

82.3
P-41

А.К.РАХИМОВ

НАСЛЕДОВАНИЕ И ВЗАИМОСВЯЗЬ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ХЛОПЧАТНИКА



K

82.3
p-41



МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН
НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ УЗБЕКИСТАНА
ИМЕНИ МИРЗО УЛУГБЕКА
ЧИРЧИКСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ ТАШКЕНТСКОЙ ОБЛАСТИ

РАХИМОВ АТАНАЗАР КАРИМОВИЧ

**НАСЛЕДОВАНИЕ И
ВЗАИМОСВЯЗЬ
КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
ХЛОПЧАТНИКА *G.HIRSUTUM L.***

- 8097 -
- 1608 -

UZBEKISTON RESPUBLIKASI
OLIV VA O'NTA MAXSUS TA'LIM VAZIRLIGI
TOSHKENT VILOYATI CHIRCHIQ
DAVLAT PEDAGOGIKA INSTITUTI
AXBOROT RESURS MARKAZI

Ташкент
«MUMTOZ SO'Z»
2020

УДК 633.511:631.523
ББК 82.3(Рус)

Рахимов А.К.

Наследование и взаимосвязь качественных признаков хлопчатника *G.hirsutum* L. Монография.

В монографии рассматриваются результаты многолетних научных исследований автора по проблемам генетических качественных признаков хлопчатника *G.hirsutum* L. Определены закономерности наследования и расщепления в F_2 в 23 вариантах совместного наследования 9 качественных признаков и установлено, что в пределах вида *G.hirsutum* L. наличие антоцианового пятна у основания лепестков цветка контролируется двумя неаллельными генами с полным доминированием наличия антоцианового пятна и совместное наследование и расщепление в F_2 пяти вариантах признака «наличие – отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка с такими признаками как форма листа и прицветника, окраска растения, окраска лепестков цветка, «наличие – отсутствие» листовых нектарников наблюдается как тригенное, так и тетрагенное контролирование. В функционировании их генов наблюдаются межаллельные и неаллельные взаимодействия генов (полимерия).

Для научных исследователей, занимающихся проблемами генетики и селекции хлопчатника, молодых специалистов, магистров и студентов вузов биологического и естественного факультетов.

Ответственный редактор: академик А.А.Абдуллаев

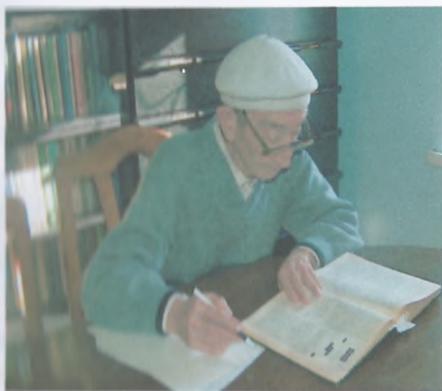
Рецензенты:

- П. Мирхамидова** – Ташкентский Государственный педагогический университет имени Низами, доктор биологических наук, профессор
- С. Г. Бобоев** – Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека, доктор биологических наук, доцент
- Р. А. Эшчанов** – Чирчикский Государственный педагогический институт Ташкентской области, доктор биологических наук, профессор

Данная монография утверждена к печати Советом Чирчикского государственного педагогического института Ташкентской области (2019 год 9 декабря, протокол № 5)

ISBN 978-9943-5568-5-9

© Рахимов А.К., 2020



В качестве истинной благодарности посвящаю эту монографию 90-летию и светлой памяти академика Д.А.Мусаева за колоссальный вклад в мою научно-исследовательскую, педагогическую и организационную деятельность, а также 100-летнему юбилею Национального Университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека.

ОТ АВТОРА

Научная, педагогическая и общественная деятельность Д.А.Мусаева

Известный ученый-генетик, академик АН Республики Узбекистан (1984), заслуженный деятель науки Узбекистана (1980) родился 5 декабря 1928 года в семье рабочего в г. Янги-Юль Ташкентской области. В 1943 году он поступил на биологический факультет Среднеазиатского государственного университета (ныне Национальный университет Узбекистана им. Мирзо Улугбека) и успешно закончил в 1948 году. В студенческие годы ведущие учёные – педагоги И.А.Райкова, П.Б.Азизов и А.И.Автономов воспитали в нём интерес к научной деятельности, а сферой его интересов стали биология и генетика хлопчатника. В 1948-52 гг. он проходит аспирантуру и в 1954 году под руководством член-корреспондентов И.А.Райковой и А.И.Автономова блестяще защищает диссертацию на соискание учёной степени кандидата биологических наук.



Беседа аспиранта Д.А. Мусаева с Палван Бобоевичем Азизовым

Педагогическая деятельность Д.А.Мусаева начиналась с должности ассистента кафедры дарвинизма и генетики в 1952 году. С тех пор он неустанно ведёт непрерывную научно-педагогическую деятельность. Первые научные исследования были направлены на гибридизацию генетически отдалённых форм хлопчатника. Научные эксперименты проводились в лаборатории под руководством известного селекционера А.И.Автономова на Центральной селекционной хлопковой станции (ныне УзНИИ селекции и семеноводства хлопчатника). Были установлены закономерности наследования признаков у гибридов от скрещивания сортов культурного тетраплоидного вида хлопчатника *Gossypium. barbadense L* с диким диплоидным видом *G.thurberii* и *G.peruvianum*.

Как отмечалось выше, в научной и педагогической деятельности Д.А.Мусаева огромную роль сыграли его учителя-заслуженные деятели науки Узбекистана ботаник И.А.Райкова, генетик П.Б.Азизов и селекционер А.И.Автономов. В последующем круг научных интересов

Д.А.Мусаева был сконцентрирован на фундаментальных и прикладных проблемах генетики хлопчатника, а именно на создании наследственно чистой генетической коллекции хлопчатника. К решению этой сложнейшей проблемы были привлечены его талантливые ученики М.Ф.Абзалов, А.С.Алматов, С.А.Закиров, Ш.Турабеков, С.Т.Мусаева, Г.Н.Фатхуллаева, М.Ф.Санамьян.

Для фундаментальных исследований требовались условия, и назрела необходимость создания научно-исследовательской лаборатории. В целях организации лаборатории генетики хлопчатника Джура Азимбаевич делает доклады о результатах своих научных изысканий в нескольких институтах генетического профиля Академии наук бывшего Союза, а также на кафедре генетики Московского государственного университета (МГУ) и получает высокую оценку крупных учёных – генетиков. В частности, учёный совет Института общей генетики подготовил специальное письмо о необходимости создания лаборатории генетики в Ташкентском государственном университете (ТашГУ) за подписью директора данного института, известного учёного Н.П.Дубинина. Затем на объединённом заседании учёного совета Института биологии развития и учёных кафедры генетики МГУ был заслушан научный доклад Д.А.Мусаева. После тщательного обсуждения доклад получил высокую оценку, и было принято решение о необходимости организации лаборатории генетики в ТашГУ за подписью директора института академика Б.Л.Астаурова. Продолжая начатое дело, Д.А.Мусаев в 1974 году делает доклад на коллегии Государственного комитета по науке и технике бывшего Союза и только после этого со стороны Центрального правительства было принято решение об организации научно-исследовательской лаборатории гене-

тики хлопчатника в ТашГУ. Таким образом, в результате огромных усилий, упорства и высокой научной компетентности Д.А.Мусаева в 1974 году в ТашГУ была открыта лаборатория по проблемам генетики хлопчатника. К этому времени генетические изыскания под руководством Д.А.Мусаева стали приоритетными в области фундаментальных исследований. В 80-95-ых годах прошлого века лаборатория пополнилась такими молодыми талантливыми учёными, посвятившими свою жизнь науке и внёсшими весомый вклад в развитие генетики хлопчатника как М.Ф.Абзалов, А.С.Алматов, С.А.Зокиров, Ш.Турабеков, С.Т.Мусаева, Х.Холматов, Г.Н.Фатхуллаева, У.К.Наджимов, З.Н.Усманова, В.В.Гулин, М.Ф.Санамьян, Е.Быкова, М.С.Мирахмедов, А.А.Бекмухамедов, А.К.Рахимов и др. Этот период можно назвать началом формирования отечественной научной школы Д.А.Мусаева по генетике хлопчатника.



Основные направления научно-исследовательских работ, осуществленных в течение многих лет по фундамен-

тальным и прикладным проблемам генетики хлопчатника следующие: установлены закономерности действия и взаимодействия генов, обуславливающих наследование и развитие качественных-маркерных признаков на линиях генетической коллекции хлопчатника вида *G.hirsutum* L. В результате исследований создана генетическая коллекция изогенных линий, гомозиготных по генотипу и альтернативных по фенотипу качественных - маркерных признаков. Установлены закономерности генетической детерминации такого важнейшего хозяйственно-ценного количественного признака как урожайность (выход) волокна. Для этого впервые генетически проанализированы гибридные поколения, полученные от скрещивания изогенных линий генетической коллекции по этому признаку, обладающих альтернативным фенотипом и гомозиготным резко контрастным генотипом. В качестве родительских форм были использованы с одной стороны линии, обладающие сплошным подпушком семян и высоким выходом волокна, с другой стороны уникальная линия, характеризующаяся полным отсутствием подпушка и волокна, а также рецессивным гомозиготным состоянием генов, контролирующих этот признак. Проанализированы их гибридные поколения в течение многих лет (F_1 , F_2 , F_2-F_{20}). По результатам статистической обработки полученных данных и теоретического их обобщения впервые в истории науки о хлопчатнике выдвинута новая теория о генетическом контроле урожайности волокна сложным - комбинированным типом взаимодействия аллельных и неаллельных генов, в функционировании которых одновременно имеют место такие типы взаимодействия генов как полимерия, комплементария, эпистаз и плейотропия. На основе этой теории составлен перечень теоретически ожидаемых изогенных

линий с разным сочетанием аллелей генов этого количественного признака в гомозиготном состоянии.

За несколько лет до обретения независимости нашего государства, 22-26 ноября 1988 года в Москве на объединённом заседании Академии наук СССР, Всесоюзной академии сельского хозяйства и Медицинской академии, Министерства высшего и среднего специального образования бывшего Союза принимали участие учёные-генетики Д.А.Мусаев и А.А.Абдукаримов. На этом заседании с докладами выступили известные учёные, в том числе и Д.А.Мусаев, которому было доверено выступление от имени представителей среднеазиатских республик. В результате обсуждения было принято решение об организации 4 институтов генетики в Москве, Ленинграде, Киеве и Ташкенте. Однако, институт генетики в Ташкенте был организован после обретения независимости Узбекистаном, в составе Академии наук Узбекистана специальным указом первого Президента И.А.Каримова. Основными организаторами института генетики были академики Д.А.Мусаев и А.А.Абдукаримов. По предложению Д.А.Мусаева директором института был назначен молодой талантливый учёный, доктор биологических наук, профессор, известный специалист в области молекулярной генетики и геновой инженерии член-корреспондент АН РУз. А.А.Абдукаримов. Должность научного консультанта директора была возложена на Д.А.Мусаева. Во время исполнения своих обязанностей Д.А.Мусаев организовал в составе института 3 научных лаборатории и заведовал отделом генетики растений. В год создания института в сотрудничестве с Национальным университетом Узбекистана на базе биолого-почвенного факультета НУУз. был организован Научно-учебный центр по генетике.

Под руководством Д.А.Мусаева в состав данного Центра вошли: от НУУз. – кафедра генетики и цитозембриологии, лаборатория генетики и генколлекции хлопчатника; от Института генетики – лаборатории молекулярной генетики и генетики хлопчатника. В настоящее время в состав Центра также включены лаборатории УзНИИ селекции и семеноводства хлопчатника (УзНИИССХ), Института шелководства и Венского университета Австрии.

В результате применения перспективных в селекционном отношении линий генетической коллекции в институте Генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз учениками и сотрудниками Мусаева получены такие новые сорта хлопчатника как «Гулбахор», «Армугон», «Навбахор» (авторы Губанова Н.Г., Джураев У.Д., Мусаев Д.А.), а также сорта «Багдад» и Водий-28» (авторы Мусаев Д.А., Ахмедов Х.А., Собиров А.С и др.). Первые два из них внедрены в производство, остальные успешно проходят Государственное сортоиспытание. В создании сортов «Багдад» и Водий-28» Национальный университет также является оригинатором сорта.

Д.А.Мусаев – автор 5 изобретений и соавтор 5 сортов хлопчатника, более 200 научных работ, из них 40 напечатаны в зарубежных научных изданиях США, Индии, Турции, ЮАР и России.

Д.А.Мусаев – автор 5 учебников и монографий: 1) Монография «Генетическая коллекция хлопчатника и проблемы наследования признаков» (1979), 2) Учебник «Общая биология» (для 10-11 классов) в трех изданиях (третье издание 2003 г.); 3) Учебник «Умумий биология» на узбекском языке выпущен в трех изданиях (третье издание 2003); 4) Коллективная монография «Генетический анализ признаков хлопчатника», Ташкент, 2005; 5)

Учебник на узбекском языке для студентов университетов «Генетика с основами селекции» (2011, 2012). Приятно отметить, что во время визита в Москву в 2006 году по приглашению на 40-летие Института общей генетики РАН, Д.А.Мусаев передал в дар музею Н.И.Вавилова монографию «Генетический анализ признаков хлопчатника», посвящённую светлой памяти академика Н.И.Вавилова.

Д.А.Мусаев являлся организатором и участником ряда международных и региональных конференций по проблемам генетики: Международный Генетический Конгресс (1982, Москва), Международный симпозиум по генетике хлопчатника от Международного Консультативного Комитета по хлопку (Дели, 1993). Он выступал с докладами в университетах и институтах Анкары и Стамбула (1985, Турция), в Научных Советах институтов Общей генетики, Физиологии растений и Биологии развития.

Плодотворна также деятельность Д.А.Мусаева и в области подготовки высококвалифицированных кадров генетиков. Под его руководством подготовлено 6 докторов и 25 кандидатов наук. Из их числа за годы независимости нашей Республики – 6 докторов и 8 кандидатов наук.

Результаты генетических исследований, а также подготовки высококвалифицированных кадров биологов – генетиков академика Д.А.Мусаева получили высокую оценку руководства страны. Ему присвоено ученое звание заслуженного деятеля науки Узбекистана (1980). Он награжден орденами: «Дружба народов» (1980), «Эл-Юрт хурмати» (1998), «Буюк хизматлари учун» (2003), а также медалями, в том числе «Мустакиллик» и «Юксак хизматлари учун».



*Вручение академику Д.А.Мусаеву ордена
“Буюк хизматлари учун” первым
Президентом И.А.Каримовым*

тации академика Д.А.Мусаева, доцентов Ш.Турабекова, С.Н.Мусаевой, Г.Н.Фатхуллаевой Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека, учителям, направившим меня к этой научной школе и давшим высшее базовое образование по генетике доктору биологических наук, профессору А.Т. Гафурову, кандидату биологических наук, профессору С.С.Файзуллаеву, док.пед.наук, профессору Ж.О.Толиповой, а также моим дорогим учителям школьного периода Р.Абдуллаеву, Р.Мирзаеву за проявление интереса к предметам, науке и знаниям.

За положительную рецензию на данную исследовательскую работу выражаю свою глубокую благодарность доктору биологических наук, профессору, главному научному сотруднику лаборатории генетики растений ИОГен им. Н.И.Вавилова РАН Виталию Анатольевичу Пухальскому.

Критические замечания и пожелания я приму с глубокой благодарностью, они будут учтены в дальнейшей работе.

За большой вклад в отечественную и мировую науку исследования Д.А.Мусаева высоко оценены правительством. Он награждён Государственной премией Республики Узбекистан первой степени (2012).

Особо я благодарен за доброжелательную поддержку и консульта-

Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека



**Добрые воспоминания А.А.Абдуллаева - академика
научно-исследовательского института Генетики и
экспериментальной биологии растений АНРУз**

Развитие науки биологии в ВУЗе отмечающего своё столетие

Со дней основания первого в Средней Азии университета, имеющего 100-летнюю историю, уделяется особое внимание и к биологическим наукам.

Сегодняшняя кафедра генетики образовалась в 1920 году как отдел цитологии при кафедре ботаники Туркестанского Университета. Возглавлял отдел профессор, д.б.н. П.А. Баранов.

Павел Александрович Баранов – заслуженный деятель науки УзССР (1944), доктор биологических наук, профессор, известный специалист в области морфологии

(эмбриология), анатомии и биологии растений, исследователь дикорастущей и культурной растительности. Известен своими работами по эмбриологии и анатомии ксерофитов, биологии винограда, ампелографии, происхождению культурного винограда Средней Азии, биологии хлопчатника и сахарной свеклы. П.А. Баранов возглавил кафедру морфология и биология растений (1925-1938 г.), морфология и анатомия растений (1938-1944 г.).

