

Оригинальная статья / Original article

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-5-18-23>
УДК 635.621.3:631.524.5

И.Б. Коротцева, А.С. Ермолаев*, Г.А. Химич

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр овощеводства" (ФГБНУ ФНЦО) 143072, Россия, Московская область, Одинцовский район, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, д. 14

*Адрес для переписки:
ErmolaevAlexeyStanislavovich@gmail.com

Вклад авторов: Все авторы участвовали в написании статьи, прочитали и согласились с опубликованной версией рукописи.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Коротцева И.Б., Ермолаев А.С., Химич Г.А. Генетика окраски плода у *Cucurbita pepo* L. Овощи России. 2023;(5):18-23. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-5-18-23>

Поступила в редакцию: 24.07.2023
Принята к печати: 26.08.2023
Опубликована: 29.09.2023

Irina B. Korotseva, Alexey S. Ermolaev*, Galina A. Khimich

Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVC) 14, Selektsionnaya str., VNISSOK, Odintsovo district, Moscow region, Russia, 143072

*Correspondence:
ErmolaevAlexeyStanislavovich@gmail.com

Conflict of interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Authors' Contribution: All authors confirm they have contributed to the intellectual content of this paper.

For citations: Korotseva I.B., Ermolaev A.S., Khimich G.A. The genetics of fruit color in *Cucurbita pepo* L. Vegetable crops of Russia. 2023;(5):18-23. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-5-18-23>

Received: 24.07.2023
Accepted for publication: 26.08.2023
Published: 29.09.2023

Генетика окраски плода у *Cucurbita pepo* L.



Резюме

Вид *Cucurbita pepo* L., к которому относятся кабачок, патиссон, твердокорая тыква и ряд других культур, обладает высокой полиморфностью как по строению растений, так и по форме, размеру, окраске коры и мякоти плодов. Окраска коры плодов этого вида может быть белой, кремовой, желтой, зеленой, оранжевой с рисунком и без. Внешний вид может сильно влиять на маркетинговый успех новых гибридов среди целевой аудитории. Это объясняется тем, что в отношении окраски плодов существуют сильные региональные предпочтения потребителей, хотя чаще всего, на прилавках сетевых магазинов, в свежем или консервированном виде, можно встретить плоды ярких, насыщенных цветов и оттенков. При этом, для консервирования чаще используют ярко окрашенные плоды, тогда как для переработки на икру – светлоокрашенные [1].

Paris H. S. и Brown R. N. обобщили данные по идентификации более 80-ти генных локусов, влияющих на окраску плодов *Cucurbita pepo* L., некоторые из них являются многоаллельными [2]. Окраска плода у твердокорой тыквы зависит от наличия и взаимодействия между собой локусов, отвечающих за этот признак, и множества других факторов, в том числе и условий выращивания [3,4]. У тыквенных культур, в различные фазы, за окраску отвечают разные гены [5–7]. Все это делает селекцию кабачка и патиссона по признаку окраска коры плода весьма сложной. Знание генетики окраски может упростить эту задачу. В данной статье попытались обобщить результаты исследований, представленные в иностранных литературных источниках, по изучению генов *Cucurbita pepo* L., отвечающих за окраску поверхности плода и мякоти, её интенсивность, наличие или отсутствие рисунка различной окраски и конфигурации. Отечественных исследований по данной тематике обнаружить не удалось.

Ключевые слова: summer squash, *Cucurbita pepo* L., комплекс B-W-Y-L генов, окраска коры, интенсивность окраски коры, рисунок на поверхности коры, окраска мякоти, кабачок, патиссон, твердокорая тыква, генетика окраски плода

The genetics of fruit color in *Cucurbita pepo* L.

Abstract

Species *Cucurbita pepo* L., which includes marrow, squash, hard-barked pumpkin and a number of other crops, has a high polymorphism both in plant structure and in shape, size, color of the bark and fruit pulp. The color of the bark of the fruits of this species can be white, cream, yellow, green, orange with or without a pattern. Appearance can greatly influence the marketing success of new hybrids among the target audience. This is explained by the fact that there are strong regional consumer preferences regarding the color of fruits, although most often, on the shelves of chain stores, in fresh or canned form, you can find fruits of bright, saturated colors and shades. At the same time, brightly colored fruits are more often used for canning, while light-colored ones are used for processing into caviar [1]. Paris H.S. and Brown R.N. summarized the identification of more than 80 gene loci that affect fruit color in *Cucurbita pepo* L., some of which are multi-allelic [2]. The color of the fruit in hard-barked pumpkin depends on the presence and interaction between the loci responsible for this trait, and many other factors, including growing conditions [3,4]. In cucurbits, in different phenophases, different genes are responsible for color [5–7]. All this makes the selection of summer squash and scallop on the basis of the color of the fruit bark very difficult. Knowing the genetics of coloration can make this task easier.

