

УДК 635.1/.7: 631.527.51

НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ Н.И. ВАВИЛОВА В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР ВО ВНИИ СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВА ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР

© 2012 г. В. Ф. Пивоваров, Н. И. Тимин, Л. Ю. Кан

ГНУ Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур Российской академии сельскохозяйственных наук, Московская область, Россия, e-mail: loyus@mail.ru

Поступила в редакцию 28 мая 2012 г. Принята к публикации 20 июля 2012 г.

В статье рассматриваются основные положения учения академика Н.И. Вавилова о селекции растений и использование его научного наследия в селекционных и генетических исследованиях овощных во ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур.

Ключевые слова: овощные культуры, селекционно-генетические исследования, инбридинг, меж-видовая гибридизация, научное наследие Н.И. Вавилова.

Николай Иванович Вавилов – великий биолог XX столетия, выдающийся отечественный ученый. Его идеи, ставшие классическими, не только не утратили своей актуальности в наши дни, но и активно развиваются. Его научные работы, посвященные проблеме иммунитета растений к инфекционным заболеваниям, положили начало изучению его генетической природы и по сей день имеют мировое значение для нахождения иммунных форм растений (Вавилов, 1964).

Исследование изменчивости растений в пределах вида позволили Н.И. Вавилову обнаружить закономерность, заключающуюся в параллелизме наследственной изменчивости близких видов и родов. На III Всероссийском селекционном съезде в Саратове в 1920 г. он сообщил о фундаментальном открытии – законе гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1935). Одним из примеров действия данного закона могут служить кустовые формы растений, обнаруженные или полученные экспериментальным путем у целого ряда видов и родов овощных растений семейства тыквенных (огурец, кабачок, дыня, разные виды тыкв) (Тимин, 1968; Коротцева, 2011). Н.И. Вавилов писал, что исходя из поразительного сходства фенотипической изменчивости видов в пределах одного и того же рода или близких родов, обусловленного единством эволюционного процесса, можно предположить наличие у них множества общих генов наряду со спецификой видов и родов. Он не сомневался, что те же самые правила применимы также и к генотипической изменчивости (Вавилов, 1935). Современные исследования молекулярной генетики подтверждают его высказывание о существовании гомологии основных генов у близких видов (Чесноков, 2007; Шумный, 2007). Однако Н.И. Вавилов (1935) отмечал, что сходство признаков у форм близких видов иногда может быть обусловлено разными генами, иметь разные генотипы по тождественным признакам.

На основе сравнительного изучения колоссального сортового и видового разнообразия растений, собранного в результате многочисленных вировских экспедиций, Н.И. Вавиловым были установлены мировые очаги (центры происхождения) важнейших культурных растений. В работе «Центры происхождения культурных растений» (1926) он впервые дал научное обоснование происхождению и распределению их форм, показав, что их видовое разнообразие

На основе сравнительного изучения колоссального сортового и видового разнообразия растений, собранного в результате многочисленных вировских экспедиций, Н.И. Вавиловым были установлены мировые очаги (центры происхождения) важнейших культурных растений. В работе «Центры происхождения культурных растений» (1926) он впервые дал научное обоснование происхождению и распределению их форм, показав, что их видовое разнообразие

зие распределено неравномерно по земному шару и что выделяется ряд областей, характеризующихся максимальным разнообразием эндемических форм, разновидностей и видов культурных растений. Основные овощные растения по месту происхождения распределяются следующим образом:

I. Китайский очаг происхождения культурных растений: *Brassica chinensis* L. – капуста китайская, *Rheum palmatum* L. – ревень, *Allium fistulosum* L. – лук татарка, *Raphanus sativus* L. – редька, *Cucumis sativus* L. – группа крупноплодных огурцов и др.

II. Индийский очаг: *Solanum melongena* L. – баклажан, *Cucumis sativus* L. – огурец, *Lactuca indica* L. – салат индийский.

III. Среднеазиатский очаг: *Daucus carota* L. – морковь, *Allium cepa* L. – лук репчатый, *Allium sativum* L. – чеснок, *Pisum sativum* L. – горох, *Brassica campestris* L. subv. *capitata* – репа.