Генетика ва цитозмбриология кафедраси ўқитувчилари ва
собиқ талабалари, аспирантлари, докторантларидан сайланган академиклар

Кафедра ўқитувчилари
Преподаватели кафедры

				
П.А. Баранов Россия Фанлар академияси кафедра чўраги (1925 - 1942) Россия ФАИ Биология институти директори	И.А. Райкова Ўзбекистон Фанлар академияси кафедра чўраги (1942 - 1981) Панов Биология Станцияси таъкидотчиси	В.А. Серунянов Россия Фанлар академияси кафедра профессори Илим унвони тўғрисида Россия ФАИ Республика Биология институтининг кафедра чўраги	А.Н. Антонов Ўзбекистон Фанлар академияси кафедра профессори Илим унвони тўғрисида Россия ФАИ Биология институти кафедра чўраги	А.А. Мушқ Ўзбекистон Фанлар академияси кафедра чўраги ЎзМУда кафедра чўраги Генетика ва ЎЗБИ институтининг кафедра чўраги

Кафедра собиқ талабалари, аспирантлари ва докторантлари
Выпускники, аспиранты и докторанты кафедры

						
С.К. Уралов Собиқ талаба, ЎЗФА академиги, Ўзбекистон қилмиш қўламати академиги Пенсияда	А.А. Абдураимов Собиқ талаба, ЎзФА академиги, Генетика ва ЎЗБИ институтининг кафедра чўраги Ўз ФАИни Пенсияда	А.А. Абдураимов Собиқ талаба, ЎзФА академиги, Генетика ва ЎЗБИ институтининг кафедра чўраги Ўз ФАИни Пенсияда	О.Ж. Жамиллов Собиқ талаба, ЎзФА академиги, Генетика ва ЎЗБИ институтининг кафедра чўраги Ўз ФАИни Пенсияда	М.Ф. Абилов Собиқ докторант, ЎзА - ЎзР, ЎЗФА академиги, кафедра чўраги Генетика ва ЎЗБИ институтининг кафедра чўраги	Равшанов Давлат Собиқ докторант, Ўзбекистон ФА академиги, ЎЗБИ институтининг кафедра чўраги	А.А. Сулаймов Собиқ докторант, Ўзбекистон ФА академиги, Ўзбекистонда Экономика ва ишловчи иш академиги Пенсияда

Академики, избранные из преподавателей, выпускников, аспирантов и докторантов
кафедры Генетики и цитозмбриологии

Одним из великих ученых университета, внесших свой вклад в развитие биологии является Илария Алексеевна Райкова. Выдающийся русский, узбекский, таджикский ботаник, член – корреспондента АН УзССР (1956 г.), заслуженный деятель науки УзССР (1945 г.), доктор биологических наук (1944 г.), профессор Ташкентского государственного университета (1945 г.), а также почетный член Всесоюзного ботанического и Географического обществ (1963 г.). Первые годы И.А. Райкова была ассистентом при кабинете ботаники. С 1930 по 1933 г. работала как доцент, а с 1933 г. – и.о. профессора. Блестящие результаты

ряда экспедиций, серия ценных трудов флористического и геоботанического характера, участие в подготовке ампе-логграфии и в создании атласа по хлопчатнику характе-ризовали И.А.Райкову как серьезного ученого.

В 1938 г. на биологическом факультете была создана кафедра морфологии и систематики низших растений, которой до 1943 г. заведовала И.А.Райкова. С 1944 г. до последних дней жизни она возглавляла кафедру дарви-низма, генетики и экспериментальной морфологии. Она прожила долгую, необычайно яркую и счастливую жизнь. Из 85 лет жизни 60 она посвятила университету и горам Памира. С особым вниманием И.А.Райкова относилась к подготовке специалистов из числа местных националь-ностей: в том числе, Д.А.Мусаев, А.Т.Гафуров, Г.В.Камалова, Е.М.Ерккенова, А.Ф.Юсупова, С.Ходжаниязова, Ш.Турабеков, С.Мусаева. Все они успешно защитили диссертации. Из них Д.А.Мусаев стал доктором биологических наук, академиком АН Республики Узбекистан. Своим учителем считают И.А.Райкову доктор биологических наук, академик АН Республики Узбекистан А.А.Абдуллаев.

Евгений Петрович Коровин (1891-1963 г.) – ботаник, академик АН Республики Узбекистан, заслуженный дея-тель науки УзССР (1940 г.), профессор (1932 г.), заведую-щий кафедрой систематики и географии растений САГУ. Директор Биологического научно-исследовательского института при университете (1932-1938 г.), а также института Ботаники АН Республики Узбекистан (1944-1948, 1950-1952 г.). Научные работы Е.П.Коровина ка-саются в основном экологии, географии, флоры, раститель-ного покрова и филогенетики. Ввёл в науку более 60 родов Ферула. Создал карту районирования хлопчатника в Средней Азии.

Создание факультета биологии в Национальном Университете Узбекистана сыграла весомую роль в формировании и развитии биологической науки в Узбекистане. Одному из основоположников данного факультета Т.З.Захидову 1940 году удалось создать научную школу под названием «Зоология позвоночных животных». В отличии от своих наставников он создал научную систему изучения биологии позвоночных животных в комплексе с экологией, как одну из новых направлений зоологии. В 1937 году ученый занимал должность декана факультета «Биология почвоведения». В 1946-1950 годах был директором института «Ботаника и зоология» (в дальнейшем «Зоология и паразитология») АНРУз, с 1950 - 1952 годы занимал должность ректора Среднеазиатского Национального Университета. С 1952 - 1956 г. президент АНРУз. На протяжении 1957-1959 годов под руководством Т.З.Захидова была опубликована «Энциклопедия зоологии Узбекистана» состоявшая из 4 томов, что оценивалось как важное событие в научной сфере республики.

Кандидат биологических наук, доцент и выдающийся наставник Палван Бабаевич Азизов (1911-1992 гг.) в 1944 - 1959 гг. был деканом факультета, а также проректором университета и способствовал развитию генетической науки и подготовке квалифицированных кадров.

Основоположник науки биохимия в республике Я.Х.Туракулов - академик АН РУз (1966), заслуженный деятель науки Узбекистана (1965), доктор биологических наук (1959), профессор (1952), лауреат Государственной премии имени Беруни (1985), был награжден орденами «Дилорд хизмати» (1998) и «Буюк хизматлари учун» (2003). Я.Х.Туракулов и его ученики в процессе исследований смогли определить биосинтез и обмен, транспорт, меха-

низм воздействия тиреоидных гормонов и изменения в нарушенной щитовидной железе. А также, были достигнуты ряд фундаментальных результатов. В частности, достигнутые научно-теоретические результаты дали возможность профилактики возникновения заболевания зоба в Республике Узбекистан и в соседних республиках. За эти открытия Я.Туракулов и Р.Исламбеков 1964 году были удостоены Государственной премии.

Профессором Ж.Ю.Турсуновым и его учениками изучена возможность культивирования, рост и развитие, цветение и образование семян, таких растений как амарант и стевия в условиях Узбекистана, а также создан метод их использования в практике.

В 80 годах XX века на базе кафедры «Биофизика» академиком Б.О.Ташмухамедовым была сформирована научная школа биофизики. Школа была признана не только в Узбекистане, но и во всем мире. Научная школа биофизики за своё 30 летнее существование внесла весомый вклад в фундаментальные исследования в сфере биофизики не только университета, но и в систему АНРУз. Он руководил исследованиями по изучению физиологического управления деятельностью мембран. Ему принадлежит открытие нового класса нейротоксинов паука. А также, нашел решение на вопрос специфических и неповторимых воздействий глутамарэргик синапсов на постсинаптические мембраны позвоночных, ракообразных и насекомых.

В сфере микробиологии и биотехнологии профессором, доктором биологических наук М.М.Рахимовым была создана научная школа. Ученый подготовил 120 кандидатов наук, и 20 докторов наук. Его ученики ведут свою деятельность в таких странах как Германия, Израиль. Ученый был

награжден орденами «Мехнат шухрати» (2005) и «Буюк хизматлари учун».

Признанный ученый генетик

Как известно, генетика наука о наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими. Развитие данной науки в Республике Узбекистан, в частности, развитие одной из его сфер – генетики хлопчатника непрерывно связано с именем и деятельностью академика, заслуженного деятеля науки Узбекистана, лауреата Государственной премии Первой степени, доктора биологических наук, профессора Д.А.Мусаева.

Д.А.Мусаев начал свою научную деятельность учителем, заведующим кафедрой, руководителем лаборатории, ученым секретарем АНРУз. Занимал должность директора института Генетики и экспериментальной биологии растений, при АНРУз.

Принимал активное участие в создании института Генетики и экспериментальной биологии растений при АНРУз, кафедры генетики и генетики хлопчатника при Национальном университете Узбекистана имени Мирзо Улугбека. Под руководством Д.Мусаева была создана коллекция хлопчатника вида *G.hirsutum*. В дальнейшем в этих линиях был определен закон деятельности генов и их взаимодействие, обеспечивающее наследственность и развитие качественных-маркерных признаков. В ходе исследований по качественным-маркерным признакам хлопчатника дано определение изогенным линиям с гомозиготным генотипом и альтернативным фенотипом. Изучаемые Д.А.Мусаевым признаки (выход волокна) полученные в процессе скрещиваний в разных вариантах гибридных поколений (F_1 - F_2) были анализированы.

времени и определена генетическая основа выхода волокна, которая создала теорию признанные учеными.

За последние 50 лет в ходе генетических исследований были созданы линии с новыми генотипами. Эта коллекция имеет важное значение для молекулярной и классической генетики. На основе данной коллекции в результате экспериментального мутагенеза и их гибридизации были созданы сорта хлопчатника с выходом волокна 40-42% и крупностью семян. Под руководством Д.А.Мусаева на основе исходного материала с использованием линий коллекции хлопчатника были созданы сорта хлопчатника Гулбахор, Армугон, Навбахор, Водий и Багдод.

Была проведена фундаментальная и практическая работа по изучению генетической основы повышения урожайности хлопкового волокна вида *G.hirsutum* L. Д.А.Мусаев автор и соавтор 5 изобретений и 5 сортов хлопчатника, автор более 200 статей. Данные статьи в основном были опубликованы в международных журналах. Д.А.Мусаев является автором раздела «Генетика» учебника «Общая биология» для 10-11 классов общего среднего образования с узбекским и русским языком обучения, учебника «Генетика с основами селекции» для ВУЗов, соавтором монографий «Генетическая коллекция хлопчатника и проблемы наследования признаков» и «Генетический анализ признаков хлопчатника».

Д.А.Мусаев выступал с докладами о генетике хлопчатника в таких странах как Индия и Турция.

Д.А.Мусаев на протяжении 70 лет работал и вёл свою деятельность в Национальном Университете Узбекистана. Он является истинным ученым, трудолюбивым мастером своего дела, человеком обладающим всеми нравственными

качествами. За свои заслуги он был награжден Государственными орденами и медалями.



90 ление Д.А.Мусаева совпало со днями празднования 100 летнего юбилея Национального университета Узбекистана им. М.Улугбека.

Светлая память о нем всегда будет в наших сердцах.

Лауреаты Первой Государственной премии: академик Д.А.Мусаев, профессор С.М.Ризаева, академик А.А.Абдуллаев, ст.науч.сотр. В.П.Клят.

ВВЕДЕНИЕ

Хлопчатник *Gossypium* L. является одной из важнейших сельскохозяйственных культур.

Анализ достижений хозяйственно-ценных признаков хлопчатника в странах Средней (Центральной) Азии с XX века по XXI век показал, что в процессе почти столетней селекции сортов хлопчатника (с 1910 по 2010 гг.) у средне-волокнуистого хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. длина волокна была увеличена с 27.0-28.0 мм до 35.5-37.8 мм, выход волокна повышен с 33-34% до 37-40%, урожай хлопка-сырца увеличен с 13-14 до 30-32 ц/га, индекс урожая – на 20-22%. Коэффициент хозяйственной эффективности у сортов тонковолокнистого хлопчатника *Gossypium barbadense* L. был увеличен почти в 2 раза – с 0.23 до 0.40-0.43.

Изучение генетических закономерностей наследования морфологических-маркёрных (качественных) признаков хлопчатника имеет большую актуальность.

История развития мировой науки по генетике растений показывает, что изучение частной генетики растений, в том числе хлопчатника, является предпосылкой постановки исследований по важнейшим фундаментальным проблемам современной генетической науки растений.

Научная достоверность и результативность исследований по частной генетике хлопчатника в решающей степени определяется качеством исходного материала – гомозиготностью – изогенностью генотипа изучаемых признаков. В качестве таковых используются линии генетической коллекции, которые создаются по результатам многолетних исследований по классической генетике растений.

Особый интерес представляет изучение и установление закономерностей генетического контроля качественных – маркерных признаков и создание по результатам этих исследований генетической коллекции изогенных по этим признакам линий. Они представляют большой интерес как уникальный модельный генетический объект для постановки фундаментальных исследований по классической, мутационной, цитологической, физиологической, экологической и молекулярной генетике, а также по генно – клеточной инженерии этой культуры.

Изучением генетической детерминации качественных признаков при скрещивании изогенных – гомозиготных по генотипу и альтернативных по фенотипу признаков и созданием генетической коллекции соответствующих линий занимался коллектив генетиков Национального университета Узбекистана (Д.А.Мусаев, М.Ф.Абзалов, А.С.Алматов, Ш.Турабеков, Г.Н.Фатхуллаева, С.Мусаева, С.А.Закиров и др.).

В публикациях предшествующих отечественных и зарубежных ученых (В.И.Кокуев, Н.Г.Симонгулян, А.А.Абдуллаев, В.С.Омельченко, С.С.Садыков, Ф.Сагдуллаев, W.L.Balls, C.A.Mc Lendon, H.M.Leake and R.Prasad, T.H.Kearney, S.C.Harland, J.B.Hutchinson, R.A.Silow, S.G.Stephens, J.E.Endrizzi, E.L.Turcotte, R.S.Kohel, I.A.Lee и др.) отражены результаты изучения этой проблемы на обычных сортах и образцах хлопчатника.

Таким образом, данная работа по существу является продолжением исследований коллектива генетиков НУУз проблем генетического контроля качественных признаков хлопчатника и расширением их за счет изучения закономерностей действия и взаимодействия аллельных и неаллельных генов этих признаков при дигибридных скрещи-

ваниях, а также по созданию на их основе множественно маркированных генами сигнальных - качественных признаков новых изогенных линий.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для обоснования научной достоверности и достижения результативности исследований требуются генетически чистый исходный материал, научная обоснованность постановки исследования и методики работы с гибридными популяциями.

Следует также подчеркнуть, что, мнение выдающегося генетик-эволюциониста академика Н.И. Вавилова по этим вопросам заключается в следующем: «Нужно соблюдать и необходимые требования для научной обработки генетического материала: точное знание исходных родительских форм, генетическую чистоту исходного материала, проведение необходимой изоляции» [5].

При исследовании линий генетической коллекции хлопчатника применялись методы самоопыления, скрещивания и отбора на гомозиготность по анализируемым признакам, на жизнеспособность и плодовитость растений.

Объектом исследований послужил ряд изогенных линий генетической коллекции хлопчатника вида *G.hirsutum* L., обладающих по девяти качественным маркерным признакам разным гомозиготным генотипом и стабильно выраженным альтернативным состоянием фенотипа этих признаков.

Использованные в качестве исходного материала линии генетической коллекции Л-110, Л-475, Л-476, Л-480, Л-477, Л-479, Л-501 характеризовались альтернативным фенотипом следующих девяти пар качественных признаков:

1. тип симподиальных ветвей (непредельный – предельный);
2. форма листовой пластинки (цельная, пальчатодольчатая, пальчаторассеченная);

3. окраска растения (антоциановая – зеленая);
4. окраска лепестков цветка (желтая – кремовая);
5. окраска пыльцы (желтая – кремовая);
6. «наличие – отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка (есть – нет);
7. форма прицветника (сердцевидная – узкая);
8. «наличие – отсутствие» листовых нектарников (есть – нет).
9. «наличие – отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке (есть – нет).

Ниже приводится биоморфологическая характеристика этих линий.

Линия Л-110 выделена из гибридной популяции F_3 (Л-70 x Л-12) путем многолетнего самоопыления и отбора. Характеризуется голыми семенами и наличием негустого волокна на поверхности семян. Волокно белое (рис. 1).

Куст – колонкообразной формы, облиственность средняя, симподиальные ветви предельного I-II типа, моноподиальных ветвей 1-2.



Рис. 1. а) форма листа, окраска лепестка и пыльцы, форма прицветника
б) куст

Стебель – неполегающий, зеленый со слабым опушением. Высота главного стебля 100-110 см. Имеются госсипольные железки.

Листья – средней величины, пальчатодольчатой формы. Форма главной дольки листа куполовидная. Окраска светло зеленая со слабым опушением. Имеются листовые нектарники и госсипольные железки.

Цветок – средней величины. Лепестки светло кремовой окраски без антоцианового пятна у основания лепестков цветка. Прицветники сердцевидной формы с 3-10 зубцами. Пыльца имеет светло кремовую окраску.

Коробочка – яйцевидная, светло зеленая. Количество створок 4-5. Поверхность гладкая с госсипольными железками.

Линия Л-475 выделена из образца, полученного от сотрудницы САФВНИИРа Шаахмедовой Г.С. Данный образец был получен ею с применением метода полиплоидизации из стерильного гибрида (*G. hirsutum* L. x *G. anomalum*). Полученные фертильные гексаплоидные формы в дальнейшем беккроссированы с исходной культурной формой с последующим самоопылением и отбором. Характеризуется сплошным подпушком семян и наличием волокна. Волокно белое (рис. 2).

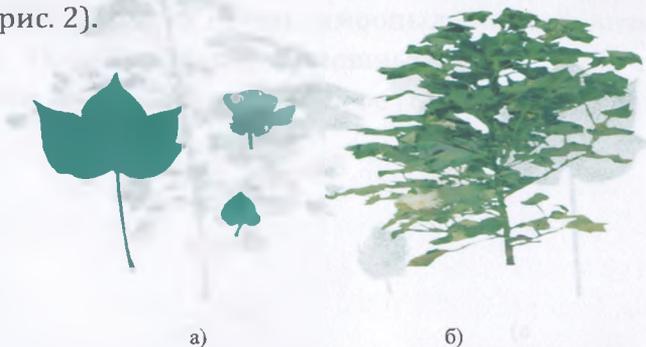


Рис. 2. а) пальчатодольчатая форма листа, кремовая окраска лепестка, желтая окраска пыльцы, сердцевидная форма прицветника б) куст

Куст – конусообразной формы с густой облиственностью. Симподиальные ветви неопредельного I-II типа, с одной-двумя моноподиальными ветвями.

