

**Министерство Высшего и среднего специального
образования республики Узбекистан**

**Национальный университет Узбекистана
имени Мирзо Улугбека**

**Институт генетики и экспериментальной биологии растений
Академии наук Узбекистана**

**ГЕНЕТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ – МАРКЁРНЫХ И
СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ ХЛОПЧАТНИКА**

Ташкент – 2010

Авторы: Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Турабеков Ш., Фатхуллаева Г.Н.,
Мусаева С., Рахимов А.К.

- Рецензенты: 1. академик Абдуллаев А.А. – Институт Генетики и экспериментальной Биологии растений;
2. доктор биологических наук Бекназаров Б.О. – зав. кафедрой Ботаники и физиологии растений НУУз.

В книге изложены результаты многолетних исследований коллектива авторов по генетике хлопчатника. В ней освещены итоги исследований по генетическому анализу ряда важнейших морфологических - маркерных признаков и структурных элементов куста, а также созданию линий Генетической коллекции хлопчатника *G.hirsutum L.* с разным гомозиготным генотипом и альтернативным фенотипом этих признаков.

Книга рассчитана на научных сотрудников, преподавателей ВУЗов и аспирантов, магистров, студентов, занимающихся проблемами генетики и селекции. Она рекомендуется также как учебное пособие по генетике хлопчатника.

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
1. Задачи и методы исследования генетики хлопчатника	8
1.1 Задачи генетики хлопчатника	8
1.2 О некоторых методических вопросах фундаментальных исследований по генетике хлопчатника	10
2. Наследование морфологических - маркёрных признаков хлопчатника	15
2.1 Наследование типов плодовых ветвей хлопчатника	16
2.2 Наследование окраски растения	17
2.3 Наследование окраски лепестка	21
2.4 Наследование окраски пыльцы	23
2.5 Наследование антоцианового пятна у основания лепестков цветка	24
2.6 Наследование формы прицветника	26
2.7 Наследование признака «наличие – отсутствие» листовых нектарников	27
2.8 Наследование признака «наличие – отсутствие» госсипольных железок	29
2.9 Наследование формы листовой пластинки	31
2.9.1 Скрещивания линий с пальчатодольчатой и пальчаторассеченной формами листовой пластинки	32
2.9.2 Скрещивания линий с пальчатодольчатой и цельной формами листовой пластинки	33
2.9.3 Скрещивания линий с пальчаторассеченной и цельной формами листовой пластинки	35
2.10 Наследование окраски волокна	40
2.11 Выявление и генетический анализ некоторых «потенциальных» генов волокна у безволокнуистых линий хлопчатника ...	41
3. Генетика структурных особенностей куста хлопчатника	45
4. Генетическая коллекция по морфологическим – маркёрным признакам хлопчатника	49
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	52

ВВЕДЕНИЕ

Хлопчатник относится к числу наиболее рентабельных универсальных сельскохозяйственных культур.

Возделывается это уникальное растение, прежде всего, как прядильная культура из-за длинного шелковистого волокна, имеющего поистине универсальное применение. Из волокна хлопчатника, который по качеству имеет большое преимущество над синтетическими волокнами, получают большой ассортимент хлопчатобумажных тканей и трикотажа.

Большую потребительскую ценность, например, представляет также получаемое из ядра семян высококачественное хлопковое масло. По данным академика Садыкова А.С. [48] в 100 г хлопкового масла содержится 99 мг токоферола – витамина Е, тогда как в таком же количестве подсолнечного – только 67 мг, а в оливковом – 13 мг, что, соответственно, в 1,5 и 7,6 раза меньше. Этот витамин, как известно, играет важную роль в воспроизводительной функции организма человека. Кроме того, в хлопковом масле содержится β -ситостерин, который снижает кровяное давление и хрупкость кровеносных сосудов, а также оказывает регулирующее влияние на нервную систему.

В перспективе хлопчатник можно возделывать не только как прядильную, но и белковую культуру. Отмеченное обосновывается тем фактом, что хлопчатник не только по содержанию масла, но и белка находится на одном ряду со многими масличными и бобовыми растениями.

Ученые – химики показали, что не только волокно и семена, а все органы (коробочка, стебель, листья, корни) хлопчатника также являются ценным сырьем для промышленности. Из продукции хлопчатника можно получить около 1200 различных продуктов, которые находят широкое применение в легкой, пищевой, химической, фармацевтической, нефтяной и строительной промышленности (рис. 1- 4).

В обеспечении высокой и качественной продуктивности хлопководства ведущее значение имеет создание и внедрение в производство новых сортов хлопчатника интенсивного типа, обладающих высокими показателями скороспелости, урожайности и качества хлопка-сырца и волокна, устойчивости к заболеваниям, энтомовам вредителям и экстремальным факторам экологической среды, а также приспособленностью к действующей технологии возделывания.

Особую ценность представляют сорта хлопчатника, у которых волокно по технологическим качествам является конкурентоспособным на международном рынке. Значительная часть валютного фонда страны поступает за счет реализации продукции, получаемой из этой уникальной культуры.

Следовательно, хлопководство является важнейшим источником поднятия экономического потенциала страны и улучшения благосостояния народа. Следует при этом подчеркнуть, что хлопководством занимаются более 70 стран мира.

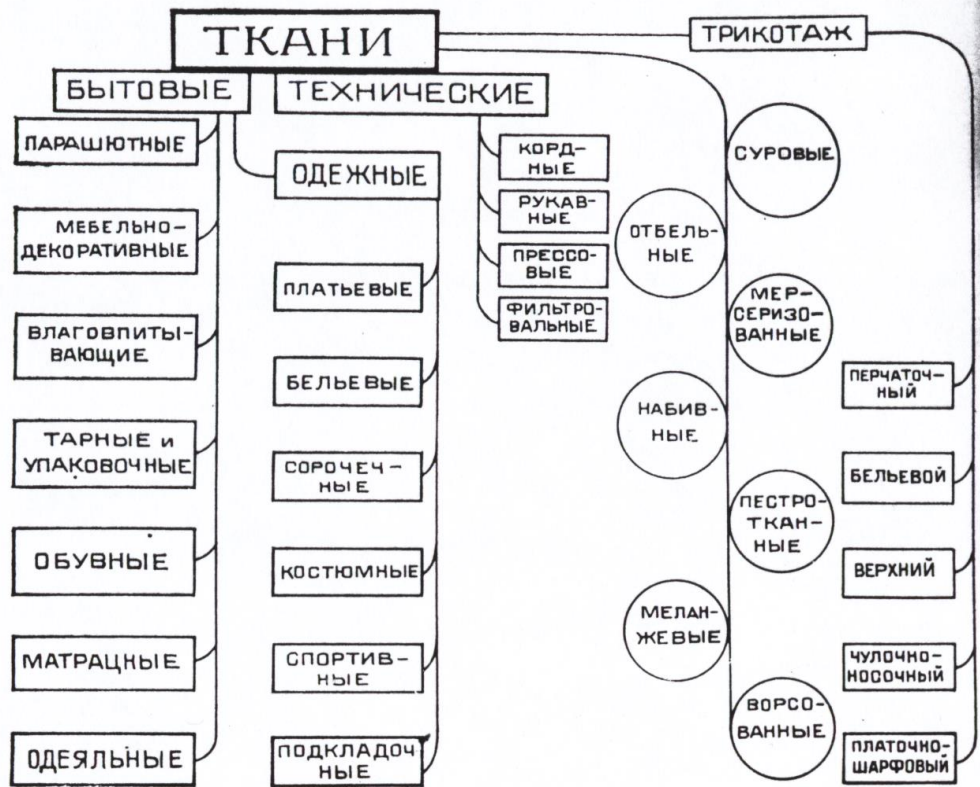


рис. 2 Ассортимент хлопчатобумажных тканей и трикотажа

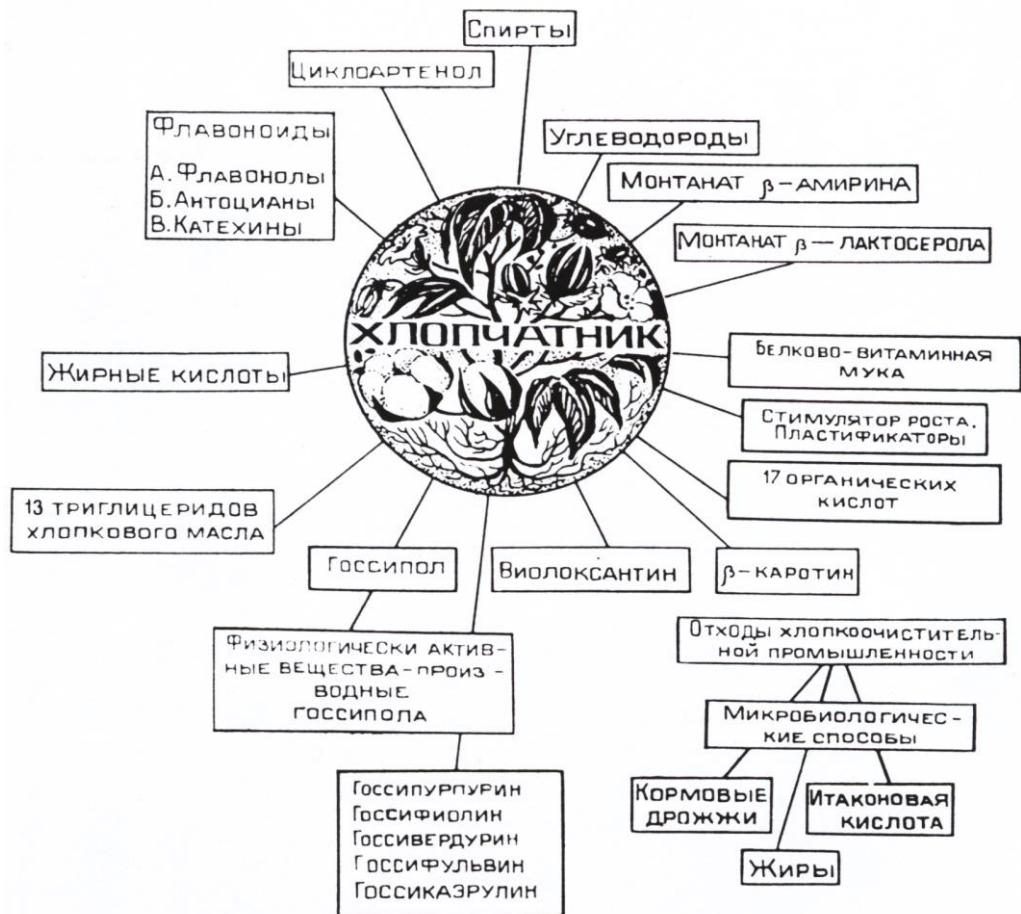


рис. 3 Вещества, выделяемые из хлопчатника

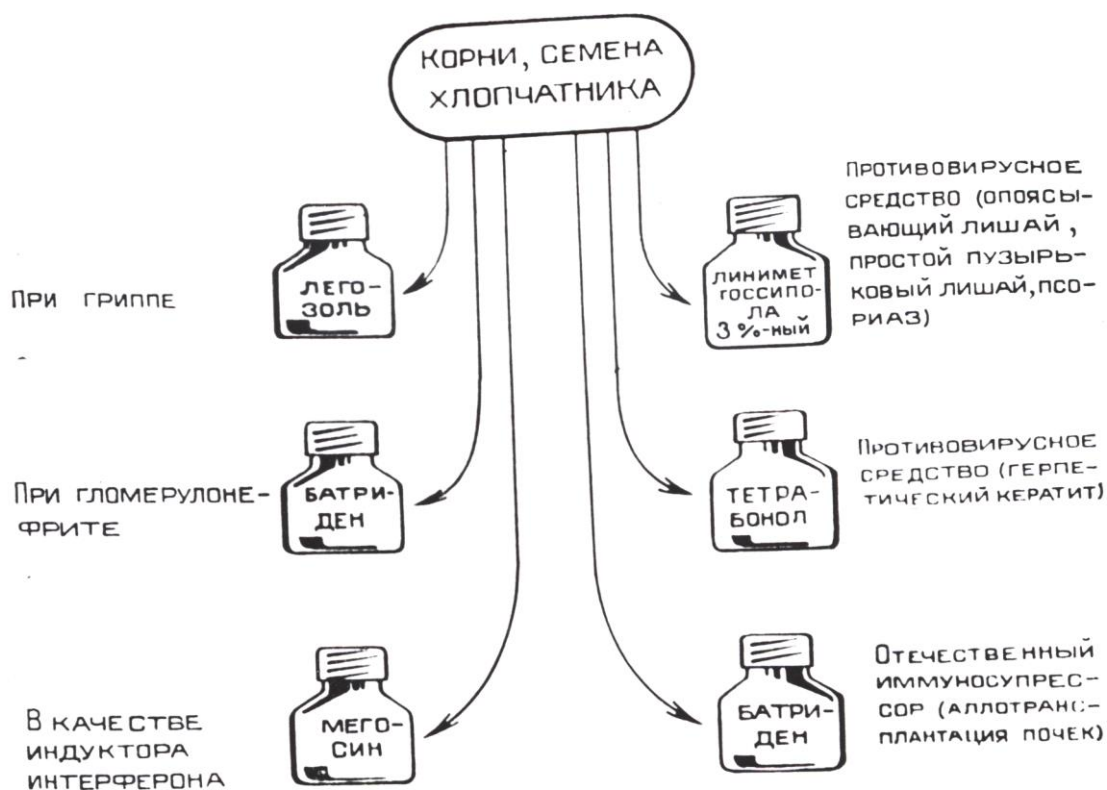


рис. 4 Лекарственные препараты, созданные на основе госсипола в Институте биоорганической химии АН Узбекистана

В научных центрах хлопководческих стран мира, в том числе нашей страны, осуществляются обширные исследования по проблемам генетики, селекции и семеноводства хлопчатника. По итогам исследований ученые этих стран внесли огромный вклад в разработку фундаментальных и прикладных аспектов селекции новых сортов хлопчатника, обеспечивая успешное проведение в их странах регулярных сортосмен этой уникальной культуры.

Создавшееся в хлопководческих регионах нашей страны и за рубежом ухудшение экологической обстановки, а также ограниченность земельно-водных ресурсов, требует обеспечения регулярной сортосмены путем создания и внедрения в производство новых сортов хлопчатника, характеризующегося более высокими, чем стандартные сорта показателями урожайности и качества хлопка-сырца и волокна, а также признаков, отвечающих требованиям сельскохозяйственного производства соответствующих отраслей промышленности и оздоровления экологической среды.

В связи с вышеотмеченным, изучение на постоянной основе проблем генетики и разработка теоретических основ повышения эффективности селекции этой культуры приобретает особую актуальность.

1. ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕНЕТИКИ ХЛОПЧАТНИКА

1.1 Задачи генетики хлопчатника

Генетика хлопчатника является теоретической основой развития селекционно-семеноводческих работ по выведению и внедрению новых сортов хлопчатника интенсивного типа, характеризующихся высокими показателями скороспелости, урожайности и качества хлопка-сырца и волокна, их устойчивости к заболеваниям и энтомовам вредителям, экстремальным факторам экологической среды, а также приспособленности к технологии возделывания в соответствующих регионах хлопководческих стран мира.

Как было отмечено во введении, хлопчатник является универсальной и высокорентабельной культурой. Следует также отметить, что создавшаяся в хлопководческих регионах мира, в том числе в нашей стране тревожная экологическая ситуация и ограниченность земельно-водных ресурсов требует регулярной сортосмены хлопчатника, селекцию которой необходимо осуществлять на постоянной основе.

В связи с этим и определяются задачи генетики этого уникального растения. Основными задачами генетики хлопчатника являются исследования фундаментальных и методических проблем в следующих основных направлениях:

1. Генетическое изучение селекционной ценности образцов коллекции мирового разнообразия сортов, их полудиких и диких сородичей и разработка рекомендаций по их использованию в генетико-селекционных исследованиях.

2. Изучение генетического контроля, наследования и фенотипического проявления морфологических – маркерных признаков, в результате которого определяется их генотип. По результатам этих исследований создается коллекция гомозиготных линий по качественным признакам и разрабатываются методы их использования в развитии фундаментальных исследований генетики этой культуры.

3. Изучение характера наследования и развития типов роста и развития хлопчатника, а также структурных признаков куста этого растения.

4. Изучение характера наследования и развития признаков скороспелости хлопчатника.

5. Изучение генетического контроля наследования и развития признаков урожайности волокна и создание Генетической коллекции линий с разным гомозиготным сочетанием аллелей генов этого важнейшего хозяйственного признака, и разработка методов их применения в развитии фундаментальных и прикладных исследованиях генетики и селекции хлопчатника.

6. Изучение генетико-селекционных аспектов повышения показателей качества волокна средневолокнистых сортов хлопчатника *G.hirsutum L.* и проблем создания коллекции синтетических интрогрессивных линий – доноров генов высоких показателей технологических качеств волокна.

7. Изучение биохимических и генетических основ повышения количественных и качественных показателей масличности семян новых сортов, а также характеристика некоторых линий генетической коллекции по показателям масличности семян.

8. Изучение проблем мутационной генетики хлопчатника и создания сортов при помощи этого метода.

9. Изучение проблем молекулярной генетики и генноклеточной инженерии и создания коллекции трансгенных форм хлопчатника.

10. Изучение генетико-селекционных аспектов повышения устойчивости хлопчатника к заболеваниям и энтомовам вредителям.

11. Изучение проблем устойчивости сортов хлопчатника к экстремальным факторам экологической среды, а также создание экологически чистого хлопководства.

12. Получение и изучение синтетических межвидовых гибридов диплоидных и аллотетраплоидных видов хлопчатника и способов преодоления проблем применения этого метода к практической селекции.

13. Изучение цитогенетики хлопчатника и проблемы создания линий генетической коллекции моносомных и транслокационных линий хлопчатника.

