С [101].

Оптимальный состав питательной среды является одним из важнейших компонентов, обеспечивающих успех технологии получения удвоенных гаплоидов. Для получения растений в культуре *in vitro* используют индукционные и регенерационные питательные среды. Впервые, для получения гаплоидов огурца

использовали среду Miller [148] в культуре гиногенеза в качестве индукционной среды Dirks (1996) [88]. Среду CLC [77] использовали в своих исследованиях Gémesné Juhász, Venczel, Balogh (1997) [110]. Специально для тыквенных культур позднее им была разработана индукционная среда CBM (Cucumber Basal Medium) [93], которую успешно использовали большое количество исследовательских групп [156; 187; 191]. При культивировании семян тыквенных культур часто использовали и питательную среду MS в своих исследованиях в качестве основы для индукции гиногенеза [97; 114; 125; 189]. Suprunova, Shmykova [187] использовали в своих исследованиях среду MSm [144]. В лаборатории биотехнологии ФГБНУ ФНЦО была разработана питательная среда IMC (Induction Medium for Cucurbitaceae), которая была успешно использована для огурца [43; 164]. Состав этой питательной среды значительно отличается от среды CBM и MS. Эта среда содержит повышенное количество нитрата калия (KNO_3 – 2496,3 мг/л) и никотиновой кислоты ($\text{C}_6\text{H}_5\text{NO}_2$ – 5 мг/л), а также обогащенный аминокислотный состав [162].

Большое значение для индукции гиногенеза будут иметь использующиеся регуляторы роста растений (цитокинины, ауксины) и разнообразные добавки в составе индукционной среды. Большинство исследований было сделано о влиянии добавления TDZ (тиадиазурон) в индукционную питательную среду [97; 125; 156; 187; 191]. Впервые TDZ при гиногенезе в культуре неопыленных семян огурца применили в своих исследованиях [93; 110], отметив что он повышает скорость развития и формирования зародыша. Suprunova and Shmykova (2008) изучили как влияет TDZ в концентрации 0,02 мг/л, 0,1 мг/л, 0,2 мг/л и пришли к выводу, что для каждого сорта необходимо подбирать свое количество цитокинина, т.к. для двух генотипов огурца наибольшее влияние на индукцию оказала концентрация 0,2 мг/л, а для одного – 0,1 мг/л, при этом они отметили, что при отсутствии в индукционной среде CBM хелата железа ($\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O} + \text{Na}_2\text{EDTA}$) семена не развиваются [187]. Diao et al. (2009) изучили концентрации 0,01 мг/л, 0,02 мг/л и 0,04 мг/л TDZ, и отметили, что для всех изученных генотипов оптимальной оказалась концентрация 0,04 мг/л, а при отсутствии TDZ зародыш не развивался совсем [97].

Изучая концентрации TDZ 0,03 мг/л, 0,05 мг/л, 0,07 мг/л и 0,09 мг/л Li et al. (2013) также получили разные данные, влияние на один генотип было выше при концентрации 0,03 мг/л, а для другого генотипа – при концентрации 0,07 мг/л, при этом все концентрации TDZ показали результат выше, чем у контроля [191]. Эти результаты подтверждают выводы Suprunova and Shmykova (2008) [187]. Ozcan et al. (2017) также изучили влияние пониженных концентраций TDZ от 0,01 до 0,04 мг/л и подтвердили выводы сделанные ранее, что для каждого генотипа необходима своя концентрация TDZ, в их работах лучше всего на индукцию эмбриоидов повлияли концентрации 0,03 мг/л и 0,04 мг/л [156].

В качестве дополнительной добавки в индукционную питательную среду использовали нитрат серебра (AgNO_3) [97; 191]. Diao et al. (2009), отметили, что использование AgNO_3 в концентрации 10 мг/л ускоряло появление зеленых и энергично развивающихся эмбриоидов, однако не влияло на частоту их образования [97]. В экспериментах Li et al. (2013) оптимальной оказалась концентрация 5 мг/л для одного генотипа и 10 мг/л – для другого генотипа, более высокие и более низкие концентрации не оказывали значимого влияния на индукцию и развитие эмбриоидов [191].

В качестве среды для регенерации чаще всего используется регенерационная среда CBM [93; 125; 187] или среда MS [97; 110; 114; 187]. Безгормональные среды используют в случае прямого эмбриогенеза, но у огурца в отличие от других тыквенных культур, правильно сформированные эмбриоиды образуются редко поэтому необходимо вводить в питательные среды регуляторы роста., чаще всего для этих целей используют ауксины и цитокинины в различном соотношении [110; 191].

Gémes Juhász et al. (2002) установили, что максимальная регенерация растений огурца (7,1 %) возможна на регенерационной среде CBM, содержащей 0,2 мг/л 6-BAР и 0,05 мг/л NAA [93].

Suprunova, Shmykova (2008) рекомендуют, использовать среду MSm с добавлением 0,4 мг/л 6-BAР и 0,02 мг/л NAA [187].

В исследовании, проведенном Diao et al. (2009), было обнаружено, что использование среды MS с высокой концентрацией 6-BAР (1,6 мг/л) приводит к большему числу регенерированных растений (20) по сравнению с использованием среды с низкой концентрацией 6-BAР (0,3 мг/л), где получилось только 2 растения. Однако авторы отмечали, что каллусы могли давать нормальные проростки непосредственно после культивирования в среде для дифференциации с низкой концентрацией 6-BAР (0,3 мг/л) [97].

Tantasawat et al. (2015), используя питательную среду MS, изучали влияние различных регуляторов роста и нитрата серебра и обнаружили, что добавление к среде 6-BAР и NAA, в концентрации 3,0 мг/л и 2,0 мг/л приводят к образованию до 41,23 % эмбриоидов, а при низкой концентрации (0,2 мг /л 6-BAР и 0,05 мг/л NAA) способствуют каллусообразованию до 55,29 % [101].

Sorntip et al. (2018) получили для генотипа «Big C» шесть проростков и четыре проростка для генотипа «Chai Lai», при этом эффективность регенерации составила 7,50 и 2,72 % соответственно. В данном исследовании авторы выделяют питательную среду MS, с добавлением органических добавок, таких как кокосовая вода, экстракт из плодов томата и мякоть Khai банана. По мнению авторов, органические добавки содержат большое количество сахарозы и антиоксидантных соединений (аскорбиновой кислоты и каротиноидов) и являются наиболее подходящим источником углерода и энергии для растительных культур [114].

В исследовании Ozsan et al. (2017), используя питательную среду CBM в сочетании с 0,03 мг/л TDZ, было получено до восьми эмбриоидов и одно растение огурца из 18 культивируемых завязей, что составило 0,5 эмбриоидов и 0,05 растений на 1 культивируемую завязь [156].

Vaktemur et al. (2022) для формирования растений использовали питательную среду MS, с разным сочетанием гормонов. Наибольшее количество растений (13,86) было получено при добавлении 0,15 мг/л 2,4-D и 1,5 мг/л KIN. При добавлении к среде только 0,04 мг/л TDZ было получено 13,23 растения, при добавлении 0,1 мг/л 2,4-D, 1 мг/ л 6-BAР было зафиксировано меньше всего растений в исследовании – 10,81 растений [96].

Развитие эмбриоидов возможно не только из клеток зародышевого мешка. Kwack и Fujieda (1988) доказали, что соматические эмбриоиды могут развиваться из диплоидного нуцеллуса при культивировании неопыленных семян *in vitro* [138].

В исследовании Li et al. были изучены индукция, развитие и прорастание эмбриоидов из клеток зародышевого мешка при культивировании неопыленных семян огурца [191].

Эффективность созданной технологии оценивается по показателю выхода гаплоидов или удвоенных гаплоидов на одну культивируемую завязь, а также по числу полученных растений из одной завязи.

В патенте US Patent 5492827 представлена технология, эффективность которой составляет 240 эмбриоидов на 300 завязей огурца, что соответствует 0,8 эмбриоидов на одну завязь [88].

В исследовании Gémes-Juhász et al. (2002) максимальная эффективность составила 18,4 эмбриоида и 7,1 растения на 100 культивируемых завязей, что соответствует показателям 0,18 эмбриоидов и 0,07 растений на одну культивируемую завязь [93]. Diao et al. (2009), был достигнут наибольший процент индукции гиногенеза огурца через семяпочки – 89,4 %, и максимальный процент регенерации – 9,0 %. Из 366 культивируемых завязей было получено 33 растения, что составляет 0,09 растения на одну завязь [97].

В исследовании Li et al. (2013), частота образования эмбриоидов составила 12,4 % (0,12 эмбриоида на одну культивируемую завязь) [191].

Ozsan et al. (2017) получили до 9 эмбриоидов и одно растение огурца из 18 культивируемых завязей, что составляет 0,5 эмбриоида и 0,05 растения на одну культивируемую завязь [156].

В лаборатории биотехнологии ФГБНУ ФНЦО (ВНИИССОК) был достигнут наилучший результат. У одного из образцов была достигнута индукция гиногенеза на уровне 62,9 % [58]. Было получено до 20 растений из одной завязи [162; 164]. Полученные результаты подтверждают перспективность использования

технологии получения удвоенных гаплоидов через культуру неопыленных семяпочек *in vitro*.

1.5 Пloidность растений-регенерантов и методы ее определения

Оценка и дифференциация полученных растений-регенерантов по уровню пloidности являются важными этапами ДН-технологии. Тестирование пloidности необходимо проводить как минимум два-три раза на разных этапах процесса. Существует несколько методов определения пloidности, включая прямой подсчет хромосом с помощью микроскопии цитологических препаратов, проточную цитометрию клеточных ядер и определение морфологических признаков, таких как абаксиальный эпидермис листа.

Прямой подсчет хромосом является точным методом определения пloidности, он также является и наиболее трудоемким. Это особенно сложно для культур с большим количеством мелких хромосом, таких как род *Cucurbita*. Приготовление цитологического препарата требует много времени и тщательной работы цитолога. Независимо от вида, генотипа или источника анализируемой ткани, основными этапами работы с митотическими хромосомами являются сбор и предварительная обработка материала, фиксация материала и окрашивание хромосом [154]. Для окрашивания хромосом у растений часто используются методы окраски, такие как ацетоорсеин или ацетокармин [105] и 4,6-диамидино-2-фенилиндол (DAPI) [131], которые окрашивают только хромосомы, а цитоплазма остается чистой. В работах Maluszynska (2003) и Ochatt, Seguí-Simarro (2021) представлены подробные описания наиболее часто используемых методов окраски хромосом. [143; 154]. Прямой подсчет хромосом применяли для огурца [97; 125; 126; 135; 165; 168], дыни [174], арбуза [173], тыквы [127].

Проточная цитометрия клеточных ядер является относительно простым и быстрым методом, позволяющим анализировать несколько сотен образцов в течение восьми часов и требующим небольшое количество исследуемого материала. Преимуществами метода также являются возможность проведения исследования на любой стадии развития растения *in vitro* и *in vivo*, а также

возможность определения наличия миксоплоидии в тканях и ее доли в исследуемом генотипе [72]. Недостатком проточной цитометрии является высокая стоимость оборудования и расходных материалов, и необходимость стандартизации методики для конкретного вида.

Метод определения плоидности по комплексным косвенным морфологическим признакам абаксиального эпидермиса листа, включает подсчет количества замыкающих клеток устьиц на абаксиальной стороне листа в поле зрения микроскопа; определение размера этих устьиц и количество хлоропластов в замыкающих клетках. Наиболее часто используемые показатели включают длину и ширину замыкающих клеток устьиц, их количество в поле зрения микроскопа или на 1 мм^2 , а также число хлоропластов (с каждой стороны замыкающих клеток). В работе с арбузом и кабачком наблюдалось, что длина и диаметр гаплоидных устьиц меньше, чем у диплоидных [136; 173].

Определения плоидности с помощью морфологических наблюдений по таким параметрам как форма и размер листьев и цветков, длина и диаметр главного стебля растения, количество узлов, скороспелость и общая урожайность, вес плода, диаметр плода, длина плода, толщина кожуры и толщина мякоти. В исследованиях наблюдалось, что листья и цветки у гаплоидных растений меньше, чем у диплоидных [165; 168; 173]. Данный метод значительно более продолжительный по времени, поскольку для морфологической оценки используются взрослые растения.

2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Агротехнологические условия проведения исследований

Исследования были проведены в Одинцовском районе Московской области в 2018-2023 годах на базе головного учреждения ФГБНУ ФНЦО, в условиях не обогреваемой весенней пленочной грунтовой теплицы типа «Блочная» в период весенне-летнего культурооборота, так же часть опытов проводилась в других условиях. В условиях обогреваемой весенней пленочной грунтовой теплицы типа «Голландская» были проведены опыты в коллекционном и гибридном питомниках F₂₋₃.

Посев на рассаду для не обогреваемой теплицы проводили в первой декаде мая, обогреваемой – во второй декаде марта. Высадку рассады в грунт, в фазу 1-2-х настоящих листьев, осуществляли 25-28 мая и 10-12 апреля соответственно, по схеме (50+50)×30 см. Густота стояния растений 2,7-3,0 шт./м².

Коллекционные и селекционные образцы высаживали без повторностей. Предварительное и конкурсное испытания перспективных гибридных комбинаций проводили – в 3-кратной повторности по 5 растений на учетной делянке. Делянки располагали рендомизировано.

Растения огурца в условиях защищенного грунта выращивали на вертикальных шпалерах, подвязку растений проводили через 4-5 суток после высадки на постоянное место. В селекционных питомниках удаляли боковые побеги в первых 3-х-4-х узлах; в питомниках предварительного и конкурсного сортоиспытания, вместе с боковыми побегами удаляли бутоны и завязи, вплоть до 5-го узла. Боковые побеги до высоты 1 м прищипывали сначала на 1-2, затем на 2-3 узла, а выше 1 м на 3-4 узла [10].

Главный стебель растений прищипывали после перекидывания через горизонтальную шпалеру, при отрастании его ещё на 30-40 см, общая длина растений достигала 2,5 метра. Периодически удаляли нижние старые листья.

Для размножения растений женского типа цветения проводили обработку точки роста раствором гиббереллина в концентрации 0,10 %, в фазу 3-4-х

настоящих листьев, когда можно было четко различить в пазухах листьев образовавшиеся бутоны (мужские и женские).

Все агротехнические мероприятия проводились по общепринятой технологии для весенних пленочных теплиц Нечерноземной зоны РФ.

В 2022 году в условиях необогреваемой весенней теплицы в Приморском крае на Приморской ООС, филиале ФГБНУ ФНЦО, изучали 11 перспективных гибридов огурца партенокарпического типа. Посев семян на рассаду проводили 27 апреля. Высадка рассады в грунт – 1 июня. Каждый образец высаживался в 2-х повторностях по 10 растений в каждой, густота стояния 2,8 шт./м².

Устойчивость линий и перспективных комбинаций огурца к ложной мучнистой росе оценивали на естественном инфекционном фоне в условиях открытого грунта ОПО ФГБНУ ФНЦО. В открытый грунт посев проводили в третьей декаде мая на делянках 3 м² и 5 м². Технология выращивания огурца – общепринятая для открытого грунта Нечерноземной зоны. Густота стояния растений 80-100 тыс. шт./га. Почвы опытных участков ФГБНУ ФНЦО дерново-подзолистые, тяжелосуглинистые, содержание гумуса невысокое – 2,5-3,2 %. Почвы характеризуются слабокислой и близкой к нейтральной реакции почвенного раствора, рН 5,9-6,9. Содержание подвижных форм фосфора (P₂O₅) – 2,15-6,4 мг на 100 г почвы, калия (K₂O) – 20,0-37,5 мг на 100 г почвы.

В лаборатории репродуктивной биотехнологии в селекции сельскохозяйственных растений были проведены опыты по получению удвоенных гаплоидов огурца. В лаборатории молекулярно-иммунологических исследований в условиях климатической камеры были проведены опыты по изучению устойчивости линий огурца к настоящей мучнистой росе при искусственном заражении. Растения выращивались и культивировались в условиях кондиционируемой вегетационной камеры с лампами досвечивания (Osram plant star, 600w) и регулируемым температурным режимом 24±1 °С круглосуточно, 16 часов – день/8 часов – ночь.

Семена высевали в вегетационные сосуды 0,7 литр заполненные торфосмесью (грунт торфяной универсальный «Агробалт С» плюс перлит). В фазе 4-5 настоящих листьев растения пересаживали в вегетационные сосуды 10 л.

Биохимические исследования проводились на базе лабораторно аналитического центра ФГБНУ ФНЦО.

2.2 Метеорологические условия проведения исследований

Метеорологические данные получены автоматической метеорологической станцией ФГБУ Центральное УГМС ВНИИССОК. Во время проведения исследований вегетационный период 2020-го года был самым прохладным, среднемесячная температура составляла всего 16,39 °С. Самым теплым был 2021 год – среднемесячная температура воздуха, за вегетационный период, составляла 19,25 °С (Рисунок 1).

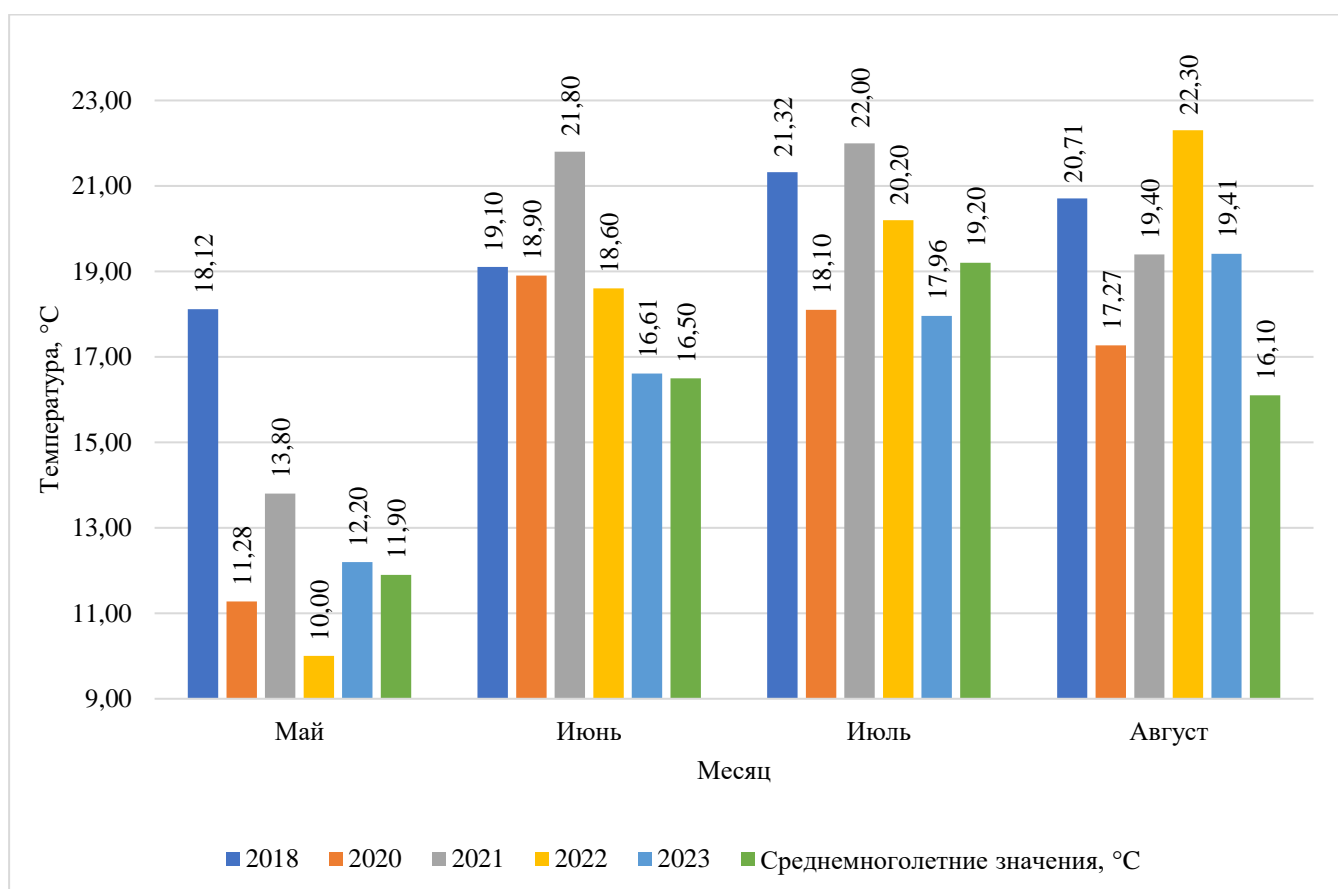


Рисунок 1 – Среднемесячная температура воздуха за вегетационный период 2018 г., 2020-2023 гг. (метеостанция ФГБУ Центральное УГМС ВНИИССОК)

В 2020-м и 2022-м годах май был довольно прохладным, в 2022-м году, в Подмосковье, в этот период отмечались не только существенные перепады температур, но и заморозки. В результате, даже в пленочных теплицах, были выпадения растений огурца. В 2020-2023 годах в июне и августе среднемесячная температура воздуха была выше, чем средние многолетние значения, что позволило растениям хорошо развиваться. Особенно теплым был август в 2022 году, температура воздуха – на 6,20 °С выше среднемноголетних значений. Температурные условия в момент проведения эксперимента в целом были довольно благоприятны для роста и развития огурца, за исключением мая 2020-го и 2022-го года. Однако в условиях защищенного грунта, пониженные температуры воздуха не нанесли существенный урон посадкам огурца.

Метеорологические составляющие исследуемого периода 2018 г., 2021 г. и 2022 г. в целом создали благоприятные условия для развития эпифитотии настоящей мучнистой росы, как в открытом, так и в защищённом грунте на представителях семейства тыквенные. Так, в 2018 году среднесуточная температура воздуха в мае на 3,6 °С превышала среднемноголетние показатели, что способствовало более раннему развитию болезни на растениях-хозяевах в естественной среде, а условия пониженной влажности (количество осадков почти в два раза меньше климатической нормы), способствовали повышению агрессивности возбудителя.

2.3 Материалы и методы исследований

Материалом для исследований служили селекционные и коллекционные образцы огурца. В качестве исходного материала в работу были взяты широко распространенные в открытом грунте и весенних теплицах гибриды огурца партенокарпического типа в количестве 50 шт., как отечественного, так и зарубежного происхождения (Приложение А).

Селекционный материал – 51 образец был предоставлен лабораторией селекции и семеноводства тыквенных культур ФГБНУ ФНЦО (Таблица 1).

Таблица 1 – Селекционный материал, предоставленный лабораторией селекции и семеноводства тыквенных культур

Поколение			
F ₂	F ₃ – F ₄	F ₅ – F ₆	F ₇ – F ₁₀
Рокки	Тристан к/б	Л-211	Л-188/1
Мамлюк	Хасбулат 2	Л-178/1	Л-188/2
24-905 RZ	Урано	Л-178/2	Л-199
Маменькин любимчик	Караоке 1	Л-167	Л-75
Адам	Меренга 1	Л-167/4	Л-180
Семенис	Меренга 2	Л-210	Л-125
Буратино	Пикник 2	Л-153	Л-150
	Пикник 1	Л-128	Л-143
	Престо 1	Л-157	Л-77/1
	Хасбулат 1	Л-157/1	Л-25
	Караоке 2	Л-157/2	Л-35
	Пыжик 1		Л-184
	Пыжик 2		Л-333/22
	Эксельсиор 1		Л-182
	Эксельсиор 2		Л-64
	Монисия 1		
	Монисия 2		
	Лист		
	(Каб. F ₄ x Мод. 2322) F ₄		

В течение 3-х лет исследований, в условиях весенних пленочных теплиц было изучено, в различных питомниках более 300 селекционных образцов огурца, в условиях открытого грунта – 35 наиболее выровненных перспективных линий и 10 перспективных гибридных комбинаций.

В 2023-м году в условиях весенней пленочной теплицы оценивали урожайность 27 новых гибридных комбинаций. В качестве стандарта (St.) использовали гибрид зарубежной селекции Герман F₁ (MONSANTO HOLLAND B. V), как наиболее широко используемый в весенних теплицах.

В течение вегетационного периода, проводили оценку и отбор исходного материала по хозяйственно полезным признакам в защищённом грунте (весенние обогреваемые и не обогреваемые теплицы) по «Методике ВИР» [10], в соответствии с «Рекомендациями и методическими указаниями по селекции и семеноводству огурца» [45] и «Методическими рекомендациями по проведению

опытов с овощными культурами в сооружениях защищённого грунта» [9]. Описание морфологических признаков осуществлялось по «Методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Огурец» [15].

В соответствии с методиками проводились следующие наблюдения, учёты и измерения:

1. Фенологические наблюдения (единичные и массовые всходы, появление первого настоящего листа, начало и массовое цветение, начало плодоношения);
2. Описание растений по типу цветения, типу ветвления, числу завязей в узле;
3. Описание плода (длина, диаметр, форма, характер поверхности и тип опушения, окраска шипов);
4. Определение горечи по семядольным листьям органолептическим методом;
5. Взвешивания урожая и подсчет плодов проводили 3 раза неделю, для определения ранней и общей урожайности [29];
6. Степень партенокарпии учитывали с 5-го по 20-й узел включительно. При отсутствии опыления образование плодов у партенокарпических растений огурца зависит не только от степени партенокарпии, но и от количества пестичных цветков. Процент завязывания плодов без опыления может служить относительным показателем партенокарпии для образцов, незначительно различающихся по количеству женских цветков в среднем на одно растение «Рекомендациями и методическими указаниями по селекции и семеноводству огурца» [45].

Показатель степени проявления партенокарпии определяли по формуле:

$$P = \frac{A}{B} \times 100 \%,$$

где A – количество партенокарпических плодов, выросших без опыления;
 B – количество изолированных цветков [87].

Процент завязывания плодов (показатель степени партенокарпии) определяли на основном и боковых побегах, а затем рассчитывали процент завязывания плодов на растении.

Для образцов с букетным расположением завязи рассчитывали показатель степени проявления партенокарпии по формуле:

$$P = \frac{C}{c} \times 100 \%,$$

где С – завязывание плодов в опытной группе без опыления; с – завязывание плодов в контрольной группе с опылением [87].

По степени проявления партенокарпии выделяли 4 группы:

- Образцы с хорошо выраженной, устойчивой партенокарпией (коэффициент партенокарпии более 0,7);
- Образцы со средневыраженным проявлением партенокарпии (коэффициент партенокарпии 0,4-0,7);
- Образцы со слабым проявлением партенокарпии (коэффициент партенокарпии менее 0,4);
- Сорты, не обладающие партенокарпией, изредка образующие единичные партенокарпические плоды под влиянием условий внешней среды [45].

Для характеристики наследования признака партенокарпии (завязываемости плодов без опыления) в F₁ использовали показатель h_p «степень доминантности», которую рассчитывали по формуле:

$$- h_p = \frac{XF_1 - (XP_1 + XP_2) \times 1/2}{1/2 \times (XP_1 - XP_2)},$$

где XP₁, XP₂, XF₁ – среднее значение признаков для P₁, P₂, F₁.

Степень доминантности может принимать значения от «минус» бесконечности (- ∞) до «плюс» бесконечности (+ ∞):

- ∞ < h_p < -1 – отрицательное сверхдоминирование (отрицательный гетерозис);
- -1 ≤ h_p < -0,5 – отрицательное доминирование;
- -0,5 ≤ h_p ≤ +0,5 – промежуточное наследование;
- +0,5 < h_p ≤ +1 – положительное доминирование;

- $+1 < h_p < +\infty$ – положительное сверхдоминирование (положительный гетерозис).

7. Оценка устойчивости образцов к возбудителям пероноспороза и мучнистой росы проводилась на естественном и искусственном инфекционных фонах, в течение всего периода вегетации в соответствии с «Рекомендациями и методическими указаниями по селекции и семеноводству огурца» [45] и «Широким унифицированным классификатором СЭВ и международным классификатором СЭВ вида *Cucumis sativus* L.» [57].

Оценку поражения огуречных растений ложной мучнистой росой проводили по следующей шкале (Таблица 2, Рисунок 2).

Таблица 2 – Шкала устойчивости растений огурца к пероноспорозу

Балл устойчивости	Степень устойчивости	Развитие болезни, %
1	Очень высокая	Менее 10
2	Высокая	10-35
3	Средняя	36-60
4	Низкая	61-85
5	Очень низкая	более 85

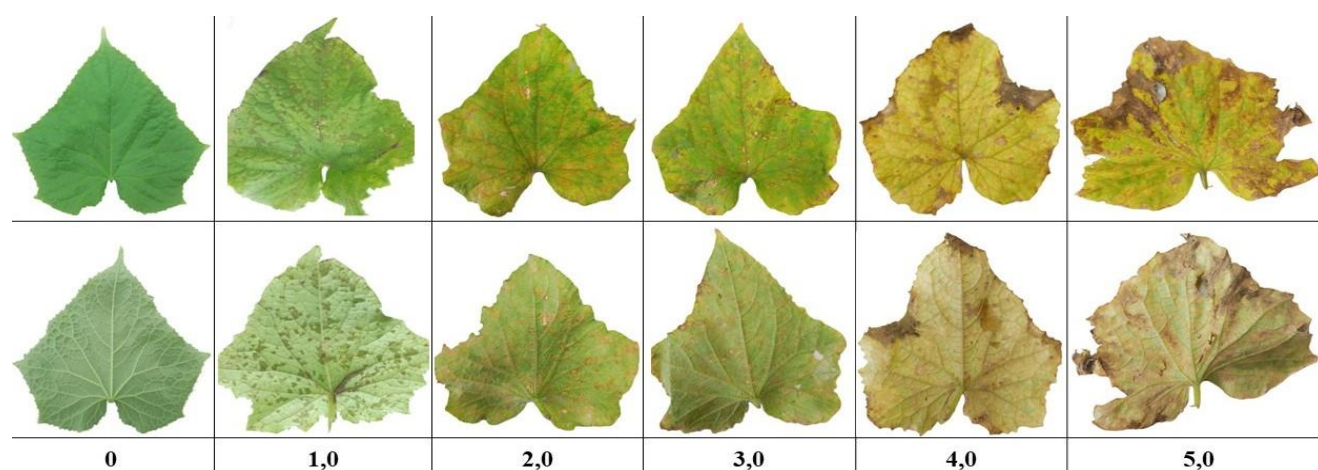


Рисунок 2 – Шкала устойчивости растений огурца к пероноспорозу

Для оценки поражения ложной мучнистой росой в открытом грунте ФГБНУ ФНЦО в качестве толерантного стандарта (StR) использовали сорт Приморской ООС – Суражевский (ФГБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА), восприимчивого (StS) – сорт Муромский 36 (ФБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА, ООО АГРОФИРМА

ПОИСК, ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ ФИРМА ГАВРИШ). На Приморской ООС в качестве стандартов использовали широко распространенные в защищенном грунте гибриды огурца Герман F₁ и Кураж F₁ (ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ ФИРМА ГАВРИШ).

Искусственное заражение (инокуляция рассады) перспективных линий огурца (14 шт.) свежеприготовленной суспензией конидий возбудителя настоящей мучнистой росы *Sphaerotheca fuliginea* (синоним) *Podosphaera xanthii* проводили в контролируемых лабораторных условиях: температура 23 °С, влажность 60-70 %, фотопериод 12 часов – день/12 часов – ночь. В период заражения (двое суток) растения содержались в условиях темноты. Для заражения использовали изолят из теплицы, полученный с восприимчивого японского генотипа. Инокуляцию проводили с помощью пульверизатора трехкратно в фазе 2-3 настоящих листьев, в течение трех недель через каждые семь суток. Концентрация спор в камере Горяева составляла 10⁴. Ежедневно в динамике проводили наблюдения, регистрируя начало появления симптомов и динамику роста колонии фитопатогена.

В качестве восприимчивого стандарта (StS) использовалась линия 1771, полученная из образца инв. 1771(SAKATA SEED CORPORATION), а в качестве толерантного стандарта (StR) – сорт Единство (ФБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА).