In this article, we tried to summarize the results of studies presented in foreign literature sources on the study of *Cucurbita pepo* L. genes responsible for the color of the surface of the fruit and pulp, its intensity, the presence or absence of a pattern of various colors and configurations. No domestic studies on this topic could be found.

Keywords: summer squash, *Cucurbita pepo* L., complex of B-W-Y-L genes, bark color, bark color intensity, drawing on the surface of the bark, pulp color, summer squash, Scallop, Vegetable marrow, fetus color genetics

Введение

Кабачок широко востребован в питании не только в России, но и за рубежом благодаря своим высоким питательным и диетическим качествам. Скороспелость, холодостойкость и высокая урожайность плодов делают его привлекательным для сельхозпроизводителей. Не менее востребована эта культура и на перерабатывающих комбинатах.

В структуре посевных площадей овощных и бахчевых культур в РФ кабачки составляют до 3%. По данным Росстата в 2021 году посевные площади кабачка в России составляли 23,59 тыс. га. Основные площади под этой культурой находятся в частном секторе [8].

Кроме таких основополагающих показателей, как: урожайность, лежкость, транспортабельность, выравненность, одной из важных характеристик качества плодов является окраска коры. Внешний вид может сильно влиять на маркетинговый успех новых гибридов среди целевой аудитории. Это объясняется тем, что в отношении окраски плодов существуют сильные региональные предпочтения потребителей, хотя чаще всего, на прилавках сетевых магазинов, в свежем или консервированном виде, можно встретить плоды ярких, насыщенных цветов и оттенков. При этом, для консервирования чаще используют яркоокрашенные плоды, тогда как для переработки на икру – светлоокрашенные (рис. 1, 2) [1].



Рис. 1. Растение кабачка сорта Корнишонный со светлоокрашенными плодами;
Fig. 1. Gherkin summer squash plant with light-colored fruits

Кабачки *C. pepo* subsp. *pepo* и патиссоны subsp. *ovifera* (L.) Decker относятся к семейству *Cucurbitaceae*, роду *Cucurbita*, виду *Cucurbita pepo* L. Семейство *Cucurbitaceae*, по разным оценкам, состоит из 98-118 родов и 825-975 видов, в основном распространенных в тропических и субтропических регионах, что говорит о огромном видовом морфологическом разнообразии (9,10). Так, например, если для *Cucumis sativus* число хромосом равно 14 ($2x=2n=14$), для *Citrullus vulgaris* число хромосом равно 22 ($2x=2n=22$), то для *Cucurbita* число хромосом уже будет равно 40 ($2x=2n=40$) [11,12].

Вид *Cucurbita pepo* L., к которому относятся кабачок, патиссон, твердокорая тыква и ряд других культур, обладает высокой полиморфностью по форме, размеру и окраске плодов. Окраска коры плодов *Cucurbita pepo* L. может быть белой, кремовой, желтой, зеленой, оранжевой. При этом, на плодах может проявляться четкий или слабовыраженный, различный по очертанию и окраске рисунок. «Трудно представить себе большее разнообразие форм, красок, вегетативных признаков, формы плода. Особенно это разнообразие свойственно видам *Cucurbita pepo* и *C. maxima*», - писал в своих трудах Вавилов [11].

С 1977 года свою работу начал Кооператив генетики



Рис. 2. Кабачок Фараон
Fig. 2. Summer squash - zucchini Pharaoh

тыквенных (*Cucurbit Genetics Cooperative*). Эта организация была создана для обмена результатами своих исследований и разработок по всему миру, делая упор на свободный обмен информацией в области генетики и селекции *Cucurbitaceae*. Особый интерес представляет реестр «Gene List for *Cucurbita* species “Squash and Pumpkin (*Cucurbita* spp.)», в котором отражены исследования различных ученых по этому направлению [13]. В данном, регулярно обновляемом реестре, представлен полный список известных генов, в том числе отвечающих за окраску коры плода *Cucurbita* с подробной источниковой базой [13-22].