Стебель – неполегающий, с густым опушением, без антоцианового загара. Высота главного стебля 80-90 см., имеются госсипольные железки.

Листья – средней величины, пальчатодольчатой формы. Форма главной дольки куполовидная. Окраска светло-зеленая с густым опушением. Имеются листовые нектарники и госсипольные железки.

Цветок – средней величины, лепестки светло-кремовой окраски, без антоцианового пятна у основания. Прицветники сердцевидной формы, с 8-10 зубцами. Пыльца имеет желтую окраску.

Коробочка – яйцевидная, 4-5 створчатая, поверхность коробочки гладкая, светло-зеленая, с госсипольными железками.

Линия Л-476 выделена из коллекционного образца Л-1440 лаборатории Генетики иммунитета НИИССХ путем самоопыления и отбора. Характеризуется сплошным подпушком семян и наличием волокна. Волокно белое (рис. 3).

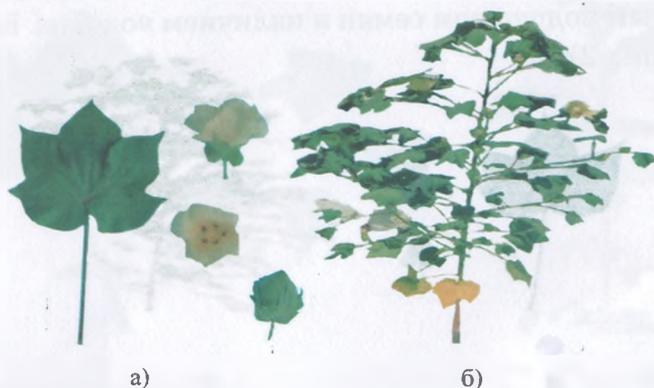


Рис. 3. а) форма листа, окраска лепестка и наличие антоцианового пятна у основания цветка, форма прицветника б) куст

Куст – конусовидный, среднеоблиственный. Симподиальные ветви неопредельного I-II типа, моноподиальных ветвей 1-2.

Стебель – неполегающий, зеленый со слабым опушением. Высота главного стебля 90-100 см. Имеются госсипольные железки.

Листья – средней величины, пальчатодольчатой формы. Форма главной дольки куполовидная. Окраска светло-зеленая со слабым опушением. Имеются листовые нектарники и госсипольные железки.

Цветок – средней величины. Лепестки желтые с антоциановым пятном у основания. Прицветники сердцевидной формы с зубцами. Окраска пыльца кремовая.

Коробочка – яйцевидная, 4-5 створчатая. Поверхность коробочки гладкая, окраска светло-зеленая с госсипольными железками.

Линия Л-480 выделена путем самоопыления и отбора среди растений линии Л-476. По морфологическому описанию сходна с этой линией, но отличается характером генетической детерминации «наличия-отсутствия» антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Линия Л-477 выделена из коллекционного образца № 389103 САФВНИИРа путем самоопыления и многолетнего отбора. Характеризуется сплошным подпушком семян и наличием волокна. Волокно белое (рис. 4).

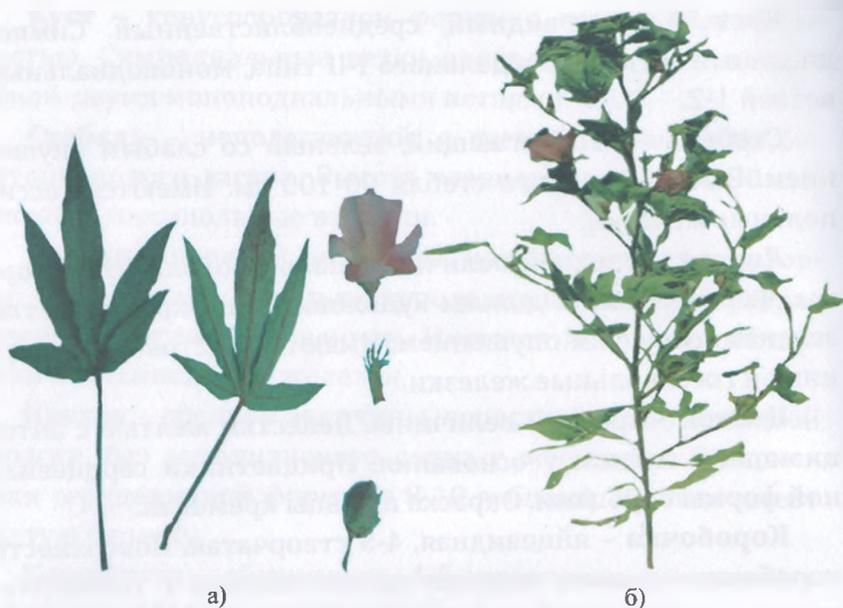


Рис. 4. а) окраска растения, форма листа, отсутствие нектарников, окраска лепестка и пыльцы, форма прицветника
б) куст

Куст – конусовидной формы, облиственность средняя, симподиальные ветви неопредельного II типа, имеются 1-2 моноподиальные ветви.

Стебель – неполегающий, со слабым опушением. Высота главного стебля 90-100 см. Антоциановая окраска ярко выражена и равномерно распределена по главному стеблю. Имеются госсипольные железки.

Листья – мелкие, пальчаторассеченной формы. Форма главной доли листа ланцетовидная. Имеют слабую антоциановую окраску с интенсивным выражением на жилках, отсутствуют листовые нектарники.

Цветок – средней величины. Лепестки с антоциановой окраской, без антоцианового пятна у основания. Прицветники – мелкие, узкой формы.

Пыльца имеет слабо выраженную антоциановую окраску.

Коробочка – яйцевидная с 4-5 створками. Поверхность коробочки гладкая, железистая, с антоциановой окраской средней интенсивности.

Линия Л-479 выделена из коллекционного образца № 390543 САФВНИИРа путем самоопыления и отбора. Характеризуется сплошным подпушком семян и наличием волокна. Волокно белое (рис. 5).



Рис. 5. а) форма листа, наличие нектарников, окраска лепестка, форма прицветника, отсутствие госсипольных железок на коробочке б) куст

Куст – компактный, конусообразной формы. Облиственность средняя, симподиальные ветви непердельного II типа, с 1-2 моноподиальными ветвями.

Стебель – неполегающий, зеленый со слабым опушением, без антоцианового загара. Высота главного стебля 80-90 см. Отсутствуют госсипольные железки.

Листья – крупные с крупными черешками, пальчато-дольчатой формы,

форма главной дольки листа куполовидная. Окраска светло зеленая, без госсипольных железок. Имеются листовые нектарники.

Цветок – крупный. Лепестки светло кремовой окраски, без антоцианового пятна у основания лепестков. Прицветники сердцевидной формы. Окраска пыльцы светло кремовая.

Коробочка – крупная, яйцевидная, 4-5 створчатая. Поверхность коробочки гладкая, светло зеленая без госсипольных железок.

Линия Л-501 получена путем самоопыления и отбора из спонтанного мутанта Азербайджан-50, выявленного среди сортовой популяции Акстафа-43 в АзНИХИ. Характеризуется сплошным подпушком семян и наличием волокна. Волокно белое (рис. 6).



Рис. 6. а) форма листа, окраска лепестка, форма прицветника б) куст

Куст – колонкообразный, карликовый. Карликовость наступает в начале цветения за счет фасциации точки роста, которая заканчивается образованием 2-3 плодовых ветвей. Симподиальные ветви неопредельного I-II типа.

Стебель – прямостоячий, среднеопушенный, верхушка стебля напоминает гребешковидную структуру. Высота растений 50-60 см. Имеются госсипольные железки.

Листья – мелкие, цельные (округлые). Окраска светло зеленая. Имеются листовые нектарники и госсипольные железки.

Цветок – маленький, лепестки светло кремовой окраски без антоцианового пятна у основания лепестков. Прицветники мелкие, сердцевидной формы. Окраска пыльцы светло кремовая.

Коробочка – мелкая, шаровидная с тупым носиком, 4-5 створчатая. Поверхность мелкоямчатая, железистая. Окраска светло зеленая.

Методика исследований была определена с учётом особенностей биологии цветения и оплодотворения объекта исследования – хлопчатника, который относится к факультативно самоопыляющимся растениям. В зависимости от концентрации насекомых - опылителей и от климатических условий у хлопчатника имеет место от 2-3 до 29 % перекрестного опыления.

В связи с отмеченным, в работе были применены следующие методические требования:

В качестве объекта исследований были использованы гомозиготные по изучаемым признакам изогенные линии генетической коллекции.

Генетический анализ наследования качественных признаков проводился на основе изучения межлинейных гибридов F_1 , F_2 , F_3 , а также беккросс гибридов F_b .

На всех этапах генетического анализа, как на родительских линиях, так и на гибридных поколениях, в том числе в пределах всех фенотипических классов расщепления, проводилось самоопыление с последующим анализом их потомства.

Генетический анализ гибридных поколений с применением этой методики продолжался до выделения линий с разным гомозиготным сочетанием аллельных и неаллельных генов изучаемых качественных признаков родительских линий хлопчатника.

Для обозначения гомозиготных по изучаемым признакам линий генетической коллекции приняли термин «изогенная линия» [9, 10, 11, 12]. В некоторых публикациях имеется недопонимание генотипического и фенотипического отличия таких генетических терминов как «изогенная линия» и «аналог изогенных линий». Этот вопрос прекрасно освещен в учебном пособии С.С. Замотайлова и А.М.Бурдуна [16].

Термин «гибридная линия» также как и «аутбредная линия» отражает только метод гибридизации принятых для их получения и они не отражают генетическую сущность, т.е. генотип этих линий. Термин «гибридная линия» в литературе наиболее часто употребляется применительно к линиям, полученных путем многолетнего опыления у перекрестноопыляющихся растений.

В течение исследований на экспериментальном участке обеспечивались оптимальные агротехнические условия для нормального роста и развития опытных растений.

Для изучения расщепления по качественным признакам были заэтикетированы все растения F_2 , F_3 и F_B и проведены соответствующие записи в этикетках. Осенью производился сбор хлопка-сырца с каждого растения по отдельности. В лабораторных условиях определяли характер расщепления изученных качественных признаков.

Представители каждого фенотипического класса F_2 были изучены в F_3 как отдельные семьи.

Статистический анализ расщепления признака проводили с помощью критерия соответствия χ^2 (хи-квадрат). Показатель вероятности определяли по таблице Фишера [14].

При изучении наследования формы листовой пластинки нами была применена классификация Абзалова М.Ф., Фатхуллаевой Г.Н. [3].

- 1) цельная (округлая, яйцевидная, ланцетовидная);
- 2) трехлопастная;
- 3) трехраздельная;
- 4) трехрассеченная;
- 5) пальчатодольчатая;
- 6) пальчатораздельная;
- 7) пальчаторассеченная.

В наших работах применялась символика генов, предложенная Мусаевым Д.А. [20], Endrizzi J.E., Turcotte E.L., Kohel R. [48], Абзаловым М.Ф., Фатхуллаевой Г.Н. [3]:

In¹ - in¹ – integri (цельный), **I** – leaf (лист).

O₁ - o₁ – okra (рассеченный).

S - s - s – sympodia (плодовая ветвь).

R_p - r_p – red (antocian) plant (антоциановая окраска растений).

R^v_{st} - r^v_{st} – red stem and red vein leaf (антоциановая окраска стебля и жилкования листа).

Y₁ - y₁ – yellow petals (желтая окраска лепестка).

P₁ - p₁ – pollen color (окраска пыльцы).

R₂ - r₂, R₂^{ps} - r₂^{ps} – red petal spot (антоциановое пятно у основания лепестка).

Fg - fg – frego (узкая форма прицветника).

Ne₁ - ne₁, Ne₂ - ne₂ – nectariless (нектарники).

Gl₁ - gl₁ – gossypol glands) – госсипольные железки.

Глава 2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИБРИДОВ ПО КАЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ ПРИ МОНОГИБРИДНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

Проанализировано наследование таких качественных признаков как тип симподия, форма листовой пластинки, антоциановая окраска растения, форма прицветника, окраска лепестка, наличие-отсутствие антоцианового пятна у основания лепестка, окраска пыльцы и т.д.

На изогенных линиях генетической коллекции с альтернативным выражением признаков осуществлены специальные опыты по изучению генетической структуры соответствующих признаков. В результате анализа гибридных растений, полученных ранее от скрещивания линий Л-3 и Л-47 выделены в гомозиготном состоянии линии со всеми 16 возможными сочетаниями маркерных признаков (рис.7).

Генотип	ФЕНОТИП			Генотип	ФЕНОТИП		
	ПЯТЧАТОРАСЧЕТНАЯ ИЛИ ШИРОКАЯ ПАЛЬЧАТАЯ ФОРМА ЛИСТА	ТИП СИМПОДИИ	ОКРАСКА ВОЛОКНА		ОКРАСКА РАСТЕНИЯ И ФОРМА ЛИСТА	ТИП СИМПОДИИ	ОКРАСКА ВОЛОКНА
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$r^1 r^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$r^1 r^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$r^1 r^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$r^1 r^1 S^1 B^1 L^1$			
$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$				$R^1 R^1 S^1 B^1 L^1$			

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

Рис. 7. Генетическая коллекция хлопчатника по качественным признакам

2.1 Генетический анализ гибридов по окраске растений

По имеющимся литературным данным [55], у старосветских видов хлопчатника установлено шесть серий (R, R^1, R^2, R^3, R^4 и R^5) аллеломорфов антоциана, захватывающих разные органы растения и проявляющихся как результат взаимодействия серии множественных аллеломорфов. Harland предложил символику генов антоциановой пигментации и классифицировал их фенотипическое про-

явление по органам. Рассматривая с точки зрения эволюции антоциановую пигментацию у новосветских видов хлопчатника, Stephens предложил генные локусы, а также их фенотипический эффект. *Kohel* ген, ответственный за антоциановую окраску растения R_1 относит к III группе сцепления, а ген R_2 , контролирующей антоциановое пятно у основания лепестков цветка – к I группе сцепления.

По литературным данным антоциановая окраска растений контролируется двумя генами: первый ген R_1 – описан *Kohel* R. [57], ген R_p – Мусаевым Д.А. [20] и контролирует сплошную пигментацию растения, второй ген – R_{st}^v , описанный Абзаловым М.Ф. и Фатхуллаевой Г.Н. [4, 7, 35], обуславливает развитие антоциана на стебле, на жилках листовой пластинки, на цветках хлопчатника (рис. 8).



Рис.8. Наследование окраски растения и формы листовой пластинки хлопчатника вида *G. hirsutum* L. $R_p R_p$ – антоциановая (красная) окраска растения; $R_p rp$ – промежуточная окраска растения; $rp rp$ – зелёная окраска растения. $O_1 O_1$ – пальчаторассеченная форма листа; $O_1 o_1$ – пальчатораздельная форма листа; $o_1 o_1$ – пальчатодольчатая форма листа

Исходными родительскими формами послужили изо-генные линии генетической коллекции хлопчатника *G. hirsutum* L. Их по фенотипу изучаемого признака можно было распределить на две группы:

1) Линия Л-477 характеризовалась антоциановой окраской растений.

2) Линии Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 обладали зеленой окраской растений.

Данные линии скрещивались в следующих пяти комбинациях: Л-477 x Л-110, Л-477 x Л-475, Л-477 x Л-479, Л-480 x Л-477 и Л-477 x Л-501.

Гибриды F₁, полученные от всех комбинаций скрещиваний, характеризовались промежуточной окраской растений.

В F₂ по окраске растений происходит расщепление с выделением трех фенотипических классов: растения с антоциановой окраской, растения с промежуточной и растения с зеленой окраской.

Соотношение этих классов 1:2:1 и полученные данные близки к теоретически ожидаемому (табл. 1).

Таблица 1
Наследование окраски растений в F₁, F₂ и F_B

Материал	n	Окраска растений			Соотношение	χ ²	P
		антоциановая	Промежуточная	зеленая			
Л-477	100	100	0	0			
F ₁ Л-477 x Л-110	90	0	90	0			
F ₂ Л-477 x Л-110	422	92	224	106	1:2:1	2,531	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-110)x Л-110	312	0	156	156	1:1	0,00	1,00
Л-110	112	0	0	112			
Л-475	100	0	0	100			
F ₁ Л-477 x Л-475	100	0	100	0			
F ₂ Л-477 x Л-475	598	149	307	142	1:2:1	0,592	0,80-0,50
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	34	32	0	1:1	0,060	0,95-0,80
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-475	69	0	32	37	1:1	0,362	0,80-0,50
Л-479	51	0	0	51			

F ₁ Л-477 x Л-479	46	0	46	0			
F ₂ Л-477 x Л-479	360	81	191	88	1:2:1	1,617	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-479)x Л-479	108	0	60	48	1:1	1,332	0,50-0,20
Л-480	60	0	0	60			
F ₁ Л-480 x Л-477	90	0	90	0			
F ₂ Л-480 x Л-477	566	150	280	136	1:2:1	0,756	0,80-0,50
Л-501	55	0	0	55			
F ₁ Л-477 x Л-501	50	0	50	0			
F ₂ Л-477 x Л-501	340	66	175	99	1:2:1	6,699	0,05-0,01
F _B (Л-477xЛ-501)x Л-501	112	0	50	62	1:1	1,286	0,50-0,20

При объединении растений F₂ с антоциановой и промежуточной окраской в один класс в F₂ образуется два фенотипических класса: окрашенные растения и зеленые растения. Соотношение этих классов близко к теоретически ожидаемому 3:1 (табл. 2).