При искусственном заражении, для определения развития болезни, использовалась шкала в соответствии с «Широким унифицированным классификатором СЭВ и международным классификатором СЭВ вида *Cucumis sativus* L.» [57], где:

- I – относительно устойчивые – степень развития болезни 0 до 10 %;
- II – слабовосприимчивые – от 11 до 25 %;
- III – средневосприимчивые – от 26 до 50 %;
- IV – сильно восприимчивые – > 50 %.

Мониторинг выравненности и напряжённости естественного инфекционного фона для оценки линейного материала на устойчивость к настоящей мучнистой

росе в условиях защищённого грунта в течение трех лет (2018, 2021 и 2022 годы) проводили по интенсивности поражения (Cb , балл) и распространению (P , %) этого заболевания на растениях огурца, являющимися стандартом восприимчивости.

Интенсивность поражения (Cb , балл) сорта вычисляли по формуле:

$$Cb = \frac{\sum(r \times b)}{n},$$

где \sum – сумма произведений ($r \times b$); r – количество пораженных растений; b – балл поражения; n – количество учитываемых растений.

Распространение болезни (P , %) вычисляли по формуле:

$$P = \frac{\sum(r \times b)}{n \times 4} \times 100 \%,$$

где \sum – сумма произведений ($r \times b$); r – количество пораженных растений; b – балл поражения; 4 – высший балл поражения; n – количество учитываемых растений.

Балл поражения (b) огуречных растений мучнистой росой оценивали по следующей шкале: 0 – здоровые растения; 0,1 – единичные признаки заболевания; 1 – поражено до 1/4 поверхности листа; 2 – поражено до 1/2 поверхности листа; 3 – поражено до 2/3 поверхности листа; 4 – поражено более 2/3 поверхности листа (Рисунок 3).



Рисунок 3 – Поражение огуречных растений мучнистой росой: А – 1 балл, поражено до 1/4 поверхности листа; В – 4 балла, поражено более 2/3 листа

8. Содержание сухого вещества устанавливали гравиметрическим высушиванием образцов при 70 °С до постоянной массы. Содержание нитратов устанавливали на гомогенизированных образцах с использованием селективного электрода на иономере Эксперт-001 (ООО Эконикс, Россия). Содержание моно- и дисахаров определяли цианидным методом.

Получение удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семяпочек.

Подготовка завязей. Женские бутоны различного возраста с вечера изолировали с использованием ваты и на следующий день рано утром срывали. С женских бутонов удаляли околоцветник и промывали под струей водопроводной воды с коммерческим моющим средством «АОС» в течение двух минут, после чего переносили в ламинарный бокс.

Стерилизация эксплантов. В ламинарном боксе завязи опускали на 30 секунд в 96 % этанол, затем переносили на 15 минут в 50 % водный раствор коммерческого препарата «Белизна» (содержит 10 % гипохлорит натрия) с добавлением Твина-20 (1 капля на 100 мл), с последующим трехкратным промыванием в течение 10 минут в стерильной дистиллированной воде.

Культура неопыленных семяпочек. После стерилизации завязи разрезали скальпелем и выделяли семяпочки с помощью препаровальных игл под стереомикроскопом Stemi 305 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Germany) при 10× кратном увеличении в ламинарном боксе. Изолированные семяпочки, без признаков повреждения, помещали на поверхность индукционной питательной среды в стерильные чашки Петри диаметром 60×16 мм (GreinerBio-One GmbH, Frickenhausen, Германия) или стеклянные баночки объёмом 100 мл, закрытые пластиковыми крышками Magenta™ B-cap (кат. Номер B8648, Magenta Corporation, Chicago, USA).

Для приготовления питательных сред использовались реактивы марки «протестировано для культуры клеток» (Sigma) и сверхчистая вода (Type 1,18.2 MΩ•cm), полученная с помощью установки для очистки воды Simplicity® UV Water Purification System (Merck KGaA, Darmstadt, Germany). В работе

использовалась питательная среда ИМС с добавлением сахарозы 30 г/л, агар-агара 7 г/л, ампициллина 200 мг/л и тиадиазурона 0,2 мг/л, рН = 5,8, если не указано иное. Нормально развитые образовавшиеся проростки растений переносили на безгормональную среду MS с сахарозой 30 г/л и агар-агара 7 г/л, если не указано иное. Составы используемых питательных сред соответствовал Приложению Б.

Культивирование проводили на стеллажах со смешанным освещением люминесцентными лампами двух типов: OSRAM Fluora L36W/77 (с преобладанием синего и красного спектра) и Philips 36W/54-765 (с преобладанием белого спектра), при общей освещенности 3000 люкс, фотопериоде 16 часов – день и 8 часов – ночь при температуре 25 °С круглосуточно.

Наблюдения за развитием семяпочек в культуре in vitro и развитием эмбрионидов/каллуса. Изучение процесса гиногенеза в культуре неопыленных семяпочек проводили каждые 3-7 суток в течение 1,5-2 месяцев с использованием стереомикроскопа Stemi 508 с камерой AxioCam 305 color (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Germany).

Площадь семяпочек рассчитывалась с помощью инструмента «Область» в прикладном программном обеспечении ZEN 3.1 (blue edition) (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Germany).

Коэффициент увеличения семяпочек рассчитывалась по формуле:

$$\frac{S_n}{S_0},$$

где S – площадь семяпочек (S), выраженную в мм², n – сутки, а S₀ – площадь семяпочек в день введения в культуру.

Скорость увеличения семяпочек рассчитывался по формуле:

$$\frac{S_x - S_n}{x},$$

где S – площадь семяпочек (S), выраженную в мм², x – сутки на конец периода, n – сутки на начало периода, а x – количество суток между периодами.

Получение растений-регенерантов. Нормально развитые образовавшиеся проростки растений переносили на безгормональную среду MS с 3 % сахарозой и 7 г/л агар-агара.

Адаптация к условиям ex vitro и выращивание растений-регенерантов.

Растения-регенеранты с корневой системой переносили в вегетационные сосуды, заполненные смесью торфа и перлита (7:3), накрывали на 7 дней перфорированными стаканчиками для адаптации к условиям *ex vitro*. По мере роста проводили пересадки в горшки большего объема (5 л или 8 л).

Еженедельно проводили подкормку раствором коммерческого комплексного водорастворимого удобрения «Акварин» 1,5-2,0 г/л для стимуляции цветения.

Получение семенного потомства растений-регенерантов R₀ и R₁.

Образующиеся женские цветки в стадии «за одни сутки до распускания цветка», с вечера изолировали ватой. Рано утром удаляли вату и наносили на рыльце пестика пыльцу из только что распустившегося мужского цветка (для удобства околоцветник у мужского цветка можно удалить). После опыления женский цветок опять изолировали ватой для предотвращения заноса чужеродной пыльцы и сохранения влажности.

Через 1-1,5 месяца после опыления, созревшие семенные плоды удаляли с растения и сохраняли в прохладном помещении в течение двух недель до выделения из них семян. В каждом плоде учитывали только хорошо сформированные семена. Выделенные семена просушивали и хранили в бумажных пакетах при температуре 20 °С.

Определение плоидности образцов растений, полученных в культуре in vitro.

Содержание ДНК определяли при помощи цитометрического анализа выделенных и окрашенных иодидом пропидия клеточных ядер. Материал измельчали при помощи лезвия в 300 мкл Galbraith буфера (45 mM MgCl₂, 20 mM MOPS, 30 mM цитрат натрия, 0,1 % Triton x100) с добавками следующего состава: 25 мкг/мл РНКазы, 0,2 мг/л аскорбиновая кислота, 50 мкг/мл PI, pH 7,0 [167]. Образцы фильтровали через нейлоновую мембрану с размером пор 30 мкм [106]. Данные флюоресценции изолированных ядер детектировали при помощи проточного цитометра Beckman Coulter CytoFLEX (Beckman Coulter, USA). Визуализацию и обработку гистограмм проводили в программном обеспечении CytExpert 2.4 (Beckman Coulter, USA) и Flowing Software 2.5.1. (University of Turku, Finland).

Для определения ploидности и содержания ДНК в качестве внешнего стандарта использовали диплоидные образцы.

Pлоидность определяли по формуле:

$$\text{Индекс} = \frac{\text{Среднее пика Образца}}{\text{Среднее пика Стандарта}}$$

Содержание ДНК (2С, pg) рассчитывали по формуле:

$$2C = \frac{\text{Среднее пика Образца}}{\text{Среднее пика Стандарта}} * 2 * 1C \text{ Стандарта,}$$

Статистическая обработка. Обработку экспериментальных данных проводили с использованием общепринятых математико-статистических методов с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel 2016 для Windows 10 и Statistika 7.0.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Результаты оценки коллекционных образцов огурца

В 2018-2021 годах в питомнике исходного материала были изучены 50 коллекционных образцов огурца. Целью исследования было выявление образцов с комплексом хозяйственно полезных признаков, наиболее соответствующих разработанной модели сорта, для использования их в селекционной работе (Приложение В).

Была проведена оценка по таким хозяйственно полезным признакам, как: скороспелость, половой тип, тип ветвления, степень партенокарпии, характеристики плода, устойчивость к настоящей и ложной мучнистой росе, корневым гнилям и другим признакам.

Скороспелость была одним из ключевых признаков, который изучался у коллекционных образцов. Все образцы показали результаты на уровне стандарта Герман F₁. Изученные образцы обладали женским типом цветения и имели среднее и сильное ветвление. Только у гибридов Маша F₁ и СВ 4097 ЦВ F₁ были отмечены единичные мужские цветки.

Исследуемые коллекционные образцы оценивались на горечь. Только в трех образцах: Настоящий полковник F₁, Санькина любовь F₁, и Твикси F₁ была обнаружена генетически закрепленная горечь.

По степени завязывания плодов без опыления все изучаемые коллекционные образцы были разбиты на четыре группы. В первую группу, с очень высокой завязываемостью плодов, 70 и более %, попали 8 % коллекционных образцов. Больше всего образцов, 38 и 35 %, попали в группы со средней (31-50 %) и высокой (51-70 %) общей завязываемостью плодов. Следует отметить, что в первой из этих групп, плоды лучше завязывались на боковых побегах, а вот в группах со средней и низкой степенью партенокарпии наблюдалась обратная картина: «Плоды лучше формировались на основном побеге». Завязываемость плодов ниже 30 % считается неприемлемой, поэтому образцы с таким показателем не рассматривались в качестве исходного материала для селекции на партенокарпию (Рисунок 4).

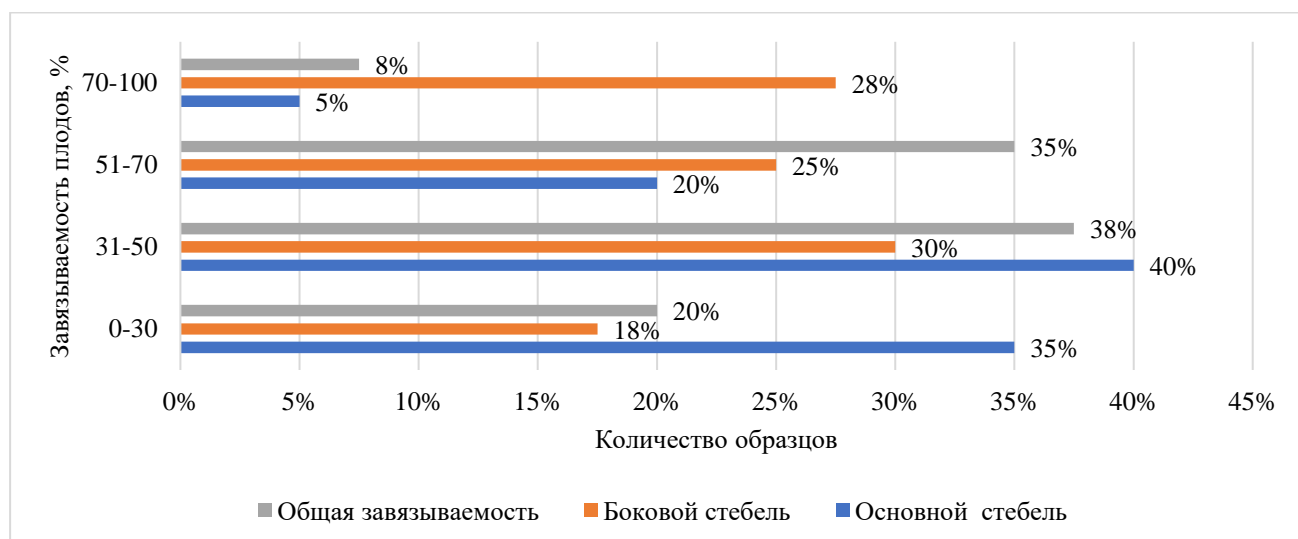


Рисунок 4 – Завязываемость плодов, без опыления, коллекционных образцов огурца (Весенняя теплица, 2018-2022 гг.)

Высокая завязываемость плодов на растении (от 50,85 до 71,55 %) была отмечена у 13 коллекционных образцов. Гибриды Артист F₁ (71,55 %), Лель F₁ (71,09 %) и Монисиа F₁ (67,64 %) имели самую высокую выраженность этого признака (Таблица 3).

Таблица 3 – Лучшие по выраженности партенокарпии коллекционные образцы огурца (Весенняя теплица, 2020-2021 гг.)

Коллекционный образец	Основной стебель		Боковые побеги		Завязываемость плодов на растении, %
	Завязей в узле, шт. $\bar{x} \pm s\bar{x}$	Завязываемость, %	Завязей в узле, шт. $\bar{x} \pm s\bar{x}$	Завязываемость, %	
St. Герман F ₁	1,45±0,65	56,59	1,33±0,60	72,53	64,56
Адам F ₁	1,39±0,62	45,19	1,14±0,51	66,04	55,62
Амур 1801 F ₁	1,67±0,75	44,11	1,12±0,50	60,05	52,08
Артист F ₁	1,53±0,58	61,49	1,30±0,49	81,61	71,55
Лель F ₁	1,44±0,65	71,30	2,26±1,02	70,88	71,09
Лист F ₁	1,28±0,57	53,13	1,14±0,51	60,77	56,95
Маринда F ₁	4,25±2,46	40,81	2,73±1,58	49,37	45,09
Матвейка F ₁	1,25±0,63	53,94	1,82±0,91	71,94	62,94
Меренга F ₁	1,13±0,51	40,00	1,27±0,57	67,34	53,67
Монисиа F ₁	1,04±0,52	56,41	1,38±0,691	78,86	67,64
Монолит F ₁	1,14±0,51	40,04	1,36±0,61	77,07	58,56
СВ 4097 ЦВ F ₁	1,19±0,53	52,81	1,87±0,84	48,88	50,85
Семенис F ₁	1,35±0,60	34,65	1,40±0,63	76,37	55,51
Три танкиста F ₁	2,95±1,47	38,49	1,52±0,76	71,99	55,24
Эксельсиор F ₁	1,27±0,52	49,34	1,30±0,53	76,98	63,16

Большинство изучаемых коллекционных гибридов огурца имели от одной до трех завязей в узле. Гибриды: Кураж F₁, Маринда F₁, Могучая кучка F₁, Санькина любовь F₁ и Три танкиста F₁ отличались букетным расположением завязей в узле.

Все, представленные в таблице 3 образцы, имели короткий бугорчатый зеленец с белым опушением. Только образец Семенис F₁ был черноопушенным. Окраска плодов варьировала от светло- до темно-зеленой. Гибриды Маринда F₁ и СВ 4097 ЦВ F₁ имели темно-зеленую окраску плодов, без рисунка. Длина плодов варьировалась от 9 до 12 см, а диаметр от 2,7 до 3,5 см (Таблица 4).

Таблица 4 – Характеристика плода коллекционных образцов огурца (Весенняя теплица, 2020-2021 гг.)

Коллекционный образец	Окраска зеленца	Окраска опушения	Тип рисунка	Длина/ Диаметр, см
St. Герман F ₁	Зеленый	Белое	Без рисунка	12,0/3,0
Адам F ₁	Зеленый	Белое	Короткие светлые полосы, слабая пятнистость	10,0/3,0
Амур 1801 F ₁	Зеленый	Белое	Без рисунка	10,0/3,0
Артист F ₁	Темно-зеленый	Белое	Короткие светлые полосы, слабая пятнистость	10,0/3,2
Лель F ₁	Зеленый	Белое	Короткие полосы	11,0/3,0
Лист F ₁	Темно-зеленый	Белое	Короткие светлые полосы, слабая пятнистость	12,0/3,5
Маринда F ₁	Темно-зеленый	Белое	Без рисунка	11,5/2,7
Матвейка F ₁	Зеленый	Белое	Короткие полосы	9,5/3,0
Меренга F ₁	Темно-зеленый	Белое	Короткие светлые полосы, слабая пятнистость	12,5/3,0
Монисиа F ₁	Темно-зеленый	Белое	Короткие полосы	10,0/3,0
Монолит F ₁	Зеленый	Белое	Короткие полосы	11,5/2,7
СВ 4097 ЦВ F ₁	Темно-зеленый	Белое	Без рисунка	9,0/2,8
Семенис F ₁	Светло-зеленый	Черное	Средние светлые полосы, пятнистость	10,5/3,0
Три танкиста F ₁	Зеленый	Белое	Короткие полосы	10,5/3,2
Эксельсиор F ₁	Темно-зеленый	Белое	Средние полосы	11,0/3,0

В период изучения коллекционных образцов на естественном инфекционном фоне настоящая мучнистая роса поразила огурцы в 2018-м, 2021-м и 2022-м годах. В 2020-м, из-за отсутствия симптомов этого заболевания, провести оценку на устойчивость не удалось.

В 2018 году среднесуточная температура воздуха в мае на 3,6 °С превышала среднемноголетние показатели, что способствовало более раннему развитию болезни на растениях-хозяевах в естественной среде, а условия пониженной влажности (количество осадков почти в два раза меньше климатической нормы), способствовали повышению агрессивности возбудителя.

В весенней пленочной теплице, на естественном инфекционном фоне в период массового плодоношения, было отмечено поражение растений огурца мучнистой росой, некоторых образцов – в сильной степени. Восприимчивый стандарт, на конец августа, поразила мучнистой росой на 3,0 балла. В слабой степени (на 0,3-0,6 балла) мучнистой росой поразились: Адам F₁, Лист F₁, Маринда F₁. На растениях этих образцов наблюдались единичные симптомы поражения. Сильнее всех (на 1,9-3 балла) поразились: Герман F₁, Кураж F₁, Лель F₁ и Монисиа F₁. Поражение затрагивало 2/3 поверхности листа. Отсутствие симптомов настоящей мучнистой росы было выявлено у двух коммерческих гибридов агрофирмы BEJO ZADEN B.V.: Амур 1801 F₁, Артист F₁ и гибрида без названия агрофирмы MONSANTO HOLLAND B.V., условно названного – Семенис F₁ (Таблица 5).

Таблица 5 – Поражение коллекционных образцов огурца настоящей мучнистой росой (Весенняя теплица, 2018 год)

Коллекционный образец	Интенсивность поражения, \bar{x} балл	
	10.08.	31.08.
St. Герман F ₁	0	2,3±0,19
StR – Единство.	0	0
StS – 1771	0,2	3,0±0,20
Адам F ₁	0	0,5±0,10
Амур 1801 F ₁	0	0
Артист F ₁	0	0
Кураж F ₁	0,15	2,75±0,12
Лель F ₁	0,3	2,80±0,20
Лист F ₁	0	0,6±0,15
Маринда F ₁	0	0,6±0,05
Маша F ₁	0	0,8±0,23
Монисиа F ₁	0,1	1,9±0,07
Семенис F ₁	0	0
Эксельсиор F ₁	0,1	1,5±0,22

В 2021 году в весенней пленочной теплице, на естественном инфекционном фоне, мучнистая роса проявилась в средней степени, восприимчивый стандарт поразила на 1,2 балла. Три гибрида: Кибрия F₁, Семенис F₁, и СВ 4097 ЦВ F₁ совсем не поразились этой болезнью. Гибрид Катарина F₁ поразила на уровне восприимчивого стандарта. На изучаемых гибридах, в результате инцухтирования, были получены семена, которые высеяли в 2022 году по семьям. В этом году на естественном инфекционном фоне, отмечали сильное поражение мучнистой росой, восприимчивый стандарт, при оценке от 25.07, получил максимальный балл поражения. Все семьи Саунд F₂ поразились на уровне восприимчивого стандарта и были отбракованы. В популяциях Катарина F₂ отдельные семьи поразились от 0,5 до 1,5 баллов. У Бьорн F₂ одна семья оказалась без симптомов, а у другой – балл поражения варьировал в интервале от 0,5 до 1,0 балла. Гибридные популяции Кибрия F₂ и Семенис F₂ совсем не поразились мучнистой росой В F₁ и F₂ у этих образцов был зафиксирован наименьший процент распространения корневых гнилей, что говорит об их выносливости к возбудителям этих заболеваний. Наименьшее поражение мучнистой росой и корневыми гнилями так же отмечалось у СВ 4097 ЦВ F₁ (Таблица 6).

Таблица 6 – Поражение коллекционных образцов огурца мучнистой росой и корневыми гнилями на естественном инфекционном фоне (Весенняя теплица, 2021-2022 гг.)

Коллекционный образец	Поколение F ₁ 20.08.2021				Поколение F ₂ 25.07.2022			
	Мучнистая роса			Корневые гнили	Мучнистая роса			Корневые гнили
	Сб, балл		P, (%)	P, (%)	Сб, балл		P, (%)	P, (%)
	min-max	\bar{x}			min-max	\bar{x}		
StS – 1771	1,0-1,5	1,2	100		4,0	4,0	100	
Бьорн F ₁	0,2-0,5	0,4	66	75	0-1,0	0,3	42	0
Катарина F ₁	1,0-1,5	1,3	100	40	0-1,5	1,0	85	25
Кибрия F ₁	0	0	0	16,7	0	0	-	0
Мадрилене F ₁	0,4-0,8	0,6	15	40	-	-	-	0
Саунд F ₁	0-0,5	0,3	25	20	4,0	4,0	60	0
СВ 4097 ЦВ F ₁	0	0	0	20	0-0,3	0,2	5	0
Семенис F ₁	0	0	0	16,7	0	0	-	0

Больше всего выпадов растений огурца от корневых гнилей было в 2018-м и 2021-м годах, несколько меньше – в 2020-м году (Таблица 7).

Таблица 7 – Поражение корневыми гнилями коллекционных образцов огурца (Весенняя теплица)

Коллекционный образец	Распространение болезни, %	
	2018	2020
St. Герман F ₁	0	0
Адам F ₁	40	40
Амур 1801 F ₁	80	70
Кузнечик F ₁	0	0
Кассандра F ₁	0	0
Кураж F ₁	0	0
Лель F ₁	0	0
Лист F ₁	20	20
Маринда F ₁	60	45
Матвейка F ₁	25	20
Маша F ₁	0	0
Монолит F ₁	20	16,7
Эксельсиор F ₁	0	0
Могучая кучка F ₁	80	45

Самые сильные выпады от корневых гнилей отмечали на образцах: Амур 1801 F₁, Маринда F₁, Могучая кучка F₁ – до 60, 80 и 80 % соответственно. На шести образцах не было выпадов растений в течение 2-х лет исследований.

В 2020-м году пероноспороз был обнаружен на листьях огурца уже к концу первой декады августа. Степень поражения стандарта Герман F₁ – 1,6 балла. Гибриды, поразившиеся менее стандарта на 0,8-1,2 балла: Амур 1801 F₁, Матвейка F₁, Муравей F₁, Кузнечик F₁, СВ 4097 ЦВ F₁, Семенис F₁ (Таблица 8).

Таблица 8 – Поражение коллекционных образцов огурца ложной мучнистой росой (Весенняя теплица, 2020 год)

Коллекционный образец	Интенсивность поражения ложной мучнистой росой, балл			
	10.08.		31.08.	
	min-max	\bar{x}	min-max	\bar{x}
St. Герман F ₁	1,0-1,7	1,6	2,5-4,0	3,3
Адам F ₁	0,9-1,7	1,3	3,0-3,5	3,3
Амур 1801 F ₁	1,0-1,5	1,2	3	3
Кассандра F ₁	1,2-2,0	1,4	3,0-3,3	3,1
Кузнечик F ₁	0,7-1,0	0,9	3,5	3,5
Кураж F ₁	1,5-2,0	1,7	2,5-4,0	3

Продолжение таблицы 8

Лель F ₁	3	3	3,5-4,0	3,9
Лист F ₁	1,6-2,0	1,8	3,5-3,8	3,7
Мальчик с пальчик F ₁	0,9-1,8	1,3	2,0-2,3	2,2
Маменькин любимчик F ₁	1,5-2,0	1,8	3,5	3,5
Маринда F ₁	1,2-1,8	1,5	4	4
Матвейка F ₁	0,8-2,5	1,1	3	3
Маша F ₁	2	2	3,0-3,5	3,4
Могучая кучка F ₁	2,0-2,2	2,1	5	5
Монисиа F ₁	1,0-1,7	1,5	2,5-3,0	2,8
Монолит F ₁	1,5-1,8	1,7	2,5-3,0	2,8
Муравей F ₁	1,0-1,7	1,1	2,5-3,5	2,8
Настоящий полковник F ₁	3	3	3,5-4,0	3,8
СВ 4097 ЦВ F ₁	0,9-1,4	1,1	1,8-2,0	1,9
Семенис F ₁	0,5-1,5	0,8	1,8-2,5	2
Три танкиста F ₁	3	3	4,5-5,0	4,7
Хит сезона F ₁	2,0-2,5	2,3	3,5-4,0	3,9
Эколь F ₁	1,3-1,5	1,4	2,8-3,0	2,9
Эксельсиор F ₁	1,5-2,0	1,7	3,5	3,5

Самую высокую степень поражения (3 балла) получили: Лель F₁, Настоящий полковник F₁ и Три танкиста F₁. К концу вегетации интенсивность поражение стандарта оценивалось на 3,3 балла. Гибриды – Маринда F₁, Могучая кучка F₁, Три танкиста F₁ были поражены почти полностью (от 4,4 до 5,0 баллов). Наибольшую выносливость к ложной мучнистой росе (поражение от 1,9 до 2,2 балла) продемонстрировали: Мальчик с пальчик F₁, СВ 4097 ЦВ F₁, Семенис F₁. Следует отметить, что эти образцы не были поражены корневыми гнилями.

В 2021-м году самыми восприимчивыми к ложной мучнистой росе были Велокс F₁ и Директор F₁. На этих образцах раньше, чем на других, появились признаки этого заболевания. В середине августа интенсивность поражения этих образцов составила 2-2,5 балла. Самым выносливым к возбудителю пероноспороза также был гибрид Семенис F₁.

По предварительной оценке, были отобраны генетические источники:

1. Высокой степени партенокарпии – Артист F₁, Лель F₁, Монисиа F₁, Эксельсиор F₁;

2. Буquetного расположения завязи – Кураж F₁, Маринда F₁, Могучая кучка F₁, Санькина любовь F₁, Три танкиста F₁;

3. Толерантности к настоящей мучнистой росе – Амур 1801 F₁, Кибрия F₁, СВ 4097 ЦВ F₁, Семенис F₁.

3.2 Получение удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семяпочек

3.2.1 Влияние стадии развития женского гаметофита на индукцию гиногенеза

Идентификация оптимальной стадии развития женского гаметофита для введения в культуру *in vitro* является одним из важнейших факторов, влияющих на индукцию гиногенеза. У культур семейства Cucurbitaceae зародышевый мешок образуется по Polygonium типу. Первые этапы мегаспорогенеза начинаются за 3-4 дня до распускания цветка и семиядерный зародышевый мешок образуется через несколько часов после раскрытия цветка. В исследованиях по изучению процесса гиногенеза показано, что оптимальной стадией для введения в культуру *in vitro* у видов семейства Cucurbitaceae является почти зрелый (восьмиядерный), либо полностью зрелый (семиядерный) зародышевый мешок [93; 164; 191].

Изучение влияние стадии развития на индукцию гиногенеза, в культуре изолированных семяпочек огурца, проводили на четырех генотипах, используя в качестве маркерного признака женские завязи с разной степенью раскрытия цветка: завязь с полностью раскрытым цветком, в день цветения (FL); завязь с полураскрытым цветком, за 1 день до цветения (FL-1) (Рисунок 5).

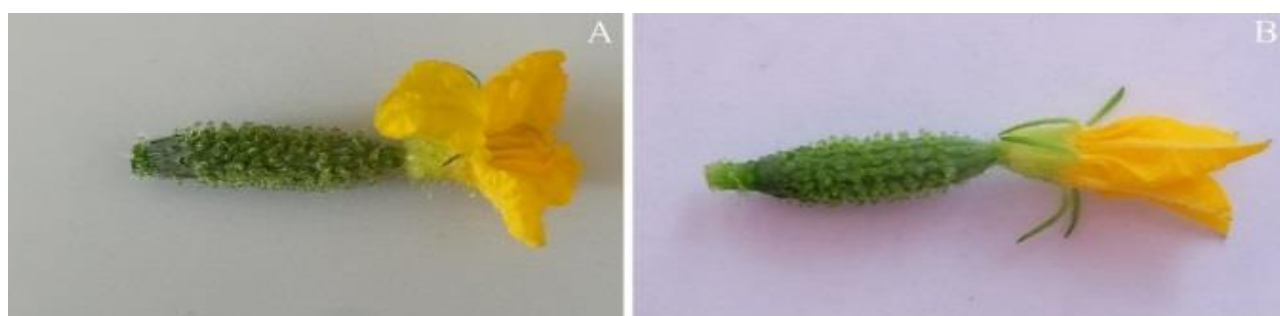


Рисунок 5 – Внешний вид женских завязей огурца: А – Завязь с раскрытым цветком, в день цветения (FL); В – Завязь с полураскрытым цветком, за 1 день до цветения (FL-1)

При введении в культуру *in vitro* изолированных из завязей семян, уже к третьим суткам культивирования можно было наблюдать небольшие изменения размеров и цвета отдельных семян. Через 14 суток эти изменения были хорошо видны невооруженным глазом, а к 60-му дню культивирования наблюдалось образование эмбрионного каллуса/эмбриоидов, из которого впоследствии можно было регенерировать растения. В результате проведенного эксперимента было определено, что у всех четырех изученных генотипов количество индуцированных семян из завязей с полностью раскрывшимся цветком (FL) было больше, по сравнению с полураскрытым цветком. Процент индуцированных семян для трех генотипов (1809, 1810, 1811), в зависимости от стадии развития завязи, отличался почти в два раза (Таблица 9).

Таблица 9 – Индукция гиногенеза в культуре неопыленных семян *in vitro*, выделенных из завязей различного возраста на 60-е сутки культивирования

Генотип (фактор А)	Степень развития завязи (фактор В)	Индуцировано семян, шт. /на чашку Петри	Индуцированных семян, %	Двухфакторный дисперсионный анализ: факторы/доля влияния фактора, %
1808	FL-1	7,6b	30,4	фактор А ***/37,27 фактор В ***/36,22 фактор А × фактор В ^{NS} /2,40 случайные факторы/ 24,11
	FL	9,8a	39,2	
1809	FL-1	3,2b	12,8	
	FL	7,8a	31,2	
1810	FL-1	2,4b	9,6	
	FL	5,6a	22,4	
1811	FL-1	4,4b	17,6	
	FL	8,2a	32,8	

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с пятью повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

*** значимо на уровне 0.001, NS = не значимо.

Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS.

В одну чашку Петри диаметром 6 см высаживалось 25 семян.

Полностью раскрывшийся цветок (FL), 1 сутки до распускания (FL-1).