Первые исследования закономерностей наследования по ряду хозяйственно ценных признаков для кабачка и патиссона, или как их еще называют в англоязычных странах summer squash (летние тыквы) (var. *Giraumons* Duch.) датируются 1922 годом. В работе Sinnot E.W., & Durham G.B. (1922) было проведено изучение наследования таких признаков как окраска коры и мякоти, рисунок и бородавчатость коры. При этом по окраске плода кабачки были разделены на три основные группы: белые, желтые и зеленые. В остальных случаях рассматриваются оттенки цветов. В исследованиях Paris H.S. (2002) вопрос окраски рассматривается более подробно. По его мнению, признак окраски плодов состоит из влияющих друг на друга компонентов: цвета, оттенка, насыщенности и рисунка на поверхности плодов [20,23].

Было отмечено, что цветовое разнообразие оттен-

ков и окрасок *C. pepo* также может зависеть от твердости коры. Например, арбузы, тыквы, твердокорые дыни, кабачки и патиссоны могут характеризоваться рисунками на поверхности плода, различными по очертанию и расцветке, которые отличаются от рисунков генотипов с мягкой корой [24].

Paris H.S. и Brown R.N. обобщили данные по идентификации более 80-ти генных локусов, влияющих на окраску плодов *Cucurbita pepo* L., некоторые из них являются многоаллельными [2]. Большинство сортов *C. pepo* L. с окрашенными плодами дифференцируются по **B-W-Y-L** комплексу генов, действующих согласованно, а не в значительной степени за счет гена **Y**. Именно через биохимическую генетику различных взаимодействий в этой системе генов можно получить, в конечном итоге, лучшее понимание механизма, управляющего развитием цветовой последовательностей и изменчивостью цвета плодов в целом у этого вида [25].

У тыквенных культур, в различные фенофазы, за окраску отвечают разные гены [5–7]. Так например: «окраска плода с зеленого, желтого к концу вегетации может переходить в насыщенно оранжевый цвет» [26,27]. Как указывает Shifriss (1981) пигментация у *C. pepo* осуществляется двумя механизмами, обусловленными разными генами, включающимися на разных этапах развития завязи. Первый набор генов отвечает за окраску (оранжевая, желтая или белая) после образования завязи. Второй - формирует окраску в период развития завязи. Генетическим источником второй системы является группа декоративных тыкв с двухцветной окраской плода (*C. texana*) [4]. Гены **W**, **Y** и **L**, по-видимому, проявляют свои фенотипические эффекты после цветения, а ген **B** проявляет свое действие исключительно на предантезисных стадиях (до цветения) [25]. Поэтому попытки идентифицировать отдельные гены, влияющие на окраску плодов, оказались успешными, главным образом, благодаря тому, что формирование и изменение окраски плода изучалось с учетом развития завязи.

Гены, определяющие окраску плода у вида *Cucurbita pepo* L.

Ген **B** (биколор или желто-зеленой окраски)

Ген окраски плодов, обозначенный как **B** (биколор), заметно не влияет на интенсивность окраски плодов снаружи, а скорее на оттенок плодов. У **b/b** растений, что характерно практически для всех природных разновидностей *C. pepo*, завязи и молодые плоды начинают развиваться зелеными. В зависимости от генотипа по другим локусам окраски плодов, особенно **D**, **I-1** и **I-2**, плоды либо остаются зелеными, либо, позже в своем развитии, становятся оранжевыми (рис. 3) или желтыми. Доминирующий локус **B** приводит к «преждевременной пигментации плодов» [28]; завязи и молодые плоды имеют кремово-желтый цвет с самой ранней точки развития, никогда не накапливают хлорофилл и не способны формировать



Рис. 3. Кабачок Московское кружево
Fig. 3. Summer squash - zucchini Moscow lace

нормальные хлоропласты [29]. В зависимости от генотипа плоды либо остаются желтыми, либо, с течением времени, становятся оранжевыми [30].