IV. Переднеазиатский очаг: *Allium porrum* L. – лук порей, *Lactuca sativa* L. – салат (латук), *Daucus carota* L. – морковь (разнообразие форм в Анатолии), *Cucumis melo* L. – дыня, *Cucurbita pepo* L. – тыква-пепо (кабачок).

V. Средиземноморский очаг: *Beta vulgaris* L. – свекла, *Brassica oleracea* L. – капуста, *Petroselinum sativum* L. – петрушка, *Apium graveolens* L. – сельдерей, *Anethum graveolens* L. – укроп, *Pastinaca sativa* L. – пастернак, *Brassica napus* L. – брюква.

VI. Абиссинский очаг: *Brassica carinata* Al. Br. – овощная горчица, *Allium ascalonicum* L. – лук-шалот, *Citrullus vulgaris* L. – арбуз.

VII. Центральноамериканский очаг: *Phaseolus vulgaris* L. – фасоль, *Cucurbita moschata* Duch. – тыква (мускатная), *Capsicum annum* L. – перец стручковый.

VIII. Южноамериканский очаг: *Lycopersicon esculentum* Mill. – томат, *Cucurbita maxima* Duch. – тыква, *Physalis peruviana* L. – физалис (Вавилов, 1935).

При проведении отдаленной гибридизации следует учитывать информацию о происхождении видов и разновидностей, участвующих в скрещиваниях.

Н.И. Вавилов был одним из первых ученых, кто оценил особую важность и ценность сбора образцов семян растений со всего земного шара для сохранения генофонда планеты. Он впервые

привлек внимание к огромному разнообразию растительных ресурсов культурных видов и популяций их дикорастущих сородичей. Не имеющие себе равных в мире по разнообразию, полноте и ценности коллекции культурных растений ВИР, достигавшие к 1940 г. 200 тыс. образцов, послужили основой для выведения многих сортов всех важнейших культур (Бахтев и др., 1959). Овощные и бахчевые культуры в коллекции ВИР представлены более чем 49 тыс. образцов, относящихся к 145 родам и 475 видам (Буренин, 2007).

Н.И. Вавилов первоочередное значение придавал созданию и изучению исходного материала для селекции. Он писал, что успех селекционной работы определяется в значительной мере исходным материалом и что первой задачей является исследование местных популяций и выделение из них наиболее интересных форм: «Исследование местного материала должно быть базой селекционной работы» (Вавилов, 1987б. С. 13).

Известно, что стародавние сорта овощных растений обладают большим внутривидовым полиморфизмом по многим признакам. Так, исследование популяций сортов моркови столовой и лука репчатого показало наличие полиморфизма по таким признакам, как продолжительность вегетационного периода, мужская стерильность цветков, окраска корнеплодов, луковиц (Тимин, 2005; Логунов, 2012).

Большое значение Н.И. Вавилов придавал использованию в селекции гетерозиса растений у гибридов F_1 на основе скрещивания инбредных линий. Он писал: «На очередь встает разработка теории инцухта. Факты, обнаруживаемые при применении метода инцухта у кукурузы, риса и других растений, настолько важны, что они не могут быть обойдены генетикой... Метод инцухта, как показывает практика, вскрывает нередко поразительное разнообразие новых форм. Инцухт, может быть, рассматриваем практически как один из факторов формообразования. ...Дальнейшая конкретная разработка учения об инцухте применительна к разным объектам – одна из важнейших задач генетической теории селекции» (Вавилов, 1987а. С. 165).

В настоящее время одной из актуальных задач при создании гетерозисных гибридов

овощных растений является получение исходных высокогетерозисных инбредных линий. Следует отметить, что в инбредных потомствах, полученных от самоопыления исходных форм растений с рецессивными признаками, наблюдается появление форм с доминантными признаками (ЦМС типа петалюид, раннеспелость, светло-оранжевая окраска корнеплода моркови) (Тимин, 2005). При самоопылении исходных форм растений моркови из популяции сорта Нантская 4, имевших только оранжевую окраску корнеплода, некоторые инбредные потомства (I_1) показали различные расщепления по окраске корнеплодов. Так, инбредное потомство (I_1) от исходной оранжевой формы № 2 имело соотношение частот оранжевых и светло-оранжевых корнеплодов как 3 : 1, от формы № 3 – соотношение частот оранжевых и темно-оранжевых корнеплодов составило 3 : 1, а потомство от формы № 4 показало соотношение частот светло-оранжевых, оранжевых и темно-оранжевых корнеплодов как 3 : 10 : 3. Потомство формы № 1 и ряд других потомств не имели расщеплений. Некоторые гибридные (кроссбредные) потомства (F_1) от скрещивания форм растений с оранжевой окраской корнеплода также показали расщепления по окраске. От скрещивания оранжевых форм № 1 и № 2

