

In¹In¹ — —



In¹ in¹ — —



in¹ in¹ — —



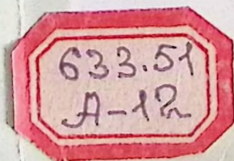
М. Ф. Абзалов



ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ
ГЕНОВ
У ХЛОПЧАТНИКА
G.HIRSUTUM L.



«Фан»



A-12

633.51

АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН
ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ
БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

zhanex dolind

М.Ф.АБЗАЛОВ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ У ХЛОПЧАТНИКА

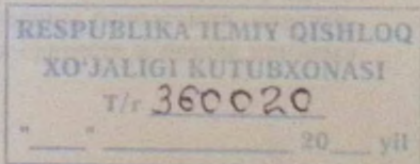
G. hirsutum L.

Под редакцией академика
Д.А. Мусаева

Ташкент

Издательство «Фан» Академии наук Республики Узбекистан

2008



В монографии освещены результаты многолетних фундаментальных исследований автора и его учеников по проблемам генетической детерминации ряда важнейших качественных и количественных признаков хлопчатника *G. hirsutum* L. Установлены закономерности взаимодействия аллельных и неаллельных генов, контролирующих наследование и развитие разных форм листовой пластинки. Получена новая форма хлопчатника – генотип с детерминантным типом роста. Рекомендовано использовать в качестве модели линии хлопчатника с различными формами листовой пластинки для подсчета частоты и спектра мутации при изучении вопросов экспериментального мутагенеза у хлопчатника.

Для научных работников, занимающихся проблемами генетики и селекции хлопчатника, молодых специалистов, студентов биологических и сельскохозяйственных вузов.

Исследование осуществлено в соответствии с грантом по проекту ФА-4Ф-Т-134 Республики Узбекистан.

Рецензенты:

академик А.А. АБДУЛЛАЕВ

кандидат биологических наук К.К. ШЕРМУХАМЕДОВ

кандидат сельскохозяйственных наук М.Н. АБЕРКУЛОВ

В знак глубокой благодарности посвящаю эту книгу светлой памяти моих родителей – Футилла-аги и Сибри-биди, создавших условия для моей научной исследовательской деятельности

От автора

В монографии рассматриваются проблемы генетики хлопчатника по изучению генетической структуры таких важных признаков этого растения, как форма листовой пластинки, волосистой покров (подпушек + волокно) семян, структура куста. И хотя данной проблеме, имеющей важное значение, посвящено множество работ, интерес к ней по-прежнему не угасает. Мы полагаем, будет полезным попытаться показать сложность взаимодействия генов у полигенного вида растения в генетическом контроле хозяйственных признаков с разработкой генетической основы эволюции.

Каждое семейство растений, имея общий геном, распадается на группы, роды, а роды - на геномы, виды, подвиды и на культивируемые возделываемые сорта. Процесс эволюции, который является результатом мутации, гибридизации и адаптации производит очень сложные изменения в геноме, в котором у диплоидных организмов каждый аллельный ген, как правило, располагается на гомологичных участках (локусах) хромосом в одинарной дозе. В результате мутации данный локус может дублироваться, теряться или в результате транслокации, инверсии менять эффект положения и, возможно, возникнуть в виде новых межаллельных взаимодействий. С другой стороны, в результате точечных мутаций могут возникнуть множество серий аллелей, в которых каждый новый аллель может иметь свое новое фенотипическое выражение признака. В процессе геномной мутации весь геном может удваиваться (автополиплоидия), что способствует удвоению одного и того же гена – генома, в результате чего может меняться степень выражения соответствующего признака. Кроме того, могут быть утеряны или прибавлены отдельные хромосомы (моносомия, нуллисомия, трисомия), что также может привести к потере признака

или проявить 50% выражения признака в результате гемизиготности.

С другой стороны, в результате межвидовой гибридизации разногеномных видов благодаря образованию в мейозе нередуцированных гамет могут возникнуть полиплоидные (аллополиплоидия-амфидиплоидия) виды объединенной геномной структуры двух геномов, способствующие возникновению вида с геномом новой системы взаимодействия аллельных и неаллельных генов. Возникают гены с функцией действия на экспрессии генов в разрезе двух геномов, отдельных геномов, а также на отдельные неаллельные гены, участвующие в фенотипической реализации соответствующего признака.

При удвоении генома в результате рекомбинации и комбинации генов усложняются системы взаимодействия аллельных и неаллельных генов и эффект сцепления у сложногогеномных видов, что повышает полиморфизм признаков.

Как известно, изучаемый нами вид хлопчатника *G.hirsutum* L. ($2n=52$) является аллополиплоидом — амфидиплоидом, который объединяет в геноме двух суб - геномов различных видов (A_1A_1) (D_1D_1), рода *Gossypium* L. с набором хромосом $2n=26$.

Я глубоко признателен своим ученикам, аспирантам Г.Н.Фатхуллаевой, С.Т.Мусаевой, У.К.Наджимову, З.Хантовой, Ф.Х.Жумаеву, М.М.Мирахмедову, М.Ахмеджоновой и У.Раджабову в написании учебного пособия, выполненного в стенах Национального университета Узбекистана и Института генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз.

Особо я благодарен академику Д.А.Мусаеву, который был и до сих пор является моим консультантом, чьи ценные советы и пожелания учтены в написании данной книги.

ВВЕДЕНИЕ

В жизни растений одним из ведущих органов является лист. Хлопчатник рода *Gossypium* L. характерен большим полиморфом по форме, величине листовой пластинки. По литературным данным (Harland, 1932; Mayer, 1954; Saunders, 1961; Константинов, 1967; Тер-Аванесян, 1973), у хлопчатника в зависимости от числа лопастей и степени их расчлененности встречаются формы от цельнокрайной до пальчаторассеченной.

Форма листовой пластинки у представителей рода *Gossypium* L. характеризуется широкой амплитудой изменчивости (F.M.Майер, 1954; Константинов, 1967). В изменчивости формы листа имеется ряд переходов от видов хлопчатника, характеризующихся цельным (без лопастей) — *Integri leaf* (Джафаров, 1972; Абзалов, Фатхуллаева, 1979), округлым (без заостренных верхушек) — *round leaf* (Brown, Cotton, 1937; Richmond, Harper, 1973), по форме главной лопасти (дольки) листа чашеобразным — *cup leaf* (Lewis, 1954), ланцетовидным — *lanceolate leaf*, нитевидным — *filiforme leaf* (Hau et al., 1981, 1983) листом, до видов хлопчатника с пальчатодольчатым — *broad leaf* (Peebles, Kearney, 1928; Hutchinson, 1934), рассеченным — *okra leaf* (Andries et al., 1969; Richmond, Harper, 1973) и сильнопорассеченным — *super okra leaf* (Andries et al., 1970; Thomson, 1972; Ibrahim, Buxton, 1981; Meredith, 1984; Абзалов, 1991) листом. Цельнолистные формы среди культивируемых видов хлопчатника почти не встречаются. Цельные листья (округлой формы), не изменяющиеся в онтогенезе, свойственны древним формам и диким видам хлопчатника (*G. davidsonii*, *G. sturtii*, *G. raimondii*, *G. armourianum*, *G. aridum*, *G. klotzschianum*), появляются в виде спонтанных и индуцированных мутаций (Джафаров, 1972; Абзалов, 1991), а также при инбридинге и гибридизации. У видов с $2n=26$ *G. raimondii*, *G. klotzschianum*, *G. aridum*, *G. sturtii*, *G. australe* листья цельнокрайные, остальные виды хлопчатника как с $2n=26$, так и с $2n=52$, листья лопастные (от 3 до 5). Пальчаторассеченной формой листа отличаются виды с $2n=26$: *G. thurberi* Tod, *G. trilobum* Skovst и $2n=52$: *G. palmerii*, - *G. hirsutum* L. пальчаторассеченными — *G. hirsutum* L., *G. barbadense* L. *G. mustelinum* mers. ex. Wax, *G. tomentosum* Nutt. ex. Seem, *G. tricuspidatum* L — пальчатодольчатыми.

Как правило, у культивируемых амфидиплоидных видов *G.hirsutum* L., *G. barbadense* L. листья пальчатодольчатые, но встречаются образцы и с пальчаторассеченными листьями.

В настоящее время у вида *G.hirsutum* L. описана (Джафаров, 1971) форма с цельными листьями.

Следует подчеркнуть, что у видов, у которых в той или иной степени выражено развитие лопастей (дольчатость), имеет место гетерофилия. У них 1-4 листа на главном стебле цельные, как у видов с цельной формой листовой пластинки (проявление биогенетического закона у хлопчатника), начиная с 8-11 листа формируется форма листа, характерная для конкретного генотипа. Аналогичная закономерность проявляется у хлопчатника *G.hirsutum* L., обладающего пальчаторассеченными и пальчатодольчатыми листьями.

В хлопководстве большое значение имеет выведение и внедрение сортов с определенной формой и расположением листовой пластинки, обладающей оптимальной интенсивностью фотосинтеза. В свою очередь это требует фундаментального изучения генетической структуры различных форм листовой пластинки и их элементов.

В настоящее время нет такой отрасли промышленности, в которой не использовалось бы хлопковое волокно и его продукция (свыше 100 наименований). Волосяной покров семени, являясь очень сложным признаком, характерен своими субкомпонентами (количеством волоконцев на семени, длиной, крепостью, весом), которые имеют свою генетическую детерминацию и взаимосвязь генов в процессе их фенотипического проявления. Их генетическую структуру впервые на альтернативной основе - абсолютно голосемянной (АГС) и 100 % - ном фенотипическом проявлении признака волосяного покрова (подпушка и волокна) на семени на линиях генетической коллекции хлопчатника ТашГУ изучали Д.А.Мусаев (1968,1979); М.Ф.Абзалов (1971,1972,1991); Ш.Турабеков (1974); А.С.Алматов (1972); С.А.Закиров (1973); С.Т.Мусаева (1978); З.Н.Усманова (1984). По их мнению, подпушек семян контролируется четырьмя неаллельными генами $I-i$, F_1-f , t_1 , Ft_2-ft_2 и F_c-f_c , волокно Li^A-Li^A , Li^D-Li^D с проявлением комбинированного типа взаимодействия полигенов (эпистаз, полимерия, комплемен-

тарность и плейотропия). В процессе генетического анализа были выделены линии с определенным сочетанием генов подпушка и волокна. В работе будут представлены данные о новых эффектах и взаимодействии генов в системе вновь обнаруженных генов волосяного покрова семян.

ГЛАВА 1

Материал и методика исследований

Научная достоверность и результативность исследований в большей степени обуславливаются генетической чистотой исходного материала, научной обоснованностью постановки исследования и методики работы с гибридными популяциями.

Касаясь этих вопросов, Н.И.Вавилов писал: «Нужно соблюдать и необходимые требования для научной обработки генетического материала: точное знание исходных родительских форм, генетическую чистоту исходного материала, проведение необходимой изоляции» (Избр. соч. М., 1966. С119).

Как известно, хлопчатник по особенностям биологии цветения относят к факультативному самоопылителю. По данным отечественных и зарубежных исследователей, в зависимости от видовых наследственных особенностей, условий развития и концентрации насекомых-опылителей, у хлопчатника наблюдается до 32% и выше случаев перекрестного опыления.

По данным A.Sidhu и S.Singh (1961), цветок хлопчатника посещают насекомые 41 вида, которые относятся к 23 семействам и 7 отрядам. Эти авторы подчеркивают, что посещение насекомых, в основном, наблюдается в утренние часы, в момент созревания пыльцы. Они подтвердили, что хлопчатник при помощи ветра не переопыляется.

По данным Д.А. Мусаева (1971), в пределах гибридных популяций с маркированными признаками при отсутствии изоляции также происходит перекрестное опыление (оплодотворение), эффект которого доходит до 27 % и выше.

В связи с этим в процессе изучения наследования признаков в ряде поколений (F_1 , F_2 и F_3) как для родительских, так и гибридных растений была применена методика самоопыления с предварительной изоляцией цветков при помощи бумажных пакетиков.

При создании генетической коллекции инбредных линий были использованы сортовые популяции хлопчатника — сорта и образцы, которые, в свою очередь, получены из коллекции Научно - исследовательского института селекции и семеноводства хлопчатника МСВХ РУз, Института генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз, Научно - исследовате-

ского института растениеводства РУз, а также линии, выделенные в процессе генетического анализа признаков.

Таблица 1

Фенотипическая изменчивость фотосинтетических признаков у различных видов хлопчатника рода *Gossypium* L. (El-Sharkawy et al., 1965)

Вид хлопчатника	Форма листовой пластинки	Общая площадь листа 4,6 1-го растения, дм ²	Интенсивность фотосинтеза, мг СО ₂ /дм ² ч	
			до полива	после полива
<i>G. anomalum</i> Wawta et Peyr	Пальчатодольчатая	2,8	38±4	37±3
<i>G. triphyllum</i> (Harv.) Hochr	Пальчаторассеченная	4,6	31±2	20±1
<i>G. sturtianum</i> J.H. Wills	Цельная	6,1	47±2	37±7
<i>G. robinsonii</i> F. Mull	Пальчаторассеченная	12,1	49±4	36±1
<i>G. australe</i> F. Mull	Цельнокраянная	-	42±6	28±4
<i>G. hickii</i> Prockh	Пальчатораздельная	1,5	42±8	28±5
<i>G. thurberi</i> Tod	Цельная	13,9	44±9	34±1
<i>G. armourianum</i> Kearney	То же	9,1	39±1	34±4
<i>G. harknessii</i> Brandg	«—»	4,0	39±5	33±3
<i>G. klotzschianum</i> Anderss	«—»	11,5	32±3	26±5
<i>G. divaricatum</i> (Kell) H.S. et St	«—»	12,2	30±3	23±5
<i>G. aridum</i> (R. and S.) Skovsted	«—»	5,5	24±5	27±7
<i>G. raimondii</i> Ulbr	«—»	17,2	39±3	25±1
<i>G. gossypoides</i> (Ulbr) Standley	Рассеченная	11,1	35±3	25±1
<i>G. lobatum</i> Gentry	Трех-, пятидольчатая	8,0	31±1	17±1
<i>G. stockii</i> Mast. ex Hook	Пятилопастная	2,6	40±4	29±7
<i>G. somaliense</i> (Gurke) H.S. et St	Трехлопастная	2,6	42±11	36±2
<i>G. aegyptium</i> (Desf.) H.S. et St	То же	4,1	46±10	38±7
<i>G. incanum</i> (Schwartz) Hillcoat	«—»	4,2	51±8	16±5
<i>G. longicalix</i> Hutch. et Lee	Цельная	15,1	35±8	35±5
<i>G. hirsutum</i> L. var. Delaplane	Пальчатодольчатая	35,0	45±6	33±3
<i>G. hirsutum</i> L. ssp. mexicanum	То же	-	53±3	33±3
<i>G. barbadense</i> L. var. Pima	«—»	48,0	47±6	33±3
<i>G. tomentosum</i> Nutt. ex Walt	Пятилопастная	3,0	42±6	25±1
<i>G. barbadense</i> L. (green plant)	Пяти-семиллопастная	-	38±5	33±5
<i>G. barbadense</i> L. (red plant)	То же	29,1	33±3	29±7
<i>G. arboreum</i> L. var. Nankin 439	Пальчатодольчатая	15,5	35±5	28±2

Для выяснения генетической структуры признака исходным моментом является набор мутантов с различным выражением фенотипа признака по рассеченности (табл. 1). Для хлопчатника такая серия создана в ТаишГУ в виде инбредных линий генетической коллекции с различным фенотипическим выражением признака формы листа: цельной (округлой, яйцевид-

ной, ланцетовидной) без единых лопастей, пальчатодольчатой и пальчаторассеченной (пальчаторассеченной и суперпальчаторассеченной) (табл. 2, рис. 1).

В целях изучения генетики и феногенетики формы листовой пластинки у хлопчатника *G. hirsutum* L. мы исследовали поведение гибридов F₁, F₂, F₃ и F₄ в следующих комбинациях:

- 1) пальчатодольчатая х пальчатодольчатая;
- 2) пальчаторассеченная х пальчаторассеченная;
- 3) пальчатодольчатая х пальчаторассеченная;
- 4) пальчатодольчатая х цельная;
- 5) пальчаторассеченная х цельная.

В процесс генетического анализа выделен ряд линий с цельной формой листовой пластинки со своеобразным фенотипическим проявлением: округлые (Л-501, Л-511), яйцевидные (Л-531, Л-521) и ланцетовидные (Л-525). Эти линии скрещены между собой и с тестер-линиями в следующих комбинациях:

- 1) округлая х яйцевидная;
- 2) округлая х ланцетовидная;
- 3) яйцевидная х ланцетовидная;
- 4) яйцевидная х пальчатодольчатая;
- 5) ланцетовидная х пальчатодольчатая;
- 6) ланцетовидная х пальчаторассеченная.

Для идентификации феноклаассов по форме листовой пластинки нами принята следующая классификация (см. рис. 1).

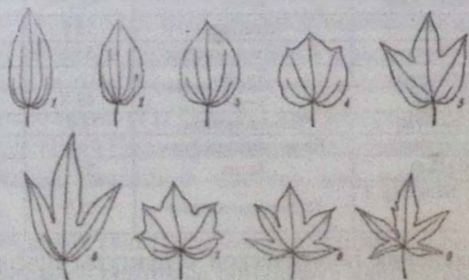


Рис. 1. Формы листовой пластинки у хлопчатника *G. hirsutum* L.:

- 1 - ланцетовидная, 2 - яйцевидная, 3 - округлая, 4 - трехлопастная,
- 5 - трехраздельная, 6 - трехрассеченная, 7 - пальчатодольчатая,
- 8 - пальчатораздельная, 9 - пальчаторассеченная

При этом за основу взяты листья, расположенные на 7-10 узлах главного стебля. Достоверность феноклаассов в F₂ и F₃ проверялась методом χ^2 -квадрат (по Фишеру). При количественном анализе пользовались методом биологической статистики (Доспехов, 1965).

Гены изучаемых признаков обозначали начальными буквами соответствующих английских слов: In¹-in¹-in-integri (цельный), l - leaf (лист); O₁-o₁-o-okra (рассеченный), O₁^s-s-syper (сильнорассеченный); Sq¹-sq¹-sq-square (площадь).

При анализе генетики признаков типов подпушка семян и волокна придерживались классификации М.Ф.Абзалова (1971), Д.А.Мусаева (1972, 1979) (рис. 2.):

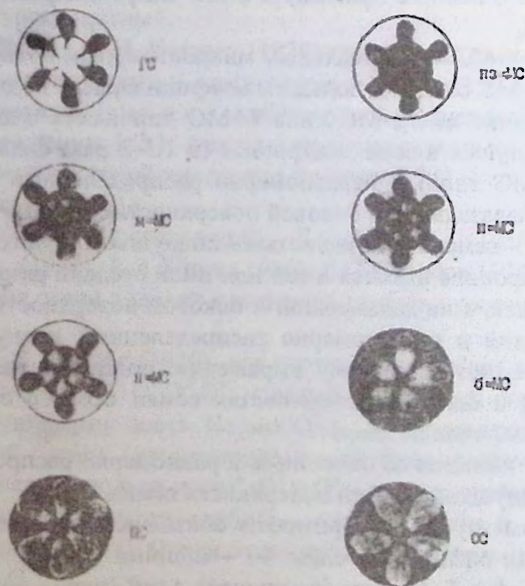


Рис. 2. Типы подпушка семян:

1 - ГС - голые семена, без подпушка; 2 - МС - семена с подпушкой только в зоне микропила семян; pz=МС - с незначительным МС подпушкой, m=МС - с малым МС подпушкой, n=МС - с промежуточным МС подпушкой, b=МС - с большим МС подпушкой; 3 - ПС - семена с «плешистым» подпушкой, 4 - ОС - семена со сплошным подпушкой

1. АГС — абсолютно голосемянные, на поверхности семян отсутствуют и подпушек, и волокно.
 2. ГС — голосемянные, на поверхности семян подпушек отсутствует полностью, но имеется в той или иной степени развитое волокно.
 3. МС — семена с микропилярным подпушком и с волокном. При этом семена имеют развитый подпушек только в зоне микропиле семян, остальные части — боковая и халазальная — голые. По степени выраженности подпушка в зоне микропиле семян растения с микропилярным подпушком можно разделить на следующие подтипы:
 - а) из = МС — семена с незначительным подпушком,
 - б) м = МС — с малым микропилярным подпушком,
 - в) п = МС — с промежуточным микропилярным подпушком,
 - г) н = МС — с нормальным микропилярным подпушком.
 4. б = МС семена с большим микропилярным подпушком. В отличие от н-МС типа б=МС тип имеет очень густой подпушек в зоне микропиле (в 1.5-2 раза больше, чем у н=МС типа) и неравномерно распределенный подпушек на халазальной и боковой поверхностях семян.
 5. ПС — семена с «плешистым» подпушком. У них в области микропиле имеется в той или иной степени развитый подпушек, а на халазальной и боковой поверхностях семян — редкий и неравномерно распределенный подпушек. Они по фенотипическому выражению подпушка на халазальной и боковой поверхностях семян особого отличия от б=МС типа не имеют.
 6. ОС — семена со сплошным и равномерно распределенным подпушком на всей поверхности семян.
- Гены изучаемых признаков обозначали буквами соответствующих английских слов: I-i — inhibitor, Su-su — suppressor (подавитель), F₁-f₁ — fuzz (подпушек), t-tuft (пучок подпушка на микропиле), F_c-f_c-c — complementary (дополнительный), Li-li-lint (волокно), Li^A, Li^D (A, D — геномная группа).

ГЛАВА 2

Генетика и фенотипика форм листовой пластинки Экспериментальная часть

2.1 Состояние изученности генетики признаков форм листовой пластинки

Изучению генетики форм листовой пластинки, наследованию формы листа посвящено значительное количество работ как отечественных, так и зарубежных исследователей.

P.F.Fyson (1908), изучая наследование формы листа при скрещивании видов хлопчатника *G. arboreum* L. и *G. herbaceum* L., показал доминантность узкого листа в первом поколении. Автором в F₂ получено расщепление в соотношении 3 узколистных: 1 широколиственный.

R.H. Peibies, T.H. Kearney (1928) при скрещивании Acala с рассеченными листьями и Acala норма у растений F₁ получили листья промежуточные, а в F₂ наблюдалось расщепление, близкое к соотношению 1:2:1. Аналогичные результаты по наследованию формы листовой пластинки получены J.O.Ware (1929) и В.И.Кокуевым (1937).

Результаты исследований S.C.Harland (1929), J.B. Hutchinson (1934), R.A.Silow (1939), S.C.Stephens (1945) показали наличие серии аллелей в контроле глубины рассеченности листьев.

Так, S.C. Harland (1929) для хлопчатника Upland описывает четыре аллеля — O^u, O^c, O^o, O^s, каждый из которых определяет специфичную форму листа. Из них O^u и O^c определяет пальчатодольчатый лист (различаемые по глубине рассеченности главной лопасти — дольки листа), O^o и O^s — пальчаторассеченный лист (различающиеся по глубине рассеченности и ширине главной дольки листа). Среди этих серий доминирующей является аллель O^s.

Наличие серии аллелей в контроле формы листа у азиатского хлопчатника приводит J.B. Hutchinson (1934). По мнению автора, имеется 5 серий гена L (L^B, L^I, L^L, L и l).

В данной серии доминантной аллелью является L^B, L^I, L^L, L₁, которая маркирована в 30 морганидах геном бурой

окраски волокна.

На основе изучения форм листовой пластинки у новосветского хлопчатника S.G.Stephens (1945) предлагает ген с четырьмя сериями аллелей L^S, L^O, L^E, L . По данным автора, у *G.hirsutum* L. обнаружены все четыре серии, у *G.tomentosum* L. — одна серия, у *G.barbadense* L. — L^O и L^E .

Как показали H.B.Brown, J.R.Cotton, T.R.Richmond, R.E.Harper (1937), формы листьев — round leaf (округлый лист), broad leaf (пальчатодольчатый) наследуются по моногенной схеме.

По результатам анализа гибридов от скрещивания форм рассеченнолистной (okra leaf) и округлолистной (round leaf) высказывалось предположение, что они различаются между собой по состоянию двух генов, причем round leaf является рецессивным признаком. Данные выводы сделаны на основе малого объема выборки без последующего анализа их потомства и беккрасса. При этом под округлым листом подразумевается общий контур листа — на листьях имеются не столь развитые лопасти.

C.F.Lewis (1954), анализируя гибриды от скрещивания растений с чашеобразным листом и нормальными прицветниками с растениями с широкими листьями и прицветниками frego, показал, что эти различия контролируются одним неполно доминирующим геном и он не зависит от гена, обуславливающего прицветник frego.

На основе анализа межвидовых гибридов *G.barbadense* L. x *G.trilobum* L. Д.А.Мусаевым (1956) показан неполно доминирующий эффект признака пальчаторассеченности листа дикого хлопчатника *G.trilobum* L.

Предметом изучения были также различные мутанты по форме листовой пластинки у хлопчатника *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L.

В процесс генетического анализа серии мутантов по форме листа у *G.hirsutum* L. R.H.Dilday, R.J.Kohel, T.R.Richmond (1975) установили тесное сцепление генов cr, s, vf, локализованных в 15-й хромосоме. На основе двух, — трехточковых локусов определено расстояние генов, контролирующих мутантные признаки cr-crinkled leaf (сморщенный лист), s-strap leaf,

vf-veins-fused (слившиеся жилки) : cr-0,20-s-1,20-vf-4,90-Lg, где green lint (зеленое волокно). Авторами предполагается наличие серии аллелей для генов s и vf.

A.E.Persial, R.J.Kohel, R.H.Dilday (1976), изучая наследование у *G.hirsutum* L. округлолистного мутанта с тестер-линиями, характеризующимися сочетанием признаков round leaf (rl), frego bract (fg), strap leaf (s) и open bud (ob), показали отсутствие сцепления с новым мутантным геном Rl_2 (доминантный округлый лист). Авторами показано также действие гена Rl_2 на жизнеспособность растений в доминантном гомозиготном и гетерозиготном состояниях. Доминантное гомозиготное состояние является летальным.

На Иолотанской селекционной станции В.П. Жирновниковым и М.И.Иксановым (1977) в гибридном потомстве от скрещивания сортов тонковолокнистого хлопчатника 9041-И с 9122-И был выделен мутант с гофрированной листовой пластинкой. Мутант скрещивали с нормальными формами С-6030 (*G.barbadense* L.) и С-4829 (*G.hirsutum* L.). По данным авторов, мутантный признак наследуется рецессивно. Причем, в F_2 у внутривидового гибрида соотношение составило 4:2:1, у межвидового — 7:1. Отклонение соотношения в F_2 от монофакториального авторами объясняется пониженной жизнеспособностью растений с мутантным признаком.

Наследование формы листа впервые на основе альтернативного выражения признака на инбредных линиях генетической коллекции изучено у вида *G.hirsutum* L. в ТашГУ М.Ф. Абзаловым под руководством Д.А.Мусаева

На основе анализов гибридов F_1, F_2, F_3 с участием линий с пальчаторассеченными и пальчатодольчатыми листьями М.Ф. Абзаловым (1971), С.А.Закировым, А.С.Алматовым (1972), С.А. Закировым (1973) получены данные, подтверждающие таковые предшественников о моногенном контроле формы листа «пальчаторассеченный-пальчатодольчатый» с эффектом неполного доминирования гена, контролирующего пальчаторассеченный лист.

Д.А.Мусаев (1972, 1979), подтверждая монофакторальное наследование признаков «пальчаторассеченный-пальчатодольчатый», дает новое толкование наследования признака: «нали-

чие дополнительных сегментов на главной (лопасти) долька листа у пальчаторассеченных форм». По его мнению, этот признак контролируется взаимодействием двух дополнительных полимерных генов — O_{11} - o_{11} и O_{12} - o_{12} . Они функционируют при наличии в генотипе доминантной аллели основного гена O_1 . При рецессивной гомозиготности ($o_1 o_1$) дополнительные гены O_{11} и O_{12} не функционируют.

Анализ литературных сведений по наследованию формы листовой пластинки видов рода *Gossypium* L. свидетельствует о том, что форма листа как у диплоидных, так и тетраплоидных представителей контролируется моногенно. Эти гены имеют от 4 до 5 серий аллелей, причем серия, контролирующая супер-рассеченную форму листа, является доминантной по отношению к другим сериям данной аллели.

Помимо пальчатодольчатых и пальчаторассеченных форм листа, характерных для *G. hirsutum* L., выявлены мутантные формы с округлым листом (слабо развитыми лопастями). По данным авторов, эта мутация в одном случае — рецессивная (Brown, Cotton, Richmond, Harper, 1937), в другом — доминантная (Persival, Kohel, Dilday, 1976). Следовательно, к настоящему моменту остаются слабо изученными генетика и феногенетика форм листовой пластинки у видов рода *Gossypium* L. вообще и у культивируемого *G. hirsutum* L. — в частности.

2.2. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий «пальчатодольчатая x пальчатодольчатая» и «пальчаторассеченная x пальчаторассеченная»

Набор инбредных линий генетической коллекции хлопчатника в ТашГУ (по форме листовой пластинки) характеризуется цельной, пальчатодольчатой, пальчаторассеченной формами листовой пластинки (см. табл. 2). В целях идентификации принадлежности каждой линии к той или иной серии аллелей в пределах каждого фенотипа произведены скрещивания линий пальчатодольчатые листья с пальчатодольчатыми и линий пальчаторассеченные с пальчаторассеченными. Как видно из табл. 3, в первой группе скрещивания, где родительские формы

характеризовались пальчатодольчатыми листьями, во всех случаях растения F_1 обладали как обе родительские линии пальчатодольчатыми листьями. В популяциях растений F_2 ни в одной комбинации не были выявлены растения с иными формами листовой пластинки. Этот результат свидетельствует о том, что хотя участвующие в гибридизации линии и имеют разное происхождение, но по гену формы листовой пластинки они принадлежат к одной серии. В нашем случае это ген $o_1 o_1$, по Стефенсу — II (1945). Необходимо заметить, что у них по величине листовой пластинки в F_2 имеет место визуально наблюдаемое варьирование.

Во второй группе скрещивания, где линии имели пальчаторассеченные листья, растения F_1 Л-151 x Л-152 (табл. 4) обладали листьями, фенотипически идентичными с родительскими формами. В популяции F_2 все растения характеризовались пальчаторассеченными листьями, характерными для линий Л-151, Л-152 и F_1 . Следовательно, у этих линий гены, контролирующие фенотип пальчаторассеченного листа, принадлежат к одной серии. В нашем случае это ген $O_1 O_1$, по Стефенсу — $L^{\circ} L^{\circ}$ (1945).