14. Использование гомозиготных линий Генетической коллекции с генетически и цитологически маркированными хромосомами для составления генетических и цитологических карт хромосом хлопчатника, а также систематики рода *Gossypium L.*

Исследования фундаментальных, прикладных и методических аспектов перечисленных выше проблем генетики хлопчатника успешно осуществляются в ведущих научных центрах хлопководческих стран мира: дальнего зарубежья – США, Китай, Индия, Пакистан, Египет и др.; ближнего зарубежья – Таджикистан, Туркмения, Казахстан, Киргизистан, Азербайджан. В Узбекистане обширные исследования по этим проблемам проводятся в научно-исследовательских институтах Генетики и экспериментальной биологии растений, Селекции и семеноводства хлопчатника, Хлопководства, Защиты растений, Растениеводства и др., в высших учебных заведениях: в Национальном университете Узбекистана, Ташкентском государственном аграрном университете и др.

В обеспечении регулярной сортосмены имеет большое значение также разработка и применение методов ускорения генетико-селекционных исследований. По этой проблеме осуществлены специальные фундаментальные и методические исследования в двух направлениях со следующими результатами:

1) Разработаны и успешно применяются методы молекулярной, биохимической и физиологической генетике по ранней диагностике оценки и

характера наследования ряда хозяйственных и адаптивных признаков хлопчатника.

2) Разработаны и успешно применяются методы получения трех поколений генетико-селекционного материала в год, а также ранней диагностики вилтоустойчивости и ряда других признаков.

Необходимость регулярной сортосмены хлопчатника с внедрением в производство новых, более продуктивных адаптивных сортов хлопчатника требует осуществления глубоких фундаментальных, прикладных и методических исследований по генетике и селекции хлопчатника на постоянной основе. Необходимость еще более глубоких исследований обосновывается также тем, что хлопчатник, в отличие от многих других сельскохозяйственных культур, является наиболее рентабельным и универсальным растением, дающим большой набор разнообразной продукции, являющихся жизненными ресурсами человечества. Поэтому к сорту этого уникального растения предъявляются большие разнонаправленные требования. Изучение генетических основ создания сортов, отвечающих этим требованиям, в целях обеспечения проведения регулярных сортосмен и является актуальной задачей генетики хлопчатника.

1.2 О некоторых методических вопросах фундаментальных исследований по генетике хлопчатника

В роде *Gossypium L.*, по классификации Мауера Ф.М.[29] имеются 35 видов. Четыре вида из них являются культивируемыми. Причем два вида: *G.herbaceum L.* (афро-азиатский хлопчатник) и *G.arboreum L.* (индокитайский хлопчатник) характеризуются диплоидным ($2n=26$) набором хромосом. Остальные два вида – *G.hirsutum L.* (мексиканский хлопчатник); *G.barbadense L.* (перуанский хлопчатник) отличаются аллотетраплоидным ($2n=52$) набором хромосом, а также высокими, более чем у диплоидных видов, показателями урожайности и качества волокна и других хозяйственных и адаптивных признаков. Поэтому сорта этих видов занимают основные (более 90%) площади посева хлопководческих стран мира. Остальные диплоидные виды, в том числе 31 диких и 2 культивируемых, в генетико-селекционных исследованиях используются как доноры генов адаптивных и некоторых хозяйственных признаков.

Аллотетраплоидные виды хлопчатника как объект для генетических исследований характеризуются следующими особенностями:

1. Как и другие амфидиплоидные виды хлопчатника *G.hirsutum L.*, в результате длительного эволюционного процесса и действия отбора приобрел свойство функциональной диплоидности, что доказывается, в частности, поведением хромосом в мейозе. Мейоз у *G.hirsutum L.* протекает правильно с образованием 26 бивалентов и их отчетливым расхождением, присущим диплоидным видам. Только в некоторых и весьма редких случаях отмечаются незначительные отклонения от нормальной конъюгации. В таких случаях наблюдаются отдельные пары унивалентных в присутствии

квадривалентов, а также случаи нарушения в расхождении хромосом в виде мостов и отставаний.

В связи со сказанным, дальнейшее изучение генетики признаков этого вида представляет большой интерес не только для частной генетики хлопчатника, но и для сравнительной.

2. Формы и сорта *G.hirsutum L.* благодаря аллотетраплоидной природы происхождения обладают большим фенотипическим и генотипическим полиморфизмом, чем диплоидные виды.

3. Формы и сорта вида *G.hirsutum L.* имеют очень широкий ареал. Следовательно, в процессе миграции и интродукции этот вид подвергался действию как естественного, так и искусственного отбора в различных почвенно-климатических и агротехнических условиях географических зон земного шара. В результате в сортах и формах этого вида проявились широкий диапазон приспособительной радиации и тенденция к эволюционному прогрессу. Очевидно, этим объясняется и огромное разнообразие форм вида *G.hirsutum L.*

Как подчеркивается в работах по систематике хлопчатника, в пределах этого вида наблюдается полиформизм по всем важнейшим морфологическим, биологическим и хозяйственным признакам.

4. Формы и сорта *G.hirsutum L.*, как и других культивируемых видов рода *Gossypium*, сочетают признаки однолетнего монокарпного растения и многолетнего поликарпного. Они приступают к репродуктивной фазе в первый же год жизни, но в соответствующих условиях могут продолжать жизненный цикл в течение нескольких лет как поликарпические многолетники.

5. Особенности исследований по генетике признаков в большей степени определяются биологией цветения и оплодотворения растений.

Хлопчатник, как и другие факультативно самоопыляющиеся растения, сохраняя все преимущества облигатного самоопылителя, вместе с тем благодаря спонтанным скрещиваниям освобожден при размножении от большинства недостатков облигатных самоопылителей [18, 31, 16, 36].

Требования к исходному материалу и генетическому анализу гибридов хлопчатника.

Разработка методических вопросов частной генетики хлопчатника – необходимая предпосылка и основа для постановки научно-достоверных исследований по генетике его признаков. Специфика методики, применяемой в генетических исследованиях, прежде всего определяются особенности биологии цветения и оплодотворения изучаемого растения.

Итоги многочисленных исследований зарубежных и отечественных авторов свидетельствуют о том, что у хлопчатника как у факультативного самоопылителя в зависимости от наследственных особенностей, условий выращивания и наличия насекомых - опылителей наблюдаются от 1-2 до 30% (в среднем 5-7%) перекрестного опыления.

Касаясь данного вопроса, акад. Вавилов Н.И. [16] писал, что «...необходимо коренным образом изменить методику работы с растениями,

хотя бы частично склонным к перекрестному опылению, как хлопчатник, к которым до сих пор применяется обычная методика работы как с самоопылителями».

Вот почему всесторонняя разработка методических вопросов является необходимой предпосылкой и основой для постановки научно достоверных исследований по генетике признаков у хлопчатника. Однако, несмотря на актуальность данной проблемы, многие её аспекты остаются почти не затронутыми, что подтверждается при ознакомлении с мировой литературой.

Среди вопросов методики особое значение занимают такие как создание исходного материала для генетических исследований и выяснение особенностей работы с гибридной популяцией хлопчатника в процессе изучения наследования признаков. В свете сказанного, становится очевидным значение Генетической коллекции изогенных линий и для изучения наследования признаков у хлопчатника.

Мусаевым Д.А. [33, 34] совместно с учениками и сотрудниками с 1960 г. на сортах и образцах основного культивируемого вида хлопчатника *G.hirsutum* L. проведены специальные работы по созданию Генетической коллекции изогенных линий – исходного материала для генетических исследований. В качестве отправных предпосылок послужили слова Вавилова Н.И. [16] о том, что «...нужно соблюдать необходимые требования для научной обработки генетического материала: точное значение исходных родительских форм и генетическая чистота исходного материала».

При этом применяли следующие методы:

а) инбридинг сортов и образцов хлопчатника с последующим отбором среди растений инбредных потомств форм, гомозиготных по изучаемым признакам;

б) внутривидовую гибридизацию совместно с инбридингом и отбором;

в) инбридинг и отбор среди популяций от растений, индуцированных мутагенами (гамма-лучи ^{60}Co).

Как уже отмечалось, в сортовых популяциях хлопчатника в зависимости от наследственных особенностей, условий развития в концентрации насекомых - опылителей наблюдается от 1-2 до 30% и больше случаев перекрестного оплодотворения. Эти цифры установлены на сортах и образцах культивируемых видов. Однако, сведения о величине показателей перекрестного оплодотворения в гибридной популяции хлопчатника в мировой литературе отсутствуют. Поэтому, нами был поставлен специальный опыт по установлению величины перекрестного оплодотворения у гибридных растений хлопчатника.

При изучении величины перекрестного оплодотворения в гибридных популяциях мы использовали гибриды $F_2 - F_5$, полученные от скрещивания линий с монофакторальными альтернативными признаками (форма листа, тип симподия, антоциановая окраска растения и окраска волокна). Эти признаки как маркерные послужили своеобразным индикатором для косвенного определения величины перекрестного оплодотворения в гибридной популяции хлопчатника. Была принята следующая методика.

Среди гибридных популяций $F_2 - F_5$ выделяли растения гомозиготные по маркерным признакам. При этом, если маркерный признак наследовался по типу доминирования (симподия), брали растения гомозиготные по рецессивному признаку. Если же наследование признака шло по типу неполного доминирования (форма листа, антоциановая окраска растений и окраска волокна), то для опыта брали растения гомозиготные как по доминантному, так и по рецессивному признакам.

На отобранных растениях часть цветков самоопылялась (опытный вариант), другая оставалась для свободного опыления (контроль). Семена коробочек, завязавшихся от самоопыления и свободного опыления цветков одного и того же растения, на следующий год высевали отдельно в качестве подсемей. По проявлению у них маркерных признаков определяли косвенные показатели величины перекрестного оплодотворения. Количество гетерозиготных по маркерным признакам растений и было использовано как условный показатель величины перекрестного оплодотворения в гибридной популяции у хлопчатника.

Сущность и итоги нашей работы проиллюстрируем на примере гибридов одной из комбинаций скрещивания [36].

В качестве исходных родительских форм в данном случае были приняты линии Генетической коллекции хлопчатника с резкоконтрастными признаками, а именно: линии Л-3 и Л-47, различающиеся тремя парами альтернативных признаков, которые наследуются по типу неполного доминирования.

Растения линии Л-3 антоциановой окраски ($RpRp$) с пальчаторасчеченными листьями (O_1O_1), бурой окраской волокна ($Br^{Li}Br^{Li}$). У растений другой родительской линии Л-47 в отличие от первой антоциановая окраска отсутствует ($rprp$), листья пальчатодольчатые (o_1o_1) и белая окраска волокна ($br^{Li}br^{Li}$). В F_1 по всем трем признакам наблюдалось промежуточное наследование.

В F_2 по маркерным признакам происходило тригенное расщепление и были отобраны нами гомозиготные по маркерным признакам растения. Они по генотипу были распределены по 8 группам (табл. 1). На них ставились специальные опыты по определению величины перекрестного оплодотворения в гибридной популяции.

Таблица 1

Величина перекрестного оплодотворения F_2

№	Генотип растений F_2	Растения F_3		№	Генотип растений F_2	Растения F_3	
		кол-во семей	% перекрест а			кол-во семей	% перекрест а
1.	$RpRpO_1O_1Br^{Li}Br^{Li}$	32	$\frac{13,2}{4,9-27,2}$	5.	$RpRpO_1O_1br^{Li}br^{Li}$	33	$\frac{11,0}{2,2-14,5}$
2.	$RpRpO_1O_1br^{Li}br^{Li}$	25	$\frac{11,8}{3,8-24,1}$	6.	$rprpO_1O_1br^{Li}br^{Li}$	29	$\frac{8,7}{1,9-14,4}$

3.	RpRp _{o1o1} Br ^{Li} Br ^{Li}	26	$\frac{10,5}{3,3-18,0}$	7.	rprp _{o1o1} Br ^{Li} Br ^{Li}	30	$\frac{6,6}{0,9-12,2}$
4.	grprO _{1O1} Br ^{Li} Br ^{Li}	23	$\frac{8,9}{2,7-16,2}$	8.	grpr _{o1o1} br ^{Li} br ^{Li}	36	$\frac{6,0}{1,4-11,8}$

На гомозиготных по маркерным признакам растениях F₂ часть цветков самоопылялась (опытный вариант), другая оставлялась для свободного опыления (контроль).

Далее в F₃ изучалось поведение потомств от самоопыления и свободного опыления растений F₂.

Следовательно, потомство каждого растения всех 8 фенотипических классов F₂ – каждая семья в F₃ состояла из двух групп растений – подсемей:

- растений, полученных из семян от самоопыления растений F₂ (опытный вариант), и

- растений, полученных из семян тех же растений, но от свободного опыления цветков (контроль).

Путем сравнительного изучения состояния маркерных признаков растений этих подсемей и определяли величину перекрестного оплодотворения. При этом количество гетерозиготных по маркерным признакам растений использовали как условный показатель величины перекрестного оплодотворения в гибридной популяции.

В опыте было проанализировано поведение потомств 234 гибридных растений F₂, гомозиготных по маркерным признакам.

В первой группе (подсемья) растений F₃ только в 37 случаях (15,8%) не отмечено расщепления, следовательно, здесь не было перекрестного оплодотворения.

В остальных 197 случаях наряду с типичными (гомозиготными) растениями встречалось определенное количество гетерозиготных по маркерным признакам особей, появление которых, очевидно, результат перекрестного оплодотворения. Количество нетипичных, гетерозиготных по маркерным признакам растений составило 0,9-27,2% (табл.1).

Полученные данные могут служить в определенной степени показателем перекрестного оплодотворения в гибридной популяции.

Однако, следует подчеркнуть, что истинная величина перекрестного оплодотворения в гибридной популяции может быть и несколько больше, поскольку мы лишены возможности учитывать перекрестное оплодотворение между гибридными растениями, идентичными по маркерным признакам.

Полученные нами данные о перекрестном оплодотворении на гибридных растениях F₃-F₅ свидетельствуют о том, что в последующих после F₂ поколениях количество нетипичных, гетерозиготных по маркерным признакам, растений постепенно уменьшается.

Эти факты, на наш взгляд, можно объяснить следующим.

В F₂ популяция в целом высоко гетерозиготна и включает большое количество генетических типов растений. В последующих поколениях в процессе разложения популяции на отдельные линии постепенно при расщеплении изменяется соотношение гетеро- и гомозигот в пользу

последних. В результате увеличивается генотипическое и фенотипическое сходство растений. Именно поэтому в F_2 на единицу посевной площади наблюдается наибольшая концентрация гетерозиготных особей, а также генетических типов растений, чем в последующих поколениях.

Следовательно, хотя перекрестное оплодотворение и происходит в гибридной популяции всех поколений, его более четкий фенотипический эффект проявляется в F_3 , т.е. в потомстве F_2 .

Касаясь специфики работы с гибридной популяцией таких факультативных самоопылителей, как хлопчатник, акад. Вавилов Н.И. [16] писал: «...необходимо уделить большее внимание изоляции в начальных моментах селекции, чего, к сожалению, не было до последнего времени».

Результаты наших исследований показывают, что высказывание Вавилова Н.И., относящееся к селекционной работе, должно быть учтено и в генетических исследованиях.

Таким образом, поскольку не только в сортовой, но и в гибридной популяции хлопчатника происходит в значительной мере перекрестное оплодотворение, на всех этапах работы по созданию и поддержанию Генетической коллекции, а также в процессе изучения генетики признаков необходимо применять изоляцию – самоопыление растений.

В генетических исследованиях хлопчатника в качестве исходного материала широко используются также образцы коллекции генофонда – сорта и рудеральные, полудикие географически отдаленные формы хлопчатника, у которых по результатам многолетнего отбора удалось достичь стабильной выравненности важнейших признаков.

С применением этого метода учеными генетиками и селекционерами осуществлены важнейшие теоретические и прикладные исследования, выведены и внедрены в производство ценные высокопродуктивные адаптивные сорта хлопчатника.

Следует при этом подчеркнуть, что для обеспечения большей результативности исследований по генетике хлопчатника с применением такого подхода, особую актуальность приобретает мнение Вавилова Н.И. о том, что для такого факультативно самоопыляющегося растения как хлопчатник необходимо применять самоопыление и отбор уникальных генотипов, хотя бы в начальных поколениях расщепляющих анализируемых гибридов.

Результаты генетических исследований, полученных с применением вышеотмеченных двух подходов – т.е. с применением в качестве исходного материала линий Генетической коллекции и образцов и сортов Коллекции мирового генофонда хлопчатника дополняют, уточняют устанавливаемые при этом закономерности наследования и формообразования признаков в результате генетического анализа гибридов и мутантов хлопчатника.

2. НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ - МАРКЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ ХЛОПЧАТНИКА

Изучение закономерностей генетического контроля важнейших морфологических – маркерных и структурных признаков хлопчатника нами осуществлялись с использованием в качестве генетической модели группы изогенных – гомозиготных по генотипу и альтернативных по фенотипу линий из Генетической коллекции хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. Национального университета Узбекистана. Генетический анализ гибридных поколений, полученных путем скрещивания этих линий в разных комбинациях, продолжалось до выделения теоретически ожидаемых линий с разным гомозиготным генотипом аллелей генов, контролирующих наследование морфологических – качественных и структурных признаков хлопчатника.

2.1 Наследование типов плодовых ветвей хлопчатника

Тип и подтипы симподиальных ветвей у хлопчатника относятся к хозяйственно - важным морфологическим признакам, в связи с чем, изучение закономерностей развития и наследования типов симподиальных ветвей представляет большой интерес. Поэтому, генетику этого признака изучали многие исследователи [91, 23, 80, 12, 13, 30, 17, 50 и др.]. По их данным, основные типы симподиальных ветвей *G.hirsutum* L. (непредельный и предельный) обусловлены моногенно при полном доминировании непредельного типа.

Сагдуллаев Ф. [49], Куртгельдыев К.Н. [27], изучая наследования типа ветвления у тонковолокнистого хлопчатника, пришли к выводу, что при скрещивании сортов нулевого и симподиального типов в F₂ наблюдается расщепление по этому признаку в соответствии 3:1 (симподиальный : нулевой) и считают, что нулевой тип ветвления является рецессивным признаком.

При межвидовых скрещиваниях предельный тип симподиальных ветвей доминирует над нулевым типом ветвления и контролируется одним геном [61].

Некоторые авторы [54, 21] допускают возможность в наследовании типов и подтипов симподиальных ветвей у аллополиплоидного хлопчатника комплементарного, а также полимерного взаимодействия генов.

Мусаевым Д.А. и др. [36, 38] установлено, что основные типы симподиальных ветвей детерминируются одним геном и наследуются по типу полного доминирования.