потомство F_1 расщеплялось на оранжевые и светло-оранжевые корнеплоды как 1 : 1, в потомстве от скрещивания форм № 1 и № 4 отмечено расщепление на светло-оранжевые, оранжевые и темно-оранжевые как 1 : 2 : 1 (табл. 1). Исходные формы № 2, 3, 4 из популяции сорта Нантская 4, показавшие в инбредных и гибридных потомствах расщепления, обладают гетерозиготностью по генам окраски корнеплода. А форма № 1 является гомозиготой. На основе анализа расщеплений инбредных (I_1) и гибридных (F_1) потомств, полученных от самоопыления и скрещивания гетерозиготных форм, обладающих оранжевой окраской корнеплода, и данных расщеплений гибридов F_2 и BC_1 ранее выполненных исследований, можно заключить, что различные типы оранжевой окраски (светло-оранжевая, оранжевая и темно-оранжевая) обусловлены разными генами. При этом светло-оранжевая окраска определяется доминантными дупликатными генами Or и Or_1 (Orange), оранжевая окраска – одним рецессивным геном or или or_1 , темно-оранжевая окраска обуславливается двумя рецессивными генами or , or_1 .

Кроме этих генов, существует ген-супрессор, доминантная аллель которого подавляет проявление генов светло-оранжевой окраски ($I > Or$

Таблица 1

Расщепление инбредных (I_1) и гибридных (F_1) потомств моркови по признаку окраски корнеплода от исходных оранжевых форм популяции сорта Нантская 4

Номер и окраска корнеплода исходной формы растения	Частота растений (шт.) с разной окраской корнеплода в потомстве			Теоретическое соотношение частот растений	$\chi^2_{\text{факт.}}$
	светло-оранжевые	оранжевые	темно-оранжевые		
1. Инбредные потомства (I ₁)					
1 – оранжевая	0	135	0	0	0
2 – оранжевая	40	104	0	1 : 3	0,60
3 – оранжевая	0	90	38	3 : 1	1,47
4 – оранжевая	30	75	23	3 : 10 : 3	1,84
2. Гибридные потомства (F ₁)					
Скрещивания оранжевых форм:					
1 × 2	54	62	0	1 : 1	0,55
1 × 3	0	75	65	1 : 1	0,71
1 × 4	70	131	63	1 : 2 : 1	0,40

или Or_1), а рецессивная аллель ингибирует гены оранжевой окраски ($i > or$ или or_i).

Исходя из особенностей расщеплений инбредных (I_1) и гибридных (F_1) потомств, полученных от исходных гетерозиготных форм растений из сортовой популяции моркови, показано, что фенотипически одинаковые формы (оранжевая окраска корнеплодов) имеют разные генотипы: $ororor_1or_1ii$, $ororOr_1Or_1II$ (рис.). В статье «Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных» (1965 г.) Н.И. Вавилов указывал, что наряду с отрицательными моментами, связанными с уменьшением гетерозиготности, инцухт иногда приводит к выявлению интересных рецессивных форм, которые могут быть в дальнейшем закреплены в потомствах (Вавилов, 1965). В исследованиях И.В. Титовой (2000) на луках при использовании инбридинга наряду с достижениями в поколениях выравнивания по ряду признаков, наблюдалось проявление редких признаков, контролируемых рецессивными генами. Так, в инбредных поколениях межвидовых гибридов лука удалось выделить формы с мужской стерильностью цветков, карликовостью цветочного стебля (стрелки), белой окраской луковицы, коричневой окраской семян.