Таблица 2
Характеристика линий по форме листовой пластинки

№ п/п	Название линий	Форма листовой пластинки	Происхождение	Принадлежность к серии аллелей
1	Л-15	Пальчатодольчатая	Сорт 153-Ф	I (Stephens, 1945)
2	Л-463	То же	Актафа-43	То же
3	Л-47	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	С4727	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
4	Л-70	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Образец А-720	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
5	Л-601	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	АН-Чиланки-1	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
6	Л-605	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	108Ф (Пахтабад)	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
7	Л-12-1	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	С-4550	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
8	Л-44	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Л-16 (С-1622)	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
9	Л-500	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Л-70 x Л-47	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
10	Л-499	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Л-74 x Л-101	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
11	Л-101	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Л-70 x Л-12	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
12	Л-100	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Л-70 x Л-12	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
13	Л-74	Пальчаторассеченная	Л-70 x Л-47	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
14	Л-303	То же	Л-70 x Л-15	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
15	Л-110	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Л-70 x Л-12	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$
16	Л-13	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$	Образец Langari-140	$\frac{11}{11}$ $\frac{11}{11}$ L ^o (Stephens, 1945)

Продолжение табл. 2

17	Л-13-1	"—"	Л-3 х Л-47	То же
18	Л-73	"—"	Л-13 х Л-72	"—"
19	Л-459	"—"	Образец (ВИР)	L ² (—"—")
20	Л-3	"—"	Образец 05231 (Америка)	L ⁰ (—"—")
21	Л-477	"—"	Образец САФВНИИР №389103	То же
22	Л-151	"—"	Л-72 х Л-13	"—"
23	Л-152	"—"	Л-72 х Л-13	"—"
24	Л-490	"—"	Л-650 х Л-459	L ² (—"—")
25	Л-6	"—"	Л-3 х Л-47	L ⁰ (—"—")
26	Л-501	Цельная (округлая)	Образец Азербайджан -50 (сорт Акстафа-43)	Серия I под эпистатическим эффектом гена In ¹
27	Л-521	Цельная (яйцевидная)	Л-13-1 х Л-501	Серия L ⁰ под эпистатическим эффектом гена In ¹
28	Л-525	Цельная (ланцетовидная)	Л-459 х Л-501	Серия L ² под эпистатическим эффектом гена In ¹
29	Л-531	Цельная (яйцевидная)	Л-13-1 х Л-501	Серия L ⁰ под эпистатическим эффектом гена In ¹

Таблица 3

Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчатодольчатыми листьями

Материал	п	Форма листа		
		пальчатодольчатая	пальчато-раздельная	пальчато-рассеченная
I	2	3	4	5
Л-70	100	100	-	-
F ₁ Л-70 х Л-15	112	112	-	-
F ₁ Л-15 х Л-70	110	110	-	-
F ₂ Л-70 х Л-15	574	574	-	-
F ₂ Л-15 х Л-70	799	799	-	-
F ₂ (Л-70 х Л-15) х Л-15	272	272	-	-
F ₂ (Л-15 х Л-70) х Л-70	284	284	-	-
Л-15	100	100	-	-
F ₁ Л-15 х Л-47	50	50	-	-
F ₁ Л-47 х Л-15	50	50	-	-
F ₂ Л-15 х Л-47	300	300	-	-
F ₂ Л-47 х Л-15	476	476	-	-
Л-47	100	100	-	-
Л-601	50	50	-	-
F ₁ Л-601 х Л-650	11	11	-	-
F ₂ Л-601 х Л-650	181	181	-	-

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5
Л-650	86	86	-	-
F ₁ Л-12-1 х Л-650	66	66	-	-
F ₂ Л-12-1 х Л-650	295	295	-	-
Л-12-1	50	50	-	-
Л-74	18	18	-	-
F ₁ Л-74 х Л-100	42	42	-	-
F ₂ Л-74 х Л-100	267	267	-	-
Л-100	45	45	-	-
F ₂ (Л-74 х Л-100) х Л-74	122	122	-	-
F ₂ (Л-74 х Л-100) х Л-100	119	119	-	-
Л-303	49	49	-	-
F ₁ Л-74 х Л-303	13	13	-	-
F ₂ Л-74 х Л-303	241	241	-	-
F ₂ (Л-74 х Л-303) х Л-74	82	82	-	-
F ₂ (Л-74 х Л-303) х Л-303	174	174	-	-
Л-100	103	103	-	-
F ₁ Л-100 х Л-101	88	88	-	-
F ₂ Л-100 х Л-101	420	420	-	-
F ₂ (Л-100 х Л-101) х Л-100	134	134	-	-
F ₂ (Л-100 х Л-101) х Л-101	235	235	-	-
F ₁ Л-74 х Л-101	35	35	-	-
F ₂ Л-100 х Л-101	564	564	-	-
Л-500	56	56	-	-
F ₁ Л-499 х Л-500	50	50	-	-
F ₂ Л-499 х Л-500	465	465	-	-
Л-110	43	43	-	-
F ₁ Л-101 х Л-110	49	49	-	-
F ₂ Л-101 х Л-110	468	468	-	-
Л-47	59	59	-	-
F ₁ Л-47 х Л-101	61	61	-	-
F ₂ Л-47 х Л-101	606	606	-	-
F ₂ (Л-47 х Л-101) х Л-101	163	163	-	-
F ₂ (Л-47 х Л-101) х Л-47	38	38	-	-
Л-500	56	56	-	-
F ₁ Л-101 х Л-500	32	32	-	-
F ₂ Л-101 х Л-500	295	295	-	-
F ₂ (Л-101 х Л-500) х Л-500	168	168	-	-
F ₂ (Л-101 х Л-500) х Л-101	149	149	-	-
F ₁ Л-101 х Л-499	62	62	-	-
Л-499	67	67	-	-
F ₂ Л-101 х Л-499	353	353	-	-
Л-100	107	107	-	-
F ₁ Л-100 х Л-500	93	93	-	-
F ₂ Л-100 х Л-500	457	457	-	-
F ₂ (Л-500 х Л-100) х Л-100	52	52	-	-

Иная картина выявлена при скрещивании линий Л-6 и Л-459. Хотя они и имеют пальчаторассеченную форму листа, но по глубине рассеченности и ширине главной лопасти листа существенно различаются. Растения F_1 характеризовались промежуточным выражением признака, а растения F_2 — пальчаторассеченной формовой листовой пластинки, но по глубине рассеченности и ширине главной дольки их можно сгруппировать в следующие три фенокласса (см. табл.4):

- 1) растения типа Л-6 (пальчаторассеченный);
- 2) растения типа F_1 (промежуточный);
- 3) растения типа Л-459 (суперпальчаторассеченный).

Соотношение этих классов близко 1:2:1. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в данной комбинации скрещивания линии принадлежат по гену рассеченности листа к разным сериям. В нашем случае для линии Л-6 (O_1O_1), по Стефенсу (1945), — L^+L^+ , для линии Л-459 (O^+O^+), по Стефенсу, — L^+L^+ .

Таблица 4

Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчаторассеченными листьями

Материал	г.	Форма листа			Пальчаторассеченная			Соотношение	χ^2	Р
		пальчато-дольчатый	пальчато-раздельный	пальчато-рассеченный	типа Л-6	типа F_1	типа Л-459			
Л-151	50	-	-	50						
F_1 Л-151 х Л-152	60	-	-	60						
F_2 Л-151 х Л-152	420	-	-	420						
F_1 Л-152 х Л-151	60	-	-	60						
F_2 Л-152 х Л-151	250	-	-	250						
Л-152	50	-	-	50						
Л-6	60	-	-	60	60	-	-			

Продолжение табл. 4

F_1 Л-6 х Л-459	50	-	-	50	-	50	-			
F_2 Л-6 х Л-459	500	-	-	500	120	256	124	1:2:1	0,34	0,95-0,80
F_{II} (Л-6 х Л-459) х Л-6	180	-	-	180	94	86	-	1:1	0,34	0,80-0,50
F_2 (Л-6 х Л-459) х Л-459	190	-	-	190	-	92	98	1:1	0,18	0,60-0,50
Л-459	60	-	-	60	-	-	60			

2.3. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчатодольчатыми и пальчаторассеченными листьями

Для изучения данного вопроса в генетический анализ были вовлечены линии Л-15, Л-463, Л-47, Л-70, Л-601, Л-650 с пальчатодольчатыми листьями и Л-13, Л-73, Л-151, Л-152, Л-459 — с пальчаторассеченными.

Анализ данных табл. 5 показывает, что во всех комбинациях растение F_1 характеризуется пальчатораздельными листьями, т.е. формируется промежуточная форма листа по отношению двух форм — пальчатодольчатой и пальчаторассеченной.

Растения F_2 можно четко сгруппировать в три фенокласса: пальчатодольчатый, пальчатораздельный и пальчаторассеченный. Соотношение феноклассов близко 1:2:1 (табл. 5, рис. 2-4).



Рис. 3. Наследование формы листовой пластинки у растений

Л-13/1, Л-73 х Л-15Л-463

Правильность идентификации феноклассов подтверждается результатами беккроссов.

Как видно из данных табл. 5, при бекроссе, где участвуют линии с пальчатодольчатыми листьями, выделяются два фенотипа: пальчатодольчатый и пальчатораздельный в соотношении 1:1. В отличие от (Л-463 x Л-73) x Л-73 здесь выявляются растения с пальчатораздельной и пальчаторассеченной формой листьев.

F₁ (Л-463 x Л-73) x Л-463



Рис. 4. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при бекроссе

Таким образом, в данной серии скрещиваний F₁, F₂, F₃ получены данные, подтверждающие результаты исследований предшественников о моногенной детерминации форм листьев — пальчаторассеченной и пальчатодольчатой.

2.4. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с цельными и пальчатодольчатыми листьями

В генетический анализ были вовлечены линии Л-501 с цельными листьями и Л-70, Л-12-1, Л-15, Л-44, Л-463, Л-601, Л-650 — с пальчатодольчатыми.

Как свидетельствуют данные табл. 5 и рис. 5, во всех комбинациях скрещивания растения F₁ характеризовались трехлопастными листьями, т.е. необычными для обеих форм. При этом лопасти слабо развиты, что говорит в пользу доминирования линии Л-501 с цельными листьями. У растения F₁ периферийные листья на симподиальных ветвях и верхних узлах главного стебля имеют тенденцию к цельности. Это свидетельствует о доминирующем эффекте гена, контролирующего цельную форму листа.

Таблица 5

Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчатодольчатой и пальчаторассеченной формами в F₁, F₂, и F₃

Материал	n	Форма листа			Соотношение	χ^2	P
		пальчаторассеченная	пальчатораздельная	пальчатодольчатая			
Л-15	2	-	4	5	6	7	8
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 ₃ (Л-13 x Л-15) x Л-15	120	-	62	58	1:1	0.13	0.80-0.50
Л-13	100	100	-	-	-	-	-
Л-463	100	-	-	100	-	-	-
F ₁ Л-463 x Л-73	100	-	100	-	-	-	-
F ₂ Л-463 x Л-73	254	64	131	59	1:2:1	0.45	0.80-0.50
F ₃ (Л-463 x Л-73) x Л-463	93	-	44	49	1:1	0.27	0.80-0.50
F ₃ (Л-463 x Л-73) x Л-73	49	23	26	-	1:1	0.18	0.80-0.50
Л-73	100	100	-	-	-	-	-
Л-151	159	159	-	-	-	-	-
F ₁ Л-151 x Л-47	50	-	80	-	-	-	-
F ₂ Л-151 x Л-47	310	70	164	76	1:2:1	1.07	0.80-0.50
Л-47	89	-	-	89	-	-	-
Л-15	143	-	-	143	-	-	-
Л-152	101	101	-	-	-	-	-
F ₁ Л-152 x Л-47	67	-	67	-	-	-	-
F ₂ Л-152 x Л-47	394	102	194	98	1:2:1	0.16	0.95-0.80
F ₃ Л-152 x Л-15	72	-	72	-	-	-	-
F ₃ Л-152 x Л-15	383	88	203	92	1:2:1	0.37	0.80-0.50
Л-650	120	-	-	120	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
F ₁ Л-650 x Л-459	50	-	50	-	-	-	-
F ₂ Л-650x Л-459	546	140	275	131	1:2.1	0.31	0.95-0.80
F ₂ Л-650x Л-459xЛ-650	176	-	78	98	1:1	2.26	0.50-0.20
Л-459	80	80	-	-	-	-	-
F ₁ Л-650 x Л-477	50	-	50	-	-	-	-
F ₂ Л-650x Л-477	384	100	187	97	1:2.1	0.25	0.95-0.80
F ₂ Л-650x Л-477xЛ-650	188	-	95	93	1:1	0.02	0.99-0.95
Л-477	100	100	-	-	-	-	-
F ₁ Л-12-1 x Л-477	80	-	80	-	-	-	-
F ₂ Л-12-1x Л-477	593	141	302	150	1:2.1	0.47	0.80-0.50
F ₂ Л-12-1x Л-477xЛ-477	209	-	102	107	1:1	0.10	0.80-0.50
F ₂ Л-12-1x Л-477xЛ-12-1	188	91	97	-	1:1	0.19	0.80-0.50
Л-12-1	120	-	-	120	-	-	-

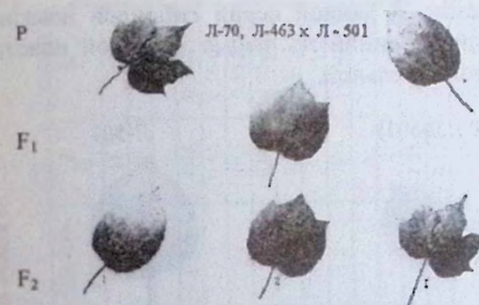


Рис. 5. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника
Л-70, Л-463 x Л-501

Растения F₂ во всех комбинациях скрещивания можно группировать в три фенокласса: цельный, трехлопастной и пальчатодольчатый. Соотношения этих феноклассов очень близки к 1:2:1, за исключением F₂ (Л-501 x Л-15).

Результаты беккроссов подтверждают правильность идентификации феноклассов по форме листа в F₂. Так, при беккроссе на линии с пальчатодольчатыми листьями в F₂ выделяются два фенокласса растений – с трехлопастными и пальчатодольчатыми листьями в соотношении 1:1. Такое же соотношение получено и при беккроссе на линии Л-501 с цельными листьями, но с иным набором феноклассов – цельный и трехлопастной (см. табл. 5, рис. 5, 6, 7).

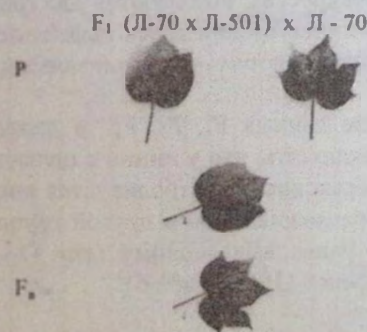


Рис. 6. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника
при беккроссе

Таким образом, в данной серии гибридов доказывается моногенное различие линий по форме листовой пластинки — пальчатодольчатой и цельной.

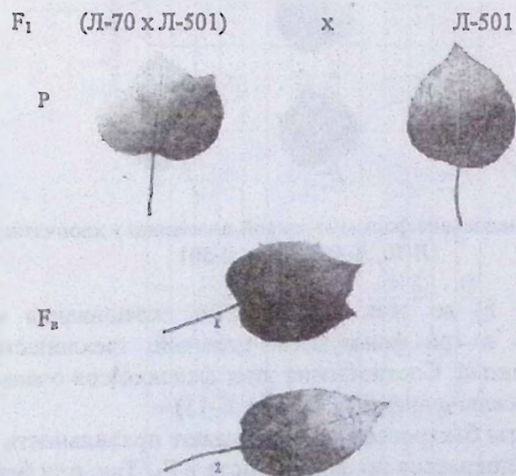


Рис. 7. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при беккроссе

Совершенно новые феноклассы получены при беккроссе (Л-70 x Л-501) x Л-13-1, где линия Л-13-1 характеризуется пальчаторассеченной формой листовой пластинки. При этом, как и в предыдущих беккроссах, выделяются два фенокласа в соотношении 1:1. В отличие от них здесь выделяются классы растений с трехраздельными и пальчатораздельными формами листьев (табл.5).

На основе анализа данных F_1 , F_2 , F_3 в данной группе скрещивания можно заключить, что у линии с цельной формой листовой пластинки форма листа контролируется новым геном $-In^1$ - особым геном, локализованным в другой группе сцепления по отношению к ранее выявленному гену O_1-o_1 (Мусаев, 1979), L^0-l^0 - по Стефенсу (1945) (табл.6).

Таблица 6

Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчатодольчатой и цельной формами в F_1 , F_2 и F_3 .

Материал	n	Форма листа								Соотно- шение	χ^2	Р
		ц	Т/доп ^а	Т/раз ^а	Т/раз ^б	Т/раз ^в	П/раз ^а	П/раз ^б	П/доп ^а			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Л-70	100	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	
F ₁ Л-70 x Л-501	100	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	
F ₂ Л-70 x Л-501	732	161	370	-	-	-	-	201	12:1	4,46	0,20-0,05	
F ₃ (Л-70x Л-501) x Л-70	145	-	77	-	-	-	-	68	1:1	0,56	0,50-0,20	
F ₄ (Л-70x Л-501) x Л-501	124	66	58	-	-	-	-	-	1:1	0,52	0,50-0,20	
F ₅ (Л-70x Л-501) x Л-13-1	129	-	-	65	-	-	64	-	1:1	0,03	0,99-0,95	
F ₂ Л-70 x Л-501	642	150	321	-	-	-	-	171	12:1	1,37	0,80-0,50	
Л-501	100	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	
Л-13-1	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Л-601	150	-	-	-	-	-	-	150	-	-	-	
F ₁ Л-601 x Л-501	100	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	
F ₂ Л-601 x Л-501	492	132	234	-	-	-	-	126	12:1	1,31	0,80-0,50	
F ₃ (Л-601 x Л-501) x Л-601	75	-	36	-	-	-	-	39	1:1	0,12	0,80-0,50	
F ₄ (Л-601 x Л-501) x Л-501	57	30	27	-	-	-	-	-	1:1	1,56	0,50-0,20	
Л-463	110	-	-	-	-	-	-	110	-	-	-	
F ₁ Л-463 x Л-501	80	-	80	-	-	-	-	-	-	-	-	
F ₂ Л-463 x Л-501	415	86	216	-	-	-	-	113	12:1	4,21	0,20-0,05	
F ₃ (Л-463 x Л-501) x Л-463	243	-	134	-	-	-	-	109	1:1	2,57	0,20-0,05	
Л-44	100	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	
F ₁ Л-501x Л-44	50	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	

Продолжение табл. 6

F ₂ Л-501 x Л-44	406	94	208	-	-	-	-	-	-	104	1:2:1	0.74	0.80-0.50
F ₁ Л-501 x Л-15	30	-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-501 x Л-15	473	92	244	-	-	-	-	-	-	137	1:2:1	9.02	0.05-0.01
Л-15	50	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-
Л-12-1	100	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-
F ₁ Л-12-1 x Л-501	100	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₁ Л-501 x Л-12-1	30	-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-12-1 x Л-501	190	40	97	-	-	-	-	-	-	53	1:2:1	1.85	0.50-0.20
F ₂ Л-501 x Л-12-1	174	37	98	-	-	-	-	-	-	39	1:2:1	2.82	0.50-0.20
F ₂ (Л-12-1 x Л-501) x Л-501	32	15	17	-	-	-	-	-	-	-	1:1	0.12	0.80-0.50
F ₂ (Л-12-1 x Л-501) x Л-12-1	40	-	22	-	-	-	-	-	-	18	1:1	0.40	0.80-0.50
Л-650	100	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-
F ₁ Л-650 x Л-501	30	-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-650 x Л-501	599	159	274	-	-	-	-	-	-	166	1:2:1	4.41	0.20-0.05
F ₂ (Л-650 x Л-501) x Л-501	143	69	74	-	-	-	-	-	-	-	1:1	0.16	0.80-0.50
F ₂ (Л-650 x Л-501) x Л-650	131	-	57	-	-	-	-	-	-	74	1:1	2.20	0.20-0.05

Примечание: * - и целая; т/лоп - трехлопастная; т/раз - трехраздельная; т/рис - трехраздельная; т/рис - пальчаторассеченная; п/раз - пальчатораздельная; п/рис - пальчатодольчатая.

Этот ген нами обозначен символично как In^1 (Integri leaf). Данная закономерность раскрывается в последующей серии скрещиваний с участием линий с цельнокрайной и пальчаторассеченной формами листьев.

2.5. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с цельными и пальчаторассеченными листьями

В данной группе скрещиваний в качестве родительских форм вовлечены линии с крайними выражениями формы листовой пластинки (Л-501) и пальчаторассеченная (Л-3, Л-13-1, Л-459, Л-477).

Как видно из данных табл. 7, во всех комбинациях скрещивания растения F_1 обладали трехраздельной формой листовой пластинки, необычной для обоих родителей (рис. 8).

У растений F_1 как и F_2 (цельный x пальчатодольчатый) периферийные листья имели тенденцию к цельнолистности, что свидетельствует о доминирующем эффекте линии Л-501 с цельными листьями по отношению к линии с пальчаторассеченными.

В данной серии скрещиваний у растений F_2 наблюдается сложное расщепление по признаку «форма листа». Популяцию растений F_2 во всех комбинациях без исключения можно разделить на семь фенокласов: растения с цельными, трехлопастными, трехраздельными, трехрассеченными, пальчаторассеченными, пальчатораздельными и пальчатодольчатыми листьями. Здесь обнаруживаются классы растений, имеющиеся в F_2 , F_3 предыдущих комбинаций скрещивания и совершенно новый феноклас - растения с трехрассеченными листьями. Соотношения фенокласов в F_2 близки 4:2:4:2:1:2:1.

При этом предполагается, что ген, контролирующий цельный лист, при доминантном гомозиготном состоянии, блокируя функцию гена, обуславливающего пальчатость листа, независимо от его аллельного состояния, способствует фенотипическому проявлению цельной формы листовой пластинки. Правильность идентификации фенотипов по форме листа F_2 подтверждается результатами беккроссов. При беккроссе на линию

Л-47 с пальчатодольчатой формой листовой пластинки при F_1 (Л-73 х Л-501) х 47 и (Л-13-1 х Л-501) х Л-47 выявляются четыре фенокласа растений: трехлопастной, трехраздельный, пальчатораздельный и пальчатодольчатый (табл.8,9, рис.9). Соотношение фенокласов близко 1:1:1:1.

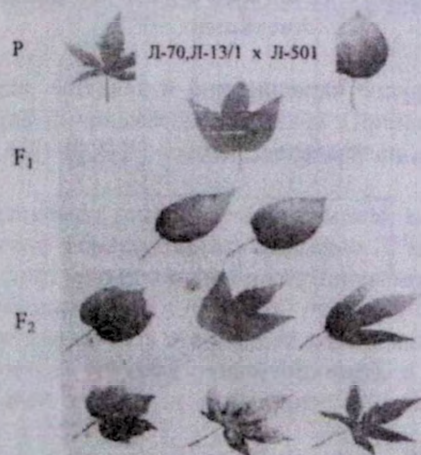


Рис. 8. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника

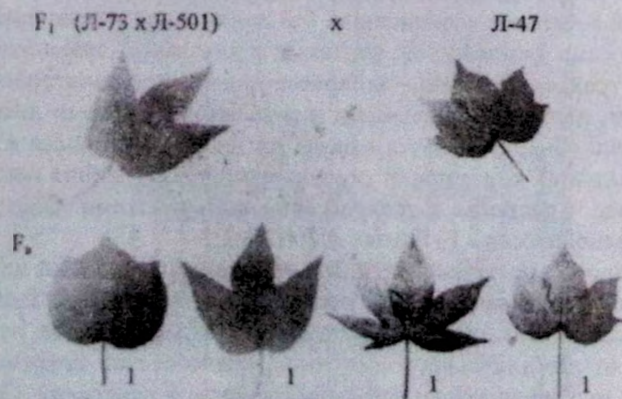


Рис. 9. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при беккроссе

Другой результат получен при беккроссе на линию Л-501 с цельными листьями. Как видно из данных табл.7, во всех комбинациях, где в беккроссе участвует линия Л-501, выявляются три фенокласа растений по форме листа: цельный, трехлопастной, трехраздельный. Соотношение классов близко 2:1:1 (рис.10).

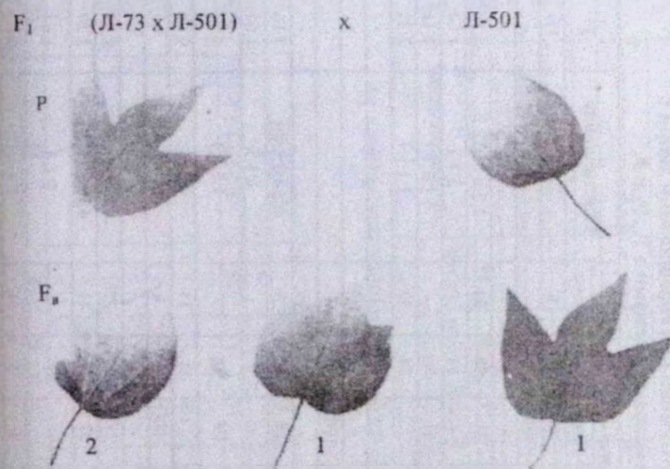


Рис. 10. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при беккроссе

При беккроссе на линии с пальчаторассеченными листьями, как и в беккроссе (пальчаторассеченный и цельный) х пальчатодольчатый, можно выявить четыре класса растений по форме листа: трехраздельный, трехрассеченный, пальчаторассеченный и пальчатораздельный. Соотношение классов также близко к 1:1:1:1. Как видно из данных табл.8 (рис.11), в F_2 (пальчаторассеченная х цельная) х пальчаторассеченная в отличие от F_1 (пальчаторассеченная х цельная) х пальчатодольчатая вместо классов растений с трехлопастными и пальчатодольчатыми листьями выделяются растения с трехрассеченными и пальчаторассеченными листьями.

Таблица 7

Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчаторассеченной и цельной формами в F_1 , F_2 и F_3

Материал	n	Форма листа							Соотношение	χ^2	P
		ц	Т/лоп	Т/раз	Т/рас	П/рас	П/раз	П/дол			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Л-73	100	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-
F_1 Л-73 х Л-501	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-73 х Л-501	421	98	53	123	44	21	58	24	4:2:4:2:1:2:1	6.74	0.50-0.20
F_3 (Л-73 х Л-501) х Л-501	120	60	35	25	-	-	-	-	2:1:1	1.67	0.50-0.20
F_4 (Л-73 х Л-501) х Л-73	206	-	-	51	52	44	59	-	1:1:1:1	1.11	0.80-0.50
F_5 (Л-73 х Л-501) х Л-47	84	-	24	14	-	-	24	22	1:1:1:1	3.23	0.50-0.20
Л-501	100	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Л-47	100	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-
Л-13-1	100	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-
F_1 Л-13-1 х Л-501	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-13-1 х Л-501	379	98	45	107	35	24	41	29	4:2:4:2:1:2:1	7.10	0.50-0.20
F_3 (Л-13-1 х Л-501) х Л-501	190	88	52	50	-	-	-	-	2:1:1	1.07	0.80-0.50
F_4 (Л-13-1 х Л-501) х Л-13-1	197	-	-	39	51	59	48	-	1:1:1:1	4.33	0.50-0.20
F_5 (Л-13-1 х Л-501) х Л-47	59	-	8	10	-	-	4	17	1:1:1:1	9.15	0.05-0.01
Л-3	100	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-
F_1 Л-3 х Л-501	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-501 х Л-3	426	94	48	123	41	27	66	27	4:2:4:2:1:2:1	8.14	0.50-0.20
F_3 Л-3 х Л-501	560	141	74	130	71	37	66	41	4:2:4:2:1:2:1	2.29	0.95-0.80
F_4 (Л-13-1 х Л-501) х Л-501	45	21	7	17	-	-	-	-	2:1:1	4.63	0.20-0.05
F_5 (Л-3 х Л-501) х Л-3	29	-	-	12	6	6	5	-	1:1:1:1	4.22	0.50-0.20

Продолжение табл. 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Л-459	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-
F_1 Л-459 х Л-501	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-459 х Л-501	445	106	61	120	48	21	63	26	4:2:4:2:1:2:1	5.21	0.80-0.50
F_3 (Л-459 х Л-501) х Л-501	46	17	14	15	-	-	-	-	2:1:1	3.16	0.50-0.20
F_4 (Л-459 х Л-501) х Л-459	54	-	-	18	13	11	12	-	1:1:1:1	2.13	0.80-0.50
Л-477	100	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-
F_1 Л-501 х Л-477	90	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-501 х Л-477	291	71	32	82	30	18	34	24	4:2:4:2:1:2:1	4.89	0.80-0.50
F_3 (Л-501 х Л-477) х Л-501	65	28	22	15	-	-	-	-	-	-	-
F_4 (Л-501 х Л-477) х Л-477	17	-	-	7	5	3	2	-	1:1:1:1	3.47	0.50-0.20

Таблица 8

Посеменный анализ растений F_2 по форме листовой пластинки в F_3

№ се-мей	Материал по форме листа	n	Форма листа							Соотношение	χ^2	P
			ц/х	Т/лоп	Т/раз	Т/рас	П/рас	П/раз	П/дол			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Цельная	22	22	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2		26	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3		41	41	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4		13	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5		21	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6		25	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	Трехлопастная	78	20	40	-	-	-	-	18	1:2:1	0.15	0.95-0.80
8		79	24	35	-	-	-	-	20	1:2:1	1.14	0.80-0.50
9		64	22	27	-	-	-	-	15	1:2:1	3.09	0.50-0.20

Продолжение табл. 8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
10	Трехраздельная	115	31	17	31	8	6	15	7	4:2:4:2:1:2:1	3,88	0,80-0,50
11		102	23	7	27	18	6	16	5	4:2:4:2:1:2:1	6,23	0,50-0,20
12		81	24	14	24	7	3	6	3	4:2:4:2:1:2:1	7,19	0,50-0,20
13	Трехраздельная	80	18	-	-	45	17	-	-	1:2:1	1,27	0,80-0,50
14		87	19	-	-	42	26	-	-	1:2:1	1,23	0,80-0,50
15		77	20	-	-	39	18	-	-	1:2:1	0,01	0,99
16	Пальчаторассеченная	40	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-
17		50	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-
18		30	-	-	-	-	30	-	-	-	-	-
19	Пальчатораздельная	51	-	-	-	-	14	30	7	1:2:1	3,51	0,20-0,05
20		47	-	-	-	-	9	31	7	1:2:1	4,95	0,20-0,05
21		45	-	-	-	-	5	32	8	1:2:1	8,42	0,05-0,01
22	Пальчатоломчатая	48	-	-	-	-	-	-	48	-	-	-
23		36	-	-	-	-	-	-	36	-	-	-
24		36	-	-	-	-	-	-	36	-	-	-

В отдельных комбинациях скрещивания «пальчаторассеченная х цельная» было изучено поведение растений F_2 (Л-73 х Л-501), (Л-13-1 х Л-501) в F_3 и последующих поколениях.

Анализ отдельных семей F_3 показал, что классы растений – трехлопастной, трехраздельной, пальчатораздельной дают моногенное расщепление, близкое к 1:2:1 (табл.8).

Таблица 9

Посемейный анализ растений F_2 с цельной формой листа в F_3

№ п/п	Форма листа в F_2	n	Форма листа			Соотношение	χ^2	Р
			ланцетовидная	яйцевидная	округлая			
1	Яйцевидная	22	6	12	4	1:2:1	0,53	0,80-0,50
2	Яйцевидная	26	-	22	4	3:1	1,28	0,50-0,20
3	Яйцевидная	41	18	14	9	1:2:1	8,06	0,05-0,01
4	Округлая	13	-	-	13	-	-	-
5	Яйцевидная	21	-	21	-	-	-	-
6	Ланцетовидная	25	25	-	-	-	-	-

У растений F_2 с цельными листьями по контуру отмечается варьирование, хотя они являются цельными. Так, растения F_2 с цельными листьями типа Л-501 в F_3 не дают расщепления. Отдельные растения F_2 , фенотипически цельные, но по форме яйцевидные, дают расщепление на растения типа Л-501 и яйцевидные цельные в соотношении 1:3 (табл.9). Некоторые потомства растений F_2 с яйцевидноцельными листьями в F_3 по форме не показали расщепления. Представители таких семей были выделены в отдельные линии Л-521, Л-531.