Однако, дальнейшие исследования авторов позволил выявить более сложную генетическую структуру этого признака. Основанием служат следующие результаты.

Все подтипы (I, II и III) непредельного типа симподия по отношению к предельному типу ведут себя как явные доминанты.

Среди гибридных популяций F₂ от скрещивания линий с предельным типом симподия с линиями I подтипа непредельного типа, кроме особей

исходных подтипов, выщепляются также особи со II, иногда с III подтипом плодовых ветвей.

При скрещивании линий, например с I и II подтипами симподиев, наблюдается наследование как при полимерии. В наших опытах среди гибридов F₂ от скрещивания линии Л-3 с предельным типом ветвления и линии Л-47 с I подтипом неопредельного типа, кроме растений с исходным типом симподия, выделены также особи со II и даже III подтипами.

Обобщая полученные данные, а также данные литературы, мы предполагаем, что наследование основных (неопредельный - предельный) типов симподия контролируется одним основным геном (S-s).

Подтипы I, II и III неопредельного типа симподия детерминируются дополнительными полимерными генами, генами - усилителями роста симподия. Предположительно их три: S₁, S₂ и S₃. Эти гены функционируют в сочетании с доминантным аллелем основного гена симподия (S) как в гомо-, так и в гетерозиготных состояниях. Рецессивная гомозиготность (ss) подавляет действие полимерных генов симподия.

Следовательно, в наследовании симподиального ветвления у хлопчатника *G.hirsutum* L. участвуют, по-видимому, четыре независимо комбинирующихся гена (S-s, S₁-s₁, S₂-s₂, S₃-s₃), которые взаимодействуют по типу рецессивного эпистаза и полимерии.

2.2 Наследование окраски растения

У растения хлопчатника антоциановая окраска распределена неравномерно. Наличие антоциана обнаружено на гипокотиле, семядольных и настоящих листьях, на стебле, черешках, лепестках и коробочках.

Для диплоидных видов установлены шесть аллелей гена R, контролирующих распределение пигмента: R, R^L, R^c, R^s, r⁰ и r^g, где R контролирует красную окраску растений, R^L - красную окраску листьев, R^c - красную окраску чашечки, R^s - красное пятно на лепестках, r⁰ - отсутствие пятен на лепестках, r^g - легкие пятна на лепестках [75, 77, 92].

У тетраплоидного вида *G.hirsutum* L. ген антоциановой окраски растений R₁ контролирует наличие пигмента на всей части растения и локализован в III группе сцепления [82, 84].

Развитие антоциана в вегетативных и генеративных (цветочных) органах хлопчатников Нового света по Stephens S.G. [111, 114] определяется действием и взаимодействием двух генетических локусов - R₁ и R₂. Ген R₁ известен среди хлопчатников *G.hirsutum* L., R₂ - свойственен *G.barbadense* L. Ген R₂^h, контролирующий фенотипическое проявление «красный лист» и «красный стебель», встречается у обоих видов.

Мусаев Д.А. [36] на межлинейных гибридах изучал наследование антоциановой окраски растений. Одна из родительских линий Л-3 отличается интенсивной антоциановой окраской всей поверхности растения; вторая - Л-47, имеет зеленую окраску.

Гибриды F₁ характеризовались промежуточным выражением признака, в F₂ происходит расщепление на три фенотипических класса:

- 1) растения с антоциановой окраской куста;
- 2) растения с промежуточной окраской куста;
- 3) растения с зеленой окраской куста. Соотношение близко к 1:2:1 (табл.2).

Таблица 2

Расщепление по окраске растений у межлинейных гибридов F₂

Материалы	n	Генотип по окраске растений			Соотношение	χ^2	P
		RpRp	Rprp	grpr			
Л-47 x Л-3	2917	709	1488	720	1:2:1	1,27	0,80-0,50
Л-3 x Л-47	1827	438	928	461	1:2:1	1,39	0,50-0,20
Итого	4744	1147	2416	1181	1:2:1	2,11	0,50-0,20

На основе анализа данных автор полагает, что антоциановая окраска растений контролируется одним геном в доминантном гомозиготном состоянии (RpRp). Рецессивный аллель этого гена в гомозиготе (grpr) обуславливает отсутствие антоциановой и наличие зеленой окраски растений. Этот же ген в гетерозиготном состоянии (Rprp) обеспечивает промежуточное выражение окраски растений.

Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н., Атабаева Ш.Х. [6], Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н., Турабеков Ш., Каримбердиева Ш.Х. [9], на инбредных линиях Генетической коллекции хлопчатника изучали наследование антоциановой окраски растений. Линии Л-12-1, Л-33, Л-35 характеризовались антоциановой окраской всей поверхности растений, Л-477 – с антоциановой окраской на стебле и жилках листовой пластинки; а линии – Л-12, Л-476, Л-501 имели зеленую окраску.

Изучали следующие комбинации скрещивания: 1) Л-12-1 x Л-501; Л-12 x Л-35; 2) Л-501 x Л-477, Л-476 x Л-477; 3) Л-12-1 x Л-477, Л-33 x Л-477 и поведение гибридных растений F₁, F₂ и F_B. В F₂ растения с антоциановой и промежуточной окраской объединены в один класс.

Растения F₁ от первой группы скрещивания (Л-12-1 x Л-501, Л-12 x Л-35) характеризовались промежуточной окраской (неполное доминирование).

В F₂ происходило расщепление, свойственное моногибридному скрещиванию с выделением двух фенотипических классов: растения с антоциановой + промежуточной окраской и зеленой в соотношении 3:1 (табл. 3).

Анализ растений беккросса доказывает, что компоненты скрещивания по окраске растения различаются по аллельному состоянию одного гена. Так,

при беккроссе на линии Л-501, Л-12 с зеленой окраской (Л-12-1 x Л-501) x Л-12, (Л-12-1 x Л-501) x Л-501 и (Л-12 x Л-35) x Л-12 выделяются два фенокласса: с промежуточной окраской и зеленой в соотношении 1:1.

При беккроссе на линии Л-12-1, Л-477 с антоциановой окраской все растения характеризовались антоциановой + промежуточной окраской.

В другой группе скрещивания Л-501 x Л-477, Л-476 x Л-477 у линии Л-477 проявление антоциана имеет другую фенотипическую выраженность, т.е. с локализацией антоциана на главном стебле и жилках листа.

Растения F₁ отличались промежуточным выражением признака между родительскими линиями. В F₂ и в данном случае можно выявить два четко очерченных класса: растения с антоциановой + промежуточной окраской и зеленой в соотношении 3:1 (табл. 3).

Результаты анализа беккросса как на рецессивные (Л-501, Л-476), так и на доминантный (Л-477) родители подтверждают, что эти линии по окраске растения также различаются моногенно.

Таблица 3

Наследование антоциановой окраски растения

Материал	n	Окраска растения		Соотношение	χ^2	P
		антоц.+ промеж.	зеленая			
Л-12-1	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-12-1 x Л-501	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-12-1 x Л-501	190	146	44	3:1	0,34	0,80-0,50
F _B (Л-12-1xЛ-501)xЛ-501	32	19	13	1:1	1,12	0,50-0,20
F _B (Л-12-1xЛ-501)xЛ-12	105	58	47	1:1	1,15	0,50-0,20
F _B (Л-12-1xЛ-501)xЛ-477	95	95	-	1:0	0,0	0,0
Л-501	100	-	100	-	-	-
Л-12	100	-	100	-	-	-
F ₁ Л-12 x Л-35	150	150	-	-	-	-
F ₂ Л-12 x Л-35	482	369	113	3:1	0,63	0,50-0,20
F _B (Л-12xЛ-35)xЛ-12	40	20	20	1:1	0,0	0,99
F _B (Л-12xЛ-35)xЛ-12-1	44	44	-	1:0	0,0	0,0
Л-35	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-501 x Л-477	50	50	-	-	-	-
F ₂ Л-501 x Л-477	290	224	66	3:1	0,78	0,50-0,20
F _B (Л-501xЛ-477)xЛ-501	65	37	28	1:1	1,24	0,50-0,20
F _B (Л-501xЛ-477)xЛ-477	17	17	-	1:0	0,0	0,0
Л-477	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-476 x Л-477	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-476 x Л-477	1143	855	288	3:1	0,02	0,99-0,95

F _B (Л-476xЛ-477)xЛ-477	468	468	-	0,0	0,0	0,0
F _B (Л-476xЛ-477)xЛ-476	336	162	174	1:1	0,43	0,80-0,50
Л-476	100	-	100	-	-	-

Иной результат получен в третьей группе скрещиваний, где родительскими формами служили линии с антоциановой окраской, но с разной степенью ее выражения.

Растения F₁ Л-12-1 x Л-477; Л-33 x Л-477 отличались промежуточным выражением признака между родительскими формами.

В популяции F₂ наблюдалось расщепление с выделением двух четко очерченных фенокласов: растения с антоциановой окраской (от полного выражения признака до слабой степени её проявления) и зеленой окраской.

Соотношение этих классов приближалось 15:1, что свидетельствует о дигенном различии родительских линий (Л-12-1, Л-33 по отношению к Л-477) по окраске растения (табл. 4).

Полученные результаты подтверждаются и анализом беккроссов.

При беккроссе (Л-12-1 x Л-477) x Л-12 выделяются два фенокласа: растения с антоциановой + промежуточной окраской и с зеленой в соотношении 3:1, тогда как при беккроссе (Л-12-1 x Л-477) x Л-477 все растения были окрашенными.

Таблица 4

Наследование антоциановой окраски растения

Материал	n	Окраска растений		Соотношение	χ^2	P
		антоц.+ промеж.	зелена я			
F ₁ Л-12-1 x Л-477	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-12-1 x Л-477	594	554	40	15:1	0,23	0,80-0,50
F _B (Л-12-1xЛ-477)x Л-12	209	150	59	3:1	1,16	0,50-0,20
F _B (Л-12-1xЛ-477)x Л-477	189	189	-	1:0	0,0	0,0
Л-33	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-33 x Л-477	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-33 x Л-477	550	512	38	15:1	0,49	0,50-0,20

Таким образом, у гибридов, указанных выше комбинаций скрещивания установлено, что в первых двух группах отмечается моногенный характер различий родительских линий по генам окраски растений и в третьей – дигенный.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что ген, контролирующий антоциановую окраску у линий Л-12-1, Л-33, Л-35, т.е. R_p [36] не идентичен с геном, обуславливающим антоциановую окраску у линии Л-477. Этот ген мы обозначили R^v_{st} (Red stem and leaf's venation).

Для изученных линий Генетической коллекции хлопчатника характерны следующие генотипы по окраске растения: линии Л-12-1, Л-35, Л-33 –

R_pR_pr^v_{st}r^v_{st}, линия Л-477 - r_pr_pR^v_{st}R^v_{st}, линии Л-12, Л-501, Л-476 - r_pr_pr^v_{st}r^v_{st}.

2.3 Наследование окраски лепестка

Венчик, являясь составной частью цветка хлопчатника, имеет желтую, палевою, кремовую, белую, оранжевую, розовую, красную, пурпурную окраску с различными оттенками, большей частью с темнокрасными пятнами у основания лепестков, реже без них [29].

Изучением наследования окраски венчика – лепестков цветка занимались многие ученые.

У диплоидных видов хлопчатника желтая окраска лепестков цветка доминирует над кремовой, белой и контролируется одним геном [69, 94 95, 101, 66, 93, 72, 81].

Balls W.L. [64] изучал наследование окраски венчика при внутривидовых (египетских сортов) и межвидовых (египетских сортов с американскими) скрещиваниях. На основе данных внутривидовых скрещиваний автор приходит к выводу, что окраска имеет дигенное контролирование. А по данным межвидовых скрещиваний он делает вывод, что признак «желтая - светлая» окраска венчика контролируется одним геном. К аналогичным выводам пришли также Harland S.C. [75, 78], Hutchinson J.V. [82], Кокуев В.И. [24].

Harland S.C. [80] определил, что окраска лепестков цветка у тетраплоидных видов рода *Gossypium L.* контролируется двумя дупликатными генами.

Hutchinson J.V. and Silow R.A. [85] дали этим генам символы – Y₁ и Y₂. Ген Y₁ контролирует желтую окраску лепестков у всех аллотетраплоидных видов, кроме *G.darvinii*, у которого желтая окраска лепестков контролируется Y₂.

По данным Stephens S.G. [113, 114] ген Y₁ находится в субгеноме А, Endrizzi J.E. и др. [68] помещал ген Y₂ на 18-ю хромосому субгенома D.

Turcotte E.L. and Feaster C.V. [115] считают, что желтые лепестки обычное явление для *G.barbadense L.*, но кремовые лепестки встречались как мутанты у островных хлопчатников и *Pima*.

У культивируемого *G.hirsutum L.*, в большинстве случаев, встречаются кремовые лепестки с генотипом u₁u₁u₂u₂, но у этого вида встречаются также желтые и кремовые лепестки венчика.

Мусаев Д.А. и др. [39], Фатхуллаева Г.Н. и др. [62] на изогенных линиях Генетической коллекции хлопчатника изучали наследование окраски лепестков цветка. Родительские линии четко различались по окраске венчика. Так, Л-476, Л-480 характеризуются желтой окраской лепестка, а Л-501 – кремовой, Л-477 - светлоантоциановой окраской лепестка. Следует подчеркнуть, что кроме линии Л-477 (антоциановая окраска растений) все остальные линии с зеленой окраской растения.

Гибриды F₁, полученные от скрещивания линий Л-476 с линией Л-501 характеризуются желтой окраской лепестков цветка.

В F₂ происходит расщепление по окраске венчика и образуются два фенотипических класса: растения с желтой окраской лепестка и растения с кремовой окраской лепестка. Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому (табл. 5).

А в другой комбинации скрещивания – Л-480 x Л-477, одна из родительских линий Л-477 имеет светлоантоциановую окраску лепестка, а другая – Л-480 – желтую окраску лепестка.

Растения F₁, полученные от скрещивания этих линий характеризовались желтой окраской у основания лепестков цветка и со светло-антоциановым оттенком верхней части лепестка.

В F₂ наблюдается расщепление по окраске лепестков цветка и выделяются следующие фенотипические группы:

- растения с желтой окраской лепестка;
- растения с желтой окраской у основания лепестков цветка и со светлоантоциановым оттенком верхней части лепестка;
- растения с кремовой окраской лепестка;
- растения со светлоантоциановой окраской лепестка.

Первая и вторая группы были нами объединены в первый, а третья и четвертая во второй фенотипические классы. Соотношение фенотипических классов соответствует 3:1 (табл. 5).

Таблица 5

Наследование окраски лепестков цветка в F₁ и F₂

Материал	n	Окраска лепестков цветка		χ^2	P
		желтая	кремовая* + светлоантоциановая**		
Л-476	57	57	-	-	-
F ₁ Л-476 x Л-501	53	53	-	-	-
F ₂ Л-476 x Л-501	498	367	131*	0,45	0,50-0,20
Л-501	55	-	55*	-	-
Л-480	60	60	-	-	-
F ₁ Л-480 x Л-477	90	90	-	-	-
F ₂ Л-480 x Л-477	566	419	147*+**	0,28	0,80-0,50

Л-477	100	-	100**	-	-
-------	-----	---	-------	---	---

Полученные нами данные показывают, что в первой комбинации (Л-476 х Л-501) скрещивания, желтая окраска является полнодоминирующим признаком, а во второй (Л-480 х Л-477) – неполнодоминирующим признаком и контролируется моногенно.

Судя по литературным данным, ген, контролирующий проявление окраски лепестков цветка, обозначен символом - $Y_1 - y_1$ [68].

Полученные данные показывают, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена. Родительские линии Л-476, Л-480 имеют генотип – Y_1Y_1 , а другие линии Л-501, Л-477 - y_1y_1 . Гибриды $F_1 - Y_1y_1$.

2.4 Наследование окраски пыльцы

Окраска пыльцы хлопчатника бывает оранжево-желтая, желтая, светложелтая и кремовая.

Изучению наследования окраски пыльцы посвящен ряд работ как зарубежных, так и отечественных исследователей.

При внутривидовых и межвидовых скрещиваниях хлопчатника желтая окраска пыльцы доминирует над кремовой, имеет моногенную детерминацию и обозначена геном $P-p$, P_1-p_1 - у *G.hirsutum* L., P_2-p_2 - у *G.barbadense* L. [101, 74, 24, 113, 68].

Турабеков Ш., Рахимов А.К.[60], Фатхуллаева Г.Н., Мусаева С. и др. [62] на изогенных линиях Генетической коллекции хлопчатника изучали наследование окраски пыльцы.

Растения линий Л-475, Л-670 характеризовались желтой окраской пыльцы, а линии Л-662 - кремовой окраской, Л-477 - светлоантоциановой окраской пыльцы.

Гибриды F_1 комбинации (Л-670 х Л-662) характеризовались желтой окраской пыльцы.

В F_2 происходит расщепление с выделением двух фенотипических классов: растения с желтой окраской пыльцы и растения с кремовой окраской пыльцы. Соотношение фенотипических классов близко к 3:1 (табл. 6).

Таблица 6

Наследование окраски пыльцы в F_1 , F_2 , $F_в$

Материал	n	Окраска пыльцы			χ^2	P
		желтая	кремовая	светлоантоциановая		
Л-670	50	50	-	-	-	-
F_1 Л-670 х Л-662	60	60	-	-	-	-
F_2 Л-670 х Л-662	410	291	119	-	3,54	0,20-0.05

Л-662	55	-	55	-	-	-
Л-475	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-475	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-475	598	448	-	150	0,02	0,99-0,95
F _B (Л-477xЛ-475)xЛ-477	66	34	-	32	0,06	0,95-0,80
F _B (Л-477xЛ-475)xЛ-475	69	69	-	-	0,00	1,00
Л-477	100	-	-	100	-	-

Гибриды F₁ комбинации (Л-477 x Л-475) также характеризовались желтой окраской пыльцы.

В F₂ происходит расщепление с выделением двух фенотипических классов: растения с желтой окраской пыльцы и растения со светлоантоциановой окраской пыльцы. Соотношение фенотипических классов близко к 3:1 (табл.6).

Полученные данные по окраске пыльцы показывают, что данный признак контролируется одним геном и это согласуется с литературными данными. Ген, контролирующий проявление окраски пыльцы обозначен символом – P₁- p₁ [68].