Подбор сортов томата для скрещивания с целью получения гетерозисных гибридов был на-

чат на Грибовской овощной опытной селекционной станции, а впоследствии во ВНИИССОК еще в 1920-е гг. С.И. Жегаловым и продолжен А.В. Алпатьевым и Д.Д. Брежневым в 1930-х годах. Были проверены на гетерозис тысячи комбинаций скрещивания, изучены степень и формы его проявления. В опытах А.А. Алпатьева (1968 г.) прибавка к урожайности в отдельных комбинациях достигла 178 % по отношению к наиболее урожайному родителю. В дальнейшем в лаборатории селекции и семеноводства пасленовых культур ВНИИССОК были получены гетерозисные гибриды томата с пониженной требовательностью к свету, теплу и комплексной устойчивостью к болезням. Разработка методов поддержания и размножения таких линий позволила передать в производство около 40 отечественных гибридов томата, предназначенных для защищенного грунта, и 10 гетерозисных гибридов – для открытого. В селекции на гетерозис у перца большую роль играет подбор пар, обладающих высокой комбинационной способностью. В качестве материнских компонентов используют стерильные формы с ЦМС, что позволяет получать семена без кастрации и изоляции цветков. А.С. Агаповым, а затем О.Н. Пышной и другими исследователями отселектирован ряд стерильных линий, обладающих высокой комбинационной способностью. На их основе созданы и включены в Госреестр селекционных

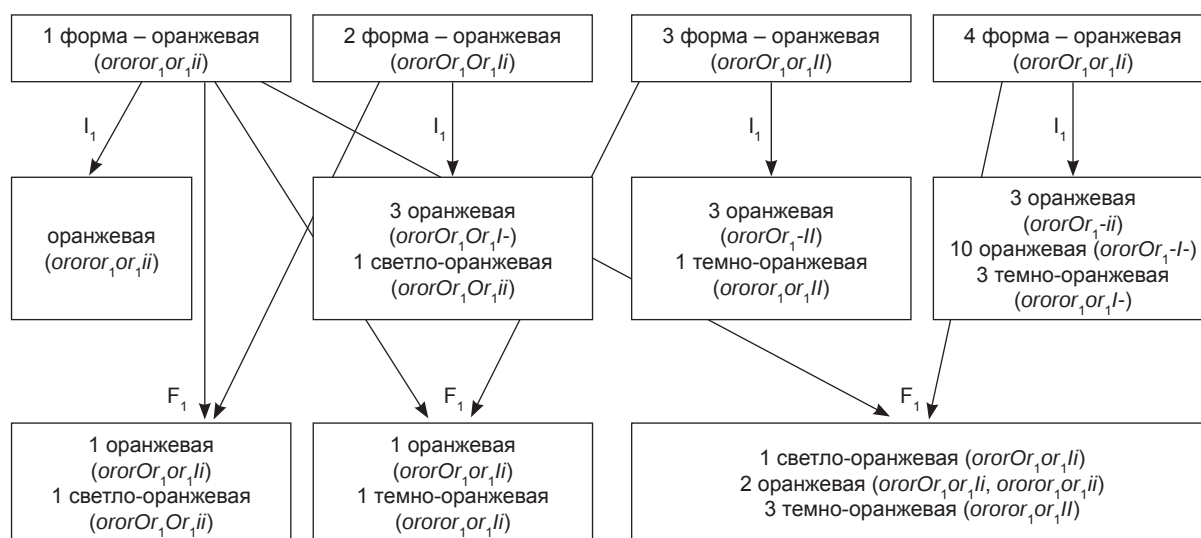


Рис. Схема расщепления инбредных (I_1) и гибридных (F_1) потомств моркови по окраске корнеплодов от исходных оранжевых форм растений популяции сорта Нантская 4 (генотипы в скобках), фенотипы и их теоретические частоты).

достижений РФ в 1995 г. первые отечественные гетерозисные гибриды F₁ перца сладкого Руза и Хризолит.