Переход от декоративной тыквы к кабачку гена **B**, который придает желтый фруктовый оттенок, привел к созданию сортов, имеющих особенно яркий желтый цвет [31]. Ген **B** может вызвать желтую пигментацию даже в присутствии **y** аллеля, определяющего зеленый цвет. Ген **B** не зависит от контролирующих пигмент факторов: **W**, **Y** и **L**. Поверхность плода гомозиготы **BB** почти равномерно желтая, зеленый цвет ограничен небольшим участком вокруг верхушки плода или полностью отсутствует. Плоды гетерозиготы **Bb** могут быть либо преждевременно желтыми, как доминантная гомозигота, либо чрезвычайно изменчивыми в зависимости от остальной части генотипа. Двухцветный рисунок рассматривается как случай вариации окраски и, очевидно, определяется генотипом **Bb**. Внешне присутствие **B**, по-видимому, связано с преждевременным распадом хлорофиллов [25], что и обуславливает, у части растений, раннее пожелтение листьев [32]. О. Shifriss (1981) указывает, что линии **BB** дают только желтые плоды в одних условиях и двухцветные – в других. Ген **B** может быть стабilen у одних и нестабilen у других линий, а также оказывать побочное влияние на рост, выраженность пола и качество плодов, иногда отрицательное, из-за блокирования синтеза хлорофилла [4].

Аллель **B** не полностью доминирует над **b** для нормальной полностью зеленой окраски завязи. Когда завязь полностью желтая, прилегающие цветонос, чашечка и венчик также могут быть желтыми; степень желтизны определяется тем, является ли **D** гомозиготным или гетерозиготным, а также дозировкой не полностью доминантных и аддитивных модификаторов, **Ep-1** и **Ep-2**, которые осветляют желтый участок [33]. Если **B/b** от 0 до 1-й доминантных аллелей, то **Ep** придает двухцветную окраску и плодам (рис. 4, 5); 2-4 доминантных аллелей распространяют желтую окраску по всему плоду. Если **B/B** от 0 до 1-й доми-

нантных аллелей, то **Ер** дает полностью желтые плоды; 2-4 доминантных аллеля распространяют желтую окраску на плодоножку и венчик. Доминант **В** взаимодействует с доминантом **L-2**, придавая плодам интенсивно-оранжевую мякоть [3].

Однако, стоит отметить, что у тыквенных, относящихся к *Cucurbita pepo* L., наблюдается такое явление



Рис. 4. Двухцветная популяция (черно-зеленая и оранжевая) патиссона.
Fig. 4. Bicolor population (black-green and orange) of Scallop



Рис. 5. Кабачок Русские спагетти;
Fig. 5. Summer squash - zucchini Russian Spaghetti

ние как двухцветные плоды, о чем было отмечено в ряде работ. Как объясняет О. Shifriss, двухцветные сорта (потомства) тыквы *C. pepo*, обычно нестабильны генетически, и мутация, связанная с ними, обратима. Отбор растений с все возрастающей желтой площадью приводит, в конечном итоге, к развитию почти желтых потомств, при размножении которых окраска сохраняется в пределах диапазона изменчивости данного сорта. Однако трудно создать стабильные двухцветные сорта, которые размножаются как обычные, так как не отобранные биколорные потомства становятся преимущественно зелеными [25]. Отбирая на ранних стадиях, в фазу 3-4-х настоящих листьев, растения с желтыми пятнами на листьях получили возможность увеличивать в популяции сорта процент растений с двухцветными плодами до

95.5-100%. Все это в значительной степени упростило оригинальное семеноводство кабачка Русские спагетти [34].

Другие гены, влияющие на окраску плода твердокорой тыквы *C. pepo* L.

Есть несколько других важных локусов, влияющих на окраску плода у *C. pepo*. Ген **Y** не полностью доминирует над **y**; при гомозиготности он придает желтый цвет развивающимся завязям, которые остаются желтыми или становятся желто-оранжевыми по мере созревания; при гетерозиготности появляется желто-оранжевая окраска, начиная со среднего этапа развития плода [25,35,36].

В опытах Globerson D. (1969) белоплодные растения сорта "White bush" были скрещены с растениями с зелеными и полосатыми плодами, чтобы изучить наследование белых плодов у летних кабачков. Генетическое соотношение показало, что зеленые плоды контролируются двумя генами, **C** и **R**, и что один (**C**) обладает доминирующим эпистатическим контролем. Белый плод определяется как **ccrr**. Зеленые полосатые плоды демонстрировали простое доминирование (**St**) над обычными белыми [37]. Локусы **mo-1** и **mo-2** (натуральный оранжевый) являются комплементарными рецессивными генами, которые вызывают потерю зеленого цвета плодов до их созревания [5]. Доминантный аллель **I-mc** подавляет окраску зрелых плодов, включая обесцвечивание [38].