Полученные нами данные показывают, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию генов, контролирующих окраску растений, то есть растения исходной линии Л-477 по этому признаку имеют генотип - r_pr_pR^v_{st}R^v_{st} [4], а растения линий - Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л- 501 - r_pr_pr^v_{st} r^v_{st}.

Таблица 2

Наследование окраски растений в F₂

Материал	n	Окраска растений		Соотношение	χ ²	P
		антоциановая + промежуточная	зеленая			
Л-477 x Л-110	422	316	106	3:1	0,003	0,99-0,95
Л-477 x Л-475	598	456	142	3:1	0,50161	0,50-0,20
Л-477 x Л-479	360	272	88	3:1	0,0592	0,95-0,80
Л-477 x Л-501	340	241	99	3:1	3,0744	0,20-0,05
Л-480 x Л-477	566	430	136	3:1	0,2850	0,80-0,50

Следовательно, родительские линии различаются по аллельному состоянию только одного гена ($R^{v_{st}} - r^{v_{st}}$).

Гибриды F_1 являются гетерозиготами по этому же гену - $r^p r^p R^{v_{st}} r^{v_{st}}$.

На отдельных комбинациях скрещиваний был произведен беккросс. Так, при возвратном скрещивании растений F_1 (Л-477 x Л-475) с доминантной родительской формой Л-477, то полученные беккроссированные растения делятся на два класса: растения с антоциановой окраской и растения с промежуточной окраской. Соотношение феноклассов равно 1:1 (табл. 1).

При возвратном скрещивании растений F_1 комбинации Л-477x Л-110, Л-477x Л-475, Л-477 x Л-479, Л-477 x Л-501 соответственно с рецессивными родительскими формами - Л-110, Л-475, Л-479, Л-501, особи F_2 также делятся на два класса: растения с промежуточной окраской и растения с зеленой окраской. Соотношение этих двух групп фенотипического расщепления в F_2 равно 1:1 (табл. 1).

Таким образом, анализ полученных данных показывает, что в указанных комбинациях скрещивания окраска растений наследуется моногенно при неполном доминировании данного признака.

2.2 Генетический анализ гибридов по форме листа

Как показывает анализ литературы по наследованию признака формы листа [2, 3, 15, 19, 21, 22, 31, 45, 47, 52, 56, 61, 66, 68, 70] пальчаторассеченная и пальчатодольчатая формы детерминируются аллельным состоянием одного гена, причем пальчаторассеченность является полудоминантным признаком (рис. 9).

НАСЛЕДОВАНИЕ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У ХЛОПЧАТНИКА

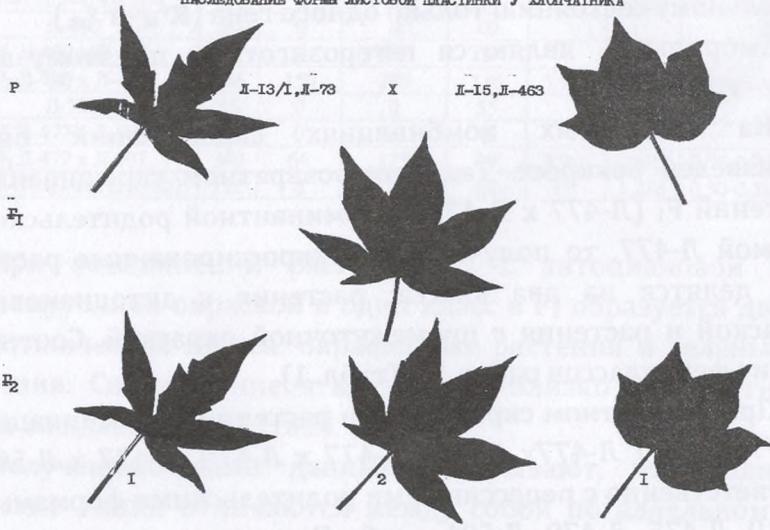


Рис. 9. Наследование формы листовой пластинки хлопчатника вида *G. hirsutum* L.

Абдуллаев А.А. [1] у гибридов F_1 (*palmeri* x *marie-galante*) по форме листа наблюдал неполное доминирование пальчаторассеченности листьев *palmeri*. В F_2 были получены расщепления по форме листа и по характеру их разрезанности. Гибридные растения по признаку формы листа в F_2 расщеплялись как по фенотипу, так и по генотипу в соотношении близком 1:2:1.

Мусаевым Д.А. [20] установлено, что признак «наличие дополнительных лопастей» (крупных зубцов) на главной дольке пальчато-рассеченных листьев контролируется взаимодействием гена $O_1 - o_1$ и двух дополнительных генов $O_{11} - o_{11}$ и $O_{12} - o_{12}$, функционирующих по типу полимерии. Полимерные гены функционируют при наличии в генотипе доминантных аллелей основного гена - O_1 . Рecess-

сивная гомозиготность по гену $O_1 - o_1$ полностью блокирует их действие и в последствии чего на фоне пальчатодольчатой формы листовой пластинки дополнительные лопасти не развиваются. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. [2, 3] путем самоопыления и отбора из мутантной формы Аз-50 выделили линию И-501 гомозиготную по признаку - цельнокрайная форма листа. На основе анализа двух комбинаций скрещивания - пальчатодольчатый х цельнокрайный и пальчаторассеченный х цельнокрайный, авторами установлено, что в первой комбинации имеет место моногенный, а во второй - дигенный характер различий исходных родительских линий по форме их листовой пластинки. На основе анализа данных по F_1 , F_2 и F_B авторы установили, что форма листовой пластинки у хлопчатника *G. hirsutum* L. контролируется взаимодействием не менее чем двух неаллельных генов: 1) ген цельнокрайности - $In^1 - in^1$; 2) ген рассеченнолистности (пальчаторассеченный) - $O_1 - o_1$. Их двойной рецессив ($in^1in^1o_1o_1$) обуславливает пальчатодольчатую форму листа. В их функционировании наблюдается следующая соподчиненность: при доминантной гомозиготности гена In^1 второй ген - O_1 , независимо от аллельного состояния, не функционирует и лист имеет цельнокрайную форму. При рецессивной гомозиготности гена In^1 (in^1in^1) начинает функционировать ген - O_1 . Ген O_1 при доминантном гомозиготном состоянии обуславливает развитие пальчаторассеченной, в гетерозиготном - пальчатораздельной формы листьев (рис.10).

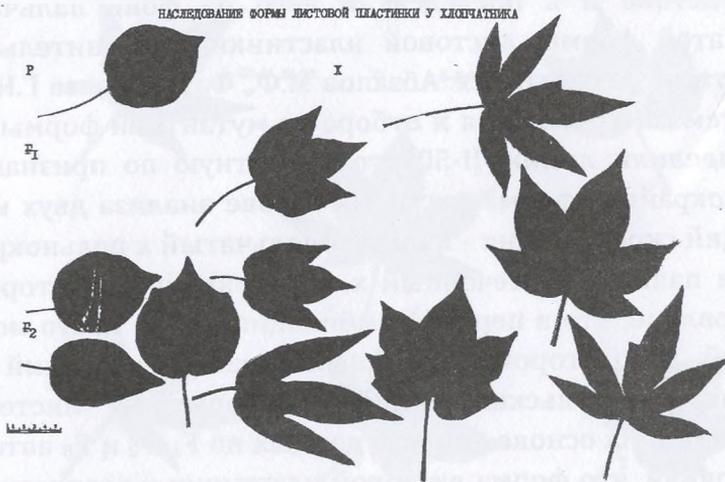


Рис. 10. Наследование формы листовой пластинки хлопчатника вида *G. hirsutum* L.

Абзалов М.Ф. [6] установил, что ген In^1 (цельнокрайний лист) в доминантном гомозиготном состоянии блокирует функцию гена $O_1 - o_1$ (рассеченный тип листа), а также, что при сочетании этого гена с рецессивными аллелями гена типа плодовых ветвей (In^1In^1ss) в межфазном периоде бутонизация - цветение блокирует рост главного стебля путем фасциации конуса нарастания (рис. 11).

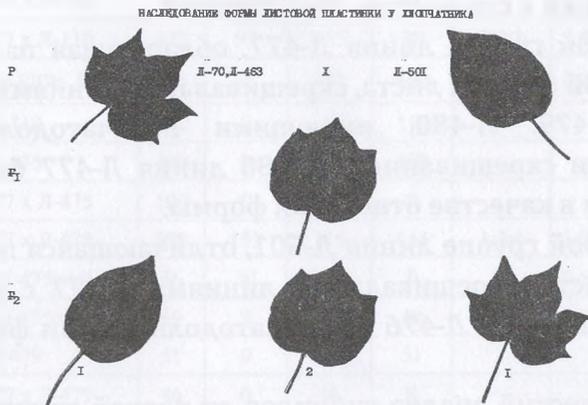


Рис. 11. Наследование формы листовой пластинки хлопчатника вида *G. hirsutum* L.

Омельченко М.В., Абдуллаев А.А. и др. [31] отмечают, что при скрещивании дикой формы *var. nov. Mauer palmeri* (пальчаторассеченная форма листа) с сортом 108-Ф (пальчатодольчатая форма листа) в F₂ идет расщепление по форме листа с выделением трех феноклассов (пальчаторассеченная: пальчатораздельная: пальчатодольчатая) с соотношением 1:2:1.

Таким образом, анализ литературных данных, касающихся наследования формы листовой пластинки, показывает, что в пределах рода *Gossypium* наблюдается большой полиморфизм по данному признаку и генетический контроль их осуществляется относительно сложным комбинированным взаимодействием ряда аллельных и неаллельных генов [32, 53, 60, 65].

Растения линии Л-477 имеют пальчаторассеченную форму листа, а линии - Л-110, Л-475, Л-476, Л-479, Л-480 - пальчатодольчатую форму листа. Линия Л-501 характеризовалась цельной формой листа. Генетическому анализу

подвергались гибриды, полученные от скрещивания указанных линий в следующих двух группах.

В первой группе линия Л-477, обладающая пальчато-рассеченной формой листа, скрещивалась с линиями Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, имеющими пальчатодольчатые листья. При скрещивании с Л-480 линия Л-477 была использована в качестве отцовской формы.

Во второй группе линия Л-501, отличающаяся цельной формой листа, скрещивалась с линиями Л-477 с пальчаторассеченными и Л-476 с пальчатодольчатыми формами листьев.

Генетический анализ гибридов от первой группы комбинации скрещивания.

Гибриды F₁, полученные от скрещивания линии Л-477 с линиями Л-110, Л-475, Л-479, характеризовались пальчатораздельной (промежуточной) формой листа. Аналогичная картина наблюдалась и у гибридов F₁ комбинации Л-480 x Л-477.

В F₂ по форме листовой пластинки происходит расщепление с выделением трех фенотипических классов:

- растения с пальчаторассеченной формой листа;
- растения с пальчатораздельной формой листа и
- растения с пальчатодольчатой формой листа.

Соотношение показателей частот фенотипических классов составило 1:2:1 и полученные данные соответствуют теоретически ожидаемому (табл. 3).

Таблица 3

Наследование формы листовой пластинки в F₁, F₂ и F_B

Материал	n	Форма листа			Соотношение	χ^2	P
		п/расс.	п/разд.	п/дол.			
Л-477	100	100	0	0			

F ₁ Л-477 x Л-110	90	0	90	0			
F ₂ Л-477 x Л-110	422	97	235	90	1:2:1	5,6918	0,20-0,05
F _B (Л-477xЛ-110)x Л-110	312	0	152	160	1:1	0,2050	0,80-0,50
Л-110	112	0	0	112			
Л-475	100	0	0	100			
F ₁ Л-477 x Л-475	100	0	100	0			
F ₂ Л-477 x Л-475	598	139	316	143	1:2:1	1,9865	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	30	36	0	1:1	0,5454	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-475	69	0	37	32	1:1	0,3623	0,80-0,50
Л-479	51	0	0	51			
F ₁ Л-477 x Л-479	46	0	46	0			
F ₂ Л-477 x Л-479	360	92	181	87	1:2:1	0,1499	0,95-0,80
F _B (Л-477xЛ-479)x Л-479	108	0	59	49	1:1	0,9259	0,50-0,20
Л-480	60	0	0	60			
F ₁ Л-480 x Л-477	90	0	90	0			
F ₂ Л-480 x Л-477	566	136	282	148	1:2:1	0,5157	0,80-0,50

При объединении растений с пальчаторассеченной формой и пальчатораздельной в один класс в F₂ образуется два фенотипических класса: растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и пальчатодольчатой формой листа. Соотношение этих классов близко теоретически ожидаемому (3:1) (табл. 4).

Таблица 4

Наследование формы листовой пластинки в F₂

Материал	n	n/расс.+n/разд.	n/дол.	соотноше ние	χ^2	P
F ₂ Л-477 x Л-110	422	332	90	3:1	3,0362	0,20-0,05
F ₂ Л-477 x Л-475	598	455	143	3:1	0,3768	0,80-0,50
F ₂ Л-477 x Л-479	360	273	87	3:1	0,1333	0,80-0,50
F ₂ Л-480 x Л-477	566	418	148	3:1	0,3980	0,80-0,50

Анализ полученных нами данных показывает, что родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию генов, обуславливающих форму листовой пластинки. Растения родительской линии Л-477 по этому признаку имеют генотип – $in'in'O_1O_1$, а растения линий - Л-110, Л-475, Л-479, Л-480 – $in'in'o_1o_1$. Гибриды F_1 – $in'in'O_1o_1$.

Анализ растений F_B . При беккроссе (Л-477 x Л-475) x Л-477 в их потомстве по форме листа получено расщепление на два фенотипических класса: растения с пальчаторассеченной формой листа и растения с пальчатораздельной формой листа. Их соотношение 1:1 (табл. 3).

При скрещивании растений F_1 комбинации Л-477 x Л-110, Л-477 x Л-475, Л-477 x Л-479 соответственно с линиями Л-110, Л-475 и Л-479 полученные особи также делятся на два класса: растения с пальчатораздельной формой и растения с пальчатодольчатой формой листа. Соотношение фенотипических классов близко к 1:1 (табл. 3).

Таким образом, анализ данных F_2 и F_B показывает, что форма листовой пластинки у изученных нами комбинаций наследуется моногенно. При этом проявляется характер неполного доминирования пальчаторассеченной формы над пальчатодольчатой формой листа.

Генетический анализ гибридов от второй группы комбинаций скрещивания. Из этой группы в первом варианте линия Л-476 с пальчатодольчатой формой листа была скрещена с линией Л-501 имеющая цельную форму листа.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий характеризовались трехлопастной формой листа.

В F_2 происходит расщепление по форме листа с выделением трех фенотипических классов:

- растения с цельной формой листа;
- растения с трехлопастной формой листа и

– растения с пальчатодольчатой формой листа.

Соотношение фенотипических классов близко к 1:2:1 (табл. 5).

Таблица 5

Наследование формы листовой пластинки в F₁, F₂ и F_B

Материал	n	Форма листа							Соотноше- ние	χ^2	P
		цельная	т/расс.	т/разд.	т/лоп.	п/расс.	п/разд.	п/лоп.			
Л-476	57	0	0	0	0	0	0	0	57		
F ₁ Л-476 x Л-501	53	0	0	0	53	0	0	0			
F ₂ Л-476 x Л-501	498	123	0	0	246	0	0	129	1:2:1	0,217	0,95-0,80
Л-501	55	55	0	0	0	0	0	0			
F ₁ Л-477 x Л-501	50	0	0	50	0	0	0	0			
F ₂ Л-477 x Л-501	340	82	36	80	49	18	54	21	4:2:4:2:1:2:1	5,999	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-501) x Л-501	112	67	0	23	22	0	0	0	2:1:1	4,339	0,20-0,05
Л-477	100	0	0	0	0	100	0	0			

Полученные данные показывают, что родительские линии по изучаемому признаку имеют моногенное различие и цельная форма неполно доминирует над пальчатодольчатой формой листа.

Переходя к генетическому анализу наследования формы листа в этой комбинации скрещивания, следует сравнительно охарактеризовать генотипы их исходных родительских линий гибридов от первой группы комбинаций скрещивания. В обоих случаях наследование по форме листа происходит по моногенной схеме. Такой результат объясняется тем, что их родительские линии имеют моногенное различие за счет аллельного состояния одного

из двух неаллельных генов, контролирующих разные формы листовой пластинки у хлопчатника.

Их генотипы можно представить в следующем виде:

– линия с пальчаторассеченной формой листа – $in'in^1O_1O_1$ x линия с пальчатодольчатой формой листа – $in'in^1o_1o_1$;

– линия с пальчатодольчатой формой листа – $in'in^1o_1o_1$ x линия с цельной формой листа – $In^1In^1o_1o_1$.

При скрещивании линии Л-477 (пальчаторассеченная форма листа) с линией Л-501 (цельная форма листа) в их потомстве по форме листа наблюдалась следующая картина расщепления.

Гибриды F_1 (Л-477 x Л-501) характеризовались трехраздельной формой листа.

В F_2 происходит сложное расщепление по изучаемому признаку и выделяются семь фенотипических классов:

- растения с цельной формой листа;
- растения с трехрассеченной формой листа;
- растения с трехраздельной формой листа;
- растения с трехлопастной формой листа;
- растения с пальчаторассеченной формой листа;
- растения с пальчатораздельной формой листа;
- растения с пальчатодольчатой формой листа.

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому (4:2:4:2:1:2:1) (табл. 5).

При беккроссе (Л-477 x Л-501) x Л-501 в их потомстве по форме листа получено расщепление на три фенотипических класса: растения с цельной формой листа; растения с трехраздельной формой листа и растения с трехлопастной формой листа. Их соотношение 2:1:1 (табл. 5).