Наши данные показывают, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена. Родительские линии – Л-477, Л-662 имеют генотип – p₁p₁, а другие линии – Л-475, Л-670 - P₁P₁. Гибриды F₁ - P₁p₁.

Монофакторальный характер детерминации этого признака подтверждается и данными беккросса.

При беккроссе (Л-477 x Л-475) x Л-477 по окраске пыльцы получено расщепление на два фенотипических класса: растения с желтой окраской пыльцы и светлоантоциановой окраской пыльцы. Их соотношение 1:1. А при скрещивании растений F₁ с доминантной родительской формой - Л-475, все полученные особи имели желтую окраску пыльцы (табл.6).

2.5 Наследование антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Все дикие виды, кроме *G.tomentosum*, имеют в той или иной степени выраженное антоциановое пятно у основания лепестков цветка. Большинство форм, *G.herbaceum*, *G.arboreum*, *G.barbadense*, обладают антоциановым пятном лепестка. Антоциановое пятно имеется и у отдельных разновидностей дикорастущего хлопчатника *G.hirsutum* L., в частности, *ssp mexicanum* V. *nervosum* Mauer, у культивируемых сортов этот признак часто отсутствует [29].

Наследование антоцианового пятна изучали многие исследователи. Большинство из них [101, 95, 90, 24] считают, что антоциановое пятно у основания лепестков цветка проявляет себя как доминантный моногенный (R₂) признак.

Данные других авторов [64, 109, 68] показывают, что этот признак обуславливается двумя генами или комплементарным действием двух аллелей дуплицированного локуса антоциановой пигментации.

У новосветских видов хлопчатника антоциановое пятно лепестков цветка контролируется геном S [73, 80]:

1) Аллель S^B обеспечивает наличие антоцианового пятна, а S- слабое пятно у *G.barbadense* L.;

2) S^H – наличие пятна у *G.hirsutum* L.;

3) S^P – пятно у подвида *G.hirsutum ssp purpurascens* Vaur Stephens Maurer. По мнению Stephens S.G. [111] антоциановая пигментация цветка контролируется серией аллельных генов, которые детерминируют наличие или отсутствие антоцианового пятна. При присутствии обоих генов (G и S) проявляется интенсивное пятно, при одном гене (G) – пятно слабое; при отсутствии же гена (G) проявляется безпятнистость.

При межвидовой гибридизации наблюдается отклонение от теоретически ожидаемого соотношения расщепления в F_2 по признаку антоцианового пятна. Это объясняется аномалиями мейоза у межвидовых гибридов [1, 112, 15, 28].

Мусаев Д.А., Алматов А.С. и др. [39], Фатхуллаева Г.Н., Мусаева С. и др. [62], при изучении наследования «наличия - отсутствия» антоцианового пятна использовали изогенные линии Генетической коллекции хлопчатника. Родительские линии Л-476, Л-480, Л-670 обладали ярко выраженным пятном у основания лепестков цветка, а у линий Л-477, Л-501, и Л-662 пятно отсутствовало. Проведены следующие скрещивания: Л-476 x Л-501; Л-670 x Л-662; Л-480 x Л-477.

Гибриды F_1 , полученные от комбинаций скрещивания Л-476 x Л-501; Л-670 x Л-662 характеризовались наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка. Следует отметить, что гибриды F_1 по площади антоцианового пятна уступают родительским линиям Л-476, Л-670.

В F_2 по признаку «наличие - отсутствие» антоцианового пятна происходит расщепление с выделением двух фенотипических классов: растения с наличием антоцианового пятна (от слабого до самого сильного выражения признака) и растения с отсутствием пятна. Соотношение этих классов близко к теоретически ожидаемому (табл.7).

Таблица 7

Наследование признака «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка в F_1 и F_2

Материал	n	Наличие - отсутствие пятна		Соотношение	χ^2	P
		есть	нет			
Л-476	57	57	-	-	-	-
F_1 Л-476 x Л-501	53	53	-	-	-	-
F_2 Л-476 x Л-501	498	370	128	3:1	0,13	0,80-0,50

Л-501	55	-	55	-	-	-
Л-670	40	40	-	-	-	-
F ₁ Л-670 x Л-662	60	60	-	-	-	-
F ₂ Л-670 x Л-662	410	304	106	3:1	0,159	0,80-0,50
Л-662	45	-	45	-	-	-
Л-480	60	60	-	-	-	-
F ₁ Л-480 x Л-477	90	90	-	-	-	-
F ₂ Л-480 x Л-477	566	533	33	15:1	0,17	0,80-0,50
Л-477	100		100			

Полученные данные показывают, что родительские линии первых двух комбинаций скрещивания отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена, контролирующего наличие антоцианового пятна.

По литературным данным у вида *G.hirsutum* L. ген, контролирующий развитие антоцианового пятна у основания лепестков цветка обозначен символом - R^r₂ R^r₂ [68]. Исходя из этого, можно считать, что генотипы исходных линий Л-476, Л-670 имеют генотип - R^r₂R^r₂, а линии Л-501 и Л-662 - r^r₂r^r₂.

F₁ - R^r₂r^r₂.

В третьей комбинации линия Л-480 с ярко выраженным антоциановым пятном была скрещена с безпятнистой линией Л-477. Гибриды F₁, полученные от скрещивания этих линий также характеризовались наличием антоцианового пятна.

В F₂ происходит расщепление по признаку «наличие - отсутствие» антоцианового пятна с выделением двух фенотипических классов: растения с наличием антоцианового (от слабого до сильно выраженного) пятна и растения с отсутствием пятна. Соотношение этих классов 15:1. Полученные данные близки к теоретически ожидаемому (табл.7).

Дигенный характер расщепления в F₂ говорит о том, что родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию двух генов, контролирующих наличие антоцианового пятна у основания лепестков цветка. Второй ген антоцианового пятна нами обозначен символом - R₂^{PS} (Red petal spot) [45].

Таким образом, родительские линии имеют следующие генотипы: Л-480 - R^r₂R^r₂R₂^{PS}R₂^{PS}, Л-477 - r^r₂r^r₂r^r₂^{PS}r^r₂^{PS}.

2.6 Наследование формы прицветника

Прицветники в роде *Gossypium* L. отличаются большим разнообразием форм и размеров.

Green J.M. [71] описывает один рецессивный мутантный ген, вызывающий закрученный прицветник.

Lewis C.F. [96], произведя скрещивания между растениями с круглыми листьями, незакрученными прицветниками и с некруглыми

листьями, с закрученными прицветниками, получил в F_1 , растения, которые имели некруглый лист и незакрученный прицветник. В F_2 автором получено пять фенотипических классов с соотношением 9:3:1:2:1. На основе анализа данных автор полагает, что круглый лист и закрученный прицветник являются рецессивными признаками и гены, контролирующие их, обозначены соответственно символами - *rl* и *fg*.

Турабеков Ш., Мусаева С., Мусаев Д.А. [58] исследовали наследование формы и площади прицветника при межлинейных скрещиваниях Генетической коллекции хлопчатника *G.hirsutum* L. Как показали результаты их исследований, признак «узкий, закрученный прицветник» имеет рецессивный характер наследования. Анализируя наследование площади прицветника, авторы полагают, что форму прицветника обуславливает один основной ген. Площадь прицветника определяют дополнительные гены на фоне основного гена.

Позднее на изогенных линиях Генетической коллекции изучено наследование данного признака [60, 43, 47]. Были использованы следующие линии: Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-477, Л-501. Линия Л-477 характеризуется узкой, закрученной формой прицветника - типа «frego», а остальные линии – Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 обладали сердцевидной формой прицветника.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания линий Л-477 с линиями Л-110, Л-475, Л-479, Л-480 обладали сердцевидной формой прицветника. Аналогичная картина наблюдалась и у гибридов F_1 комбинации Л-480 x Л-477.

Следовательно, сердцевидная форма прицветника полностью доминирует над узкой формой прицветника.

Во втором поколении происходит расщепление по форме прицветника и образуются два фенотипических класса: растения с сердцевидной формой прицветника и растения с узкой формой прицветника. Соотношение этих классов близко к теоретически ожидаемому (табл. 8).

Полученные данные показывают, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена, контролирующего формы прицветника. Доминантный аллель этого гена - *Fg* обуславливает развитие сердцевидной формы прицветника. Исходная линия Л-477 имеет генотип - *fgfg*, а линии - Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 - *FgFg*. Гибриды F_1 - *Fgfg*.

Монофакторальный характер детерминации этого признака подтверждается и данными беккросса.

При беккроссе (Л-477 x Л-475) x Л-477, в их потомстве по форме прицветника получено расщепление на два фенотипических класса: растения с сердцевидной формой прицветника и узкой формой прицветника. Их соотношение 1:1 (табл. 8). А при скрещивании растений F_1 комбинаций Л-477 x Л-110, Л-477 x Л-475, Л-477 x Л-479, Л-477 x Л-501 соответственно с доминантными родителями – Л-110, Л-475, Л-479, Л-501 все полученные особи были с сердцевидной формой прицветника.

2.7 Наследование признака «наличие-отсутствие» листовых нектарников

Meyer J.R. and Meyer V.G. [100] в своих работах сообщают о переносе свойства безнектарниковости в *G.hirsutum.L.*, где обнаружили, что дубликатные гены pe_1pe_2 – рецессивы и контролируют экспрессию этого признака.

Holder D.S., Jenkins J.N. and Maxwell F.G. [87] установили, что гены pe_1 и gl_2 находятся в одной группе сцепления, а гены pe_2 и gl_3 в другой.

Турабеков Ш., Мусаева С. [59], изучая наследование признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников при скрещивании линии Л-477 (отсутствие листовых нектарников) с линиями Л-453, Л-454, Л-478 (наличие листовых нектарников) показали, что родительские линии по анализируемому признаку имеют дигенное различие.

Таблица 8

Наследование формы прицветника в F₁ и F₂ и F_B

Материал	n	Формы прицветника		Соотношение	χ^2	P
		сердцевидная	узкая-«frego»			
Л-477	100	-	100	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-110	90	90	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-110	422	331	91	3:1	2,65	0,20-0,05
F _B (Л-477x Л-110)xЛ-110	312	312	-	1:0	0,00	1,00
Л-110	112	112	-	-	-	-
Л-475	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-475	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-475	598	464	134	3:1	2,14	0,20-0,05
F _B (Л-477 x Л-475)xЛ-477	66	36	30	1:1	0,54	0,50-0,20
F _B (Л-477 x Л-475)xЛ-475	69	69	-	1:0	0,00	1,00
Л-479	51	51	-	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-479	46	46	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-479	360	270	90	3:1	0,00	1,00
F _B (Л-477x Л-479)xЛ-479	108	108	-	1:0	0,00	1,00
Л-480	60	60	-	-	-	-
F ₁ Л-480 x Л-477	90	90	-	-	-	-
F ₂ Л-480 x Л-477	566	439	127	3:1	1,98	0,20-0,05
Л-501	55	55	-	-	-	-

F ₁ Л-477 x Л-501	50	50	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-501	340	247	93	3:1	1,00	0,50-0,20
F _B (Л-477 x Л-110)xЛ-501	112	112	-	1:0	0,00	1,00

Рахимов А.К., Турабеков Ш., Мусаев Д.А., Фатхуллаева Г.Н., Мусаева С.Т. [46]; Рахимов А.К., Турабеков Ш. [47] с использованием той же линии Л-477 (отсутствие листовых нектарников) и линий Л-110, Л-475 (наличие листовых нектарников) изучали наследование этого признака.

Гибриды F₁, полученные от комбинаций скрещивания Л-477 x Л-110, Л-477 x Л-475 характеризовались наличием листовых нектарников.

В F₂ по признаку «наличие - отсутствие» листовых нектарников наблюдалось расщепление с выделением двух фенотипических классов: растения с наличием листовых нектарников и растения без нектарников. Соотношение фенотипических классов близко 15:1 (табл. 9).

Таблица 9

**Наследование признака «наличие - отсутствие»
листовых нектарников**

Материал	n	Наличие нектарников	Отсутствие нектарников	Соотношение	χ^2	P
Л-477	100	-	100	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-110	90	90	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-110	422	395	27	15:1	0,015	0,99-0,95
F _B (Л-477 x Л-110)xЛ-110	312	312	-	1:0	0,00	1,00
Л-475	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-475	100	100	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-475	598	562	36	15:1	0,053	0,95-0,80
F _B (Л-477 x Л-475)xЛ-477	66	52	14	3:1	0,520	0,50-0,20
F _B (Л-477 x Л-475)xЛ-475	69	69	-	1:0	0,00	1,00

По литературным данным у вида *G.hirsutum* L. этот признак имеет дигенный контроль и отсутствие листовых нектарников обуславливается гомозиготным состоянием рецессивных аллелей двух генов [100].

Анализ беккроссированных растений показал: когда F₁ (Л-477 x Л-475) повторно скрещивались с рецессивным родителем Л-477, в их потомстве по признаку «наличие - отсутствие» листовых нектарников наблюдались два

фенотипических класса: растения с наличием нектарника и растения без нектарника. Соотношение фенотипических классов 3:1 (табл. 9).

На основе анализа полученных данных по изучению F_2 , F_B считаем, что их родительские линии различались по аллельному состоянию двух генов: Ne_1-ne_1 и Ne_2-ne_2 . Соответственно родительские линии имеют следующие генотипы: Л-477 - $ne_1ne_1ne_2ne_2$; Л-110, Л-475 - $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2$. Гибриды F_1 являются дигетерозиготными и обладают генотипом - $Ne_1ne_1Ne_2ne_2$.

2.8 Наследование признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок

Специфический пигмент хлопчатника госсипол сосредоточен в госсипольных железках, размером от 100 до 400 мкм, имеющих яйцевидно-сферическую форму [48]. Госсипольные железки наблюдаются на стеблях, листьях, в цветочных почках, на раскрывшихся коробочках, семенах и других органах хлопчатника. Госсипол, имея эволюционное значение, способствует устойчивости хлопчатника к различным вредителям. С этой точки зрения изучение наследования признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок представляет как теоретический, так и практический интерес.

Изучению наследования данного признака посвящен ряд работ зарубежных и отечественных исследователей.

Mc Michael S.C. [102] описывает мутантный ген gl_1 , который в гомозиготном рецессивном состоянии контролирует отсутствие железок на стебле и коробочке. Этот же автор [103] обнаружил мутагенную форму у хлопчатника *Upland* и установил, что признак безжелезистости наземной части растений и семян контролируется рецессивными генами gl_2 , gl_3 . Позднее он [104] описал аллель Gl_1^y , который имеет промежуточную экспрессию.

Lee J.A. [97, 98] установил 4 локуса (Gl_1-Gl_4), участвующих в образовании пигментных желез на листьях хлопчатника *Upland*. Для нормального проявления фенотипа необходимо функционирование двух из четырех аллелей. На основе межвидовых скрещиваний автор полагает, что gl_2 и gl_3 локализованы соответственно в А и Д геномах.

Lee G.A. [99] на двух линиях вида *G.barbadense L.* изучал влияние аллели локусов (Gl_2 , Gl_3) на накопление госсипола в семенах. Он установил, что оба этих локуса производят сходное количество госсипола, но у *G.hirsutum L.* экспрессия локуса Gl_2 интенсивнее, чем локуса Gl_3 .

Турабеков Ш., Мусаева С. [59] на межлинейных гибридах изучали наследование госсипольных железок на стебле хлопчатника и пришли к выводу, что признак «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле хлопчатника имеет моногенную природу.

Рахимов А.К., Турабеков Ш. [43]; Рахимов А.К.[44] на гибридах F_1 , F_2 , F_B , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-479, изучали наследование

«наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке хлопчатника.

Линия Л-477 характеризуется наличием госсипольных железок на стебле и коробочке хлопчатника. Линия Л-479 отличается отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке растения.

Гибриды F₁ характеризуются наличием госсипольных железок на стебле и коробочке растения. В F₂ происходит расщепление по признаку «наличие - отсутствие» госсипола и выделяются два фенотипических класса:

- растения с наличием госсипольных железок на стебле и коробочке;
- растения с отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке.

Соотношение фенотипических классов близко к 3:1 (табл. 10).

При беккроссе (Л-477 x Л-479) x Л-479 в их потомстве по «наличию-отсутствию» госсипольных железок наблюдается расщепление на два фенотипических класса: растения с наличием госсипольных железок; растения без госсипольных железок. Их соотношение 1:1 (табл. 10).

Полученные данные показывают, что «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке растений имеет моногенное контролирование и наследуется по типу полного доминирования. Монофакторальное контролирование признака «наличие-отсутствие» госсипольных железок подтверждается и данными беккросса (табл. 10).

Таблица 10

Наследование признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок в F₁, F₂, F_B

Материал	n	Наличие госсип. железкок	Отсутст вие госсип. железкок	Соотн оше ние	χ^2	P
Л-477	100	100	-	-	-	-
F ₁ Л-477 x Л-479	46	46	-	-	-	-
F ₂ Л-477 x Л-479	360	263	97	3:1	0,726	0,50-0,20
F _B (Л-477x Л-479)xЛ-479	108	54	54	1:1	0,00	1,00
Л-479	51	-	51	-	-	-

В литературе рецессивный ген, контролирующий отсутствие госсипольных железок на стебле и коробочке обозначен символом – gl_1 [102].

Родительские линии в наших экспериментах отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена. Линия Л-477 имеет генотип G_1G_1 , а линия Л-479 - gl_1gl_1 .

2.9 Наследование формы листовой пластинки

Как известно, листовая пластинка является основным органом, где происходят фотосинтез, дыхание и транспирация, которые и определяют

биологическую и хозяйственную урожайность растений. Поэтому изучение генетической обусловленности структурных (морфологических, анатомических) и функциональных особенностей листовой пластинки следует отнести к числу наиболее актуальных проблем современной генетики растений.

Изучение генетики формы листовой пластинки представляет интерес не только для селекции, но и для филогении хлопчатника.