Для получения гетерозисных гибридов F₁ у таких перекрестноопыляющихся овощных растений, как лук репчатый, морковь, свекла столовая, капуста белокочанная, необходимо иметь по каждому виду три типа инбредных линий: ms линию А, обладающую ЦМС, mf линию В – закрепителя ЦМС у линии А и mf линию С, являющуюся опылителем линии А. Кроме того, очень важно, чтобы линия А, почти изогенная линия В и линия С обладали высокой комбинационной способностью по урожайности, качеству продукта и адаптивности. Следует отметить, что мужскостерильные формы растений можно выделить в инбредных потомствах (I₁₋₂) фертильных растений сортовых популяций. Это значительно ускоряет создание инбредных ms линий А, в отличие от обычно применяемого метода создания стерильных аналогов сорта путем многократного беккроссирования (Тимин, 1997). Созданы линии моркови столовой – генетические источники высокой комбинационной способности по продуктивности, раннеспелости, устойчивости к альтернариозу, с интенсивно-оранжевой окраской корнеплода и высоким содержанием каротина, линии А с ЦМС двух типов (браун и петалоид) и фертильные инбредные линии В и С, на основе которых получены гетерозисные гибриды F₁ Грибовчанин, Дарунок, Надежда. Первые гетерозисные гибриды капусты были получены в 1930 г. ученицей С.И. Жегалова Е.М. Поповой и Р.Е. Химичем методом межсортных скрещиваний. Изучалось свыше 70 гибридных комбинаций. Среди них весьма перспективным и урожайным по лежкости кочанов оказался гибрид от скрещивания сорта Амагер 611 с лежким позднеспелым урожайным сортом Зимовка 1474. Первый гетерозисный гибрид капусты белокочанной Номер первый был районирован в начале 1960-х гг. Он был создан не на линейном материале, и его гибридность при свободном переопылении родительских форм имела около 60 %, поэтому в производстве он просуществовал недолго. Работы по совершенствованию методов получения гибридов капусты продолжили И.Е. Китаева и В.И. Орлова. Они получили двухлинейный раннеспелый гибрид F₁ Дружный, ко-

торый успешно прошел Госсортоиспытание и пользовался успехом в производстве. В 2007 г. в Госреестр селекционных достижений внесены еще два гибрида капусты белокочанной – ультраскороспелый F₁ Аврора и среднеспоздний F₁ Снежинка.

Н.И. Вавилов, подчеркивая сложность явления гетерозиса, считал необходимым наряду с изучением его генетической природы учитывать роль взаимодействия физиолого-биохимических и цитоплазматических факторов. В настоящее время особенно актуальны исследования по разработке эффективных методов получения высокогетерозисных линий и экспресс-методов определения гетерозисного эффекта гибридов F₁.

Одной из важнейших селекционно-генетических проблем при селекции овощных растений является создание оригинальных форм ценного селекционного материала путем получения межвидовых гибридов. Придавая огромное значение отдаленной гибридизации растений, Н.И. Вавилов писал: «... Мы подчеркиваем значимость использования ближайших видов и различных географических рас, легко скрещиваемых... и в то же время отличающихся биологическими свойствами. ...Для селекционных учреждений этот раздел должен быть поставлен на первом месте» (Вавилов, 1987б. С. 21). В решении этой проблемы, как и во времена Вавилова, актуальны следующие задачи:

- преодоление нескрещиваемости видов разной ploидности и стерильности межвидовых гибридов;
- преодоление хромосомной и генной неустойчивости гибридных растений;
- выделение рекомбинантных селекционно ценных форм.

Во ВНИИССОК одним из приоритетных направлений селекции является межвидовая гибридизация. Начиная с середины 1930-х гг. были созданы формы межвидовых гибридов лука по нескольким комбинациям скрещивания ди- и тетраплоидных видов, а именно: *Allium cepa* × *A. fistulosum*, *A. cepa* × *A. vavilovii*, *A. cepa* × *A. oschaninii*, *A. cepa* × *A. schoenoprasum*, *A. cepa* × *A. nutans* (Кривенко, 1937, 1941; Ершов, Абрахина, 1966; Титова и др., 1983). Гибриды комбинации *A. cepa* × *A. nutans* получены впервые в мировой практике (Юрьева, Титова, 1984). Последовательное использование системы скрещи-

ваний, методов преодоления несовместимости (использование гибридизации видов, культуры *in vitro*, беккроссов, насыщающих скрещиваний, инбридинга) и последующего отбора позволило получить генетически измененные популяции многолетних и репчатых форм лука и создать сорта Изумрудный, Сигма, Золотые Купола, Цепариус, сочетающие высокую устойчивость к пероноспорозу и способность образовывать вызревающую луковицу или большую массу зеленого пера (Пивоваров и др., 2001; Тимин и др., 2007а). Текущие исследования с луковичными формами межвидовых гибридов направлены на отбор растений, характеризующихся высокой устойчивостью к пероноспорозу, их выравниваемостью по этому признаку, по форме и окраске луковицы, пригодностью луковиц к хранению (Романов, Кан, 2011). Созданы межвидовые гибриды моркови BC_{1-3} — *Daucus carota* × *D. hispifolius*, *D. carota* × *D. gingidium* и выделены рекомбинантные формы, обладающие устойчивостью к альтернариозу, с оранжевой окраской и цилиндрической формой корнеплода (Тимин и др., 2007б).