Растения F_2 с трехраздельной формой листовой пластинки в F_3 показали сложное расщепление, наблюдаемое в популяциях F_2 (пальчаторассеченная х цельная) в соотношении 4:2:4:2:1:2:1.

Анализ отдельных семей F_2 Л-459 х Л-501, где Л-459 обладает суперрассеченным листом, показал, что у них, наряду с растениями с цельными листьями типа Л-501, Л-521, Л-531, выделяются растения с ланцетовидными цельными листьями. Гомозиготная по этому признаку форма обозначена как линия Л-525. В целях подтверждения их фенотипического различия нами изучены показатели индекса листа – отношение его

длины к его ширине листа.

Как видно из данных табл. 10, наибольший показатель индекса у линии Л-525, наименьший — у линии Л-501. Хотя у линий Л-501, Л-531 и Л-525 листья цельные, но благодаря разной величине индекса листа у них образуются различные контуры. соответственно: у линии Л-501-округлый, у Л-521, Л-531 — яйцевидный, у Л-525-ланцетовидный.

Таблица 10

Сравнительная характеристика индекса листа у линий с цельной листовой пластинкой

Материал	lim	n	$\bar{x} \pm m$	δ	v	m%
Л-501	1.17-1.42	51	1.25 ± 0.00	0.00	0.00	0.00
Л-525	2.11-3.65	50	2.96 ± 0.05	0.40	13.51	1.68
Л-531	2.22-2.83	27	2.34 ± 0.04	0.198	8.46	1.70

2.6. Генетический анализ вновь выделенных линий Л-521, Л-525, Л-531

Для изучения генетической структуры новых линий с цельными листьями, но обладающими разными контурами, произведены скрещивания в следующих сочетаниях: Л-501 х Л-531, Л-501 х Л-525, Л-525 х Л-531, Л-521 х Л-47, Л-525 х Л-44, Л-525 х Л-490, Л-525 х Л-601 и ряд беккроссов.

Растения F_1 Л-501 х Л-531, Л-501 х Л-525, Л-525 х Л-531 имели цельные листья, т.е. каких-либо новообразований не наблюдалось. Если рассматривать растения F_1 по контуру листа путем вычисления показателя индекса, то они занимают промежуточное положение. Среди растений F_2 в трех комбинациях скрещивания фенотипически все растения имели цельные листья (см. табл. 10, рис. 2,3,4). Если наблюдать расщепление по контуру листа — округлый, яйцевидный и ланцетовидный, то в первой комбинации F_2 Л-501 х Л-531 выявляются два класса растений- яйцевидный и округлый в соотношении 3:1.

У гибридов F_2 Л-501 х Л-525 выделяются три класса растений- округлый, яйцевидный, ланцетовидный в соотношении 1:2:1. В третьей группе F_2 Л-501 х Л-531 выделяются два класса растений- яйцевидный и округлый в соотношении 3:1.

Другая картина наблюдается при анализе гибридов F_1 , F_2 , где линии Л-521 и Л-525 скрещиваются с линиями Л-47, Л-601 и Л-44 с пальчатодольчатыми листьями и Л-490 — с пальчаторассеченными.

Растения F_1 Л-521 х Л-47, Л-525 х Л-44 и Л-525 х Л-601 характеризовались трехраздельными листьями, т.е. они были аналогичны растениям F_1 в серии комбинации «пальчаторассеченная и цельная». В популяции F_2 в трех комбинациях скрещиваний выделяются семь классов растений по форме листовой пластинки (табл. 11): цельный, трехлопастный, трехраздельный, трехрассеченный, пальчаторассеченный, пальчато раздельный и пальчатодольчатый в соотношении 4:2:4:2:1:2:1 (рис. 12-14).

Как установлено, при беккроссе (Л-525 х Л-44) х Л-601, (Л-525 х Л-44) х Л-44 по форме листовой пластинки выделяются четыре класса растений: трехлопастной, трехраздельный, пальчатораздельный и пальчатодольчатый в соотношении 1:1:1:1.

Учитывая полученные данные, можно полагать, что линии Л-521, Л-525, хотя по контуру листа фенотипически имеют различия, однако, по генам формы листа они аналогичны, в результате чего как в F_1 , так и в F_2 выявляются одинаковые фенотипы по форме листовой пластинки.

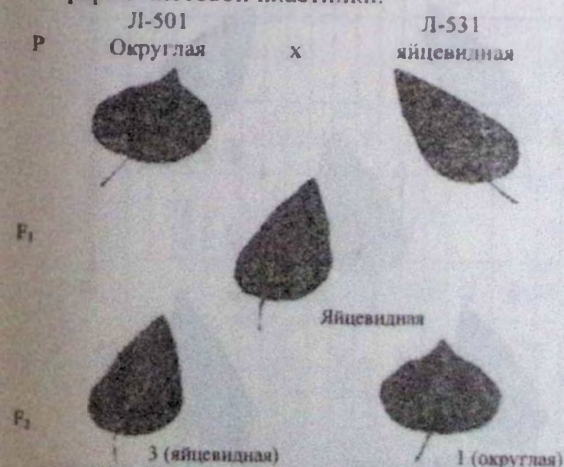


Рис. 11. Наследование формы листа у хлопчатника

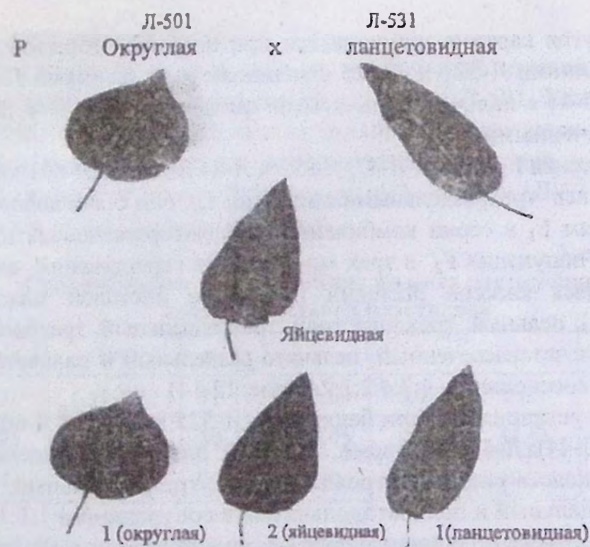


Рис. 12. Наследование формы листа у хлопчатника

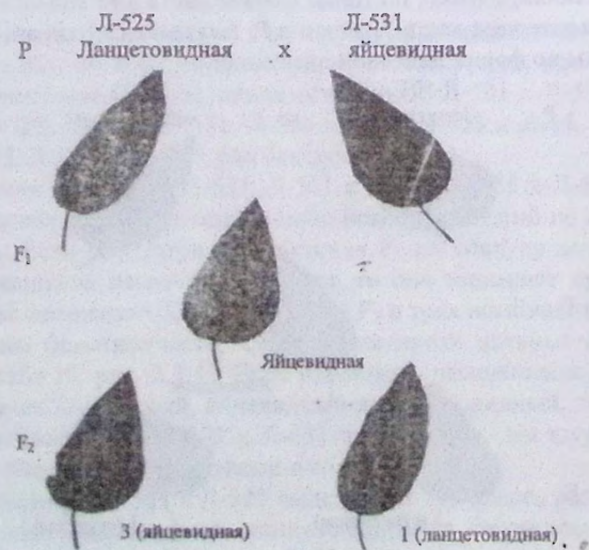


Рис. 13. Наследование формы листа у хлопчатника

Таблица 11

Наследование формы листа при скрещивании линий Л-501, Л-525, Л-531

Материал	n	Форма листа							χ^2	Р
		Цельная			Форма листа					
		ланцетовидная	яйцевидная	округлая	Т/лоп	Т/раз	Т/раз	П/лоп		
Л-501	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₁ Л-501 x Л-531	25	-	25	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-501 x Л-531	57	-	44	13	-	-	-	1.3	0.14	0.80-0.50
Л-531	50	-	50	-	-	-	-	-	-	-
F ₁ Л-501 x Л-525	25	-	25	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-501 x Л-525	180	47	89	44	-	-	-	1.2.1	0.11	0.95-0.80
Л-525	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₁ Л-525 x Л-531	25	-	25	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-525 x Л-531	237	58	179	-	-	-	-	3.1	0.03	0.95-0.80
F ₃ (Л-501 x Л-525) x Л-47	43	-	-	-	23	20	-	1.1	0.29	0.80-0.50
F ₃ (Л-501 x Л-525) x Л-459	89	-	-	-	-	46	43	1.1	0.10	0.80-0.50
Л-47	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Л-459	50	-	-	-	-	-	50	-	-	-

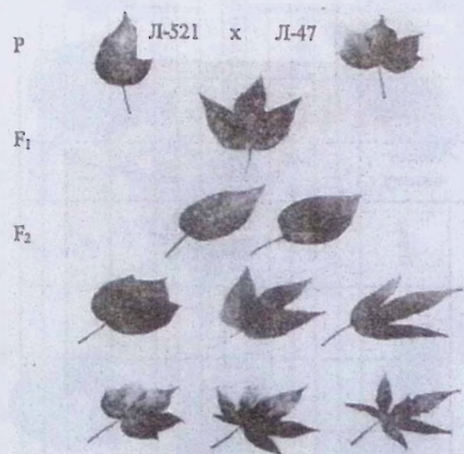


Рис. 14. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника

Другая картина наблюдается при скрещивании линий Л-525 и Л-490. Растения F_1 характеризовались трехрассеченной формой листа, т.е. листьями, не характерными для обоих родительских форм. В F_2 наблюдается расщепление с выделением трех четко очерченных феноклаассов: цельный (ланцетовидный, как у линии Л-525), трехрассеченный и пальчаторассеченный (как у линии Л-490). Соотношение классов близко к 1:2:1.

Моногенный характер расщепления подтверждается результатами беккроссов как на обе родительские формы, так и на рецессивные анализаторные линии по форме листа Л-601 и Л-44.

Во всех беккроссах получены два класса растений в соотношении, близком 1:1. Так, при беккроссе (Л-525 х Л-490) х Л-490 выделяются растения с трехрассеченными и пальчаторассеченными листьями, при беккроссе (Л-525 х Л-490) х Л-525 - растения с цельными (ланцетовидный) и трехрассеченными листьями. В беккроссах (Л-525 х Л-490) х Л-601 и (Л-525 х Л-490) х Л-44 также выделяются два класса растений по форме листа, но в другом наборе. У них реализуются растения с трехраздельными и пальчатораздельными листьями (табл. 12, рис. 15-18).

Таблица 12

Наследование формы листовой пластинки

Материал	n	Форма листа										Соотношение	χ^2	P
		ц	т/доп	т/раз	т/рас	п/рас	п/раз	п/доп	п/раз	п/доп	п/доп			
1	2	3	4	5	6	7	8	9			10	11	12	-
Л-521	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_1 Л-521 х Л-47	50	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-521 х Л-47	244	41	32	67	29	18	39	18			4:2:4:2:1:2:1	11.03	0.20-0.05	-
Л-47	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Л-525	55	55	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_1 Л-525 х Л-490	50	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-525 х Л-490	441	113	-	-	236	112					1:2:1	0.26	0.05-0.80	-
F_3 (Л-525 х Л-490) х Л-601	72	-	-	30	-	-	42				1:1	2.00	0.20-0.05	-
F_4 (Л-525 х Л-490) х Л-44	55	-	-	33	-	-	22				1:1	2.20	0.20-0.05	-
F_5 (Л-525 х Л-490) х Л-490	100	-	-	-	57	43					1:1	1.96	0.20-0.05	-
F_6 (Л-525 х Л-490) х Л-525	35	38	-	-	47	-					1:1	0.95	0.50-0.20	-
Л-490	50	-	-	-	-	50					-	-	-	-
Л-601	100	-	-	-	-	-				100	-	-	-	-
F_1 Л-525 х Л-601	50	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-525 х Л-601	265	64	24	77	33	11	37	19			4:2:4:2:1:2:1	7.29	0.50-0.20	-
Л-44	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_1 Л-525 х Л-44	50	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F_2 Л-525 х Л-44	602	144	74	157	81	38	73	35			4:2:4:2:1:2:1	1.28	0.99-0.95	-
F_3 (Л-525 х Л-44) х Л-44	62	-	8	14	-	-	16	24			1:1:1	8.43	0.05-0.01	-
F_4 (Л-525 х Л-44) х Л-601	90	-	16	26	-	-	20	28			1:1:1	4.03	0.50-0.20	-

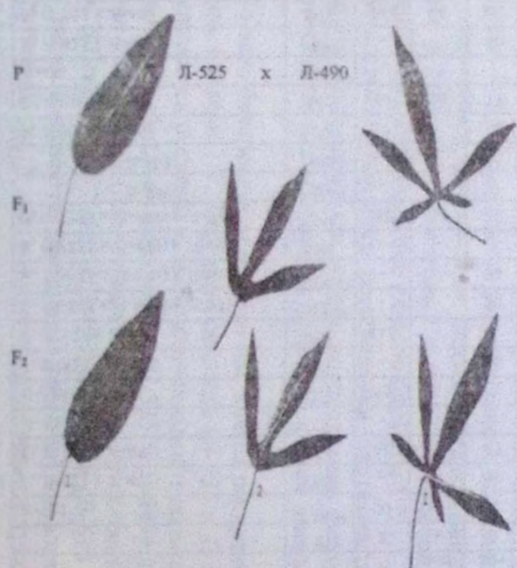


Рис. 15. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника

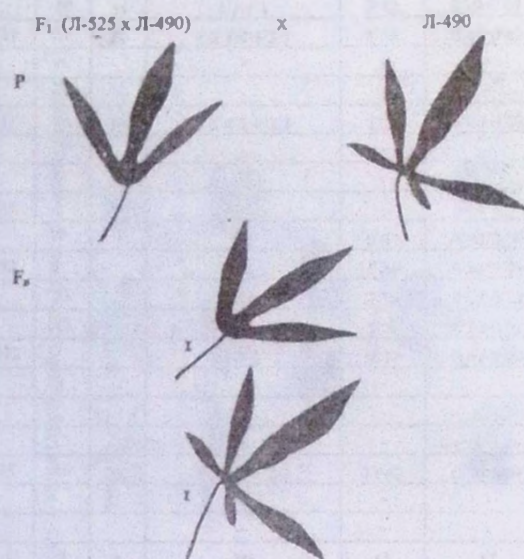


Рис. 16. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при беккроссе

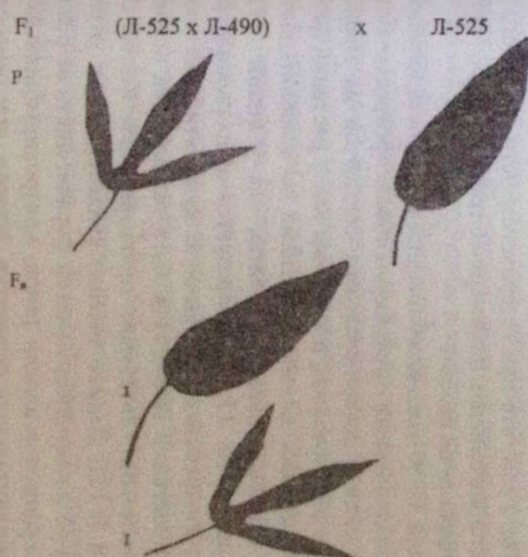


Рис. 17. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при беккроссе

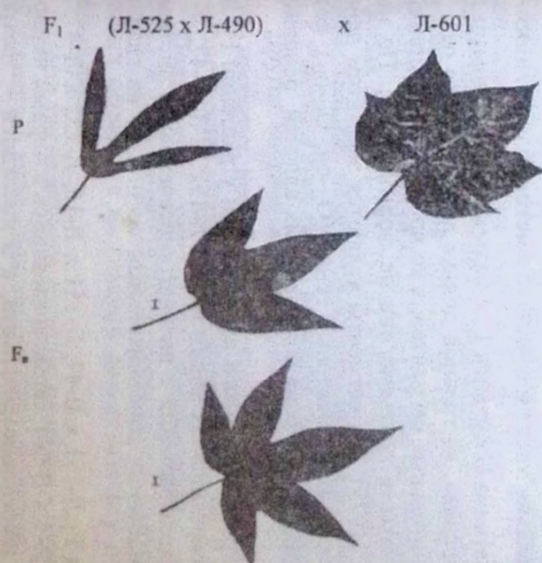


Рис. 18. Наследование формы листовой пластинки у хлопчатника при беккроссе

2.7. Наследование дополнительных сегментов на главной дольке листа и площади листовой пластинки

У хлопчатника *G. hirsutum* L. с пальчаторассеченными листьями, как правило, на главной дольке листа имеется от 1 до 10-12 дополнительных сегментов, в то время как у растений с пальчатодольчатыми листьями они не формируются. По мнению Мусаева (1979), эти сегменты являются эффектом действия дополнительных полимерных генов ($O_{11}-o_{11}$, $O_{12}-o_{12}$), которые функционируют на фоне доминантных аллелей основного гена O_1 .

Для конкретизации этого мнения нами у растений F_2 , полученных от скрещивания линий Л-151, Л-152, Л-3, Л-47, Л-15 и Л-501, у класса растений с пальчаторассеченными листьями изучено наследование дополнительных сегментов на главной дольке листа.

Растения F_1 Л-151 х Л-47, Л-151 х Л-15, Л-152 х Л-47, Л-152 х Л-15 и Л-3 х Л-501 характеризовались в первых четырех комбинациях пальчатораздельными, а в последней – трехраздельными листьями. Причем, у них на главной дольке листа дополнительные сегменты абсолютно не образовались. Это свидетельствует о том, что при гетерозиготности основного гена $O_1(o_1)$ дополнительные полимерные гены O_{11} и O_{12} фенотипического эффекта не имеют.

У растений F_2 во всех комбинациях с пальчатодольчатыми, пальчатораздельными, трехраздельными, трехрассеченными формами листьев дополнительных сегментов на главной дольке листа не образовалось, в то время как у растений фенотипического класса с пальчаторассеченными листьями на главной дольке образовались дополнительные сегменты, как у линий Л-151. Согласно данным табл. 13, в F_2 образуется непрерывный ряд изменчивости, напоминающий обычную кумулятивную полимерию. Среди растений F_2 Л-151 х Л-15 выявляются особи с пальчаторассеченными листьями, превышающие показатели линий Л-151 и Л-152. Данное явление свидетельствует о том, что у линии Л-15 с пальчатодольчатой формой листа не реализованными сохраняются аллели генов, контролирующих формирование дополнительных сегментов. Вернее, при рецессивном гомозиготном состоянии главного гена $O_1(o_1)$, хотя в ге-

нотипе имеются доминантные аллели дополнительных полимерных генов O_{11} и O_{12} , они фенотипически остаются не реализованными. Благодаря этому в F_2 Л-151 х Л-15, Л-152 х Л-15 появляется класс растений с пальчаторассеченными листьями, имеющими на главной дольке до 10 дополнительных сегментов, тогда как у линий Л-151, Л-152 они не превышают 8. В то же время линии Л-151, Л-152 и Л-47 по аллельному состоянию дополнительных полимерных генов не различаются, и поэтому в F_2 с участием этих линий вариация признака аналогична.

Другая картина наблюдается у растений F_2 Л-3 х Л-501. Здесь, наоборот, появляются растения с наименьшими показателями количества дополнительных сегментов, чем у линии Л-3.

Полученные результаты подтверждают правильность мнения А.Д.Мусаева (1979) о генетическом контроле дополнительных сегментов на главной дольке листа у пальчаторассеченных форм.

Нами также изучена листовая площадь – одна из структурных элементов листа. Для этого в опыт вовлечены только растения с пальчатодольчатыми листьями. Это вызвано тем, что у них изменение фенотипического проявления эффекта генов, контролирующих листовую площадь, относительно меньше подвергается влиянию внешней среды, и почти не наблюдается по главному стеблю явление гетерофилии, в то время как у других форм явление гетерофилии выражено сильнее. Учитывая указанное, мы в отдельных комбинациях в F_2 и F_3 у растений с пальчатодольчатыми листьями изучили наследование площади листовой пластинки. В целях установления влияния концентрации доминантных и рецессивных аллелей генов, контролирующих площадь листа, проведены беккроссы на линии с относительно меньшей площадью – Л-601 и наибольшей – Л-44.

Как видно из данных табл. 14, при беккроссе на Л-601 варьирование признака суживается (от 55 до 95 см²), в то время как при беккроссе на Л-44 оно увеличивается от 55 до 125 см². Соответственно и средние показатели F_3 (Л-525 х Л-44) х Л-601 значительно меньше -72.78 ± 2.40 , чем в F_3 (Л-525 х Л-44) х Л-44 94.00 ± 4.35 .

Наследование количества дополнительных сегментов главной долики листа

Материал	n	Количество дополнительных сегментов, шт.											$\bar{x} \pm m$	δ	V	m, %
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
Л-15	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₁ Л-525 x Л-601	200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-525 x Л-601	149	-	1	4	12	28	41	22	20	13	6	2	-	5,45±0,11	1,82	35,23
F ₁ Л-525 x Л-601	200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-525 x Л-601	70	-	1	2	9	24	21	7	5	1	-	-	-	4,54±0,15	1,29	28,41
Л-47	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Л-151	159	-	1	10	18	43	49	31	7	-	-	-	-	4,57±0,10	1,28	28,87
Л-152	101	-	1	3	5	18	35	30	9	-	-	-	-	3,68±0,11	1,21	21,30
F ₁ Л-525 x Л-601	200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-525 x Л-601	88	-	1	7	7	21	27	16	6	3	-	-	-	4,58±0,16	1,55	33,54
F ₁ Л-525 x Л-601	200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-525 x Л-601	102	-	1	4	10	26	23	9	3	-	-	-	-	4,86±0,13	1,44	29,30
Л-501	120	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₁ Л-525 x Л-601	148	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F ₂ Л-525 x Л-601	38	-	2	1	1	2	3	6	6	7	6	4	-	5,79±1,23	2,41	41,55
Л-3	149	-	-	1	-	9	13	20	26	26	17	31	1	7,39±0,16	2,00	27,09

В арсенале инбредных линий генетической коллекции ТашГУ имеется мутантная линия Л-650, характеризующаяся наибольшей площадью листовой пластинки. У этой линии междоузлия стебля очень короткие, тогда как черешок листа длинный. Для изучения наследования площади листовой пластинки было осуществлено скрещивание этой линии с линией Л-459, у которой площадь листовой пластинки в 2 раза меньше, чем у линии Л-650.

У растений F₁ варьирование признака колеблется от 115 до 145 см², в то время как у линии Л-650 этот показатель составляет от 125 до 195 см², а у линии Л-459- от 55 до 75 см². Анализ средних показателей растений F₁ и родительских линий свидетельствует о том, что высокие показатели линии Л-650 почти полностью доминируют в F₁ над показателями линии Л-459. Как видно из данных табл. 14, в F₂ по изучаемому признаку наблюдается расщепление, характерное для количественных признаков.

Варьирование площади листовой пластинки на основе анализа составленного вариационного ряда колеблется от 75 до 245 см², т.е. наблюдается правосторонняя трансгрессия. Поэтому средние показатели F₂ превышают таковые как растений F₁, так и линии с высоким показателем – Л-650.

На основе полученных результатов можно заключить, что в генетическом контроле площади листовой пластинки участвуют несколько пар полимерных генов с кумулятивным эффектом. Причем, относительно большая площадь является доминирующей по отношению к меньшей площади листовой пластинки. Это ярко показано на основе анализов гибридов F₁ F₂ и беккроссов.

Таблица 14

Наследование площади листовой пластинки, см²

Материал	Форма листа	n	По среднему значению классов	$\bar{X} \pm m$	δ	V	m, %	hp
Л-525	Цельный	25	25-35	30.20 ± 1.01	5.09	16.88	3.34	-
Л-44	Пальчатораздельный	25	75-145	110.60 ± 3.65	18.28	16.52	3.30	-
F ₂ Л-525 x Л-44	"	32	65-115	88.4 ± 2.86	16.18	18.30	3.23	-
F ₂ (Л-525 x Л-44) x Л-601	"	27	55-95	72.78 ± 2.40	12.50	17.18	3.29	-
F ₂ (Л-525 x Л-44) x Л-44	"	20	55-125	94.00 ± 4.35	19.43	20.68	4.62	-
Л-601	"							
F ₁ Л-650 x Л-459	Пальчатораздельный	10	115-145	126.14 ± 2.54	8.04	6.37	2.01	0.93
F ₂ Л-650 x Л-459	Пальчатораздельный	160	75-245	150.69 ± 2.78	35.22	23.37	1.84	-
Л-650	"	10	125-195	146.77 ± 7.95	25.15	17.13	5.41	-
Л-459	Пальчаторассеченный	10	55-75	66.77 ± 1.69	5.36	8.03	2.53	-

2.8. Генетическое объяснение изменчивости по структурным элементам листа в F₁, F₂, F₃ у хлопчатника

Гибридологический анализ наследования формы листовой пластинки при различных комбинациях скрещивания показал, что в зависимости от компонентов скрещивания в F₂ наблюдаются моногенное, дигенное и полигенное наследование. При этом в популяции F₂ наблюдается изменчивость с образованием цельной, трехлопастной, трехраздельной, трехрассеченной, пальчаторассеченной, пальчатораздельной, листовых пластинок, и варьирование по величине их площади, а также по количеству дополнительных лопастей на главной дольке пальчаторассеченного листа. Полученные результаты позволяют заключить, что лист хлопчатника имеет сложную генетическую детерминацию. В его формировании участвуют три группы генов:

I) гены площади листа – $S_q^1-s_q^1$ (n-пар);

II) гены формы листа – In^1-in^1 , O_1-o_1 , $(O_1^s-o_1^s)$;

III) гены дополнительных лопастей на главной дольке листа Ol_1-ol_1 , Ol_2-ol_2 .

Гены площади листа являются фоном для функционирования генов формы листа In^1-in^1 , O_1-o_1 , $O_1^s-o_1^s$.

Ген In^1 имеет блокирующий эффект на функцию гена O_1-o_1 . Одинарная доза ($In^1 in^1$) блокирует образование нижних двух долек листа, двойная доза ($In^1 In^1$) полностью блокирует образование долек листа, тем самым обуславливая фенотипическое проявление цельного листа.

В свою очередь на проявление формы цельного листа – округлой, яйцевидной, ланцетовидной – оказывает влияние аллельное состояние гена O_1 . При генотипе $In^1 In^1 o_1 o_1$ образуется округлая форма, тогда как при генотипе $In^1 In^1 O_1 O_1$ – яйцевидная или ланцетовидная. Если этот генотип образуется из серии аллелей super окра O_1^s (по Стефенсу – L^s), $In^1 In^1 O_1^s O_1^s$ то формируется ланцетовидный цельный лист, при O_1 (по Стефенсу, 1945. – L^o) $In^1 In^1 O_1 O_1$ – яйцевидный цельный.

Гетерозиготное состояние гена In^1 и разное аллельное сочетание гена O_1 обуславливают фенотипическое формирование трехдольчатых листьев ($In^1 in^1 o_1 o_1$ – трехлопастной, $In^1 In^1 O_1 o_1$ – трехраздельной и $In^1 in^1 O_1 O_1$ – трехрассеченной).

Переход в рецессивное гомозиготное состояние генов In^1

(in^1in^1) способствует функционированию гена O_1-o_1 . Сочетание их аллелей способствует фенотипическому проявлению пяти-дольчатых листьев ($in^1in^1o_1o_1$ - пальчатодольчатый, $in^1in^1O_1o_1$ - пальчатораздельный и $in^1in^1O_1O_1$ - пальчаторассеченный, $in^1in^1O_1^sO_1^s$ - суперпальчаторассеченный). У последнего класса в зависимости от сочетания серий O_1^s , O_1 формируется пальчаторассеченный лист, но с относительно разной глубиной рассеченности и формой главной лопасти (дольки).

При рецессивной гомозиготности гена $In^1(in^1in^1)$ и доминантной гомозиготности гена O_1 (O_1O_1) начинают функционировать гены O_{11} и O_{12} , контролирующие образование дополнительных сегментов на главной лопасти пальчаторассеченных листьев. При рецессивной гомозиготности гена O_1 (o_1o_1) и гетерозиготности (O_1o_1) дополнительные полимерные гены независимо от их аллельного состояния фенотипического проявления не имеют, благодаря чему у листьев трехлопастной, трехраздельный, трехрассеченный, пальчатораздельный, пальчатодольчатый на главной лопасти дополнительные сегменты не образуются.

Исходя из предлагаемой системы взаимодействия генов листовой пластинки, полученных экспериментальных данных, можно дать следующее генетическое толкование групп скрещивания.

В первой группе скрещивания, где родительские линии имеют пальчатодольчатые листья, гены формы листовой пластинки находятся в рецессивном гомозиготном состоянии ($in^1in^1o_1o_1$). Поэтому растения F_1 (пальчатодольчатый x пальчатодольчатый) и F_2 характеризуются пальчатодольчатыми листьями.

Во второй группе скрещивания «пальчаторассеченный x пальчаторассеченный» родительские линии характеризуются генотипом $in^1in^1O_1O_1$. И в данном случае как растения F_1 , так и растения F_2 обладают пальчаторассеченными листьями. Следовательно, в первых двух комбинациях скрещивания родительские линии в каждом случае обладают сходными генотипами по генам формы листа, благодаря чему расщеплений по форме листа в F_2 не наблюдается.

В комбинации скрещивания «пальчаторассеченная x паль-

чаторассеченная», где участвуют линии Л-6 и Л-459, они по фенотипу формы листа имеют значительное различие. У линии Л-6 широкая главная лопасть листа и хорошо развиты дополнительные сегменты, а у линии Л-459 узкая главная лопасть листа и 1-2 дополнительных сегменты. Растения F_1 дают промежуточное выражение по ширине главной лопасти листа.

Схему взаимодействия генов можно представить так:

Р Л-6 (пальчаторассеченный) x Л-459 (суперпальчаторассеченный)

	$in^1in^1O_1O_1$	$in^1in^1O_1^sO_1^s$
F_1	промежуточный	$in^1in^1O_1^sO_1$
F_2 1)	пальчаторассеченный (типа Л-6)	$in^1in^1O_1O_1$ - 1
2)	промежуточный	$in^1in^1O_1^sO_1$ - 2
3)	суперпальчаторассеченный (типа Л-459)	$in^1in^1O_1^sO_1^s$ - 1

Следовательно, наблюдается расщепление по серии аллелей O_1 и O_1^s генов, обуславливающих пальчаторассеченную форму листовой пластинки.

В третьей группе скрещивания, где участвуют линии с пальчаторассеченными и пальчатодольчатыми листьями, также наблюдается моногенное различие по гену O_1-o_1 . Схему взаимодействия генов в данной комбинации скрещивания можно представить так:

Р	пальчаторассеченный	x	пальчатодольчатый
	$in^1in^1O_1O_1$		$in^1in^1o_1o_1$
F_1	пальчатораздельный		$in^1in^1O_1o_1$
F_2 1)	пальчаторассеченный	-	$in^1in^1O_1O_1$ - 1;
2)	пальчатораздельный	-	$in^1in^1O_1o_1$ - 2;
3)	пальчатодольчатый	-	$in^1in^1o_1o_1$ - 1.

Полученное соотношение классов в F_2 1:2:1 подтверждает моногенное различие линий с пальчаторассеченными и пальчатодольчатыми листьями.

В четвертой группе скрещивания, где участвует линия Л-501 с мутантным признаком — цельным листом, и линии с пальчатодольчатыми листьями, также получено моногенное расщепление.