По литературным данным [79, 29, 26] у амфидиплоидного хлопчатника *Gossypium hirsutum* L., как правило, встречаются две формы листьев – пальчатодольчатая, пальчаторассеченная. Растения сортов этого вида, высеваемые в хлопковых зонах мира, обладают пальчатодольчатой формой листьев. Сорта и образцы с пальчаторассеченной формой листовой пластинки встречаются очень редко. По отдельным сведениям [101, 20, 35] в виде спонтанных мутантов отмечены, хотя исключительно редко, образцы хлопчатника *G.hirsutum* L. с листьями, имеющими слабовыраженные лопасти без заостренных верхушек (round leaf - округлый лист), а также с листьями цельной формы (полное отсутствие лопастей).

Как показывает анализ литературы по наследованию признака формы листа [101, 70, 116, 79, 63, 83, 108, 110, 22, 35, 37, 38, 2, 3, 7, 10, 11] пальчаторассеченная и пальчатодольчатая формы детерминируются аллельным состоянием одного гена с неполным доминированием пальчаторассеченной формы листа.

Результаты работ по отдалённой межвидовой гибридизации [32] показали, что у гибридов, полученных от скрещивания аллополиплоидного вида *G.barbadense* L. и диплоидного вида *G.trilobum*, пальчаторассеченная форма листа дикого вида также наследуется с участием одного неполнодоминирующего гена.

Данные Мусаева Д.А. [36], полученные по изучению формы листа на линиях Генетической коллекции подтверждают выводы предшественников о генетической детерминации этого признака (табл. 11). В то же время ему удалось показать, что признак «наличие дополнительных лопастей» (крупных зубцов) на главной дольке, характерный для пальчаторассеченных листьев контролируется взаимодействием гена $O_1 - o_1$ и двух дополнительных генов $O_{11} - o_{11}$ и $O_{12} - o_{12}$, функционирующих по типу полимерии. При этом полимерные гены функционируют при наличии в генотипе доминантных аллелей основного гена O_1 . Рecessивная гомозиготность по гену o_1o_1 полностью блокирует их действие. Благодаря этой особенности взаимодействия генов на фоне пальчатодольчатой формы листовой пластинки дополнительные лопасти не развиваются.

Таблица 11

Расщепление по форме листа у межлинейных гибридов F_2

Материал	n	Генотип по форме листа			Соотношение	χ^2	P
		O_1O_1	O_1o_1	o_1o_1			

Л-15	50	-	-	50	-	-	-
F ₂ Л-15 x Л-13	768	178	415	175	1:2:1	5,08	0,20-0,05
F ₂ Л-13 x Л-15	320	83	155	82	1:2:1	0,32	0,95-0,80
Л-13	50	50	-	-	-	-	-
F ₂ Л-13 x Л-70	567	118	298	151	1:2:1	5,3	0,20-0,05
F ₂ Л-70 x Л-13	588	139	313	136	1:2:1	2,48	0,50-0,20
Л-70	50	-	-	50	-	-	-

Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. [3] путем самоопыления и отбора из мутантной формы Аз-50 выделили линию Л-501 гомозиготную по признаку – цельнокраяная форма листа. Эта линия была скрещена с линией Генетической коллекции хлопчатника с пальчаторассеченной и пальчатодольчатой формами листа.

2.9.1 Скрещивания линий пальчатодольчатой с пальчаторассеченной формами листовой пластинки

Для изучения наследования формы листовой пластинки были взяты линии Л-15 и Л-463 с пальчатодольчатой и Л-13, Л-73 с пальчаторассеченной формами.

Гибридные растения F₁ (Л-13 x Л-15) и (Л-463 x Л-73) характеризовались промежуточными – пальчатораздельными листьями (табл. 12, рис. 5).

Анализ F₂ показал, что по изучаемому признаку можно выделить три четких фенотипических класса: растения с пальчаторассеченными, пальчатораздельными и пальчатодольчатыми листьями. Наблюдаемое расщепление соответствует теоретически ожидаемому (табл. 12), что подтверждает мнение наших предшественников [79, 25, 1, 36] о моногенном их различии.

Таблица 12

Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчатодольчатой и пальчаторассеченной формами в F₁, F₂ и F_в

Материал	n	Форма листа			Соотношение	χ^2	P
		пальчатора ссеченная	пальчатора здельная	пальчато- дольчатая			
Л-15	100	-	-	100	-	-	-
F ₁ Л-13 x Л-15	100	-	100	-	-	-	-
F ₂ Л-13 x Л-15	320	83	155	82	1:2:1	0,32	0,95-0,80

F _B (Л-13хЛ-15)хЛ-15	120	-	62	58	1:1	0,13	0,80-0,50
Л-13	100	100	-	-	-	-	-
Л-463	100	-	-	100	-	-	-
F ₁ Л-463 х Л-73	100	-	100	-	-	-	-
F ₂ Л-463 х Л-73	254	64	131	59	1:2:1	0,45	0,80-0,50
F _B (Л-463хЛ-73)хЛ-463	93	-	44	49	1:1	0,27	0,80-0,50
F _B (Л-463хЛ-73)хЛ-73	49	23	26	-	1:1	0,18	0,80-0,50
Л-73	100	100	-	-	-	-	-

2.9.2 Скрещивания линий с пальчатодольчатой и цельной формами листовой пластинки

Для изучения наследования листовой пластинки «пальчатодольчатая» х «цельная» были взяты линии Л-70, Л-463 с пальчатодольчатыми и Л-501 с цельными листьями.

Гибридные растения F₁ (Л-70 х Л-501) и (Л-463 х Л-501) характеризовались трехлопастной формой. В F₂ в обеих комбинациях скрещивания выявлено 3 фенокласса: растения с цельными, трехлопастными и пальчатодольчатыми листьями в соотношении, близком к 1:2:1 (табл. 13, рис. 6).

Результаты анализа потомства беккрасса подтверждают, что линии Л-70, Л-463 по отношению к Л-501 имеют также моногенное различие.

НАСЛЕДОВАНИЕ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У ХЛОПЧАТНИКА

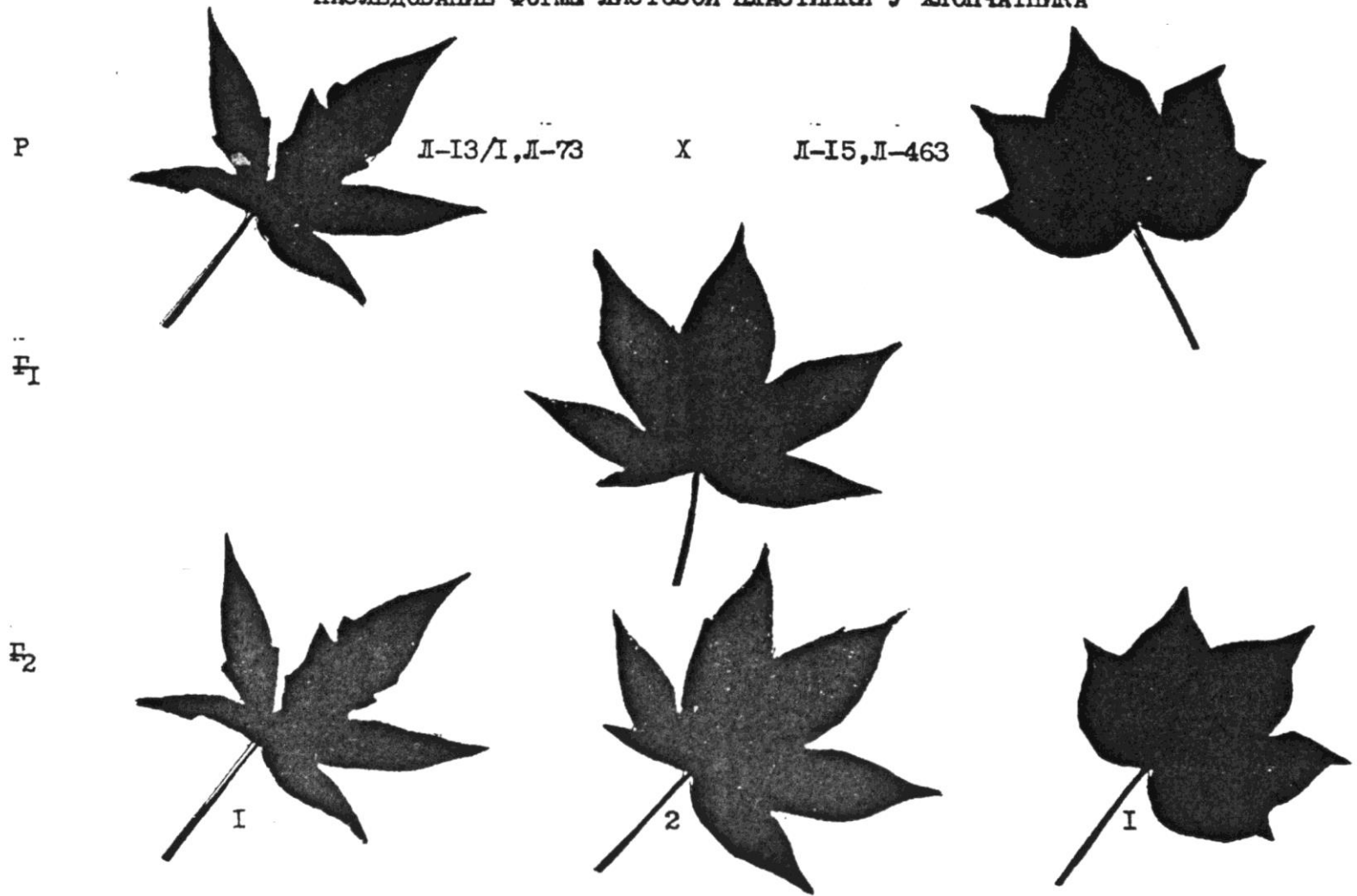


рис. 5

НАСЛЕДОВАНИЕ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У ХЛОПЧАТНИКА

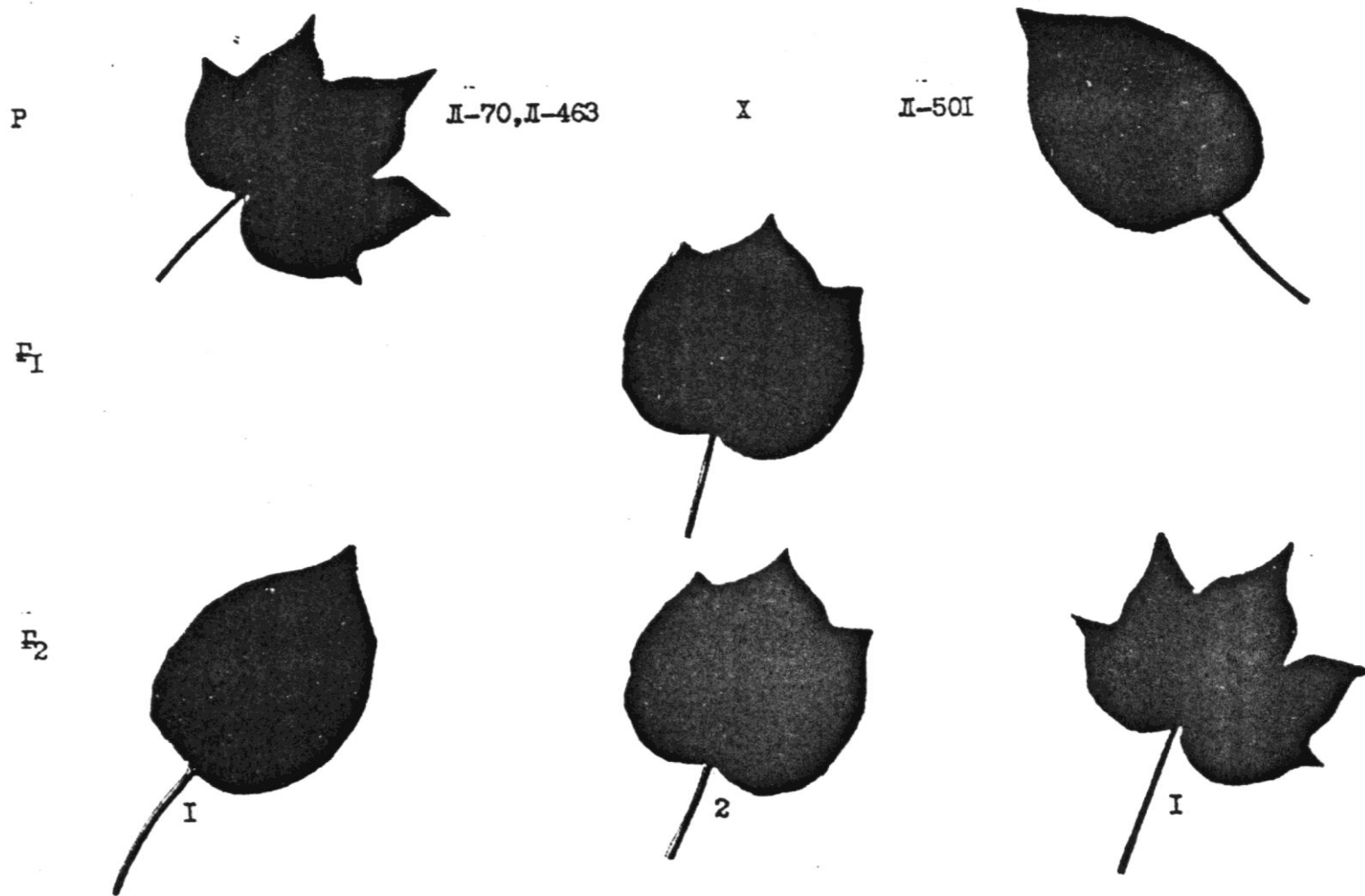


рис. 6

**Наследование формы листовой пластинки при скрещивании
линий с пальчатодольчатой и цельной формами в F₁, F₂ и F_B**

Материал	n	Форма листа			Соотношение	χ^2	P
		цельная	трехлопа стная	пальчато дольчатая			
Л-70	100	-	-	100	-	-	-
F ₁ Л-70 x Л-501	100	-	100	-	-	-	-
F ₂ Л-70 x Л-501	732	161	370	201	1:2:1	4,46	0,20-0,05
F _B (Л-70xЛ-501)xЛ-70	145	-	77	68	1:1	0,56	0,50-0,20
F _B (Л-70xЛ-501)xЛ-501	124	66	58	-	1:1	0,52	0,50-0,20
Л-501	100	100	-	-	-	-	-
F ₁ Л-501 x Л-463	100	-	100	-	-	-	-
F ₁ Л-463 x Л-501	100	-	100	-	-	-	-
F ₂ Л-463 x Л-501	415	86	216	113	1:2:1	4,21	0,20-0,05
F _B (Л-463xЛ-501)xЛ-463	243	-	134	109	1:1	2,57	0,20-0,05
Л-463	100	-	-	100	-	-	-

**2.9.3 Скрещивания линий с пальчаторассеченной и цельной
формами листовой пластинки**

Гибридные растения F₁ (Л-73 x Л-501), (Л-13-1 x Л-501) характеризовались необычной для обеих родителей трехраздельной формой листовой пластинки (табл. 14, рис. 7). В F₂ в обеих комбинациях скрещивания имеет место сложное расщепление с выделением семи фенокласов – растения с цельными, трехлопастными, трехрассеченными, трехраздельными, пальчаторассеченными, пальчатораздельными и пальчатодольчатыми листьями.

Как видно из данных таблицы 14, соотношение этих классов было близко 4:2:4:2:1:2:1. Такое расщепление можно наблюдать, когда гетерозиготное состояние двух неаллельных генов обуславливает промежуточное выражение признака, а доминантное гомозиготное состояние одного гена блокирует функцию второго неаллельного гена независимо от его аллельного состояния.

В целях выявления количества генов и их взаимодействия были произведены различные типы беккроссов – на линии, имеющие цельную, пальчаторассеченную и пальчатодольчатую формы листовой пластинки.

Как видно из данных таблицы 14, при беккроссе на линию Л-501 с цельными листьями (Л-73 x Л-501) x Л-501, (Л-13-1 x Л-501) x Л-501

выделяются три фенокласса: цельный, трехлопастной и трехраздельный.
Соотношение этих классов 2:1:1.

Таблица 14

**Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий
с пальчаторассеченной и цельной формами в F₁, F₂ и F_B**

Материал	n	Форма листа							Соотношение	χ^2	P
		цель- ная	т/ лоп.	т/ разд.	т/ расс.	п/ расс.	п/ разд.	п/ дол			
Л-73	100					100			-	-	-
Л-501	100	100							-	-	-
F ₁ Л-73 x Л-501	100			100					-	-	-
F ₂ Л-73 x Л-501	771	152	109	203	100	51	102	54	4:2:4:2:1:2:1	13,34	0,05-0,01
F _B (Л-73 x Л-501)x Л-47	84		24	14			24	22	6:6:1:2:1	4,59	0,50-0,20
F _B (Л-73 x Л-501)x Л-501	120	60	35	25					1:1:1:1	3,23	0,50-0,20
F _B (Л-73 x Л-501)x Л-73	206			51	52	44	59		2:1:1	1,67	0,50-0,20
Л-47	100							100	1:1:1:1	1,11	0,80-0,50
F ₁ Л-13-1 x Л-501	100			100					-	-	-
F ₂ Л-13-1 x Л-501	379	98	45	107	35	24	41	29	4:2:4:2:1:2:1	7,10	0,50-0,20
F _B (Л-13-1x Л-501)x Л-47	39		8	10			4	17	6:6:1:2:1	2,06	0,80-0,50
F _B (Л-13-1x Л-501)xЛ-13-1	197			39	51	59	48		1:1:1:1	9,15	0,05-0,01
F _B (Л-13-1x Л-501)xЛ-501	190	88	52	50					1:1:1:1	4,33	0,50-0,20
Л-13-1	100					100			2:1:1	1,07	0,80-0,50
									-	-	-

НАСЛЕДОВАНИЕ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У ХЛОПЧАТНИКА



рис. 7

При беккроссе на линии Л-73 и Л-13-1 с пальчаторассеченной формой листа (Л-73 x Л-501) x Л-73 и (Л-13-1 x Л-501) x Л-13-1 выявляются не три, а четыре класса: трехраздельный, трехрассеченный, пальчаторассеченный, пальчатораздельный. Наблюдается расщепление близко к теоретически ожидаемому 1:1:1:1.

При беккроссе на линию Л-47 обнаруживаются четыре фенокласса по форме листовой пластинки, но в другом наборе: трехлопастной, трехраздельный, пальчатораздельный и пальчатодольчатый в соотношении близком к теоретически ожидаемому 1:1:1:1.