Применение межвидовой гибридизации в роде *Lactuca* L. при использовании видов *L. saligna*, *L. seriolla*, *L. livida*, *L. scariolla* позволило выделить оригинальные формы салата — генетические источники разной продолжительности вегетационного периода, рассеченности и окраски листьев, высокой теневыносливости растений в условиях теплиц, повышенного содержания витамина С, устойчивые к болезням. На основе образцов коллекции ВИР созданы сорта салата Новогодний, Изумрудный, Творец, Алекс и др. (Тимин и др., 2000).

Разработана технология создания исходного материала перца сладкого, устойчивого к вирусным заболеваниям, включающая проведение межвидовой гибридизации с применением методики преодоления спорофитной несовместимости, культивирования *in vitro* изолированных зародышей для преодоления гаметофитной несовместимости, молекулярный контроль наличия генов резистентности (*R*-генов) у диких видов и межвидовых гибридов *RGA*-маркированием, оценку межвидовых гибридов разных поколений на инфекционном фоне для выделения устойчивых генотипов. В результате созданы линии перца, толерантные

к вирусу бронзовости томата (*TSWV*): Л-(Здоровье × *Capsicum frutescens*), Л-(Здоровье × *C. chinense*), Л-(*C. annum* × *C. chinense*), Л-[(*C. annum* × *C. frutescens*) × Здоровье] (Бунин и др., 2008). Начаты исследования по вовлечению диких видов баклажана (*Solanum sisimbrifolium*, *S. integrifolium* и *S. aethiopicum*) в селекционный процесс с целью передачи признаков устойчивости к абиотическим стрессорам (Верба, 2010). С использованием межвидового гибрида физалиса овощного *Physalis ixocarpa* × *P. angulata* создан сорт Десертный, характеризующийся повышенной урожайностью и устойчивостью к болезням, высоким содержанием сахаров, пектина, отсутствием горечи, что позволяет использовать плоды в свежем виде (Пивоваров и др., 2002). Получены межвидовые гибриды фасоли *Phaseolus vulgaris* × *P. multiflorum* кустовой формы, устойчивые к бактериозу. Исходные дикорастущие виды овощных были получены из коллекции ВИР и других генетических банков в разные годы.

Во ВНИИССОК представляют актуальность цитогенетические исследования, которые сопровождают процесс создания и оценки полученных форм межвидовых гибридов (Шевченко, Полумордвинова, 1995; Кан, 2002, 2008). В этом направлении важно использовать высокоэффективные способы диагностики особенностей гибридных форм методами флюоресцентной геномной *in situ* гибридизации (GISH) (Хрусталева и др., 2010).

Для генетики и селекции овощных исключительный интерес представляют исследования по разработке методов создания гомозиготных форм, линий, особенно в селекции на гетерозис. Наряду с использованием инбридинга, культуры семяпочки, пыльцы (*in vitro*) внимания генетиков, биотехнологов и селекционеров заслуживает использование индуцированного апомиксиса как способа выявления потенциальной изменчивости у гетерозигот и метода получения гомозиготных форм, линий. Возможность индуцирования нерегулярного гаплоидного и псевдодиплоидного партеногенеза и получения гомозиготных форм показана на ряде работ с растениями моркови, лука (Валеева и др., 1994; Романов, 2008). В совокупности с данным направлением необходимы исследования по разработке методов ускоренной оценки гомози-

готности форм, линий на основе использования молекулярных ДНК маркеров.

В настоящее время, как и ранее, являются актуальными исследования по частной генетике овощных, а именно по решению проблемы генетической (и цитогенетической) идентификации признаков форм, линий, сортов как доноров и генетических источников хозяйственно ценных признаков: скороспелости, холодостойкости, групповой устойчивости к болезням, ЦМС, высокого содержания биологически активных веществ основных овощных культур.