Схему взаимодействия генов можно представить так:

Р	цельный	x	пальчатодольчатый
	$In^1In^1o_1o_1$		$in^1in^1o_1o_1$

F₁ трехлопастной $In^1in^1O_1O_1$

F₂ 1) цельный - $In^1In^1O_1O_1$ - 1

2) трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 2

3) пальчатодольчатый - $in^1in^1O_1O_1$ - 1

При беккроссе на линии с пальчатодольчатыми листьями:

F₁ трехлопастной х пальчатодольчатый

$In^1in^1O_1O_1$ $in^1in^1O_1O_1$

F₂ трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

пальчатодольчатый - $in^1in^1O_1O_1$ - 1;

При беккроссе на линию Л-501:

F₁ трехлопастной х цельный

$In^1in^1O_1O_1$

$In^1In^1O_1O_1$

F₂ трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

цельный - $In^1In^1O_1O_1$ - 1.

При беккроссе на линию Л-13-1 с пальчаторассеченной формой листовой пластинки:

F₁ трехлопастной х пальчаторассеченный

$In^1in^1O_1O_1$

$in^1in^1O_1O_1$

F₂ трехраздельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

пальчатораздельный - $in^1in^1O_1O_1$ - 1.

В пятой группе скрещивания выявлено сложное расщепление с выделением семи фенокласов по форме листа, характерное для дигенного расщепления. Схему взаимодействия генов в комбинации скрещивания пальчаторассеченная х цельная можно представить так:

P пальчаторассеченный х цельный

$in^1in^1O_1O_1$

$In^1In^1O_1O_1$

F₁ трехраздельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

F₂ 1) цельный - $In^1In^1O_1O_1$ - 4; 3

2) цельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1

3) трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 2;

4) трехраздельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 4;

5) трехрассеченный - $In^1in^1O_1O_1$ - 2;

6) пальчаторассеченный - $in^1in^1O_1O_1$ - 1;

7) пальчатораздельный - $in^1in^1O_1O_1$ - 2;

8) пальчатодольчатый - $in^1in^1O_1O_1$ - 1.

При беккроссе на линию с пальчатодольчатой формой листа:

F₁ трехраздельный х пальчатодольчатый

$In^1in^1O_1O_1$

$in^1in^1O_1O_1$

F₂ трехраздельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

пальчатораздельный - $in^1in^1O_1O_1$ - 1;

пальчатодольчатый - $in^1in^1O_1O_1$ - 1.

При беккроссе на линию Л-501:

F₁ трехраздельный х цельный

$In^1in^1O_1O_1$

$In^1In^1O_1O_1$

F₂ цельный - $In^1In^1O_1O_1$ - 1 } 2;

цельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1

трехраздельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 1.

При беккроссе на линию с пальчаторассеченной формой листа:

F₁ трехраздельный х пальчаторассеченный -

$In^1in^1O_1O_1$

$in^1in^1O_1O_1$

F₂ трехраздельный - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

трехлопастной - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

пальчаторассеченный - $in^1in^1O_1O_1$ - 1;

пальчатораздельный - $in^1in^1O_1O_1$ - 1.

Взаимодействие генов формы листа у гибридов с участием линий с яйцевидной и ланцетовидной цельными формами листа, выделенных в процессе генетического анализа, можно представить так:

P цельный (Л-501-округлая) х цельный (Л-531-яйцевидная)

$In^1In^1O_1O_1$

$In^1In^1O_1O_1$

F₁ яйцевидная - $In^1in^1O_1O_1$;

F₂ округлая $In^1In^1O_1O_1$ - 1;

яйцевидная - $In^1in^1O_1O_1$ - 3.

P цельный (Л-501-округлая) х цельный (Л-525-ланцетовидная)

$In^1In^1O_1O_1$

$In^1In^1O_1O_1$

F₁ яйцевидная - $In^1in^1O_1O_1$;

F₂ округлая - $In^1in^1O_1O_1$ - 1;

яйцевидная - $In^1In^1O_1O_1$ - 2;

Р	ланцетовидная	- $In^1In^1O_1^sO_1^s - 1$.
	цельный х цельный	
	(Л-531-) яйцевидная	(Л-525-ланцетовидная)
	$In^1In^1O_1O_1$	$In^1In^1O_1^sO_1^s$
F ₁	яйцевидная	- $In^1In^1O_1^sO_1$
F ₂	яйцевидная	- $In^1In^1O_1O_1$
	яйцевидная	- $In^1In^1O_1^sO_1$ - 2
	ланцетовидная	- $In^1In^1O_1^sO_1^s - 1$.

Схему взаимодействия генов при скрещивании линий — яйцевидную, ланцетовидную с линиями с пальчатодольчатыми и пальчаторассеченными листьями можно представить так:

Р	Л-521 (яйцевидная) х Л-47 (пальчатодольчатая)
	$In^1In^1O_1O_1$ $in^1in^1o_1o_1$
F ₁	трехраздельный - $In^1in^1O_1o_1$;
F ₂	яйцевидно-цельный - $In^1In^1O_1^s$ - 4; - 3
	округло-цельный - $In^1In^1o_1o_1$ - 4
	трехлопастной - $In^1in^1o_1o_1 - 2$;
	трехраздельный - $In^1in^1O_1o_1 - 4$;
	трехрассеченный - $In^1in^1O_1O_1 - 2$;
	пальчаторассеченный - $in^1in^1O_1O_1 - 1$;
	пальчатораздельный - $in^1in^1O_1o_1 - 2$;
	пальчатодольчатый - $in^1in^1o_1o_1 - 1$.

Р	Л-525 (ланцетовидная) х Л-44, Л-601 (пальчатодольчатая)
	$In^1In^1O_1^sO_1^s$ $in^1in^1o_1o_1$
F ₁	трехраздельный - $In^1in^1O_1^sO_1$;
F ₂	ланцетовидная - $In^1In^1O_1^sO_1^s - 1$
	яйцевидная - $In^1In^1O_1^s$ - 4; - 2
	округлая - $In^1In^1o_1o_1 - 1$
	трехлопастной - $In^1in^1o_1o_1 - 2$;
	трехраздельная - $In^1in^1O_1^sO_1 - 4$;
	трехрассеченная - $in^1in^1O_1^sO_1^s - 2$;
	суперпальчаторассеченная - $in^1in^1O_1^sO_1^s - 1$;
	пальчатораздельный - $in^1in^1O_1^sO_1 - 2$;
	пальчатодольчатый - $in^1in^1o_1o_1 - 1$.

Р Л-525 (ланцетовидная) х Л-490 (суперпальчаторассеченная)

	$In^1In^1O_1^sO_1^s$	$in^1in^1O_1^sO_1^s$
F ₁	трехрассеченная	- $In^1in^1O_1^sO_1^s$
F ₂	ланцетовидная	- $In^1In^1O_1^sO_1^s - 1$;
	трехрассеченная	- $In^1in^1O_1^sO_1^s - 2$;
	суперпальчаторассеченная	- $in^1in^1O_1^sO_1^s - 1$.

При беккроссе на линии Л-525, Л-490, Л-44, Л-601 можно представить так:

F₁ Л-525 х Л-490 (трехрассеченная) х Л-525 (ланцетовидная)

	$In^1in^1O_1^sO_1^s$	$In^1In^1O_1^sO_1^s$
F ₂	ланцетовидная	- $In^1In^1O_1^sO_1^s - 1$;
	трехрассеченная	- $In^1in^1O_1^sO_1^s - 1$;

F₁ Л-525 х Л-490 (трехрассеченная) х Л-490 (суперпальчаторассеченная)

	$In^1in^1O_1^sO_1^s$	$in^1in^1O_1^sO_1^s$
F ₂	трехрассеченная	- $In^1in^1O_1^sO_1^s - 1$;
	суперпальчаторассеченная	- $in^1in^1O_1^sO_1^s - 1$.

F₁ Л-525 х Л-490 (трехрассеченная) х Л-601, Л-44 (пальчатодольчатая)

	$In^1in^1O_1^sO_1^s$	$in^1in^1o_1o_1$
F ₂	трехраздельный	- $In^1in^1O_1^sO_1 - 1$;
	пальчатораздельный	- $in^1in^1O_1^sO_1 - 1$.

Таким образом, в результате генетического анализа элементов листа в различных комбинациях скрещивания показано, что лист хлопчатника имеет сложную полигенную генетическую детерминацию.

В процессе функционирования генов, обуславливающих площадь и форму листа, дополнительные сегменты на главной дольке лопасти, отмечается проявление комбинированного типа взаимодействия генов-эпистаз + полимерия + взаимодействия между основным и дополнительными генами + плеiotропия и воздействие генов модификаторов.

Ожидаемые фенотипы при мутации генов In^1 и O_1

№	Генотип по форме листа	Возможные мутации генов	Форма листа в M_1	Наблюдаемое расщепление по форме листа в M_2
1	2	3	4	5
1	$In^1In^1O_1O_1$ Цельная округлая 	$In^1 \rightarrow in^1$	Трехлопастная $In^1in^1O_1O_1$	1. Пальчато-дольчатая. 2. Трехлопастная. 1. Цельная
		$O_1 \rightarrow O_1$	Цельная-яйцевидная $In^1In^1O_1O_1$	3. Яйцевидная. 1. Округлая.
		$In^1 \rightarrow in^1$ $O_1 \rightarrow O_1$	Трехраздельная $In^1in^1O_1O_1$	4. Цельная. 2. Трехлопастная. 2. Трехраздельная. 4. Трехраздельная. 1. Пальчаторассеченная. 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчато-дольчатая.
2	$In^1In^1O_1^sO_1^s$ Цельная яйцевидная 	$In^1 \rightarrow in^1$	Трехраздельная $In^1in^1O_1^sO_1^s$	Цельная. Яйцевидная. Трехраздельная. Пальчаторассеченная.
		$O_1^s \rightarrow o_1$	Цельная-яйцевидная $In^1In^1O_1^sO_1$	3. Яйцевидная. 1. Округлая.
		$In^1 \rightarrow in^1$ $O_1^s \rightarrow o_1$	Трехраздельная $In^1in^1O_1^sO_1$	4. Цельная. 2. Трехлопастная. 2. Трехраздельная. 4. Трехраздельная. 1. Пальчаторассеченная. 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчато-дольчатая.
3	$In^1In^1O_1^sO_1^s$ Цельная ланцетовидная 	$In^1 \rightarrow in^1$	Супертрехраздельная $In^1in^1O_1^sO_1^s$	1. Цельная. Ланцетовидная. 2. Супертрехраздельная.
		$O_1^s \rightarrow o_1$	Цельная яйцевидная $In^1In^1O_1^sO_1$	1. Суперпальчаторассеченная.
		$In^1 \rightarrow in^1$ $O_1^s \rightarrow o_1$	Трехраздельная $In^1in^1O_1^sO_1$	1. Ланцетовидная. 2. Яйцевидная. 1. Округлая. 4. Цельная. 2. Трехлопастная. 2. Супертрехраздельная. 4. Трехраздельная. 1. Суперпальчаторассеченная. 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчато-дольчатая.

2.9. Использование линий генетической коллекции по форме листовой пластинки как модель для учета мутации

Созданную в процесс генетического анализа коллекцию инбредных линий по форме листовой пластинки можно с успехом использовать как модель для учета мутаций по генам In^1 , O_1 и O_1^s при химическом и физическом мутагенезе.

Например, при обработке мутагенами линий генетической коллекции с округлой ($In^1In^1O_1O_1$) формой листовой пластинки в зависимости от направления мутации можно выявить мутанты: при мутации $In^1 \rightarrow in^1$ фенотипически проявляются в M_1 растения с трехлопастной формой (генотип $In^1in^1O_1O_1$). При двойной мутации в разном направлении $In^1 \rightarrow in^1$, $O_1 \rightarrow O_1$ в M_1 появляются растения с трехраздельной формой листовой пластинки - $In^1in^1O_1O_1$.

При использовании линий с яйцевидной цельной формой листовой пластинки ($In^1In^1O_1O_1$) в зависимости от мутации гена In^1 или O_1 можно получить в M_1 растения с разными формами листовой пластинки: при $In^1 \rightarrow in^1$ формируются растения с трехраздельными ($In^1in^1O_1O_1$), при мутации обоих генов $In^1 \rightarrow in^1$, $O_1 \rightarrow o_1$ - с трехраздельными ($In^1in^1O_1O_1$) листьями.

Когда в качестве исходного материала используется линия с ланцетовидной формой листа ($In^1In^1O_1^sO_1^s$), в M_1 в зависимости от мутации генов In^1 и O_1 можно получить мутантные растения: при $In^1 \rightarrow in^1$ с супертрехраздельной формой $In^1in^1O_1^sO_1^s$, при $O_1^s \rightarrow o_1$ - яйцевидной ($In^1In^1O_1^sO_1$), при двойной мутации $In^1 \rightarrow in^1$, $O_1^s \rightarrow o_1$ формируются мутантные растения с трехраздельной формой листовой пластинки.

Эту модель также можно использовать при сочетании гибридизации с мутагенезом. Например, при скрещивании линий с цельной (округлой) формой с пальчаторассеченной в норме в F_1 формируются растения с трехраздельной формой листа ($In^1in^1O_1O_1$). При сочетании гибридизации с экспериментальным мутагенезом в зависимости от направления мутации в M_1 можно выявить мутантные растения с различной формой листовой пластинки: при мутации $In^1 \rightarrow in^1$ в M_1 выявляются растения с пальчатораздельной формой листа ($in^1in^1O_1O_1$), при двойной мутации $In^1 \rightarrow in^1$, $O_1 \rightarrow o_1$ - с пальчато-дольчатой формой ($in^1in^1O_1O_1$) (табл. 15).

Продолжение табл. 15

1	2	3	4	5
4	Трехраздельная $In^1in^1O_1O_1$ 	$O_1 \rightarrow o_1$	Трехлопастная $In^1in^1o_1O_1$	1 Цельная округлая. 2. Трехлопастная. 1. Пальчатодольчатая.
		$in^1 \rightarrow In^1$	Цельная яйцевидная $In^1in^1O_1O_1$	3 Цельная яйцевидная. 1. Цельнокрайняя округлая.
		$o_1 \rightarrow O_1$	Трехрассеченная $In^1in^1O_1^*O_1^*$	1. Цельная яйцевидная. 2. Трехрассеченная. 1. Пальчаторассеченная.
		$In^1 \rightarrow in^1$	Пальчатораздельная $in^1in^1O_1O_1$	1. Пальчаторассеченная. 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчатодольчатая.
		$In^1 \rightarrow in^1$ $O_1 \rightarrow o_1$	Пальчатодольчатая $in^1in^1o_1O_1$	Пальчатодольчатая.
		$in^1 \rightarrow In^1$ $o_1 \rightarrow O_1$	Цельная яйцевидная	Цельная Яйцевидная
5	$in^1in^1O_1O_1$ Пальчаторассеченная 	$O_1 \rightarrow o_1$	Пальчатораздельная $In^1in^1O_1O_1$	1. Пальчаторассеченная 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчатодольчатая.
		$In^1 \rightarrow in^1$	Трехрассеченная $In^1in^1O_1O_1$	1. Цельная яйцевидная. 2. Трехрассеченная. 1. Пальчаторассеченная.
6	Пальчатодольчатая $in^1in^1o_1O_1$ 	$In^1 \rightarrow in^1$	Трехлопастная $In^1in^1o_1O_1$	1. Цельнокрайняя. 2. Трехлопастная. 1. Пальчатодольчатая.
		$o_1 \rightarrow O_1$	Пальчатораздельная $in^1in^1O_1O_1$	1. Пальчаторассеченная 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчатодольчатая.
		$in^1 \rightarrow In^1$ $o_1 \rightarrow O_1$	Трехраздельная $In^1in^1O_1O_1$	4. Цельнокрайняя. 2. Трехлопастная. 2. Трехрассеченная. 4. Трехраздельная. 1. Пальчаторассеченная. 2. Пальчатораздельная. 1. Пальчатодольчатая.

Между тем при обратной мутации этих генов в M_1 можно выявить: при мутации $o_1 \rightarrow O_1$ фенотипически проявляют рас-

тения с трехрассеченной формой ($In^1in^1O_1O_1$), при $in^1 \rightarrow In^1$, $O_1 \rightarrow o_1$ – растения с яйцевидной цельной формой листовой пластинки ($In^1In^1O_1O_1$).

Таким образом, серию линий генетической коллекции инбредных линий по форме листовой пластинки можно применять как модель для учета частоты и спектра мутаций при использовании химических и физических мутагенов, а также изучения мутагенности различных химических препаратов и токсических отходов промышленности.

Данная модель уже с успехом широко используется в работах по экспериментальному мутагенезу в Национальном университете Узбекистана и в отделе генетики хлопчатника АН Таджикистана.

ГЛАВА 3

Генетика и феногенетика мутантных генов

3.1. Взаимодействие мутантных генов и их влияние на экспрессию генов в фенотипическом проявлении признака

Изучение влияния генотипической среды на фенотипическое проявление мутантных генов, контролирующих структурные элементы куста и главного стебля хлопчатника, показало следующее.

Взаимодействие генов In^1 , O_1 , O_1^S , o_1 , S , s . Из представленных данных генетического анализа формы листовой пластинки один из генов, контролирующих форму листа In^1 в доминантном гомозиготном состоянии (In^1In^1), блокирует функцию гена O_1-o_1 , $O_1^S-o_1$ и тем самым формируются растения с цельными листьями на всех этапах онтогенеза растения с первого настоящего листа до последнего. При этом наблюдаемый у культивируемых видов сортов хлопчатника с пальчатодольчатой и пальчаторассеченной формой листа эффект гетерофилии как бы теряется.

У цельнолистной формы, выделенной в процессе генетического анализа, они- по контуру листа. В зависимости от сочетания аллелей генов O_1, O_1^S и o_1 меняется фенотипическая выраженность цельнолистности. Так, при $In^1In^1o_1o_1$ она округло-цельная, при $In^1In^1O_1O_1$ - яйцевидно-цельная, при $In^1In^1O_1^SO_1^S$ - ланцетовидно-цельная. Последняя форма среди разнообразия *Gossypium* L. и вида *G. hirsutum* L. до наших исследований не была описана. Следовательно, ген In^1 в доминантно - гомозиготном состоянии влияет на деление клеток листовой пластинки как в маргинальном, так и в интеркалярном направлении. В зависимости от сочетания серии аллелей гена O_1 при рецессивном гомозиготном состоянии гена In^1 (in^1in^1) формируются пальчатые листья, при генотипе $in^1in^1o_1o_1$ - пальчатодольчатые, при $in^1in^1O_1O_1$ - пальчаторассеченные и при $in^1in^1O_1^SO_1^S$ - суперпальчаторассеченные.

Один из элементов куста хлопчатника - тип плодовых ветвей: предельный (рис. 19, б) и непредельный (рис. 19, а), который контролируется геном $S-s$ и дополнительными генами S_1 , S_2 (Мусаев, 1979). При рецессивном гомозиготном состоянии ген

S (ss) плодовых ветвей (симподиальные ветви) фенотипически характеризуется предельным, т.е. на главном стебле формируются симподиальные ветви с одним узлом и побег прекращает рост (рис. 19, а, б).

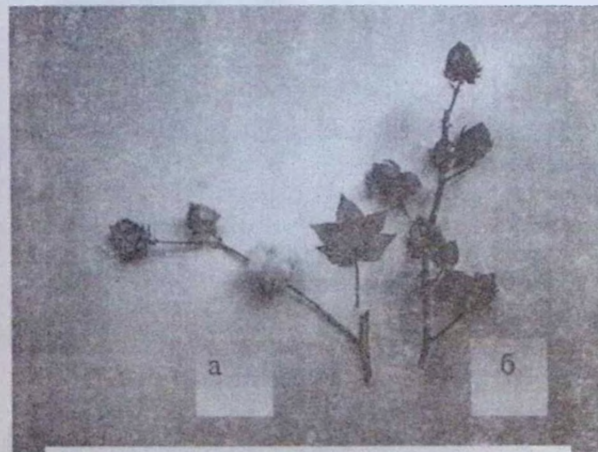


Рис. 19. Типы продольных ветвей

При генотипе $in^1in^1o_1o_1ss$ формируются растения с пальчатодольчатым листом, но с предельным типом симподия, или кластерны (см. рис. 19, б). Они могут быть I, II, III подтипами по длине узла. Такая же закономерность наблюдается у растений с пальчаторассеченной ($in^1in^1O_1O_1ss$) и суперпальчаторассеченной ($in^1in^1O_1^SO_1^Sss$) формами листьев.

При генотипе In^1In^1ss , т.е. в сочетании доминантного локуса In^1 с рецессивным локусом гена симподия в гомозиготном состоянии, у растений наблюдается детерминантный тип роста. У них, начиная с фазы бутонизации на апикальной части стебля на высоте 40-50 см, формируется 3-4 плодоземента, далее - цветок, далее - коробочка независимо от формы цельнолистной листа.

Интересно отметить, что с формированием детерминантного типа куста хлопчатника при генотипе In^1In^1ss сильно меняется фенотипическое проявление - выраженность признака типа симподия (рис. 20 а, б).

Так, при генотипах $in^1O_1O_1ss$, $in^1in^1O_1O_1ss$ и $in^1in^1O_1^sO_1^s$ формируется предельный тип симподия, характерный I, II, III подтипам соответственно с длиной узлов 5, 10 и 15 см с индетерминантным типом роста (см. рис. 20, б).

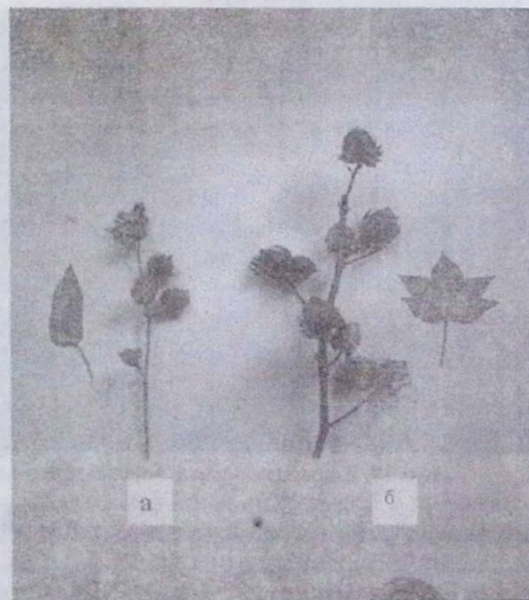


Рис. 20. Изменение экспрессии гена s под действием гена In^1

При генотипе In^1in^1ss растения становятся детерминантными, симподии вообще фенотипически не проявляются, плодовые элементы формируются в пазухах листьев главного стебля (см. рис. 20, а), как у вида *G. barbadense* L. с нулевым типом ветвления.

Следовательно, ген In^1 очень сильно экспрессирует фенотипическое выражение признака гена s , т.е. его экспрессию (см. рис. 20, а; 22).



Рис. 21. Куст $in^1in^1O_1O_1ss$

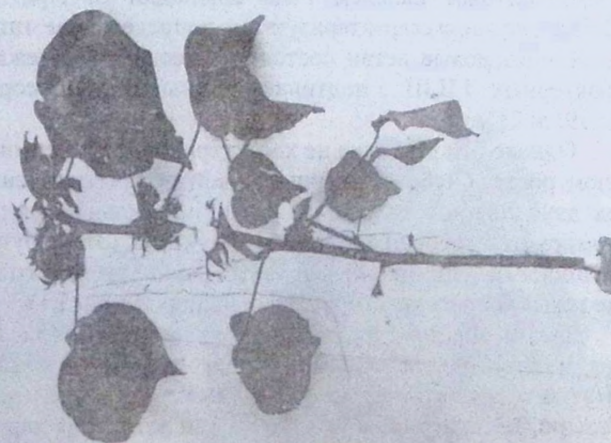


Рис. 22. Куст $in^1in^1O_1^sO_1^s$

Другая картина наблюдается при взаимодействии гена In^1 с доминантным аллелем гена симподии S . При генотипе In^1In^1SS растения характеризуются неопредельным типом симподия — плодовые ветви состоят из нескольких междоузлий, характерных I, II, III подтипам промышленных сортов (см. рис. 19, а; 21).

Однако эти растения не характеризуются детерминантным типом роста. Стебель завершает свой рост с появлением первых двух цветков на растении и на апикальной части стебля формируется гребешкоподобная структура. Эта структура фенотипически напоминает как бы две или три развитые плодовые ветви неопредельного типа симподия (см. рис. 21).

Таким образом, взаимодействие гена In^1 с аллелями S , s гена типа симподия различно, при доминантной гомозиготности гена типа симподия SS ген In^1 заметно не влияет на его экспрессию, т.е. при генотипе In^1In^1SS тип ветвления характеризуется неопредельным. Однако апикальная часть стебля фасциируется и образуется гребешкоподобная структура (см. рис. 21).

3.2. Влияние действия и взаимодействия мутантных генов In^1 и Int^a на структурные элементы стебля

Ген Int^a в доминантном гомозиготном состоянии сильно укорачивает длину междоузлий стебля. Если в норме $int^a int^a$ у обычных сортов и линий длина узлов 3-5, 10 см, то при доминантном гомозиготном состоянии $Int^a Int^a$ у линии Л-650 она сокращается до 0.5-1 см. Растения становятся карликовыми, однако количество усов не меняется.

Как видно из представленных данных (табл. 15, рис. 23, а, б), растения при мутантном фенотипе становятся карликовыми, что, очевидно, обуславливается эффектом мутантного гена Int^a за счет супрессирования на междоузлах собственных генов, контролирующих длину междоузлий стебля. Этот ген сильно влияет на длину плодовых ветвей и куст становится гроздевидным (см. рис. 23).

Супрессивный эффект гена Int^a можно снять методом фенотипии, если необходимое соотношение фитогормонов, гиббереллинов, ауксинов подвержено влиянию данного мутантного гена, например, появление усов после опрыскивания ГК без усов форм у *Fragaria L.* (Фадеева, 1975).



Рис. 23. Предельный (а) и неопредельный (б) типы

Результаты опрыскивания растений мутантной формы линии Л-650 в фазе цветения — плодообразования с ГК кислотой были следующими. После опрыскивания на 15-20-й день растения тронулись в рост и были в фазе созревания. Обработанные растения имели нормальный рост и длина междоузлий приобрела нормальный вид, составив 3-4 см (рис. 24, а, б).

Таким образом, эта мутация, вероятно, гибберелино зависимая. При восстановлении концентрации ее эффект снимается, тем самым начинают функционировать собственные гены, контролирующие длину междоузлий. Следовательно, данный мутантный ген влияет на структурные элементы стебля: длину междоузлий стебля и плодовых ветвей — симподии путем блокирования собственных генов.

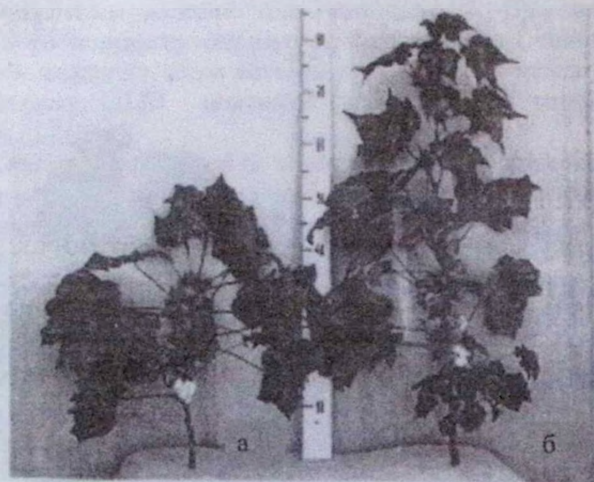


Рис. 24. Эффект гибберелиновой кислоты на фенотипию мутантного гена Jnt^a : а-контроль; б-обработанный

3.3. Наследование длины междоузлий при скрещивании линии Л-650 с Л-601, Л-12-1 и Л-501

Среди линий генетической коллекции линия Л-650 характеризуется наименьшим выражением длины междоузлий стебля. Поэтому она также была привлечена к генетическому анализу.

Как видно из данных табл. 16, растение F_1 Л-601 х Л-650 характеризуется промежуточным выражением изучаемого признака, где $h_r=0.47$. В F_2 наблюдается расщепление по длине междоузлий. Как видно из данных вариационного ряда, в F_2 не выявляются растения с наибольшей длиной, чем линии Л-601, и с наименьшей длиной междоузлий растений Л-650. Следовательно, линии Л-650 и Л-601, хотя фенотипически и различаются по длине междоузлий, но фенотипического расщепления с проявлением трансгрессии не наблюдается. Если допустить, что у линии Л-650 короткое междоузлие формируется за счет новой мутации, отличающейся от собственных генов длины

междоузлий, то дифференцированный анализ растений F_2 на фоне этого мутантного фенотипа должен отчетливо показать эффект мутантного гена и генетическое различие линий по собственным генам длины междоузлий. Для этого растения F_2 разделили на два фенотипа – мутантные «пахта»* и «норма».

Согласно табл. 16, растения F_2 мутантного фенотипа, в основном, распределяются по трем классам вариационного ряда, характерным для растений линии Л-650 и F_1 , в то время как растения с фенотипом «норма» – по классам, аналогичным линии Л-601.

Следовательно, линии Л-650 и Л-601 различаются аллельным состоянием нового мутантного гена, способствующего сильному укорачиванию междоузлий, а по собственным генам длины междоузлий они аналогичны.

Другая картина наблюдается при изучении этого признака с участием линии Л-12-1, которая по длине междоузлий в три раза превышает линию Л-650.

Анализ вариационного ряда растений с мутантным фенотипом свидетельствует о том, что изменение соотношения концентрации доминантных и рецессивных аллелей собственных генов, контролирующих длину междоузлий под эпистатическим эффектом (или плейотропией), способствует выявлению растений как с наименьшими, так и с наибольшими показателями. Это отчетливо проявляется при анализе фенотипа «норма». Как видно из вариационного ряда, в F_2 встречаются растения с длиной междоузлий 2.5 и 3.5 см, не характерной для линии Л-12-1. Это свидетельствует о генетическом различии линий Л-650 и Л-12-1, наряду с мутантным геном и собственными генами, контролирующими длину междоузлий.

В предыдущей группе скрещиваний, где участвовала линия Л-501, показано, что по длине междоузлий она имеет слабое различие по отношению к линии Л-601, которая по собственным генам длины междоузлий имеет аналогичный генотип с линией Л-650.

Растения F_1 Л-501 х Л-650 по изучаемому признаку имеют промежуточное выражение, где показатель $h_r = 0.23$.

В F_1 по длине междоузлий наблюдается тенденция к двум (лево- и право-) – сторонней трансгрессии. Как видно из со-

ставленного вариационного ряда, в F_2 появляются растения с длиной междоузлий, не характерной линиям Л-501 и Л-650, т.е. растения класса с 0.5 см, а также увеличивается частота встречаемости растений класса с 4.5 см. Дифференцированный анализ F_2 показывает, что растения с мутантным признаком «пахта» в среднем имеют значительно более короткие междоузлия, чем растения «норма».