Поскольку у *C. pepo* наблюдается широкий спектр окраски плодов, наблюдение за тем, что взаимодействия между **B**, **D**, **L-1** и **L-2** относительно чувствительны к колебаниям окружающей среды, потенциально важно для дальнейшего понимания генетики окраски и выведения, в эстетическом и хозяйственном смысле, превосходных гибридов [3].

Интенсивность окраски коры плодов *Cucurbita pepo* L.

Три известных гена, которые оказывают основное влияние на интенсивность окраски коры плодов, это **D** (темный), **L-1** (светлая окраска-1) и **L-2** (светлая окраска-2) [30]. Локус **L-2** (светлая окраска-2) у *Cucurbita pepo* оказывает существенное влияние на интенсивность окраски плодов, благодаря его взаимодействующим действиям по меньшей мере с тремя другими локусами [39]. Когда эти три локуса являются гомозиготными и рецессивными, плоды на протяжении всего своего развития имеют светлую окраску. Два доминантных аллеля, **L-1** и **L-2**, дополняют друг друга, что приводит к интенсивной окраске плодов на протяжении всего их развития. Темный цвет плодов «промежуточного возраста» (в технической зрелости) также может быть вызван сверхдоминантным аллелем **D**, который является эпистатическим в этом возрасте развития плода, по отношению к **L-1** и **L-2**, когда любой из них гомозиготен – рецессивный. При отсутствии либо **L-1**, либо **L-2**, доми-

нантный ген **D** обуславливает интенсивную пигментацию через некоторое время (15-18 дней) после созревания молодых плодов. [5,30]. Аллель **D** также обеспечивает темный, черно-зеленый цвет цветоноса и стебля, и является доминантным по отношению к аллелю **d**, для светлых стеблей и плодов, и эпистатичным по отношению к двум рецессивным генам, придающим светлую окраску плодам – **I-1** и **I-2** [30,40].

В дополнение к генам, упомянутым выше, существует несколько других, которые оказывают относительно незначительное влияние на цвет плодов или которые, как правило, гипостатичны по отношению к генам, описанным выше. Однотонный светлый плод в технической зрелости, получают по рецессивному аллелю **pl**, при наличии генотипа **d/d L-1/- I-2/I-2** [40].

Интенсивный цвет молодым плодам также придает рецессивный **qi** аллель комплементарный доминантному аллелю **L-2** [23,41].

Ген светлой окраски плодов, **W** (слабая окраска плодов) эпистатичен по отношению к **D** в плодах [6]. Ген **W** доминирует над **w**, придавая внешнему виду плода слабую окраску за счет предотвращения накопления зеленых и оранжевых пигментов [26,42]. **Wf** придает мякоти плодов белый цвет и доминирует над **wf**, для окрашивания мякоти плодов; предотвращая накопление желтых пигментов, он дополняет **W** для придания бледно-оранжевого или белого цвета зрелым плодам [42].

Рисунок на поверхности плода

Цветовые узоры на плоде могут включать продольные полосы различной ширины и пятнистость, сетчатость, а также иметь сложный двухцветный рисунок. На поверхности одного плода может присутствовать сразу четыре цвета [43].

Продольные полосы – распространенный рисунок окраски плодов у вида *Cucurbita pepo* L. Этот признак проявляется у различных сортов на разных стадиях развития плодов в виде полос различных окрасок [7]. Обычно на поверхности плода между 10 основными субэпидермальными сосудами появляются темные полосы с более светлым фоновым цветом над или рядом с ними. Реже наблюдается обратная картина, полосы над сосудами светлее, чем цвет фона [44].

«Полосатость» у *Cucurbita pepo* имеет несколько различных типов проявления. Чаще всего широкие, смежные темные/интенсивные полосы чередуются с узкими светлыми полосками фонового цвета. Темные/интенсивные полосы широкие и пролегают по всей длине плода, занимая большую часть его поверхности, а светлые полосы расположены непосредственно над основными карпеллярными жилками [45]. Менее распространен фенотип узких, ломаных (не смежных) темных/интенсивных полос [46]. Еще более редкими являются неправильные полосы, которые случайно распределяются по поверхно-

сти плода [47]. Каждому из этих типов полос соответствует определенный аллель в локусе **I-1** (светлая окраска-1). Аллель для широких смежных полос, **I-1Bst**, является доминантным по отношению к аллелю для узких ломаных полос, **I-1St**. Оба являются доминантными или ко доминантными для **I-1iSt** для нерегулярных полос. Это означает, что иногда, как широкие смежные полосы, так и узкие изломанные полосы, могут быть дополнены нерегулярными полосами, чтобы получить в общей сложности 5 полосатых фенотипов: широкие смежные, узкие изломанные, нерегулярные, широкие смежные плюс нерегулярные и узкие изломанные плюс нерегулярные [47]. Все эти аллели, определяющие наличие полос, доминантны по отношению к **I-1**, который придает светлую окраску всей поверхности плода, и рецессивны по отношению к верхнему доминантному аллелю **L-1**, который придает темную/интенсивную окраску всей поверхности плода [30].