Анализ растений F_3 показал, что цельная, пальчаторассеченная и пальчатодольчатая формы не дают расщепление и являются гомозиготами, а трехрассеченная, трехраздельная, трехлопастная и пальчатораздельная являются гетерозиготами и расщепляются согласно гипотезе.

На основе изучения поведения гибридов F_1 , F_2 и F_3 комбинаций скрещивания «пальчатодольчатая x пальчаторассеченная», «пальчатодольчатая x цельная», «пальчаторассеченная x цельная», а также беккроссов показано, что у хлопчатника *G.hirsutum* L. благодаря взаимодействию генов $In^1 - in^1$ и $O_1 - o_1$ при различных аллельных состояниях могут формироваться растения с семью различными формами листовой пластинки: цельная - In^1In^1-- , трехлопастная - $In^1in^1o_1o_1$, трехраздельная - $In^1in^1O_1O_1$, трехрассеченная - $In^1in^1O_1O_1$, пальчаторассеченная - $in^1in^1O_1O_1$, пальчатораздельная - $in^1in^1O_1o_1$, пальчатодольчатая - $in^1in^1o_1o_1$.

В первых двух комбинациях родительские линии имеют моногенное различие, в результате чего в F_2 имеет место моногенное расщепление.

Схему взаимодействия генов можно представить следующим образом:

1) Р пальчатодольчатая x пальчаторассеченная
(Л-15, Л-463) (Л-73, Л-13-1)

$in^1in^1o_1o_1$ $in^1in^1O_1O_1$

F_1 - пальчатораздельная
 $in^1 in^1 O_1o_1$

F_2 $in^1in^1O_1O_1$ - пальчаторассеченная - 1
 $in^1in^1O_1o_1$ - пальчатораздельная - 2
 $in^1in^1o_1o_1$ - пальчатодольчатая - 1

2) Р пальчатодольчатая x цельная
(Л-70, Л-463) (Л-501)

$in^1in^1o_1o_1$ $In^1In^1o_1o_1$

F_1 - трехлопастная
 $In^1in^1o_1o_1$

F_2 $In^1In^1o_1o_1$ - цельная - 1
 $In^1in^1o_1o_1$ - трехлопастная - 2
 $in^1in^1o_1o_1$ - пальчатодольчатая - 1

Родительские линии с пальчаторассеченной и цельной формами листовой пластинки имеют дигенное различие. Благодаря наличию взаимодействия – эпистаз, в F_2 выявляются семь феноклассов.

Взаимодействие генов можно представить так:

Р пальчаторассеченная х цельная
 (Л-73, Л-13-1) (Л-501)
 $in^1in^1O_1O_1$ $In^1In^1O_1O_1$

F₁ - трехраздельная

$In^1in^1O_1O_1$

F₂ In^1In^1 .. - цельная - 4
 $In^1in^1O_1O_1$ - трехлопастная - 2
 $In^1in^1O_1O_1$ - трехраздельная - 4
 $In^1in^1O_1O_1$ - трехрассеченная - 2
 $in^1in^1O_1O_1$ - пальчатодольчатая - 1
 $in^1in^1O_1O_1$ - пальчатораздельная - 2
 $in^1in^1O_1O_1$ - пальчаторассеченная - 1.

На основе анализа трех комбинаций скрещивания - пальчаторассеченная х пальчатодольчатая; пальчатодольчатая х цельная; пальчаторассеченная х цельная установлено, что в первых двух комбинациях имеет место моногенный и в третьей – дигенный характер различий исходных родительских линий по форме их листовой пластинки.

На основе экспериментальных данных по F₁, F₂ и F_B в трех комбинациях скрещивания можно предположить, что форма листовой пластинки у хлопчатника *G.hirsutum* L. контролируется взаимодействием не менее чем двух аллельных генов:

- 1) ген цельнолистности - In^1 - in^1 ;
- 2) ген рассеченнолистности (пальчаторассеченный) - O_1 - o_1 .

Их двойной рецессив ($in^1in^1o_1o_1$) обуславливает пальчатодольчатую форму листа.

В их функционировании имеет место следующая соподчиненность: при доминантной гомозиготности гена In^1 второй его компонент - ген O_1 независимо от аллельного состояния не функционирует и лист при этом фенотипически будет цельным. Рецессивная гомозиготность гена In^1 (in^1in^1) способствует функционированию гена O_1 .

Ген O_1 при доминантном гомозиготном состоянии обуславливает развитие пальчаторассеченной, в гетерозиготном – пальчатораздельной форм листьев. В случае дигетерозиготности генов $In^1in^1O_1o_1$ проявляется трехраздельная форма листовой пластинки. Если в генотипе особей доминантная гомозиготность гена O_1 сочетается с гетерозиготностью гена In^1 ($In^1in^1O_1O_1$), фенотипически развивается трехрассеченная форма листа.

Возникновение у хлопчатника мутанта с цельной формой листовой пластинки является следствием обратной спонтанной мутации гена $in^1 \rightarrow In^1$.

2.10 Наследование окраски волокна

Волокно и подпушек у хлопчатника бывают белым и разных оттенков: грязно-белого, кремового, розоватого, золотисто-бронзового, от бурого до красновато-бурого, а также зеленоватой, зеленой, изумрудной и сине-зеленой окраски. [29].

Наследование окраски волокна на сортовом материале изучали многие зарубежные и отечественные исследователи [64, 117, 76, 88, 24, 105, 106, 107, 86, 65, 30, 53, 42, 55 и др.]. Большинство из них считают, что окрашенное волокно (бурое, красноватое, зеленое) неполно доминируют над белой и контролируется моногенно.

Kamel S.A. и Omran A.O. [89], El-Fawal M.A., Abdel-Bary A.A., Bishr. M.A. [67]; Симонгулян Н.Г. и Мухамедханов У.Х. [51, 52] полагают, что бурая окраска волокна контролируется тремя парами генов, функционирующих по типу комплементарного взаимодействия.

Мусаев Д.А. [36] при изучении генетики признака «наличие - отсутствие бурой окраски волокна» скрещивал линию Л-3 Генетической коллекции с бурой окраской волокна с линией Л-47 с белым волокном. Гибриды F_1 характеризовались кремовой окраской волокна, т.е. промежуточным выражением признака. В гибридной популяции F_2 наблюдалось расщепление особей на три фракции:

- а) с бурым волокном – 438 особи;
- б) с кремовым волокном – 928 особи;
- в) с белым волокном – 461 особи.

Соотношение близко 1:2:1 ($\chi^2 = 1,39$; $p = 0,50 - 0,20$).

Касательно генетической детерминации данного признака, автор полагает, что бурая окраска волокна контролируется одним геном в доминантном гомозиготном состоянии ($Br^{Li}Br^{Li}$). Рecessивный аллель этого гена в гомозиготе детерминирует отсутствие бурой окраски волокна (белое волокно). Этот же ген в гетерозиготном состоянии ($Br^{Li}br^{Li}$) обеспечивает промежуточное выражение изучаемого признака.

2.11 Выявление и генетический анализ некоторых «потенциальных» генов волокна у безволоконистых линий хлопчатника

В процессе генетического анализа наследования урожайности волокна и типов подпушка семян нами был установлен факт наличия в генотипе абсолютно голосемянных линий, у которых отсутствует и подпушек и волокно, в скрытом «ископаемом» состоянии гены, контролирующие развитие таких признаков волокна как окраска и длина. Касаясь причин подобного явления Ч.Дарвин писал, что оплодотворенный развивающийся зародыш, «...помимо видимых изменений...полон невидимых признаков (скрытые признаки). Эти признаки, как буквы, написанные на бумаге невидимыми чернилами, готовы развиваться, как только организация будет нарушена некоторыми известными или неизвестными условиями» [19].

Подобные гены были обнаружены в процессе генетического анализа гибридов от скрещивания линий генетической коллекции Л-70 и Л-47, Л-40 [56, 57]. Л-70 характеризуется отсутствием и подпушка и волокна, тогда как линии Л-47 и Л-40 наличием подпушка и волокна. Волокно у линии Л-47 белое, а у Л-40 – бурое.

Растения F_1 , полученные от скрещивания линии Л-70 и Л-47 характеризовались белым волокном. В F_2 происходило расщепление по типам подпушка семян, а также по выходу волокна (от 0% до 36%) . Среди волокнистых растений F_2 по окраске волокна не происходит расщепление. Они имели белое волокно (рис. 8).

Растения F_1 (Л-70 x Л-40) имели промежуточную (кремовую) окраску волокна. В F_2 происходило расщепление по типам подпушка семян, а также по выходу (урожайности) волокна (от 0% до 36%). Среди волокнистых растений F_2 по окраске волокна наблюдалось моногенное расщепление (в случае неполного доминирования), было выделено три фенотипических класса: белый: кремовый: бурый в соотношении близком 1:2:1 (в абсолютных цифрах 246:468:232), соответственно при значении $\chi^2=0,52$; $P \geq 0,50$ (рис. 8).

Путем многолетнего самоопыления и отбора в потомстве гибридов этой комбинации была выделена абсолютно голосемянная (без подпушка и без волокна) линия Л-77, у которой в скрытом состоянии предположительно находится доминантная аллель гена бурой окраски волокна. Для доказательства сказанного линия Л-77 была скрещена с беловолокнистой линией Л-14. Растения F_1 характеризовались, как и F_1 (Л-70 x Л-40), кремовой окраской волокна. В F_2 , как и в предыдущей комбинации, среди волокнистых растений по окраске волокна наблюдалось расщепление на три фенотипа с соотношением – 1 белый : 2 кремовый : 1 бурый (рис. 9).

На основе генетического анализа этих двух комбинаций скрещивания можно заключить, что в генотипе безволокнистых линий в «скрытом» ископаемом состоянии находится соответствующая аллель окраски волокна: у линии Л-70 в рецессивном гомозиготном состоянии ($br^{Li}br^{Li}$) и у линии Л-77 – в доминантном гомозиготном ($Br^{Li}Br^{Li}$) состоянии.

Таким же образом было доказано наличие в генотипе безволокнистых линий генов, контролирующих длину волокна.

В работах Мусаевой С. [40], Мусаевой С., Мусаева Д.А. [41] анализ генетической структуры длины волокна осуществлен на линиях Генетической коллекции при фенотипически альтернативном выражении признака «наличие - отсутствие» волокна. При этом в качестве скрещивания была взята анализируемая линия Л-453, а также линия - анализатор Л-73. У последней волокно отсутствует, следовательно, длина волокна равна нулю. У линии Л-453 показатель длины волокна составил $27,38 \pm 0,16$ мм. Растения F_1 комбинации (Л-73 x Л-453) по длине волокна были близки к родительской линии, имеющей волокно (рис. 10). Растения F_2 можно было разделить на две группы: рецессивную (без волокна) и доминантную (с волокном). Интересно отметить, что между рецессивной и доминантной группой имелся разрыв, т.е. наблюдалось выпадение блока начальных классов доминантной группы. Причем такое нарушение имело место только среди растений с голыми семенами, а у опушенносемянных растений этот признак наследовался по типу полимерии, образуя непрерывный ряд изменчивости. Такой характер расщепления растений F_2 свидетельствует о том, что в генотипе

абсолютноголосемянной линии Л-73 в потенциальном - нереализованном состоянии находятся гены,

**Выявление и генетический анализ «потенциальных» генов
волосяного покрова семян**

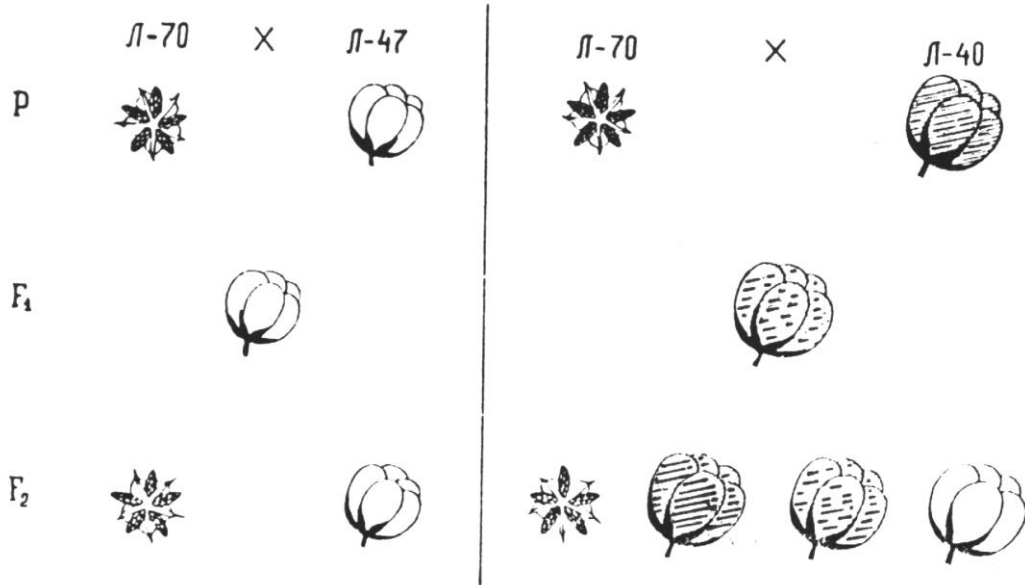


рис. 8

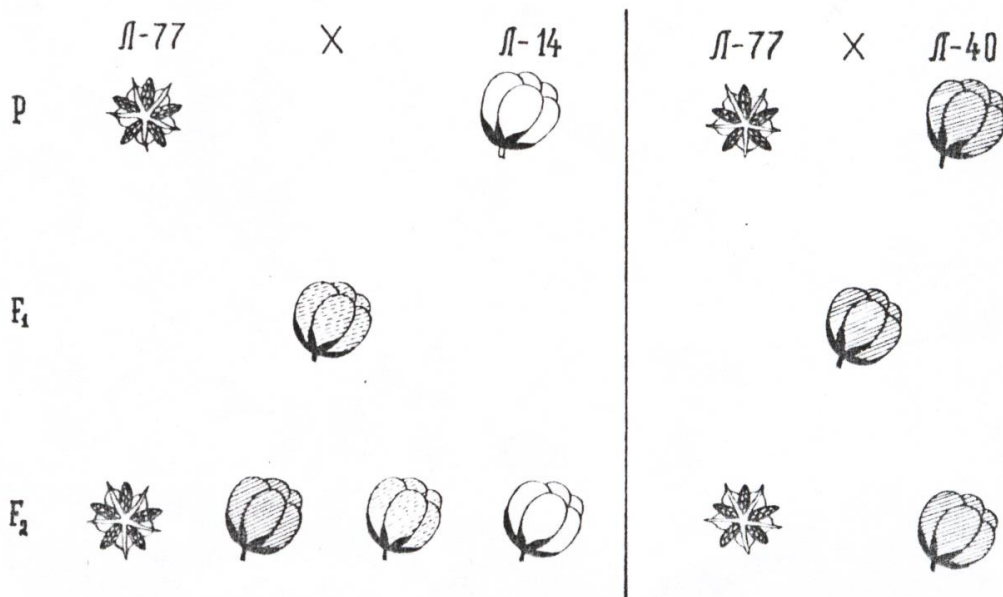


рис. 9

Наследование длины волокна при скрещивании линий Л-73 и Л-453

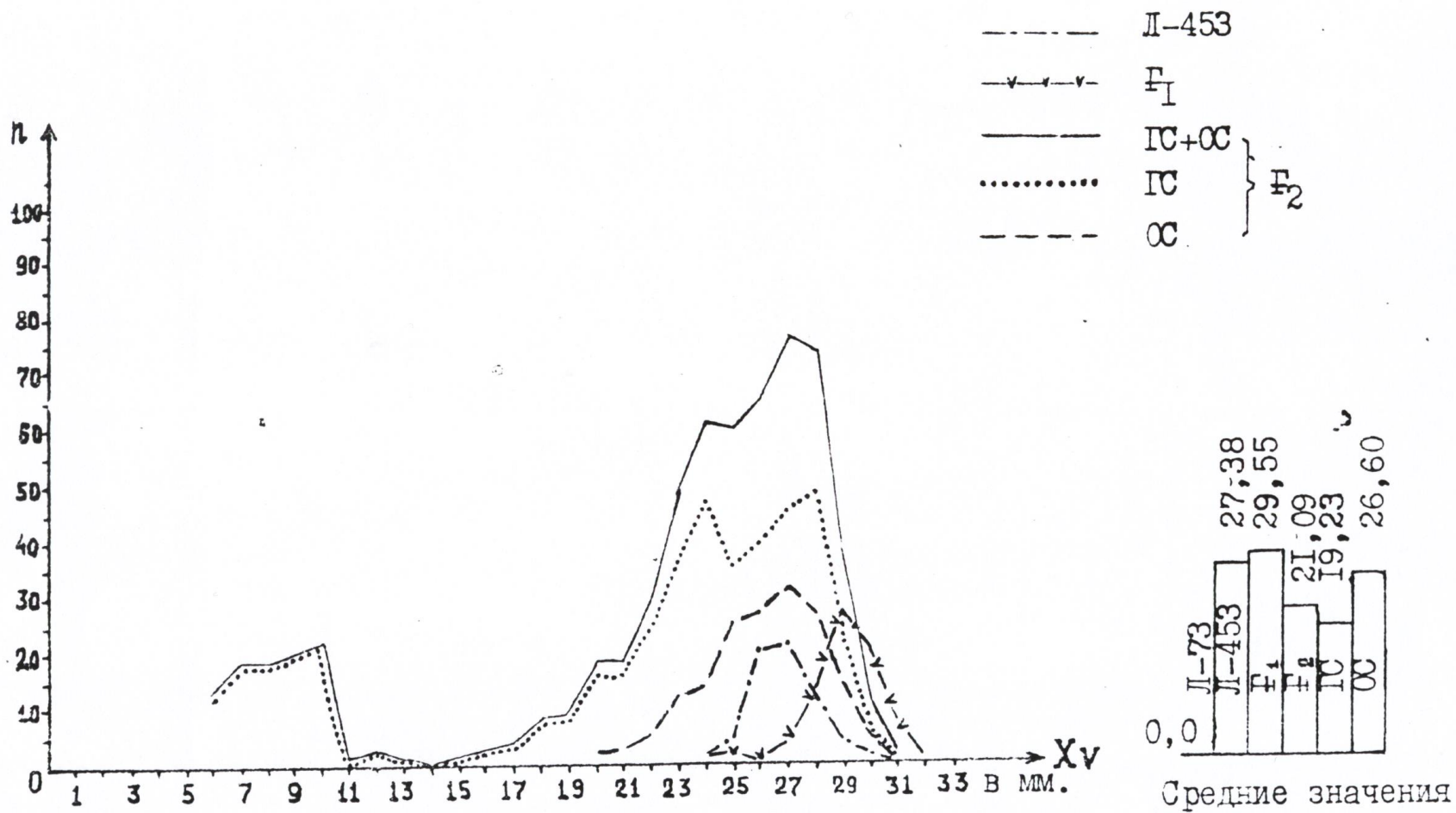


рис. 10

детерминирующие длину волокна. Некоторые из них, по данным авторов, находятся в доминантном гомозиготном состоянии. В пользу этого утверждения говорит факт отсутствия начальных классов с очень низкими показателями длины волокна – до 7 – 10 мм. (рис. 10).