Только для одного генотипа №1808 разница в количестве индуцированных семян, в зависимости от стадии раскрытия цветка, была меньше и составила 1,3 раза. Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал, что и

фактор генотипа, и фактор стадии развития завязи оказывают статистически значимое влияние на уровень индукции гиногенеза, а вот взаимодействие этих факторов статистически незначимо. При этом доля влияния фактора генотипа (фактор А) и фактора стадии развития (фактор В) были примерно одинаковыми и составляют 37,27% и 36, 22% соответственно.

Проведенный эксперимент показал, что использование семяпочек женских завязей в день раскрытия цветка позволит увеличить индукцию гиногенного развития в два раза, по сравнению с завязями с полураскрытым цветком, за 1 сутки до цветения. Хотелось бы также отметить, что для практического использования завязей на стадии FL, необходимо обязательно, не менее чем за сутки, изолировать цветок с использованием ватки, для того чтобы предотвратить случайное опыление в утренние часы.

3.2.2 Подготовка эксплантов перед введением в культуру *in vitro*

Для получения стерильной культуры изолированных семяпочек с высоким эмбрионным потенциалом необходимо подобрать оптимальный режим поверхностной стерилизации женских завязей огурца. Чаще всего для этих целей используют многоступенчатую обработку с использованием 96% раствора спирта и водного раствора гипохлорита натрия. Для каждой культуры подбирается оптимальная концентрация стерилизующих веществ и временная экспозиция. В наших экспериментах, после удаления околоцветника и промывки под струей водопроводной воды, на первом этапе стерилизации, завязи выдерживали в 96% спирте в течение 30 секунд в стерильных условиях ламинарного бокса. После этого их помещали в 50 % водный раствор коммерческого препарата «Белизна», содержащий 5% гипохлорита натрия. В ходе предварительных экспериментов было определено, что выдерживание завязей в стерилизующем растворе от 20 минут и больше приводит к потере индукционной способности семяпочек.

В ходе проведенного эксперимента было установлено, что для получения стерильной культуры из образцов, выросших в условиях вегетационной камеры, достаточно поверхностной стерилизации эксплантов в течение 5-7 минут. Однако

более длительное выдерживание в стерилизующем растворе (до 15 минут) способствует размягчению стенок завязи, в результате чего семяпочки удаётся извлекать более легко и менее травматично для них (Таблица 10).

Таблица 10 – Влияние времени стерилизации завязей в растворе препарата «Белизна» на индукцию гиногенного развития в культуре неопыленных семяпочек *in vitro*

Генотип (фактор А)	Время стерилизации (фактор В)	Индуцировано семяпочек, шт. /на чашку Петри	Индуцированных семяпочек, %	Двухфакторный дисперсионный анализ: факторы/доля влияния фактора, %
1697/10	7 минут	3,82b	15,27b	фактор А * /10,53 фактор В ***/72,94 фактор А × фактор В ^{NS} /1,57 случайные факторы/ 14,96
	15 минут	8,43a	33,70a	
1763	7 минут	6,08b	24,30b	
	15 минут	9,32a	37,26a	
1811	7 минут	4,30a	17,20a	
	15 минут	8,03a	32,10a	

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

* значимо на уровне 0.05, *** значимо на уровне 0.001, NS = не значимо.

Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS.

В одну чашку Петри диаметром 6 см высаживалось 25 семяпочек.

Увеличение времени обработки завязей в стерилизующем растворе гипохлорита натрия, до 15 минут, при последующем троекратном промывании в большом объеме стерильной дистиллированной воды, не оказывало токсического воздействия на индукцию гиногенеза (Таблица 10) и, в сочетании с добавлением в индукционную питательную среду 200 мг/л ампициллина, обеспечивало 100% выход неинфицированных жизнеспособных эксплантов. Визуальное изучение под 20× увеличением микроскопа подтвердило наше предположение, что более высокий процент индуцированных семяпочек при использовании экспозиции в течение 15 минут, по сравнению с 7 минутами, в первую очередь связан с уменьшением количества травмированных семяпочек. Этот эффект достигается за счет того, что используя завязи, размягченные гипохлоритом натрия, в условиях

более длительной экспозиции, семечки легче выделяются и один и тот же оператор может их массово выделять и вводить в культуру *in vitro*.

Из источников литературы известно, что для кабачка, патиссона, тыквы крупноплодной и голосемянной и арбуза возможно использовать стерилизацию краткосрочным обжиганием в пламени горелки, после обработки 96% спиртом. Это позволяет сократить временные затраты на этот этап технологии с 50 минут (при использовании ступенчатой стерилизации с использованием 5% раствора гипохлорита натрия) до одной минуты, для получения эксплантов со 100% отсутствием контаминации и без потери эмбрионного потенциала семечек [17].

Мы опробовали на огурце метод стерилизации завязей краткосрочным обжиганием. Этот вид обработки позволял получить полностью стерильную культуру семечек (100% отсутствие контаминации) но, по-видимому, термическое воздействие повреждало завязи, полностью ингибируя гиногенное развитие. Семечки, изолированные из таких завязей, не развивались, не увеличивались в размере и не изменяли цвет, в отличие от контрольных образцов, для которых использовался режим ступенчатой стерилизации с использованием 96% спирта (30 секунд) и 5% гипохлорита натрия (15 минут) (Рисунок 6).

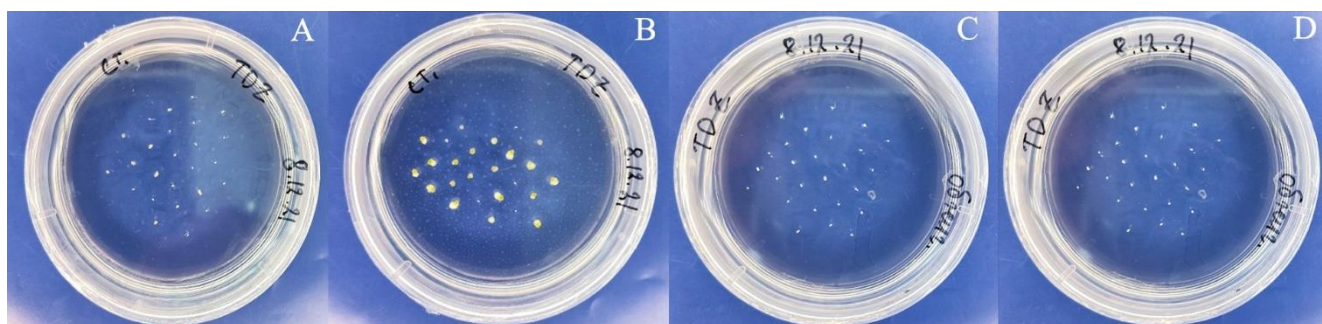


Рисунок 6 – Использование разных режимов стерилизации завязей огурца. А, В – Внешний вид чашки Петри с семечками, выделенных из завязи после ступенчатой стерилизации на 3 и 14 день культивирования; С, D – Внешний вид чашки Петри с семечками, выделенных из завязи после стерилизации обжиганием на 1 и 14 день культивирования (отсутствие развития)

Для получения удвоенных гаплоидов огурца обычно используется два разных способа введения семечек в культуру *in vitro*. В первом случае, молодая

завязь огурца, после поверхностной стерилизации, разрезается на фрагменты, которые сразу помещаются на индукционную питательную среду, и только после трех-четырех недель культивирования развившиеся семяпочки (либо образовавшийся из них каллус и эмбриониды) извлекаются и пересаживаются на свежую питательную среду для последующей регенерации из них растений. Во втором случае, семяпочки сразу выделяют из молодой завязи огурца и помещают на индукционную питательную среду.

Проведенные исследования показали, что при введении в культуру *in vitro* фрагментов завязи, большая часть семяпочек травмируется и не способна в дальнейшем формировать эмбриоподобные структуры. Кроме того, происходит быстрое разрастание соматических тканей, которые сдавливают развивающиеся семяпочки. Получить эмбриониды при введении в культуру фрагментов завязей нам не удалось (Рисунок 7).

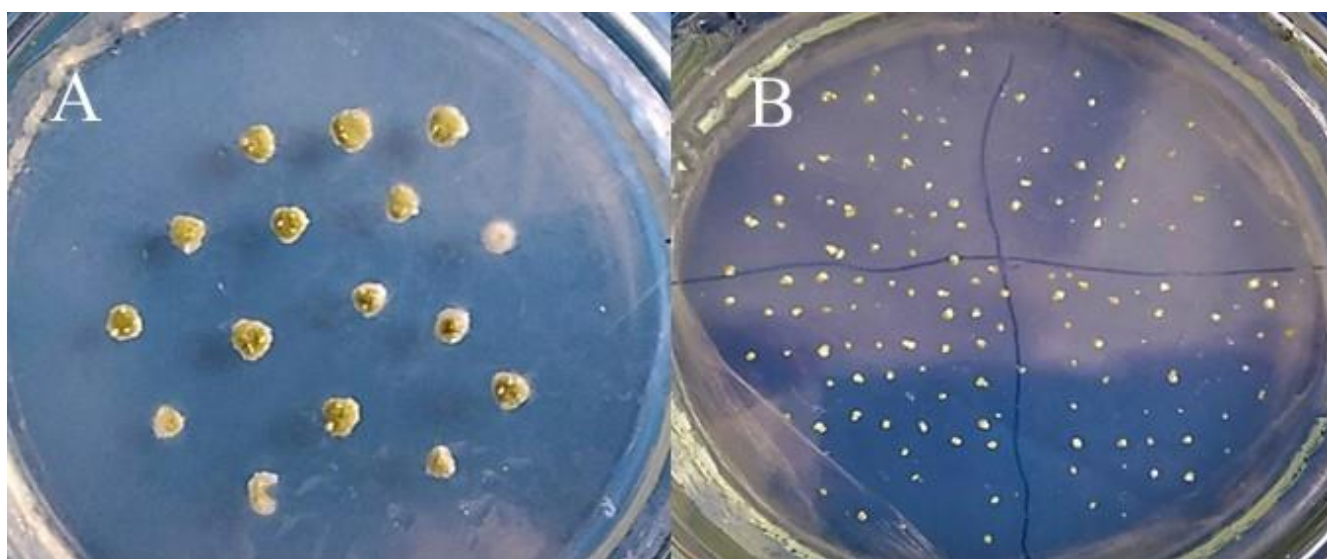


Рисунок 7 – Культивирование эксплантов огурца на питательной среде в чашке Петри диаметром 10 см (14 суток культивирования): А – Фрагменты завязи; В – изолированные семяпочки

Выделение семяпочек из завязи, сразу после этапа стерилизации, представляет собой достаточно трудоемкий процесс, требующий определенных навыков. Подготовленный специалист выделяет в среднем 50 семяпочек за 40-60 минут. При этом особенно важно правильно разрезать завязь, так чтобы при последующем выделении не травмировать семяпочки.

Семяпочки огурца, располагаются внутри завязи, которую необходимо разрушить для того, чтобы их отделить. Стандартным способом разрушения является разрез завязи скальпелем вдоль или поперек, при этом семяпочки травмируются в линии надреза. Помимо этого, доступ к семяпочкам открывается только в том месте, где сделан разрез. Чтобы получить доступ к другим семяпочкам, необходимо точно разрушать завязь препаровальной иглой, при этом остается большой риск повреждения семяпочек. В биохимическом составе плодов огурца содержится большое количество воды, которая также находится и внутри завязи. При разрезе завязи скальпелем вдоль или поперек, вода сразу же появляется в месте разреза, тем самым усложняя поиск и выделение прозрачных семяпочек, подходящих для введения в культуру *in vitro*.

В результате серии опытов, был подобран эффективный метод разрушения завязи, который облегчает процесс извлечения семяпочек (Рисунок 8).

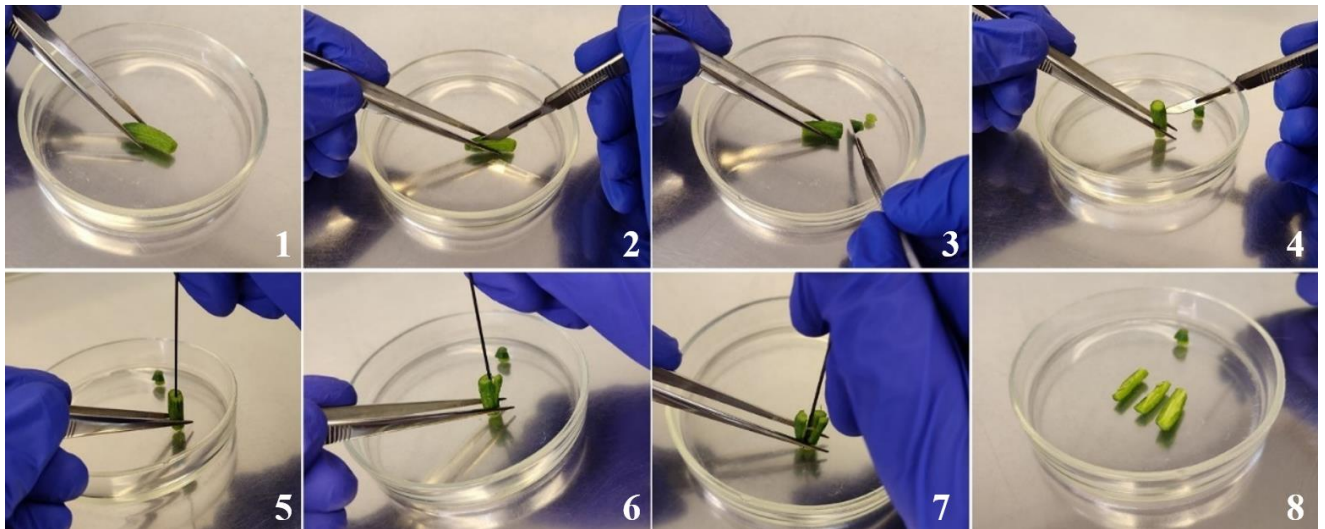


Рисунок 8 – Метод разрушения завязи на семенные камеры с помощью препаровальной иглы (пошаговое изображение)

После ступенчатой стерилизации завязи, в условиях ламинарного бокса, необходимо сделать поверхностные надрезы скальпелем и полностью проколоть ее препаровальной иглой в центре на всю длину. Затем вынуть иглу и скальпелем, в месте трещин, сделать надрезы и завязь распадется по швам прорастания на три части. Каждая из частей – семенная камера, на плацентах которой будут открыто

«лежать» семяпочки, их легко извлекать, поскольку они не окружены мякотью огурца и не выступает сок.

Данный метод обеспечивает выделение наибольшего количества неповрежденных семяпочек, по сравнению со стандартным разрезом завязи скальпелем вдоль/поперек. Для всех трех использованных в данном исследовании генотипов, имеющих примерно одинаковую степень отзывчивости к индукции гиногенеза, было показано, что новый способ разрушения позволял достоверно увеличить количество индуцированных семяпочек в 1,5 – 1,8 раз (Таблица 11).

Таблица 11 – Влияние способов разрушения завязи на индукцию гиногенного развития в культуре неопыленных семяпочек *in vitro*

Генотип (фактор А)	Способ разрушения завязи (фактор В)	Индуцировано семяпочек, шт. /на чашку	Индуцировано семяпочек, %	Двухфакторный дисперсионный анализ: факторы/доля влияния фактора, %
201	Стандартный	7,48b	29,5b	фактор А ^{NS} /0,37 фактор В ^{***} /91,00 фактор А × фактор В ^{NS} /0,78 случайные факторы/ 7,86
	Новый	11,18a	44,7a	
202	Стандартный	8,6b	34,2b	
	Новый	14,78a	59,1a	
203	Стандартный	6,39a	25,5b	
	Новый	11,33a	45,3a	

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

*** значимо на уровне 0.001, NS = не значимо.

Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS. В одну чашку Петри диаметром 6 см высаживалось 25 семяпочек.

3.2.3 Разработка оптимального состава питательной среды для индукции гиногенеза

Показателем индукции гиногенного развития является изменение размера, формы и цвета культивируемых семяпочек. Как правило, эмбриониды и каллус образуются из семяпочек зеленого цвета, которые значительно увеличились в размере. Для выбора оптимального состава питательной среды, было проведено изучение влияния на индукцию гиногенеза в культуре неопыленных семяпочек *in vitro* наиболее распространенных питательных сред, добавления регуляторов роста

растений (TDZ и 2,4-D) и AgNO_3 , а также типа гелеобразующего агента. В качестве характеристик, отражающих изменение размера семян, был рассчитан коэффициент увеличения площади поверхности семян и скорость увлечения семян.

Гелеобразующий агент определяет мобилизацию веществ в составе питательной среды и оказывает эффекты на экспланты, что сказывается на качестве полученных регенерантов. Индукцию гиногенного развития в культуре неопыленных семян *Cucumis sativus* L. проводят на твердых питательных средах. Для приготовления плотной питательной среды необходимо использовать гелеобразующий агент, в качестве которого наиболее часто используют агар-агар. В качестве альтернативы агар-агару, может выступать Phytigel™, при применении которого питательная среда становится прозрачнее и, по сравнению с агар-агаром, для получения плотной среды, его требуется в два раза меньше.

На питательной среде ИМС, с Phytigel™, в период от введения в культуру до 10 суток культивирования, средняя скорость увеличения семян была выше на $0,06 \text{ мм}^2/\text{сутки}$, чем на агар-агаре. Разница между коэффициентами увеличения семян, от использования различных гелеобразующих агентов, к 10-м суткам составляла 1,7 раз. В следующие 10 суток культивирования тенденция осталась прежней, но скорость увеличения семян на питательной среде, содержащей Phytigel™, стала выше на 162,5 %, по сравнению с первыми 10 сутками культивирования. На агар-агаре скорость увеличения семян была меньше на 10 %, в сравнении с предыдущим периодом. Во второй декаде культивирования на Phytigel™, скорость увеличения семян была самой высокой за весь период наблюдений. Коэффициент увеличения семян на питательной среде, содержащей Phytigel™, был выше в 2,6 раз по сравнению с питательной средой, содержащей агар-агар в качестве гелеобразующего агента. К 30-м суткам коэффициенты увеличения семян, культивируемых на разных гелеобразующих агентах, отличались в 2,4 раза. Скорость увеличения семян на агар-агаре увеличилась на 10 % и сравнялась со значениями в первые 10 суток культивирования. На Phytigel™ скорость роста семян стала ниже на 61,5 %, по

сравнению с первой декадой. Для Phytigel™ данная скорость увеличения семяпочек была самой низкой, за весь период наблюдений. Средняя скорость увеличения семяпочек на средах с Phytigel™ составляла 0,08 мм²/сутки, в то время как на среде с агар-агаром, она была 0,02 мм²/сутки (Рисунок 9).

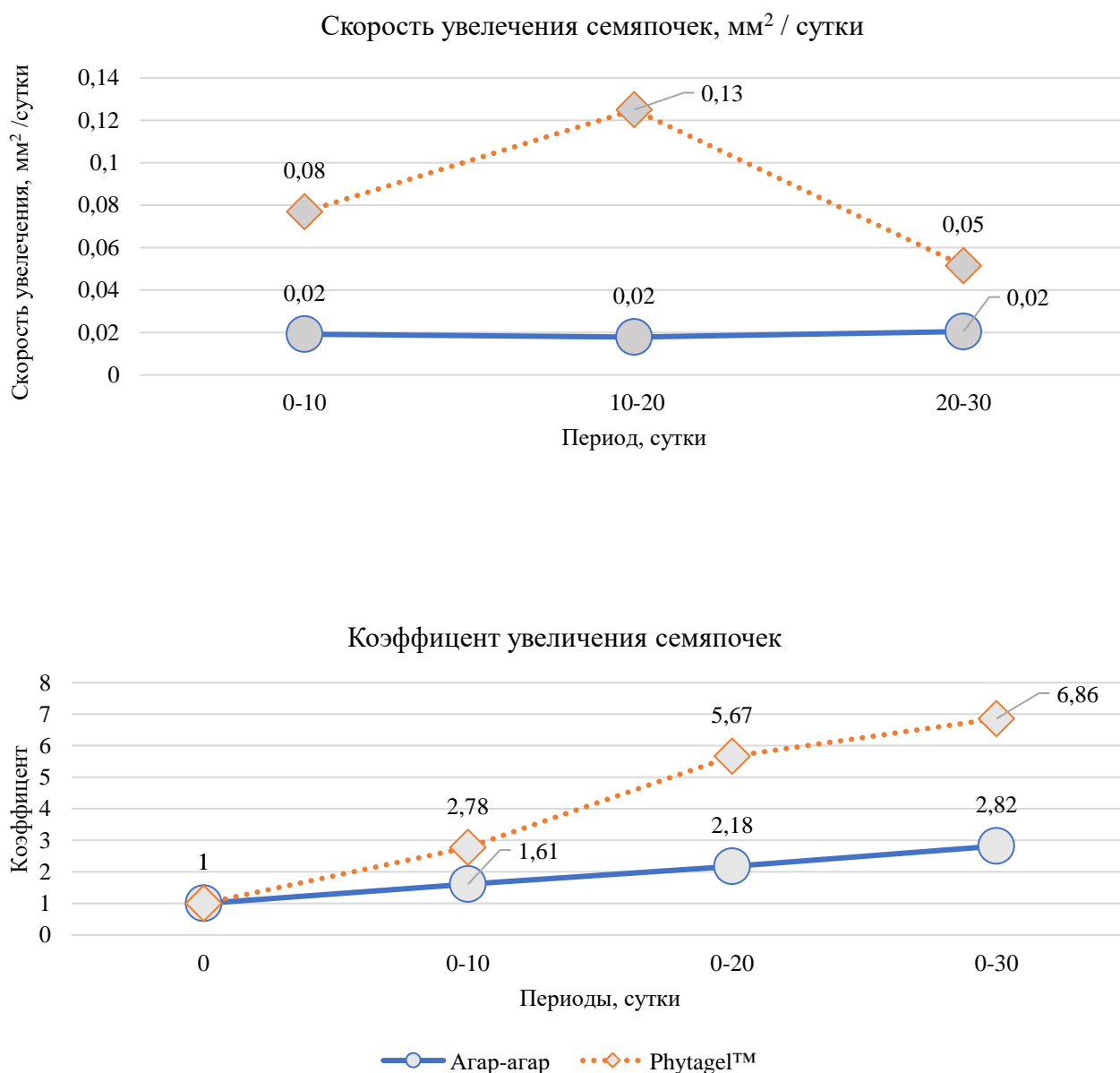


Рисунок 9 – Влияние гелеобразующих агентов на скорость роста семяпочек в течение 30 суток

При культивировании на питательных средах с агар-агаром семяпочки в течение 30 суток культивирования растут очень медленно, а на Phytigel™ намного

быстрее. Это возможно, объясняется разной степенью связывания воды у изучаемых гелеобразующих агентов. Предположительно, на питательных средах с Phytigel™ вода более доступна, чем на агаре. В предварительных экспериментах, проведенных в нашей лаборатории ранее на огурце и кабачке с использованием жидких питательных сред, также было выявлено более быстрое увеличение объема семян, примерно в 1,5 раза, по сравнению с культивируемыми на агаризованных питательных средах. В данном эксперименте тип гелеобразующего агента являлся значимым фактором, влияющим на увеличение площади введенных в культуру неопыленных семян огурца (Таблица 12).

Таблица 12 – Влияние гелеобразующих агентов в составе индукционной питательной среды на площадь (мм²) и индукцию неопыленных семян огурца

Гелеобразующий агент (Фактор А)	Площадь семян, мм ²		Индукция семян, %		Двухфакторный дисперсионный анализ: факторы/доля влияния фактора, %
	Генотип (Фактор В)				
	№831	№58	№831	№58	
Phytigel™	3,07±0,03	2,88±0,03	37,0b	41,3b	фактор А ***/72,23 фактор В ***/3,57 фактор А × фактор В ^{NS} /0,02 случайные факторы/24,18
Агар-агар	0,93±0,05	0,85±0,02	55,3a	59,0a	

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

Площадь семян измерялась на 30-сутки культивирования

*** значимо на уровне 0.001, NS = не значимо.

Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS.

В одну чашку Петри диаметром 6 см высаживалось 25 семян.

Несмотря на быстрый рост неопыленных семян на питательной среде с Phytigel™, больше индуцированных семян было получено на питательной среде, где гелеобразующим агентом являлся агар-агар. Больше всего индуцированных семян огурца, после введения в культуру *in vitro*, было получено для генотипа №58. Разница в количестве индуцированных семян изученных генотипов, на разных гелеобразующих агентах, составляла 1,4-1,5 раз.

TDZ и 2,4-D. На двух генотипах огурца было изучено влияние на индукцию гиногенеза добавок TDZ и 2,4-D к индукционной питательной среде на основе ИМС.

Всего было заложено восемь вариантов опыта (добавок): TDZ 0,04 мг/л; TDZ 0,2 мг/л; TDZ 1 мг/л; 2,4-D 0,2 мг/л; 2,4-D 2 мг/л; 2,4-D 0,1 мг/л, TDZ 0,2 мг/л; 2,4-D 0,2 мг/л, TDZ 0,1 мг/л; 2,4-D 2 мг/л; TDZ 1 мг/л для генотипов: №70 и №101. В качестве контроля использовали Б/Г (безгормональную) среду ИМС.

В первые сутки культивирования, у части прозрачных семяпочек появилась зеленая окраска и наблюдался рост клеток в области микропилярного конца. На третьи сутки у 20% измененных семяпочек, а на седьмые – у остальных 80 % произошло выпячивание/разрыва в области микропилярного канала (Рисунок 10).

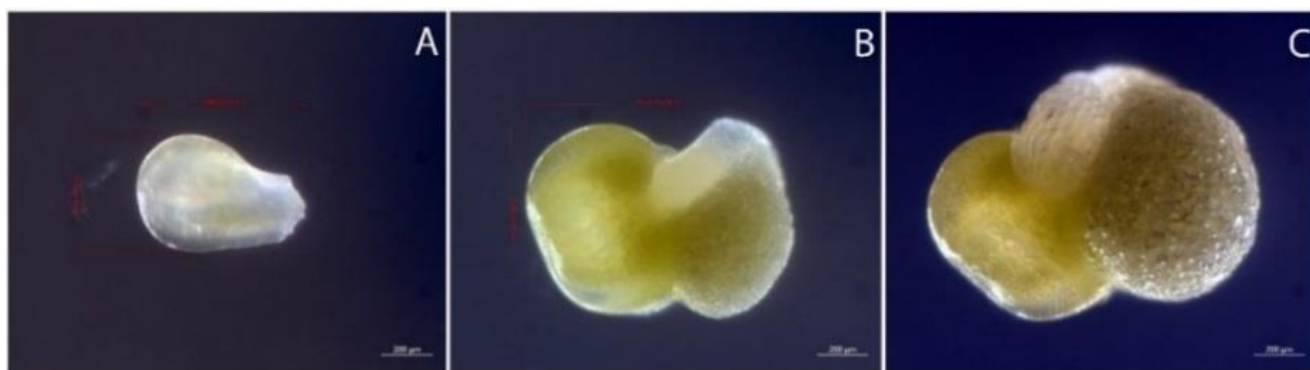


Рисунок 10 – Изменение окраски и размера семяпочек огурца №101 в первую неделю после введения в культуру: А – 1 сутки; В – 3 сутки; С – 7 сутки

В ходе исследования было выявлено, что на безгормональной среде отзывчивость семяпочек огурца у генотипа № 101 (58,7 %) была выше, чем у генотипа № 70 (32,0 %). Добавление TDZ в концентрации 0,04 и 0,2 мг/л увеличило количество индуцированных семяпочек до 2,4 раз, и именно в этих вариантах опыта было получено максимальное количество для обоих генотипов. При добавлении TDZ в концентрации 1 мг/л индукционная способность семяпочек снижалась, по сравнению с контрольной безгормональной средой. Добавление 2,4-D к питательной среде не приводило к увеличению количества индуцированных семяпочек по сравнению с контролем. При использовании, в качестве добавок к питательной среде, одновременно 2,4-D и TDZ в соотношении 1:2 количество индуцированных семяпочек снижалось (Таблица 13).

Таблица 13 – Влияние TDZ и 2,4-D на индукцию семян огурца в культуре неопыленных семян *in vitro*

Питательная среда (фактор В)		Индукцировано семян, шт. /на чашку Петри		Индукцировано семян, %		Двухфакторный дисперсионный анализ: факторы/доля влияния фактора, %
		Генотип (фактор А)				
2,4-D	TDZ	№70	№101	№70	№101	фактор А ***/8,07 фактор В ***/78,05 фактор А × фактор В ^{NS} /3,96 случайные факторы/ 9,92
Б/Г		8,00d	14,67b	32,0	58,7	
–	0,04	19,67a	20,67a	78,7	82,7	
–	0,2	16,33b	18,0a	65,3	72,0	
–	1	10,80d	15,00b	44,0	59,7	
0,2	–	8,00d	11,00c	32,0	46,7	
2	–	6,00de	9,67c	24,0	38,7	
0,1	0,2	14,33bc	15,00b	57,3	60,0	
0,2	0,1	4,67e	11,00c	18,7	44,0	
2	1	14,00c	7,33d	56,0	29,3	

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

*** значимо на уровне 0.001, NS = не значимо.

Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS. В одну чашку Петри диаметром 6 см высаживалось 25 семян.

Таким образом, проведенный эксперимент показал благоприятное воздействие низких концентраций TDZ (0,04 и 0,2 мг/л) на индукцию гиногенеза.

Основной состав питательной среды. При определении оптимального основного состава питательной среды было изучено девять различных вариантов сред на основе MS, IMC и CBM, с добавлением TDZ 0,04 мг/л и $AgNO_3$ 10 мг/л. Варианты среда: CBM б/г (CBM– 1); CBM с TDZ 0,04 мг/л (CBM – 2); CBM с TDZ 0,04 мг/л и $AgNO_3$ 10 мг/л (CBM– 3); MS б/г (MS– 1); MS с TDZ 0,04 мг/л (MS– 2); MS с TDZ 0,04 мг/л и $AgNO_3$ 10 мг/л (MS– 3); IMC б/г (IMC– 1); IMC с TDZ 0,04 мг/л (IMC– 2); IMC с TDZ 0,04 мг/л и $AgNO_3$ 10 мг/л (IMC– 3). Опыты проводили на трех генотипах: №118, №119, №120.

Было выявлено, что для изученных генотипов, на 21 сутки культивирования, большая часть семян в вариантах опыта без TDZ и $AgNO_3$, вне зависимости от используемой основной питательной среды (CBM– 1, MS– 1, IMC– 1),

практически не развивались, их размеры увеличивались незначительно (площадь поверхности не превышала $0,5 \text{ мм}^2$) и окраска практически не изменялась. Семяпочки на средах с TDZ (СВМ– 2, MS– 2, ИМС– 2) имели площадь поверхности около 1 мм^2 и бледно-коричневую окраску. На питательных средах, содержащих TDZ и AgNO_3 (СВМ– 3, MS– 3, ИМС– 3), семяпочки были заметно крупнее – более 1 мм^2 , имели насыщенную темно-зеленую окраску (Рисунок 11).