На основе генетического анализа закономерностей фенотипического расщепления в F_2 по форме листа можно

прийти к выводу о том, что исходные родительские линии гибридов этой комбинации скрещивания имеют дигенное различие и обладают следующими генотипами: Л-477 – $in^1in^1O_1O_1$, Л-501 – $In^1In^1o_1o_1$. Поэтому гибриды F_1 являются дигетерозиготами и обладают генотипом – $In^1in^1O_1o_1$. В F_2 происходит дигенное расщепление по генам $In^1 - in^1$, $O_1 - o_1$.

Таким образом, наши данные по генетическому анализу F_1 и F_2 изученных комбинаций скрещивания, полностью подтверждают концепцию Абзалова М.Ф. и Фатхуллаевой Г.Н. о дигенном контроле формы листа у хлопчатника.

2.3 Генетический анализ гибридов по признаку «наличие - отсутствие» листовых нектарников

Одной из немногочисленных работ по генетике листовых нектарников являются работы Holder D.S., Jenkins J.N., and Maxwell F.G. [54] и ими установлено, что гены ne_1 и gl_2 находятся в одной группе сцепления, а гены ne_2 и gl_3 в другой.

Турабеков Ш., Мусаева С. [43], изучая наследование признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников при скрещивании линии Л-477 (отсутствие листовых нектарников) с линиями Л-453, Л-454 Л-478 (наличие листовых нектарников) показали, что родительские линии по анализируемому признаку имеют дигенное различие.

Растения линии Л-477 характеризовались отсутствием, а линии Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 наличием листовых нектарников.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания Л-477 с линиями Л-110, Л-475, Л-479, Л-501 характеризовались наличием листовых нектарников. Аналогичная картина наблюдалась и у гибридов F_1 комбинации Л-480 x Л-477.

В F₂ по признаку «наличие - отсутствие» листовых нектарников наблюдалось расщепление с выделением двух фенотипических классов: растения с наличием листовых нектарников и растения без нектарников.

Однако, по соотношению частот этих фенотипических классов гибриды F₂ можно было разделить на 2 четко различающиеся группы. В первую группу были включены гибриды F₂, полученные от скрещивания четырех комбинаций скрещивания, у которых соотношение фенотипических классов равно 15:1. В эту группу были включены гибриды F₂ (Л-477 x Л-110), F₂ (Л-477 x Л-475), F₂ (Л-477 x Л-479) и F₂ (Л-480 x Л-477). Во вторую группу был включен гибрид F₂ одной комбинации скрещивания (Л-477 x Л-501), у которого соотношение фенотипических классов в F₂ было 3:1 (табл. 6).

Таблица 6
Наследование признака «наличие – отсутствие» листовых нектарников.

Материал	n	Наличие нектарников	Отсутствие нектарников	Соотношение	χ^2	P
Л-477	100		100			
F ₁ Л-477 x Л-110	90	90	0			
F ₂ Л-477 x Л-110	422	395	27	15:1	0,0157	0,99-0,95
F _B (Л-477xЛ-110)x Л-100	312	312	0	1:0	0,00	1,00
Л-110	112	112	0			
Л-475	100	100	0			
F ₁ Л-477 x Л-475	100	100	0			
F ₂ Л-477 x Л-475	598	562	36	15:1	0,0538	0,95-0,80
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	52	14	3:1	0,5202	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-475	69	69	0	1:0	0,00	1,00
Л-479	51	51	0			
F ₁ Л-477 x Л-479	46	46	0			
F ₂ Л-477 x Л-479	360	330	30	15:1	2,6666	0,20-0,05
F _B (Л-477xЛ-479)x Л-479	108	108	0	1:0	0,00	1,00
Л-476	57	57	0			
F ₁ Л-476 x Л-477	90	90	0			
F ₂ Л-476 x Л-477	566	529	37	15:1	0,0795	0,80-0,50
Л-501	55	55	0			
F ₁ Л-477 x Л-501	50	50	0			

F_1 Л-477 x Л-501	340	257	83	3:1	0,0626	0,95-0,80
F_2 (Л-477xЛ-501) x Л-501	112	112	0	1:0	0,00	1,00

По литературным данным у вида *G. hirsutum* L. этот признак имеет дигенный контроль и отсутствие листовых нектарников обуславливается гомозиготным состоянием двух рецессивных аллелей генов-**ne₁ne₁ne₂ne₂** [36, 63].

Переходим теперь к генотипическому анализу фенотипического расщепления, установленного нами в пределах выше отмеченных двух групп в F_2 по анализируемому признаку. Ещё раз отметим, что у гибридов F_2 , включенных в первую группу, по фенотипу наблюдалось расщепление на классы с соотношением 15 растений с наличием листовых нектарников: 1 растение без нектарников.

Анализ беккроссированных растений показал: когда F_1 (Л-477 x Л-475) возвратно скрещивались с рецессивным родителем - Л-477, в их потомстве по признаку «наличие - отсутствие» листовых нектарников наблюдались два фенотипических класса: растения с наличием нектарника и растения без нектарника. Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому (табл.6).

На основе анализа полученных данных по изучению F_2 , F_{II} считаем, что их родительские линии различались по аллельному состоянию двух генов: **Ne₁-ne₁** и **Ne₂-ne₂**. Соответственно родительские линии имеют следующие генотипы: Л-477 - **ne₁ne₁ne₂ne₂**; Л-110, Л-475, Л-476, Л-479 - **Ne₁Ne₁Ne₂Ne₂**. Гибриды F_1 являются дигетерозиготами и обладают генотипом - **Ne₁ne₁Ne₂ne₂**. В F_2 по генотипу происходит дигенное расщепление по генам **Ne₁ - ne₁, Ne₂ - ne₂**.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа *	Фенотип	Частота встречаемости
1	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2$	1	Ne_1---	наличие нектарника	15
2	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$	2			
3	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$	2			
4	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2$	4			
5	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	1			
6	$Ne_1ne_1ne_2ne_2$	2			
7	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2$	1	$ne_1ne_1Ne_2-$	без нектарника	1
8	$ne_1ne_1Ne_2ne_2$	2			
9	$ne_1ne_1ne_2ne_2$	1	$ne_1ne_1ne_2ne_2$	без нектарника	1

* только при дигенных расщеплениях признаков дан радикал генотипа

У гибридов F_2 , включенных во вторую группу, по фенотипу наблюдалось расщепление на фенотипические классы с соотношением 3 растения с нектарниками: 1 растение без нектарников.

На основе анализа полученных данных F_2 считаем, что их родительские линии различались по аллельному состоянию только одного гена: либо $Ne_1 - ne_1$ либо $Ne_2 - ne_2$. Генотипы родительских линий следующие: Л-477 – $ne_1ne_1ne_2ne_2$; Л-501 – $Ne_1Ne_1ne_2ne_2$ или $ne_1ne_1Ne_2Ne_2$. Условно будем придерживаться первого варианта генотипа – $Ne_1Ne_1ne_2ne_2$.

2.4 Генетический анализ гибридов по форме прицветника

Линия Л-477 характеризуется узкой формой прицветника - типа фрего. А линии Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 обладали сердцевидной формой прицветника. Гибри-

да F_1 , полученные от скрещивания линий Л-477 с линиями Л-110, Л-475, Л-479, Л-501 обладали сердцевидной формой прицветника. Аналогичная картина наблюдалась и у гибридов F_1 комбинации Л-480 x Л-477. Следовательно, сердцевидная форма прицветника полностью доминирует над узкой формой прицветника.

Во втором поколении происходит расщепление по форме прицветника и образуется два фенотипических класса: растения с сердцевидной формой прицветника и растения с узкой формой прицветника. Соотношение этих классов близко к теоретически ожидаемому (табл. 7).

В пределах вида *G. hirsutum* L. узкая форма прицветника обозначена символом – **fg** [35, 36, 42, 50].

Таблица 7
Наследование формы прицветника в F_1 , F_2 и F_B

Материал	n	Формы прицветника		Соотношение	χ^2	P
		сердцевидная	узкая - типа «frego»			
Л-477	100	0	100			
F_1 Л-477 x Л-110	90	90	0			
F_2 Л-477 x Л-110	422	331	91	3:1	2,6571	0,20-0,05
F_{II} (Л-477xЛ-110)x Л-100	312	312	0	1:0	0,00	1,00
Л-110	112	112	0			
Л-475	100	100	0			
F_1 Л-477 x Л-475	100	100	0			
F_2 Л-477 x Л-475	598	464	134	3:1	2,1427	0,20-0,05
F_{II} (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	36	30	1:1	0,5454	0,50-0,20
F_{II} (Л-477xЛ-475)x Л-475	69	69	0	1:0	0,00	1,00
Л-479	51	51	0			
F_1 Л-477 x Л-479	46	46	0			
F_2 Л-477 x Л-479	360	270	90	3:1	0,00	1,00
F_{II} (Л-477xЛ-479)x Л-479	108	108	0	1:0	0,00	1,00
Л-480	60	60	0			
F_1 Л-480 x Л-477	90	90	0			
F_2 Л-480 x Л-477	566	439	127	3:1	1,9811	0,20-0,05
Л-501	55	55	0			
F_1 Л-477 x Л-501	50	50	0			
F_2 Л-477 x Л-501	340	247	93	3:1	1,0039	0,50-0,20
F_{II} (Л-477xЛ-510)x Л-501	112	112	0	1:0	0,00	1,00

Анализ полученных данных показывает, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена, контролирующего форму прицветника. Исходная линия Л-477 имеет генотип – **fgfg**, а линии – Л-110, Л-475, Л-479, Л-480 и Л-501 – **FgFg**. Гибриды F_1 – **Fgfg**.

Растения F_2 по генотипу расщепляются на три класса с соотношением к **1FgFg: 2Fgfg: 1fgfg**.

Монофакторальный характер детерминации этого признака подтверждается и данными беккросса.

При беккроссе (Л-477 х Л-475) х Л-477 в их потомстве по форме прицветника получено расщепление на два фенотипических класса: растения с сердцевидной формой прицветника и узкой формой прицветника. Их соотношение 1:1 (табл. 7). А при скрещивании растений F_1 комбинаций Л-477 х Л-110, Л-477 х Л-475, Л-477 х Л-479, Л-477 х Л-501 соответственно с доминантными родителями – Л-110, Л-475, Л-479, Л-501 полученные все особи были с сердцевидной формой прицветника.

2.5 Генетический анализ гибридов по признаку «наличие – отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Линии Л-476, Л-480 обладают антоциановым пятном у основания лепестков цветка. Линии – Л-477 и Л-501 характеризовались отсутствием подобного пятна. Получены и изучены гибриды следующих комбинаций скрещивания: Л-476 х Л-501, Л-480 х Л-477.

Полученные нами данные показывают, что у этих двух гибридов имеет место разные типы генетического контроля этого признака. Поэтому фенотипический и генотипический анализ по изучаемому признаку представили отдельно. У гибридов комбинации скрещивания Л-476 х

Л-501 изучаемый признак характеризовался моногенным контролем. Их гибриды в F₁ характеризовались наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка.

В F₂ происходит расщепление по этому признаку с выделением двух фенотипических классов: растения с наличием антоцианового (от слабого до сильно выраженного) пятна и растения с отсутствием пятна. Соотношение этих классов близко к теоретически ожидаемому 3:1 (табл. 8).

В другой комбинации линия Л-480 скрещена с безпятнистой линией Л-477. Гибриды F₁, полученные от скрещивания этих линий также характеризовались наличием антоцианового пятна у основания лепестка.

В F₂ у них также выделены два фенотипических класса: растения с наличием антоцианового (со слабого до сильно выраженного) пятна и растения с отсутствием пятна. Однако, соотношение частот растений этих классов было близко к теоретически ожидаемому 15:1 (табл. 8).

Таблица 8

Наследование признака «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка в F₁ и F₂

Материал	n	Наличие и отсутствие пятна		Соотношение	χ^2	P
		наличие	отсутствие			
Л-476	57	57	0			
F ₁ Л-476 x Л-501	53	53	0			
F ₂ Л-476 x Л-501	498	370	128	3:1	0,1311	0,50-0,20
Л-501	55	0	55			
Л-480	60	60				
F ₁ Л-480 x Л-477	90	90	0			
F ₂ Л-480 x Л-477	566	533	33	15:1	0,1700	0,80-0,50
Л-477	100	0	100			

Следовательно, генетический контроль изучаемого признака у гибридов от комбинации Л-476 x Л-501 имеет

моногенный, а у гибридов комбинации (Л-480 x Л-477) - дигенный характер.

Используя символику генов [48] приводим генотипический анализ полученных нами данных.

У гибридов от первой комбинации скрещивания родительские линии имели моногенное различие: Л-476 – R_2R_2 , Л-501 – r_2r_2 . Их F_1 имел генотип R_2r_2 .

В F_2 произошло расщепление на генотипические классы: $1R_2R_2: 2R_2r_2: 1r_2r_2$.

У гибридов Л-480 x Л-477 родительские линии различались аллельным состоянием двух генов. Обнаруженный второй ген антоцианового пятна нами был обозначен – R_2^{ps} (red petal spot). Линии обладали генотипами: Л- 480 – $R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}$, Л-477 – $r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}$.

Гибриды F_1 являются дигетерозиготами и имеют генотип $R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}$.

В F_2 по генотипу происходит дигенное расщепление по генам $R_2 - r_2$, $R_2^{ps} - r_2^{ps}$. Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	$R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}$	1	$R_2-R_2^{ps}$	наличие антоцианового пятна	15
2	$R_2R_2R_2^{ps}r_2^{ps}$	2			
3	$R_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}$	2			
4	$R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}$	4			
5	$R_2r_2r_2^{ps}R_2^{ps}$	1	$R_2-r_2^{ps}R_2^{ps}$	отсутствие пятна	
6	$R_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}$	1	$r_2r_2R_2^{ps}$		
7	$r_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}$	2			
8	$r_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}$	2			
9	$r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}$	1	$r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}$		1

Полученные данные говорят о том, что у амфи-диплоидных видов хлопчатника качественные признаки имеют более сложную генетическую детерминацию.

2.6 Генетический анализ гибридов по окраске пыльцы

На гибридных растениях F_1 , F_2 и F_B , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-475 изучено наследование окраски пыльцы. Растения линии Л-477 характеризовались светло антоциановой окраской пыльцы, а линия Л-475 - жёлтой окраской пыльцы. Гибриды F_1 характеризовались жёлтой окраской пыльцы.

В F_2 происходит расщепление по окраске пыльцы и выделяются следующие фенотипические группы:

- растения с жёлтой окраской пыльцы;
- растения со светло антоциановой окраской пыльцы;
- растения с кремовой окраской пыльцы.

Вторая и третья фенотипические группы были нами объединены в один класс и в результате в F_2 образуются два фенотипических класса:

- растения с жёлтой окраской пыльцы,
- растения с кремовой и светло антоциановой окраской пыльцы.

Соотношение фенотипических классов соответствует 3:1 (табл. 9).

Таблица 9

Наследование окраски пыльцы в F_1 , F_2 и F_B

Материал	n	Окраска пыльцы		Соотношение	χ^2	P
		жёлтая	кремовая + светло антоциановая**			
Л-477	100	0	100**			
F_1 Л-477 x Л-475	100	100	0			
F_2 Л-477x Л-475	598	448	150***	3:1	0,002	0,99-0,95
F_B (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	34	32***	1:1	0,061	0,95-0,80
F_B (Л-477xЛ-475)x Л-475	69	69	0	1:0	0,00	1,00
Л-475	100	100	0			

Монофакториальный характер детерминации этого признака подтверждается и данными беккросса.

При беккроссе (Л-477 x Л-475) x Л-477 в потомстве по окраске пыльцы получено расщепление на два фенотипических класса: растения с жёлтой окраской пыльцы и растения с кремовой + светло антоциановой окраской пыльцы. Их соотношение 1:1 (табл. 9). А при скрещивании растений F_1 с доминантной родительской формой – Л-475, полученные все особи имели жёлтую окраску пыльцы (табл. 9).

Полученные данные по наследованию окраски пыльцы показывают, что этот признак контролируется одним геном, что согласуется с литературными данными [35, 48, 51, 69]. Ген, контролирующий проявление окраски пыльцы обозначен символом – $P_1 - p_1$.

Наши данные показывают, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена. Родительская линия Л-477 имеет генотип – p_1p_1 , а другая линия – Л-475 – P_1P_1 . Гибриды F_1 – P_1p_1 .

2.7 Генетический анализ гибридов по окраске лепестков цветка

Родительские линии четко различаются по окраске венчика. Так, Л-476, Л-480 характеризуются жёлтой окраской лепестка, а Л-501 – кремовой, Л-477 светло антоциановой окраской лепестка. Следует подчеркнуть, что кроме линии Л-477 (антоциановая окраска растений) все остальные линии имеют зеленую окраску растений.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания линий Л-476 с линией Л-501, характеризуются жёлтой окраской лепестков цветка.

В F_2 происходит расщепление по окраске венчика и образуется два фенотипических класса: растения с жёлтой окраской лепестка (367) и растения с кремовой окраской

лепестка (131). Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 3:1 ($\chi^2 = 0,4524$, $P=0,50-0,20$).

В другой комбинации скрещивания (Л-480 x Л-477) одна из родительских линий – Л-477 имеет светло антоциановую окраску лепестка, а другая – Л-480 – желтую окраску лепестка.

Растения F_1 , полученные от скрещивания этих линий, характеризовались желтой окраской у основания лепестков цветка и со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка.

В F_2 наблюдается расщепление по окраске лепестков цветка с выделением следующих феногрупп:

- растения с желтой окраской лепестка;
- растения с желтой окраской у основания лепестков цветка и со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка;
- растения с кремовой окраской лепестка;
- растения со светло антоциановой окраской лепестка.