Сравнительное изучение характера расщепления растений F_2 в связи с типом подпушка семян показывает, что наличие подпушка влечет за собой уменьшение размаха изменчивости и увеличение длины волокна. Отсутствие же вызывает резкое увеличение размаха изменчивости, причем возможно появление растений без волокна (рецессивная группа – абсолютно голосемянные растения).

На основании анализа полученных данных они полагают, что длина волокна, детерминируется двумя группами генов:

1) олигогены «собственно» волокна, а также гены подпушка с положительным, ген-ингибитор с отрицательным плейотропным эффектом, обеспечивающие альтернативное выражение признака (есть волокно - нет волокна);

2) полимерные гены длины волокна с кумулятивным эффектом.

Подобные «потенциальные» гены волосяного покрова семян в результате гибридизации могут включаться в комбинативную изменчивость, участвуя тем самым в расширении полиморфизма фенотипа и генотипа волосяного покрова семян.

Результаты исследований в этом направлении представляют значительный интерес в разработке генетических основ эволюции волосяного покрова семян как в природе, так и в культуре.

3. ГЕНЕТИКА СТРУКТУРНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ КУСТА ХЛОПЧАТНИКА

В определении конкурентоспособности новых сортов хлопчатника в условиях Государственного сортоиспытания кроме высоких показателей урожайности и качества хлопка-сырца и волокна, адаптивных признаков, а также скороспелости большое значение имеет приспособленность растений к механизированной обработке посевов, а также сбор урожая хлопка-сырца.

Такая приспособленность сортов обеспечивается сочетанием и степенью развития структурных признаков куста растений. Важнейшими из них являются тип роста и устойчивость к полеганию главного стебля, количество и мощность моноподиальных ветвей, тип и подтип симподиальных ветвей, структурные и функциональные особенности листа (облиственность куста, форма и величина листовой пластинки, листовая продуктивность, естественная листопадность).

При этом решающее значение имеют показатели таких признаков структуры куста как тип роста и особенности ветвления в сочетании со скороспелостью хлопчатника.

Результаты исследований закономерностей наследования таких структурных элементов куста как типы симподиального ветвления, признаков листовой пластинки изложены в прежних темах.

Генетика типов роста хлопчатника на оригинальных гомозиготных и маркированных геном качественного признака цельнокрайная форма листовой пластинки в широком масштабе изучена Абзаловым М.Ф., Фатхуллаевой Г.Н. [4, 5, 8]. Ими получена новая инбредная линия Л-501, характеризующаяся моногенной стабильной карликовостью. Уникальной особенностью этой линии является то, что свойства карликовости не изменяются под влиянием условий выращивания. Карликовость Л-501 сочетается с цельнокрайной формой листовой пластинки. Линия была выделена путем многолетнего самоопыления и отбора на гомозиготность по изучаемым признакам из образца Азербайджан-50, полученного из коллекции САФВНИИР им. Н.И.Вавилова. Сравнительное изучение показало, что по росту главного стебля Л-501 до фазы бутонизации не отличается от других линий. Начиная с фазы цветения, наблюдается резкое отставание по росту главного стебля и далее четко проявляется карликовость (табл. 15, рис. 11).

В целях установления генетической природы карликовости скрещивали Л-501 с линиями Л-463, Л-601, Л-70 и Л-73, характеризующимися нормальным ростом главного стебля. У линий Л-463, Л-601, Л-70 форма листовой пластинки пальчатодольчатая, у Л-73 – пальчаторассеченная.

Гибридные растения F₁ комбинаций (Л-463 x Л-501), Л-601 x Л-501) характеризовались промежуточным выражением изучаемого признака – роста главного стебля (табл. 15).

Таблица 15

Наследование высоты главного стебля (см.) растений хлопчатника

Линия	Бутонизация	Цветение	Созревание
Л-463	46,70 ± 1,10	61,00 ± 1,90	90,40 ± 1,60
Л-501	48,00 ± 0,60	52,20 ± 1,10	57,80 ± 0,90
Л-601	39,40 ± 0,48	60,70 ± 1,09	65,90 ± 1,05
F ₁ Л-463 x Л-501	55,20 ± 0,60	83,40 ± 1,50	84,60 ± 1,35
F ₁ Л-601 x Л-501	50,90 ± 0,80	63,00 ± 1,30	63,00 ± 1,30
F ₂ Л-463 x Л-501:			
цельнокрайная	57,30 ± 1,30	59,20 ± 1,30	60,00 ± 1,80
трехлопастная	53,20 ± 0,90	82,10 ± 1,80	84,60 ± 2,30
пальчатодольчатая	51,60 ± 0,70	92,20 ± 2,60	103,30 ± 2,90
F ₂ Л-601 x Л-501:			
цельнокрайная	44,70 ± 1,00	47,90 ± 1,10	47,90 ± 1,00
трехлопастная	50,90 ± 1,10	62,50 ± 1,20	63,70 ± 1,30
пальчатодольчатая	51,10 ± 1,30	72,50 ± 2,50	78,90 ± 2,70

Гибридные растения F₁ комбинаций (Л-70 x Л-501), (Л-73 x Л-501) также характеризовались промежуточным выражением роста главного стебля. Форма листовой пластинки у гибрида F₁ (Л-70 x Л-501) была трехлопастной, у F₁ (Л-73 x Л-501) – трехраздельной.

В таблице 16 приведены данные по высоте главного стебля на фоне форм листовой пластинки у растений F₂ (Л-73 x Л-501).

Таблица 16

**Высота главного стебля (см.) растений F₂
по основным фазам развития**

Форма листа	Бутонизация	Цветение	Созревание
Цельная	49,37 ± 0,54	68,87 ± 1,18	68,87 ± 1,27
Трехлопастная	46,10 ± 0,76	83,96 ± 1,91	84,72 ± 1,78
Трехраздельная	46,18 ± 0,75	84,04 ± 1,68	84,14 ± 1,98
Трехрассеченная	48,90 ± 0,75	86,46 ± 1,84	86,50 ± 2,05
Пальчаторассеченная	48,28 ± 0,76	95,86 ± 2,64	96,08 ± 3,00
Пальчатораздельная	46,26 ± 0,67	90,05 ± 1,68	91,82 ± 2,49
Пальчатодольчатая	45,06 ± 0,81	94,20 ± 1,40	94,82 ± 2,19

Анализ популяции F₂ (Л-73 x Л-501) показал, что все растения, обладающие цельнокрайной формой листовой пластинки, характеризовались карликовостью.

Как видно из данных, у растений F₂ с цельнокрайной формой листовой пластинки, как и у Л-501, главный стебель прекращает рост с фазы цветения.

В целях выявления реакции на изменение факторов внешней среды выращивали Л-501 на избыточном фоне азотных удобрений в тепличных условиях в разное время года. Карликовость Л-501 была стабильной.

Проведена также экзогенная обработка растений гибберелловой кислотой (ГК) в фазе бутонизации и цветения (300 мг. ГК на литр воды). И, в данном случае, Л-501 показала стабильную карликовость, тогда как прирост стебля Л-601, Л-70 и Л-73 составлял 30-40%

Получена новая линия Л-531, сочетающая цельнокрайную форму листовой пластинки с предельным типом симпоидальных ветвей. У этой линии карликовость выражена еще сильнее. Рост главного стебля прекращается уже в фазе бутонизации. Замечательная особенность этой линии – усиленная динамика образования плодоеlementов.

На основе анализа полученных данных Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. предложили гипотезу о генетической детерминации карликовости у линии Л-501. Согласно этой гипотезы, карликовость у линии Л-501 обусловлена плейотропным эффектом гена In¹ (гена цельнолистности) на рост и фасциацию главного стебля.

Алматов А.С. при гибридизации мутантной линии с другими линиями с нормальным ростом стебля в последующих поколениях не выявил формы, сочетающие цельность листовой пластинки и нормальный тип роста стебля.

Алматовым А.С. [14] путем облучения (доза облучения 10 Гр, мощность 0,25 Гр/сек) пыльцы растений мутантной линии Л-501 (характеризуется карликовостью, высотой 50-55 см., цельной формой листа) и последующим опылением предварительно кастрированных цветков растений изогенной линии Л-461 (высота главного стебля 100-110 см, пальчаторассеченная форма листовой пластинки) в M_2F_2 получен высокорослый мутант с цельными листьями. Получение путем экспериментального мутагенеза мутантных растений с цельными листьями и нормальным типом роста главного стебля свидетельствует о том, что эти признаки не являются плейотропным эффектом доминантного гена In^1 , а генетически обусловлены разными генами, близко локализованными в одной хромосоме.

Путем многократного самоопыления и отбора среди потомства этого мутанта выделена новая линия Л-801, характеризующаяся высоким ростом стебля (100-110 см.), цельными листьями, лучшей завязываемостью семян и более крупными коробочками, чем у линии Л-501 (рис.12).



рис. 11

рис. 12

На основе анализа результатов исследований Абзалова М.Ф., Фатхуллаевой Г.Н. по получению и генетическому анализу инбредной линии Л-501, характеризующейся доминантной карликовостью и цельной формой листовой пластинки и Алматова А.С. по применению экспериментального мутагенеза и анализа мутанта по этому признаку Мусаевым Д.А. высказаны следующие соображения о генетическом контроле типов роста хлопчатника.

Гены, контролирующие наследование и развитие типов роста главного стебля хлопчатника по функциональным особенностям распределяются на следующие группы:

1) Олигоцен доминантной моногенной карликовости ($Dw - dw$).

Доминантный аллель этого гена в доминантном гомозиготном ($DwDw$) состоянии полностью, а в гетерозиготном ($Dwdw$) частично, начиная с периода начала цветения, блокирует функционирование полимерных генов с кумулятивным эффектом.

2) Полимерные гены с кумулятивным эффектом.

При рецессивной гомозиготности ($dwdw$) олигогена функционируют выше названные полимерные гены с кумулятивным эффектом, обеспечивая в зависимости от количества доминантных аллелей низкорослость, среднерослость и высокорослость растений хлопчатника.

Анализ потомства облученных растений линии Л-501 с доминантной карликовостью показал:

1) Доминантная карликовость и цельнокрайность формы листа не являются плейотропным эффектом одного гена. Они контролируются отдельными, близко расположенными генами в одной хромосоме.

2) Под влиянием облучения произошла прямая мутация ($Dw \rightarrow dw$) гена доминантной карликовости, обеспечивая рецессивную гомозиготность ($dwdw$) по этому гену. В результате этого полимерные гены с кумулятивным эффектом, нормально функционируя, обеспечили нормальный рост главного стебля у полученной линии Л-801, которая обладала цельной формой листа.

4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ - МАРКЕРНЫМ ПРИЗНАКАМ ХЛОПЧАТНИКА

По результатам многолетних исследований по изучению генетики морфологических – маркерных и структурных признаков создана Генетическая коллекция изогенных линий, характеризующиеся разным гомозиготным сочетанием аллелей генов, контролирующих наследование этих признаков фенотипически в альтернативном и выравненном состоянии.

Особое внимание было обращено при этом получению Генетической коллекции множественно маркированных генами морфологических и структурных признаков хлопчатника.

На рис.13 изложена сущность нашей работы в этом направлении, где приведен перечень линий Генетической коллекции с описанием их генотипа и фенотипа, обладающих 16 возможными вариантами четырех пар альтернативных качественных признаков:

ГЕНОТИП	ФЕНОТИП			ГЕНОТИП	ФЕНОТИП		
	ОКРАСКА РАСТЕНИЯ И ФОРМА ЛИСТА	ТИП СИМПОДИЯ	ОКРАСКА ВОЛОКНА		ОКРАСКА РАСТЕНИЯ И ФОРМА ЛИСТА	ТИП СИМПОДИЯ	ОКРАСКА ВОЛОКНА
$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			
$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			
$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			
$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			

$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			
$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			
$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			
$\frac{R_p}{R_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$				$\frac{r_p}{r_p} \frac{O_1 S}{O_1 S} \frac{Br}{Br} \frac{Li}{Li}$			



Генетическая коллекция хлопчатника по качественным признакам:

1—пальчаторассеченная форма листа и антоциановая окраска растений; 2—пальчаторассеченная форма листа и зеленая окраска растений; 3—пальчатодольчатая форма листа и антоциановая окраска растений; 4—пальчатодольчатая форма листа и зеленая окраска растений; 5—бурое волокно; 6—белое волокно.

рис. 13

1. форма листовой
пальчаторассеченная;

пластинки:

пальчатодольчатая

—

2. окраска растения: зеленая – антоциановая;
3. тип симподия: предельный – неpredельный;
4. окраска волокна: белая – бурая.

Результаты исследований генетического контроля качественных и структурных признаков и созданная Генетическая коллекция гомозиготных по генотипу, альтернативных по фенотипу этих маркерных признаков применяются в качестве модельного объекта при изучении следующих проблем генетики и селекции хлопчатника:

1) в исследованиях методических вопросов постановки фундаментальных проблем генетики такого факультативно самоопыляющегося растения как хлопчатник;

2) в селекционно-семеноводческих работах по изучению оценки сортовой чистоты в качестве сигнального признака;

3) в исследованиях по генетической маркировке хромосом и составлению генетических и цитологических карт хромосом;

4) в исследованиях по изучению корреляции в наследовании и развитии качественных и количественных признаков урожайности хлопка-сырца и волокна;

5) в исследованиях проблем молекулярной генетики и генной инженерии;

6) в исследованиях проблем изучения отрицательного действия на наследственность хлопчатника экстремальных мутагенных химических, физических и других факторов экологической среды;

7) в исследованиях по физиологической генетике по получению из хлопчатника физиологически активных биостимуляторов;

8) в генетико-селекционных исследованиях по созданию сортов хлопчатника с высокой урожайностью и качеством хлопка-сырца и волокна и высокой адаптивностью к экстремальным биотическим и абиотическим факторам, обладающие благоприятным сочетанием структурных признаков куста хлопчатника.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев А.А. Эволюция и систематика полиплоидных видов хлопчатника. – Ташкент: 1974. – 260 с.
2. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. К генетике формы листовой пластинки хлопчатника *G.hirsutum* L. // Узб.биол.жур.–Ташкент, 1977.-6.–С. 67-69.
3. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Изучение генетической детерминации формы листовой пластинки у хлопчатника *G.hirsutum* L. //Генетика –Москва, 1979.–Т.15.-1.–С. 110-119.
4. Абзалов М.Ф. К генетике карликовости у хлопчатника. //IV съезд Узбекского республиканского общества генетиков и селекционеров: Тез. докл.- Ташкент, Фан, 1981.– С. 64-66.
5. Абзалов М.Ф., Наджимов У.К., Мусаев Д.А., Фатхуллаева Г.Н. Комплексный подход к изучению механизмов, вызывающих карликовость хлопчатника. //Сб. науч. тр. №687, ТашГУ. Ташкент, 1982.–С. 40-47.
6. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н., Атабаева Ш.Х. К генетике антоциановой окраски растений хлопчатника. // V съезд Узб. респ. общ. генет. и селекционеров: Тез. докл. –Ташкент, 1986–С. 56-58.
7. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Генетика листовой пластинки. //Доклады АН РУз. -Ташкент, 1987.-11.- С. 54-56.
8. Абзалов М.Ф. Генетика развития признаков форм листа и структурных особенностей куста хлопчатника. //Второе Всесоюзное совещание «Генетика развития растений и животных». Тез. докл. Том I (часть 1). Ташкент, 1990. - С. 1-2.
9. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н., Турабеков Ш., Каримбердиева Ш.Х. О генетике антоциановой окраски растений на линиях генетической коллекции хлопчатника. //Узб. биол. жур.-Ташкент, 1990.–3.– С. 63-66.
10. Абзалов М.Ф. Генетика и феногенетика важнейших признаков хлопчатника *G.hirsutum* L. Дисс... д-ра биол. наук в форме научного доклада, М.: 1991.– 84 с.
11. Абзалов М.Ф. Взаимодействие генов у хлопчатника *G.hirsutum* L.. Ташкент: Фан, 2008.– С. 13-59
12. Автономов А.И. Селекция египетского хлопчатника. В кн.: «Селекция хлопчатника». Ташкент. -1948 а.
13. Автономов А.И. Перекрестное опыление, самоопыление и внутрисортное скрещивание египетского хлопчатника. В кн.: «Селекция хлопчатника». Ташкент.-1948 б.
14. Алматов А.С. Изменение типа роста главного стебля у хлопчатника *G.hirsutum* L. путем облучения пыльцы γ -лучами ^{60}Co . Второе Всесоюзное совещание «Генетика развития растений и животных». Тез. докл. Том I (часть 1). – Ташкент, 1990.–С. 13-14.
15. Бабамуратов Х. Наследование некоторых морфологических и хозяйственных признаков в трехгеномном гибриде хлопчатника. /Вопросы генетики, селекции и семеноводства хлопчатника и люцерны. – Ташкент, 1976.–13.- С. 14-18.
16. Вавилов Н.И. Изб. соч. М. Наука.–1966.–С. 129.