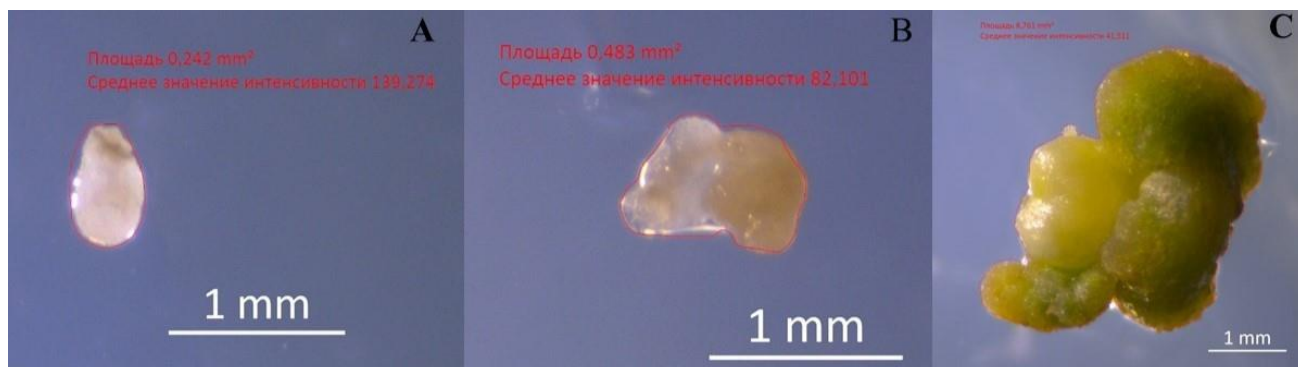


Рисунок 11 – Влияние состава питательной среды на морфологические изменения семяпочек после 21 суток культивирования: А – MS – 1; В – MS – 2; С – MS – 3

Сравнительное изучение показало, что на питательных средах с TDZ и б/г, в течение всего периода культивирования, скорость увеличения семяпочек составляла не более чем $0,005 \text{ мм}^2$ в сутки. На среде MS – 3 этот показатель составил $0,03\text{-}0,09 \text{ мм}^2$ в сутки, на ИМС – 3 – $0,01\text{-}0,07 \text{ мм}^2$ в сутки, для СВМ – 3 – $0,01\text{-}0,2 \text{ мм}^2$ в сутки. Максимальная скорость увеличения семяпочек была зафиксирована в период с 84-х по 105-е сутки, для всех вариантов сред с TDZ и AgNO_3 . В этот период наиболее интенсивный рост семяпочек был отмечен, на питательной среде СВМ – 3 – $0,2 \text{ мм}^2/\text{сутки}$ (Рисунок 12).

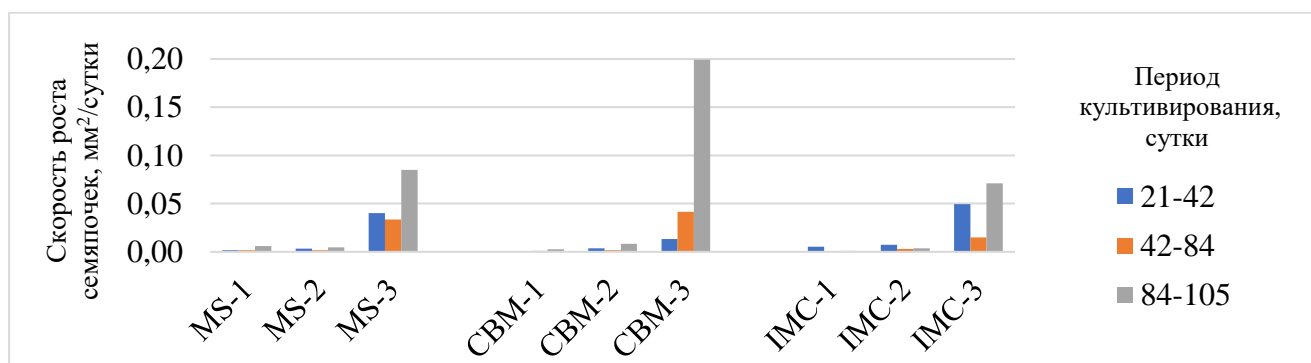


Рисунок 12 – Средняя скорость увеличения семяпочек трех генотипов, $\text{мм}^2/\text{сутки}$

Эмбриогенный каллус, из которого в последствии удалось регенерировать растения у изученных генотипов, был получен только на питательных средах, содержащих TDZ 0,04 мг/л и AgNO₃ 10 мг/л.

Включенные в данный эксперимент генотипы отличались достаточно низкой отзывчивостью к индукции гиногенеза, а при использовании питательных сред без TDZ и AgNO₃, вне зависимости от используемой основной питательной среды (CBM – 1, MS – 1, IMC – 1), не образовывали эмбриогенного каллуса и эмбриоидов вообще. Максимальное количество индуцированных семян было получено на питательной среде – CBM – 3, для генотипа №118 – 15,45 %, для генотипа №119 – 11,82 %. На питательных средах IMC и MS индукция была ниже 10 % для всех генотипов, кроме генотипа №119, на среде IMC с TDZ 0,04 мг/л и AgNO₃ 10 мг/л она составляла 12,27 %. Для генотипов №118 и №119 на питательной среде MS – 3 удалось получить наибольшее количество эмбриогенного каллуса, из которого в дальнейшем были получены растения-регенеранты в культуре неопыленных семян *in vitro*.

Проведенный эксперимент показал, что добавление нитрата серебра в концентрации 10 мг/л в сочетании TDZ 0,04 мг/л, вне зависимости от используемой основной питательной среды, приводит к увеличению индукционной способности изолированных семян огурца, в том числе и для генотипов с низкой отзывчивостью.

3.2.4 Влияние температурной обработки на индукцию гиногенеза

Для стимулирования эмбриогенеза неопыленные семена огурца подвергают различным видам обработки. Чаще всего, используют термический шок, вызванный повышенными положительными температурами. Ученые, изучавшие этот фактор, отмечают, что применение в течении 2-4 дней температурной обработки 35 °C способствует повышению индукции эмбриогенеза от 6,2 до 89,4 % по сравнению с контролем [93; 97; 125].

В исследовании нами были изучены три варианта температурной обработки: +25 °C (контроль), +28 и +32 °C в течение 7 дней в темноте. В

дальнейшем культивирование, для всех вариантов опыта, проводили при +25 °С и фотопериоде 16/8 (день/ночь). В качестве донорных растений использовались два селекционных генотипа огурца №201 и №202. Для культивирования изолированных семяпочек использовались питательные среды MS [150], CBM [93], IMC [162] с добавлением TDZ в концентрации 0,04 мг/л и AgNO₃ в концентрации 10 мг/л.

Обработка повышенными температурами введенных в культуру семяпочек двух генотипов (№201 и №202) приводила к увеличению их индукции в 1,3-2,3 раза по сравнению с контролем. Однако для генотипа №201 наилучшие результаты были получены при использовании температурной обработки +28 °С, в то время как для генотипа №202 лучший результат был получен при температуре +32 °С (Таблица 14).

Таблица 14 – Влияние температурной обработки и питательной среды на индукцию неопыленных семяпочек

Питательная среда (фактор А)	Температурная обработка, °С (фактор В)	Индуцировано семяпочек, шт. /на чашку Петри		Индуцировано семяпочек, %	
		№201	№202	№201	№202
MS TDZ 0,04 мг/л AgNO ₃ 10 мг/л	25	11,3b	5,3b	45,3	21,3
	28	18,0a	9,7b	72,0	38,7
	32	13,3b	10,3a	53,3	41,3
CBM TDZ 0,04 мг/л AgNO ₃ 10 мг/л	25	11,3b	5,3b	45,3	22,7
	28	14,3b	9,0a	57,3	36,0
	32	12,0b	12,0a	48,0	48,0
IMC TDZ 0,04 мг/л AgNO ₃ 10 мг/л	25	7,7b	10,0b	30,7	36,0
	28	14,6a	10,0b	58,6	40,0
	32	9,3b	13,3a	37,3	53,3
Двухфакторный дисперсионный анализ: факторы/доля влияния фактора, %	№ 201		№202		
	фактор А */21,7 фактор В ***/51,91 фактор А × фактор В ^{NS} /7,42 случайные факторы/ 18,90		фактор А */12,21; фактор В ^{NS} /4,94; фактор А × фактор В ***/54,86; случайные факторы 27,99		

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

* значимо на уровне 0.05, *** значимо на уровне 0.001, NS = не значимо.

Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS. В одну чашку Петри диаметром 6 см высаживалось 25 семяпочек.

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал, что в случае генотипа №201 наибольшее влияние на индукцию гиногенеза оказывал фактор использующейся температурной обработки (51,91%), в то время как для генотипа №202 этот фактор был не значимым, и наибольшее влияние оказывало взаимодействие фактора состава использующейся питательной среды и температурной обработки (54,86%).

Исходя из результатов проведенного эксперимента можно предположить, что для увеличения индукции гиногенного развития неопыленных семяпочек огурца требуется обработка повышенными температурами, которую необходимо подбирать индивидуально для каждого генотипа.

3.2.5 Влияние состава питательной среды на регенерацию растений из гиногенного каллуса

В ходе исследовательской работы был получен каллус, который использовался в экспериментах по подбору оптимального состава регенерационной питательной среды для получения ДН-растений (Рисунок 13).

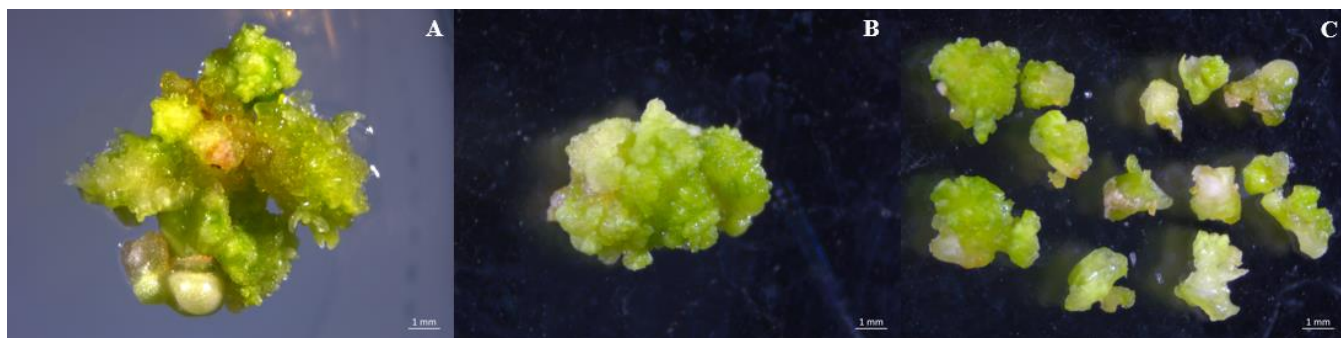


Рисунок 13 – Этапы подготовки каллуса для эксперимента по изучению влияния состава питательной среды на регенерацию растений из гиногенного каллуса; А – Раскрывшаяся семяпочка с каллусом генотипа №119; В – Отдельный каллус до разрезания; С – Каллус после разрезания на фрагменты

Каллус, полученный из одной семяпочки, был разделен на части и перенесен на различные варианты регенерационных питательных сред с целью подбора оптимального их состава для быстрого роста проростков из каллусной массы.

В качестве основной регенерационной питательной среды использовалась среда MS, которая была модифицирована добавлением различных экзогенных регуляторов роста: гиббереллиновой кислоты (GA_3), 6-бензиламинопурина (6-BAР), 1-Нафталинуксусная кислота (NAA) и нитрата серебра ($AgNO_3$). Всего было исследовано шесть различных вариантов питательных сред, которые включали в себя различные сочетания этих регуляторов роста.

На использованных питательных средах наблюдалось три типа развития исходного каллуса. Первый тип – формирование хорошо пигментированного среднеплотный зелёного каллуса с высоким морфогенетическим потенциалом, который в дальнейшем формировал проростки и листья (Рисунок 14 D).

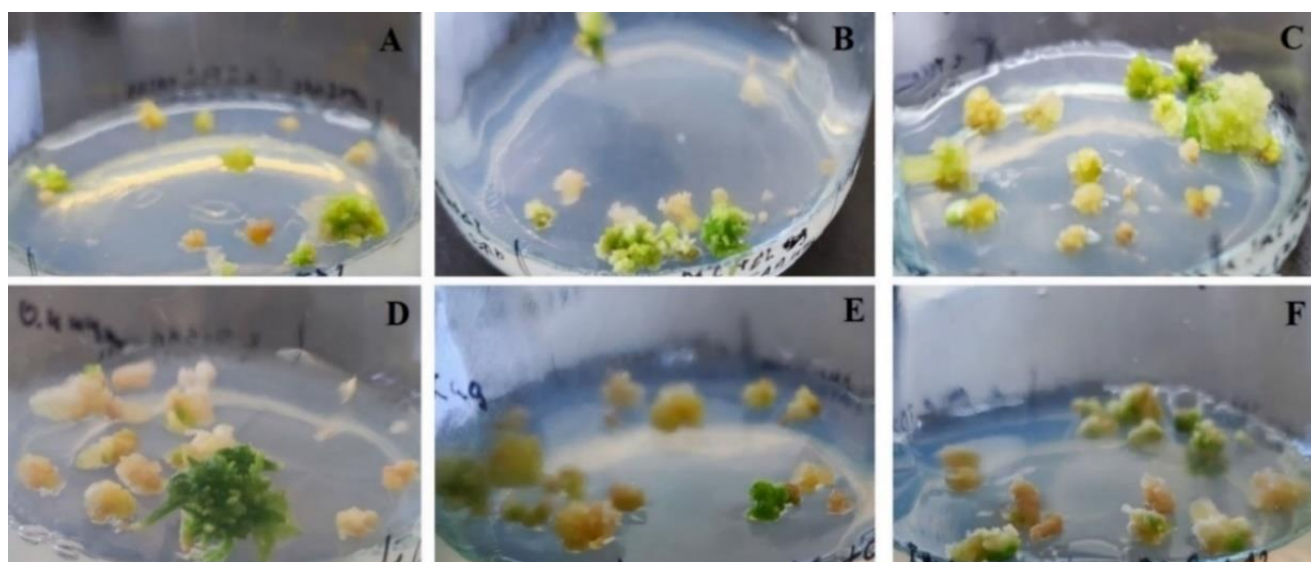


Рисунок 14 – Влияние питательных сред на геммогенез из каллуса огурца:
 А – MS GA_3 0,1 мг/л; В – MS GA_3 0,1 мг/л, 6-BAР 3 мг/л; С – MS GA_3 0,1 мг/л, 6-BAР 3 мг/л, $AgNO_3$ 10 мг/л; D – MS 6-BAР 3 мг/л, NAA 0,05 мг/л; E – MS 6-BAР 3 мг/л, NAA 0,05 мг/л, GA_3 0,1 мг/л; F – MS 6-BAР 3 мг/л, NAA 0,05 мг/л, GA_3 0,1 мг/л, $AgNO_3$ 10 мг/л

Вторым типом каллуса был пигментированный зеленый гетерогенный каллус средней плотности с рыхлыми участками. Данный каллус не дифференцировался и достаточно быстро некротировал (Рисунок 14 F). Третий тип был представлен пигментированным гетерогенным среднеплотным каллусом, который легко распадался на отдельные агрегаты при переносе на свежие питательные среды и обладал склонностью к формированию таких же структур (Рисунок 14 C).

На питательных средах, содержащих в своем составе GA_3 и $AgNO_3$, у образующихся побегов отмечалось образование мужских цветков при культивировании *in vitro* (Рисунок 15).

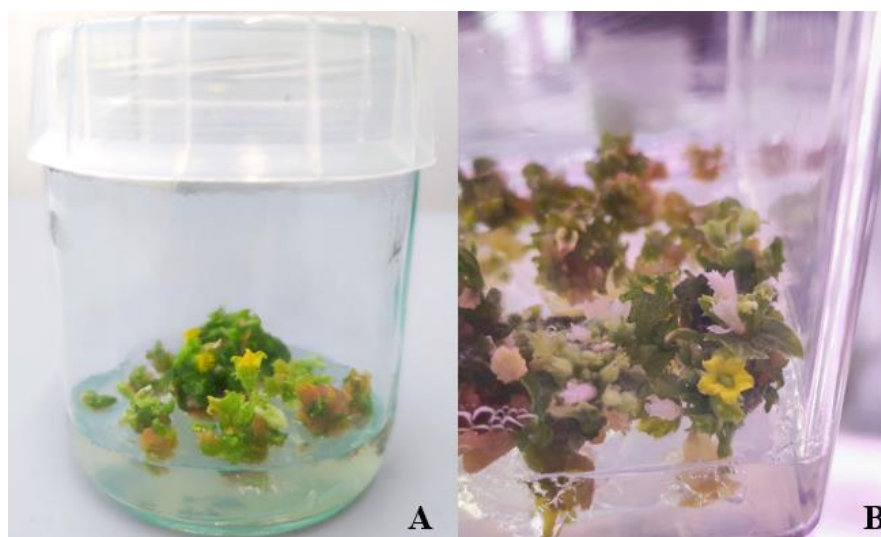


Рисунок 15 – Образование мужских цветков на укороченных побегах в культуре *in vitro*: А – MS GA_3 0,1 мг/л, 6-BAР 3 мг/л, $AgNO_3$ 10 мг/л; В – MS 6-BAР 3 мг/л, NAA 0,05 мг/л, GA_3 0,1 мг/л

На питательной среде MS с 6-BAР 3 мг/л и NAA 0,05 мг/л каллус развивался быстрее, чем в остальных вариантах опыта, и уже к 70-м суткам культивирования начинался процесс геммогенеза, наблюдалось формирование отдельных листьев и укороченных розеток (Рисунок 16 А, В).



Рисунок 16 – Формирование растения огурца из гиногенного каллуса: А – Образование микропобегов из каллуса на питательной среде MS с 6-BAР 3 мг/л и NAA 0,05 мг/л; В – Укорененное растение на питательной среде MS Б/Г; С – Акклиматизированное к условиям *in vivo* растение

Пересаживать фрагменты разросшегося каллуса, с участками геммогенеза, на свежую питательную среду необходимо каждые 4 недели, в противном случае они достаточно быстро бурели и погибали. Полученные розетки листьев, как правило, хорошо подвергались микроклональному размножению, вследствие чего было получено по несколько клонов каждого образца. При культивировании на данной питательной среде удалось получить первые полноценные растения, которые были высажены в грунт (Рисунок 16 С).

Среднее значение эффективности регенерации составило 23 %. Самый высокий показатель эффективности регенерации, 37 %, был достигнут на питательной среде MS при добавлении 6-BAР 3 мг/л и NAA 0,05 мг/л. На Б/Г питательных средах развитие каллуса вскоре останавливалось и использование их для регенерации было не эффективным. На остальных вариантах питательных сред эффективность регенерации составляла от 10 до 28 % (Таблица 15).

Таблица 15 – Влияние питательных сред на регенерацию растений из каллуса после первого пассажа

Концентрация гормонов, мг/л				Введено в культуру, шт.	Число растений/ банку ¹ , шт.	Число растений, всего ² , шт.	Эффективность регенерации, %
GA ₃	6-BAР	AgNO ₃	NAA				
	3		0,05	45	5,67a	17	37
0,1				45	1,67c	5	10
0,1	3			45	3,33bc	10	21
0,1	3	10		45	2,67c	8	17
0,1	3	10	0,05	45	4,00ab	12	26
0,1	3		0,05	45	4,33ab	13	28

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$. Долю влияния факторов рассчитывали, как отношение SS каждого фактора к общей SS

¹В одну пластиковую банку объемом 360 см³ высаживалось 15 каллусоподобных структур.

²Учитывались растения, полученные после первого пассажа с учетом потерь на этапе адаптации к условиям *ex vitro* (около 30 недель от введения в культуру каллуса).

Больше всего растений было получено на питательных средах MS с добавлением 6-BAР 3 мг/л и NAA 0,05 мг/л (17 растений) и MS с добавлением 6-

BAР 3 мг/л, NAA 0,05 мг/л и GA₃ 0,1 мг/л (13 растений). Добавление AgNO₃ к регенерационным питательным средам не способствовало увеличению количества полученных растений. Наименьшее количество растений было получено на средах MS: с добавлением GA₃ 0,1 мг/л (5 растений) и GA₃ 0,1 мг/л, 6-BAР 3 мг/л и AgNO₃ 10 мг/л (8 растений).

3.2.6 Определение плоидности методом проточной цитометрии

Плоидность и содержание ДНК образцов определяли с использованием внешней стандартизации (стандарты и исследуемые образцы исследовали одновременно при одинаковых настройках цитометра).

В качестве стандартного значения содержания ДНК использовали опубликованные для *Cucumis sativus* L. значения 1С (pg) = 0,90 [160; 166]. Таким образом для диплоидных контрольных образцов за средние значения 2С (pg) принимались 2С = 1,800 pg.

Средний индекс разницы Mean PI-A пика G1/G0 (самого левого на гистограмме) по сравнению с контролем для растений с диплоидным набором хромосом составил 1,0, для группы с триплоидным набором хромосом – 1,5 и для группы с тетраплоидным набором хромосом – 2,0 (Рисунок 17).

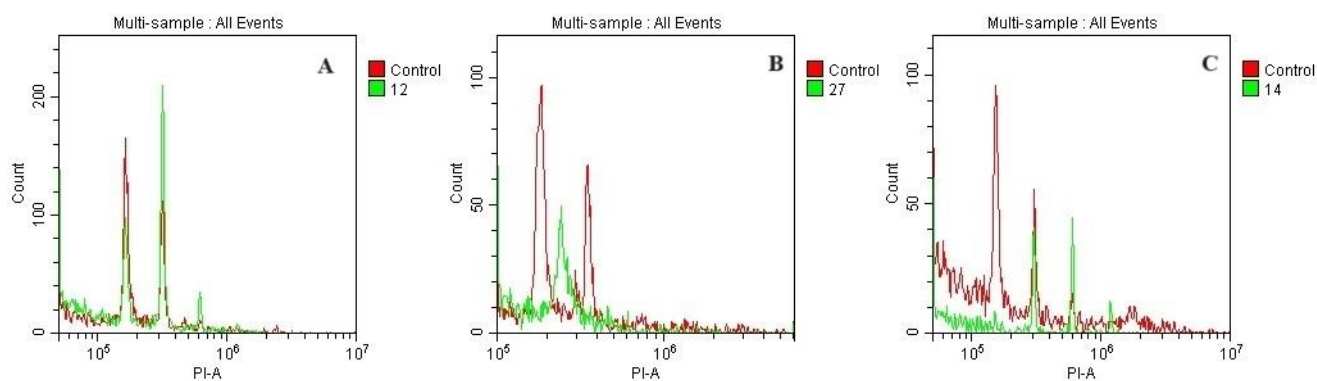


Рисунок 17 – Примеры гистограмм образцов огурца (*Cucumis sativus* L.): А – гистограмма с наложением образца № 12, значение 2С = 1,725 pg (2n) (зеленая гистограмма) и контроля 2С = 1,800 pg (красная гистограмма); В – гистограмма с наложением образца № 27, значение 2С = 2,708 pg (3n) (зеленая гистограмма) и контроля 2С; С – гистограмма с наложением образца № 14, значение 2С = 3,665 pg (4n) (зеленая гистограмма) и контроля 2С;

Из общей выборки полученных растений регенерантов были выявлены: диплоидные ($2n$) образцы, со средним значением ДНК $2C = 1,835$ pg, триплоидные ($3n$) образцы со средним значением ДНК $2C = 2,708$ pg и тетраплоидные ($4n$) образцы со средним значением ДНК $2C = 3,576$ pg.

3.2.7 Технология получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопылённых семяпочек

Технология получения удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопылённых семяпочек *in vitro* предусматривает, на подготовительном этапе, выращивание донорных растений в условиях кондиционируемой вегетационной камеры с лампами досвечивания и регулируемым температурным режимом 24 ± 1 °C круглосуточно и фотопериодом 16 часов – день/8 часов – ночь. В работе используются завязи с раскрытым цветком, в день цветения (FL), которые за сутки предварительно изолируют ваткой от случайного опыления. Поверхностную стерилизацию проводят в 5% растворе гипохлорита натрия в течение 15 минут. Разрушать завязь рекомендуется механическим способом с помощью препаровальных игл и скальпеля.

Бесцветные семяпочки каплевидной формы размером до $0,6$ мм² помещают на твердую индукционную питательную среду, имеющую в своем составе TDZ ($0,04$ - $0,2$ мг/л) и $AgNO_3$ 10 мг/л. Для стимуляции гиногенного развития проводят температурную обработку при $+28$ °C / $+32$ °C (оптимальный режим подбирается индивидуально для каждого генотипа) в течение 7 дней в темноте. Дальнейшее культивирование происходит на свету при температуре $+25$ °C и фотопериоде 16/8 (день/ночь). Пересадку на свежую питательную среду осуществляют каждые 2 недели.

Образование каллуса наблюдается к 70-м суткам. До появления проростков, на этапе *каллусогенеза*, каллус культивируют на питательной среде MS с добавлением 6-BAР 3 мг/л и NAA $0,05$ мг/л, пересаживая каждые 3-4 недели на свежую питательную среду.

Для укоренения, хорошо сформированные побеги переносят на безгормональную питательную среду MS. На этом этапе проводится оценка плоидности полученного материала. Растения-регенеранты с диагностированным диплоидным набором хромосом ($2n=2x=14$), достигшие в культуральном сосуде максимальной высоты, с хорошо развитой корневой системой, переносят для адаптации в условиях *ex vitro*. Семенное потомства (R_1) получали от искусственного опыления, после изоляции мужских и женских цветков (Рисунок 18).

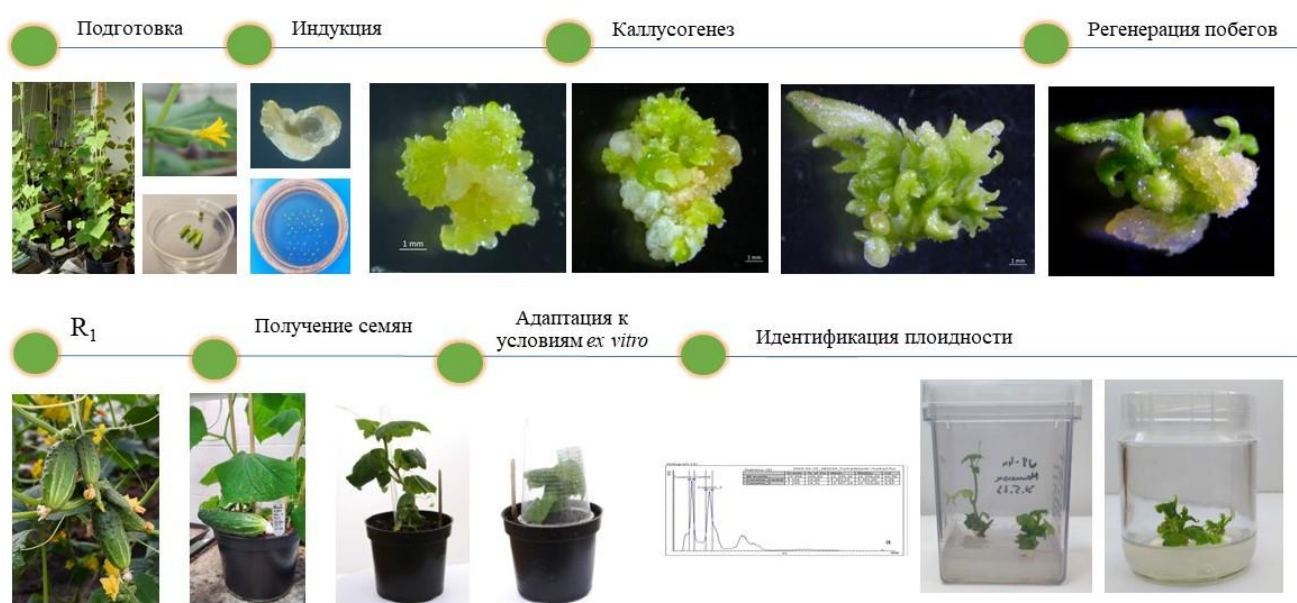


Рисунок 18 – Технология получения удвоенных гаплоидов огурца (*Cucumis sativus* L.) в культуре неопылённых семян

На питательной среде ИМС с добавлением сахарозы 30 г/л, агар-агара 7 г/л, ампициллина 200 мг/л и TDZ 0,2 мг/л, pH = 5,8 индукция гиногенеза для семи генотипов не превышала 20 %, у трех генотипов (№201, №202, №831) она была от 30 до 42,20 %, а для №1808, №1809, №1810 удалось достичь лучших показателей индукции от 55,44 до 63,1 %. Максимальная индукция гиногенеза наблюдалась у образца №1810, 63,1 % введенных в культуру семян образовали каллус. Однако регенерировать полноценные растения у этого образца нам не удалось, из-за гибели адаптированных растений в следствии контаминация в культуре *in vitro*.

На питательной среде MS с добавлением сахарозы 30 г/л, агар-агара 7 г/л, ампициллина 200 мг/л и TDZ 0,04 мг/л, AgNO₃ 10 мг/л, pH = 5,8 были изучены генотипы с низкой отзывчивостью на индукцию гиногенеза (5,0-9,77 %). Получить растения удалось у двух их трех изучаемых генотипов (Таблица 16).

Таблица 16 – Индукция гиногенеза огурца в культуре неопыленных семяпочек

Генотип	Введено семяпочек, шт.	Количество индуцированных семяпочек, шт.	Доля индуцированных семяпочек, %	Количество полученных растений, шт.
ИМС с добавлением сахарозы 30 г/л, агар-агара 7 г/л, ампициллина 200 мг/л и TDZ 0, 2 мг/л, pH = 5,8				
№1697/10	386	131	33,60 ± 4,2b	3
№1763	1212	468	37,00 ± 5,1b	12
№1806	163	20	16,70 ± 10,4d	-
№1807	280	26	9,48 ± 1,2e	2
№1808	349	236	60,40 ± 15,4ab	3
№1809	100	53	55,44 ± 19,6a	4
№1810	214	131	63,10 ± 18,9a	-
№1811	362	147	42,20 ± 12,1b	2
№201	750	184	25,80 ± 3,2c	5
№202	750	202	27,43 ± 2,8bc	-
№203	750	76	10,57 ± 1,7e	10
№831	750	159	21,45 ± 4,4c	3
№58	750	126	17,80 ± 4,3d	7
			$\bar{x} = 39,74$	$\Sigma = 51$
MS с добавлением сахарозы 30 г/л, агар-агара 7 г/л, ампициллина 200 мг/л, TDZ 0,04 мг/л, AgNO ₃ 10 мг/л, pH = 5,8				
№118	750	34	5,00 ± 0,9b	12
№119	750	66	9,77 ± 1,2a	27
№120	750	42	6,22 ± 1,7ab	0
			$\bar{x} = 6,99$	$\Sigma = 40$

Примечание: представленные значения являются средними для трех независимых экспериментов с тремя повторами внутри каждого опыта. Для каждого генотипа использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а средние значения сравнивались с использованием критерия множественных диапазонов Дункана (MRT). Значения, отмеченные одинаковой буквой, не имели достоверных различий при $p \leq 0.05$.

В результате проведенной работы удалось индуцировать гиногенное развитие неопыленных семяпочек в культуре *in vitro* и получить растения-регенеранты для 12 из 16 изученных генотипов.

На питательных средах ИМС и МС было получено 91 растение огурца. Максимальное количество растений-регенерантов (из разных семяпочек), и

впоследствии ДН-линий, было получено из образцов №119 и №1763 – 27 и 12 штук соответственно. Все полученные линии были оценены по хозяйственно полезным признакам и лучшие из них включены в селекционный процесс.

3.3 Создание родительских форм для гетерозисных гибридов огурца

3.3.1 Оценка образцов огурца, полученных в культуре неопыленных семян

Семенное потомство от растений-регенерантов огурца, полученных методом гиногенеза, было высеяно в весеннюю пленочную теплицу в 2022-2023 годах.

В 2022 году, из растений-регенерантов образца №1763, полученных методом гиногенеза, выделилась линия №1763 – 27-3-2021 (Рисунок 19).