Таблица 16

Наследование длины междоузлий при скрещивании
линии Л-650 с линиями Л-601, Л-12-1, Л-501

№ п/п	Материал	n	Среднее значение, см					x±m	δ	hp
			0.5	1.5	2.5	3.5	4.5			
1	Л-601	50			26	24		2.98±0.07	0.50	
2	F ₂ Л-601 x Л-650	11			10	1		2.59±0.09	0.30	0.47
3	F ₂ Л-601 x Л-650	181		50	107	24		2.51±0.04	0.64	
	Из них «Пахта»	123		50	67	6		2.15±0.05	0.57	
	Норма	58			40	18		2.81±0.06	0.45	
4	Л-650	50		50				1.50±0.00	0.00	
5	Л-12-1	45					19	2.50±0.07	0.49	
6	F ₂ Л-12-1 x Л-650	49			41	8		2.76±0.05	0.36	
7	F ₂ Л-12-1 x Л-650	438	2	114	153	77	87	2.83±0.05	1.11	
	Из них «Пахта»	306	2	114	149	38	3	2.26±0.04	0.70	
	Норма	132			4	39	84	4.19±0.05	0.59	
8	F ₂ Л-501 x Л-650	15			1	13	1	2.50±0.09	0.37	0.23
9	F ₂ Л-501 x Л-650	541	4	130	226	125	16	2.53±0.03	0.78	
	Из них «Пахта»	98		31	56	11		2.30±0.06	0.62	
	Норма, ц	40			13	25	2	3.23±0.08	0.54	
	«Пахта», т/л	186		58	114	13	1	2.27±0.04	0.59	
	Норма, т/л	63			17	41	5	3.31±0.07	0.55	
	«Пахта», п/д	122	4	41	61	15	1	2.24±0.06	0.74	
	Норма, п/д	32			5	29	7	3.56±0.10	0.61	

Примечание: * Эта естественная мутация названа «Пахта», так как выявлена на полях Пахтабадского района Андижанской области.

Анализ мутантного признака на фоне формы листовой пластинки, как видно из вариационного ряда, составленного для F_2 у класса растений с пальчатодольчатыми листьями и мутантным признаком «пахта», показал, что варьирование признака длины междоузлий значительно шире, чем у класса растений с трехлопастными и цельнокрайними листьями. Наибольшая длина междоузлий наблюдается у класса растений «норма» с пальчатодольчатыми листьями.

Установлено, что в F_2 Л-501 x Л-650, как и в F_2 Л-601 x Л-650, растения, имеющие относительно короткие и длинные

междоузлия, после высвобождения мутантного гена у фенотипа «норма» не встречаются. Это свидетельствует об аналогичности генотипов линий Л-601, Л-501 и Л-650 по собственным генам, контролирующим длину междоузлий стебля у хлопчатника *G. hirsutum* L.

3.4. Влияние мутантного гена Let^{Dw} на структурные элементы стебля и жизнеспособность растения

Нами генетическим анализом доказано, что мутантный ген Let^{Dw} у линии Л-691, выделенный нами из популяции мутанта, полученной (Мухаммеджонов, 1979; Эгамбердиев, 1984.) в процессе экспериментального мутагенеза, находится в гетерозиготном ($Let^{Dw}let^{Dw}$) состоянии. Благодаря этому в потомстве карликовых растений линии Л-691 наблюдается расщепление в соотношении 2 карликовых : 1 норма. Растения, обладающие генотипом доминантной гомозиготности ($Let^{Dw}Let^{Dw}$), в фазе всходов погибают. Поэтому наблюдаемое расщепление 1:2:1 (3:1) модифицируется как 2:1.

Лабораторный анализ посева семян карликовых растений линии Л-691 показал, что растения в фазе всходов под действием мутантного гена Let^{Dw} становятся летальными. Из посеянных 485 семян 130 семян не проросли, из проросших семян 239 растений были карликовыми, 115—нормой ($\chi^2=0.50$, $P<0.50$, рис. 25, табл. 17).

Генетический анализ показал, что карликовые растения линии Л-691 в доминантном гомозиготном ($Let^{Dw}Let^{Dw}$) состоянии дают летальный эффект в фазе всходов (рис. 25, 1), в гетерозиготном состоянии (рис. 25, а, 2) - ($Let^{Dw}let^{Dw}$) карликовые жизнеспособные растения. При рецессивном гомозиготном состоянии ($let^{Dw}let^{Dw}$) растение растет нормально (см. рис. 25, б, 1).

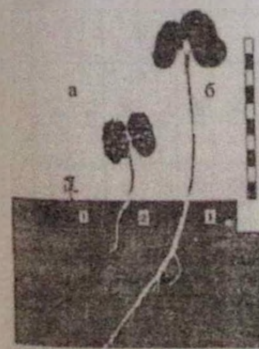


Рис. 25 Наследование мутантного гена let^{Dw} и его летальный эффект

Анализ действия летального гена на жизнеспособность растений на раннем этапе онтогенеза (фаза всходов; семена из самоопыленных цветков коробочки карликовых растений) в лабораторных условиях

Материал	n	Непроросшие (летальное)	Карлик	Норма	Соотношение	χ^2	P
Л-691: 1	94	23	47	24	1:2:1	0.03	0.95
2	108	31	51	26	1:2:1	0.80	0.50
3	83	23	39	21	1:2:1	0.40	0.75
4	97	26	50	21	1:2:1	0.60	0.50
5	103	27	52	24	1:2:1	0.18	0.75
Всего:	485	130	239	116	1:2:1	0.90	0.50
F ₂ Л-691 x Л-662	326	91	158	77	1:2:1	1.50	0.25
F ₂ Л-662 x Л-691	418	113	213	92	1:2:1	2.25	0.25
F ₂ Л-691 x Л-532	133	38	65	30	1:2:1	1.02	0.50
F ₂ Л-532 x Л-691	108	33	50	25	1:2:1	2.08	0.25
F ₂ Л-691 x Л-490	417	108	197	112	1:2:1	1.33	0.50
F ₂ Л-490 x Л-691	386	89	200	97	1:2:1	0.83	0.50
F ₂ Л-691 x Л-47	347	92	166	89	1:2:1	0.75	0.50
F ₂ Л-47 x Л-691	361	97	174	90	1:2:1	0.28	0.75

Как видно из данных табл. 16, в потомстве карликовых растений F₁, F₂ также наблюдается расщепление, характерное карликовым растениям линии Л-691. Потомство растения норма, т.е. с нормальным ростом, как у линии Л-691, так и потомства F₁ в F₂ не показали расщепления. Следовательно, по лабораторным данным, карликовые растения линии Л-691 растения F₁ в потомстве показали фенотипическое расщепление с образованием трех типов растений в соотношении 1:2:1.

Схему расщепления потомства карликовых растений линии Л-691, F₁ в F₂ можно представить так:

Р карлик x карлик
 генотип Let^{Dw} let^{Dw} x Let^{Dw} let^{Dw}
 гаметы Let^{Dw}, let^{Dw} Let^{Dw}, let^{Dw}
 F₁ 1 Let^{Dw} Let^{Dw} : 2 Let^{Dw} let^{Dw} : 1 let^{Dw} let^{Dw}
 (леталь) (карлик) (норма)

На экспериментальных посевах мы наблюдаем фактически расщепление на жизнеспособные растения, благодаря чему соотношение карликовых растений с нормой становится равным 2:1 (табл.18).

Таблица 18

Наследование типа роста растений у хлопчатника

Материал	n	Карлик	Норма	Соотношение	χ^2	P
Л-691	148	97	51	2:1	0.08	0.95
Л-483	25	-	25	-	-	-
F ₁ Л-483 x Л-691	35	17	18	1:1	0.02	0.95
F ₁ Л-483 x Л-691	103	130	53	1:1	1.56	0.10
F ₂ Л-691 x Л-483	166	108	58	2:1	0.18	0.50
Л-662	25	-	25	-	-	-
F ₁ Л-662 x Л-691	43	26	17	1:1	1.88	0.10
F ₁ Л-691 x Л-662	70	39	31	1:1	0.92	0.25
F ₂ (Л-662 x Л-691) x Л-662	11	5	6	1:1	0.08	0.75
F ₂ (Л-662 x Л-691) x Л-691	8	5	3	2:1	0.06	0.95

У беккросс-растений (карликовых F₁ x норма) наблюдается расщепление на карликовых и нормальных растений в соотношении 1:1. При беккроссе на карликовых растениях линии Л-691 в F₂ наблюдается иное расщепление, т.е. как у F₂ фенотипически выделяется два класса: карлики: норма, близкая к со-

отношению 2:1 (см. табл.18).

Проведенное возвратное скрещивание на карликовых растениях F_1 фенотип норма ($let^{Dw} let^{Dw}$) и карлик ($Let^{Dw} let^{Dw}$) — свидетельствует о правильности предполагаемого суждения о генотипе карликовых растений:

P	Карлик	x	Норма
	$Let^{Dw} let^{Dw}$		$let^{Dw} let^{Dw}$
	Гаметы Let^{Dw}, let^{Dw}		let^{Dw}
F ₁	$Let^{Dw} let^{Dw}$	:	$let^{Dw} let^{Dw}$
	(Карлик)		(Норма)
	1	:	1

P	F ₁ Карлик	x	Карлик		
	$Let^{Dw} let^{Dw}$		$Let^{Dw} let^{Dw}$		
	Гаметы Let^{Dw}, let^{Dw}		Let^{Dw}, let^{Dw}		
F ₂	$Let^{Dw} Let^{Dw}$	:	$Let^{Dw} let^{Dw}$	:	$let^{Dw} let^{Dw}$
	(Леталь)		(Карлик)		(Норма)
	1		2		1

Суммарный анализ экспериментальных данных всех беккроссов таков: по первому беккроссу соотношение 1 (карлик):1(норма), из изученных 100 растений— 52 (карлик) : 48 норма ($\chi^2=0.16$, $P<0.50$), по второму беккроссу также 100 растений: 30 (леталь) : 60 (карлик): 30 (норма) ($\chi^2=0.79$, $P<0.80$), благодаря летальности доминантного класса наблюдаемое соотношение 3:1 выглядит как в F_2 - 2:1.

Морфометрический анализ показал, что данный мутантный ген обуславливает карликовость путем влияния на экспрессию генов, контролирующих длину междоузлий. У растений норма ($let^{Dw} let^{Dw}$) длина междоузлий колеблется от 4 до 7 см, тогда как у карликовых ($Let^{Dw} let^{Dw}$) этот показатель составляет 1-2 см, при этом количество междоузлий почти не меняется.

У карликовых растений ход мейоза несколько нарушен, меньше показатель мейотического индекса, фертильность пыльцы, формируются полиады и тетрады с микроядрами. У мериستمатических клеток встречаются клетки с $2n=50$, 51,53,54 хромосомами, что свидетельствует о спектре плейотропии мутантного гена Let^{Dw} .

ГЛАВА 4

Генетика и феногенетика волосяного покрова (подпушек + волокно) семян

По данным Ф.М.Мауера (1954), Н.Н.Константинова (1967), расслоение на семенн волоконце на два яруса — «собственно» волокно и подпушек — является результатом длительной эволюции.

Одноярусность свойственна видам с плоидностью $2n=26$, у более окультуренных видов этого ряда встречается и двухъярусность, в то время как виды $2n=52$ все без исключения имеют двухъярусность — волоконца подпушка и волоконца волокна. У новосветских видов ($n=13$) семена, как правило, покрыты одноярусными волоконцами, только *G. raimondii* имеет двухъярусное покрытие — волоконца волокна (до 10мм) и волоконца подпушка (до 1мм) (Дариев, 1980). Старосветские, как правило, двухъярусные с разными соотношениями длины волоконца волокна и волоконца подпушка. Причем, эти выросты имеют общее анатомическое происхождение — вырастают из клеток эпидермиса наружного интегумента семечки (Власова, 1974).

Культивируемые виды *G. herbaceum* L., *G. arboreum* L., ($2n=26$) и *G. hirsutum* L., *G. barbadense* L. ($2n=52$) имеют широкий диапазон изменчивости по сочетанию волоконца волокна и волоконца подпушка (волосяного покрова семян), особенно это сильно выражено у *G. hirsutum* L. У данного вида имеет место проявление полиморфизма по этим признакам в следующих сочетаниях: абсолютно голые, т.е. на поверхности семян полностью отсутствуют и волоконца волокна, и волоконца подпушка; голосемянные — семена, имеющие волоконца волокна, но лишённые волоконца подпушка; опушенносемянные — семена, сочетающие как волоконца волокна, так и волоконца подпушка, причем, волоконца подпушка по густоте и распределению характеризуются разной степенью выраженности как в области микропиле, так и на халазальной и боковой поверхностях семян. Формы, у которых отмечалось бы развитие только волоконца подпушка, но отсутствовали волоконца волокна на семенн, не обнаружены. Такие формы не встречаются ни у образцов мировой коллекции хлопчатника, ни среди гибридной популяции (Мусаев, 1979).

По данным Н.А.Власовой (1974), у хлопчатника появление волоконца волокна и волоконца подпушка дифференцировано во времени. В первую неделю со дня цветения на семени появляются волокна волокна, на вторую неделю развиваются волокна подпушка. Появление волоконца волокна и подпушка является результатом потери митотической активности части клеток эпидермиса семяпочек и их перехода к эндомитозу. Клетки, недифференцированные на эндомитоз, митотически активные, образуют эпидермальный слой семени. Изучение генетики и феногенетики признаков типов подпушка, «голосемянности» и волокна имеет большое фундаментальное значение для выяснения эволюции этих признаков, регуляции, дифференциации волоконца волокна и подпушка, разработки вопросов биотехнологии целлюлозы, а также важное прикладное значение в деле разработки генетических основ селекции сортов хлопчатника по этим важнейшим признакам, направленной на повышение урожая волоконца волокна и подпушка.

Вопросами генетики подпушка семян и голосемянности занимались многие и отечественные (Автономов, Баранов, 1933; Кокуев, 1936, 1937; Бордонов, 1937; Юнусов, 1958, 1966; Тер-Аванесян и Сатаров, 1966; Сатаров, 1968; Симонгулян и Арутюмова, 1968; Нагибин и Мусавий, 1968; Плотников, 1968; Великой, 1970; Азимова, 1970), и зарубежные ученые (Lendon, 1912; Kearney, 1927; Bolls, 1919; Thabani, 1923, 1925; Kearney and Harrisan, 1927; Kearney, 1928; Griffie and Ligon, 1929; Carver, 1929; Harland, 1929; Afral, Hutchinson, 1933; Hutchinson, 1937; Richmond, 1939; Ware, 1941; Ware, Benelict, Koll, 1947; Ramiach, Bhola, Nath, 1946, 1947; Richmond, 1949; Turley and Kloth, 2002). По их мнению, данные признаки контролируются моногенно, некоторые допускают дигенность и эффект плейотропии, т.е. простой генетический контроль подпушка на поверхности семян, наличие доминантной и рецессивной голосемянности (отсутствие подпушка на поверхности семян) и эффект множественной серии аллелей у видов рода *Gossypium* L.

На основе обобщения результатов генетического анализа, осуществленных до 1975 г. в проблемной лаборатории частной генетики хлопчатника ТашГУ (ныне НУУ), Д.А.Мусаев (1979) предложил генетическую теорию о комбинированном типе

взаимодействия генов в генетическом контроле подпушка семян и голосемянности у хлопчатника *G. hirsutum* L. На основе этой теории подпушек семян и разные типы голосемянности у хлопчатника контролируются взаимодействием не менее четырех генов $I-i, F_1-f_1, F_2-f_2$ и F_c-f_c . При их функционировании имеет место проявление таких типов взаимодействия, как эпистаз, полимерия, взаимодействие между основными и дополнительными генами и воздействие генов - модификаторов.

Дальнейший генетический анализ гибридов, полученных от скрещивания линий Л-302 с $m=MC, L1-15$ и $n=MC$ и Л-458-ОС типами подпушка с голосемянной линией Л-100 (Абзалов, 1977; Мусаева, Абзалов, 1978), показал наличие новых особенностей взаимодействия генов F_1, F_2 и F_c . Выявлено, что функционирование дополнительного гена F_c зависит не только от дозы доминантных аллелей основных генов, но и от того, за счет какого локуса F_1 и F_2 образована данная доза. Например, при генотипе $iiF_1f_1F_2f_2F_cF_c$ развивается ОС тип, при $iiF_1f_1f_2f_2F_cF_c$ и $iiF_1f_1F_2F_2F_cF_c$ - ПС, при $iiF_1F_1f_2f_2F_cF_c$ - $m=MC$, при $iiF_1f_1F_2f_2F_cF_c$, $iiF_1f_1f_2f_2F_cF_c$ и $iiF_1f_1F_2F_2F_cF_c$ - $n=MC$ типы подпушка.

Следовательно, вовлечение новых линий генетической коллекции способствовало раскрытию ранее не известных особенностей взаимодействия генов, участвующих в генетическом контроле.

За последние годы в проблемной лаборатории частной генетики хлопчатника М.Ф.Абзаловым, Ш.Турабековым, А.С.Алматовым, С.А.Закировым и С.Мусаевой в процессе генетического анализа выделены и доведены до гомозиготного состояния серии линии с $m=MC$, $n=MC$, $b=MC$, ОС типами подпушка и разные голосемянные линии.

Вовлечение их в генетический анализ способствует выявлению новых генов в генетическом контроле подпушка и голосемянности и конкретизации отдельных положений теории Д.А.Мусаева, а также установлению новых особенностей взаимодействия генов подпушка семян у хлопчатника *G. hirsutum* L.

Приведем результаты генетического анализа вновь выделенных инбредных линий генетической коллекции хлопчатника в НУУз им.Мирзо Улугбека.

4.1. Новые гены подпушка семян и особенности их взаимодействия

Линия Л-100 характеризуется генотипом по подпушку (Абзалов, 1977; Абзалов, Мусаева, 1978) $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c F_c$, линия Л-74 (Абзалов и др., 1982) - $Ii f_{11} f_{11} F_{12} F_{12} F_c F_c$, линии Л-301, Л-302, Л-304, Л-309 - $m=MC$ типом подпушка, следовательно, обладают в генотипе одним из основных генов F_{11} и F_{12} в доминантном гомозиготном состоянии при рецессивности остальных генов подпушка.

Растения F_1 Л-74 x Л-100 должны обладать генотипом $Ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} F_c F_c$. В F_2 в силу дигенного расщепления должны были выщепляться растения с ГС, МС, ПС и ОС типами подпушка, однако, по данным табл. 19, в F_2 растения с ПС и ОС типами подпушка не встречаются. В F_2 выделяются только растения с ГС и МС (из=МС, $m=MC$) типами, в соотношении, близком к 15 ГС и МС. В силу этого вправе полагать, что гены F_{12} и F_c не комплементарны, при генотипе $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} F_c F_c$, возможно, развивается не из=МС (Турабеков, 1974; Мусаев, 1979), а ГС растения. Поэтому 12/16 частей F_2 , имея в генотипе гомо- и гетерозиготное состояние гена - ингибитора (II, Ii) и разное аллельное состояние гена F_{12} при доминантной гомозиготности гена F_c , являются голосемянными. Кроме этого, 3/16 части с генотипами $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} F_c F_c$ и $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c F_c$ также являются голосемянными и только 1/16 часть растений F_2 с генотипом $ii f_{11} f_{11} F_{12} F_{12} F_c F_c$ должна характеризоваться МС ($m=MC$) типом подпушка. Благодаря этому 15/16 частей растений F_2 - голосемянные.

В силу взаимодействия генов I-i, F_{12} - f_{12} и F_c - f_c в F_2 Л-74 x Л-100 ожидаемое расщепление 13:3 модифицируется как 15:1.

Данное генетическое объяснение подтверждается и результатами анализа реципрокных беккроссов (табл. 19, рис. 26).

Факт наличия в генотипе линии Л-74 одного из основных генов, не комплементарного с геном F_c , подтверждается результатами анализов F_2 Л-74 x Л-303 и Л-74 x Л-110 с соответствующими беккроссами (см. табл. 19).

Растения F_1 Л-74 x Л-303 характеризовались ГС типом. В F_2 имело место расщепление с проявлением только двух клас-

сов ГС и $m=MC$ типов, с соотношением 12:4 (3:1) и при F_{11} (Л-74 x Л-303) x Л-303 ГС: МС как 1:1. Исходя из генотипа линии Л-74 - $Ii f_{11} f_{11} F_{12} F_{12} F_c F_c$, можно предположить генотип линии Л-303 как $ii f_{11} f_{11} F_{12} F_{12} F_c F_c$. Растения F_1 , являясь дигетерозиготной $Ii f_{11} f_{11} F_{12} F_{12} F_c f_c$, в F_2 будут давать дигенное расщепление. При этом 12/16 частей растений F_2 , имея в генотипе гомо-и гетерозиготное состояние гена-ингибитора, независимо от аллельного состояния генов F_{12} и F_c , будут голосемянными. 4/16 части растений F_2 при рецессивной гомозиготности гена-ингибитора (ii) и доминантной гомозиготности основного гена подпушка ($F_{12} F_{12}$), независимо от аллельного состояния дополнительного гена F_c , характеризуется $m=MC$ типом. Поэтому в F_{11} (Л-74 x Л-303) x Л-74 все растения характеризуются голосемянностью, а при F_{11} (Л-74 x Л-303) x Л-303 соотношение ГС растений к МС ($m=MC$) будет 1:1, что и получено в эксперименте (см. табл. 19).

Полагая, что в генотипе линии Л-302 в доминантном гомозиготном состоянии находится другой основной ген подпушка $F_{11} F_{11}$, растения F_1 Л-302 x Л-100 можно характеризовать как дигетерозиготы $ii F_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c f_c$. Они имеют семена с МС (из=МС) типом подпушка. В F_2 происходит расщепление по генам F_{11} и F_c , благодаря их взаимодействию выявляются классы растений с семенами ГС, МС, ПС и ОС типами подпушка: 4/16 части растений, имея генотип $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} - - (F_c F_c, F_c f_c, f_c f_c)$, являются голосемянными, 9/16 частей с генотипами - $ii F_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c f_c$, $ii F_{11} F_{11} f_{12} f_{12} F_c f_c$, $ii F_{11} f_{11} f_{12} f_{12} f_c f_c$ и $ii F_{11} f_{11} f_{12} f_{12} f_c f_c$ с МС типом подпушка. Генотип $ii F_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c F_c$, составляющий 2/16 части, способствует проявлению ПС типа, а 1/16 часть $ii F_{11} F_{11} f_{12} f_{12} F_c F_c$ - ОС типа.

Следовательно, для фенотипического проявления гена F_c необходимо его доминантное гомозиготное состояние и хотя бы одинарная доза основного гена F_{11} . Это подтверждается результатами анализа беккроссов. При (Л-302 x Л-100) x Л-302 дополнительный ген F_c находится в рецессивном гомо- и гетерозиготном состоянии и поэтому все растения F_{11} характеризуются семенами с МС (из=МС, $m=MC$) типом подпушка. В то же время при F_{11} (Л-302 x Л-100) x Л-100 ген F_c у ¼ части растений, находясь в доминантном гомозиготном состоянии и соче-

таясь с одинарной дозой основного гена F_{11} , способствует проявлению ПС типа подпушка, другие сочетания генов в F_n обуславливают проявление 2/4 частей растений с ГС и 1/4 части из МС типами подпушка семян (см. табл. 19).

Таблица 19

Наследование подпушка семян

Материал	n	Тип подпушка			Всего		Ожидаемое соотношение	χ^2	Р
		ГС	МС	ПС+ОС	ГС	МС+ПС+ОС			
Л-74	50	50	-	-	50	-	-	-	-
F_1 Л-74 x Л-100	42	42	-	-	42	-	-	-	-
Л-100	45	45	-	-	45	-	-	-	-
F_2 Л-74 x Л-100	267	250	17	-	250	17	15:1	0.06	0.95
F_n (Л-74 x Л-100) x Л-74	122	122	-	-	122	-	1:0	-	-
F_n (Л-74 x Л-100) x Л-100	119	119	-	-	119	-	1:0	-	-
Л-303	49	-	49	-	-	49	-	-	-
F_1 Л-74 x Л-303	13	13	-	-	13	-	-	-	-
F_2 Л-74 x Л-303	249	195	54	-	195	54	12:4	0.86	0.20
F_n (Л-74 x Л-303) x Л-100	82	82	-	-	82	-	1:0	-	-
F_n (Л-74 x Л-303) x Л-303	174	71	103	-	71	103	1:1	5.88	0.05
Л-302	110	-	110	-	-	110	-	-	-
F_1 Л-302 x Л-100	100	-	100	-	-	100	-	-	-
F_2 Л-74 x Л-303	257	62	155	50	62	205	4:12	0.45	0.50
F_n (Л-74 x Л-303) x Л-100	128	-	128	-	-	128	0:1	-	-
F_n (Л-74 x Л-303) x Л-303	182	91	41	50	91	91	2:2	0.0	1.00

Анализ поведения гибридов, полученных от скрещивания м=МС линий Л-301, Л-302, Л-303, Л-304, Л-309 с голосемянной линией Л-110, свидетельствует о том, что голосемянность линии Л-110 является рецессивным признаком по отношению ко всем линиям с м=МС типом подпушка.

Таблица 20

Наследование подпушка семян при скрещивании линий с м=МС типом подпушка с голосемянной линией Л-110

Материал	n	Тип подпушка			Всего		Ожидаемое соотношение	χ^2	Р
		ГС	МС	ПС+ОС	ГС	МС+ПС+ОС			
Л-110	50	-	-	50	-	50	-	-	-
F_1 Л-301 x Л-110	48	-	48	-	48	-	-	-	-
F_2 Л-301 x Л-110	205	47	113	45	160	45	3:1	1.00	0.20
F_n (Л-301 x Л-110) x Л-110	68	-	37	31	37	31	1:1	0.52	0.20
F_n (Л-301 x Л-110) x Л-301	87	47	40	-	87	-	1:0	-	-
Л-301	50	50	-	-	50	-	-	-	-
F_1 Л-302 x Л-110	41	-	41	-	41	-	-	-	-
F_2 Л-302 x Л-110	160	37	78	45	115	45	3:1	0.49	0.20
Л-302	50	50	-	-	50	-	-	-	-
F_1 Л-303 x Л-110	49	-	49	-	49	-	-	-	-
F_2 Л-303 x Л-110	39	7	18	14	25	14	3:1	2.46	0.05
F_n (Л-303 x Л-110) x Л-110	69	-	29	40	29	40	1:1	1.74	0.05
F_n (Л-303 x Л-110) x Л-303	67	30	37	-	67	-	1:0	-	-
Л-303	50	50	-	-	50	-	-	-	-
F_1 Л-309 x Л-110	56	-	56	-	56	-	-	-	-
F_2 Л-309 x Л-110	85	15	40	30	55	30	2:1	0.21	0.50
Л-309	50	50	-	-	50	-	-	-	-

Расщепление в F_2 и F_n по моногенной схеме (табл. 20) позволяет полагать, что линии Л-301, Л-302, Л-303, Л-304, Л-309 в своем генотипе имеют доминантное гомозиготное состояние основных генов подпушка семян F_{11} или F_{12} . В целях идентификации аллелей основных генов подпушка эти линии скрещивались межлинейно.

Растения F_1 , F_2 и F_3 , полученные от скрещивания линий Л-303 с Л-309 и Л-301 с Л-302, по изучаемому признаку не показали расщепления. В то время растения F_2 с участием линий Л-303 с Л-301, а также Л-309 с Л-304, Л-302, хотя проявили расщепление по степени выраженности подпушка на микропиле семян, однако, среди популяции F_2 растений с ГС типом не обнаружено. В то время как в F_n , с участием линии Л-110 1/4 часть растений характеризуется ГС типом, что свидетельствует о дигетерозиготности растений F_1 Л-303 x Л-301, Л-304 x Л-309, Л-309 x Л-302 по основным генам F_{11} и F_{12} (табл. 21, рис. 26).

Таблица 21

Наследование подпушка семян при межлинейных скрещиваниях линий с м=МС типом подпушка

Материал	n	Тип подпушка			Ожидаемое соотношение	χ^2	Р
		ГС	МС	ПС+ОС			
Л-309	50	-	50	-	-	-	-
F ₁ Л-309 х Л-301	50	-	50	-	-	-	-
F ₂ Л-309 х Л-301	172	-	142	30	0.46:12	1.11	0.20
Л-301	50	-	50	-	-	-	-
F ₁ Л-309 х Л-302	43	-	43	-	-	-	-
F ₂ Л-309 х Л-302	175	14	131	30	6.46:12	0.80	0.20
F ₂ (Л-309 х Л-302) х Л-110	50	14	36	-	1:3(4:12)	0.24	0.50
F ₂ (Л-309 х Л-302) х Л-309	65	7	50	8	2:12:2	0.19	0.80
Л-302	50	-	50	-	-	-	-
F ₁ Л-304 х Л-309	55	-	55	-	-	-	-
F ₂ Л-304 х Л-309	111	-	84	27	0.46:12	0.89	0.20
F ₂ (Л-304 х Л-309) х Л-110	49	9	40	-	1:3(2:6)	1.15	0.20
Л-304	50	-	50	-	-	-	-
F ₁ Л-303 х Л-301	45	-	45	-	-	-	-
F ₂ Л-303 х Л-301	118	-	118	-	-	-	-
F ₂ (Л-303 х Л-301) х Л-110	63	19	44	-	1:3	0.89	0.20
Л-303	50	-	50	-	-	-	-

Отсутствие среди F₂ Л-309 х Л-301, Л-303 х Л-301, Л-304 х Л-309 растений с ГС типом подпушка является результатом летальности зигот, сочетающих рецессивную гомозиготность генов волосяного покрова (подпушек+волокно) семян. Об этом свидетельствует появление ГС растений в F₂ (Л-303 х Л-301) х Л-110 и (Л-304 х Л-309) х Л-110, где линия Л-110 является анализаторной линией по генам подпушка, но обладающей доминантным геном волокна.

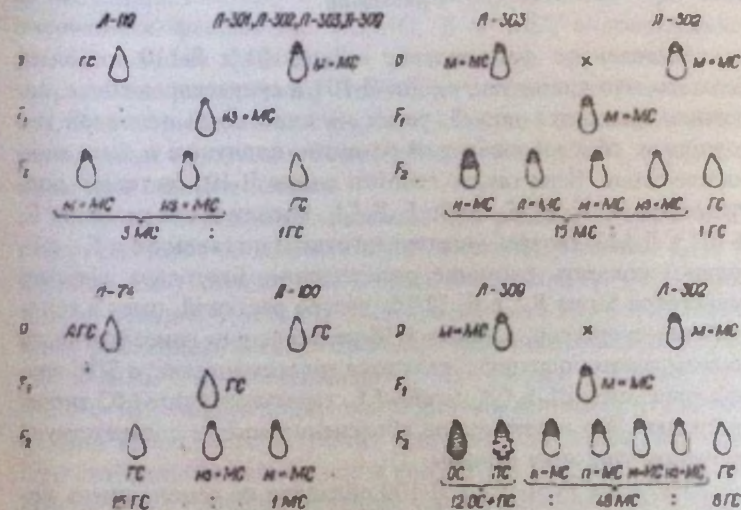
Появление в F₂ Л-309 х Л-302, Л-309 х Л-301, Л-304 х Л-309, особенно у F₂ (Л-309 х Л-302) х Л-309, классов растений с ПС и ОС типами подпушка свидетельствует о том, что линия Л-309 в генотипе, наряду с основным геном подпушка F₁₂, имеет и дополнительный ген F₆ в доминантном гомозиготном состоянии.

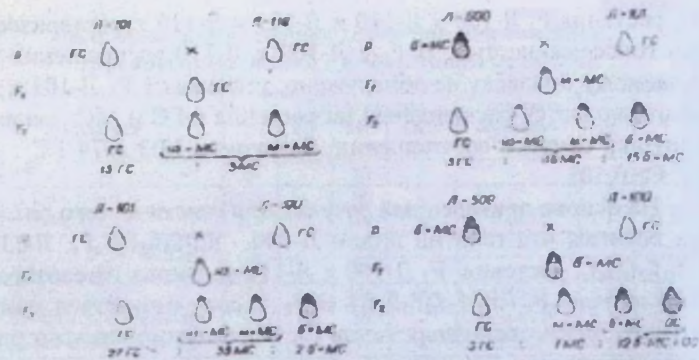
По результатам анализа F₁, F₂, F₂ включенные в опыт линии можно разделить на две группы: линии Л-301, Л-302 и Л-304 в генотипе с локализацией гена F₁₁ и линии Л-303 и Л-309 с локализацией гена F₁₂.