Полосы у плодов можно наблюдать на протяжении всего их развития, если доминирующий аллель в локусе **I-2** (светлая окраска-2) присутствует вместе с аллелем полосатости [46,47].

Корреляции между окраской и биохимическим составом

У рода *Cucurbita* диапазон цвета оттенков коры плодов напрямую коррелирует с содержанием уровня каротиноидов, изменяясь от бледно-желтого до красно-оранжевого. Так же содержание каротиноидных пигментов у различных генотипов тыквы (*Cucurbita* spp.) влияет на пигмент ткани мезокарпия (мякоти), который может варьировать от белого до красно-оранжевого [48,49]. Кроме того, пигмент окраски цветков венчика также связан с содержанием в них каротиноидов, однако, этот признак слабо коррелирует с их содержанием в плодах. Это позволяет предположить, что регуляция биосинтеза каротиноидов в цветках венчика и плодах не зависят друг от друга и контролируются разными генами [50].

Вывод

Создание перспективного селекционного материала с заданными параметрами, выровненного не только по признаку формы плода, но и насыщенной, без рисунка, требуемой окраске, является одним из важнейших и сложных элементов современной селекции. Знание генетики окраски плода *C. pepo* L. позволит осознанно вести селекцию на данный признак и быстрее добиваться желаемых результатов. Так, в 2008 году, в лаборатории селекции и семеноводства тыквенных культур (ФГБНУ ФНЦО) был создан сорт кабачка цуккини Русские спагетти с двухцветными, желто-зелеными, плодами и лишь тщательное изучение наследования этого признака позволяет поддерживать высокий процент двухцветных плодов в популяции сорта Русские спагетти.

Об авторах:

Ирина Борисовна Коротцева – кандидат с.-х. наук, зав. лаб. селекции и семеноводства тыквенных культур, <https://orcid.org/0000-0001-5108-3289>, korottseva@mail.ru

Алексей Станиславович Ермолаев – м.н.с. лаб. репродуктивной биотехнологии в селекции сельскохозяйственных растений, <https://orcid.org/0000-0001-8354-3251>, автор для переписки, ErmolaevAlexeyStanislavovich@gmail.com

Галина Александровна Химич – с.н.с. лаб. селекции и семеноводства тыквенных культур

About the Authors:

Irina B. Korottseva – Cand. Sci. (Agriculture), head of the laboratory of selection and seed production of pumpkin crops, <https://orcid.org/0000-0001-5108-3289>, korottseva@mail.ru

Alexey S. Ermolaev – Junior Researcher at the Laboratory of Reproductive Biotechnology in Agricultural Plant Breeding, <https://orcid.org/0000-0001-8354-3251>, Correspondence Author, ErmolaevAlexeyStanislavovich@gmail.com

Galina A. Khimich – Senior Researcher of the laboratory of selection and seed production of pumpkin crops