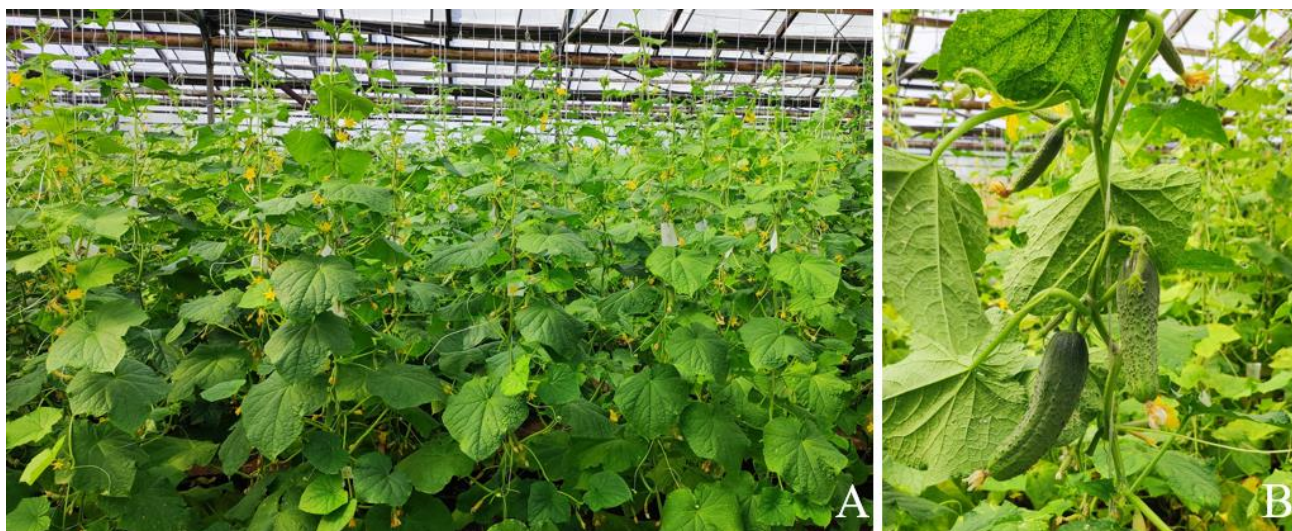


Рисунок 19 – Гиногенная линия №1763 – 27-3-2021 (Весенняя теплица, 2022 год):
А – Общий вид растений; В – Плоды огурца на растении

Растения индетерминантного типа, средневетвистые, женского типа цветения. Длина межфазного периода «всходы-цветение» составляет 41 сутки. Количество завязей в узле – от 1 до 6 шт. Длина плода от 10 до 12 см, масса плода 75 г, красивой веретеновидной формы с небольшим изгибом. Поверхность крупнобугорчатая, опушение белое. Окраска плода зеленого цвета, рисунок отсутствует. Высокие вкусовые качества. Образец обладал слабой степенью партенокарпии (29,3 %), но из-за соответствия модели сорта, по признакам:

раннеспелость, женский тип цветения, характеристики плода, линия была включена в селекционную работу.

В 2023 году по ряду признаков выделилась линия №119–1–3012, представляющая собой семенное потомство растений-регенерантов образца №119. (Рисунок 20).



Рисунок 20 – Гиногенная линия №119–1–3012 (Весенняя теплица, 2023 год):
А – Общий вид растений; В – Плоды огурца на растении

Растения были индетерминантного типа, средневетвистые, женского типа цветения. Длина межфазного периода «всходы-цветение» составляет 40 суток. Количество завязей в узле – от 2 до 3 шт. Длина плода от 10 до 12 см, масса плода 80 г, красивой веретеновидной формы. Поверхность крупнобугорчатая, опушение белое. Окраска плода темно-зеленого цвета, рисунок отсутствует. Высокие вкусовые качества. Образец обладал сильной степенью партенокарпии (69,01 %) и был так же взят в дальнейшую селекционную работу.

Другие линии огурца имели высокую степень выровненности по морфологическим признакам. Однако большинство из них не соответствовали запланированной модели сорта, так как были андромоноцийного типа цветения и относились к группе среднеспелых сортов (Рисунок 21).



Рисунок 21 – Образцы с андромоноцийным типом цветения
(Весенняя теплица, 2022 год)

3.3.2 Селекция на партенокарпию

Партенокарпия – один из наиболее важных признаков для огурца в защищенном грунте. Важным этапом отбора исходных линий является оценка по способности к образованию партенокарпических плодов в сочетании с другими хозяйственно полезными признаками.

Селекцию по созданию партенокарпических форм вели в изолированной от насекомых теплице. Для исследования партенокарпии в работу был вовлечен выровненный селекционный материал, полученный ранее в результате отборов и четырех и более инцухтирований (самоопылений). В течение 3 лет, по этому признаку, изучали около 40 образцов.

В зависимости от степени проявления партенокарпии селекционные образцы были объединены в группы: 0-30 % – слабая; 30-50 % – средняя; 50-70 % – сильная; 70-100 % – очень сильная. Степень выраженности партенокарпии в значительной степени зависела от года исследований. Очевидно, на проявление этого признака повлияли не только погодные условия, но и ежегодные отборы (Рисунок 22).

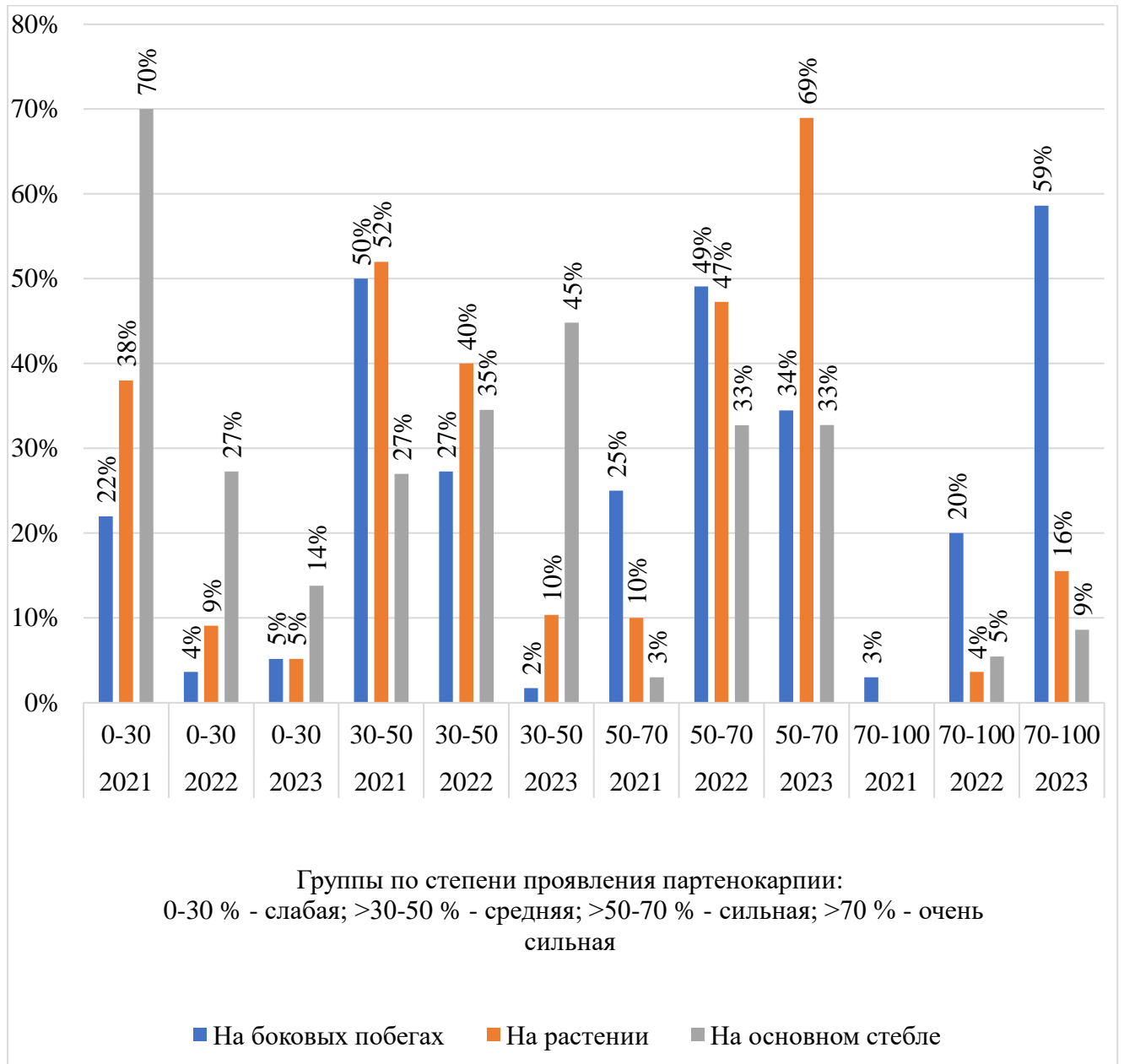


Рисунок 22 – Степень проявления партенокарпии у селекционных образцов огурца (Весенняя теплица)

С каждым годом завязываемость плодов у селекционных образцов улучшалась. В первую группу, со слабой степенью партенокарпии (общей на растении), в 2021-м году попали 39 %, в 2022-м – 9 %, а в 2023-м только 5 % образцов. С каждым годом уменьшалось и количество образцов со средней степенью партенокарпии на растении, так в 2021-м году оно составляло 52 %, в 2022-м – 40 %, а в 2023-м всего 10 %. Обратную картину наблюдали в группах с сильной и очень сильной степенью партенокарпии. Количество образцов с сильной

степенью партенокарпииросло от 10 % (2021 год) до 69 % (2023 год). В 2021-м году образцов с очень сильной степенью партенокарпии обнаружено не было, а в 2022-м году таких образцов было 4 %, в 2023-м уже 16 %.

В группе со слабой партенокарпией, во все годы исследований, плоды завязывались на основном побеге лучше, чем на боковых. В группе со средней степенью партенокарпии в 2021 году завязываемость плодов на боковых побегах была в 2 раза лучше, чем на основном. В 2022 и 2023 годах картина изменилась: «Наблюдали улучшение проявления партенокарпии на основном и ухудшение – на боковых побегах». Обратная тенденция отмечалась в группах с сильной и очень сильной степенью партенокарпии, завязываемость была лучше на боковых, чем на основном побеге. Количество образцов с очень сильной партенокарпией на основном побеге – от 0 до 9 %; на боковых побегах – от 3 до 59 %.

У большинства образцов, уровень партенокарпии с каждым годом повышался. Степень выраженности партенокарпии у лучших селекционных образцов в 2022 году, по сравнению с 2021-м годом, увеличилась на 17,1 %, а в 2023 году, по сравнению с 2022-м годом – на 10,35 % (Таблица 17).

Таблица 17 – Степень проявления партенокарпии селекционных линий огурца, % (Весенняя теплица)

Линия	2021 год		2022 год			2023 год			\bar{x} за 3 года
	\bar{x}	min-max	\bar{x}	min-max	\pm к 2021	\bar{x}	min-max	\pm к 2022	
St. Герман F ₁	64,56		63,16		98,44	69,81		110,52	65,84
Л-129	45,4	-	57,1	50,6-63,6	11,7	63,3	59,0-69,4	6,2	55,27
Л-132	46,5	43,4-49,5	62,21	57,2-67,2	15,7	74,1	65,4-82,9	11,9	60,94
Л-135	45,9	-	61,5	58,7-64,4	15,6	80,7	-	19,2	62,70
Л-153	36,2	28,6-43,8	57,5	49,4-61,9	21,4	70,3	68,7-71,9	12,8	54,67
Л-157	34,4	-	70,5	-	36,1	68,8	-	-0,7	57,90
Л-161	66,1	-	67,1	63,7-70,5	1,0	72,1	58,2-72,1	5,0	68,43
Л-167	38,2	-	48,5	-	10,3	65,4	60,6-70,3	16,9	50,70
Л-168	40,2	-	50,5	47,8-53,2	10,3	55,8	52,8-58,7	5,3	48,83
Л-170	22,3	-	38,7	29,1-48,4	16,4	54,8	50,0-59,8	16,1	38,60
Л-173	40,3	-	57,4	-	17,1	68,8	-	11,4	55,50
Л-178	38,7	26,0-51,4	54,4	45,7-63,1	15,7	74,8	64,9-82,0	20,4	55,97
Л-188	38,8	-	52,8	47,5-58,1	14,3	52,4	-	0,4	48,00
Л-196	20,3	13,9-26,7	50,8	44,6-57,0	30,5	56,2	50,2-62,2	5,4	42,43

Продолжение таблицы 17

Л-197	-	-	51,4	-	-	56,5	-	5,1	53,95
Л-198	32,1	30,0-34,3	41,3	35,8-46,8	9,2	54,7	50,8-58,7	13,4	42,70
Л-199	38,1	-	62,4	-	24,3	64,2	-	1,8	54,90
Л-208	32,5	12,6-52,4	51,4	-	18,9	60,1	56,0-62,5	8,7	48,00
Л-210	33,1	31,8-34,5	49,8	-	16,7	61	56,4-65,4	11,2	47,97
Л-211	36,8	-	58,8	58,0-59,7	22	84,9	-	26,1	60,17
НСР ₀₅									9,97

Были отобраны 3 линии (Л-132, Л-135, Л-161) отличающиеся не только высокой степенью партенокарпии, но и стабильностью проявления этого признака по годам (Рисунок 23).



Рисунок 23 – Селекционные линии с высокой степенью партенокарпии:
А – Л-135; В – Л-132 (Весенняя теплица, 2023 год)

В среднем, за 3 года исследований, по завязываемости плодов без опыления линии: Л-132, Л-135, Л-157, Л-161, Л-178, Л-211 не уступали стандарту Герман F₁.

Коэффициент корреляции указывает на среднюю прямую связь между степенью партенокарпии по годам ($r = 0,6$ и $0,65$). Небольшие колебания степени партенокарпии происходят в зависимости от условий выращивания. Более сильная корреляция по этому признаку была отмечена между показателями в год исследований к средним по годам (Таблица 18).

Таблица 18 – Корреляция между степенью партенокарпии линий огурца в различные годы исследований

2021 и 2022	2022 и 2023	2021 и \bar{x}	2022 и \bar{x}	2023 и \bar{x}
$r = 0,6$	$r = 0,65$	$r = 0,86$	$r = 0,81$	$r = 0,79$

Примечания: \bar{x} – завязываемость плодов без опыления, средняя за 3 года

Для более точной оценки партенокарпии у образцов с различной нагруженностью женскими цветками (более 3-х в узле), дополнительно определяли показатели завязываемости плодов при опылении женских цветков у контрольной группы растений. Коэффициент партенокарпии рассчитывали по отношению процента завязывания плодов без опыления к проценту завязывания плодов при опылении пестичных цветков. Все изучаемые 2022-м году образцы можно отнести в группу со средневыраженной партенокарпией. По результатам 2023 года в группу с хорошо выраженной партенокарпией можно отнести следующие образцы: Л-128, Л-174; со средневыраженной партенокарпией: Л-143, Л-150, Л-202 (Таблица 19).

Таблица 19 – Выраженность партенокарпии у линий огурца с букетным расположением завязей (Весенняя теплица)

Линия	Завязавшиеся плоды огурца, %				Партенокарпия, %	
	Опытная группа (без опыления), шт.		Контроль, шт.			
	2022	2023	2022	2023	2022	2023
Л-128	50	105	18	62	36,0	59,0
Л-143	70	110	25	55	35,7	50,0
Л-150	65	100	20	35	30,8	35,0
Л-174	82	112	35	65	42,7	58,0
Л-202	73	118	31	55	42,5	46,6

При создании гетерозисных гибридов партенокарпического огурца родительские линии должны обладать хорошо выраженной партенокарпией. В

2023-м году изучали 27 гибридных комбинации, от скрещиваний 13-ти материнских и 15-ти отцовских форм, по комплексу хозяйственно полезных признаков, в том числе и по степени партенокарпии.

Для характеристики наследования признака партенокарпии (завязываемости плодов без опыления) гибридами F_1 использовали показатель h_p «степень доминантности». Наследование признака партенокарпии изучали только у комбинаций с участием отцовских форм женского и преимущественно женского типов цветения (20 гибридных комбинаций) (Таблица 20).

Таблица 20 – Характер наследования признака партенокарпии гибридами огурца в первом поколении (Весенняя теплица)

Гибридная комбинация	Значение признака, %			h_p
	P_1	P_2	F_1	
Л-128 x Л-130	59,2	69,7	79,6	+2,9
Л-128 x Л-167	59,2	65,4	56,2	-1,97
Л-130 x Л-178	55,8	74,8	67,4	+0,2
Л-135 x Л-178	80,7	74,8	70,0	-2,7
Л-135 x Л-196	80,7	56,2	76,1	+0,6
Л-143 x Л-178	38,8	74,8	54,6	-0,1
Л-166 x Л-202	50,5	36,4	62,1	+1,2
Л-168 x Л-130	55,8	69,7	81,6	+2,7
Л-171 x Л-132	54,8	74,1	58,9	-0,57
Л-171 x Л-196	54,8	56,2	64,7	+13,1
Л-178 x Л-208	74,8	60,1	64,2	-0,4
Л-191 x Л-196	55,0	56,2	61,4	+9,7
Л-197 x Л-171	56,6	54,8	66,5	+10,8
Л-198 x Л-167	50,8	65,4	77,2	+3,2
Л-198 x Л-170	50,8	54,8	61,7	+4,4
Л-199 x Л-191	64,2	54,8	58,3	-0,2
Л-210 x Л-129	61,0	59,0	57,1	-2,9
Л-210 x Л-168	61,0	55,8	61,8	+1,3
Л-211 x Л-132	84,9	74,1	66,0	-2,5
Л-211 x Л-135	84,9	54,8	61,8	-10,0

Примечание: P_1 – материнская форма; P_2 – отцовская форма

В результате изучения 20-ти гибридных комбинаций у четырех — признак партенокарпии наследовался по промежуточному типу; у одной – по принципу положительного доминирования; у одной – отрицательного доминирования; у девяти – был отмечен положительный гетерозис; у пяти – отрицательный

гетерозис». Можно сделать вывод, что у половины гибридных комбинаций был отмечен положительный гетерозисный эффект по завязываемости плодов без опыления, по сравнению с их родительскими формами. В гибридных комбинациях: Л-171 x Л-196 ($h_p = 13,1$) и Л-197 x Л-171 ($h_p = 10,9$) наблюдался самый высокий гетерозис.

Следует отметить, что все гибридные комбинации от скрещиваний с отцовской формой Л-130 проявили гетерозис по завязываемости плодов без опыления. Гибридные комбинации от скрещиваний с отцовской формой Л-196 отличались доминированием и сверхдоминированием по признаку партенокарпии. В гибридных комбинациях с участием в качестве материнской формы Л-198 отмечен гетерозис по этому признаку. Очевидно, вышеуказанные формы обладают хорошей комбинационной способностью по признаку завязываемости плодов без опыления.

Отрицательное доминирование и сверхдоминирование были отмечены в комбинациях с участием в качестве отцовской формы Л-132.

В селекции на партенокарпию в качестве отцовских форм наиболее целесообразно использовать Л-130, Л-196, а в качестве материнской – Л-198. Наиболее перспективной в качестве отцовской и материнской формы является линия Л-171.

Полученные данные совпадают с данными Живницкой и Гусевой, что партенокарпия гибридов огурца в первом поколении в значительной степени определяется генотипами исходных форм, использованных в гибридизации. Проявление партенокарпии у гибридов F_1 может варьировать от положительного гетерозиса до промежуточного уровня и даже отрицательного доминирования [18], а в нашем опыте, еще и отрицательного гетерозиса. В нашем опыте у 45 % гибридных комбинаций отмечен положительный гетерозисный эффект по этому признаку, что указывает на возможность создания гибридных комбинаций с более высоким уровнем партенокарпии по сравнению с родительскими формами.

3.3.3 Селекция на устойчивость к ложной мучнистой росе (*Pseudoperonospora cubensis* (Berk. et Curt) Rostow.)

В открытом грунте Нечерноземной зоны одним из наиболее вредоносных заболеваний огурца является ложная мучнистая роса. Зачастую именно это заболевание ограничивает длительность вегетационного периода, что в значительной степени сказывается на урожайности плодов. Поэтому оценка устойчивости родительских форм к патогену пероноспороза очень важна для создания толерантных гибридов огурца.

В 2022 и 2023 годах 35 перспективных линии огурца партенокарпического типа оценивали на устойчивость к пероноспорозу на естественном инфекционном фоне в условиях открытого грунта Подмосковья. Наиболее выровненные семьи использовали в качестве повторностей. Учеты болезней проводили 3 раза в конце вегетации. В качестве толерантного стандарта использовали сорт Суражевский, а в качестве восприимчивого стандарта – сорт Муромский 36.

В конце августа (30.08.) 2022 года, восприимчивый стандарт Муромский 36 практически погиб от поражения пероноспорозом, которое оценивалось на 4,8 балла, болезнью были охвачены 100 % растений. У толерантного стандарта, сорта Суражевский, поражение составило 4,2 балла, но процент распространения был небольшим – 30 %. В 2023-м году ложная мучнистая роса появилась на неделю раньше (в середине августа), к этому моменту восприимчивый стандарт Муромский 36 поразился на 4,5 балла, а толерантный стандарт Суражевский – 1,8 балла. При учете 30.08, балл поражения восприимчивого стандарта, как и в 2022-м году, составил 4,9, при распространении болезни 100 %, а толерантный стандарт поразился на 0,7 балла меньше, чем в 2022-м году. При следующем учете – 08.09. в 2022 году балл поражения толерантного стандарта практически не изменился, а вот в 2023 году, в это время, он был уже максимальным. В 2023 году при первом учете (24.08.23) интенсивность поражения четырех самых выносливых образцов огурца: Л-48, Л-161, Л-170 и Л-210 - 1 составила 2,7-2,9 баллов, что на 0,9-1,1 балла сильнее, толерантного стандарта, сорта Суражевский (Таблица 21).

Таблица 21 – Поражение ложной мучнистой росой перспективных линий огурца партенокарпического типа (Открытый грунт, Московская область, 2022-2023 гг.)

Линия	Интенсивность поражения, балл					Распространение болезни, %		
	24.08	30.08		08.09		\bar{x} (2022-2023)		
	2023	2022	2023	2022	2023	24.08	30.08	08.09
StS – Муромский 36	4,5	4,8	4,9	5	5	65	100	100
StR – Суражевский	1,8	4,2	3,5	4,3	5	10	30	100
Л-23	3,8	-	4,2	-	4,9	65	75	90
Л-25	3,9	-	4,2	-	5,0	75	85	100
Л-35	3,6	4,6	3,8	4,6	4,7	45	65	80
Л-48	2,9	-	3,4	-	4,6	30	40	85
Л-75	3,9	4,9	4,8	4,9	5,0	80	90	100
Л-129 - 1	3,6	4,7	4,0	4,7	5,0	68	75	100
Л-129 - 2	-	4,6	4,8	4,6	4,7	80	85	100
Л-130	3,7	-	4,0	-	4,9	58	75	98
Л-132	-	4,9	-	4,9	-	65	75	98
Л-139	4,0	-	4,7	-	5,0	80	80	100
Л-143	3,6	4,8	4,6	4,8	5,0	45	70	100
Л-144	3,5	4,6	4,7	4,6	5,0	60	85	100
Л-150	4,0	-	4,6	-	5,0	70	85	100
Л-153 - 1	4,5	4,7	4,8	4,8	5,0	74	76	100
Л-153 - 2	3,1	-	4,0	-	4,9	40	50	95
Л-157	3,7	4,9	4,5	5,0	5,0	60	68	100
Л-161	2,8	4,2	3,5	4,2	4,8	35	48	93
Л-167	4,0	4,4	4,3	4,5	5,0	78	85	100
Л-170	2,8	4,5	3,6	4,6	4,9	45	50	75
Л-174	3,0	4,6	3,5	4,6	4,8	35	50	83
Л-178	3,9	4,7	4,5	4,8	5,0	70	85	100
Л-180	3,8	4,5	3,8	4,5	4,9	40	50	95
Л-184	-	4,4	-	4,5	-	65	70	98
Л-188 - 1	4,1	-	4,5	-	4,9	60	75	75
Л-188 - 2	3,5	4,2	3,7	4,3	4,9	70	75	93
Л-196 - 1	3,3	4,4	3,6	4,5	4,7	42	53	83
Л-196 - 2	-	4,6	3,9	4,8	5,0	60	70	100
Л-197	3,8	4,5	4,0	4,5	5,0	60	80	100
Л-199	-	4,9	-	4,9	-	85	90	100
Л-202	3,7	-	4,2	-	4,7	68	80	93
Л-208 - 1	4,1	4,7	4,6	4,7	5,0	78	88	100
Л-208 - 2	-	4,7	-	4,7	-	60	69	93
Л-210 - 1	2,7	4,0	3,5	4,2	5,0	40	50	98
Л-210 - 2	-	4,6	-	4,8	-	53	58	97
НСР ₀₅		0,30	0,23	0,3	0,2	29,81	26,57	13,91

Во время второго (30.08.) и третьего (08.09) учетов, в оба года исследований, пять образцов (Л-161, Л-170, Л-188 - 2, Л-196 - 1, Л-210 – 1) по интенсивности поражения пероноспорой, были на уровне сорта Суражевский. Следует отметить, что три из них выделились по устойчивости и при первом учете в 2023 году. Еще два образца (Л-180 и Л-197) поразились ложной мучнистой росой на уровне Суражевского в 2022 году в конце августа и начале сентября, но немного уступили ему при учете 30.08. в 2023 году. Линии Л-48 и Л-184 поразились пероноспорой на уровне толерантного стандарта, при испытании в течение одного года исследований, и нуждаются в дополнительном изучении.

Процент распространения болезни у линий с минимальным баллом поражения, при первом учете составлял 30-45 % (у толерантного стандарта – 10 %), при втором учете – 40-53 % (у толерантного стандарта – 30 %) (Рисунок 24).



Рисунок 24 – Посевы огурца, пораженные пероноспорозом
(Открытый грунт, Московская область, 30.08.2022)

Среди селекционных образцов наименьшие значения по распространению болезни при первом и втором учетах (30 и 40 %, соответственно) были у образца Л-48, полученного с участием сорта Дальневосточной селекции – Хабар. Лишь этот образец, при втором учете болезней, по проценту распространения патогена пероноспороза был на уровне толерантного стандарта. У других селекционных образцов процент распространения этого заболевания, при всех учетах, был больше, чем у толерантного стандарта. Наиболее толерантные селекционные

образцы при первом учете поражаются на 35-45 %, при втором – на 50 %. Тогда как самые неустойчивые, уже при первом учете поразились пероноспорой на 70-80 %.

В условиях Приморского края практически ежегодно на огурце отмечают эпифитотии ложной мучнистой росы, поэтому была проведена оценка перспективных гибридных комбинации на устойчивость к этой болезни в данных условиях в 2022 году. Результаты оценки от 25.07. на выносливость к пероноспоре показали, что восемь гибридных комбинаций поразились этой болезнью на уровне лучшего стандарта (на 1,0 балл), а одна - Л-161 x Л-210 – на 0,5 балла, что вдвое меньше, чем лучший стандарт Кураж F₁. По толерантности к ложной мучнистой росе выделились две гибридные комбинации: Л-161 x Л-210 и Л-129 x Л-210. На 28.07, в оба года исследований, первая гибридная комбинация поразилась на 1,0-1,5 балла, а вторая – на 0,5-1,0 балла меньше, чем стандарты. При учете 08.09. гибридная комбинация Л-161 x Л-210 поразилась на 1,0-1,5 баллов, а Л-129 x Л-210 - на 1,5-2,0 баллов меньше, чем стандарты. И при последнем учете (26.08.) первая гибридная комбинация поразилась на 0,5, а вторая – на 0,7 баллов меньше, чем стандарты (Таблица 22).

Таблица 22 – Экологическое сортоиспытание перспективных гибридных комбинаций огурца (Весенняя теплица, Приморский край, 2022 год)

Перспективные гибриды	Интенсивность поражения, балл			
	25.07	28.07	08.09	26.08
St. Герман F ₁	2,0	2,5	3,5	4,0
St. Кураж F ₁	1,0	2,0	4,0	4,0
Л-90/22 x Л-128	2,0	3,0	3,5	3,8
Л-90/22 x Л-210	1,0	2,0	3,0	4,0
Л-90/22 x Л-210	2,0	2,8	3,0	3,8
Л-129 x Л-135	1,0	1,0	3,0	4,0
Л-129 x Л-196	1,0	2,0	3,5	4,0
Л-129 x Л-210	1,0	1,5	2,0	3,3
Л-135 x Л-196	1,0	2,0	3,5	3,8
Л-161 x Л-210	0,5	1,0	2,5	3,5
Л-210 x Л-132	1,0	2,0	3,0	3,8
Л-210 x Л-64	1,0	2,2	3,8	4,0
Л-211 x Л-170	1,0	2,0	3,5	4,0
НСР ₀₅	0,16	0,30	0,56	0,34

Следует отметить, что родительские формы гибридной комбинации Л-161 х Л-210, выделившейся по устойчивости к возбудителю пероноспороза в условиях Приморского края в 2022-м году, были лучшими по этому признаку в условиях Подмосковья в течении двух лет исследований. И во второй гибридной комбинации – Л-129 х Л-210, наименее пораженной ложной мучнистой росой, отцовской формой служила линия, одна из наиболее толерантных к этой болезни в Подмосковье.

Таким образом, в условиях открытого грунта Подмосковья отобраны линии огурца партенокарпического типа наиболее устойчивые к ложной мучнистой росе: Л-48, Л-161, Л-170, Л-188 - 2, Л-196, Л-210 - 1. Эти линии наиболее целесообразно использовать в селекции на устойчивость к возбудителю пероноспороза.

3.3.4 Селекция на устойчивость к мучнистой росе (*Sphaerotheca fuliginea* Poll)

Мучнистая роса, которую вызывают в основном 2 вида грибов, существенно вредит посевам огурца в защищенном грунте. Вид *Erysiphe cichoracearum* DC. приурочен к открытому грунту и распространен в основном в южных районах страны, а *Sphaerotheca fuliginea* Poll. – к весенним пленочным теплицам и имеет большее распространение в северных регионах. Источником заражения растений огурца являются растительные остатки и сорняки, растущие возле парников и теплиц [60].

В условиях открытого грунта и весенних пленочных теплиц ФГБНУ ФНЦО, в 2021-2022 годах, по данным лаборатории молекулярно-иммунологических исследований, возбудителем мучнистой росы на растениях огурца являлся патоген *Sphaerotheca fuliginea* Poll. или синоним *Podosphaera fusca* (фр.) U. Braun & N. Shishkoff.

В течение двух лет исследований в необогреваемых пленочных теплицах на естественном инфекционном фоне проводили иммунологическую оценку селекционных образцов огурца на устойчивость к возбудителю настоящей мучнистой росы *Sphaerotheca fuliginea* (синоним) *Podosphaera xanthii* (Рисунок 25).