В комбинациях, где участвовали линии Л-100, Л-101 и Л-

110, растения F₁ Л-100 х Л-110 и Л-101 х Л-110 характеризовались голосемянностью. В F₂ у Л-100 х Л-110 расщепления по изучаемому признаку не обнаружено, тогда как у F₂ Л-101 х Л-110 наблюдается расщепление на растения с ГС и МС типами подпушка семян в соотношении, близком к 13:3 (374 ГС : 97 МС, F> 0,50).

На основе приведенных результатов генетического анализа и полагая, что генотип линии Л-100 - $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c F_c$, Л-110 - $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} f_c f_c$, растения F₁ Л-100 х Л-110 являются гетерозиготными по гену F_c ($ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} F_c f_c$). В F₂, в силу отсутствия доминантного аллеля основных генов F₁₁, F₁₂ фенотипического расщепления по гену F_c мы не обнаруживаем. Поэтому все растения F₂ Л-100 х Л-110 характеризуются голосемянностью.





II

Рис. 26. Наследование типа подпушка семян. I-при скрещивании М-МС-линии с ГС-линией; II-при скрещивании голосемянных и б-МС-линий

Выявленное расщепление в F_2 Л-101 x Л-110 позволяет полагать, что в генотипе линии Л-101 в супрессированном состоянии находится новый, ранее не описанный основной ген подпушка, обуславливающий развитие подпушка в зоне микропиле семян. Если так, то генотип линии Л-101 по генам подпушка будет $iif_{11}f_{12}f_{12} SuSu F_3F_3f_cfc_c$. В силу этого растения F_1 Л-101 x Л-110, являясь дигетерозиготным по генам Su и F_3 , в F_2 должны показать дигенное расщепление. Благодаря эффекту супрессора Su на F_3 , в F_2 12/16 частей растений, имея в генотипе ген-супрессор, а также 1/16-рецессивную гомозиготность по всем генам подпушка, являются голосемянными, а 3/16 части с генотипом $iif_{11}f_{12}f_{12}susuF_3f_cfc_c$ характеризуется МС типом подпушка. Это генетическое объяснение вполне соответствует экспериментальным данным.

Растения F_1 Л-101 x Л-100 обладали на семени очень незначительным подпушком в зоне микропиле. В F_2 обнаружено расщепление на классы растений с ГС, МС, б=МС типами подпушка. Причем, соотношение голосемянных растений и растений с подпушком оказывается близко к 1:1.

Исходя из предложенных генотипов линий Л-100 и Л-101, растения F_1 Л-101 x Л-100 характеризуются гетерозиготностью по генам Su , F_3 и F_c , т.е. обладают генотипом $iif_{11}f_{12}f_{12}$

$SusuF_3f_3F_cfc_c$. Благодаря этому в F_2 происходит тригенное расщепление с проявлением таких эффектов взаимодействия генов, как супрессия, взаимодействие между основными и дополнительными генами. Причем, ген-супрессор в доминантном гомо- или гетерозиготном состоянии, только при отсутствии в генотипе доминантных аллелей генов подпушка F_{11}, F_{12}, F_c подавляет функцию гена F_3 . В результате этого 25/64 частей популяции F_2 являются голосемянными. Растения с генотипами $SusuF_3F_3F_cfc_c$, $susuF_3F_3F_cfc_c$ и $susuF_3f_3F_cfc_c$, составляющие 5/64 частей F_2 , обладают подпушком как на микропиле, так и на боковой и халазальной поверхностях семян, напоминающих б=МС и ОС типы. Остальные 34/64 части растений F_2 , имеющие в генотипе другие возможные сочетания генов Su , F_3 , и F_c , способствуют фенотипическому проявлению МС (из=МС, м=МС) типа. Поэтому в F_2 должны образоваться три четко очерченных фенотипических классов: ГС, МС, б = МС, в соотношении 25:34:5. Однако фактическое расщепление не соответствует теоретически ожидаемому (табл.22), где значение P очень низкое. Это позволяет полагать, что наличие сцепления между изученными генами или между генами Su , F_3 и F_c говорит об ином типе взаимодействия.

Анализ поведения беккроссов при участии Л-100 и Л-110 свидетельствует об эффекте сцепления между генами F_3 и F_c . Полагая, что у хлопчатника *G. hirsutum* L. гены F_3 и F_c локализованы в одной группе сцепления, а линии Л-100 и Л-101 являются рекомбинантами, то благодаря фазе отталкивания в F_1 (Л-100 x Л-101) x Л-100 выделяются три класса: растения с ГС, МС и б=МС типами подпушка. Образование последнего класса, на наш взгляд, есть результат рекомбинации генов F_3 и F_c . При свободной же комбинации генов F_3 и F_c класс с б=МС типом был бы с большей частотой, чем это наблюдалось в опыте. Полагая, что гены F_3 и F_c расположены в 24 морганидах, т.е. 24 % кроссинговера, у F_1 (Л-100 x Л-101) x Л-100 истинные кроссоверные особи (с генотипом $iisusuF_3f_3F_cfc_c$ б=МС) составляют 7.5 %, другие рекомбинантные генотипы $SusuF_3f_3F_cfc_c$ с МС типом и $susuF_3F_3F_cfc_c$, $susuF_3f_3f_cfc_c$ с ГС типом, каждый по 7.5 %, то общий процент кроссоверных растений равен 30 %. Некроссоверные растения составляют 70 %. В силу специфич-

ного взаимодействия генов Su , F_{13} и F_c , часть рекомбинантных растений (22.5% из 30 %) в F_2 с ГС и МС типами подпушка классифицируются как нерекомбинантные классы, обладая сходными фенотипами. В связи с этим нами был сделан теоретический расчет количества рекомбинантных растений (Л-100 х Л-101)х Л-100, исходя из процента б=МС класса, что составляет 39 растений или 30 % от всей популяции.

Соотношение некроссоверных и кроссоверных особей составляет как 95:39, где $\delta = \pm 5.25$. Следовательно, процент кроссинговера между генами F_{13} и F_c составляет 30 ± 5.25 (М.Ф.Абзалов, З.Н. Усманова, Д.А.Мусаев, 1985).

В F_2 (Л-100 х Л-101)х Л-100 ожидаемое соотношение при независимой комбинации генов Su , F_{13} и F_c 5ГС : 3МС, а с учетом наличия сцепления при 24% кроссинговера модифицируется как 5.52 ГС : 2.48 МС. Эти расчеты хорошо согласуются с экспериментально полученными данными (табл.22).

Такой же расчет произведен и для F_2 Л-100 х Л-101, при этом теоретически рассчитанное при независимой комбинации генов Su , F_{13} и F_c соотношение 25 ГС : 34МС : 5 б=МС модифицируется, как 27.3 ГС : 34.54 МС : 2.15 б = МС, что хорошо согласуется с экспериментально полученными данными (см. табл.22, рис.26).

Фенотипическая рецессивность голосемянности линий Л-101, Л-100 по отношению к линиям, обладающим ОС (Л-47, Л-458), б=МС (Л-500, Л-499) и н=МС (Л-15) типами подпушка, доказываемая экспериментальными данными по поведению гибридов, полученных с участием выше отмеченных линий.

Растения F_1 Л-47 х Л-101 отличались наличием подпушка только в зоне микропиле семян, характерным для м=МС типа, в F_2 получено расщепление с выделением классов растений с ГС, МС, ПС и ОС типами подпушка. При этом количество растений с голыми семенами очень незначительно. Полагая генотип линии Л-101 по изучаемому признаку - $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} f_c f_c$, а для Л-47 - $ii f_{11} F_{11} F_{12} F_{12} susu F_{13} F_{13} F_c F_c$, растения F_1 будут характеризоваться гетерозиготностью по генам F_{11} , F_{12} , Su , F_c .

Таблица 22

Наследование типа подпушка семян при скрещивании линий Л-100 и Л-101

Материал	n	Тип подпушка						Без подпушка	С подпушкой		Ожидаемое соотношение	χ^2	Р
		ГС	МС	б-МС	ПС	ОС			МС	б-МС+ ПС+ОС			
Л-100	103	103	-	-	-	-		103	-	-	-	-	-
F_1 Л-100 х Л-101	88	-	88	-	-	-		-	88	-	-	-	-
F_2 Л-100 х Л-101	420	196	211	13	-	-		196	211	13	25 34 5 ^х 27 31 34 54 2 1 5 ^{хх}	18.83 1.89	0.01 0.50-0.20
F_2 (Л-100 х Л-101) х Л-100	134	58	66	10	-	-		58	66	10	4 3 1 ^х 4 3 52 0 48 ^{хх}	8.85 2 51	0.05-0.01 0.50-0.20
F_2 (Л-100 х Л-101) х Л-101	235	114	121	-	-	-		114	121	-	1 1	-	-
F_2 Л-100 х Л-101 х Л-47	253	-	117	-	-	136		-	117	136	4 4 (1 1)	1 42	0.50-0.20
F_2 Л-100 х Л-101 х Л-462	171	-	90	-	41	40		-	90	81	2 2	0 57	0.80-0.50
F_2 (Л-100 х Л-101) х Л-15	195	-	90	-	41	40		-	-	-	4 2 2	-	-
F_2 (Л-100 х Л-101) х Л-303	182	-	182	-	-	-		-	195	-	1 0	0 00	1.00
F_2 (Л-100 х Л-101) х Л-110	242	163	79	-	-	-		-	182	-	1 0	0 00	1.00
Л-101	57	57	-	-	-	-		163	79	-	5 3 ^х 5 52 2 48 ^{хх}	2 43 0 30	0.20-0.05 0.80-0.50

Примечание: х – При свободной комбинации генов F_{13} , F_c и Su ; хх – с учетом 24 % кроссинговера между генами F_{13} и F_c и эффекта супрессии по отношению к гену F_{11} .

Взаимодействие генов — полимерия (основные гены F_{11}, F_{12}, F_{13}), супрессия между генами $Su > F_{13}$, взаимодействия между основными и дополнительным (F_c) генами способствуют проявлению в F_2 трех четко очерченных фенокласов: ГС, МС, б=МС+ПС+ОС, в соотношении 3 ГС : 15 МС : 103 (б=МС+ПС+ОС). 3/256 части голосемянных растений F_2 возникают во время сочетания генов Su и F_{13} при рецессивной гомозиготности остальных генов подпушка (F_{11}, F_{12}, F_c).

Это подтверждает результаты беккроссов. При F_1 (Л-47 х Л-101) х Л-47 все растения, без исключения, имеют в той или иной степени развитый подпушек. Из них 2/16 части растений с генотипами $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$, $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$ обладают МС типом подпушка, 6/16 частей, имея доминантную гомозиготность хотя бы по двум основным генам и разное аллельное состояние гена супрессора и при доминантной гомо- и гетерозиготности дополнительного гена F_c , характеризуются ПС типом подпушка. Остальные 8/16 частей, имея доминантную гомозиготность дополнительного гена и минимум четверную дозу основных генов, независимо от состояния гена-супрессора, фенотипически будут обладать ОС типом подпушка.

Эффект гена-супрессора по отношению к гену F_{13} четко проявляется при F_1 (Л-47 х Л-101) х Л-101. У них 2/16 части растений, имея генотип $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} Su F_{13} F_{13} F_c F_c$, характеризуется голосемянностью. Остальные 14/16 частей в генотипе имеют различные сочетания генов $Su, F_{11}, F_{12}, F_{13}, F_c$, что обуславливает формирование класса растений с МС типом подпушка (табл.23). При этом дополнительный ген F_c находится в гетерозиготном и рецессивно-гомозиготном состояниях.

Растения F_1 Л-100 х Л-458 характеризовались исключительно ОС типом подпушка. В F_2 и в данном случае формируются три четко очерченных класса растений с ГС, МС, ПС+ОС типами подпушка. Количество растений с ГС типом теоретически должно быть несколько больше, чем при F_2 Л-47 х Л-101, что получено в опыте (см. табл.23). Основываясь на генотипе линии Л-100- $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$ и полагая генотип линии Л-458 как $ii F_{11} F_{11} F_{12} F_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$, для растения F_1 можно написать генотип - $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$, обуславливающий ОС

тип подпушка. В F_2 в силу тригенного расщепления и взаимодействия между генами F_{11}, F_{12}, F_{13} и F_c формируется три четко очерченных класса растений: ГС, МС, (ПС+ОС) типы подпушка. При этом голосемянные растения имеют генотипы $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$ и $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$ (подобно F_2 Л-74 х Л-100 и F_1 (Л-74 х Л-100) х Л-100), т.е. составляют 3/64 части F_2 Л-100 х Л-458.

Остальная 61/64 часть растений F_2 будет обладать МС, ПС и ОС типами подпушка (см. табл.23). Правильность наших суждений подтверждается данными реципрокных беккроссов с участием линий Л-458 и Л-100. При F_1 (Л-100 х Л-458) х Л-458 теоретически все растения должны обладать семенами с ОС типом подпушка, так как доминантная гомозиготность гена F_c сочетается с минимум тройной дозой основных генов подпушка. В то время как при F_1 (Л-100 х Л-458) х Л-100 2/8 части популяции, обладая генотипами $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$ и $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} Su Su F_{13} F_{13} F_c F_c$, являются голосемянными, другие сочетания генов обуславливают проявление растений с подпушком как на микропиле (МС), так и на халазальной и боковой поверхностях семян (ПС и ОС) в соотношении 2ГС:6(МС+ПС+ОС) (см. табл.23).

Таблица 23

Наследование типа подпушка семян при скрещивании
линий Л-47 и Л-101, Л-100 и Л-458, Л-15

Материал	n	Тип подпушка			Ожидаемое соотношение	χ^2	Р
		ГС	МС	ПС+ОС			
F_1 Л-47 х Л-101	61	-	61	-	-	-	-
F_2 Л-47 х Л-101	606	3	359	244	3:150:103	2.40	0.50-0.20
F_1 (Л-47 х Л-101) х Л-101	163	16	147	-	2:14(1:7)	1.07	0.50-0.20
F_2 (Л-47 х Л-101) х Л-47	38	-	5	33	2:14(1:7)	0.02	0.99-0.95
F_1 Л-100 х Л-458	100	-	-	100	-	-	-
F_2 Л-100 х Л-458	497	27	51	419	3ГС:61(МС+ПС+ОС)	0.61	0.50-0.20
F_1 (Л-100 х Л-458) х Л-458	50	-	-	50	-	-	-
F_2 (Л-100 х Л-458) х Л-100	60	14	19	27	2ГС:6(МС+ПС+ОС)	0.09	0.80-0.50
F_1 Л-100 х Л-15	100	-	100	-	-	-	-
F_2 Л-100 х Л-15	509	42	407	60	6ГС:58(МС+ПС+ОС)	0.76	0.50-0.20

Изменение частот фенокласов благодаря отсутствию основного гена F_{13} ярко прослеживается при анализе растений F_1 ,

F_2 с участием линий Л-15 с генотипом $iiF_1F_1F_2F_2susuf_3f_3f_3f_c$ (н=МС тип подпушка) и Л-100. Растения F_1 должны характеризоваться генотипом $iiF_1f_1F_2f_2susuf_3f_3F_cF_c$, при этом развивается м=МС тип подпушка. В F_2 наблюдается тригенное расщепление с выделением трех четко очерченных классов растений: с ГС, МС и ПС+ОС типами подпушка. При этом растения с МС типом подпушка встречаются гораздо с большей частотой, чем при F_2 Л-100 х Л-458, с наименьшей — ПС, ОС и ГС типами подпушка (см. табл.23.). Это является результатом взаимодействия генов F_1 , F_2 и F_c в различных аллельных состояниях. Благодаря этому растения с генотипами $iiF_1f_1f_2f_2susuf_3f_3$ — (F_cF_c , F_cf_c , f_cf_c) и $iiF_1f_1F_2f_2susuf_3f_3F_cF_c$, составляющие 6/64 частей F_2 , являются голосемянными, генотипы $iiF_1F_1F_2susuf_3f_3F_cF_c$ — 3/64 части обуславливают ОС тип, при $iiF_1f_1susuf_3f_3F_cF_c$ — ПС тип, а другие возможные сочетания генов F_1 , F_2 , F_c или 47/64 частей будут характеризоваться МС (из=МС, м=МС, п=МС, н=МС) типом подпушка.

Анализ растений F_1 Л-500 х Л-101 и Л-101 х Л-499 свидетельствует о том, что в данных комбинациях скрещивания наличие на семени подпушка у линий Л-500 и Л-499 является доминирующим признаком по отношению к голосемянности линии Л-101. У растений F_1 проявляется м=МС тип подпушка, в F_2 происходит расщепление с выделением трех классов растений: с ГС, МС (из=МС, м=МС) и б=МС типами подпушка. Заметим, что в отличие от предыдущей комбинации скрещивания Л-47 х Л-101, МС класс состоит только из растений, имеющих на семени из=МС и м=МС типы подпушка. Среди растений F_2 полностью отсутствовали растения, обладающие на семени ПС и ОС типами подпушка (табл.24).

Зная генотип линии Л-101 как $iiF_1f_1f_2f_2SuSuF_3F_3f_cf_c$ и исходя из расщепления в F_2 Л-500 х Л-101 и Л-101 х Л-499, линии Л-499 и Л-500 могут обладать генотипом $iiF_1f_1F_2F_2susuf_3F_3F_cF_c$ (F_3 и F_c сцеплены). Растения F_1 характеризуются гетерозиготностью по генам F_2 , Su , F_c , являются тригетерозиготой $iiF_1f_1F_2f_2SusuF_3F_3F_cF_c$ и обладают м=МС типом подпушка. В силу тригенного расщепления и взаимодействия генов Su и F_3 (супрессия), F_2 , F_3 и F_c (полимерия и взаимодействия между основными и дополнительными генами) в F_2

выявляются три фенокласса по типу подпушка: ГС, МС и б=МС. При этом голосемянные растения формируются за счет генотипов $iiF_1f_1f_2f_2Su-F_3F_3f_cf_c$, составляющих 3/64 части F_2 . Сочетание генов F_3 и F_c в доминантном гомозиготном состоянии с гетерозиготным и рецессивно-гомозиготным вариантами гена Su , независимо от аллельного состояния гена F_2 , обуславливает развитие 15/64 частей растений F_2 с б=МС типом подпушка. Другие сочетания генов и F_2 , Su , F_3 и F_c , составляющие 46/64 частей F_2 , обуславливают развитие растений с МС типом подпушка. Это подтверждается данными табл.24, где фактическое расщепление хорошо соответствует теоретически рассчитанному соотношению 3ГС : 46МС : 15 б=МС.

Правильность подобного объяснения подтверждают данные реципрочных беккроссов. При (Л-101 х Л-500) х Л-500-50% растений имеют в своем генотипе доминантное гомозиготное состояние гена F_c (F_cF_c), а остальные 50%- его гетерозиготность (F_cf_c), благодаря чему, как и ожидалось, 1/2 часть растений обладают б=МС, а 1/2 часть МС — типом подпушка, что и получено в опыте. В то время как при F_2 (Л-101хЛ-500)хЛ-101 2/8 часть растений, обладая генотипами $iiF_1f_1f_2f_2SuSuF_3F_3f_cf_c$ и $iiF_1f_1f_2f_2SusuF_3F_3f_cf_c$, являются голосемянными, остальные 6/8 частей, имея другие сочетания генов Su , F_2 , гетерозиготное и рецессивное гомозиготное состояние гена F_c , обладают МС типом подпушка (см. табл.24.)

Фенотипически полная рецессивность признака «голосемянность» линии Л-100 выявлена при анализе F_1 Л-100 х Л-500, Л-100 х Л-499, где у изученных растений семена характеризуются б=МС типом подпушка (см. табл.24). В F_2 четко выделяются классы растений с ГС, МС (м=МС) и б=МС+ОС типами подпушка в соотношении 3:1:12. В данных комбинациях появление в F_2 растений с ОС типом подпушка, не характерным линиям Л-100 и Л-500, Л-499, свидетельствует о том, что включение в генотип растений свободного гена волокна, имеющегося у линии Л-100, способствует развитию вместо б=МС типа ОС типа подпушка (см. табл.24, рис.27).

Таблица 24

Наследование типа подпушка семян при скрещивании
линий Л-101, Л-100, Л-500 и Л-499

Материал	n	Тип подпушка			Ожидаемое соотноше- ние	χ^2	Р
		Г С	МС	б=МС +ОС			
F ₁ Л-101 x Л-500	32	-	32	-	-	-	-
F ₂ Л-101 x Л-500	295	6	219	70	3:46:15	1.62	0.20-0.05
F ₂ Л-500 x Л-101	241	11	180	50	3:46:15	1.02	0.80-0.50
F ₂ (Л-101 x Л-500) x Л-500	168	-	83	85	(4:4):1:1	0.02	0.99-0.95
F ₂ (Л-101 x Л-500) x Л-101	149	32	117	-	2:6(1:3)	0.98	0.50-0.20
F ₂ (Л-101 x Л-500) x Л-100	155	-	80	75	(4:4):1:1	0.16	0.80-0.50
F ₁ Л-101 x Л-499	62	-	62	-	-	-	-
F ₂ Л-101 x Л-499	353	21	250	82	3:46:15	1.26	0.80-0.50
F ₁ Л-101 x Л-500	93	-	-	93	-	-	-
F ₂ Л-100 x Л-500	457	68	32	357	3:1:12	5.34	0.20-0.05
F ₂ (Л-500 x Л-100) x Л-100	52	30	-	22	1:1	1.23	0.50-0.20
F ₁ Л-100 x Л-499	92	-	-	92	-	-	-
F ₂ Л-100 x Л-499	377	72	27	278	3:1:12	0.59	0.80-0.50

Полученным экспериментальным данным по данной группе скрещиваний можно дать следующее генетическое толкование. Растения F₁, на основе предыдущих генетических анализов, должны обладать генотипом $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu F_3 f_3 F_c F_c$, благодаря чему развивается подобный Л-500 и Л-499 б=МС тип подпушка. В силу дигетерозиготности растений F₁ и взаимодействия основных генов (F₂, F₃) с дополнительным геном (F_cF_c) в F₂ формируется 3/16 части с генотипами $ii f_1 f_1 f_2 f_2 susu f_3 f_3 F_c F_c$ - $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu f_3 f_3 F_c F_c$ голосемянные (ГС тип), 1/16 часть с генотипом $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu f_3 f_3 F_c F_c$ - м=МС тип подпушка. Остальные 12/16 частей в других сочетаниях генов F₂ и F₃ при доминантной гомозиготности гена F_c характеризуются б=МС и ОС типами подпушка. Данное генетическое толкование согласуется с результатами F₂ (Л-500 x Л-100) x Л-100, где выявляются классы растений: ГС и б=МС+ОС в соотношении 1:1. При этом как у F₂ голосемянные растения обладают генотипами $ii f_1 f_1 f_2 f_2 susu f_3 f_3 F_c F_c$ и $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu f_3 f_3 F_c F_c$ - 2/4 части F₂, растения с генотипами $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu F_3 f_3 F_c F_c$ и $ii f_1 f_1 f_2 f_2 susu F_3 f_3 F_c F_c$ - б=МС и ОС типами подпушка.

На основе сравнительного генетического анализа наших данных с участием новых инбредных линий генетической коллекции с ранее опубликованными сведениями (Мусаев, Абзалов, Турабеков 1968-1979) можно заключить, что в генетиче-

ском контроле подпушка семян хлопчатника *G. hirsutum* L., наряду с ранее выявленными генами I-i, F₁-f₁, F₂-f₂ и F_c-f_c участвуют гены Su-su и F₃-f₃.

Результаты генетического анализа позволяют дать следующую генотипическую характеристику линиям, вовлеченным в опыт:

Линия Л-74 - $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu \frac{f_3 F_c}{f_3 F_c}$ - доминантно-голосемянная

Линия Л-100 - $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu \frac{f_3 F_c}{f_3 F_c}$

Линия Л-101 - $ii f_1 f_1 f_2 f_2 Su Su \frac{F_3 f_3}{F_3 f_3}$ - рецессивно - голосемянные

Линия Л-110 - $ii f_1 f_1 f_2 f_2 susu \frac{f_3 f_3}{f_3 f_3}$

Линии Л-301, - $ii F_1 F_1 f_2 f_2 susu \frac{f_3 f_3}{f_3 f_3}$

Л-302, Л-304

Линия Л-303 - $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu \frac{f_3 f_3}{f_3 f_3}$ - м=МС тип подпушка

Линия Л-309 - $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu \frac{f_3 F_c}{f_3 F_c}$

Линия Л-15 - $ii F_1 F_1 F_2 f_2 susu \frac{f_3 f_3}{f_3 f_3}$ - н = МС тип подпушка

Линии Л-500 - Л-499 $ii f_1 f_1 F_2 f_2 susu \frac{F_3 F_c}{F_3 F_c}$ - б=МС тип подпушка.

Линии Л-47 - Л-458 $ii F_1 F_1 F_2 f_2 susu \frac{F_3 F_c}{F_3 F_c}$ - ОС тип подпушка.

4.2. Наследование выхода и индекса волокна при скрещивании линий Л-74 (АГС) с Л-100 (ГС), Л-303 (м=МС), Л-110 (ГС), Л-101 (ГС), Л-500 (б=МС) и Л-100 с Л-101, Л-110

Растения F₁ Л-74 x Л-100, Л-74 x Л-303, Л-74 x Л-110, Л-74 x Л-101, Л-74 x Л-500 во всех случаях характеризовались голосемянностью и наличием редкого волокна в среднем от 0.5 до 2.0%, т.е. наблюдается почти полное доминирование признака «отсутствие волокна» (АГС) линии Л-74, соответственно по комбинациям $h_r = -0.84, -0.87, -0.94, -0.82, -0.84$, вариационные кривые одновершинные. В F₂ имеют место расщепление

по признакам тип подпушка и «наличие – отсутствие» волокна. Анализ растений F_2 Л-74 х Л-100, Л-74 х Л-303, Л-74 х Л-110 показал, что среди них по сочетанию признаков тип подпушка и «наличие – отсутствие» волокна можно выделить три фенотипа: 1) растения без подпушка и без волокна – АГС; 2) растения с подпушком, но с волокном – ГС; 3) растения с МС (из=МС, м=МС) типом подпушка и с волокном. Соотношение растений F_2 с волокном к АГС растениям у Л-74 х Л-100, Л-74 х Л-110 было близко к 2:1, у F_2 Л-74 х Л-303 – 3:1.

Анализ вариационных кривых (количественный анализ) растений F_2 по выходу волокна свидетельствует о том, что у них по этому признаку имеет место сложное расщепление, соответственно, показатель вариации очень высокий – 122-152%. При этом вариационные кривые у F_2 Л-74 х Л-100, Л-74 х Л-303 двухвершинные, а у Л-74 х Л-110 – одновершинные. Заметим, что у класса растений с подпушком показатель V очень низкий и составляет 11-28%. Анализ вариационной кривой F_2 по выходу волокна показал, что первая вершина, более выраженная, включает в себя АГС растения и ГС растения с низким выходом волокна. Вторая вершина у F_2 Л-74 х Л-100 состоит из МС растений и растений с ГС типом, но с высоким выходом волокна. Между тем F_2 Л-74 х Л-303 состоит только из растений с МС типом подпушка. Другая закономерность наблюдается у растений F_2 Л-74 х Л-101 и F_2 Л-74 х Л-500. Качественный анализ по волосяному покрову показал, что у них по признакам тип подпушка и «наличие-отсутствие» волокна также имеет место расщепление с выделением классов: АГС, ГС, МС и б=МС, у F_2 (Л-74 х Л-500) – АГС, ГС и б=МС. Их фактическое соотношение: у F_2 (Л-74 х Л-101) – 174 АГС:280 ГС:97 МС:13 б=МС; у Л-74 х Л-500 – 73 АГС:104 ГС:44 б=МС.

Анализ вариационных кривых F_2 показал, что они также двухвершинны, однако, вариационные кривые прерывистые. Первая вершина, более выраженная, включает в себя АГС и ГС растения с низким выходом волокна (на уровне показателей F_1), вторая у F_2 Л-74 х Л-101 включает ГС растения с высоким выходом волокна (на уровне линии Л-101) и растения с МС (из=МС, м=МС) и б=МС типами подпушка. У F_2 (Л-74 х Л-500) она состоит только из растений с б=МС типом подпушка. Заме-

тим, что у одной части растений F_2 , составляющей первую вершину, показатель V очень высокий – 266.87 и 123%, в то время как у второй части, составляющей вторую вершину, очень низкий – 9-13%. Раздельный анализ голосемянных растений, за счет которых образуется вторая вершина кривой, показал, что у них также показатель V очень низкий – 9.77 %. Это заставляет предполагать, что повышенный показатель V у первой вершины, вообще у F_2 , является следствием действия в доминантных гомо- и гетерозиготном состояниях гена ингибитора (I_1, I_i) на реализацию «плейотропного» волокна, обусловливаемого плейотропным волокном гена F_{13} , локализованного в генотипе линии Л-500 и Л-101.

Этот эффект и способствует образованию прерывистого вариационного ряда в F_2 (табл.25, рис.27.). Растения F_1 , полученные от скрещивания линий Л-100 и Л-110, как и обе родительские формы, голосемянные. Выход волокна составил 19.26 ± 0.30 %, т.е. имеет промежуточное положение $h_r = 0.04$.

У растений F_1 Л-101 х Л-110 и Л-101 х Л-100 средние показатели по выходу волокна соответственно составили 30.02 ± 0.36 % и 28.27 ± 0.27 % при значении $h_r = 0.72$ и 0.07. Так, если в первом случае наблюдается доминирование линии Л-101, то во втором имеет место промежуточное выражение признака.

В F_2 отмечается расщепление по изучаемому признаку. Так, у Л-101 х Л-110 наблюдается расщепление как по подпушке, так и по проценту выхода волокна с выделением двух четко очерченных классов: голосемянных с волокном и с МС типом подпушка и с волокном. Составленный вариационный ряд для F_2 характеризуется двухвершинностью. Первая линия левая, выходящая от вариации линии Л-110, – растения с выходом волокна от 3 до 9%, а вторая – правая, более выраженная, объединяет растения F_2 с высоким выходом волокна. Между тем растения F_2 с МС типом подпушка распределяются всецело во второй правой вершине. При этом значение коэффициента вариации в F_2 намного ниже, чем в F_2 Л-74 х Л-101 – 39.50%.

Дифференцированный анализ показал, что высокий показатель характерен для популяции F_2 с голыми семенами, в то время как у растений с подпушком значение V составило всего

9.11. Это свидетельствует об однородности данной части популяции F_2 .

Сравнение вариационных кривых F_2 Л-74 х Л-101, Л-74 х Л-110 и Л-101 х Л-110 показывает, что сильно выраженная вершина вариационной кривой F_2 с участием линии Л-74 является следствием негативного эффекта доминантного аллеля гена ингибитора на развитие части волокна. В силу отсутствия в популяции F_2 Л-101 х Л-110 доминантной аллели гена ингибитора сильно выраженная левая вершина, характерная для F_2 Л-74 х Л-101 и Л-74 х Л-110, полностью выпадает и поэтому вариационная кривая F_2 Л-101 х Л-110 двухвершинная (табл.25, рис.27).