Первая и вторая группы были нами объединены в первую, а третья и четвертая во второй феноклассы.

- желтой окраской лепестка + желтой окраской лепестка со светло антоциановым оттенком верхней части (419);
- кремовой + светло антоциановой окраской лепестка (147).

Соотношение фенотипических классов соответствует 3:1 ($\chi^2 = 0,2850$, $P=0,80-0,50$).

В первой комбинации скрещивания (Л-476 x Л-501) желтая окраска лепестка является полнодоминирующим признаком, а во второй (Л-480 x Л-477) – неполнодоминирующим признаком и контролируется моногенно.

По литературным данным ген, контролирующий проявление окраски лепестков цветка наследуется моногенно и обозначается символом – $Y_1 - y_1$ [18, 46, 35, 49, 58, 59].

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

2.8 Генетический анализ гибридов по типу симподия.

Тип симподиальных ветвей у хлопчатника относится к числу хозяйственно-важных морфологических признаков, в связи с чем закономерности развития и наследования типов симподиальных ветвей изучали многие исследователи (Кокуев, Harland, Дадабаев, Симонгулян, Мусаев и др.) [17, 52, 13, 40, 23, 24, 25] (рис. 12).

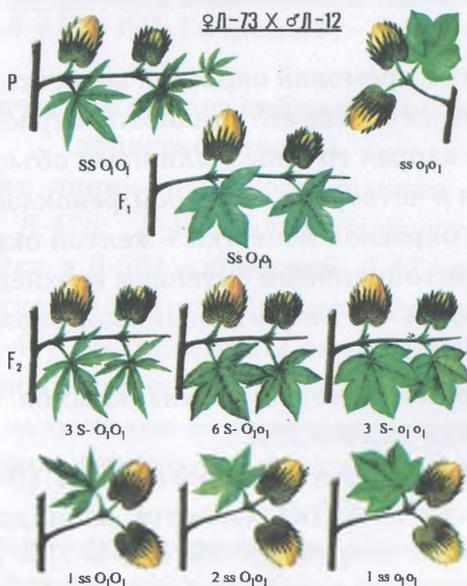


Рис.12. Наследование типа симподия ветвления и формы листовой пластинки хлопчатника вида *G. hirsutum* L.

По их данным, основные типы симподиальных ветвей *G. hirsutum* L. (непредельный и предельный) обусловлены моногенно при полном доминировании. Некоторые из упомянутых авторов (Кокуев, Мусаев и др.) предполагают возможность в наследовании типов и подтипов симподиальных ветвей у аллополиплоидного хлопчатника комплементарного, а также полимерного взаимодействия генов.

Нами установлено, что основные типы симподиальных ветвей (предельный и непредельный) действительно детерминируются одним геном и наследуются по типу полного доминирования.

На гибридных растениях F_1 , F_2 и F_B , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-110, изучено наследование типа симподия хлопчатника.

Линия Л-477 характеризуется непредельным, а линия Л-110 – предельным типом симподия.

Гибриды F_1 характеризуются непредельным типом симподия.

В F_2 происходит расщепление по типу симподия и выделяются два фенотипических класса:

- растения с непредельным типом симподия;
- растения с предельным типом симподия.

Соотношение фенотипических классов соответствует 3:1 (табл. 10).

Таблица 10

Наследование типа симподия в F_1 , F_2 и F_B

Материал	n	Тип симподия		Соотношение	χ^2	P
		непредельный	предельный			
Л-477	100	100	0			
F_1 Л-477 x Л-110	90	90	0			
F_2 Л-477 x Л-110	422	306	116	3:1	1,393	0,50-0,20
F_B (Л-477xЛ-110)x Л-110	312	176	136	1:1	5,128	0,05-0,01
Л-110	112	0	112			

При беккроссе (Л-477 x Л-110) x Л-110 получено расщепление на два фенотипических класса: растения с неопределенным типом симподия и растения с определенным типом симподия. Их соотношение 1:1 (табл. 10).

Полученные данные показывают, что тип симподия (неопределенный и определенный) контролируется моногенно и наследуется по типу полного доминирования. Ген, контролирующий данный признак, обозначен символом S-s [20]. Исходя из этого, можно полагать, что родительские линии отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена. Линия Л-477 имеет генотип SS, а линия Л-110 – ss.

2.9 Генетический анализ гибридов по «наличию - отсутствию» госсипольных железок на стебле и коробочке

Специфический пигмент хлопчатника госсипол сосредоточен в госсипольных железках, размером от 100 до 400 мкм, имеющих яйцевидно-сферическую форму [39, 64].

Госсипольные железки наблюдаются на стеблях, листьях, в цветочных почках, семенах и других органах хлопчатника. Госсипол, имея эволюционное значение, способствует устойчивости хлопчатника к различным вредителям. С этой точки зрения изучение наследования признака «наличие-отсутствие» госсипольных железок представляет как теоретический, так и практический интерес.

На гибридах F₁, F₂, и F_в, полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-479, изучено наследование «наличия - отсутствия» госсипольных железок на стебле и коробочке хлопчатника.

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

отличается отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке растения.

Гибриды F_1 характеризуются наличием госсипольных железок на стебле и коробочке растения.

В F_2 происходит расщепление по признаку «наличия-отсутствия» госсипола и выделяются два фенотипических класса:

_____ – растения с наличием госсипольных железок на стебле и коробочке;

– растения с отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке.

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 3:1 (табл. 11).

Таблица 11

Наследование признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок в F_1 , F_2 и F_B

Материал	n	Наличие - отсутствие госсипольных железок		Соотношение	χ^2	P
		наличие	отсутствие			
Л-477	100	100	0			
F_1 Л-477 х Л-479	46	46	0			
F_2 Л-477 х Л-479	360	263	97	3:1	0,7259	0,50-0,20
F_B (Л-477хЛ-479)х Л-479	108	54	54	1:1	0,00	1,00
Л-479	51	0	51			

При беккроссе (Л-477 х Л-479) х Л-479 в их потомстве по «наличию-отсутствию» госсипольных железок наблюдается расщепление на два фенотипических класса: растения с наличием госсипольных железок; растения без госсипольных железок. Их соотношение 1:1 (табл. 11).

Полученные данные показывают, что «наличие – отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке растений имеет моногенное контролирование и наследуется по типу полного доминирования. Монофакторальное контролирование признака «наличие – отсутствие» госсипольных железок подтверждается и данными бек-кросса (табл. 11).

В литературе рецессивный ген, контролирующий отсутствие госсипольных железок на стебле и коробочке обозначен символом – gl_1 [62]. Родительские линии в наших экспериментах отличаются между собой по аллельному состоянию одного гена. Линия Л-477 имеет генотип – Gl_1Gl_1 , а линия Л-479 – gl_1gl_1 [34].

ГЛАВА 3. ВЗАИМОСВЯЗЬ В НАСЛЕДОВАНИИ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ХЛОПЧАТНИКА ПРИ ДИГИБРИДНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

3.1 Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и признака «наличие – отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Основной целью изучения взаимосвязи в наследовании качественных признаков является установление характера наследования изучаемых качественных признаков хлопчатника. Если гены, детерминирующие проявление этих признаков, находятся в одной хромосоме, тогда признаки, контролируемые этими генами, наследуются сцепленно. С помощью кроссинговера определяется группа сцепления и место гена в ней. Изучению этого вопроса посвящены работы как зарубежных, так и отечественных исследователей.

Hutchinson J.B. [55] отмечает, что признак антоциановой окраски растения, листьев и венчика не коррелирует с наличием антоцианового пятна в венчике.

Наследование формы листовой пластинки и признака «наличие – отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка были изучены на гибридах F_2 , полученных от скрещивания линии Л-480 с линией Л-477.

Линия Л-480 характеризуется пальчатодольчатой формой листа и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка, а линия Л-477 - пальчаторассеченной формой листовой пластинки, отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Гибриды F_1 имели пальчатораздельную форму листа и антоциановое пятно у основания лепестков цветка.

В F_2 происходит расщепление по обоим признакам и выделяются четыре фенотипических класса:

- растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (395);

- растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (23);

- растения с пальчатодольчатой формой листа и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (138);

- растения с пальчатодольчатой формой листа и отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (10).

Соотношение фенотипических классов 45:3:15:1 ($\chi^2 = 0,8586$; $P = 0,95-0,80$). Такое соотношение фенотипических классов наблюдается при тригennem расщеплении признаков.

Следовательно, родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-480 - $in'in'o_1o_1R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}$, Л-477 - $in'in'O_1O_1r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}$. Родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию трех генов.

Растения F_1 , являясь тригетерозиготами, обладают генотипом - $in'in'O_1o_1R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}$.

В F_2 идет тригennem расщепление по генам - $O_1 - o_1$, $R_2 - r_2$ и $R_2^{ps} - r_2^{ps}$.

Таким образом, анализ данных χ^2 показывает, что между формой листа (пальчаторассеченная - пальчатодольчатая) и признаком «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка отсутствует коррелятивная связь. Гены ($O_1 - o_1$, $R_2 - r_2$ и R_2^{ps})

r_2^{ps}), контролирующие развитие этих признаков, локализованы в разных негомологичных хромосомах. В функционировании этих генов имеют место межallelельные и параллельные взаимодействия генов (полимерия).

Схему взаимодействия генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы			Фенотипические классы			
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости		
1	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и наличие антоцианового пятна	45		
2	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 R_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
3	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	2				
4	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	4				
5	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 R_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	1				
6	$m^1 m^1 O_1 O_1 r_2 r_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1				
7	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
8	$m^1 m^1 O_1 O_1 r_2 r_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
9	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	2				
10	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	4				
11	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	4				
12	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	8				
13	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
14	$m^1 m^1 O_1 O_1 r_2 r_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	2				
15	$m^1 m^1 O_1 O_1 R_2 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	4				
16	$m^1 m^1 O_1 O_1 r_2 r_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	4				
17	$m^1 m^1 O_1 O_1 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	1			пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и отсутствие антоцианового пятна	3
18	$m^1 m^1 O_1 O_1 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
19	$m^1 m^1 o_1 o_1 R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1	пальчатодольчатая форма листа и наличие антоцианового пятна	15		
20	$m^1 m^1 o_1 o_1 R_2 R_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
21	$m^1 m^1 o_1 o_1 R_2 r_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	2				
22	$m^1 m^1 o_1 o_1 R_2 r_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	4				
23	$m^1 m^1 o_1 o_1 R_2 R_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	1				
24	$m^1 m^1 o_1 o_1 r_2 r_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1				
25	$m^1 m^1 o_1 o_1 R_2 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
26	$m^1 m^1 o_1 o_1 r_2 r_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	2				
27	$m^1 m^1 o_1 o_1 r_2 r_2^{ps} r_2^{ps}$	1	пальчатодольчатая форма листа и отсутствие антоцианового пятна	1		

3.2 Взаимосвязь в наследовании признака «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка и формой прицветника

Наследование этих признаков изучено на растениях, полученных от скрещивания линий Л-480 и Л-477.

Линия Л-480 характеризуется наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и сердцевидной формой прицветника, а линия Л-477 – отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и узкой формой прицветника.

Гибриды F_1 характеризовались наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и сердцевидной формой прицветника. Следовательно, по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

В F_2 (всего 566 растений) происходит расщепление по обоим признакам с выделением четырех фенотипических классов:

- растения с антоциановым пятном у основания лепестков цветка и сердцевидной формой прицветника (416);
- растения без антоцианового пятна у основания лепестков цветка и сердцевидной формой прицветника (23);
- растения с антоциановым пятном у основания лепестков цветка и узкой формой прицветника (117);
- растения без антоцианового пятна у основания лепестков цветка и узкой формой прицветника (10).

Соотношение фенотипических классов 45:3:15:1 ($\chi^2=3,2859$; $P=0,50-0,20$). Такое соотношение наблюдается при тригенном расщеплении признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-480 – $R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}FgFg$; Л-477 – $r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}fgfg$. Гибриды F_1 – тригетерозиготы и обладают генотипом – $R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Fgfg$.

В F₂ происходит тригенное расщепление по генам - R₂ - r₂, R₂^{ps} - r₂^{ps}, Fg - fg.

Схема взаимодействия этих генов в F₂ такова:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	R ₂ R ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} FgFg	1	наличие антоцианового пятна и сердцевидная форма прицветника	45
2	R ₂ R ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} FgFg	2		
3	R ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} FgFg	2		
4	R ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} FgFg	4		
5	R ₂ R ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} FgFg	1		
6	r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} FgFg	1		
7	R ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} FgFg	2		
8	r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} FgFg	2		
9	R ₂ R ₂ r ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} Fgfg	2		
10	R ₂ R ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} Fgfg	4		
11	R ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} Fgfg	4		
12	R ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} Fgfg	8		
13	R ₂ R ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} Fgfg	2		
14	r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} Fgfg	2		
15	R ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} Fgfg	4		
16	r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} Fgfg	4		
17	r ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} FgFg	1		
18	r ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} Fgfg	2		
19	R ₂ R ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} fgfg	1	наличие антоцианового пятна и узкая форма прицветника	15
20	R ₂ R ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} fgfg	2		
21	R ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} fgfg	2		
22	R ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} fgfg	4		
23	R ₂ R ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} fgfg	1		
24	r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} R ₂ ^{ps} fgfg	1		
25	R ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} fgfg	2		
26	r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} fgfg	2		
27	r ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps} fgfg	1	без антоцианового пятна и узкая форма прицветника	1

Таким образом, на основе анализа данных χ^2 показано, что признаки «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка и форма прицветника наследуются независимо, а гены (R₂-r₂, R₂^{ps}-r₂^{ps} и Fg-fg), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдаются межаллельные и неаллельные взаимодействия генов (полимерия).

3.3 Взаимосвязь в наследовании окраски растения и признака «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Наследование окраски растения на фоне признака «наличия-отсутствия» антоцианового пятна у основания лепестков цветка изучено на гибридных растениях F₂, полученных от скрещивания линии Л-480 с линией Л-477.

Линия Л-480 характеризуется зеленой окраской растения и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка.

Линия Л-477 отличается антоциановой окраской и отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка.

Гибриды F₁, полученные от скрещивания этих линий между собою, характеризуются промежуточной окраской и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка.

В F₂ (всего 566 особей) происходит расщепление по обоим признакам и выделяется четыре фенотипических класса:

- растения с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской растения и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (400);

- растения с антоциановой окраской растения и отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (30);

- растения с зеленой окраской растения и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (133);

- растения с зеленой окраской растения и отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (3).

Теоретическое соотношение фенотипических классов близко к 45:3:15:1 ($\chi^2 = 4,326$; $P = 0,50-0,20$).

Судя по этому соотношению, можно отметить, что в данной комбинации скрещивания наблюдается тригенное расщепление признаков.

Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-480 – $r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$. Л-477 – $r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$. Следовательно, родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию трех генов, контролирующих развитие окраски растения и «наличие - отсутствие» антоцианового пятна.

Растения F_1 являются тригетерозиготами и обладают генотипом – $r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$.

В F_2 происходит расщепление по генам – $R^v_{st} - r^v_{st}$, $R_2 - r_2$, $R_2^{ps} - r_2^{ps}$.

Схема взаимодействия этих генов в F_2 такова:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1	антоциановая окраска растения и наличие антоцианового пятна	45
2	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	2		
3	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 r_2 R_2^{ps}$	2		
4	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 r_2 R_2 R_2^{ps}$	2		
5	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 r_2 r_2^{ps}$	1		
6	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 R_2 R_2^{ps}$	1		
7	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 r_2 R_2^{ps}$	2		
8	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 R_2 r_2^{ps}$	2		
9	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps}$	8		
10	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	4		
11	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 r_2 R_2^{ps}$	4		
12	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 R_2 R_2^{ps}$	4		
13	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 r_2 r_2^{ps}$	4		
14	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 R_2 r_2^{ps}$	2		
15	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} R_2 R_2 r_2 R_2^{ps}$	4		
16	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 R_2 R_2^{ps}$	4		
17	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 r_2 R_2^{ps}$	1	антоциановая окраска растения и без антоцианового пятна	3
18	$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} r_2 R_2 r_2^{ps}$	2		
19	$r_p r_p r^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1	зеленая окраска растения и наличие	15
20	$r_p r_p r^v_{st} R_2 R_2 R_2^{ps} r_2^{ps}$	2		

21	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v R_2 \Gamma_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	2	антоцианового пятна	
22	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v R_2 \Gamma_2 R_2^{ps} \Gamma_2^{ps}$	4		
23	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v R_2 \Gamma_2 \Gamma_2^{ps} \Gamma_2^{ps}$	1		
24	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v \Gamma_2 \Gamma_2 R_2^{ps} R_2^{ps}$	1		
25	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v \Gamma_2 \Gamma_2 \Gamma_2^{ps} \Gamma_2^{ps}$	2		
26	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v \Gamma_2 \Gamma_2 R_2^{ps} \Gamma_2^{ps}$	2		
27	$\Gamma_p \Gamma_{st}^v \Gamma_{st}^v \Gamma_2 \Gamma_2 \Gamma_2^{ps} \Gamma_2^{ps}$	1	зеленая окраска растения и без антоцианового пятна	1

Данные χ^2 показывают, что окраска растений и признак «наличие-отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка наследуются независимо.

Таким образом, обобщая анализ данных можно заключить, что ген ($R_{st}^v - r_{st}^v$) антоциановой окраски растений и гены «наличия - отсутствия» антоцианового пятна у основания лепестков цветка ($R_2 - r_2$, $R_2^{ps} - r_2^{ps}$) не сцеплены между собой и находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов имеют место межallelные и неallelные взаимодействия генов (полимерия).

3.4 Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка и окраски лепестков цветка

Наследование выше названных признаков изучали на растениях, полученных от скрещивания линий Л-480 и Л-477.