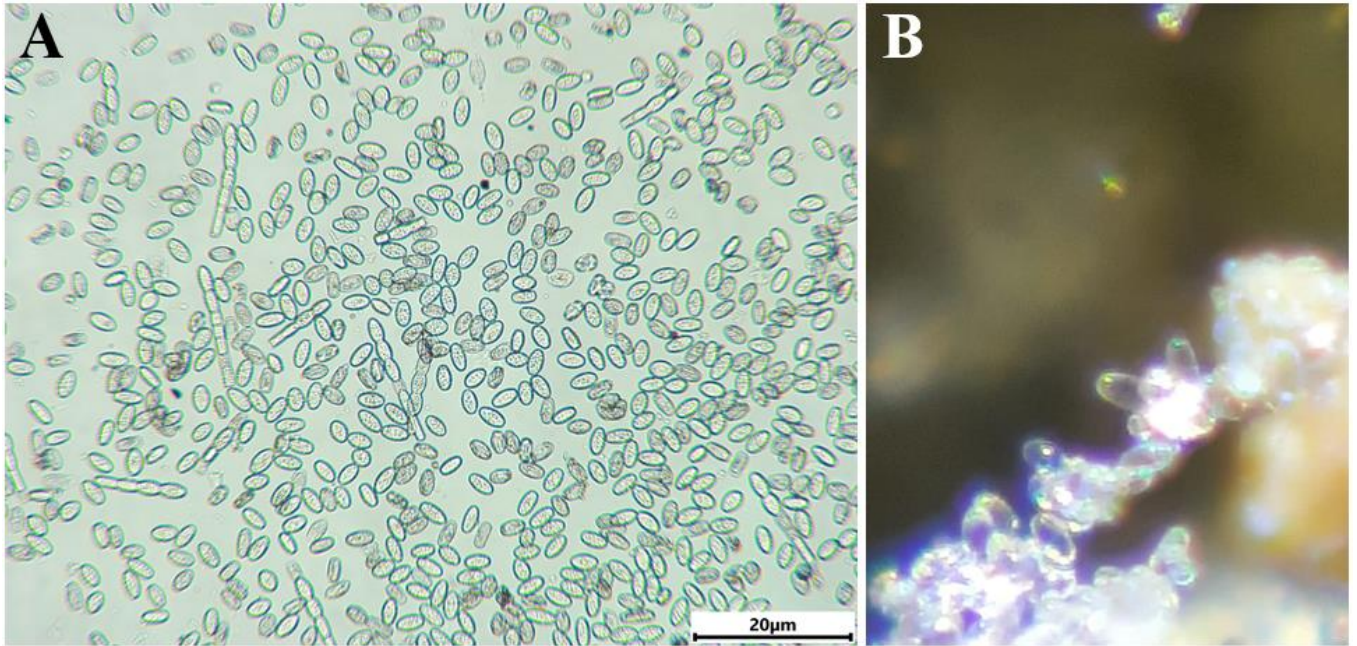


Рисунок 25 – Возбудитель настоящей мучнистой росы *Sphaerotheca fuliginea*
 А – Конидии (10 х), В – Конидиеносец с конидиями

В качестве восприимчивого стандарта использовали образец из Японии 1771, толерантного – сорт Единство. В 2022 году наблюдалось эпифитотийное развитие заболевания, с более интенсивным поражением, чем в 2021 году. Первые симптомы мучнистой росы на огурце в 2022-м году появились уже в конце первой декады, а в 2021-м году – в третьей декаде июля. Стандарт восприимчивости на естественном инфекционном фоне в 2021 году поразился, в среднем, на 3 балла, тогда как в 2022 – на 4 балла. Следует отметить, что на толерантном стандарте симптомов проявления мучнистой росы отмечено не было в течение исследуемого периода.

Из 36 селекционных образцов огурца на 11-ти не были обнаружены симптомы настоящей мучнистой росы в течение 2-х лет исследований. Л-197 и Л-208 оценивались в течение одного года и также не поразились этой болезнью. У двенадцати линий интенсивность поражения составила не более 0,5 балла. Следует отметить, что на большинстве из них симптомы настоящей мучнистой росы были обнаружены лишь в один из двух лет исследований. Распространение болезни на этих образцах составило от 20 до 100 % (Таблица 23).

Таблица 23 – Оценка поражения мучнистой росой селекционных линий огурца на естественном инфекционном фоне (Весенняя теплица)

Линия	Интенсивность поражения, балл				Распространение болезни, %	
	2021 год		2022 год		2021 год	2022 год
	min-max	\bar{x}	min-max	\bar{x}		
StR. – Единство	0	0	0	0	0	0
StS – 1771	2,5-3,5	3	4	4	100	100
Л-23	0	0	0	0	0	0
Л-25	0	0	0	0	0	0
Л-35	0-0,2	0,1	-	-	66,6	-
Л-77/1	3,0-3,5	3,2	3,3-3,5	3,4	100	90
Л-128	0-0,5	0,1	0,5	0,5	29,4	20
Л-130	0	0	0	0	0	0
Л-133 - 1	0,7	0,7	1,0-1,5	1,2	100	100
Л-143	0	0	0	0	0	0
Л-150	0	0	0-0,5	0,3	0	20
Л-153	0,2-1,0	0,5	0,5-1,0	0,73	100	100
Л-157 - 1	0,5	0,5	0,5	0,5	100	90
Л-161	0,2	0,2	0	0	40	0
Л-164	1,7	1,7	2	2	80	90
Л-165	2,5	2,5	3	3	80	90
Л-167 - 4	0-0,1	0,05	0	0	50	0
Л-168	0	0	0	0	0	0
Л-168 - 1	2,5-3,0	2,7	-	-	100	-
Л-168 - 2	0	0	0	0	0	0
Л-170 - 3	0-0,3	0,1	0-0,3	0,2	83,3	50
Л-173	0,7-2,0	1,0	0,3	0,3	100	50
Л-178	0	0	0	0	0	0
Л-180	0	0	0	0	0	0
Л-184	2	2	2,0-2,5	2,3	80	90
Л-188 - 1	0	0	0,5-1,0	0,75	0	75
Л-196	0	0	0	0	0	0
Л-197	-	-	0	0	-	0
Л-197 - 1	0,5	0,5	0,5	0,5	100	100
Л-198	0-0,7	0,3	1,5-2,0	1,75	60	80
Л-199	2,5	2,5	3	3	100	100
Л-202	0-0,3	0,1	0-0,5	0,3	33,3	50
Л-208 - 1	0	0	0	0	0	0
Л-208 - 2	0-0,7	0,35	0	0	50	0
Л-210	0	0	0	0	0	0
Л-211	0-0,8	0,5	0	0	70	0
НСР ₀₅		0,22		0,20		

Наиболее ценными были линии Л-128 и Л-150, на которых мучнистая роса поразила не более 20-30 % растений. Четыре линии (Л-77/1, Л-165, Л-199 и Л-168 - 1) поразились в сильной степени – на 2,5 – 4,0 балла, на уровне неустойчивого стандарта. Распространение болезни на этих образцах – 80-90 %. В меньшей степени, поразились в оба года исследований образцы Л-164, Л-184 и в течение одного года – Л-198.

Для более точной оценки устойчивости к мучнистой росе, ряд селекционных линий оценили при искусственном заражении инокулюмом патогена в фазе рассады в контролируемых условиях (Таблица 24).

Таблица 24 – Результаты оценки селекционных линий огурца на устойчивость к мучнистой росе при искусственном заражении (Лаборатория молекулярно-иммунологических исследований ФГБНУ ФНЦО, 2023 год)

Образец	Интенсивность поражения, балл	Степень развития болезни, %	Распространение болезни, %
StR. – Единство	0,55	12,9	100
StS. – 1771	2,78	69,6	100
Л-129	0	0	0
Л-130	0,02	0	0
Л-135	0,63	15,8	100
Л-143	0	0	0
Л-153	1,77	40	100
Л-161	1,42	33,8	100
Л-167	0,45	11,3	100
Л-168	0	0	0
Л-178	0,14	3,5	47
Л-188	0,7	17,5	100
Л-196	0,7	17,5	100
Л-208	0	0	0
Л-210	0,38	9,6	77
Л-211	0,01	0,3	10
НСР ₀₅	0,35	10,79	

По результатам оценки среди зараженных линий было 5 устойчивых образцов, 3 – относительно устойчивых (степень развития болезни до 10 %), 4 – слабовосприимчивых к заболеванию (степень развития болезни от 10 до 25 %) и 2 – средневосприимчивых к заболеванию (степень развития болезни от 26 до 50 %).

Самыми ценными являются 5 линий, которые не поразились мучнистой росой в течение 2-х лет исследований, как на естественном, так и на искусственном инфекционном фоне: Л-129, Л-130, Л-143, Л-208 и Л-168 (Рисунок 26).



Рисунок 26 – Линия огурца Л-168 устойчивая к мучнистой росе (Весенняя теплица, 2022 год)

Образцы Л-178 и Л-210, не поразившиеся на естественном, но поразившиеся на искусственном инфекционном фоне, не более, чем на 10 %, также можно использовать в селекции на устойчивость к этому заболеванию.

Линия Л-211, которая поразила этой болезнью в 2021 году на естественном инфекционном фоне в большей степени, чем на искусственном, нуждается в дополнительных отборах по этому признаку.

Будет продолжена работа по оценке перспективных линий огурца на устойчивость к настоящей мучнистой росе на искусственном инфекционном фоне.

Таким образом, на основе комплексной фитопатологической оценки на искусственном и естественном инфекционных фонах, в условиях Нечерноземной зоны, выделены новые генетические источники устойчивости к мучнистой росе: Л-129, Л-130, Л-143, Л-168, Л-208.

3.3.5 Характеристика лучших линий огурца партенокарпического типа

Учитывая модель будущего гибрида, при селекции родительских форм стремились к объединению в одном генотипе большинства желаемых признаков. Основное внимание уделялось следующим признакам: скороспелость, насыщенность женскими цветками, высокая степень партенокарпии, групповая устойчивость к болезням и качество плодов. Оценку селекционного материала на эти признаки проводили на разных этапах онтогенеза, в зависимости от того в какой фазе развития данный признак лучше всего проявляется (в фазе семядолей, в рассаде, в период плодоношения и в конце вегетации).

Так как работа велась в Нечерноземной зоне, основное внимание уделялось скороспелости. Все позднеспелые образцы были отбракованы. В результате исследовательской работы было отобрано, по комплексу хозяйственно полезных признаков, 14 линий огурца партенокарпического типа. Они представляли собой выровненный селекционный материал, полученный ранее в результате отборов и четырех и более инцухтирований (самоопылений). Большинство из них (10 шт.) зацвели одновременно со стандартом, гибридом Герман F₁. Все они отличались

раннеспелостью – вступили в плодоношение на 41-50-е сутки после полных всходов.

В результате тщательного отбора по половому типу были отобраны: 9 линий женского типа, которые не имели мужских цветков и 4 – преимущественно женского типа, у которых встречались единичные мужские цветки не более чем в трех нижних узлах. Линии женского типа цветения (гиноцийные), не имеющие мужских цветков, были использованы в качестве материнских форм (Таблица 25).

Таблица 25 – Оценка лучших линий огурца по комплексу хозяйственно полезных признаков (Весенняя теплица, 2023 год)

Образец	Всходы – начало цветения, сутки	Половой тип	Партено карпия	Устойчивость к болезням		Ветвление
				Rx	Rcu	
St. Герман F ₁	33-36	Ж ₀ -Ж ₁	Сильная	+	Не устойчив	сильное
Л-129	36-38	Ж ₀	Средняя	+++	Не устойчив	среднее
Л-130-1	36-38	СМ	Сильная	+++	Не устойчив	сильное
Л-132	33-36	Ж ₀ -Ж ₃	Сильная	+	Не устойчив	сильное
Л-135	33-34	Ж ₀	Сильная	+	Не устойчив	сильное
Л-143	33-34	Ж ₀	Средняя	+++	Не устойчив	слабое
Л-157	33-35	Ж ₁ -Ж ₃	Сильная	+	Не устойчив	сильное
Л-161	35-36	Ж ₀	Сильная	+	Повышенная	сильное
Л-170	31-33	Ж ₀ -Ж ₃	Средняя	+	Повышенная	среднее
Л-178	32-34	Ж ₀ -Ж ₃	Сильная	+	Не устойчив	сильное
Л-188	35-38	Ж ₀	Средняя	Средняя степень поражения	Повышенная	сильное
Л-196	34	Ж ₀	Средняя	+++	Повышенная	Оч. сильное
Л-208	32-34	Ж ₀	Средняя	+	Не устойчив	среднее
Л-210-1	33-36	Ж ₀	Средняя	+++	Повышенная	среднее
Л-211	33-35	Ж ₀	Сильная	+	Не устойчив	сильное

Примечания: + – поражение в слабой степени; ++ – не поражались мучнистой росой на естественном инфекционном фоне; +++ – не поражались мучнистой росой, как на естественном, так и на искусственном инфекционном фоне.

Лишь только одна линия Л-130-1 характеризовалась промежуточным типом цветения. Следует отметить, что она отличалась хорошей завязываемостью плодов и устойчивостью к настоящей мучнистой росе как на искусственном, так и естественном инфекционных фонах.

Семь из выделенных линий отличались высокой степенью партенокарпии, не ниже, чем у гибрида Герман F₁. Остальные семь линий характеризовались средней степенью партенокарпии. В 2023 году, в результате тщательного отбора по этому признаку, у образцов Л-129, Л-196, Л-210 были отобраны семьи с высокой степенью партенокарпии.

Самыми ценными были Л-196 и Л-210-1, отличающиеся не только женским типом цветения, но и устойчивостью к мучнистой росе, на естественном и искусственном инфекционных фонах, а также повышенной устойчивостью к ложной мучнистой росе.

Пять линий (Л-132, Л-135, Л-157, Л-178, Л-211) имели женский или преимущественно женский тип цветения, хорошую завязываемость плодов (на уровне стандарта). Данные линии не поражались совсем, либо поражались в слабой степени мучнистой росой на естественном инфекционном фоне, но в сильной степени поражались ложной мучнистой росой.

Линия Л-143, наряду с женским типом цветения и устойчивостью к мучнистой росе, отличалась групповым расположением завязей (3-7 шт. в узле) и слабым ветвлением.

Линия Л-161 – женского типа цветения, с высокой степенью партенокарпии и повышенной устойчивостью к ложной мучнистой росе, но на искусственном инфекционном фоне в средней степени поразила мучнистой росой.

Линия Л-170 – преимущественно женского типа цветения, отличалась повышенной устойчивостью к ложной и настоящей мучнистой росе, отобраны семьи с высокой степенью партенокарпии.

Большинство, выделившихся по комплексу хозяйственно полезных признаков линий, характеризовались коротким зеленцом, длиной 9-11 см. Две линии (Л-143 и Л-170) имели короткий зеленец, корнишонного типа, около восьми см длиной. Лишь линия Л-161 характеризовалась средним по размеру зеленцом, длиной около 14 см (Таблица 26).

Таблица 26 – Характеристика плода лучших линий огурца партенокарпического типа (Весенняя теплица, 2023 год)

Линия	Характер поверхности	Окраска зеленца	Форма плода	Количество завязей в узле, шт.	Длина/ диаметр
St. Герман F ₁	к/б	Зеленая, с полосками от кончика	цилиндрическая	1,54±0,77	10,2/3,0
Л-178	к/б	Темно-зеленая с точечным рисунком и полосками	эллипсоидная	1,19±0,69	11,5/3,6
Л-208	м/б	Темно-зеленая со слабо заметными короткими полосками и точечным рисунком	эллипсоидная	1,27±0,63	9,0/3,0
Л-211	к/б	Темно-зеленая без рисунка	веретеновидная	1,06±0,53	10,5/3,0
Л-129	к/б	Темно-зеленая без рисунка	эллипсоидная	1,51±0,75	8,5/3,0
Л-161	к/б	Зеленая с точечным рисунком и полосками	веретеновидная	1,17±0,53	14,0/2,9
Л-135	к/б	Зеленая с точечным рисунком	цилиндрическая	1,19±0,69	10,5/3,0
Л-132	к/б	Темно-зеленая, без рисунка	веретеновидная	1,20±0,69	10,5/3,0
Л-178	к/б	Темно-зеленая, без рисунка	веретеновидная	1,25±0,73	10,0/3,0
Л-170	к/б	Темно-зеленая с короткими полосками	веретеновидная	2,47±1,11	8,0/3,0
Л-168	м/б	Темно-зеленая, более светлая к плодоножке	веретеновидная	1,36±0,68	10,0/3,0
Л-210-1	к/б	Темно-зеленая, с полосками и рисунком	цилиндрическая	2,22±0,99	10,5/3,5
Л-196	к/б	Темно-зеленая без рисунка	овальная	1,13±0,56	10,0/3,0
Л-143	к/б	Зеленая с полосками	цилиндрическая	3,27±1,63	8,0/3,2
Л-129	к/б	Темно-зеленая без рисунка	овальная	1,51±0,75	9,0/3,5
Л-130	м/б	Зеленый, более темный к плодоножке	веретеновидная	1,15±0,52	10,0/3,0
Л-188	к/б	Темно-зеленая с короткими полосками	веретеновидная	1,67±0,75	9,0/3,0

Все линии, представленные в таблице 26, имели красивый по форме бугорчатый зеленец с генетически закрепленным отсутствием горечи. Большинство выделенных линий имели белоопушенный зеленец. У таких форм товарность плодов сохраняется более длительное время, по сравнению с черноопушенными (Рисунок 27).



Рисунок 27 – Плоды лучших линий огурца: А – Л-211; В – Л-130 (Весенняя теплица, 2022 год)

У восьми из вышеуказанных образцов зеленец был темноокрашенным, без рисунка (Рисунок 27 А). По окраске, форме и размеру плода они более других соответствовали модели сорта. У трех линий зеленец был темноокрашенный со слабовидимым рисунком; у двух – зеленый (средней интенсивности) со слабовидимым рисунком (Рисунок 27 В). Лишь у четырех линий на поверхности зеленца присутствовал четкий точечный рисунок и полосы.

Таким образом, созданы 14 новых оригинальных короткоплодных линий партенокарпического типа, отличающихся комплексом хозяйственно полезных признаков. Эти линии были вовлечены в скрещивания для оценки их комбинационной способности.

Линии Л-196 и Л-210-1, с повышенной устойчивостью к ложной и настоящей мучнистой росе, могут быть использованы в селекции на групповую устойчивость к этим болезням.

3.4 Оценка новых гибридных комбинаций по комплексу хозяйственно полезных признаков

Высокая комбинационная способность, обуславливающая гетерозис гибридного потомства, является одним из основных признаков родительских форм. В большинстве случаев показателем их комбинационной ценности служит урожайность гибридов, так как наиболее важным является проявление гетерозиса в отношении именно этого признака.

В 2023 году в не обогреваемой пленочной теплице типа «Блочная» по комплексу хозяйственно полезных признаков было изучено 27 гибридных комбинаций, полученных от скрещиваний пятнадцати материнских и восемнадцати отцовских форм. Гетерозисный эффект по урожайности определяли, изучая один набор гибридов F_1 , без реципрокных и родительских форм.

Урожай оценивали с 23.06 по 01.08.2023 года. В качестве стандарта использовали гибрид Герман F_1 , широко используемый для выращивания в весенних пленочных теплицах. Сборы проводили через 2 суток.

Все гибридные комбинации отличались ранним вступлением в плодоношение. На 40-44-е сутки вступили в плодоношение 14 гибридных комбинаций, на 45-50 сутки – еще 13 гибридных комбинаций. Гибридная комбинация Л-170 x Л-130 начала плодоносить на неделю (на 50-е сутки) позже стандарта.

Большое внимание уделяли подсчетам мужских и женских цветков на растении, так как насыщенность женскими цветками влияет на количество завязавшихся плодов и, в конечном счете, на урожайность.

Гибридные комбинации были разделены по половому типу на три группы: $Ж_0$ – растения женского типа (гинойкисты), не образующие мужских цветков; $Ж_1$ – $Ж_3$ – растения преимущественно женского типа, дискретно женские, образующие мужские цветки в одном-трех нижних узлах главного стебля; $Ж_4$ – $Ж_5$ – растения промежуточного типа, образуют мужские цветки в четырех-пяти узлах.

Большинство гибридных комбинаций (22 шт.) были женского типа цветения (J_0); гибридная комбинация Л-143 х Л-178 имела растения с женским и преимущественно женским типом цветения (J_0 - J_1); гибридные комбинации: Л-129 х Л-130, Л-170 х Л-196 – 2, Л-174 х Л-130 включали растения, относящиеся ко всем трем группам; гибридная комбинация Л-170 х Л-130 была исключительно промежуточного типа цветения (Таблица 27).

Таблица 27 – Морфо-биологическая характеристика гибридных комбинаций (КСИ, Весенняя теплица, 2023 год)

Гибридная комбинация, F_1	Раннеспелость, сутки	Тип цветения	Ветвление	Количество завязей в узле, штук
St. Герман F_1	44	J_0 - J_1	Сильное	2-4
Л-128 х Л-130	43	J_0	Среднее	2-4
Л-128 х Л-167	43	J_0	Сильное	5-6
Л-129 х Л-130	48	J_0 - J_4	Сильное	2
Л-129 х Л-178	46	J_0	Среднее	2-3
Л-135 х Л-196	43	J_0	Среднее	1-2
Л-143 х Л-178	43	J_0 - J_1	Слабое	2-8
Л-165 х Л-202	43	J_0	Сильное	4-6
Л-170 х Л-130	50	J_4 - J_5	Слабое	1
Л-170 х Л-132	48	J_0	Слабое	1-2
Л-170 х Л-196 - 1	40	J_0	Сильное	2-4
Л-170 х Л-196 - 2	48	J_1 - J_5	Среднее	2-3
Л-174 х Л-130	48	J_0 - J_5	Среднее	2-4
Л-174 х Л-167	48	J_0	Среднее	4-6
Л-174 х Л-170	48	J_0	Слабое	3-5
Л-178 х Л-208	40	J_0	Сильное	2-5
Л-196 х Л-157	43	J_0	Слабое	2-3(5)
Л-196 х Л-35	40	J_0	Сильное	2-3(4)
Л-197 х Л-170	48	J_0	Слабое	2-4
Л-199 х Л-170	40	J_0	Сильное	2-3
Л-202 х Л-621/22	46	J_0	Слабое	3-5
Л-210 х Л-129	43	J_0	Сильное	2-4
Л-210-1 х Л-190-22	46	J_0	Среднее	3-4
Л-210-1 х Л-129	46	J_0	Среднее	2-3
Л-210-1 х Л-64	40	J_0	Сильное	2-4
Л-211 х Л-132	43	J_0	Сильное	1-4
Л-211 х Л-135	46	J_0	Сильное	2-4
Л-211 х Л-333/22	40	J_0	Сильное	2-5

Одностебельных форм выявлено не было. Сильным ветвлением отличались 12 гибридных комбинаций, средним – 8, слабым – 7. Гибридные комбинации Л-128 х Л-167 и Л-165 х Л-202 отличались букетным расположением завязи в узле – от 4 до 6 штук. Остальные образцы имели от 1 до 4 завязей в узле.

Важным хозяйственно полезным признаком для гибридов огурца является скороспелость. Особенно важен этот признак для Нечерноземной зоны, где вегетационный период для этой культуры довольно короткий. Двенадцать новых гибридных комбинаций огурца партенокарпического типа превзошли по показателю ранней урожайности плодов, за первые 10 суток плодоношения, стандарт, гибрид Герман F₁, на 34-146 %. Среди них наиболее высокую прибавку показали гибридные комбинации: Л-128 х Л-167 (192 % к st.), Л-135 х Л-196 пр(178 % к st.), Л-170 х Л-196 – 2 и Лб-210 х Л-129 (247 % к st.) (Таблица 28).

Таблица 28 – Урожайность гибридных комбинаций огурца (КСИ, Весенняя теплица, 2023 год)

Гибридная комбинация, F ₁	Урожайность, кг/м ²				Товарных плодов, %
	Ранняя		Общая		
	\bar{x}	% к st.	\bar{x}	% к st.	
St. Герман F ₁	0,73		10,20		98,70
Л-128 х Л-130	0,40	55	7,70	75	91,40
Л-128 х Л-167	1,40	192	13,80	135	98,10
Л-129 х Л-130	1,20	164	8,30	81	98,60
Л-129 х Л-178	1,10	151	9,60	94	98,70
Л-135 х Л-196	1,30	178	9,80	96	96,00
Л-143 х Л-178	0,60	82	9,20	90	99,20
Л-165 х Л-202	0,30	41	9,10	89	80,50
Л-170 х Л-130	0,85	116	6,90	68	98,45
Л-170 х Л-132	0,80	110	8,40	82	97,70
Л-170 х Л-196 - 1	0,98	134	11,00	108	98,40
Л-170 х Л-196 - 2	1,30	178	9,30	91	96,70
Л-174 х Л-130	1,10	151	9,10	89	97,20
Л-174 х Л-167	0,80	110	9,30	91	99,00
Л-174 х Л-170	0,80	110	8,30	81	98,85
Л-178 х Л-208	0,50	68	9,80	96	97,30
Л-196 х Л-157	1,00	137	8,10	79	96,10
Л-196 х Л-35	0,60	82	13,05	128	97,10
Л-197 х Л-170	0,80	110	10,00	98	98,50
Л-199 х Л-170	0,40	55	9,70	95	99,40
Л-202 х Л-621/22	1,20	164	9,50	93	96,00

Л-210 х Л-129	1,80	247	11,30	111	98,20
Л-210-1 х Л-129	0,40	55	9,30	91	97,20
Л-210-1 х Л-190-22	0,50	68	10,40	102	98,50
Л-210-1 х Л-64	0,60	82	15,40	151	98,30
Л-211 х Л-132	1,00	137	11,00	108	99,70
Л-211 х Л-135	1,00	137	11,10	109	99,30
Л-211 х Л-333/22	0,60	82	13,00	127	98,60
НСР ₀₅	0,22		0,7		

Урожайность плодов выше, чем у стандарта показали еще шесть гибридов F₁. Превышение составило от 0,8 до 3,6 кг/м². Высокой урожайностью плодов отличались все гибридные комбинации с участием Л-211 в качестве материнской формы. Они превысили стандарт на 8-27 %. Очевидно, эта материнская форма обладает высокой общей комбинационной способностью по урожайности.

Самую высокую урожайность (15,4 кг/м²) показала гибридная комбинация Л-210-1 х Л-64 – на 5,2 кг/м² больше, чем у стандарта (151 % к st.). Следует отметить, что данная гибридная комбинация уже второй год выделяется по урожайности плодов не только в весенне-летнем, но и зимне-весеннем обороте в условиях теплицы типа «Ришель» (Рисунок 28).



Рисунок 28 – Плоды гибридной комбинации Л-210-1 х Л-64
(Весенняя теплица, 2023 год)

Большинство гибридных комбинаций имели высокую товарность плодов от 96 до 99 %. Среди выделившихся по урожайности, самой высокой товарностью плодов отличалась гибридная комбинация Л-211 х Л-135 (99,3 %). Низкой товарностью отличались – Л-128 х Л-130 (91,40 %) и Л-165 х Л-202 (80,50 %).

Все изучаемые гибридные комбинации имели короткий (длиной 8-11 см) зеленец с бугорчатой поверхностью и генетически закрепленным отсутствием горечи. В производстве пользуются большим спросом партенокарпические гибриды огурца с темно-зеленой окраской плода без рисунка, так как они более длительный период сохраняют свой товарный вид. Темно-зеленую окраску зеленца имели 22 образца, 4 из них не имели рисунка (Приложение Г).

В 2023 году не удалось провести полноценную оценку изучаемых гибридных комбинаций на устойчивость к настоящей и ложной мучнистой росе из-за сильного поражения растений огурца, в конце вегетации, паутиным клещом. Предварительная оценка перспективных комбинаций огурца на устойчивость к этим болезням проводилась в условиях открытого грунта Приморского края (Таблица 22) и Московской области (Таблица 29) в 2022 году.

Таблица 29 – Поражение болезнями перспективных комбинаций огурца партенокарпического типа (открытый грунт, 2022 год)

Гибридная комбинация, F ₁	Интенсивность поражения ложной мучнистой росой, балл		Поражение настоящей мучнистой росой (08.09.)	
	30.08	08.09	интенсивность, балл	распространение, %
StS – Муромский 36	4,8	5,0	4,0	100
StR – Суражевский	4,2	4,3	2,5	100
Л-135 х Л-196	4,5	4,6	0	0
Л-171 х Л-196	4,7	4,8	0	0
Л-196 х Л-35	4,6	4,6	0	0
Л-198 х Л-167	4,5	4,5	0	0
Л-198 х Л-171	4,2	4,2	0,5	20
Л-199 х Л-191	4,7	4,7	0,5	60
Л-210 х Л-129	4,3	4,3	0	0
Л-211 х Л-135	4,7	4,8	0	0
НСР ₀₅	0,25	0,3		

К концу вегетации (08.09) три гибридные комбинации по интенсивности поражения патогеном пероноспороза находились на уровне толерантного

стандарта – сорта Суражевский. К сожалению, одна из них - Л-198 х Л-171, хотя и в слабой степени, поразила настоящей мучнистой росой. Следует отметить, что на большинстве изучаемых гибридных комбинаций признаков поражения настоящей мучнистой росой не было обнаружено, хотя оба стандарта поразились этой болезнью в значительной степени. Очевидно, отборы родительских форм, наименее пораженных мучнистой и ложной мучнистой росой, сказались на повышенной устойчивости гибридных комбинаций к этим заболеваниям.

Для потребителя очень важны не только урожайность плодов, но и вкусовые качества выращиваемых гибридов огурца. Поэтому в период массового плодоношения проводили дегустационную оценку свежих плодов новых гибридных комбинаций. Среди пяти перспективных гибридных комбинаций наиболее высокую дегустационную оценку, по консистенции, внешнему виду и окраске получили: Л-128 х Л-167 и Л-170 х Л-196 –1, а лучшие вкусовые качества были отмечены у комбинаций: Л-128 х Л-167 и Л-202 х Л-621/22 (Таблица 30).

Таблица 30 – Дегустационная оценка свежих плодов перспективных гибридов F₁ огурца, по пятибалльной шкале

Гибридная комбинация, F ₁	Консистенция	Внешний вид	Окраска	Вкус
St. Герман F ₁	4,73	5,00	4,93	4,07
Л-128 х Л-167	4,89	5,00	4,93	4,47
Л-170 х Л-196 - 1	4,84	4,89	4,97	3,99
Л-202 х Л-621/22	4,70	4,47	4,51	4,84
Л-210-1 х Л-64	4,74	4,59	4,83	4,10

Из всех перспективных гибридных комбинаций, выделившихся по урожайности, характеристикам плода, дегустационной оценке по результатам 2-х летних испытаний – Л-170 х Л-196 – 1 наиболее соответствовала разработанной модели сорта. Гибрид передан на испытание в Государственную комиссию Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений (ФГБУ «ГОССОРТКОМИССИЯ»), по экспертной оценке, в 2023 году под названием Дэнди F₁ (Рисунок 29).



Рисунок 29 – Плоды гибрида огурца Дэнди F₁

Плоды гибрида – ровные, красивые, веретеновидной формы, крупнобугорчатые, бугорки средние, белоопушенные. Отличаются темно-зеленой окраской, практически без рисунка. Характеризуются генетически закрепленным отсутствием горечи, предназначены для употребления в свежем виде и консервирования. Длина зеленца – 9,5-11,0 см, диаметр 2,6-3,2 см, масса 45-60 г.

Ценность гибрида: выносливость к перепадам температур; раннеспелость – начало съемной спелости на 43-47 сутки после полных всходов; хорошая завязываемость плодов; высокие вкусовые качества плодов; темная окраска и отсутствие рисунка; повышенная устойчивость к настоящей мучнистой росе.

При искусственном заражении в контролируемых лабораторных условиях гибрид поразили на уровне толерантного стандарта (8,3 %).

По результатам анализа биохимических показателей, плоды гибрида содержат сухое вещество в концентрации 4,89 %, по сравнению с 4,80 % у стандарта. Содержание моносахаров составляет 2,01 %, что соответствует стандарту. Содержание нитратов составило 46,75 мг на килограмм, по сравнению со значением стандарта 86,25 мг на килограмм сырого веса.

Общие затраты на выращивание огурца в теплице площадью 1 541,14 м² составили 1 575 048,00 Р. Затраты на 1 м² = 1 575 048,00 Р / 1 541,14 м² = 1 022 Р (Таблица 31).

Таблица 31 – Общие затраты на выращивание огурца в весенней теплице, 2023 год

Вид затрат	Стоимость, Р
Затраты на рассадный отдел	60 300,00
Заработная плата	806 633,00
Затраты на семена	29 000,00
Затраты на удобрения	75 932,00
Затраты на амортизацию теплицы	403 900,00
Затраты на холодную воду	43 983,00
Затраты на материалы	155 300,00
Итого	1 575 048,00

Цена реализации плодов огурца – 150 Р за 1 кг. Учитывая урожайность за весь период плодоношения, выручка с 1 м² стандарта Герман F₁ – 1 510,11 Р. С вычетом затрат (1022 Р) прибыль на выращивания стандарта с 1 м² составила 488,11 Р. Рентабельность выращивания стандарта составляет 32,32 %, а экономическая эффективность 48 % (Приложение Д).