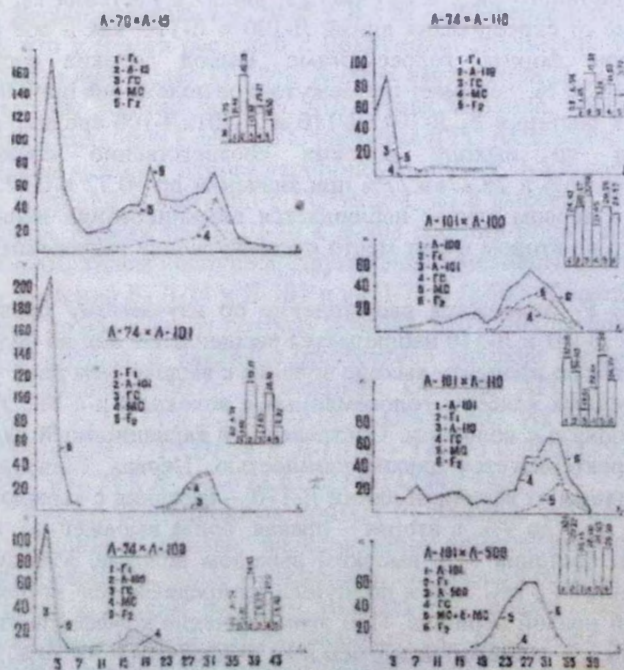


Рис. 27. Наследование выхода волокна

Таблица 25

Наследование выхода волокна на фоне типа подпушка

Материал	Тип подпушка	n	$\bar{X} \pm m$	δ	χ^2
1	2	3	4	5	6
Л-70	АГС	100	0,0±0,0	0,0	0,0
F ₁ Л-70 - Л-15	ЛС	112	21,46±0,18	1,96	9,13
F ₂ Л-70 х Л-15	ЛС	54	0,0±0,0	0,0	0,0
	ЛС	764	13,40±0,36	10,00	74,62
	МС	183	29,21±0,47	6,46	22,11
	Общее	947	16,50±0,30	9,10	55,18
Л-15	м-МС	100	40,20±0,17	1,70	4,23
Л-74	АГС	18	0,0±0,0	0,0	0,0
F ₁ Л-74 х Л-101	ГС	33	1,60±0,18	1,06	66,12
Л-101	ГС	55	32,17±0,26	1,98	6,15
F ₂ Л-74 х Л-101	АГС	174	0,0±0,0	0,0	0,0
	ГС с волокном, но без подпушка	279	2,60±0,31	5,22	200,0
	ГС с высоким выходом волокна	10	26,40±2,30	7,36	28,33
	м-МС	70	29,00±0,32	2,70	9,31
	м-МС	26	28,46±0,52	2,64	9,45
	б-МС	13	28,54±1,01	3,66	12,83
	Общее	562	6,92±0,42	11,49	166,04
F ₁ Л-74 х Л-100	ЛС	42	1,84±0,13	0,87	47,40
F ₂ Л-74 х Л-100	АГС	48	0,0±0,0	0,0	0,0
	ГС	185	5,77±0,53	7,20	124,1
	МС	17	17,00±0,48	2,00	11,76
Л-500	б-МС	80	25,40±0,22	1,97	7,75
F ₁ Л-74 х Л-500	ГС	62	1,77±0,13	1,11	62,71
F ₂ Л-74 х Л-500	Общее	221	5,97±0,67	9,98	167,20
	Из них АГС+ГС	177	1,08±0,10	1,33	123,14
	АГС	73	0,0±0,0	0,0	0,0
	ГС	104	1,85±0,12	1,27	68,65
	б-МС	44	25,64±0,44	2,92	11,38
F ₂ (Л-74- х Л-500) х Л-500	Общее	185	13,17±0,76	10,39	78,89
	Из них ГС	90	3,02±0,21	2,02	66,89
	б-МС	95	22,79±0,40	3,92	17,20
	Общее	267	5,40±0,55	9,10	152,60
Л-100	ГС	45	24,43±0,24	1,62	6,66
F ₂ Л-74 х Л-110	ГС	35	1,05±0,36	0,34	5,33
F ₂ Л-74 х Л-110	АГС	54	0,0±0,0	0,0	0,0
	ГС	186	3,20±0,39	5,94	164,30
	МС	12	11,83±1,44	5,01	42,31
	Общее	198	3,77±0,40	5,69	149,39
Л-110	ГС	59	13,61±0,41	3,20	23,51
F ₁ Л-101 х Л-110	ДС	49	30,02±0,36	2,52	8,34
F ₂ Л-101 х Л-110	ЛС	365	22,61±0,51	9,81	43,41
	МС	97	32,94±0,30	3,00	9,11
	Общее	462	24,77±0,45	9,78	39,50

Продолжение табл. 25

1	2	3	4	5	6
F ₁ Л-101 х Л-100	м=МС	88	28.27±0.27	2.56	9.06
	ГС	159	21.49±0.60	7.60	37.40
	МС	172	28.28±0.27	3.56	12.57
F ₂ Л-101 х Л-100	б=МС	9	28.77±1.07	3.23	11.92
	Общее	340	24.55±0.38	7.02	28.58
	б=МС	53	25.15±0.40	2.97	11.80
Л-500	б=МС	63	27.27±0.20	1.66	5.43
F ₂ Л-101 х Л-500	ГС	6	26.00±1.52	3.74	14.39
	МС	215	27.20±0.24	3.52	12.94
	б=МС	67	25.02±0.40	3.32	13.29
	Общее	288	26.90±0.20	3.50	13.04
	б=МС	91	28.97±0.14	1.38	4.76
F ₁ Л-100 х Л-500	ГС	67	23.00±0.37	3.00	13.45
	МС	33	23.48±0.52	3.00	12.77
	б=МС	274	29.07±0.17	2.80	9.63
	ОС	82	29.78±0.35	3.23	10.84
	Общее	456	27.90±0.18	3.87	13.88

У растений F₂ Л-101 х Л-100 отмечается более сложное расщепление. У них среди растений с подпушкой выделяется класс с б=МС типом. Показатель коэффициента изменчивости почти такой же, как у растений F₂ Л-101 х Л-110, но в отличие от них вариационная кривая имеет тенденцию к одновершинности.

Выявленные закономерности по распределению вариационных рядов свидетельствуют об общности растений второй, - правой вершины, т.е. о наличии сходной генетической системы по контролю выхода волокна у линий Л-101 и Л-100. С другой стороны, проявление слабо выраженной тенденции к первой, левой, вершине вариационного ряда распределением, аналогичным линии Л-110, говорит о том, что у линии Л-100 имеется в генотипе сходная вторая система контроля выхода волокна, как у линии Л-110.

Таким образом, на основе анализа наследования выхода волокна с участием линий Л-74, Л-100, Л-303, Л-110, Л-101, Л-500 можно утверждать, что по признаку волосяного покрова семян (подпушек + волокно), а следовательно, и по генам, контролирующим этот признак, они имеют значительное различие.

4.3. Наследование выхода и индекса волокна при скрещивании линий Л-101 (ГС тип) с Л-47 (ОС тип), Л-500, Л-499 (б=МС) тип и Л-100 (ГС тип)

Реципрокные растения F₁, полученные от скрещивания линий Л-101 (ГС, выход волокна- 32-33%, индекс волокна- 4-4.5 г) и Л-500 (б=МС, выход волокна- 25-26%, индекс волокна- 4-4.5г), характеризовались м=МС типом подпушка и промежуточным выражением выхода волокна ($h_p = 0.43$ и $- 0.61$). По индексу волокна имеет место проявление эффекта гетерозиса, так как h_p у Л-101 х Л-500=23.66, а у Л-500 х Л-101 = 7.00. Как установлено, в наследовании выхода и индекса волокна имеет место влияние материнской детерминации, в данном случае- влияние линии Л-101 (табл.26).

Таблица 26

Наследование выхода волокна при скрещивании линий Л-101 и Л-500

Материал	Тип подпушка	n	$\bar{x} \pm m$	δ	V
1979 г					
Л-101	ГС	51	32.68±0.29	2.12	6.51
F ₁ Л-101 х Л-500	м=МС	63	30.55±0.20	1.66	5.43
F ₂ Л-500 х Л-101	м=МС	31	26.61±0.43	2.39	8.98
Л-500	б=МС	53	25.15±0.40	2.97	11.80
F ₂ Л-101 х Л-500	Общее	283	26.90±0.20	3.50	13.04
Из них ГС	ГС	6	26.00±1.52	3.74	14.39
МС	МС	215	27.20±0.24	3.52	12.94
б=МС	б=МС	67	25.02±0.40	3.32	13.29
F ₂ Л-500 х Л-101	Общее	238	28.29±0.19	3.05	10.78
Из них ГС	ГС	11	28.45±0.54	1.80	6.35
МС	МС	178	28.44±0.23	3.08	10.85
б=МС	б=МС	49	27.69±0.44	3.12	11.27
1980 г					
F ₂ Л-101 х Л-500	Общее	95	28.58±0.29	2.91	10.19
Из них ГС	ГС	1	29.00±0.0	0.0	0.0
МС	МС	73	28.92±0.34	2.95	10.20
б=МС	б=МС	21	27.38±0.56	2.57	9.41
F ₂ Л-500 х Л-101	Общее	433	27.80±0.14	2.88	10.37
Из них ГС	ГС	13	27.16±0.79	2.88	10.60
МС	МС	315	28.14±0.15	2.90	10.32
б=МС	б=МС	95	26.97±0.26	2.55	9.55

Анализ растений F₂ по признакам выхода и индекса волокна и типам подпушка показал, что по изучаемым признакам имеет место расщепление. По типам подпушка выделяются три

класса: голосемянные – ГС-тип; с микроплярным подпушком (нз=МС+м=МС) – МС тип и растения с подпушком как на микропиле, так и на халазальной и боковой поверхностях семян – б=МС тип. С наибольшей частотой встречаются растения с МС- и б=МС типами и очень незначительной – с ГС типом.

По выходу и индексу волокна наблюдалось расщепление по типу непрерывной изменчивости (от 15 до 37 %, от 2.25 до 6.25г.) в пределах варьирования как у родительских форм. Но-вообразование не наблюдается. Среднее значение по выходу волокна в F_2 – 27-28% при значении $\delta=3.5$ и $V=11-13$ %, что свидетельствует об отсутствии сильного варьирования изучаемого признака.

Вариационные ряды, составленные для F_2 , как и у родительских форм, одновершинные (рис. 28,29). Как видно из данных табл. 26-28, у растения F_2 фенотипические классы по типам подпушка выделяются очень четко, в то время как по признакам выхода и индекса волокна четкие классы не выявляются – они различаются по степени выражения, но эти различия математически достоверны:

$td\text{ ГС:МС} = 0.78; = td\text{ ГС: б=МС} = 0.62\ P < 0.95;$

$td\text{ МС:б=МС} = 4.66; P > 0.999.$

Эффект гетерозиса выявлен у реципрокных растений F_1 , полученных от скрещивания линий Л-101 и Л-47(ОС тип подпушка, выход волокна 36-37 %), hp у Л-47хЛ-101 = 1.94 и у Л-101 х Л-47 = 1.49. По типу подпушка реципрокных растений F_1 различается м=МС тип подпушка.

В F_2 имеет место расщепление как по типам подпушка, так и по проценту выхода волокна. По проценту выхода волокна в F_2 выделяются растения с высокими и низкими показателями по сравнению с родительскими линиями. По индексу волокна вариация колеблется в разрезе изменчивости линий Л-101 и Л-47. У них вариационные ряды одновершинные (рис.30). Появление эффекта гетерозиса у растений F_1 и трансгрессивной изменчивости по выходу волокна в F_2 говорит о том, что по проценту выхода волокна линии Л-101 и Л-47 различаются аллельным состоянием как аддитивных, так и неаддитивных генов.

Таблица 27

Наследование индекса волокна при скрещивании линий Л-101 и Л-500

Материал	Тип подпушка	n	$\bar{x} \pm m$	δ	V
1979 г.					
Л-101	ГС	51	4.12±0.08	0.59	14.33
F_1 Л-101 х Л-500	м=МС	63	4.86±0.05	0.47	9.69
F_1 Л-500 х Л-101	м=МС	31	4.36±0.09	0.50	11.47
Л-500	б=МС	53	4.18±0.08	0.64	15.45
F_2 Л-101 х Л-500	Общее	288	4.35±0.04	0.72	16.57
Из них ГС	ГС	6	4.42±0.24	0.60	13.57
МС	МС	215	4.33±0.04	0.72	16.65
б=МС	б=МС	67	4.41±0.08	0.73	16.66
F_2 Л-500 х Л-101	Общее	238	4.44±0.04	0.73	16.54
Из них ГС	ГС	11	4.29±0.15	0.52	12.15
МС	МС	178	4.45±0.05	0.71	16.11
б=МС	б=МС	49	4.45±0.12	0.84	17.97
1980 г.					
F_2 Л-101 х Л-500	Общее	95	4.26±0.07	0.70	16.57
Из них ГС	ГС	1	4.75±0.0	0.0	0.0
МС	МС	73	4.31±0.07	0.67	15.73
б=МС	б=МС	21	4.05±0.17	0.78	19.31
F_2 Л-500 х Л-1014	Общее	423	4.07±0.03	0.69	17.05
Из них ГС	ГС	13	4.02±0.15	0.55	13.85
МС	МС	315	4.05±0.03	0.68	16.902
б=МС	б=МС	95	4.15±0.07	0.73	17.82

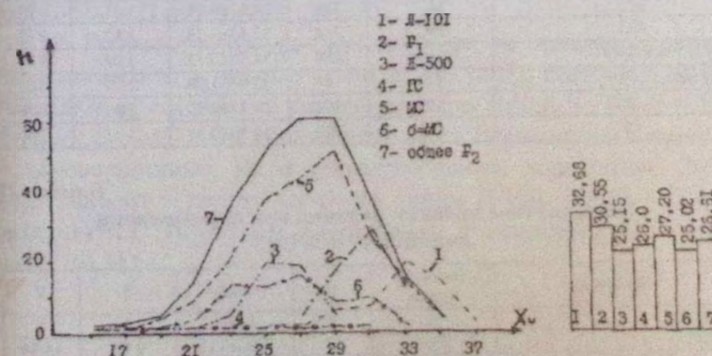


Рис. 28. Наследование выхода волокна при скрещивании линий Л-101 и Л-500

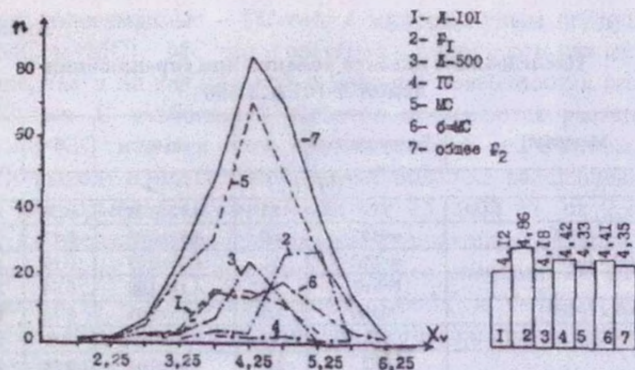


Рис. 29. Наследование индекса волокна при скрещивании линий Л-101 и Л-500

Таблица 28
Наследование выхода волокна при скрещивании линий Л-47 и Л-101

Материал	Тип подпушка	n	$\bar{x} \pm m$	δ	V
Л-47	ОС	59	36.67 $\pm$ 0.30	2.32	6.33
F ₁ Л-47 x Л-101	м-МС	61	38.55 $\pm$ 0.17	1.33	3.46
F ₁ Л-101 x Л-47	м-МС	67	37.65 $\pm$ 0.20	1.64	4.37
Л-101	ГС	51	32.68 $\pm$ 0.29	2.12	6.51
F ₁ Л-47 x Л-101	Общее	606	34.78 $\pm$ 0.13	3.19	9.18
Из них ГС	ГС	3	33.00 $\pm$ 1.15	2.00	6.06
МС	МС	359	34.52 $\pm$ 0.18	3.41	9.87
ОС	ОС	244	35.15 $\pm$ 0.18	2.82	8.02
F ₁ Л-101 x Л-47	Общее	489	34.76 $\pm$ 0.13	3.04	8.74
Из них ГС	ГС	4	32.00 $\pm$ 1.28	2.57	8.03
МС	МС	288	34.81 $\pm$ 0.17	2.98	8.56
ОС	ОС	197	34.70 $\pm$ 0.21	3.02	8.70

Таблица 29
Наследование индекса волокна при скрещивании линий Л-47 и Л-101

Материал	Тип подпушка	n	$\bar{x} \pm m$	δ	V
1	2	3	4	5	6
Л-47	ОС	59	7.06 $\pm$ 0.12	0.99	14.04
F ₁ Л-47 x Л-101	м-МС	61	6.56 $\pm$ 0.06	0.51	7.81
F ₁ Л-101 x Л-47	м-МС	67	6.56 $\pm$ 0.06	0.51	7.81
Л-101	ГС	51	4.12 $\pm$ 0.08	0.59	14.33

Продолжение табл. 29

1	2	3	4	5	6
F ₁ Л-47 x Л-101	Общее	606	5.82 $\pm$ 0.04	0.98	16.95
Из них ГС	ГС	3	4.91 $\pm$ 0.16	0.28	5.76
МС	МС	359	5.78 $\pm$ 0.04	0.93	16.05
ОС	ОС	244	6.07 $\pm$ 0.06	0.93	15.37
F ₁ Л-101 x Л-47	Общее	489	5.84 $\pm$ 0.04	0.96	16.50
Из них ГС	ГС	4	4.50 $\pm$ 0.32	0.64	14.33
МС	МС	288	5.74 $\pm$ 0.05	0.93	16.20
ОС	ОС	197	6.05 $\pm$ 0.07	0.99	16.36

Анализ данных табл. 29 показывает, что средние показатели выхода волокна в F₂ у голосемянных растений ниже, чем у растений с подпушком:

$$td \text{ ОС:ГС} = 1.85 \text{ и } 2.08; P > 0.95;$$

$$td \text{ ГС:МС} = 1.30 \text{ и } 2.17; P < 0.95.$$

Такая же тенденция наблюдается по индексу волокна (табл. 29). Высокий эффект гетерозиса по выходу и индексу волокна выявлен у растений F₁, полученных от скрещивания линий Л-100, Л-500 и Л-100 и Л-499, соответственно $\bar{h}_p$ по выходу составляет 11.6 и 11.0; по индексу - 2.51 и 4.04. Как видно из данных табл. 27, 28, по признакам линии имеют очень близкие показатели, а по типам подпушка - несравнимые различия. В частности, по типу подпушка они относятся к б-МС типу, но с относительно слабым фенотипическим выражением, чем у линий Л-500 и Л-499 (рис. 31, 32, 33).

В F₂ имеет место расщепление как по типам подпушка, так и по выходу и индексу волокна. По типам подпушка семян появляются растения, не характерные для линий Л-100, Л-499 и Л-500, т.е. с МС и ОС типами подпушка. Вариационные кривые - одновершинные, но с трансгрессивным характером. Этот факт говорит в пользу того, что линии Л-100, Л-500 и Л-499 различаются эффектами аддитивных и неаддитивных генов (табл. 30, 31).

Таблица 30

Наследование выхода волокна при скрещивании
линий Л-100 и Л-500, Л-499

Материал	Тип под- пушка	n	$x \pm m$	δ	V
Л-100	ГС	45	24.43 ± 0.24	1.62	6.66
F ₁ Л-100 x Л-500	б-МС	91	28.97 ± 0.14	1.38	4.76
Л-500	б-МС	53	25.15 ± 0.50	2.97	11.80
F ₂ Л-100 x Л-500	Общее	456	27.90 ± 0.18	3.87	13.88
Из них: ГС	ГС	67	23.00 ± 0.37	3.09	13.45
	МС	33	23.48 ± 0.52	3.00	12.77
	б-МС	356	29.23 ± 0.15	2.92	9.99
Л-499	б-МС	52	25.24 ± 0.34	2.50	9.99
F ₁ Л-100 x Л-499	б-МС	92	29.34 ± 0.16	1.61	5.49
F ₂ Л-100 x Л-499	Общее	378	28.69 ± 0.21	4.16	14.50
Из них: ГС	ГС	72	24.77 ± 0.36	3.08	12.45
	МС	29	24.32 ± 0.82	4.41	18.15
	б-МС	277	30.16 ± 0.19	3.32	11.06

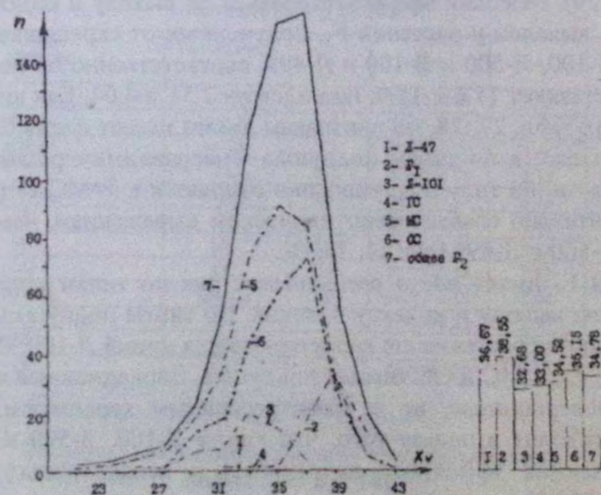


Рис. 30. Наследование выхода волокна при скрещивании
линий Л-47 и Л-101

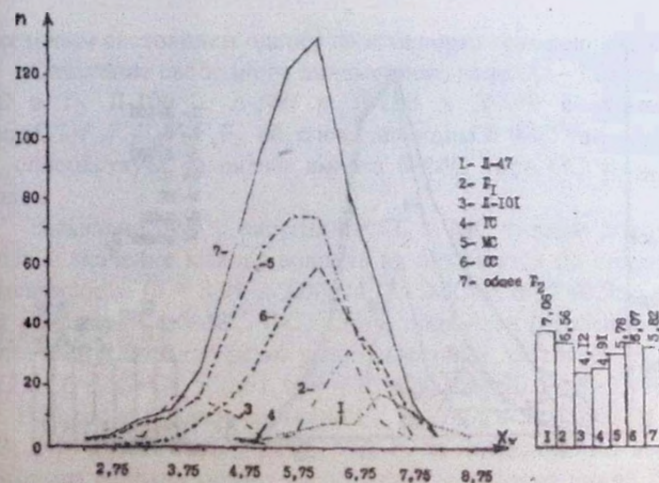


Рис. 31. Наследование индекса волокна при скрещивании
линий Л-47 и Л-101

Таблица 31

Наследование индекса волокна при скрещивании
линий Л-100 и Л-500, Л-499

Материал	Тип под- пушка	n	$x \pm m$	δ	V
Л-100	ГС	45	3.25 ± 0.05	0.33	10.37
F ₁ Л-100 x Л-500	б-МС	91	4.89 ± 0.04	0.43	8.97
Л-500	б-МС	53	4.18 ± 0.08	0.64	15.45
F ₂ Л-100 x Л-500	Общее	456	4.30 ± 0.04	0.87	22.78
Из них: ГС	ГС	67	3.14 ± 0.08	0.67	21.33
	МС	33	3.19 ± 0.11	0.65	20.37
	б-МС	356	4.64 ± 0.04	0.79	17.21
Л-499	б-МС	52	3.89 ± 0.08	0.63	16.36
F ₁ Л-100 x Л-499	б-МС	92	4.87 ± 0.04	0.46	9.44
F ₂ Л-100 x Л-499	Общее	378	4.39 ± 0.05	1.00	22.89
Из них: ГС	ГС	72	3.43 ± 0.07	0.67	19.77
	МС	29	3.50 ± 0.14	0.77	22.13
	б-МС	277	4.74 ± 0.05	0.87	18.34

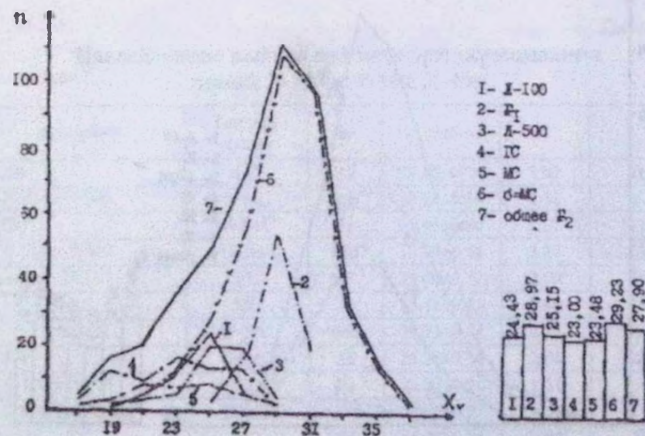


Рис. 32. Наследование выхода волокна при скрещивании линий Л-100 и Л-500

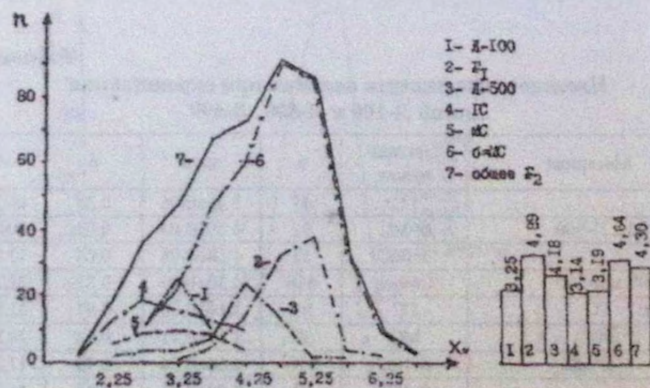


Рис. 33. Наследование индекса волокна при скрещивании линий Л-100 и Л-500

В отличие от F_2 Л-101 х Л-500 среди F_2 Л-100 х Л-500 и Л-100 х Л-499 появляются растения с ОС типом подпушка семян. Поэтому в F_2 имеет место тенденция смещения вариационного ряда вправо по сравнению с родительскими формами.

Как отмечалось, линии Л-100, Л-101 и Л-110 различаются

аллельным состоянием одного полимерного гена волокна.

Сочетание свободного полимерного волокна — Li линии Л-100 в F_2 Л-100 х Л-500 и Л-100 х Л-499 с генотипом $iisusuf_{11}f_{11}F_{12}F_{13}F_{13}F_cF_c$, обуславливающим б=МС тип подпушка, способствует развитию вместо б=МС типа ОС типа подпушка.

Выявлено, что у растений с GC и MC типами подпушка среднее значение выхода волокна не отличается по амплитуде изменчивости ($\delta = 3.09$ и 3.00 ; $td\ GC : MC = 0.76$; $P < 0.95$), тогда как у растений с б=МС, ОС типами подпушка (особенно у ОС типа) выход волокна резко увеличивается и достигает 29.23 % ($td\ GC : б=МС+ОС = 15.61$, $td\ б=МС+ОС : MC = 10.64$; $P > 0.999$).

На основе анализа растений F_1 , F_2 Л-74 х Л-100, Л-74 х Л-303, Л-74 х Л-101 и Л-74 х Л-500 и F_2 по наследованию выхода и индекса волокна можно заключить, что волокно линий Л-101 и Л-500 контролируется плейотропным эффектом генов F_{12} и F_{13} или геном «собственно» волокна, находящегося в одной группе сцепления на очень близких расстояниях от генов F_{12} и F_{13} , которые гипостатичны по отношению к гену ингибитора. Благодаря этому в F_2 растения, имеющие в генотипе ген-ингибитор в доминантном гомозиготном состоянии, характеризуются абсолютной голосемянностью, при гетерозиготности — также голосемянностью, но очень слабо выраженным волокном. В свою очередь, это способствует образованию прерывистого вариационного ряда в F_2 Л-74 х Л-101 и Л-74 х Л-500. Появление в F_2 Л-74 х Л-101 голосемянных растений с высоким выходом волокна можно объяснить эффектом доминантного аллеля гена-супрессора (Su) на функционирование гена F_{13} , который обуславливает голосемянность (доказывается на примере линии Л-101) без заметного влияния на развитие волокна. Аналогичный локус по выходу волокна, наподобие линии Л-101, имеется у линии Л-100 рекомбинантной формы без гена F_{13} . Наряду с этим у линии Л-100 отмечен и свободный ген «собственно» волокна, подобный линии Л-110. Поэтому в F_2 Л-74 х Л-100 вариационный ряд непрерывистый, но двухвершинный (рис. 33).

На основе генетического анализа признаков «выход и индекс волокна» линии можно распределить по следующим группам:

К генетическим основам эволюции признаков волосяного покрова семян и форм листовой пластинки

Волосяной покров семян у хлопчатника, как известно, состоит из двух ярусов – волоконца волокна и волоконца подпушка. В природных и экспериментальных популяциях отмечается широкий полиморфизм по этому признаку, включающий формы с различным сочетанием, в том числе с альтернативным выражением: абсолютно голосемянным (без подпушка и без волокна), голосемянным (без подпушка, но с волокном), опушенносемянным (с подпушком и с волокном). Значительный полиморфизм наблюдается также по типам подпушка семян. Однако у хлопчатника форм, обладающих только подпушком при отсутствии волокна, до настоящего времени не обнаружено как среди образцов мировой коллекции, так и в экспериментальных исследованиях. Этот факт является убедительным доказательством наличия плейотропного эффекта основных генов подпушка на развитие части волокна (Мусаев, Абзалов, 1972; Абзалов, 1973, Мусаев, 1979).

Генетическим анализом установлено, что типы подпушка семян, «голосемянность» у хлопчатника обуславливаются функционированием не менее шести генов: $l-i$, $Su-su$, $F_{11}-f_{11}$, $F_{12}-f_{12}$, $F_{13}-f_{13}$ и F_c-f_c . Их функциональная особенность заключается в следующем (рис. 34):

1. Ген ингибитор ($l-i$) в гомо- и гетерозиготном состоянии блокирует экспрессию всех остальных генов подпушка, независимо от аллельного состояния, тем самым приводя к проявлению доминантной голосемянности. Рецессивная гомозиготность (ii) способствует экспрессии других генов подпушка.

2. Основные гены (F_{11} , F_{12} , F_{13}) с аддитивным эффектом контролируют развитие подпушка в зоне микропиле семян.

3. Дополнительный ген (F_c) обуславливает развитие подпушка на халазальной и боковой поверхностях семян. Распределение и степень развития подпушка на боковой и халазальной поверхностях семян зависит от взаимодействия доминантных аллелей основных генов с геном F_c .

4. При рецессивной гомозиготности генов l , Su , F_{11} , F_{12} комплементарность генов F_{12} и F_c отсутствует или ген F_c имеет

1. Линия Л-74, у которой олигогены, детерминирующие волокно, находятся в рецессивном гомозиготном состоянии. Факт доминирования по проценту выхода волокна линии Л-74 в F_1 можно рассматривать как следствие ингибирования функции основного гена подпушка F_{12} геном l .

2. Линии Л-101, Л-500 и Л-499 аналогичны по генам волокна, которое обусловлено плейотропным действием гена подпушка F_{13} либо этот ген очень близко расположен в одной группе сцепления с геном волокна, гипостатичным по отношению к гену –ингибитору подпушка. В связи с этим в F_2 Л-74 х Л-101, Л-74 х Л-500 вариационный ряд прерывистый.

3. У линии Л-303 волокно обусловлено только плейотропным эффектом основного гена подпушка F_{12} .

4. Линии Л-101, Л-100, Л-110 и Л-47 значительно различаются по генам волокна и подпушка.

негативное влияние в доминантном гомозиготном состоянии на экспрессию гена F_{12} , благодаря чему при генотипах $ii f_{11} f_{12} F_{12} F_{12} su su f_{13} f_{13} F_c F_c$ развивается $m=MC$ тип подпушка, а при $ii f_{11} f_{11} F_{12} f_{12} su su f_{13} f_{13} F_c F_c$ — $ГС$ тип.