• Литература / References

1. Paris H.S. Germplasm enhancement of *Cucurbita pepo* (pumpkin, squash, gourd: *Cucurbitaceae*): progress and challenges. *Euphytica*. 2016;208(3):415–38.
2. Paris H.S., Brown R.N. The genes of pumpkin and squash. *HortScience*. 2005;40(6):1620–1630. DOI:10.21273/HORTSCI.40.6.1620.
3. Paris H.S. Complementary Genes for Orange Fruit Flesh Color in *Cucurbita pepo*. *HortScience*. 1988;23(3):601–603. DOI:10.21273/HORTSCI.23.3.601.
4. Shifriss O. Origin, Expression, and Significance of Gene B in *Cucurbita pepo* L.1. *J Am Soc Hort Sci*. 1981;106(2):220–232.
5. Paris H.S. Genes for Developmental Fruit Coloration of Acorn Squash. *J Hered*. 1997;88(1):52–56.
6. Paris H.S., Hanan A., Baumkoler F. Another gene affecting fruit and stem color in squash, *Cucurbita pepo*. *Euphytica*. 2013;191(1):99–107. DOI:10.1007/s10681-013-0868-4.
7. Shifriss O. A developmental approach to the genetics of fruit color: In *Cucurbita Pepo* L. *J Hered*. 1949;40(9):233–241.
8. Federal State Statistics Service. [цитируется 17 июля 2023 г.]. Доступно на: <https://rosstat.gov.ru/> (In Russ.)
9. Xu Z., Chang L. *Cucurbitaceae. Identification and Control of Common Weeds. Vol. 3. Singapore: Springer; 2017. P. 417–432.* https://doi.org/10.1007/978-981-10-5403-7_18.
10. Bates D.M., Robinson R.W. Biology and utilization of the *Cucurbitaceae*. Cornell University Press; 2019. <https://www.jstor.org/stable/10.7591/j.ctvr7f7q4>.
11. Vavilov N. On intergeneric hybrids of melons, watermelons and pumpkins (On the problem of the occurrence of species and generic systematic characters). 1925;14(1):3–35.
12. Domblides E.A., Kan L.Yu., Khimich G.A., Korotseva I.B., Domblides A.S. Cytological assessment of doubled haploids in summer squash (*Cucurbita pepo* L.). *Vegetable crops of Russia*. 2018;(6):3–7. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2018-6-3-7>. EDN YPOJLF.
13. The Cucurbit Genetics Cooperative (CGC). <https://cucurbit.info/>
14. Cade R.M., Wehner T.C., Blazich F.A., Msikita W., Skirvin R.M., Juvik J.A., и др. Cucurbit Genetics Cooperative. 1988.
15. Niemirowicz-Szczytt K., Rucinska M., Korzeniewska A., Kawaide O., Matsuura S., Iida S., и др. Cucurbit Genetics Cooperative. 1996.
16. Paris H.S., Brown R.N. Gene list for *Cucurbita* species, 2004. *Cucurbit Genet Coop Rpt*. 2004;27:77–96. <https://cucurbit.info/2004/07/2004-gene-list-for-cucurbita-species/>
17. Paris H.S., Kabelka E.. Gene list for *Cucurbita* species, 2009. *Cucurbit Genet Coop Rep*. 2009;31:44–69.
18. Robinson R.W. New genes for the Cucurbitaceae. *Cucurbit Genet Coop*. 1979;2:49–53.
19. Robinson R.W., Paris H.S. *Cucurbita* gene list update–2000. *Cucurbit Genet Coop Rep*. 2000;23:137–8.
20. Sinnot E.W., Durham G.B. Inheritance in the summer squash. *J Hered*. 1922;13(4):177–86.
21. Van Wann E., Staub J.E., Knerr L.D., Yang S.L., Schultheis J.R., Fanourakis N.E., и др. Cucurbit Genetics Cooperative. 1992.
22. Varekamp H.Q., Visser D.L., Nijs A.P.M. den. Rectification of the names of certain accessions of the IVT-cucumis Collection. B: *Cucurbit Genetics Cooperative Report*, 5. 1982. P.59–60. <https://research.wur.nl/en/publications/rectification-of-the-names-of-certain-accessions-of-the-ivt-cucum>
23. Paris H.S. Multiple allelism at a major locus affecting fruit coloration in *Cucurbita pepo*. *Euphytica*. 2002;125(2):149–153. DOI:10.1023/A:1015898305507.
24. Fursa T.B., Filov A.I., Korovina O.N. Cultivated Flora of the USSR. Tykvennye Arbuz Tykva. 1982;XXI:145–261.
25. Shifriss O. Genetics and origin of the bicolor gourds. *J Hered*. 1955;46(5):213–212.
26. Paris HS, Nerson H, Karchi Z, Burger Y. Inheritance of light pigmentation in squash. *J Hered*. 1985;76(4):305–306. DOI:10.1093/oxfordjournals.jhered.a110098.