Самой рентабельной гибридной комбинацией оказалась Л-210-1 х Л-64, экономическая эффективность выращивания которой составила 122 %, выручка 2 270,73 Р, при затратах 1022 Р, чистый доход составил 1 248,73 Р. Рентабельность выращивания данной гибридной комбинации составила 54,99 %. Рентабельность выращивания выше, чем у стандарта имели еще 8 гибридных комбинаций, такие как: Л-128 х Л-167, Л-170 х Л-196 - 1, Л-196 х Л-35, Л-210 х Л-129, Л-210-1 х Л-64, Л-210-1 х Л-190-22, Л-211 х Л-132, Л-211 х Л-135, Л-211 х Л-333/22.

На основании детальной оценки перспективных гибридов огурца по сумме хозяйственно полезных признаков можно сказать, что в результате нашей работы созданы скороспелые, высокоурожайные, партенокарпические гибриды огурца женского типа цветения, с повышенной устойчивостью к настоящей и ложной мучнистой росе, с мелкими плодами красивой формы и генетически закрепленным отсутствием горечи, которые будет выгодно выращивать в пленочных теплицах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Введение в культуру семян, из завязей женских цветков, в день распускания бутонов повышает в 2 раза количество образовавшихся эмбриоподобных структур, по сравнению с использованием семян из завязей, за сутки до распускания цветков.

2. Для получения стерильной культуры, достаточно провести поверхностную стерилизацию завязи в течение 5-7 минут в 5 % растворе гипохлорита натрия. Увеличение времени стерилизации до 15 минут, позволяет дополнительно размягчить стенку завязи и облегчить извлечение семян.

3. Подобран оптимальный способ механического раскрытия завязи с использованием препаровальной иглы, упрощающий процесс извлечения семян и позволяющий уменьшить их травмирование, по сравнению с традиционным методом разрезания завязи скальпелем.

4. Добавление AgNO_3 10 мг/л и TDZ 0,04 мг/л к питательным средам: MS, СВМ и ИМС способствует усилению индукции неопыленных семян, образующих морфогенный каллус.

5. Из потомства полученных удвоенных гаплоидов выделены по хозяйственно ценным признакам линии огурца (№1763 – 27-3-2021 и №119–1–3012) с высокой степенью выравненности по морфологическим признакам и вовлечены в селекционный процесс.

6. Жесткий отбор селекционных образцов по степени партенокарпии позволил улучшить этот признак в среднем на 10,3-17,1 %, в зависимости от года исследований и генотипов изучаемых образцов.

7. Проявление партенокарпии у гибридов F_1 варьировало от положительного гетерозиса до промежуточного уровня и отрицательного доминирования и сверхдоминирования. У 45 % изученных гибридных комбинаций отмечен положительный гетерозисный эффект по признаку партенокарпии, что указывает на возможность отбора линий с высокой комбинационной способностью. Самый высокий гетерозисный эффект наблюдался в гибридных комбинациях: Л-170 x Л-196 ($h_p= 13,1$) и Л-197 x Л-170 ($h_p= 10,8$).

8. В условиях открытого грунта Подмосковья отобраны линии огурца партенокарпического типа толерантные к ложной мучнистой росе: Л-48, Л-161, Л-170, Л-188 - 2, Л-196, Л-210 - 1.

9. На основе комплексной фитопатологической оценки на искусственном и естественном инфекционных фонах, в условиях Нечерноземной зоны, выделены новые генетические источники устойчивости к мучнистой росе *S. fuliginea*: Л-129, Л-130, Л-143, Л-168, Л-208.

10. Созданы 14 новых оригинальных короткоплодных линий огурца партенокарпического типа, отличающиеся комплексом хозяйственно полезных признаков. Линии Л-196 и Л-210-1, с повышенной устойчивостью к ложной и настоящей мучнистой росе, могут быть использованы в селекции на групповую устойчивость к этим болезням.

11. Семь новых гибридных комбинаций превысили стандарт по общей урожайности плодов на 0,8-5,2 кг/м² (8-51 %) и отличались высоким качеством и товарностью плодов.

12. Создан и передан на государственное испытание в ФГБУ «Госсорткомиссия» гибрид огурца партенокарпического типа для весенних теплиц, характеризующийся комплексом хозяйственно полезных признаков – Денди F₁.

РЕКОМЕНДАЦИИ

1. В качестве генетических источников высокой степени партенокарпии рекомендуется использовать – Лель F₁, Артист F₁, Монисиа F₁, Эксельсиор F₁; букетного расположения завязей – Три танкиста F₁, Маринда F₁, Кураж F₁, Санькина любовь F₁, Могучая кучка F₁.

2. Для ускоренного получения и увеличения выхода линий огурца в культуре неопыленных семяпочек *in vitro* рекомендуем использовать разработанные элементы технологии.

3. Для получения гетерозисных гибридов огурца рекомендуют использовать линии, получившие всестороннюю хозяйственно-биологическую оценку:

- с высокой степенью партенокарпии: Л-132, Л-135, Л-157, Л-161, Л-178, Л-211;
- толерантные к ложной мучнистой росе: Л-48, Л-161, Л-170, Л-188 - 2, Л-196, Л-210 - 1;
- устойчивые к мучнистой росе: Л-129, Л-130, Л-143, Л-168, Л-208;
- с повышенной устойчивостью к настоящей и ложной мучнистой росе: Л-196 и Л-210-1.

4. Рекомендуем для производственных испытаний в пленочных теплицах новые высокоурожайные партенокарпические гибриды огурца: Л-210-1 х Л-64; Л-28 х Л-167; Л-196 х Л-35 и переданный в ФГБУ «ГОССОРТКОМИССИЯ» в 2023 году гибрид Дэнди F₁.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- Гр – Грей – единица поглощения дозы ионизирующего излучения;
- HR (High Resistance) – высокая степень устойчивости;
- IR (Intermediate Resistance) – средняя степень устойчивости;
- Px – настоящая мучнистая роса;
- Pcu – ложная мучнистая роса;
- MS – питательная среда Murashige, Skoog [150];
- CBM (Cucumber Basal Medium) – питательная среда для Cucurbitaceae [93];
- IMC (Induction Medium for Cucurbitaceae) – индукционная питательная среда для Cucurbitaceae, разработанная в лаборатории биотехнологии ФГБНУ ФНЦО [162];
- TDZ (Тиадиазурон) – 3-(1,2,3-Тиадиазолин-5)-1-фенилмочевина;
- CPPU – Форхлорфенурон;
- 6-BAP – 6-бензиламинопурин;
- GA₃ – Гибберелловая кислота;
- 2,4-D – 2,4-Дихлорфеноксиуксусная кислота;
- NAA – C₁₀H₇CH₂CO₂H - 1-Нафталинуксусная кислота;
- AgNO₃ – Нитрат серебра;
- KIN – Кинетин;
- DAPI – 4,6-диамидино-2-фенилиндол [131];
- КСИ – Конкурсное сортоиспытание;
- St. – Стандарт;
- StS – Стандарт восприимчивости болезни;
- StR – Стандарт устойчивости к болезни.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. 25 тепличных хозяйств России [Электронный ресурс]. – URL: <https://vestnikapk.ru/articles/otraslevye-reytingi/25-teplichnykh-khozyaystv-rossii/> (дата обращения: 25.10.2023).
2. Аникина И.И. Исходный материал для селекции огурца на устойчивость к ложной мучнистой росе в Нечернозёмной зоне. / И.И. Аникина // Селекция огурца на устойчивость к болезням. – 1993.
3. Ахатов А.К. Вредители тепличных и оранжерейных растений (морфология, образ жизни, вредность, борьба) / А.К. Ахатов. – 2004.
4. Белокопытова Л.П. Проявление экологического гетерозиса в селекции огурца / Л.П. Белокопытова // Аграрная наука. – 2019. – Т. 3. – С. 28-30.
5. Блинова Т. Изучение партенокарпии новых гибридов огурца в условиях необогреваемой пленочной теплицы / Т. Блинова, Т. Цуркан // *Biotehnologii avansate–realizări și perspective*. – 2016. – С. 138-138.
6. Болезни и вредители овощных культур и картофеля / А.К. Ахатов [и др.]. – Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 463 с.
7. Бондарева Л.Л. Методические указания по апробации овощных и бахчевых культур / Л.Л. Бондарева, О.Н. Пышная, М.И. Федорова. – 2018.
8. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. / С. Бороевич. – Москва: Колос, 1984. – 344 с.
9. Ващенко С.Ф. Методические рекомендации по проведению опытов с овощными культурами в сооружениях защищенного грунта / С.Ф. Ващенко, Т.А. Набатова // М.: ВАСХНИЛ. – 1976. – С. 108-115.
10. ВИР. Методические указания по селекции овощных культур / ВИР. – Санкт-Петербург, 1983.
11. Вишневская Г.И. Методика определения степени партенокарпии у огурцов / Г.И. Вишневская, Н.Т. Рогова // Труды НИИСХ Крайнего Севера. – 1969. – Т. 17. – С. 220.

12. Влияние антистрессантов на продуктивность тепличного огурца / М.В. Селиванова [и др.] // Сельскохозяйственный журнал. – 2020. – № 5 (13). – С. 42-47.
13. Гетерозис в селекции сельскохозяйственных растений / А.В. Кильчевский [и др.] // Молекулярная и прикладная генетика. – 2008. – Т. 8. – С. 7-24.
14. Гладышко С.Н. Создание исходного материала для селекции огурца для открытого грунта Нечерноземной зоны России : автореферат дис. ... кандидата сельскохозяйственных наук : 06.01.05 / С.Н. Гладышко. – Москва: ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур, 2002. – 25 с.
15. «Государственная комиссия по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур». Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Огурец. / «Государственная комиссия по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур». – 2013.
16. Дютин К.Е. Определение видов мучнистой росы тыквенных культур по конидиальной стадии / К.Е. Дютин, Ю.В. Соколов // Сборник научных трудов ВНИИОБ. – 1978. – № 7. – С. 11-14.
17. Ермолаев А.С. Оптимизация этапов технологии получения удвоенных гаплоидов кабачка (*Cucurbita pepo* L.) в культуре неопыленных семян *in vitro* / А.С. Ермолаев, Е.А. Домблides // Овощи России. – 2022. – Т. 0. – № 5. – С. 5-14.
18. Живницкая М.Д. Партенокарпия у гибридов огурца F₁ и ее наследование в расщепляющихся популяциях / М.Д. Живницкая, Л.И. Гусева // Сельскохозяйственная биология. – 1983. – Т. 12.
19. Кокоулина Е.М. Болезни огурца при малообъемной технологии выращивания / Е.М. Кокоулина // Защита и карантин растений. – 2008. – № 4. – С. 50.
20. Коновалов Ю.Б. Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям / Ю.Б. Коновалов // М.: Колос. – 1999. – С. 135.
21. Коротцева И.Б. Подбор сортов огурца, устойчивых к пероноспорозу / И.Б. Коротцева, Н.И. Корганова, А.А. Кочетова // Картофель и овощи. – 2005. – № 4. – С. 10-11.

22. Коротцева И.Б. Направления работы и основные достижения лаборатории селекции и семеноводства тыквенных культур ВНИИССОК / И.Б. Коротцева // Овощи России. – 2015. – Т. 0. – № 3-4. – С. 54-57.
23. Коротцева И.Б. Огурцы / И.Б. Коротцева. – Кладезь-Букс, 2008. – 120 с.
24. Коротцева И.Б. Устойчивость огурца к ложной мучнистой росе в условиях Нечерноземной зоны РФ / И.Б. Коротцева // Овощи России. – 2020. – № 6. – С. 116-119.
25. Леонова А.В. Партенокарпия и ее значение в селекции огурца : кандидат наук / А.В. Леонова. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, 2000. – 118 с.
26. Масловская Е.М. Влияние условий выращивания на проявление партенокарпии огурца / Е.М. Масловская, Н.К. Бирюкова // Сб. Селекция, семеноводство и биотехнология овощных и бахчевых культур Доклады 3-й международной конференции, посвящённой памяти Б.В. Квасникова. – Москва, 2003. – С. 302-304.
27. Медведев А.В. Ложная мучнистая роса / А.В. Медведев // Новый Земледелец. – 2014. – Т. 82. – С. 24-25.
28. Медведев А.В. Источники устойчивости огурца к ложной мучнистой росе и использование их в селекции / А.В. Медведев, Н.И. Медведева // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1985. – Т. 97. – С. 36-39.
29. Методика Государственного сортоиспытания овощных культур в защищённом грунте. – Москва, 1979. – 32 с.
30. Мешеров Э.Т. Получение высокоурожайных гибридных семян огурцов / Э.Т. Мешеров // Сб. науч. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1957. – Т. 31. – № 2. – С. 223-225.
31. Мокрянская Т.И. Характер проявления гетерозиса – надежный индикатор высокой специфической комбинационной способности у огурца пчелоопыляемого типа / Т.И. Мокрянская, В.Ф. Гороховский // Овощи России. – 2021. – Т. 0. – № 3. – С. 76-83.

32. Мухин В.Д. Огурец, кабачок, патиссон, бахчевые и другие тыквенные овощи: Пособие для садоводов любителей / В.Д. Мухин. – Ниолла-Пресс, 2007. – 168 с.
33. Налобова В.Л. Ложная мучнистая роса огурца (*Peronospora cubensis* (Bezk. et Curt.) Rostowsz.) и интенсивность ее проявления в Республике Беларусь / В.Л. Налобова // Изв. НАН Беларуси. Сер. аграр. наук. – 2005. – Т. 2. – № 21. – С. 61-63.
34. Налобова В.Л. Дифференциация видового состава возбудителей мучнистой росы тыквенных культур / В.Л. Налобова, И.В. Павлова, М.В. Ивановская // Земледелие и растениеводство. – 2022. – Т. 0. – № 1. – С. 44-47.
35. Налобова В.Л. Селекция и семеноводство огурца открытого грунта / В.Л. Налобова, А.Я. Хлебородов. – Минск: Издательский дом “Белорусская наука”, 2012. – 244 с.
36. Николаев А.Н. Мучнистая роса тыквенных культур в Молдове / А.Н. Николаев // Аграрная наука. – 2019. – Т. 3. – С. 96-101.
37. Николаев А.Н. Идентификация видов возбудителей мучнистой росы огурцов по конидиальной стадии в условиях Молдовы / А.Н. Николаев, С.И. Николаева // Protecția Plantelor în Agricultura Convențională și Ecologică. – Chișinău, Republica Moldova: Институт генетики, физиологии и защиты растений., 2018. – С. 101-105.
38. Пивоваров В.Ф. Экологическая селекция сельскохозяйственных растений / В.Ф. Пивоваров, Е.Г. Добруцкая, Н.Н. Балашова // М.: ВНИИССОК. – 1994.
39. Пивоваров В.Ф. Мучнистая роса огурца в пленочных теплицах / В.Ф. Пивоваров // Труды молодых ученых и аспирантов по селекции и семеноводству овощных культур. – 1971. – № 4. – С. 53-54.
40. Пивоваров В.Ф. Овощи России / В.Ф. Пивоваров. – ВНИИССОК, 2006. – 384 с.
41. Пивоваров В.Ф. Селекция и семеноводство овощных культур / В.Ф. Пивоваров. – ВНИИССОК, 2007.

42. Пивоваров В.Ф. Видовой состав и особенности развития мучнистой росы огурцов в условиях Московской обл. / В.Ф. Пивоваров, О.В. Юрьина // Труды молодых ученых по селекции и семеноводству овощных культур. – Москва, 1970. – Т. 3. – С. 81-85.
43. Получение ДН-растений огурца (*Cucumis sativus* L.) в культуре неопыленных семян *in vitro* / Е.А. Домблидес [и др.] // Овощи России. – 2019. – № 6. – С. 3-9.
44. Пыженков В.И. Естественное формирование комплексной устойчивости растений огурца к инфекционным заболеваниям / В.И. Пыженков // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1979. – Т. 64. – № 1. – С. 100-103.
45. Рекомендации и методические указания по селекции и семеноводству огурца. – Москва: ВНИИССОК, 1999. – 243 с.
46. Россов Н.Б. Наследование партенокарпии у огурцов / Н.Б. Россов, А.Г. Сидорский, С.В. Деев // 3-й Съезд Всес. об-ва генетиков и селекцион. им. Н.И.Вавилова. – Ленинград, 1977.
47. Слетова М.Е. Видовой состав возбудителей настоящей мучнистой росы тыквенных культур / М.Е. Слетова // Овощи России. – 2022. – Т. 0. – № 4. – С. 91-97.
48. Соколов Ю.В. Разработка и усовершенствование методики селекции арбуза и дыни на устойчивость к мучнистой росе: автореферат дис. ... кандидата сельскохозяйственных наук: 06.01.05. Разработка и усовершенствование методики селекции арбуза и дыни на устойчивость к мучнистой росе / Ю.В. Соколов. – Астрахань, 2007. – 28 с.
49. Суханбердина Э.Х. Скрининг коллекции огурца по устойчивости к ложной мучнистой росе в зоне Нижнего Поволжья / Э.Х. Суханбердина, А.А. Грушин, Т.М. Пискунова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2019. – Т. 180. – № 2. – С. 102-108.
50. Суханбердина Э.Х. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 862. Огурец: исходный материал для селекции на урожайность и устойчивость к

пероноспорозу / Э.Х. Суханбердина, Т.М. Пискунова; ред. А.М. Артемьева. – Санкт-Петербург :ВИР, 2018. – 31 с.

51. «Тепличная отрасль России - 2022»: [Электронный ресурс]. – URL: <https://svoefarmerstvo.ru/svoemedia/articles/teplichnaja-otrasl-rossii-2022-samoe-interesnoe> (дата обращения: 29.11.2023).

52. Тепличная отрасль-2022: достижения этого года и актуальные проблемы [Электронный ресурс]. – URL: <https://www.agroinvestor.ru/column/aleksey-sitnikov/39393-teplichnaya-otrasl-2022-dostizheniya-etogo-goda-i-aktualnye-problemy/> (дата обращения: 29.11.2023).

53. Указ Президента Российской Федерации от 21.01.2020 г. № 20 [Электронный ресурс]. – URL: <http://kremlin.ru/acts/bank/45106> (дата обращения: 28.11.2023).

54. Ушанов А.А. Гетерозисный эффект у гибридов партенокарпического огурца в открытом грунте / А.А. Ушанов, А.А. Миронов, В.Д. Франц // Картофель и овощи. – 2021. – С. 7.

55. Ушанов А.А. Оценка гетерозиса в реципрокных скрещиваниях инбредных линий партенокарпического огурца (*Cucumis sativus* L.) / А.А. Ушанов, Р.А. Ульянов, А.А. Миронов // Овощи России. – 2022. – Т. 0. – № 1. – С. 19-23.

56. Хотылева Л.В. Теоретические аспекты гетерозиса / Л.В. Хотылева, А.В. Кильчевский, М.Н. Шаптуренко // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – Т. 20. – № 4. – С. 482-492.

57. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и Международный классификатор СЭВ вида *Cucumis sativus* L. – ВИР, 1980. – 28 с.

58. Шмыкова Н.А. Индукция гиногенеза в культуре *in vitro* неопыленных семян *Cucumis sativus* L. / Н.А. Шмыкова, Т.П. Супрунова // Гавриш. – 2009. – № 4. – С. 40-44.

59. Юлдашева Л.М. Исходный материал для получения короткоплодных партенокарпических гибридов огурца / Л.М. Юлдашева // Тр. по прикл. бот., сел и ген. – 1971. – Т. 45.

60. Юрина О.В. Селекция и семеноводство тыквенных культур в России / О.В. Юрина, В.Ф. Пивоваров, С.С. Балашова. – 1998. – 424 с.
61. Abdollah1 H.A. Embryogenesis and plantlet regeneration optimization of wheat (*Triticum aestivum* L.) / H.A. Abdollah1, A.G.E. Said, M.M. Khalafalla // *Journal of Agricultural Technology*. – 2014. – Vol. 10. – No. 3. – P. 679-693.
62. Amirian R. Male flower induction significantly affects androgenesis in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / R. Amirian, Z. Hojati, P. Azadi // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. – 2020. – Vol. 95. – No. 2. – P. 183-191.
63. Androgenesis, gynogenesis, and parthenogenesis haploids in cucurbit species / Y.Q. Dong [и др.] // *Plant Cell Reports*. – 2016. – Vol. 35. – No. 10. – P. 1991-2019.
64. Antos M. Cucumber (*Cucumis sativus* L.) haploids induction with use of X-rays / M. Antos, E. Bułat, E. ZAWIŚLAK // *Folia Hort.* – 2001. – Vol. 13. – No. 1A. – P. 81-84.
65. Ashok Kumar H.G. Embryogenesis and plant regeneration from anther cultures of *Cucumis sativus* L. / H.G. Ashok Kumar, H.N. Murthy, K.Y. Paek // *Scientia Horticulturae*. – 2003. – Vol. 98. – No. 3. – P. 213-222.
66. Assessment of different anther culture approaches to produce doubled haploids in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / A. Asadi [и др.] // *Euphytica*. – 2018. – Vol. 214. – No. 11. – P. 216.
67. Badr L.A.A. Inheritance and nature of resistance to downy mildew disease in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / L.A.A. Badr, F.G. Mohamed // *Ann. Agric. Sci. Moshtohor*. – 1998. – Vol. 36. – No. 4. – P. 2517-2544.
68. Barnes W.C. An unreported type of resistance to cucumber downy mildew / W.C. Barnes, W.M. Epps // *Plant Disease Reporter*. – 1954. – Vol. 38. – No. 9. – P. 620.
69. Barnes W.C. Powdery mildew resistance in South Carolina cucumbers / W.C. Barnes, W.M. Epps // *Plant Disease Reporter*. – 1956. – Vol. 40. – P. 1093.
70. Barnes W.C. The performance of Palmetto, a new downy mildew resistant cucumber variety / W.C. Barnes. – 1948. – Vol. 51. – P. 437-441.

71. Block C.C. Powdery mildew resistance in the u.s. national plant germplasm system cucumber collection / C.C. Block, K.R. Reitsma // HortScience. – 2005. – Vol. 40. – No. 2. – P. 416-420.
72. Bohanec B. Ploidy determination using flow cytometry / B. Bohanec // Doubled Haploid Production in Crop Plants: A Manual / ред. M. Maluszynski [и др.]. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2003. – P. 397-403.
73. Çağlar G. In situ haploid embryo induction in cucumber (*Cucumis sativus* L.) after pollination by irradiated pollen / G. Çağlar, K. Abak // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. – 1999. – Vol. 23. – No. 7. – P. 63-72.
74. Çağlar G. Obtention of in vitro haploid plants from in situ induced haploid embryos in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / G. Çağlar, K. Abak // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. – 1999. – Vol. 23. – No. 3. – P. 283-290.
75. Call A.D. Inheritance of Resistance to Downy Mildew in Cucumber (*Cucumis sativus* L.) PI 197088 and Effect of Interaction of Host Plant Resistance, Fungicides, and Environment on Severity of Downy Mildew on Cucumber. / A.D. Call. – 2012.
76. Cheah L.H. Epidemiology of powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) of squash. / L.H. Cheah, B.B.C. Page, J.K. Cox // Proceedings of the Forty Ninth New Zealand Plant Protection Conference. – New Zealand Plant Protection Society, 1996. – Vol. 49. – P. 147-151.
77. Chée R.P. Optimizing embryogenic callus and embryo growth of a synthetic seed system for sweetpotato by varying media nutrient concentrations / R.P. Chée, D.I. Leskovar, D.J. Cantliffe // Journal of the American Society For Horticultural Science. – 1992. – Vol. 117. – No. 4. – P. 663-667.
78. Chen J. Method for producing haploid, dihaploid and doubled haploid plants by isolated microspore culture / J. Chen, E. Vanek, M. Pieper. – 2018.
79. Claveria E. Optimization of cucumber doubled haploid line production using in vitro rescue of in vivo induced parthenogenic embryos / E. Claveria, J. Garcia-Mas, R. Dolcet-Sanjuan // Journal of the American Society for Horticultural Science. – 2005. – Vol. 130. – No. 4. – P. 555-560.

80. Cook R.T.A. Identification and classification of powdery mildew anamorphs using light and scanning electron microscopy and host range data / R.T.A. Cook, A.J. Inman, C. Billings // *Mycological Research*. – 1997. – Vol. 101. – No. 8. – P. 975-1002.
81. Crabb A.R. The hybrid-corn makers. Prophets of plenty. / A.R. Crabb // *The hybrid-corn makers. Prophets of plenty*. – 1947.
82. Cramer C.S. Fruit yield and yield component correlations of four pickling cucumber populations / C.S. Cramer, T.C. Wehner // *Cucurbit Genetics Cooperative*. – 2000. – Vol. 23. – P. 12-15.
83. Crow J.F. 90 Years Ago: The Beginning of Hybrid Maize / J.F. Crow // *Genetics*. – 1998. – Vol. 148. – 90 Years Ago. – No. 3. – P. 923-928.
84. Cucumber (*Cucumis sativus*) and melon (*C. melo*) have numerous wild relatives in Asia and Australia, and the sister species of melon is from Australia / P. Sebastian [и др.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2010. – Vol. 107. – No. 32. – P. 14269-14273.
85. Cultivation method for isolated microspore of cucumber / J. Chen [и др.] // *Nanjing Agricultural University. Patent No. CN*. – 2008. – Vol. 101317548.
86. Davenport C.B. Degeneration, Albinism and Inbreeding / C.B. Davenport // *Science*. – 1908. – Vol. 28. – No. 718. – P. 454-455.
87. De Ponti O.M.B. Inheritance of parthenocarpy in pickling cucumbers (*Cucumis sativus* L.) and linkage with other characters / O.M.B. De Ponti, F. Garretsen // *Euphytica*. – 1976. – Vol. 25. – No. 1. – P. 633-642.
88. Dirks R. Method for the production of double-haploid cucumbers / R. Dirks. – 1996.
89. Doruchowski R.W. Inheritance of resistance to downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis* Berk & Curt) in *Cucumis sativus* / R.W. Doruchowski, E. Lakowska-Ryk // *Proc. 5th EUCARPIA Cucurbitaceae Symp*. – 1992. – P. 66-69.
90. Dryanovska O.A. Induced callus in vitro from ovaries and anthers of species from the Cucurbitaceae family / O.A. Dryanovska // *Dokladi Na Bolgarskata Akademiya Na Naukite*. – 1985. – Vol. 38. – No. 9. – P. 1243-.

91. Dumas D.E. Obtention de plantes haploïdes chez le melon (*Cucumis melo* L.) après pollinisation par *Cucumis ficifolius* A. Rich. / D.E. Dumas. – 1979.
92. East E.M. Heterosis / E.M. East // *Genetics*. – 1936. –Vol. 21. – No. 4. – P. 375-397.
93. Effect of optimal stage of female gametophyte and heat treatment on in vitro gynogenesis induction in cucumber Trecate / A. Gémes-Juhász [и др.] // *Plant Cell Reports*. – 2002. –Vol. 21. – No. 2. – P. 105-111.
94. Effect of temperature on infection and development of powdery mildew on cucumber / L. Trecate [и др.] // *Plant Pathology*. – 2019. –Vol. 68. – No. 6. – P. 1165-1178.
95. Effects of exogenous application of CPPU, NAA and GA4+7 on parthenocarp and fruit quality in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / C. Qian [и др.] // *Food Chemistry*. – 2018. –Vol. 243. – P. 410-413.
96. Effects of genotype and nutrient medium on obtaining haploid plants through ovary culture in cucumber / G. Baktumur [и др.] // *Molecular Biology Reports*. – 2022. – Vol. 49. – No. 6. – P. 5451-5458.
97. Efficient embryo induction in cucumber ovary culture and homozygous identification of the regenerants using SSR markers / W.-P. Diao [и др.] // *Scientia Horticulturae*. – 2009. –Vol. 119. – No. 3. – P. 246-251.
98. El-Shawaf I.I.S. Inheritance of parthenocarpic yield in gynoecious pickling cucumber for once-over mechanical harvest by diallel analysis of six gynoecious lines1 / I.I.S. El-Shawaf, L.R. Baker // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 1981. –Vol. 106. – No. 3. – P. 359-364.
99. Establishment of an efficient medium for anther culture of rice through comparative experiments on the nitrogen sources / C.-C. Chu [и др.] // *Scientia sinica*. – 1975. –Vol. 18. – No. 5. – P. 659-668.
100. Evaluation and genetic analysis of parthenocarpic germplasms in cucumber / C. Gou [и др.] // *Genes*. – 2022. –Vol. 13. – No. 2. – P. 225.
101. Evaluation of factors affecting embryo-like structure and callus formation in unpollinated ovary culture of cucumber (*Cucumis sativus*) / P.A. Tantasawat [и др.] //

International Journal of Agriculture and Biology. – 2015. –Vol. 17. – No. 3. – P. 613-618.

102. Fanourakis N.E. Analysis of genetic linkage in the cucumber / N.E. Fanourakis, P.W. Simon // Journal of Heredity. – 1987. –Vol. 78. – No. 4. – P. 238-242.

103. FAOSTAT [Электронный ресурс] // 00000. – URL: <https://www.fao.org/> (дата обращения: 23.01.2024).

104. Faris N.M. The effect of gamma irradiation dose on cucumber (*Cucumis sativus* L.) haploid embryo production / N.M. Faris, V. Nikolova, K. Niemirowicz-Szczytt // Acta Physiologiae Plantarum. – 1999. –Vol. 21. – No. 4. – P. 391-396.

105. Feulgren R. Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure und die- darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. / R. Feulgren, H. Rossenbeck. – 1924. – Vol. 135. – No. 5-6. – P. 203-248.

106. Fomicheva M. Mastering DNA Content Estimation by Flow Cytometry as an Efficient Tool for Plant Breeding and Biodiversity Research / M. Fomicheva, E. Domblides // Methods and Protocols. – 2023. –Vol. 6. – No. 1. – P. 18.

107. From pollination to dh lines – Verification and optimization of protocol for production of doubled haploids in cucumber / J. Gałązka [и др.] // Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus. – 2015. –Vol. 14. – P. 81-92.

108. Gałązka J. Review of research on haploid production in cucumber and other cucurbits / J. Gałązka, K. Niemirowicz-Szczytt // Folia Horticulturae. – 2013. –Vol. 25. – No. 1. – P. 67-78.

109. Gaps and perspectives of pathotype and race determination in *Golovinomyces cichoracearum* and *Podosphaera xanthii* / A. Lebeda [и др.] // Mycoscience. – 2011. –Vol. 52. – No. 3. – P. 159-164.

110. Gémesné Juhász A. Haploid plant induction in zucchini (*Cucurbita Pepo* L. convar. *giromontiina* DUCH) and in cucumber (*Cucumis Sativus* L.) lines through in vitro gynogenesis / A. Gémesné Juhász, G. Venczel, P. Balogh // Acta Horticulturae. – 1997. – No. 447. – P. 623-626.

111. Genetic and Transcriptomic Analysis Reveal the Molecular Basis of Photoperiod-Regulated Flowering in Xishuangbanna Cucumber (*Cucumis sativus* L. var. *xishuangbannensis* Qi et Yuan) / Z. Tian [и др.] // *Genes*. – 2021. – Vol. 12. – No. 7. – P. 1064.

112. Ghaderi A. Heterosis and Inbreeding Depression for Yield in Populations Derived from Six Crosses of Cucumber¹ / A. Ghaderi, R.L. Lower // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 1979. – Vol. 104. – No. 4. – P. 564-567.

113. Gustafson F.G. Parthenocarpic and normal fruits compared as to percentage of setting and size / F.G. Gustafson // *Botanical Gazette*. – 1940. – Vol. 102. – No. 2. – P. 280-286.

114. Gynogenesis and doubled haploid production from unpollinated ovary culture of cucumber (*Cucumis sativus* L.) / A. Sorntip [и др.] // *Canadian Journal of Plant Science*. – 2018. – Vol. 98. – No. 2. – P. 353-361.

115. Hawthorn L.R. Geneva, a greenhouse cucumber that develops fruit without pollination / L.R. Hawthorn, R. Wellington. – New York State Agricultural Experiment Station, 1930.