Научное наследие Н.И. Вавилова велико: он оставил нам огромные коллекции культурных растений, которые использовались и используются в настоящее время для создания новых сортов, оставил нам свои идеи, которые не утратили своего значения и в настоящее время. Благодаря использованию разработок классиков отечественной селекции С.И. Жегалова и Н.И. Вавилова, современного мирового научного опыта и тесному сотрудничеству специалистов разных направлений стало возможным за всю историю существования Грибовской станции, впоследствии Всероссийского НИИ селекции и семеноводства овощных культур, создание более 750 сортов и гибридов овощных. Кроме того, в Институте собрана богатейшая признаковая коллекция, включающая в себя более 16 тыс. образцов, относящихся к 111 культурам.

Отдавая дань памяти Николаю Ивановичу Вавилову, хочется привести слова его коллег: «Н.И. Вавилов – наша национальная гордость! Он бескорыстно служил своему народу, посвятив всю сознательную часть своей жизни исканию научной истины и путей ее применения на благо Родины, на благо всего прогрессивного человечества» (Цит. по: Бахтеев и др., 1959. С. 23).

ЛИТЕРАТУРА

- Бахтеев Ф.Х., Лебедев Д.В., Липшиц С.Ю. Академик Николай Иванович Вавилов // Н.И. Вавилов. Избр. тр.: в 5 т. Т. 1. Земледельческий Афганистан. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 7–41.
- Бунин М.С., Мамедов М.И., Пышная О.Н. и др. Межвидовая гибридизация в роде *Capsicum* L. и ее использование в селекции (методика). М., 2008. 70 с.
- Буренин В.И. Закономерности наследственной изменчивости овощных и бахчевых культур // Тр. по прикл. ботан., генет., селекции. 2007. Т. 164. С. 164–177.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Л.: Всесоюз. ин-т прикл. ботан. и нов. культур: ГИОА, 1926. 248 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 75–128.
- Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (применительно к запросам селекции) (1935) // Н.И. Вавилов. Изб. тр.: в 5 т. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 4. С. 314–399.
- Вавилов Н.И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных // Генетика. 1965. № 1. С. 20–40.
- Вавилов Н.И. Генетика на службе социалистического земледелия (1932) // Н.И. Вавилов. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987а. С. 142–167.
- Вавилов Н.И. Селекция как наука (1934) // Н.И. Вавилов. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987б. С. 7–39.
- Валеева З.Т., Тимин Н.И., Пыжьянова Л.Г. Получение гомозиготных форм моркови на основе индуцированного апомиксиса // Апомиксис у растений: проблемы и перспективы исследований: Тр. междунар. симпозиум. Саратов, 1994. С. 24–25.
- Верба В.М. Разработка элементов технологии, направленной на расширение генетического разнообразия баклажана при селекции на качество: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2010. 27 с.
- Ершов И.И., Абрахина Ю.В. Межвидовая гибридизация репчатого и многолетних луков // Бюл. Гл. бот. сада. 1966. Вып. 61. С. 16–19.
- Кан Л.Ю. Цитологическое исследование видов и межвидовых гибридов рода *Daucus* L. // Сб. матер. науч. генет. конф. М., 2002. С. 132–133.
- Кан Л.Ю. Цитологические исследования в селекционной работе на основе межвидовой гибридизации в роде *Allium* L. // Хромосомы и эволюция. Матер. симп. памяти Г.А. Левитского. СПб., 2008. С. 53–55.
- Коротцева И.Б. Новые сорта огурца для открытого грунта: кустовой огурец // Овощи России. 2011. № 1 (10). С. 40–41.
- Кривенко А.А. Межвидовые скрещивания луков (*Allium* L.) // Биол. журнал. 1937. Т. 4. Вып. 3. С. 289–297.
- Кривенко А.А. Межвидовые скрещивания луков // Вест. с.-х. науки. Овощеводство и картофель. 1941. Т. 1. Вып. 3. С. 70–78.
- Логунов А.Н. Потенциальная изменчивость сортов лука репчатого (*Allium cepa* L.) и наследование признаков растений в инбредных и кроссбредных потомствах: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2012. 27 с.
- Пивоваров В.Ф., Ершов И.И., Агафонов А.Ф. Луковые культуры. М.: ВНИИССОК, 2001. 500 с.
- Пивоваров В.Ф., Сковорода Р.В., Кондратьева И.Ю. Частная генетика пасленовых культур (томат, физалис). М., 2002. 240 с.
- Романов В.С. Селекционно-генетические особенности форм межвидовых гибридов лука (создание и оценка): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2008. 26 с.
- Романов В.С., Кан Л.Ю. Селекционно-генетические особенности межвидовых гибридов лука // Вавиловские