27. Schaffer A.A., Boyer C.D. The Influence of Gene B on Fruit Development in *Cucurbita pepo*. *J Am Soc Hort Sci*. 1984;109(3):432–437. DOI:10.21273/JASHS.109.3.432.
28. Shifriss O. The unpredictable gourds. *Am Hort Mag*. 1965;44:184–201.
29. Boyer C.D. Genetic control of chromoplast formation during fruit development of *Cucurbita pepo* L. *Curr Top Plant Physiol USA*. 1989.
30. Paris H.S., Nerson H. Genes for intense fruit pigmentation of squash. *J Hered*. 1986;77(6):403–409.
31. Shifriss O. On The Emergence of B Cultivars n Squash. *HortScience*. 1988;23(2):238–239.
32. Shifriss O. Identification of a Selective Suppressor Gene in *Cucurbita pepo* L.1. *HortScience*. 1982;17(4):637–638.
33. Shifriss O., Paris H.S. Identification of Modifier Genes Affecting the Extent of Precocious Fruit Pigmentation in *Cucurbita pepo* L.1. *J Am Soc Hort Sci*. 1981;106(5): 653–660. DOI:10.21273/JASHS.106.2.220.
34. Khimich G.A., Korotseva I.V., Ermolaev A.S. Signal coloration of young leaves of zucchini in the selection of plants with bi-colored fruit. *Vegetable crops of Russia*. 2021;(1):43–46. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2021-1-43-46>. EDN ZQMLWZ.
35. Paris H.S., Hanan A., Baumkoler F. Assortment of five gene loci in *Cucurbita pepo*. *Prog Cucurbit Genet Breed Res Proc Cucurbitaceae* 2004 8th EUCARPIA Meet Cucurbit Genet Breed Olomouc Czech Repub. 12–17 July 2004. 2004. P. 389–392.
36. Scarchuk J. Fruit and leaf characters in summer squash: The Interrelationship of Striped-fruit and Mottled-leaf. *J Hered*. 1954;45(6):295–297.
37. Globerson D. The inheritance of white fruit and stem color in summer squash *Cucurbita pepo* L. *Euphytica*. 1969;18(2):249–55.
38. Clayberg C.D. Reinterpretation of Fruit Color Inheritance in *Cucurbita pepo* L. *Cucurbit Genet Coop*. 1992. P.34.
39. Paris H.S. Quiescent intense (qi): a gene that affects young but not mature fruit color intensity in *Cucurbita pepo*. *J Hered*. 2000;91(4):333–9. DOI:10.1093/jhered/91.4.333.
40. Paris H.S. A recessive, hypostatic gene for plain light fruit coloration in *Cucurbita pepo*. *Euphytica*. 1992;60(1):15–20. DOI:10.1007/BF00022253.
41. Paris H.S. No segregation distortion in intersubspecific crosses in *Cucurbita pepo*. *Rep-CUCURBIT Genet Coop*. 2002;25:43–45.
42. Paris H.S. The dominant Wf (white flesh) allele is necessary for expression of “white” mature fruit color in *Cucurbita pepo*. B: *Cucurbitaceae*. 1995. P. 219–20.
43. Paris H.S. Germplasm enhancement of *Cucurbita pepo* (pumpkin, squash, gourd: *Cucurbitaceae*): progress and challenges. *Euphytica*. 2016;208(3):415–438.
44. Paris H.S. Genes for “Reverse” Fruit Striping in Squash (*Cucurbita pepo*). *J Hered*. 2009;100(3):371–379. DOI: 10.1093/jhered/esn113.
45. Paris H.S. Gene for broad, contiguous dark stripes in cocozelle squash (*Cucurbita pepo*). *Euphytica*. 2000;115(3):191–196. DOI:10.1023/A:1004074618717.
46. Paris H.S., Burger Y. Complementary genes for fruit striping in summer squash. *J Hered*. 1989;80(6):490–493.
47. Paris H.S. Genetic control of irregular striping, a new phenotype in *Cucurbita pepo*. *Euphytica*. 2003;129(1):119–126. DOI:10.1023/A:1021564610029.
48. Gross J. Pigments in vegetables: chlorophylls and carotenoids. Springer Science & Business Media; 2012.
49. Itle R.A., Kabelka E.A., Olmstead J.W. Heritability Estimates of L*a*b* Color Space Values in Winter Squash (*Cucurbita* spp.). *HortScience*. 2022;57(2):202–214. DOI:10.21273/HORTSCI15961-21.
50. Seroczyńska A., Korzeniewska A., Sztangret-Wisniewska J., Niemirowicz-Szczytt K., Gajewski M. Relationship between carotenoids content and flower or fruit flesh colour of winter squash (*Cucurbita maxima* Duch.). *Folia Horti*. 2006;18(1):51–61.