116. Hayase H. Cucurbita-crosses. V. Occurrence of a haploid twin pair from a F1 progeny of *C. maximta* x *C. moschata*. / H. Hayase // *Japanese Journal of Breeding*. – 1954. – Vol. 4. – No. 2. – P. 115-121.

117. Hayes H.K. First generation crosses in cucumbers / H.K. Hayes, D.F. Jones. – 1916.

118. Heritability and Genetic Variance Estimates for Resistance to Downy Mildew in Cucumber Accession Ames 2354 / E.U. Kozik [и др.] // *Crop Science*. – 2013. – Vol. 53. – No. 1. – P. 177-182.

119. Hogenboom N.G. Economic Importance of Breeding for Disease Resistance / N.G. Hogenboom // *Durability of Disease Resistance : Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture* / ред. Th. Jacobs, J.E. Parlevliet. – Dordrecht: Springer Netherlands, 1993. – P. 5-9.

120. Hooghorst I. Opportunities and Challenges in Doubled Haploids and Haploid Inducer-Mediated Genome-Editing Systems in Cucurbits / I. Hooghorst, S. Nogués // *Agronomy*. – 2020. – Vol. 10. – No. 9. – P. 1441.

121. How do obligate parasites evolve? A multi-gene phylogenetic analysis of downy mildews / M. Göker [и др.] // *Fungal Genetics and Biology*. – 2007. – Vol. 44. – No. 2. – P. 105-122.

122. Hujieda K. Inheritance of powdery mildew resistance and spine color of fruit in cucumber / K. Hujieda, R. Akiya // *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. – 1962. – Vol. 31. – No. 1. – P. 30-32.

123. Identification of Novel Loci and Candidate Genes for Resistance to Powdery Mildew in a Resequenced Cucumber Germplasm / X. Liu [и др.] // *Genes*. – 2021. – Vol. 12. – No. 4. – P. 584.

124. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid / S.B. Yu [и др.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1997. – Vol. 94. – No. 17. – P. 9226-9231.

125. In vitro cucumber haploid line generation in several new cultivars / E. Moqbeli [и др.] // *Asia-Pacific Journal of Molecular Biology and Biotechnology*. – 2013. – Vol. 21. – No. 1. – P. 18-25.

126. Induction and development of anther-derived gametic embryos in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by optimizing the macronutrient and agar concentrations in culture medium / M.R. Abdollahi [и др.] // *Turkish Journal of Biology*. – 2016. – Vol. 40. – No. 3. – P. 571-579.

127. Induction of haploid embryo and plant regeneration via irradiated pollen technique in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne ex. Poir) / E.S. Kurtar [и др.] // *African Journal of Biotechnology*. – 2009. – Vol. 8. – No. 21. – P. 5944-5951.

128. Inheritance of downy mildew disease and its nature of resistance in cucumber. / A. El-Hafez [и др.] // *Annals of Agricultural Science, Moshtohor*. – 1990. – Vol. 28. – No. 3. – P. 1681-1697.

129. Jenkins JR J.M. Studies on the inheritance of downy mildew resistance: and of other characters in cucumbers / J.M. Jenkins JR // *Journal of Heredity*. – 1946. – Vol. 37. – No. 9. – P. 267-271.
130. Jones D.F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis / D.F. Jones // *Genetics*. – 1917. – Vol. 2. – No. 5. – P. 466-479.
131. Kapuscinski J. DAPI: a DNA-Specific Fluorescent Probe / J. Kapuscinski // *Biotechnic & Histochemistry*. – 1995. – Vol. 70. – DAPI. – No. 5. – P. 220-233.
132. Kooistra E. Powdery mildew resistance in cucumber / E. Kooistra // *Euphytica*. – 1968. – Vol. 17. – No. 2. – P. 236-244.
133. Košmrlj K. Haploid induction in hull-less seed pumpkin through parthenogenesis induced by X-ray-irradiated pollen / K. Košmrlj, J. Murovec, B. Bohanec // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 2013. – Vol. 138. – No. 4. – P. 310-316.
134. Křístková E. Species spectra, distribution and host range of cucurbit powdery mildews in the Czech Republic, and in some other European and Middle Eastern countries / E. Křístková, A. Lebeda, B. Sedláková // *Phytoparasitica*. – 2009. – Vol. 37. – No. 4. – P. 337-350.
135. Kumar H.G.A. The influence of polyamines on androgenesis of *Cucumis sativus* L. / H.G.A. Kumar, B.V. Ravishankar, H.N. Murthy // *European Journal of Horticultural Science*. – 2004. – Vol. 69. – P. 201-205.
136. Kurtar E.S. Production of in vitro haploid plants from in situ induced haploid embryos in winter squash (*Cucurbita maxima* Duchesne ex Lam.) via irradiated pollen / E.S. Kurtar, A. Balkaya // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*. – 2010. – Vol. 102. – No. 3. – P. 267-277.
137. Kurtar E.S. Obtention of haploid embryos and plants through irradiated pollen technique in squash (*Cucurbita pepo* L.) / E.S. Kurtar, N. SarI, K. Abak // *Euphytica*. – 2002. – Vol. 127. – No. 3. – P. 335-344.
138. Kwack S.N. Somatic embryogenesis in cultured unfertilized ovules of *Cucurbita moschata* / S.N. Kwack, K. Fujieda // *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. – 1988. – Vol. 57. – No. 1. – P. 34-42.

139. Lazarte J.E. Asexual embryogenesis and plantlet development in anther culture of *Cucumis sativus* L / J.E. Lazarte, C.C. Sasser // HortScience. – 1982. –Vol. 17.

140. Lebeda A. Cucurbit downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*)—biology, ecology, epidemiology, host-pathogen interaction and control / A. Lebeda, Y. Cohen // European Journal of Plant Pathology. – 2011. –Vol. 129. – No. 2. – P. 157-192.

141. Lim W. Effect of in vitro and in vivo colchicine treatments on pollen production and fruit set of melon plants obtained by pollination with irradiated pollen / W. Lim, E.D. Earle // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. – 2008. –Vol. 95. – No. 1. – P. 115-124.

142. Lotfi M. Detection of cucumber parthenogenic haploid embryos by floating of immature seeds in liquid medium / M. Lotfi, S. Salehi // Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae Cucurbitaceae 2008 / ред. M. Pitrat. – Avignon, France: Cucurbitaceae 2008, 2008. – P. 375-380.

143. Maluszynska J. Cytogenetic tests for ploidy level analyses — chromosome counting / J. Maluszynska // Doubled Haploid Production in Crop Plants: A Manual / ред. M. Maluszynski [и др.]. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2003. – P. 391-395.

144. Masuda K. A revision of the medium for somatic embryogenesis in carrot suspension culture / K. Masuda, Y. Kikuta, Y. Okazawa // Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University. – 1981. –Vol. 60. – No. 3. – P. 183-193.

145. Matlob A.N. Growth regulator activity and parthenocarpic fruit production in snake melon and cucumber grown at high temperature / A.N. Matlob, W.C. Kelly // Journal of the American Society for Horticultural Science. – 1975. –Vol. 100. – No. 4. – P. 406-409.

146. Methods of breeding vegetables for growing under cover. / B.V. Kvasnikov [и др.] // Trudy po prikladnoi Botanike, Genetike i Seleksii. – 1970. –Vol. 42. – No. 3. – P. 45-57.

147. Miazzi M. Variation in *Podosphaera xanthii* on cucurbits in Southern Italy / M. Miazzi, C. Laguardia, F. Faretra // Journal of Phytopathology. – 2011. –Vol. 159. – No. 7-8. – P. 538-545.

148. Miller C.O. Kinetin and kinetin-like compounds / C.O. Miller // *Modern Methods of Plant Analysis/Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. – Springer, 1963. – P. 194-202.
149. Molecular basis of heterosis and related breeding strategies reveal its importance in vegetable breeding / D. Yu [и др.] // *Horticulture Research*. – 2021. – Vol. 8. – P. 120.
150. Murashige T. A revised medium for rapid growth and bio-assays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // *Physiol Plant*. – 1962. –Vol. 15. – P. 437-497.
151. Niemirowicz-Szczytt K. Preliminary data on haploid cucumber (*Cucumis sativus* L.) induction / K. Niemirowicz-Szczytt, R. Dumas de Vault // *Cucurbit Genet Coop*. – 1989. –Vol. 12. – P. 24-25.
152. Noll F. Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie) bei der Gurke / F. Noll. – Universitäts-Buchdruckerei, 1902.
153. Obtention of haploid plants induced by irradiated pollen in watermelon (*Citrullus lanatus*) / N. Gürsöz [и др.] // *Cucurbit Genetics Cooperative Report*. – 1991. –Vol. 11. – P. 109-110.
154. Ochatt S.J. Analysis of Ploidy in Haploids and Doubled Haploids / S.J. Ochatt, J.M. Seguí-Simarro // *Doubled Haploid Technology: Volume 1: General Topics, Alliaceae, Cereals : Methods in Molecular Biology* / ред. J.M. Segui-Simarro. – New York, NY: Springer US, 2021. – P. 105-125.
155. Optimization of cucumber (*Cucumis sativus* L.) haploid production and doubling / K. Niemirowicz-Szczytt [и др.] // *Cucurbitaceae*. – 1995. –Vol. 94. – P. 169
156. Ozsan T. Cucumber Gynogenesis : Effects of 8 Different Media on Embryo and Plant Formation / T. Ozsan, V. Gozen, A.N. Onus // *International Journal of Agriculture Innovations and Research*. – 2017. –Vol. 6. – No. 2. – P. 419-422.
157. Pershin A. Quantitative approach to studying the genetics of disease resistance. IV. Interaction of the genetic systems for resistance to powdery and downy mildews in cucumber / A. Pershin, N. Medvedeva, A. Medvedev // *Genet. USSR*. – 1988. –Vol. 24. – P. 484-493.

158. Pierce L.K. Gene list for cucumber / L.K. Pierce, T.C. Wehner // Cucurbit Genet. Coop. – 1989. –Vol. 12. – P. 91-103.

159. Pike L.M. Inheritance of parthenocarpy in the cucumber (*Cucumis sativus* L.) / L.M. Pike, C.E. Peterson // Euphytica. – 1969. –Vol. 18. – No. 1. – P. 101-105.

160. Plant DNA C-values Database | Royal Botanic Gardens, Kew [Электронный ресурс]. – URL: <https://cvalues.science.kew.org/> (дата обращения: 04.11.2023).

161. Plapung P. Development of cucumber lines resistant to Cucumber mosaic virus by ovule culture / P. Plapung, S. Khumsukdee, S. Prasartporn // Journal of Agricultural Technology. – 2014. –Vol. 10. – No. 3. – P. 733-741.

162. Production of doubled haploid plants of Cucurbitaceae family crops through unpollinated ovule culture in vitro / E. Domblides [и др.] // VI International Symposium on Cucurbits 1294. – 2019. – P. 19-28.

163. Production of haploid and doubled haploid plants of melon (*Cucumis melo* L.) for use in breeding for multiple virus resistance / M. Lotfi [и др.] // Plant Cell Reports. – 2003. –Vol. 21. – No. 11. – P. 1121-1128.

164. Prospective of development of doubled haploid plants of cucurbitaceae family / N.A. Shmykova [и др.] // Vegetable crops of Russia. – 2015. – No. 3-4(28-29). – P. 28-31.

165. Przyborowski J. Main Factors Affecting Cucumber (*Cucumis sativus* L.) Haploid Embryo Development and Haploid Plant Characteristics / J. Przyborowski, K. Nlemirowicz-Szgytt // Plant Breeding. – 1994. –Vol. 112. – No. 1. – P. 70-75.

166. Ramachandran C. Chromosomal DNA variation in *Cucumis* / C. Ramachandran, R.K.J. Narayan // Theoretical and Applied Genetics. – 1985. –Vol. 69. – No. 5. – P. 497-502.

167. Rapid Flow Cytometric Analysis of the Cell Cycle in Intact Plant Tissues / D.W. Galbraith [и др.] // Science. – 1983. –Vol. 220. – No. 4601. – P. 1049-1051.

168. Regeneration of doubled haploid plants by androgenesis of cucumber (*Cucumis sativus* L.) / H. Song [и др.] // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. – 2007. – Vol. 90. – No. 3. – P. 245-254.

169. Resistance to downy mildew, *pseudoperonospora cubensis*, in cucumbers / L. Petrov [и др.] // *Acta Horticulturae*. – 2000. – No. 510. – P. 203-210.
170. Reuveni R. Effect of humidity on epidemiological patterns of the powdery mildew (*sphaerotheca fuliginea*) on squash / R. Reuveni, J. Rotem // *Phytoparasitica*. – 1974. – Vol. 2. – No. 1. – P. 25-33.
171. Salehian H. Production of doubled haploid plants in cucumber (*Cucumis sativus* L.) via parthenogenesis / H. Salehian, S. Shahnazi, M. Nazari // *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant*. – 2023. – Vol. 59. – No. 4. – P. 467-474.
172. Sao A. Heterosis in relation to combining ability for yield and quality attributes in brinjal (*Solanum melongena* L.) / A. Sao, N. Mehta // *Electronic Journal of Plant Breeding*. – 2010. – Vol. 1. – No. 4. – P. 783-788.
173. Sari N. Comparison of ploidy level screening methods in watermelon: *Citrullus lanatus*(Thunb.) Matsum. and Nakai / N. Sari, K. Abak, M. Pitrat // *Scientia Horticulturae*. – 1999. – Vol. 82. – No. 3-4. – P. 265-277.
174. Sauton A. Effect of season and genotype on gynogenetic haploid production in muskmelon, *Cucumis melo* L. / A. Sauton // *Scientia horticulturae*. – 1988. – Vol. 35. – No. 1-2. – P. 71-75.
175. Sauton A. Haploid gynogenesis in *Cucumis sativus* induced by irradiated pollen / A. Sauton // *Cucurbit Genetics Coop*. – 1989. – Vol. 12. – P. 22-23.
176. Sauton A. Production of haploid plants in melon (*Cucumis melo* L.) as a result of gynogenesis induced by irradiated pollen / A. Sauton, R.D. de Vaulx // *Agronomie*. – 1987. – Vol. 7.
177. Schnable P.S. Progress Toward Understanding Heterosis in Crop Plants / P.S. Schnable, N.M. Springer // *Annual Review of Plant Biology*. – 2013. – Vol. 64. – No. 1. – P. 71-88.
178. Screening Cucumber for Resistance to Downy Mildew Caused by *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. and Curt.) Rostov. / A.D. Call [и др.] // *Crop Science*. – 2012. – Vol. 52. – No. 2. – P. 577-592.

179. Screening for cucumber mosaic resistant lines from the ovule culture derived double haploid cucumbers / P. Plapung [и др.] // American Journal of Agricultural and Biological Science. – 2014. –Vol. 9. – No. 3. – P. 261-269.

180. Shanmugasundaram S. Inheritance of resistance to powdery mildew in cucumber / S. Shanmugasundaram, P. Williams, C. Peterson // Phytopathology. – 1971. –Vol. 61. – No. 10. – P. 1218-1221.

181. Sheridan A. Crossbreeding and heterosis. / A. Sheridan. – 1981.

182. Shull G.H. The Composition of a Field of Maize / G.H. Shull // Journal of Heredity. – 1908. –Vol. os-4. – No. 1. – P. 296-301.

183. Smith P. Powdery mildew resistance in cucumber / P. Smith // Phytopathology. – 1948. –Vol. 38. – No. 12. – P. 1027-1028.

184. Studies on the breeding of cucumber for the resistance to downy mildew and other fruit characters / S. Shimizu [и др.] // Engei Shikenjo Ho Koku. – 1963. –Vol. 2. – P. 65-81.

185. Sturtevant E.L. Seedless Fruits / E.L. Sturtevant // Memoirs of the torrey botanical club. – 1890. –Vol. 1. – No. 4. – P. 141-185.

186. Sun Z. Analysis of generation means and components of variance for parthenocarpy in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / Z. Sun, R.L. Lower, J.E. Staub // Plant Breeding. – 2006. –Vol. 125. – No. 3. – P. 277-280.

187. Suprunova T. In vitro induction of haploid plants in unpollinated ovules, anther and microspore culture of *Cucumis sativus*. / T. Suprunova, N. Shmykova // Cucurbitaceae 2008. Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of cucurbitaceae, Avignon, France, 21-24 May 2008. – Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), 2008. – P. 371-374.

188. Swaminathan M.S. X-ray induced somatic haploidy in watermelon / M.S. Swaminathan, M.P. Singh // Current Science. – 1958. –Vol. 27. – No. 2. – P. 63-64.

189. Tantasawat P.A. Effects of Exogenous Application of Plant Growth Regulators on Growth, Yield, and In Vitro Gynogenesis in Cucumber / P.A. Tantasawat, A. Sorntip, P. Pornbungkerd // HortScience. – 2015. –Vol. 50. – No. 3. – P. 374-382.

190. The cucurbit downy mildew pathogen *Pseudoperonospora cubensis* / E.A. Savory [и др.] // *Molecular Plant Pathology*. – 2011. – Vol. 12. – No. 3. – P. 217-226.
191. Thidiazuron and silver nitrate enhanced gynogenesis of unfertilized ovule cultures of *Cucumis sativus* / J.W. Li [и др.] // *Biologia Plantarum*. – 2013. – Vol. 57. – No. 1. – P. 164-168.
192. Truong-Andre I. In vitro haploid plants derived from pollination by irradiated pollen on cucumber / I. Truong-Andre // *Eucarpia meeting on cucurbit genetics and breeding*, Montfavet (France), 31 May-2 Jun 1988. – INRA, 1988.
193. Van Vliet G. Inheritance of resistance to *Pseudoperonospora cubensis* Rost. in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / G. Van Vliet, W. Meysing // *Euphytica*. – 1974. – Vol. 23. – No. 2. – P. 251-255.
194. Van Vliet G.J.A. Relation in the inheritance of resistance to *Pseudoperonospora cubensis* ROST and *Sphaerotheca fuliginea* poll. in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / G.J.A. Van Vliet, W.D. Meijsing // *Euphytica*. – 1977. – Vol. 26. – No. 3. – P. 793-796.
195. Voglmayr H. Genome Size Determination in Peronosporales (Oomycota) by Feulgen Image Analysis / H. Voglmayr, J. Greilhuber // *Fungal Genetics and Biology*. – 1998. – Vol. 25. – No. 3. – P. 181-195.
196. Wasuwat S. Inheritance of resistance in cucumber to cucumber mosaic virus / S. Wasuwat, J. Walker // *Phytopathology*. – 1961. – Vol. 51. – P. 423-428.
197. Wehner T.C. Breeding for improved yield in cucumber. / T.C. Wehner // *Plant Breeding Reviews*. – 1989. – Vol. 6. – P. 323-359.
198. Wellington R. A parthenocarpic hybrid obtained from crossing an English force cucumber and an Arlington white root. / R. Wellington, L.R. Hawthorne // *Proc. Amer. Op. Hort. The science*. – 1928. – No. 26. – P. 97-100.
199. Weng Y. *Cucumis sativus* Chromosome Evolution, Domestication, and Genetic Diversity: Implications for Cucumber Breeding / Y. Weng // *Plant Breeding Reviews* / ред. I. Goldman. – Wiley, 2021. – P. 79-111.
200. Xie J. Gene list 2001 for cucumber / J. Xie, T.C. Wehner // *Cucurbit Genet. Coop. Rpt.* – 2001. – Vol. 24. – P. 110-136.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А – Исходный материал огурца

№	Генотип	Оригинатор	Характеристика генотипа
1	Адам (Adam)	BEJO ZADEN B.V.	F ₁ -гибрид
2	Амур 1801	BEJO ZADEN B.V.	F ₁ -гибрид
3	Артист (Artist)	BEJO ZADEN B.V.	F ₁ -гибрид
4	Бьерн (Bjorn)	ENZA ZADEN BEHEER B.V.	F ₁ -гибрид
5	Эксельсиор (Excelsior)	ENZA ZADEN BEHEER B.V.	F ₁ -гибрид
6	Рокки (Rokki)	GREENOMICA LTD	F ₁ -гибрид
7	Герман	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
8	Маринда (Marinda)	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
9	Маша	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
10	Меренга (Merenque)	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
11	Монисиа (Monisia)	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
12	СВ 4097 ЦВ (SV4097CV)	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
13	Семенис (Образец от Seminis)	MONSANTO HOLLAND B. V.	F ₁ -гибрид
14	Мадрилене (Madrilene)	MONSANTO VEGETABLE IP MANAGEMENT B.V.	F ₁ -гибрид
15	Монолит (Monolit)	NUNHEMS B.V.	F ₁ -гибрид
16	Нейлина (Neilina)	NUNHEMS B.V.	F ₁ -гибрид
17	Проликс (Prolix)	NUNHEMS B.V.	F ₁ -гибрид
18	Директор	NUNHEMS B.V.	F ₁ -гибрид
19	Велокс (Velox)	NUNHEMS B.V.	F ₁ -гибрид
	24-905 RZ	RIJK ZWAAN ZAADTEELT EN ZAADHANDEL B.V.	F ₁ -гибрид
20	Саунд (Sound)	RIJK ZWAAN ZAADTEELT EN ZAADHANDEL B.V.	F ₁ -гибрид
21	Кибрия	RIJK ZWAAN ZAADTEELT EN ZAADHANDEL B.V.	F ₁ -гибрид
22	Лист (Liszt)	RIJK ZWAAN ZAADTEELT EN ZAADHANDEL B.V.	F ₁ -гибрид
23	Катарина (Catarina)	SEMILLAS FITO S.A.	F ₁ -гибрид
24	Эколь (Ecol)	SYNGENTA SEEDS B.V.	F ₁ -гибрид
25	1771	SAKATA SEED CORPORATION	F ₁ -гибрид
26	Орфей	ЗАО 'НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННАЯ КОРПОРАЦИЯ 'НК. ЛТД'	F ₁ -гибрид
27	Твикси	ИП АЛЕКСАШОВА МАРИНА ВИТАЛЬЕВНА	
28	Маэстро	МЯЗИНА ЛЮБОВЬ АНАТОЛЬЕВНА	F ₁ -гибрид
29	Спутник	МЯЗИНА ЛЮБОВЬ АНАТОЛЬЕВНА	F ₁ -гибрид
30	РМТ	ООО ГЕТЕРОЗИСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ	F ₁ -гибрид

31	Санькина Любовь	ООО ГЕТЕРОЗИСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ'	F ₁ -гибрид
32	Матвейка	ООО ПРЕМИУМ СИДС	F ₁ -гибрид
33	Маменькин любимчик	ООО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ СЕЛЕКЦИИ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ ФИРМА ГАВРИШ	F ₁ -гибрид
34	Мамлюк	ООО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ СЕЛЕКЦИИ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР	F ₁ -гибрид
35	Кассандра	ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ СТАНЦИЯ ИМЕНИ Н.Н.ТИМОФЕЕВА	F ₁ -гибрид
36	Кураж	ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ ФИРМА ГАВРИШ	F ₁ -гибрид
37	Могучая кучка	ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ ФИРМА ГАВРИШ	F ₁ -гибрид
38	Кузнечик	ООО СЕЛЕКЦИОННО- СЕМЕНОВОДЧЕСКАЯ ФИРМА 'МАНУЛ'	F ₁ -гибрид
39	Мальчик с пальчик	ООО СЕЛЕКЦИОННО- СЕМЕНОВОДЧЕСКАЯ ФИРМА 'МАНУЛ'	F ₁ -гибрид
40	Настоящий полковник	ООО СЕЛЕКЦИОННО- СЕМЕНОВОДЧЕСКАЯ ФИРМА 'МАНУЛ'	F ₁ -гибрид
41	Хит сезона	ООО СЕЛЕКЦИОННО- СЕМЕНОВОДЧЕСКАЯ ФИРМА 'МАНУЛ'	F ₁ -гибрид
42	Три танкиста	ООО СЕЛЕКЦИОННО- СЕМЕНОВОДЧЕСКАЯ ФИРМА 'МАНУЛ'	F ₁ -гибрид
43	Муравей	ООО СЕЛЕКЦИОННО- СЕМЕНОВОДЧЕСКАЯ ФИРМА 'МАНУЛ'	F ₁ -гибрид
44	Лель	ФГБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА	F ₁ -гибрид
45	Красотка	ФГБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА	F ₁ -гибрид
46	Суражевский	ФГБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА	Сорт
47	Единство	ФГБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА	Сорт
48	Муромский 36	ФГБНУ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА, ООО АГРОФИРМА ПОИСК, ООО СЕЛЕКЦИОННАЯ ФИРМА ГАВРИШ	Сорт

Приложение Б – Состав питательных сред для культивирования удвоенных гаплоидов огурца в культуре неопыленных семян

Компоненты среды	Концентрация в среде, мг/л		
	CBM [93]	MS [150]	IMC [162]
NH ₄ NO ₃	450	1650	412
(NH ₄) ₂ SO ₄	17,5	–	–
Ca(NO ₃)×4H ₂ O	25	–	–
KH ₄ PO ₃	75	–	–
KH ₂ PO ₄	–	170	170
KNO ₃	950	1900	2500
MgSO ₄ ×7H ₂ O	185	370	370
NaH ₂ PO ₄ ×H ₂ O	19	–	–
KCl	3,5	–	–
CaCl ₂	160	–	330
CaCl ₂ ×2H ₂ O	–	440	–
KI	0,7	0,83	0,83
MnSO ₄ ×H ₂ O	20	–	–
MnSO ₄ ×4H ₂ O	–	22,3	22,3
Na ₂ MO ₄ ×H ₂ O	0,2	–	–
Na ₂ MoO ₄ ×2H ₂ O	–	0,25	0,25
ZnSO ₄ ×7H ₂ O	4	8,6	8,6
CoCl ₂ ×6 H ₂ O	0,016	0,025	0,025
CuSO ₄ ×5 H ₂ O	0,016	0,025	0,025
H ₃ BO ₃	4	6,2	6,2
FeSO ₄ ×7H ₂ O	–	27,8	–
Na ₂ EDTA×2H ₂ O	–	37,3	–
NaFe(III)EDTA	–	–	40
Thiamin×HCl	–	0,1	–
Thiamin	1	–	–
Glycine	0,1	2,0	–
Nicotinicacid	1,0	2,0	–
Pyridoxine×HCl	–	0,5	–
Pyridoxine	2,0	–	–
Ca pantothenate	0,5	–	–
Biotin	0,05	–	–
Myo-Inositol	–	100	100
Serine	–	–	100
Glutamine	–	–	800
Glutathione	–	–	30
Proline	–	–	100

Приложение В – Модель сорта огурца

Степень партенокарпии	Высокая
Раннеспелость (всходы-начало плодоношения), сутки.	40-50
Ветвистость	Слабая или средняя
Тип цветения	Женского или преимущественно женского типа цветения
Форма плода	Округлая
Размер плода	Длина: 9-12 см, диаметр: 2,8-3,2 см
Опушение	Белое
Поверхность	Бугорчатая, матовая
Окраска	Темно-зеленая, без рисунка
Повышенная устойчивость	Ложная мучнистая роса, Мучнистая роса
Назначение	Для употребления в свежем виде и консервировании
Завязываемость, %	Не ниже 70–80
Вкус	Отсутствие горечи, хрустящая консистенция, нежная кора.
Урожайность, кг/м ²	35

Приложение Г – Характеристика плодов гибридных комбинаций (КСИ, «Блочная» теплица, 2023 г.)

Гибридная комбинация	Характер поверхности	Окраска зеленца	Форма плода	Длина/диаметр
St. Герман F ₁	к/б	Темно-зеленый, с незаметными полосками	цилиндрическая	10,2/3,2
Л-128 х Л-130	к/б	Темно-зеленый, без рисунка	овальная	11,5/3,0
Л-128 х Л-167	к/б	Темно-зеленый, без рисунка	веретеновидная	12/3,0
Л-129 х Л-130	к/б	Темно-зеленый, с сл. полосками	овальная	10/3,0
Л-129 х Л-178	м/б	Темно-зеленый, с сл. полосками	овальная	10/3,0
Л-135 х Л-196	к/б	Темно-зеленый, короткие полоски	овальная	11,5/3,0
Л-143 х Л-178	к/б	Темно-зеленый, сл. полосками	овальная	10/3,0
Л-170 х Л-130	к/б	Темно-зеленый, без рисунка	овальная	9/3,0
Л-170 х Л-132	к/б	Темно-зеленый, с полосами	овальная	11/3,0
Л-170 х Л-196 - 1	к/б	Темно-зеленый, без рисунка	веретеновидная	11/3,0
Л-170 х Л-196 - 2	к/б	Темно-зеленый, без рисунка	веретеновидная	10,5/3,0
Л-174 х Л-130	к/б	Темно-зеленый, небольшой сбег	овальная	11,5/3,0
Л-174 х Л-167	к/б	Темно-зеленый, короткие полоски	овальная	10/3,0
Л-174 х Л-170	к/б	Темно-зеленый, с сл. полосками	овальная	9,5/3,0
Л-178 х Л-208	м/б	Темно-зеленый, с сл. полосками	овальная	8,5/3,0
Л-196 х Л-35	к/б	Темно-зеленый	веретеновидная	11/3,0
Л-196 х Л-157	к/б	Темно-зеленый, короткие полоски	овальная	10,5/3,5
Л-197 х Л-170	к/б	Зеленый, темная плодоножка, с сл. полосками	овальная	10/3,0
Л-199 х Л-170	к/б	Темно-зеленый	веретеновидная	11,5/3,0
Л-202 х Л-621/22	к/б	Темно-зеленый, заметные полоски	овальная	10/3,0
Л-210 х Л-129	к/б	Темно-зеленый, короткие полоски	цилиндрическая	11,5/3,0
Л-210-1 х Л-129	к/б	Светлый	овальная	11/3,0
Л-210-1 х Л-64	к/б	Темно-зеленый, с бел. кончиком,	овальная	11,5/3,2
Л-211 х Л-132	к/б	Темно-зеленый, с сл. полосками	овальная	10,2/3,2
Л-211 х Л-135	к/б	Очень темно-зеленый, короткие полоски	веретеновидная	11/3,0
Л-211 х Л-333/22	к/б	Зеленый, основание светло-зеленое	веретеновидная	10/3,0

Приложение Д – Экономическая эффективность выращивания перспективных гибридных комбинаций огурца

Гибридная комбинация	Общая урожайность, кг/м ²	Товарных плодов, %	Урожайность товарных плодов, кг/ м ²	Цена реализации 1 кг, Р	Выручка с 1 м ² , Р	Затраты на 1 м ² , Р	Прибыль на 1 м ² , Р	Рентабельность (Прибыль/ Выручка), %	Экономическая эффективность (Прибыль/ Затраты), %
St. Герман F ₁	10,20	98,70	10,07	150,00	1 510,11	1 022,00	488,11	32,32	48
Л-128 x Л-167	13,80	98,10	13,54	150,00	2 030,67	1 022,00	1 008,67	49,67	99
Л-170 x Л-196 - 1	11,00	98,40	10,82	150,00	1 623,60	1 022,00	601,60	37,05	59
Л-196 x Л-35	13,05	97,10	12,67	150,00	1 900,73	1 022,00	878,73	46,23	86
Л-210 x Л-129	11,30	98,20	11,1	150,00	1 664,49	1 022,00	642,49	38,60	63
Л-210-1 x Л-64	15,40	98,30	15,14	150,00	2 270,73	1 022,00	1 248,73	54,99	122
Л-210-1 x Л- 190-22	10,40	98,50	10,24	150,00	1 536,60	1 022,00	514,60	33,49	50
Л-211 x Л-132	11,00	99,70	10,97	150,00	1 645,05	1 022,00	623,05	37,87	61
Л-211 x Л-135	11,10	99,30	11,02	150,00	1 653,35	1 022,00	631,35	38,19	62
Л-211 x Л- 333/22	13,00	98,60	12,82	150,00	1 922,70	1 022,00	900,70	46,85	88