- чтения 2011. Сб. матер. Междунар. науч.-практ. конф. Саратов, 2011. С. 59–60.
- Тимин Н.И. Экспериментальный мутагенез растений огурца и салата: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 16 с.
- Тимин Н.И. Методы создания и идентификация генетических источников ценных признаков овощных растений (морковь, лук, салат). СПб., 1997. 61 с.
- Тимин Н.И. Генетические особенности образования измененных форм в инбредных и кроссбредных потомствах овощных растений (Характер наследования ряда признаков у моркови и салата) // С.-х. биология. Сер. биол. раст. 2005. № 3. С. 101–105.
- Тимин Н.И., Агафонов А.Ф., Шмыкова Н.А. и др. Межвидовая гибридизация в роде *Allium* L. и ее использование в селекции (методические рекомендации) М.: ВНИИССОК, 2007а. 50 с.
- Тимин Н.И., Двоенко И.Т., Жевора С.В. и др. Межвидовая гибридизация моркови рода *Daucus* L. (методические рекомендации) М.: ВНИИССОК, 2007б. 51 с.
- Тимин Н.И., Золотарёва О.И., Гладков Д.С. Линии салата как генетические источники селекционно-ценных признаков // Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке. Сб. матер. Междунар. науч.-практ. конф. М., 2000. С. 247–249.
- Титова И.В., Тимин Н.И., Юрьева Н.А. Межвидовая гибридизация луков с целью получения форм, устойчивых к ложной мучнистой росе // Докл. ВАСХНИЛ. 1983. № 8. С. 190.
- Титова И.В. Формы межвидовых гибридов лука как генетические источники селекционно-ценных признаков // Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке. Сб. матер. Междунар. науч.-практ. конф. М., 2000. С. 258–261.
- Хрусталёва Л.И., Кан Л.Ю., Киров И.В., Сальник А.А. Молекулярно-цитогенетический анализ естественных и синтетических гибридов *Allium cepa* × *A. fistulosum* // Изв. ТСХА. 2010. Вып. 4. С. 12–21.
- Чесноков Ю.В. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и молекулярная гомология генов // С.-х. биология. 2007. № 5. С. 9–14.
- Шевченко Г.С., Полумордвинова И.В. Система цитологического контроля при отдаленной гибридизации луков // Науч. тр. по селекции и семеноводству. М.: ВНИИССОК, 1995. Т. 1. С. 104–110.
- Шумный В.К. Два гениальных обобщения Николая Ивановича Вавилова (к 120-летию со дня рождения) // Генетика. 2007. № 11. С. 1447–1453.
- Юрьева Н.А., Титова И.В. Результаты скрещивания репчатого лука с луком-слизуном и душистым луком // Селекция овощных культур. М., 1984. Вып. 18. С. 67–70.

THE SCIENTIFIC HERITAGE OF ACADEMICIAN N.I. VAVILOV IN VEGETABLE CROP BREEDING AND GENETICS AT THE ALL-RUSSIAN RESEARCH INSTITUTE OF VEGETABLE BREEDING AND SEED PRODUCTION (VNISSOK)

V.F. Pivovarov, N.I. Timin, L.Yu. Kan

All-Russian Research Institute of Vegetable Breeding and Seed Production, Moscow region, Russia,
e-mail: loyus@mail.ru

Summary

The main ideals of N.I. Vavilov's studies and their use in vegetable crop breeding and genetic research conducted at the All-Russian Research Institute of Vegetable Breeding and Seed Production are reviewed.

Key words: vegetable crops, crop genetics, inbreeding, interspecific hybridization, the scientific heritage of N.I. Vavilov.