Линия Л-480 характеризуется наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и желтой окраской лепестка.

Линия Л-477 отличается отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и светло антоциановой окраской лепестка.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания линии Л-480 с линией Л-477, характеризовались наличием антоцианового пятна у основания лепестков и желтой окраской цветка со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка.

Следовательно, по первому признаку наблюдается полное, а по второму – неполное доминирование.

В F_2 (всего 566 растений) происходит расщепление по обоим признакам с выделением четырех фенотипических классов:

– растения с наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и желтой окраской лепестка + желтой окраской лепестка со светло антоциановым оттенком верхней части (401);

– растения без антоцианового пятна у основания лепестков цветка и желтой окраской лепестка + желтой окраской лепестка со светло антоциановым оттенком верхней части (18);

– растения с наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка и кремовой + светло антоциановой окраской лепестка (132);

– растения без антоцианового пятна у основания лепестков цветка и кремовой + светло антоциановой окраской лепестка (15).

Соотношение фенотипических классов 45:3:15:1 ($\chi^2=7,0567$; $P=0,20-0,05$). Такое соотношение фенотипических классов наблюдается при тригенном расщеплении признаков.

Следовательно, родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-480 - $R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$; Л-477 - $r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$, т.е. они различаются между собой по аллельному состоянию трех генов,

контролирующих развитие «наличия - отсутствия» антоцианового пятна и окраски лепестка. Растения F_1 , являясь тригетерозиготами, обладают генотипом - $R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$.

В F_2 происходит тригенное расщепление по генам $R_2 - r_2, R_2^{ps} - r_2^{ps}$ и $Y_1 - y_1$.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	1	наличие антоцианового пятна и желтая окраска лепестка + желтая окраска лепестка со светло антоциановым оттенком верхней части	45
2	$R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}Y_1y_1$	2		
3	$R_2R_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1Y_1$	2		
4	$R_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	2		
5	$R_2R_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	4		
6	$R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	4		
7	$R_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	4		
8	$R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	8		
9	$R_2R_2r_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	1		
10	$R_2R_2r_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	2		
11	$r_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	1		
12	$r_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	2		
13	$R_2r_2r_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	2		
14	$R_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	4		
15	$r_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1Y_1$	2		
16	$r_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	4		
17	$r_2r_2r_2^{ps}R_2^{ps}Y_1Y_1$	1	отсутствие антоцианового пятна и желтая окраска лепестка	3
18	$r_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}Y_1y_1$	2		
19	$R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}y_1y_1$	1	наличие антоцианового пятна и кремовая + светло антоциановая окраска лепестка	15
20	$R_2R_2R_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$	2		
21	$R_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}y_1y_1$	2		
22	$R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$	4		
23	$R_2R_2r_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$	1		

24	$r_2r_2R_2^{ps}R_2^{ps}y_1y_1$	1		
25	$R_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$	2		
26	$r_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$	2		
27	$r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}y_1y_1$	1	отсутствие антоцианового пятна и кремовая + светло антоциановая окраска лепестка	1

По результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 установлено, что признаки «наличие-отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков и окраска лепестков цветка наследуются независимо, а гены R_2 - r_2 , R_2^{ps} - r_2^{ps} и Y_1 - y_1 , контролирующие их, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдается полимерное взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие гена.

3.5 Взаимосвязь в наследовании признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников и «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка

Наследование выше указанных признаков изучено на гибридных растениях, полученных от скрещивания линий Л-480 и Л-477. Линия Л-480 обладает как листовыми нектарниками, так и антоциановым пятном у основания лепестков цветка. А у линии Л-477 отсутствуют как листовые нектарники, так и антоциановое пятно лепестка. Гибриды F_1 характеризовались наличием листовых нектарников и антоцианового пятна у основания лепестков цветка. Следовательно, по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

В F_2 (всего 566 особей) по изучаемым признакам происходило расщепление с образованием четырех фенотипических классов:

- растения с наличием листовых нектарников и антоцианового пятна у основания лепестков цветка (501);
- растения с наличием листовых нектарников и без антоцианового пятна у основания лепестков цветка (28);
- растения с отсутствием листовых нектарников и наличием антоцианового пятна у основания лепестков цветка (32);
- растения с отсутствием как листовых нектарников, так и антоцианового пятна у основания лепестков цветка (5).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 225:15:15:1 ($\chi^2 = 4,3887$; $P = 0,50-0,20$). Анализ этих данных показывает, что в данной комбинации скрещивания наблюдается тетрагенное расщепление признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-480 - $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}$; Л-477 - $ne_1ne_1ne_2ne_2r_2r_2r_2^{ps}r_2^{ps}$.

Гибриды F_1 , являясь тетрагетерозиготами, обладают генотипом - $Ne_1ne_1Ne_2ne_2R_2r_2R_2^{ps}r_2^{ps}$.

В F_2 происходит тетрагенное расщепление по генам - $Ne_1 - ne_1$, $Ne_2 - ne_2$, $R_2 - r_2$, $R_2^{ps} - r_2^{ps}$. Общее количество генотипических классов составляет 81. Нами дан объединенный вариант генотипического расщепления и схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2R_2R_2R_2^{ps}R_2^{ps}$	1	растения с наличием листовых нектарников и антоцианового пятна у	225
2	$Ne_1-Ne_2-R_2-R_2^{ps}$	80		
3	$Ne_1-Ne_2-R_2-r_2^{ps}$	27		
4	$Ne_1-Ne_2-r_2R_2^{ps}$	27		
5	$Ne_1-ne_2R_2-R_2^{ps}$	27		
6	$ne_1ne_1Ne_2-ne_2R_2-R_2^{ps}$	27		

7	Ne ₁ -ne ₂ ne ₂ R ₂ -r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	9	основания лепестков	
8	ne ₁ ne ₁ Ne ₂ -R ₂ -r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	9		
9	Ne ₁ -ne ₂ ne ₂ r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} -	9		
10	ne ₁ ne ₁ Ne ₂ -r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} -	9		
11	Ne ₁ -Ne ₂ -r ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	9	растения с наличием	
12	Ne ₁ -ne ₂ ne ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	3	листных нектарников и	15
13	ne ₁ ne ₁ Ne ₂ -r ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	3	отсутствием антоцианового пятна у основания лепестков	
14	ne ₁ ne ₁ ne ₂ ne ₂ R ₂ -R ₂ ^{ps} -	9	растения с отсутствием	
15	ne ₁ ne ₁ ne ₂ ne ₂ R ₂ -r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	3	листных нектарников и	15
16	ne ₁ ne ₁ ne ₂ ne ₂ r ₂ r ₂ R ₂ ^{ps} -	3	наличием антоцианового пятна у основания лепестков	
17	ne ₁ ne ₁ ne ₂ ne ₂ r ₂ r ₂ ^{ps} r ₂ ^{ps}	1	растения без нектарников и без антоцианового пятна у основания лепестков	1

Таким образом, анализ данных χ^2 показывает, что признаки наличие листовых нектарников и наличие антоцианового пятна у основания лепестков цветка наследуются независимо, а гены Ne₁, Ne₂ и R₂, R₂^{ps}, контролирующие их находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов имеет место полимерное взаимодействие неаллельных генов.

3.6 Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке

Анализ наследования признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и госсипольных железок проведен на растениях, полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-479. Линия Л-477 характеризуется отсутствием листовых нектарников и наличием госсипольных железок на стебле и коробочке. Линия Л-479 отличается наличием листовых нектарников и отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке.

Гибриды F₁, полученные от скрещивания этих линий между собой, характеризуются наличием листовых нектарников и госсипольных железок. Следовательно, по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

В F₂ (всего 360 особей) происходит расщепление как по наличию - отсутствию листовых нектарников, так и по наличию - отсутствию госсипольных железок. В F₂ выделяются четыре фенотипических класса:

- растения с наличием листовых нектарников и госсипольных железок (243);
- растения без листовых нектарников и наличием госсипольных железок (20);
- растения с наличием листовых нектарников и отсутствием госсипольных железок (87);
- растения без листовых нектарников, и госсипольных железок (10).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 45:3:15:1 ($\chi^2 = 4,4681$; P = 0,50-0,20).

Эти данные говорят о том, что в данной комбинации скрещивания наблюдается тригенное расщепление признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-477 - **ne₁ne₁ne₂ne₂Gl₁Gl₁**, Л-479 - **Ne₁Ne₁Ne₂Ne₂gl₁gl₁**.

Гибриды F₁ имеют генотип - **Ne₁ne₁Ne₂ne₂Gl₁gl₁**.

В F₂ происходит тригенное расщепление по генам - **Ne₁ - ne₁, Ne₂ - ne₂, Gl₁ - gl₁**.

Схему взаимодействия этих генов в F₂ можно представить в таком виде:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	Ne ₁ Ne ₁ Ne ₂ Ne ₂ Gl ₁ Gl ₁	1		
2	Ne ₁ Ne ₁ Ne ₂ ne ₂ Gl ₁ Gl ₁	2		
3	Ne ₁ ne ₁ Ne ₂ Ne ₂ Gl ₁ Gl ₁	2		

4	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Gl_1Gl_1$	4	наличие листových нектарников и госсипольных железок	45		
5	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2Gl_1Gl_1$	1				
6	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2Gl_1Gl_1$	1				
7	$Ne_1ne_1ne_2ne_2Gl_1Gl_1$	2				
8	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Gl_1Gl_1$	2				
9	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Gl_1gl_1$	2				
10	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Gl_1gl_1$	4				
11	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Gl_1gl_1$	4				
12	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Gl_1gl_1$	8				
13	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2Gl_1gl_1$	2				
14	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2Gl_1gl_1$	2				
15	$Ne_1ne_1ne_2ne_2Gl_1gl_1$	4				
16	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Gl_1gl_1$	4				
17	$ne_1ne_1ne_2ne_2Gl_1Gl_1$	1			отсутствие листových нектарников и наличие госсипольных железок	3
18	$ne_1ne_1ne_2ne_2Gl_1gl_1$	2				
19	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2gl_1gl_1$	1	наличие листových нектарников и отсутствие госсипольных железок	15		
20	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2gl_1gl_1$	2				
21	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2gl_1gl_1$	2				
22	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2gl_1gl_1$	4				
23	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2gl_1gl_1$	1				
24	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2gl_1gl_1$	1				
25	$Ne_1ne_1ne_2ne_2gl_1gl_1$	2				
26	$ne_1ne_1Ne_2ne_2gl_1gl_1$	2				
27	$ne_1ne_1ne_2ne_2gl_1gl_1$	1	отсутствие лист. нектарников и госсипольных железок	1		

Переходим к анализу данных беккрасса. При беккроссе (Л-477 x Л-479) x Л-479 тригетерозиготные гибриды F₁ образуют восемь типов гамет: $Ne_1Ne_2Gl_1$, $ne_1ne_2gl_1$. Линия Л-479 дает один тип гамет - $Ne_1Ne_2gl_1$.

Родительские гаметы, сочетаясь между собой, дают следующие зиготы:

$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Gl_1gl_1 - 1$	} 4	растения с наличием листových нектарников и госсипольных железок (54)
$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Gl_1gl_1 - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Gl_1gl_1 - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Gl_1gl_1 - 1$		

$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2gl_1gl_1 - 1$	} 4	растения с наличием листových нектарников и отсутствием госсипольных железок (54)
$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2gl_1gl_1 - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2gl_1gl_1 - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2ne_2gl_1gl_1 - 1$		

Соотношение фенотипических классов 4:4 ($\chi^2= 0,00$; $P= 1,00$).

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B установлено, что признаки «наличие - отсутствие» листовых нектарников и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке наследуются независимо, а гены ($Ne_1 - ne_1, Ne_2 - ne_2, Gl_1 - gl_1$), контролирующие их находятся в разных группах сцепления и в их функционировании имеет место полимерное взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие гена.

3.7 Взаимосвязь в наследовании окраски растения и признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников

Наследование окраски растения и признака «наличия - отсутствия» листовых нектарников было изучено на гибридах F_2 , полученных от скрещивания линий Л-477 с линиями - Л-110, Л-475, Л-479. В комбинации скрещивания Л-480 x Л-477 линия Л-477 участвовала как отцовская форма.

Линия Л-477 характеризуется антоциановой окраской растения и отсутствием листовых нектарников. А остальные линии имеют зеленую окраску растения и листовые нектарники.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий, характеризуются промежуточной окраской растения и наличием листовых нектарников.

В F_2 наблюдаются расщепление по обоим признакам и среди них выделяются четыре фенотипических класса:

- растения с антоциановой окраской растения и наличием листовых нектарников;

- растения с антоциановой окраской растения и отсутствием листовых нектарников;
- растения с зеленой окраской растения и наличием нектарника;
- растения с зеленой окраской растения и отсутствием нектарника.

Соотношение фенотипических классов близко 45:3:15:1 (табл. 12). Соотношение 45:3:15:1 говорит о том, что в данном случае имеет место тригенное расщепление признаков.

Как было отмечено выше, линия Л-477 по окраске растения и по «наличию - отсутствию» листовых нектарников имеет следующий генотип $r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$, а линии Л-110, Л-475, Л-479, Л-480 - $r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$.

Следовательно, родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию трех генов, контролирующих развитие окраски растения и «наличие - отсутствие» листовых нектарников.

Растения F_1 , являясь тригетерозиготами, обладают генотипом - $r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$.

В F_2 происходит тригенное расщепление по генам - $R_{st}^v - r_{st}^v$, $Ne_1 - ne_1$ и $Ne_2 - ne_2$.

Схему взаимодействия генов можно представить следующим образом:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	2	3	4	5
1	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$	1	антоциановая окраска растения и наличие нектарника	45
2	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$	2		
3	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	2		
4	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$	2		
5	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	1		

6	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	1		
7	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	2		
8	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	2		
9	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	8		
10	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	4		
11	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	4		
12	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	4		
13	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$	4		
14	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	4		
15	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	2		
16	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	2		
17	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	1	антоциановая окраска	
18	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	2	растения и без	3
1	2	3	нектарника	5
19	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$	1	4	
20	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$	2		
21	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	2		
22	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	4	зеленая окраска	
23	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	1	растения и наличие	15
24	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	1	нектарника	
25	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	2		
26	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	2		
27	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	1	зеленая окраска	1
			растения и без	
			нектарника	

Полученные данные показывают, что окраска растений и признак «наличие - отсутствие» листовых нектарников наследуются независимо. Это подтверждается и данными беккросса. При скрещивании растений F_1 комбинаций Л-477 x Л-110, Л-477 x Л-475, Л-477 x Л-479 соответственно с родителями Л-110, Л-475, Л-479 тригетерозиготные ($r_p r_p R_{st}^v r_{st}^v Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$) гибриды F_1 образуют восемь типов гамет: $r_p R_{st}^v Ne_1 Ne_2$, $r_p r_{st}^v ne_1 ne_2$. Анализирующие родители - Л-110, Л-475, Л-479 (с генотипом $r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$) дают только

один тип гамет - $r_p r_p^v st Ne_1 Ne_2$. Родительские гаметы, сочетаясь между собою, дают следующие генотипы:

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1	}	антоциановая (промежуточная) окраска растений и наличие листовых нектарников
$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1		
$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1	}	зеленая окраска растений и наличие листовых нектарников
$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1		
$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	- 1		

Соотношение фенотипических классов 4:4 (табл. 12).

При скрещивании растений F_1 комбинации Л-477 x Л-475 с линией Л-477 ($r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$), выше перечисленные материнские гаметы $r_p R^v_{st} ne_1 ne_2$, сочетаясь с отцовской гаметой дают следующие генотипы:

$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1	}	антоциановая + промежуточная окраска растений и наличие листовых нектарников
$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} Ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1		
$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	- 1		
$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$	- 1	}	антоциановая + промежуточная окраска растений и отсутствие листовых нектарников
$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	- 1		

Соотношение фенотипических классов 6:2 (табл. 12).

Таким образом, обобщая генетический анализ данных F_1 , F_2 и F_B , можно утверждать, что ген ($R^v_{st} - r^v_{st}$) антоциановой окраски растений и гены «наличия - отсутствия» листовых нектарников ($Ne_1 - ne_1$ и $Ne_2 - ne_2$) не сцеплены между собой и они находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдается взаимо-

действие между аллелями одного гена и полимерное взаимодействие неаллельных генов.

3.8 Взаимосвязь в наследовании признаков окраска растения и окраска пыльцы.

Анализ наследования окраски растений и окраски пыльцы проводили на растениях F_2 , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-475. Линия

Л-477 обладает антоциановой окраской растения и светло антоциановой окраской пыльцы. Линия Л-475 имеет зеленую окраску растения и желтую окраску пыльцы.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собой, характеризуются промежуточной окраской растений и желтой окраской пыльцы.

В F_2 (всего 598 особей) происходит расщепление по обоим признакам и выделяются следующие фенотипические классы:

- с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской растения и желтой окраской пыльцы (344);
- с антоциановой окраской растений и светло антоциановой окраской пыльцы (112);
- с зеленой окраской растения и желтой окраской пыльцы (104);
- с зеленой окраской растения и кремовой окраской пыльцы (38).

Соотношение фенотипических классов 9:3:3:1 ($\chi^2=0,7722$; $P=0,95-0,80$). Такое соотношение фенотипических классов говорит о том, что в данной комбинации наблюдается дигенное расщепление признаков.

Родительская линия Л-477 по изученным признакам имеет генотип - $r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v p_1 p_1$. А линия Л-475 - $Г_p Г_p Г_{st}^v Г_{st}^v P_1 P_1$.

Таблица 12

Расщепление в F_2 и F_3 по признакам «окраска растений» и «наличие - отсутствие» листовых нектарников.