5. Ген-супрессор (Su) имеет специфическое действие и блокирует экспрессию только гена F_{13} при гомозиготности рецессивных аллелей других локусов гена (I, F_{11}, F_{12} и F_c) подпушка. Наличие в генотипе доминантных генов F_{11}, F_{12}, F_c снимает действие гена супрессора и в зависимости от их сочетания развиваются $MC, b=MC$ и OC типы подпушка.

6. Гены F_{13} и F_c относятся к одной группе сцепления ($30 \pm 5.25\%$ кроссинговера) на расстоянии 25-30сМ.

Волокно у хлопчатника *G. hirsutum* L. контролируется сложной системой (Мусаев, Абзалов, 1972; Абзалов, 1973; Мусаев, 1979) генетического контроля, обусловленного комбинированным типом взаимодействия генов:

- 1) «собственно» генов волокна: а) основные гены волокна — $Li^A - li^A, Li^D - li^D$; б) дополнительные гены $Li^A_1 - li^A_1; Li^A_2 - li^A_2; Li^D_1 - li^D_1; Li^D_2 - li^D_2$.
- 2) плейотропным эффектом генов подпушка семян на реализацию части волокна: а) негативное действие доминантного аллеля гена ингибитора; б) положительное действие основных генов (F_{11}, F_{12}, F_{13}) на реализацию урожая волокна (рис. 34).

Нами показано, что рецессивно-абсолютно голосемянная форма (без подпушка и без волокна) является летальной. Жизнеспособность растений проявляется при гетерозиготности хотя бы одного из генов подпушка ($I, F_{11}, F_{12}, F_{13}$) или генов волокна (Li^A, Li^D). Мы полагаем, что появление у аллотетраплоидного хлопчатника доминантной абсолютно голосемянной формы является результатом слияния геномов донорных видов и возникновением гена ингибитора, подавляющего экспрессию всех генов подпушка семян.

Проявление разных типов рецессивных голосемянных форм (без подпушка, но с волокном), согласно экспериментальным данным, является следствием эффекта супрессора на основной ген F_{13} — $ii f_{11} f_{12} f_{13} Su Su F_{13} F_{13} f_c f_c$, взаимодействием ос-

новных генов с дополнительным геном F_c — $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} f_{13} f_{13} F_c F_c$ и гомозиготности по всем рецессивным генам подпушка — $ii f_{11} f_{11} f_{12} f_{12} f_{13} f_{13} f_c f_c$ при сочетании с доминантными аллелями генов волокна (Li^A или Li^D).

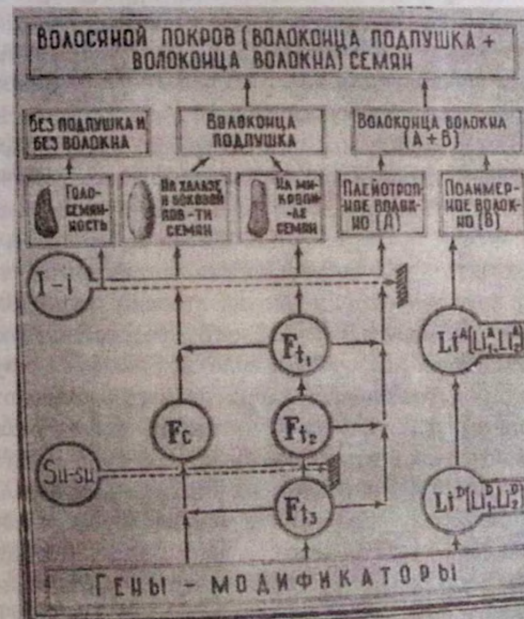


Рис. 34. Схема действия и взаимодействия генов фенотипической реализации признака — «волосяной покров» семян хлопчатника

Следовательно, место голосемянности (без подпушка, но с волокном) и абсолютно голосемянности (без подпушка и без волокна) в эволюции волосяного покрова семян, вероятно, можно определить следующим образом.

В роде *Gossypium* L. наличие волосков на семени — это доминантный признак, а абсолютная голосемянность и голосемянность — рецессивный, т.е. они являются вторичными и возникли в результате мутации генов волосяного покрова семян. Появление жизнеспособной абсолютной доминантной голосемянной формы можно объяснить возникновением гена ингибитора. С другой стороны, в полигеномной среде гены

дифференцировались по эффекту действия в детерминации признака. Это: а) гены с широким эпистатичным типом действия – ген-ингибитор, подавляющий функцию всех генов подпушка семян; б) гены с относительно узким ген-специфичным действием на примере основных генов F_{11} , F_{12} , F_{13} с дополнительным геном F_6 ; в) гены с очень узким ген-специфичным действием – между супрессором (Su) и основным геном F_{13} .

Наше предположение хорошо согласуется с направлением эволюции волосяного покрова семян с цитозмбриологическими данными (Райкова, Канаш, 1936; Власова, 1974, М.Ахмедов и др., 1996), где показано, что образование волоконца волокна и волоконца подпушка является следствием потери митотической активности эпидермальных клеток семяпочек и их переход на эндомитотическую активность. Установлено, что длина волоконца прямо пропорциональна степени полиплоидизации (Власова, 1976). По всей вероятности, расслоение волосяного покрова семян (на подпушек и волоконца) является результатом эволюции генов, отвечающих за активность эндомитоза в эпидермальных клетках. От слабо активных клеток развиваются волоконца подпушка, а из более активных – волоконца волокна, по крайней мере у культивируемых видов *Gossypium* L.

Возможно, появление видов с двухъярусным волосяным покровом можно увязать со вторичным продуктом эндомитоза на части эпидермальных клеток на более позднем этапе эволюции волосяного покрова семян в природе.

Генетический анализ признака форм листовой пластинки показывает, что фенотипическая реализация разных форм и соответствующей площади листовой пластинки контролируется действием и взаимодействием полигенов. С учетом их функции гены можно разделить на следующие три группы:

1. Гены, контролирующие площадь листовой пластинки Sq^1-sq^1 (несколько пар).
2. Гены, обуславливающие форму листовой пластинки – $ln^1-ln^1, O_1-O_1^*, O_1$.
3. Гены, контролирующие формирование дополнительных лопастей (сегментов) на главной дольке у пальчаторассеченного листа $O_{11}-O_{11}, O_{12}-O_{12}$.

При их функционировании отмечается специфичность их

действия и взаимодействия.

Гены Sq^1-sq^1 как бы являются фоном для функционирования генов формы листа – ln^1-ln^1 и $O_1-O_1^*-O_1$. Для функционирования генов O_{11} и O_{12} необходимы гомозиготность по доминантному гену O_1 .

На проявление формы цельного листа – округлой, яйцевидной и ланцетовидной оказывают влияние аллели локуса O_1 . Так, при генотипе $ln^1ln^1O_1O_1$ – форма округлая, при $ln^1ln^1O_1^*O_1$ – яйцевидная и при $ln^1ln^1O_1^*O_1^*$ – ланцетовидная.

Гетерозиготное состояние гена ln^1 в сочетании с разными аллелями локуса O_1 обуславливает реализацию разных трехдольчатых форм листовой пластинки. Так, у $ln^1ln^1O_1O_1$ – трехлопастная форма, у $ln^1ln^1O_1O_1$ – трехраздельная, у $ln^1ln^1O_1O_1$ – трехрассеченная, у $ln^1ln^1O_1^*O_1$ – трехраздельная, у $ln^1ln^1O_1^*O_1^*$ – супертрехрассеченная.

Гомозиготное состояние гена $ln^1-ln^1ln^1$ способствует фенотипическому проявлению пятидольчатых листьев: у генотипов $ln^1ln^1O_1O_1$ – пальчатодольчатый, у $ln^1ln^1O_1O_1$ – пальчатораздельный, у $ln^1ln^1O_1O_1$ – пальчаторассеченный, у $ln^1ln^1O_1^*O_1^*$ – суперпальчаторассеченный.

Согласно данным генетического анализа форм листовой пластинки у *G. hirsutum* L., можно предположить, что у донорных видов аллополиплоида эволюция форм листовых пластинок, по всей вероятности, имела направление от цельнолистности к рассеченнолистности. Это согласуется с проявлением биогенетического закона применительно к хлопчатнику (Мауер, 1954; Константинов, 1967; Абдуллаев, 1974). Ввиду большой продвинутой цельнолистности у рода *Gossypium* L., как правило, у его видов, кроме цельнолистных, первые 3-4 листа главного стебля цельные, далее в зависимости от генотипа фенотипически реализуются трехлопастная, трехраздельная, трехрассеченная, пальчаторассеченная и пальчатодольчатая формы листовой пластинки. Это направление дивергировало на два – от цельнолистности к рассеченнолистности и от рассеченнолистности к цельнолистности.

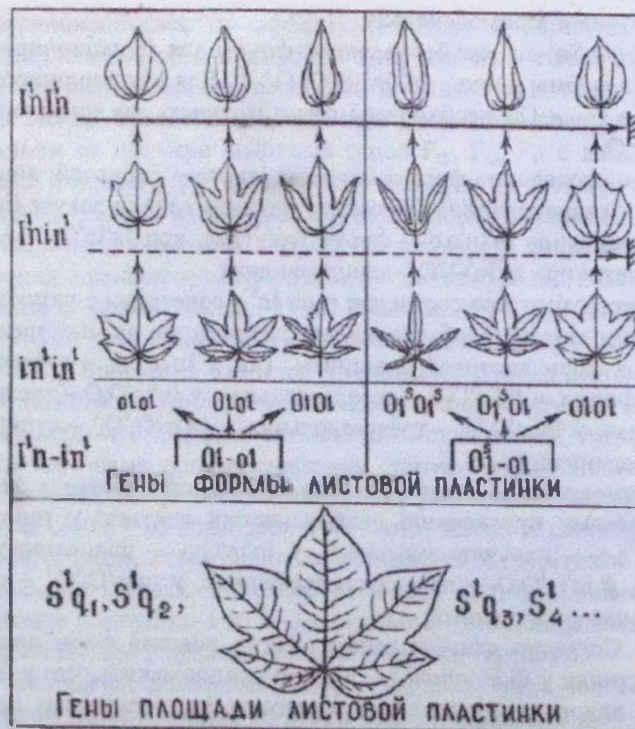


Рис. 35. Схема действия и взаимодействия генов в фенотипической реализации признака «формы листа» хлопчатника

Виды с цельными и пальчаторассеченными формами, имеющие доминантный эффект, интрогрессировались в полигеном. Возможно, при этом гибридизировались цельнолистный формы с пальчаторассеченными с последующей полиплоидизацией. В начале аллополиплоидная популяция, состоящая из особей с разной формой листовой пластинки, подвергалась отбору по их степени приспособленности. Среди них формы с пальчатодольчатыми листьями, имея адаптивную ценность, подвергались отбору в природе и затем в культуре.

Подобное предположение согласуется с нашими экспериментальными данными. Гибриды F_1 от скрещивания цельнолистных с пальчаторассеченными обладают трехраздельной фор-

мой листовой пластинки, т.е. гены кодоминантные. В F_2 среди популяции выделяются 7 феноклассов по форме листа – цельнолистный (округлый, яйцевидный, ланцетовидный), трехлопастной, трехраздельный, трехрассеченный, пальчаторассеченный, пальчатораздельный и пальчатодольчатый. В данной популяции формы с цельными, пальчаторассеченными и пальчатодольчатыми листьями являются гомозиготными, а остальные формы в зависимости от уровня гетерозиготности в последующих поколениях дают расщепление. Причем, пальчатодольчатая форма листа оказалась двойной рецессивной гомозиготой ($in^1in^1o_1o_1$) (рис.35).

Заметим, что возникшая спонтанная мутация $in^1 \rightarrow In^1$ (реверсия) в новой амфидиплоидной генотипической среде *G. hirsutum* L., своеобразно взаимодействует с аллелями O_1 и O_1^s . Благодаря этому формируются фенотипы (а и б), не характерные для рода *Gossypium* L., с яйцевидной и ланцетовидной формами листовой пластинки (рис. 36).

В элементы структуры куста хлопчатника входят: высота растения, включающая в себя количество и длину междоузлий; типы и подтипы плодовых ветвей – симподии (непредельный I-IV подтипы, предельный I-IV подтипы и нулевой – плодоножки (бутоны) располагаются в пазухах листьев главного стебля). Сочетание этих элементов и обуславливает формирование определенной архитектоники куста.

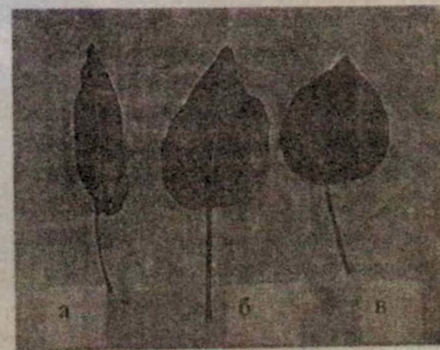


Рис. 36. Изменение контура цельнолистных от сочетания генов In^1, O_1 и O_1^s

Сопоставление полученных нами экспериментальных результатов с данными литературы (Burd, 1924; Harland, 1932; Hutchinson, Chose 1937; Jonson, 1940; Quisenberry, 1975; Акмурадов, 1978; Абзалов, 1991 и др.) позволяет предположить, что признак «структура куста» также имеет сложную генетическую природу.

Нами на основе генетического анализа установлено, что карликовость и низкорослость у хлопчатника могут быть обусловлены:

- доминантными генами, контролирующими количество междоузлий;
- доминантными генами, контролирующими длину междоузлий;
- большей концентрацией рецессивных аллелей генов, контролирующих количество и длину междоузлий;
- плейотропным эффектом генов, контролирующих другие морфологические признаки;
- взаимодействием гена In^1 цельнолистности с генами типа плодовых ветвей- s .

Анализ взаимосвязи в наследовании нового мутантного гена In^1 , контролирующего цельную форму листовой пластинки, с генами плодовых ветвей позволил установить следующее. Сочетание доминантного гомозиготного состояния данного гена с рецессивной гомозиготностью гена плодовых ветвей ($In^1 In^{1ss}$) способствует развитию совершенно не характерной для рода *Gossypium* L. архитектоники куста детерминантного типа (рис. 37).

Установлено, что мутантный ген In^1 в ходе онтогенетического развития нарушает фитогормональный баланс в отношении цитокининов и гиббереллинов (Хайитова, Миляева, Кефели, Абзалов, 1989) и тем самым обуславливает изменение апикального доми-



Рис. 37. Архитектоника куста детерминантного типа

нирования путем нарушения дифференциации апекса с индукцией фасциации в фазе бутонизации. Этот ген имеет очень широкий спектр плейотропии. Он оказывает влияние на анатомические элементы листовой пластинки, стебля, а также на дифференцировку структурных элементов цветка (на количество семян, тычинок).

На основе проведенного генетического анализа важнейших признаков амфидиплоидного хлопчатника *G. hirsutum* L. на его инбредных линиях можно вновь констатировать факт их сложного генетического контроля.

Амфидиплоидия не только увеличивает дозу отдельных генов, но и создает фон для проявления и взаимодействия полигенов, участвующих в генетическом контроле признаков. При этом в процессе слияния различных геномов могут возникать совершенно новые регуляторные системы, контролирующие действие генов обоих геномов. Благодаря этому действие генов проявляется со своеобразной специфичностью: геном специфичное и ген- специфичное.

Спонтанно возникшие доминантные мутации в амфидиплоидной генотипической среде еще сильнее усложняют представление о взаимодействии генов за счет более широкого спектра плейотропии и взаимодействия мутантного гена с другими генами. Подобные действия и взаимодействия генов у сложногеномных видов способствуют расширению фенотипической, особенно генотипической, изменчивости, что в свою очередь создает благоприятный фон для отбора и прогрессивной эволюции признаков (Карпеченко, 1936; Жуковский, 1963; Фадеева, 1969, 1975; Соколовская, 1965; Мусая, 1979; Дубинин, 1987; Грант, Абзалов 1991, 2001, и др.).

Указанное положение нашло яркое подтверждение в наших исследованиях по генетическому анализу. Так, нами показано, что б=МС тип подпушка семян, яйцевидная и ланцетовидная формы листовой пластинки, детерминантный тип роста главного стебля выходят за пределы изменчивости соответствующих признаков не только вида *G. hirsutum* L., но и в целом рода *Gossypium* L.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев А.А. Эволюция и систематика полиплоидных видов хлопчатника. Ташкент: Фан, 1974. С.260.
2. Абзалов М.Ф. Изучение наследования волосяного покрова семян при скрещивании некоторых линий хлопчатника *G.hirsutum* L.: Автореф. дис.... канд.биол.наук. Ташкент, 1971. С. 1-120.
3. Абзалов М.Ф. К генетике выхода волокна у хлопчатника *G.hirsutum* L.// Биология и почвоведение. Труды ТашГУ. Вып. 439. Ташкент, 1973. С.302-305.
4. Абзалов М.Ф. Генетический контроль детерминантного типа роста хлопчатника// Тезисы докладов I совещания по генетике развития растений. Ташкент, 1980. С.145-146.
5. Абзалов М.Ф. Генетика и фенотипика важнейших признаков хлопчатника *G.hirsutum* L. М., 1991. С. 84.
6. Абзалов М.Ф., Мурадова З.Н., Сейтмуратов С. Некоторые особенности взаимодействия генов подпушка семян у хлопчатника// Узбекский биологический журнал. 1978. №5. С. 51-53.
7. Абзалов М.Ф., Усманова З.Н., Мусаев Д.А. Новые данные о генетике подпушка и голосемянности у хлопчатника *G.hirsutum* L. // Доклады АН РУз. 1985. № 10. С. 55-57.
8. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Изучение генетической детерминации формы листовой пластинки у хлопчатника *G.hirsutum* L. // Генетика. М.: Наука, 1979. Т.15. №1. С. 110-119.
9. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Генетика формы листовой пластинки // Доклады АН РУз. 1987. №11. С. 54-56.
10. Акмурадов Ш. Формирование низкорослости и других хозяйственно-ценных признаков при внутривидовой гибридизации хлопчатника. Автореф. дис.... канд. с/х наук. Ташкент, 1982. С.25.
11. Алматов А.С. Изучение наследования признаков при линейно мутантных скрещиваниях у хлопчатника *G.hirsutum* L.: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Ташкент, 1972. С. 18.
12. Власова Н.А. Дифференциация и развитие волокон хлопчатника. Ташкент: Фан, 1974. С.142.
13. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. С. 397.
14. Дарнев А.С., Абдуллаев А.А. Хлопчатник (анатомия, морфология, происхождение). Ташкент: Фан, 1985. С. 298.
15. Жуковский П.М. Эволюция культурных растений на основе полиплоидии. Московское общество испытателей природы. Отдел биологии. Т. XVIII. М., 1963. Вып. 4.
16. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1964. С. 384.
17. Закиров С.А. Изучение наследования некоторых качественных и количественных признаков при межлинейных скрещиваниях у хлопчатника *G.hirsutum* L.: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Ташкент, 1973. - 25с.
18. Константинов Н.Н. Морфолого - физиологические основы онтогенеза хлопчатника. М.: Наука. 1967. С. 285.
19. Мауер Ф.М. Происхождение и систематика. Ташкент: Фан, 1954. С. 384.
20. Мусаев Д.А. Актуальные вопросы частной генетики хлопчатника// Генетические исследования хлопчатника. Ташкент: Фан, 1971. С. 30-38.
21. Мусаев Д.А. Проблема генетики хлопчатника и проблема наследования признаков: Автореф. дис.... докт. биол. наук. Ташкент, 1972.
22. Мусаев Д.А. Генетическая коллекция хлопчатника и проблемы наследования признака. Ташкент: Фан, 1979. С. 164.
23. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф. Некоторые вопросы генетики подпушка семян у хлопчатника *G.hirsutum* L.// Генетика. М.: Наука, 1972. Т. 8. №2. С. 7-16.
24. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Турабеков Ш. Генетический контроль волосяного покрова семян хлопчатника *G.hirsutum* L.// Успехи современной генетики. М.: Наука, 1988. Вып.15. С. 241-262.
25. Турабеков Ш. Изучение генетики подпушка, выхода и окраски волокна при скрещивании линий генетической коллекции хлопчатника *G.hirsutum* L.: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Ташкент, 1974.- 25 с.
26. Усманова З.Н. Генетический анализ новых инбредных линий хлопчатника *G.hirsutum* L. по признакам подпушка

- и волокна: Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1984. С. 22.
27. Хаитова З.Р., Милыева Э.Л., Кефели В.И., Абзалов М.Ф. Гормональная регуляция роста и развития двух мутантных линий хлопчатника // Физиология растений. 1989. Т.36. Вып.6. С. 1110-1117.
 28. Abzalov M.F. Genetic basis of evolution of some cotton (*G.hirsutum* L.) morphological traits// J. Cotton science. Henan, China. 2001. Vol.13.N3. P.177-182
 29. Abzalov M.F. Akhmedjanova M.A., Jumaev F.K., Yunusov B.B. Khagai E.V. Genetic analysis of mutant with homozygous lethal effect in *G.hirsutum* L. J// Cotton science. Henan, China. 2002. Vol.14. N1, P.44-47/
 30. Andries J.A., Jones J.E., Slane L.W., Marshal J.G. Effect of okra leaf shape on boll rot, yield and other important characters of upland cotton *G.hirsutum* L.// Crop Science. 1969. V.9. P.705-710.
 31. Andries J.A., Jones J.E., Slane L.W., Marshal J.G. Effect of Super Okra leaf shape on boll rot, yield and other characteristics of Upland cotton *Gossypium hirsutum* L. // Crop Science. 1970. V.10.P.403-407.
 32. Brown H.B., Cotton J.R. Round leaf cotton // J. Heredity. 1937. V.28. P.45-49.
 33. Du X.M., Pan J.J., Wang R.H., Zhang T.Zh. and Shi Y.Zh. Genetic analysis of presence and absence of lint and fuzz in cotton. // Plant Breeding. 2001.V 120. P. 519-522.
 34. Endrizzi J.E., Turcotte E.L. and Kohel R.J. Qualitative genetics, cytology, and cytogenetics // Cotton (Kohel R.J. and Lewis C.F., eds). Madison, WI: Agronomy Society of America, 1985.
 35. Harland J.C. The genetics of *Gossypium* // Bibliographia Genetica. 1932. V.9. N107. P.182.
 36. Harland J.C. The genetics of cotton. Sonathan Cape. London, 1939. P.143.
 37. Hau B., Koto E., Schwendiman J. Description d'une mutation induisant une feuille filiforme chez le cotonnier *G.hirsutum* L.// Cotton et fibres trop. 1981. V.36. N 2. P.205-208.
 38. Hutchinson J.B. The genetics of cotton. The inheritance of leaf shape in Asiatic *Gossypiums* // Genetics. 1934. V.28. P.

- 437 – 513.
39. Hutchinson J.B., Chose L.M. On the occurrence of crinkled dwarf in *G.hirsutum* L. S.Gent. 1937. P. 437.
40. Hutchinson J.B., Chose R.L. Studies in crop ecology. I. The composition of the cotton crops in Central India and Rajputana // India J. of Agric. Sci. 1937. Vol. 7. P.1-31.
41. Ibrahim M.E., Buxton D.R. Early vegetative growth of cotton as influenced by leaf type // Crop Science. 1981. V.21. P.639-643.
42. Kearney T.H. and Harrison R.J. Inheritance of smooth seed in cotton. J.Agric Res, 1927.V.35.P 193-217.
43. Kohel R.J. Genetic nomenclature of cotton // Heredity. 1973. V.64. N5. P.291-295.
44. Lewis C.F. The inheritance of cup leaf in cotton // J.Heredity. 1954. V.45. P.127-128.
45. Meredith W.R. Influence of leaf morphology on lint yield of cotton – Enhancement by the sub okra trait // Crop Science. 1984. V.24. P.855-857.
46. Peebles R.B., Kearney T.H. Mendelian inheritance of leaf shape in cotton//J. Heredity. 1928.V.19.P.235-239.
47. Richmond T.R., Harper R.E. Inheritance of okra leaf and round leaf in Upland cotton. A note on Brown's and Cotton's data // J.Heredity. 1973.V.28.-P.215-216
48. Stephens S.G. A genetic survey of leaf shape in New World cotton. A problem in critical identification of alleles // J.Genetic. 1945. V.46. № 3. P.23-32.
49. Thomson N.J. Effects of the superokra gene on cotton growth, yield, and quality // Aust.J.Agric.Res. 1972. V.23. P. 285-293.
50. Turley R.B. and Kloth R.H. Identification of a Third Fuzzless Seed Locus in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.)// The American Genetic Association. 2002.V. 93. P. 359-364.
51. Ware J.O., Benedict L.I. and Rolfe W.H. A recessive naked-seed character in upland cotton // J. Hered. 1947.V.38.P. 313-320.
52. Ware J.O. Inheritance of lint percentage in cotton. J.Amer. Soc / Agron. 1929. N21. P. 876-894.

СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ

- АГС – Абсолютная голосемянность: на поверхности семян отсутствуют подпушек, и волокна.
- ВПС – Волосистой покров семян (подпушек + волокно).
- ln^1-in^1 , O_1-o_1 – Гены, детерминирующие различные формы листа.
- гр – Масса изучаемого признака.
- ГС – Семена без подпушка. На поверхности семян развиты только волокна. Подпушек – первый ярус волосяного покрова. Бывает до 15 мм по локализации признака на поверхности семян.
- МС – Семена с локализацией подпушка, только в зоне микрополя семян. По фенотипическому проявлению признака МС класс в свою очередь распределяется на семена:
- из = МС – с незначительным подпушком,
 - м = МС – с малым микропилярным подпушком,
 - п = МС – с промежуточным микропилярным подпушком,
 - н = МС – с нормальным микропилярным подпушком.
- ОС – Семена со сплошным подпушком на всей поверхности.
- П/д – Пальчатодольчатый лист.
- П/р – Пальчатораздельный лист.
- П/рас – Пальчаторассеченный лист.
- ПС – Семена с плешистым подпушком на поверхности семян, волоски разбросаны неравномерно.
- см – Длина изучаемого признака.
- Т/л – Трехлопастной лист
- Т/р – Трехраздельный лист.
- Т/рас – Трехрассеченный лист.
- Цк – Цельный лист, по контуру бывает округлым, яйцевидным и ланцетовидным.
- % – Процентное соотношение изучаемого признака.
- I-i – inhibitor – Эпистатический ген, который полностью подавляет функцию генов подпушка (F_{11} , F_{12} , F_{13} и F_{14}).
- ln^1-in^1 – Ген цельнолистности.
- $F_{11}-f_{11}$, $F_{12}-f_{12}$, $F_{13}-f_{13}$ – Основные гены подпушка, ответственные за развитие подпушка только в зоне микропиля семян.
- $F_{14}-f_{14}$ – Дополнительный ген функционирует при комплементарности с основными генами F_{11} , F_{13} и отвечает за развитие подпушка на халазальной и боковых поверхностях семян.
- O_1-o_1 – Ген дольчатости.
- $Sq-sq$ – Ген площади листовой пластинки
- $Su-su$ – suppressor – Действует по отношению только основного гена подпушка F_{13} , при рецессивной гомозиготности остальных генов подпушка и ингибитора – if_{11} , f_{11} , f_{12} , f_{13} , f_{14} .

Оглавление

ОТ АВТОРА	3
ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. Материал и методика исследований.	8
ГЛАВА 2. Генетика и феногенетика форм листовой пластинки. Экспериментальная часть	13
2.1. Состояние изученности генетики признаков форм листовой пластинки	13
2.2. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий «пальчатодольчатая x пальчатодольчатая» и «пальчаторассеченная x пальчаторассеченная»	16
2.3. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с пальчатодольчатыми и пальчаторассеченными листьями	21
2.4. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с цельными и пальчатодольчатыми листьями	22
2.5. Наследование формы листовой пластинки при скрещивании линий с цельными и пальчаторассеченными листьями	29
2.6. Генетический анализ вновь выделенных линий Л-521, Л-525, Л-531	36
2.7. Наследование дополнительных сегментов на главной дольке листа и площади листовой пластинки	44
2.8. Генетическое объяснение изменчивости по структурным элементам листа в F_1 , F_2 , F_3 , F_4 у хлопчатника	49
2.9. Использование линий генетической коллекции по форме листовой пластинки как модель для учета мутации.	56
ГЛАВА 3. Генетика и феногенетика мутантных генов	60
3.1. Взаимодействие мутантных генов и их влияние на экспрессию генов в фенотипическом проявлении признака	60
3.2. Влияние действия и взаимодействия мутантных генов ln^1 и ln^2 на структурные элементы стебля.	64
3.3. Наследование длины междоузлий при скрещивании линии Л-650 с Л-601, Л-12-1 и Л-501	66

3.4. Влияние мутантного гена Let^{Dw} на структурные элементы стебля и жизнеспособность растения.....	69
ГЛАВА 4. Генетика и фенотипика волосяного покрова (подпушек + волокно) семян	73
4.1. Новые гены подпушка семян и особенности их взаимодействия.....	76
4.2. Наследование выхода и индекса волокна при скрещивании линий Л-74 (АГС) с Л-100 (ГС), Л-303 (м=МС), Л-110 (ГС), Л-101 (ГС), Л-500 (δ=МС) и Л-100 с Л-101, Л-110	91
4.3. Наследование выхода и индекса волокна при скрещивании линий Л-101 (ГС тип) с Л-47 (ОС-тип), Л-500, Л-499 (б=МС) тип и Л-100 (ГС тип)...	97
ГЛАВА 5. К генетическим основам эволюции признаков волосяного покрова семян и форм листовой пластинки	107
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	116
СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ	120

Мирадхам Фузайлович АБЗАЛОВ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ У ХЛОПЧАТНИКА

G. hirsutum L

Утверждено к печати Ученым советом
Института генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз

Редактор А.С. Михерева

Изд. № 3-223. Сдано в набор 23.10.2008. Подписано в печать 19.11.2008.
Формат 60×84¹/₁₆. Уч.-изд. л. 6,0. Тираж 500.
Заказ №98. Цена договорная.

Издательство «Фан» АН РУз: 100170, Ташкент, ул. И. Муминова, 9.
Отпечатано в типографии ООО «GEO FAN POLIGRAF»
100041, Ташкент, ул. Н. Хаджибаева, 64.

46,400



Мирадхам Фузаилович Абзалов окончил Ташкентский сельскохозяйственный институт (Ташкентский аграрный университет) в 1964г. В 1967 - 1990-е годы работал в Ташкентском государственном университете (ныне - НУУ). Аспирантуру, докторантуру проходил под руководством академика Д.А.Мусаева. Докторскую диссертацию защитил в 1991 г. (г.Москва) в Институте

общей генетики РАН на тему «Генетика и феногенетика важнейших признаков хлопчатника *G. hirsutum* L.» по специальности «Генетика». С 1991 г. по настоящее время является научным руководителем лаборатории «Частная и прикладная генетика растений» им. акад. С.С.Садыкова Института генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз. Автор более 150 научных работ, соавтор всемирно признанной генетической коллекции хлопчатника, созданной при ТашГУ, концепции о комбинированном типе взаимодействия генов. Автор генетической коллекции СОН, созданной при Институте генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз, автор ультраскороспелого (85-90 дней), высокобелкового (50%), масличного (21%), районированного сорта сон Генетик-1, внесенного в Государственный реестр в 2008 г.

Профессор с 1994 г., действительный член Нью-Йоркской Академии наук (Directory of members, 1996, New York).

ISBN 978-9943-09-651-6



9 789943 096516