17. Дадабаев А.Д., Симонгулян Н.Г. Селекция сортов хлопчатника со сжатым типом куста. /Вопросы генетики, селекции и семеноводства. - Ташкент.1966. – вып. 2.
18. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.-1939.
19. Дарвин Ч. Сочинения–Т.4- М.-Л.-1951.– С. 484.
20. Джафаров Ш.К. Новый естественный мутант. //Хлопководство: Москва, 1972.–5.– С. 34.
21. Джураев Ю.Ф. Генетические особенности плодовитости тетраплоидных видов хлопчатника и их гибридов: Автореф. дисс.... канд. биол. наук.- Ташкент. 1989.– 20 с.
22. Закиров С.А., Алматов А.С. Наследование формы листа и некоторых хозяйственных признаков хлопчатника. //Сб. науч. тр. ТашГУ. Ташкент, 1972.- № 398. - С. 33-36.
23. Кокуев В.И. Наследование скороспелости, выхода и длина волокна, морфологических признаков у внутривидовых гибридов. /Генетика, селекция и семеноводство хлопчатника. М.–Л., -1933.
24. Кокуев В.И. Наследование некоторых хозяйственных и морфологических признаков у хлопчатника. Госиздат УзССР, Ташкент.– 1935.– С.59-66 (окраска лепестка), 55-59 (окраска пыльцы), 43-55 (антоциановое пятно), 71-76 (окраска волокна).
25. Кокуев В.И. Генетика хлопчатника (внутривидовая гибридизация). В кн. «Справочник по хлопководству». /Вопросы генетики, селекции и семеноводства хлопчатника и люцерны. Ташкент.– 1937.
26. Константинов Н.Н. Морфологические основы онтогенеза и филогенеза хлопчатника. М.: Наука., 1967.–285 с.
27. Куртгельдыев К.Н. О закономерностях наследования типа ветвления у советского тонковолокнистого хлопчатника. /Генетические исследования хлопчатника. Ташкент. – 1971.– С. 87-90.
28. Мадалиев Н.Г., Ризаева С.М., Ахмедова М., Абдуллаев А.А. Наследование антоцианового пятна у полигенных гибридов. «Генетика развития растений и животных». Тез. докл. Том I (часть 1).– Ташкент, 1990. – С. 95-96.
29. Мауер Ф.М. Хлопчатник. Том I. Происхождение и систематика хлопчатника. Ташкент. – Изд. АН, 1954.– 383 с.
30. Максименко И.К. Селекция тонковолокнистых и с природно-окрашенным волокном сортов хлопчатника в Туркменистане. Ашхабад.– 1958.
31. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М. – 1965.
32. Мусаев Д.А. К вопросу преодоления трудностей отдаленной гибридизации в селекции советских тонковолокнистых сортов хлопчатника. //Труды САГУ. Вопросы хлопководства, вып. XXIX. Биол. науки, кн. 22.- Ташкент, 1956. - С. 7-49.

33. Мусаев Д.А. О некоторых вопросах частной генетики хлопчатника. //Тезисы докладов совещания по генетике хлопчатника. Ташкент. Фан. -1968 - С. 14-16.
34. Мусаев Д.А. Актуальные вопросы частной генетики хлопчатника. //Генетические исследования хлопчатника. Ташкент, Фан. – 1971 - С. 30-38.
35. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Алматов А.С., Закиров С.А., Турабеков Ш. Некоторые итоги исследований по частной генетике хлопчатника *G.hirsutum* L. Второй съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И.Вавилова. Симпозиум №17. Тез. докл. М.; Наука.- 1972.
36. Мусаев Д.А. Генетическая коллекция хлопчатника и проблемы наследования признаков. Ташкент: Фан -1979.- С. 15-18, 99-100 (тип симподия), 101-102 (форма листа), 102-103 (окр. волокна и растений).
37. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Турабеков Ш., Алматов А.С. Взаимодействие генов и развитие признаков у хлопчатника. Первое Всесоюзное совещание «Генетика развития растений». Тез. докл. Ташкент.- 1980 -С. 7-9.
38. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Алматов А.С., Закиров С.А., Турабеков Ш., Мусаева С., Фатхуллаева Г.Н., Холматов Х. Итоги и перспективы развития частной генетики хлопчатника. В кн.: Теоретические основы частной генетики и селекции хлопчатника. - Ташкент: Фан,- 1983.- С. 11-33.
39. Мусаев Д.А., Алматов А.С., Турабеков Ш., Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Мусаева С., Закиров С.А., Рахимов А.К. Генетический анализ признаков хлопчатника. – Ташкент: 2005 - С. 101-103 (форма прицветника, окраска лепестка), 104-106 (наличие - отсутствие антоцианового пятна и окраска пыльцы).
40. Мусаева С. Опыт генотипической и фенотипической характеристики инбредных линий генетической коллекции хлопчатника *G.hirsutum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Ленинград, 1978 – 19 с.
41. Мусаева С., Мусаев Д.А. Фенотипическое проявление потенциальных генов длины волокна у хлопчатника. Первое Всесоюзное совещание «Генетика развития растений». Тез. докл. Ташкент, 1980. - С. 19
42. Назиров Н.Н. Радиочувствительность хлопчатника и генетический эффект ионизирующей радиации. - Ташкент: Фан, 1970 - С. 146-153.
43. Рахимов А.К., Турабеков Ш. Изучение взаимосвязи в наследовании некоторых качественных признаков хлопчатника. //Биологик, экологик ва агротупроқшунослик таълими муаммолари ва истиқболи. Халқаро илмий - амалий конференция тезислари тўплами. – Тошкент, 2001.– 62-63 б.
44. Рахимов А.К. Взаимосвязь в наследовании признаков «наличия - отсутствия» листовых нектарников и госсипольных железок у хлопчатника. //Материалы LX Международной научной студенческой конференции. - Новосибирск, 2002. - С. 99-100.
45. Рахимов А.К. Изучение генетического контроля маркерных признаков при скрещивании новых изогенных линий хлопчатника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Ташкент, 2006. - 22 с.

46. Рахимов А.К., Турабеков Ш., Мусаев Д.А., Фатхуллаева Г.Н., Мусаева С. Генетическая детерминация признаков окраски растения и «наличия - отсутствия» листовых нектарников. //Материалы международной научно-практической конференции. – Ташкент, 2007.- С. 58-61.
47. Рахимов А.К., Турабеков Ш. Особенности наследования признаков «наличия - отсутствия» листовых нектарников и формы прицветника у хлопчатника. //Вестник НУУз. –Ташкент, 2008.- №4.- С. 91-92
48. Садыков А.С. Хлопчатник – чудо растение. М.: Наука, 1985. -146 с.
49. Сагдуллаев Ф. Наследование типа ветвления у тонковолокнистого хлопчатника и его корреляция с некоторыми хозяйственными признаками. Материалы Первого генетического совещания по хлопчатнику (9-13 сентября 1968г.) //Генетические исследования хлопчатника. - Ташкент. Фан, 1971.- С. 96-110.
50. Симонгулян Н.Г. Арутюнова М.А. Наследование голосемянности и типа ветвления при беккроссах хлопчатника. //Генетика. - Москва, 1968- №5.
51. Симонгулян Н.Г., Мухамедханов У.Х. Наследование окраски волокна. //Хлопководство.- Москва, 1973.- 6.- С. 27.
52. Симонгулян Н.Г., Мухамедханов У.Х. Генетика окраски волокна у вида *G.hirsutum L.* //Генетика - Т.17.-7.- Москва, 1981. С. 1286-1293.
53. Страумал Б.П. Селекция сортов советского хлопчатника с природноокрашенным волокном. В сб.: «Вопросы генетики, селекции и семеноводства хлопчатника». Ташкент.- 1960.
54. Тер-Аванесян Д.В. Хлопчатник. - Л: Колос, 1973.- 483 с.
55. Тер-Аванесян Д.В. Хлопчатник. - Л: Колос, 1973. - С. 259-261.
56. Турабеков Ш., Мусаев Д.А. Фенотипическое проявление «ископаемого» гена окраски волокна у хлопчатника. //Первое Всесоюзное совещание «Генетика развития растений». - Тез. докл. - Ташкент, 1980. - С. 62-63.
57. Турабеков Ш., Мусаева С. Генетический анализ «скрытых» генов у хлопчатника. //IV съезд Узб. респ. общества генетиков и селекционеров. Тез. докл. – Ташкент, 1981.- С. 67-68.
58. Турабеков Ш., Мусаева С., Мусаев Д.А. Наследование формы и площади прицветника при межлинейных скрещиваниях хлопчатника. // Узб. биол. жур. - Ташкент, 1985. – 3. - С. 61-63.
59. Турабеков Ш., Мусаева С. Изучение наследования «наличия - отсутствия» листовых нектарников и госсипольных железок у линий генетической коллекции хлопчатника. //V съезд Узб. Респ. общества генетиков и селекционеров. Тез. докл.- Ташкент, 1986.- С. 143.
60. Турабеков Ш., Рахимов А.К., Мусаева С., Фатхуллаева Г.Н. Наследование окраски растений, пыльцы и формы прицветника на новых изогенных линиях хлопчатника. //Вестник аграрной науки Узбекистана. – Ташкент, 2000.- №2.- С. 38-41.
61. Узаков Ю.Ф., Ким Р. Наследование типа плодовых ветвей у межвидовых гибридов. //Хлопководство. Москва, 1981.- 6.- С. 30-31.

62. Фатхуллаева Г.Н., Мусаева С., Турабеков Ш., Мусаев Д.А., Рахимов О.К. Ғўза гули маркёр белгиларининг генетик назорат қилинишини ўрганиш. //ЎзМУ хабарлари –Тошкент, 2006.- №1.- С. 15-16.
63. Afzal M. Studies in inheritance in cotton. //Mem. Dept. Agric. India, Bot. Sev.- 1930.- V.17. - P.75-115.
64. Balls W.L. The Cotton plant in Egypt - Macmillan and Co, London: XVI, 1912 - 202 p.
65. Balasubrahmanyam R., Mudaliar V.R., Santhanan V. Inheritance of lint colour in Cocanadas cotton. //Ind. J.Genet. Pl. Breed. 1950.-10.-P. 67-71.
66. Burd L.H. Sea Island cotton: inheritance of corolla colour. // Trop. Agriculture, Trin.-1926.- 3.- P. 56-57.
67. El-Fawel V.F., Abdel-Bary A.A., Bishr M.A. Genetics of lint colour in Egyptian cotton “Cott. Grow. Rev.” - 1968. V. 45.
68. Endrizzi J.E., Turcotte E.L., Kohel R. Genetics, cytology and evolution of *Gossypium* Adv. // Genet.- 1985. - V. 23.
69. Fyson P.F. Some experiment`s in the hybridizing of Indian cottons. Mem. Dept. Agric. India, Bot,-1908.- 2.- P. 1-29.
70. Garver W.A. The inheritance of certain seed, leaf and flower characters in *Gossypium hirsutum* and some of their genetic inter-relations. //Amer. Soc. Agron.-1929-V. 21-P. 467-480.
71. Green J.M. Frego bract, a genetic marker in Upland cotton. // Heredity-1955.- V.46.- P. 232.
72. Harland S.C. Studies of inheritance in cotton. I The inheritance in cotton.. The inheritance of corolla colour. W. Ind. Bull.-1920. – 18.- P. 13-19.
73. Harland S.C. The genetics of cotton. Part I. The inheritance of petal spot in New World cottons. // J.Genetics – 1929.-V.20.-.№3.-P. 365-385.
74. Harland S.C. The genetics of cotton. II. The inheritance of pollen colour in New World cottons. // J. Genetics – 1929.-V.20. -№3. - P. 387-399.
75. Harland S.C. The genetics of cotton. III. The inheritance of corolla colour in New World cottons. // J.Genetics -1929.- V.21. -№1.- P. 95-III.
76. Harland S.C. The genetics of cotton. XIY. The inheritance of brown lint in New World cottons. //Genetics – 1935 a.- №31.
77. Harland S.C. The genetics of cotton. XII Homologous genes for anthocyanin pigmentation in New and World cottons. //Genetics.- 1935.- №30: 465-476.
78. Harland S.C. Duplicate genes for corolla colour in *G.barbadense* and *G.darwinii* Watt Z. induct. Abstamm - u Vererblehre, 71.- 1936.
79. Harland S.C. The genetics of *Gossypium*. //Bibliographia Genetica. Genetica. – 1932. - V. 9 - № 107. - P.182.
80. Harland S.C. The genetics of cotton. Jonathan cape. London, - 1939. 193 p.
81. Hutchinson J.B. The genetics of cotton. IY. The inheritance of corolla colour and petal size in Asiatic cottons.//Genet.-1931.-24.- P. 325-333.
82. Hutchinson J.B. The genetics cotton. YIII. The inheritance of anthocyanin pigmentation in Asiatic cottons. //Genet.-1932. - 26.- P. 317-339.

83. Hutchinson J.B. The genetics cotton. The inheritance of leaf shape in Asiatic *Gossypiums*. // Genet.-1934.- 28.- P. 437-453.
84. Hutchinson J.B., Ghose R.L. A note on two new genes affecting anthocyanin pigmentation in Asiatic cottons. //Indian J. Agric. Sci.-1937.- 7.- P.873-876.
85. Hutchinson J.B. and Silow R.A. Gen symbols for use in cotton genetics. //J. Heredity – 1939.- 30.- P. 461-464.
86. Hutchinson J.B. The inheritance of brown lint in New World cottons. // Genetics – 1946. - №47.- P. 295-309.
87. Holder D.S., Jenkins J.N. and Maxwell F.G. Duplicate linkage of glandless and nectariless genes in Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. //Crop Sci. – 1968. – 8. - P. 577-580.
88. Hull W.W. Association between green color of the lint and lint percentage in Upland cotton. Assoc. South Agr. Workers Proc. - 1935.- 35. - P. 221-222.
89. Kamel S.A. and Omran A.O. Genetical study on lint colour of cotton. Third Cotton Conference, Cairo, UAR - 1962.
90. Kearney T.N. Inheritance of petal spot in Pima cotton. //Agric. Res.- 1924.- V.27.- P. 491-512.
91. Kearney T.N. Short branch, another character of cotton showing monohybrid inheritance. Agric. Res.- 1930. - №41.
92. Kohel R.J. Linkage tests in Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. Crop Sci.- 1972.- V.12. - P. 66-69.
93. Kottur G.L., Mundkur B.B. and Maralihalli S.S Inheritance of corolla colour in some Indian cottons. // Indian Agric. Sci. – 1931.- 1.- P. 577-585.
94. Leake H.M. Studies on Indian cotton. // Genet.- 1911.- 1.- P. 202-227.
95. Leake H.M. and Prasad R.A. Studies on Indian cottons. 1. The vegetative characters // Mem. Dept. Agric. India. Bot. – 1914.- 6. - P. 115-150.
96. Lewis C.F. Interaction of genes for Round leaf and Frego bract in cotton. //Heredity – 1957.- V.48.- 4.- P. 129-133.
97. Lee J.A. Genetical studies concerning the distribution of pigment glands in the cotyledons and leaves of Upland cotton. //Genetics – 1962.- V.47.-1.- P. 131-142.
98. Lee J.A. The genomic allocation of the principal foliargland loci in *Gossypium barbadense*. // Evolution – 1965.- V.19.- P. 182-188.
99. Lee J.A. The inheritance of gossypol level in *Gossypium*. II Inheritance of seed gossypol in two strains of cultivated *Gossypium barbadense*L. // Genetics – 1973.- V.75.- 2.- P. 259-264.
100. Meyer J.R. and Meyers V.G. Origin and inheritance of nectariless cotton. // Crop. Sci. – 1961.- V.1.- P. 167-169.
101. Mc Lendon C.A. Mendelian inheritance in cotton hybrids. //Georgia Sta. Bull. - 1912. – 99. - P. 141-228.
102. Mc Michael S.C. Glandless boll in Upland cotton and its use in the study of natural crossing. // Agronom.- 1954.- V. 46.- P. 527-528.
103. Mc Michael S.C. Combined effects of the glandless genes gl_2 and gl_3 on pigment glands in the cotton plant. // Agrom.-1960.- V.52.- P. 385-386.

104. Mc Michael S.C. Pima glandless, an allomorph of glandless – one in cotton *Gossypium hirsutum* L. // Crop. Sci.- 1970.- V.10.- P. 202-232.
105. Neely J.W. Relation of green lint to lint index in Upland cotton. // J.Agroc. Res. -1943.- №8.- V.66.- P. 293-306.
106. Richmond T.R., Harper R.E. Killough D.T. Notes on the progene of brown lint a green cross of Upland cotton. Proc. of the 39-th Ann.Convent.-1938.- P. 64-65.
107. Richmond T.R Inheritance of green and brown lint cross of Upland cotton. Amer.Soc.Agron. - 1943.- №35. - P. 967-975.
108. Silow R.A.The genetics of leaf shape in diploid cottons and the theory of gene interaction. // Genet.- 1939.- V.38.- P. 229-276.
109. Silow R.A. The comparative genetics of *Gossypium anomalum* and the cultivated Asiatic cottons. // Genetics. - 1941.- V.42.- P. 259-358.
110. Stephens S.G. A genetic survey of leaf shape in New World cottons a problem in critical identification of alleles. // Genetics–1945.- V.46.- P.313-330.
111. Stephens S.G. A biochemical basis for the pseudoallelic anthocyanin suries in *Gossypium*. // Genetics – 1948. – 33.- P. 191-214.
112. Stephens S.G. The cytogenetics of speciation in *Gossypium* L. Selective elemination of the donor parent genotype in interspecific backcrosses. // Genetics – 1949. - V.34.- P. 627-637.
113. Stephens S.G Interspecific homologies between gene loci in *Gossypium*. 1. Pollen colour. 2. Corolla colour. // Genetics.- 1954. V.39.-P.701-723.
114. Stephens S.G. Geografic and taxonomic distribution of anthocyanin genes in New World cottons. // Genetics – 1969.- V.61.- P. 128-141.
115. Turcotte E.L. and Feaster C.V. Inheritance of a cream petal mutant in Pima cotton, *Gossypium barbadense*L. // Crop Sci.- 1963. -3.- P. 563-564.
116. Ware J.O. Cotton breeding studies. I. Inheritance of fiber Length. II. Heritable Relationship of Red Plant color and leaf shape. // Arkiv Exptl. Sta Bull. – 1929. - V.243.- P. 38.
117. Ware J.O. Inheritance of colours in Upland cotton. //Jour. Amer. Soc. Agron.- 1932.- V.24.- №7.- P. 550-562.