Материал	n	антоциановая окраска		зеленая окраска		Соотнош ение	χ^2	P
		наличие нектарника	отсутствие нектарника	наличие нектарника	отсутствие нектарника			
Л-477	100	0	100	0	0			
F_1 Л-477 x Л-110	90	90	0	0	0			
F_2 Л-477 x Л-110	422	293	23	102	4	45:3:15:1	1,6875	0,80-0,50
F_3 (Л-477xЛ-110)xЛ-110	312	156	0	156	0	4:4	0,00	1,00
Л-110	112	0	0	112	0			
Л-475	100	0	0	100	0			
F_1 Л-477 x Л-475	100	100	0	0	0			
F_2 Л-477 x Л-475	598	428	28	134	8	45:3:15:1	0,5985	0,95-0,80
F_3 (Л-477xЛ-475)xЛ-475	69	32	0	37	0	4:4	0,3623	0,50-0,20
F_3 (Л-477xЛ-475)xЛ-477	66	52	14	0	0	6:2	0,5726	0,50-0,20
Л-479	51	0	0	51	0			
F_1 Л-477 x Л-479	46	46	0	0	0			
F_2 Л-477 x Л-479	360	251	21	79	9	45:3:15:1	3,3933	0,50-0,20
F_3 (Л-477xЛ-479)xЛ-479	108	60	0	48	0	4:4	1,3333	0,50-0,20
Л-480	60	0	0	60	0			
F_1 Л-480 x Л-477	90	90	0	0	0			
F_2 Л-480 x Л-477	566	401	29	128	8	45:3:15:1	0,4965	0,95-0,80

Следовательно, родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию двух генов. Растения F_1 имеют генотип $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 p_1$. В F_2 происходит дигенное расщепление по генам - $R^{v_{st}} - r^{v_{st}}$ и $P_1 - p_1$.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 P_1$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} P_1 -$	антоциановая окраска растений и желтая окраска пыльцы	9
2	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 p_1$	2			
3	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} p_1 P_1$	2			
4	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} p_1 p_1$	4			
5	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 p_1$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} - p_1 P_1$	антоциановая окраска растений и светло антоциановая окраска пыльцы	3
6	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} p_1 P_1$	2			
7	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 P_1$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} P_1 -$	зеленая окраска растений и желтая окраска пыльцы	3
8	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 p_1$	2			
9	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} p_1 P_1$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} - p_1 P_1$	зеленая окраска растений и кремовая окраска пыльцы	1

Полученные данные показывают, что окраска растений и окраска пыльцы наследуются независимо. Это подтверждается и данными беккрасса.

При беккроссе (Л-477 x Л-475) x Л-477 гибриды F_1 ($r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} P_1 p_1$) образуют 4 типа гамет: $r_p R^{v_{st}} P_1$, $r_p R^{v_{st}} p_1$, $r_p r^{v_{st}} P_1$, $r_p r^{v_{st}} p_1$. Линия Л-477 дает один тип гамет - $r_p R^{v_{st}} p_1$. Родительские гаметы сочетаются следующим образом:

$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v P_1 P_1$ – 1 антоциановая окраска растений и желтая окраска пыльцы;

$r_p r_p R_{st}^v r_{st}^v P_1 P_1$ – 1 промежуточная окраска растений и желтая окраска пыльцы;

$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v P_1 P_1$ – 1 антоциановая окраска растений и светло антоциановая окраска пыльцы;

$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v P_1 P_1$ – 1 промежуточная окраска растений и светло антоциановая окраска пыльцы.

Полученные особи образуют два фенотипических класса:

– с антоциановой + промежуточной окраской растения и желтой окраской пыльцы (34);

– растения с антоциановой + промежуточной окраской растения и светло антоциановой окраской пыльцы (32).

Соотношение фенокласов 2:2 ($\chi^2 = 0,0606$; $P = 0,95-0,80$).

В случае (Л-477 x Л-475) x Л-475, родительская линия Л-475, имея генотип $r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v P_1 P_1$, дает один тип гамет – $r_p r_{st}^v P_1$. Последний будет сочетаться в различных вариантах с выше упомянутыми 4 типами материнских гамет:

$r_p r_p R_{st}^v r_{st}^v P_1 P_1$ – 1 промежуточная окраска растений и желтая окраска пыльцы;

$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v P_1 P_1$ – 1 промежуточная окраска растений и желтая окраска пыльцы;

$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v P_1 P_1$ – 1 зеленая окраска растений и желтая окраска пыльцы;

$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v P_1 P_1$ – 1 зеленая окраска растений и желтая окраска пыльцы.

И в данной комбинации растения делятся на два фенотипических класса:

– растения с промежуточной окраской и желтой окраской пыльцы (32);

– растения с зеленой окраской и желтой окраской пыльцы (37).

Соотношение фенотипических классов 2:2 ($\chi^2 = 4,3623$; $P = 0,50-0,20$).

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B нами установлено, что эти признаки наследуются независимо, а гены ($R_{st}^v - r_{st}^v$, $P_1 - p_1$), контролирующие их, находятся в разных группах

сцепления. В действии этих генов наблюдаются межallelные и аллельные взаимодействия генов.

3.9 Взаимосвязь в наследовании окраски растения и окраски лепестка

Анализ наследования окраски растения и окраски лепестка проводили на растениях F_2 , полученных от скрещивания линий Л-480 и Л-477.

Линия Л-480 обладает зеленой окраской растения и желтой окраской лепестка. Л-477 имеет антоциановую окраску растения и светло антоциановую окраску лепестка. Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собой характеризуются промежуточной окраской растений, а также желтой окраской со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка. Следовательно, по обоим признакам наблюдается неполное доминирование.

В F_2 (всего 566 особей) происходит расщепление по обоим признакам и выделяются четыре фенотипических класса:

- с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской растения и желтой окраской у основания лепестков со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка (318);

- с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской растения и светло антоциановой окраской лепестка (112);

- с зеленой окраской растения и желтой окраской лепестка (101);

- с зеленой окраской растения и кремовой окраской лепестка (35).

Соотношение фенотипических классов близко к 9:3:3:1.
 $(\chi^2 = 0,5769;$

$P = 0,95-0,80)$. Судя по соотношению, можно сказать, что в данной комбинации скрещивания наблюдается дигенное расщепление признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-480 – $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Y_1 Y_1$; Л-477 – $r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} y_1 y_1$.

Растения F_1 являются дигетерозиготами и обладают генотипом – $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Y_1 y_1$. В F_2 происходит дигенное расщепление по генам – $R^{v_{st}}$ - $r^{v_{st}}$ и Y_1 - y_1 . Схема взаимодействия этих генов в F_2 следующая:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	2	3	4	5	6
1	$r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} Y_1 Y_1$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} Y_1$	антоциановая окраска растения и желтая окраска лепестка	9
2	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Y_1 Y_1$	2			
3	$r_p r_p r^{v_{st}} R^{v_{st}} Y_1 Y_1$	2			
4	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} Y_1 Y_1$	4			
5	$r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} y_1 y_1$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} y_1 y_1$	антоциановая окраска растения и светло антоциановая окраска лепестка	3
6	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} y_1 y_1$	2			
1	2	3	4	5	6
7	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} Y_1 Y_1$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} Y_1$	зеленая окраска растения и желтая окраска лепестка	3
8	$r_p r_p r^{v_{st}} R^{v_{st}} Y_1 Y_1$	2			
9	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} y_1 y_1$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} y_1 y_1$	зеленая окраска растения и кремовая окраска лепестка	1

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 показано, что окраска растений и окраска лепестка цветка наследуются независимо, а гены ($R^{v_{st}} - r^{v_{st}}$ и $Y_1 - y_1$), контролирующие их находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдаются межallelельные и неallelельные взаимодействия генов.

3.10 Взаимосвязь в наследовании окраски растения и формы прицветника

Взаимосвязь в наследовании окраски растения и формы прицветника была изучена на гибридных растениях F_2 и F_B , полученных от скрещивания линии Л-477 с линиями Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501.

Линия Л-477 имеет антоциановую окраску растения и узкую (типа frego) форму прицветника. А линии – Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 отличаются зеленой окраской растения и сердцевидной формой прицветника.

Растения F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собою, характеризуются промежуточной окраской растения и сердцевидной формой прицветника. Следовательно, по первому признаку наблюдается неполное, а второму – полное доминирование.

В F_2 происходит расщепление по обоим признакам и выделяются четыре фенотипических класса:

- с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской растения и сердцевидной формой прицветника;
- с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской растения и узкой формой прицветника;
- с зеленой окраской растения и сердцевидной формой прицветника;

- с зеленой окраской растения и узкой формой прицветника.

Соотношение фенотипических классов во всех изученных нами комбинациях скрещиваний близко к теоретически ожидаемому 9:3:3:1 (табл.13).

Дигенный характер расщепления говорит о том, что родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию двух генов, контролирующих окраску растения и форму прицветника.

Линия Л-477 имеет генотип – $r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} Fg Fg$. Линии Л-110, Л-475, Л-479, Л-480, Л-501 – $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Fg Fg$. F_1 – $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Fg fg$.

В F_2 происходит дигенное расщепление по генам – $R^{v_{st}} r^{v_{st}}$ и $Fg fg$

Схема взаимодействия этих генов в F_2 такова:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	$r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} Fg Fg$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} Fg-$	антоциановая окраска растения и сердцевидная форма прицветника	9
2	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Fg fg$	2			
3	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} Fg Fg$	2			
4	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} fg fg$	4			
5	$r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} fg fg$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} -fg fg$	антоциановая окраска растения и узкая форма прицветника	3
6	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} fg fg$	2			
7	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} Fg Fg$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} Fg-$	зеленая окраска растения и сердцевидная форма прицветника	3
8	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} fg fg$	2			
9	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} fg fg$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} fg fg$	зеленая окраска растения и узкая форма прицветника	1

Дигенное контролирование изучаемых признаков подтверждается и данными беккросса.

Гибриды F_1 Л-477 х Л-110, Л-477 х Л-475, Л-477 х Л-479, Л-477 х Л-501 возвратно скрещивались соответственно с родительскими формами – Л-110, Л-475, Л-479, Л-501. Они, являясь дигетерозиготами, образуют четыре типа гамет: $r_pR^v_{st}Fg$, $r_pR^v_{st}fg$, $r_p r^v_{st}Fg$, $r_p r^v_{st}fg$. Анализирующие производители – Л-110, Л-475, Л-479, Л-501 дают только один тип гамет – $r_p r^v_{st}Fg$. Последний будет сочетаться в разных формах с упомянутыми выше 4 типами гамет и образуют следующие зиготы:

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Fg Fg$ – 1 растения с промежуточной окраской и сердцевидной формой прицветника;

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Fg fg$ – 1 растения с промежуточной окраской и сердцевидной формой прицветника;

$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} Fg Fg$ – 1 растения с зеленой окраской и сердцевидной формой прицветника;

$r_p r_p r^v_{st} r^v_{st} fg fg$ – 1 растения с зеленой окраской и сердцевидной формой прицветника.

Полученные особи делятся на два фенотипических класса:

– растения с промежуточной окраской и сердцевидной формой прицветника;

– растения с зеленой окраской и с сердцевидной формой прицветника.

Соотношение фенотипических классов 2:2 (табл.13).

При скрещивании гибрида F_1 (Л-477 х Л-475) с линией Л-477, гибриды F_1 , как было упомянуто выше, образуют четыре типа гамет. Анализирующий родитель Л-477 дает один тип гамет – $r_p R^v_{st} fg$. Их гаметы сочетаются следующим образом:

$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} Fg fg$ – 1 растения с антоциановой окраской и сердцевидной формой прицветника;

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Fg fg$ – 1 растения с промежуточной окраской и сердцевидной формой прицветника;

$r_p r_p R^v_{st} R^v_{st} fg fg$ – 1 растения с антоциановой окраской и узкой формой прицветника;

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} fg fg$ – 1 растения с промежуточной окраской и узкой формой прицветника.

Расщепление в F₂ и F_B по признакам «окраска растений» и «форма прицветника»

Материал	n	Ангиоановая + промежуточная окраска растений		Зеленая окраска растений		Соотно- шение	χ^2	P
		сердцевидная форма прицветника	узкая форма прицветника	сердцевидная форма прицветника	узкая форма прицветника			
Л-477	100	0	100	0	0			
F ₁ Л-477 x Л-110	90	90	0	0	0			
F ₂ Л-477 x Л-110	422	241	75	90	16	9:3:3:1	5,8460	0,20-0,05
F _B (Л-477xЛ-110)x Л-110	312	156	0	156	0	2:2	0,00	0,00
Л-110	112	0	0	112	0			
Л-475	100	0	0	100	0			
F ₁ Л-477 x Л-475	100	100	0	0	0			
F ₂ Л-477 x Л-475	598	352	104	112	30	9:3:3:1	2,7699	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	36	30	0	0	2:2	0,5454	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-475)x Л-475	69	32	0	37	0	2:2	0,3623	0,50-0,20
Л-479	51	0	0	51	0			
F ₁ Л-477 x Л-479	46	46	0	0	0			
F ₂ Л-477 x Л-479	360	202	70	68	20	9:3:3:1	0,3751	0,95-0,80
F _B (Л-477xЛ-479)x Л-479	108	60	0	48	0	2:2	1,3333	0,50-0,20
Л-501	55	0	0	55	0			
F ₁ Л-477 x Л-501	50	50	0	0	0			
F ₂ Л-477 x Л-501	340	175	66	72	27	9:3:3:1	4,0835	0,50-0,20
F _B (Л-477xЛ-501)x Л-501	112	50	0	62	0	2:2	1,2857	0,50-0,20
F ₁ Л-480 x Л-477	90	90	0	0	0			
F ₂ Л-480 x Л-477	566	335	95	104	32	9:3:3:1	2,3987	0,50-0,20
Л-480	60	0	0	60	0			

В данной комбинации скрещивания также образуется два фенотипических класса:

- растения с антоциановой + промежуточной окраской и сердцевидной формой прицветника;
- растения с антоциановой + промежуточной окраской и узкой формой прицветника.

Соотношение фенотипических классов 2:2 (табл.13).

Таким образом, генетический анализ данных F_1 , F_2 и F_B показал, что окраска растения и форма прицветника наследуются независимо, а гены ($R^{v_{st}}$ - $r^{v_{st}}$ и Fg - fg), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдаются межallelельные и неallelельные взаимодействия генов.

3.11 Взаимосвязь в наследовании окраски растения и типа симподия

Взаимосвязь в наследовании окраски растений и типа симподия была изучена на гибридных растениях F_2 и F_B , полученных от скрещивания линий Л-477 с линией Л-110.

Линия Л-477 имеет антоциановую окраску растений и неопределенный тип симподия. А линия Л-110 отличается зеленой окраской растений и предельным типом симподия.

Растения F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собой характеризуются промежуточной окраской растений и неопределенным типом симподия.

В F_2 (всего 422 особи) наблюдалось расщепление по обоим признакам и выделялось четыре фенотипических класса:

- растения с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской и неопределенным типом симподия (231);

- растения с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской и предельным типом симподия (85);
- растения с зеленой окраской и непредельным типом симподия (75);
- растения с зеленой окраской и предельным типом симподия (31)

Соотношение фенотипических классов близко к 9:3:3:1 ($\chi^2=1,6334$; $P=0,80-0,50$). Из выше изложенного следует, что в данной комбинации скрещивания наблюдается дигенное расщепление генов. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-477 - $r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} S S$; Л-110 - $r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} S S$.

Растения F_1 являются дигетерозиготами и обладают генотипом - $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} S S$.

В F_2 происходит дигенное расщепление по генам $R^{v_{st}}$ - $r^{v_{st}}$ и S - s .

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить следующим образом:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	$r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} S S$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} S$	антоциановая окраска растений и непредельный тип симподия	9
2	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} S S$	2			
3	$r_p r_p r^{v_{st}} R^{v_{st}} S S$	2			
4	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} S S$	4			
5	$r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} s s$	1	$r_p r_p R^{v_{st}} s s$	антоциановая окраска растений и предельный тип симподия	3
6	$r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} s s$	2			
7	$r_p r_p r^{v_{st}} R^{v_{st}} s s$	1	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} s s$	зеленая окраска растений и непредельный тип симподия	3
8	$r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} s s$	2			

9	$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$	1	$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$	зеленая окраска растений и предельный тип симподия	1
---	--------------------------------	---	--------------------------------	--	---

Полученные данные показывают, что признаки окраска растений и тип симподия наследуются независимо. Это подтверждается и данными беккросса.

При беккроссе (Л-477 x Л-110) x Л-110, гибриды F_1 ($r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$) образуют четыре типа гамет: $r_p R^v_{st} S$, $r_p R^v_{st} s$, $r_p r^v_{st} S$, $r_p r^v_{st} s$. Линия Л-110- ($r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$) дает только один тип гамет – $r_p r^v_{st} S$. Родительские гаметы, сочетаясь между собой, дают следующие зиготы:

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$ – растения с промежуточной окраской и неопредельным типом симподия (90);

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$ – растения с промежуточной окраской и предельным типом симподия (66);

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$ – растения с зеленой окраской и неопредельным типом симподия (86);

$r_p r_p R^v_{st} r^v_{st} Ss$ – растения с зеленой окраской и предельным типом симподия (70);

Соотношение фенотипических классов 1:1:1:1 ($\chi^2 = 5,3333$; $P = 0,20-0,05$).

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B установлено, что ген ($R^v_{st} - r^v_{st}$) антоциановой окраски растений и ген типа симподия - $S - s$ не сцеплены между собой и они находятся в разных группах сцепления. В действии этих генов имеет место межаллельное и неаллельное взаимодействие генов.

3.12. Взаимосвязь в наследовании окраски растений и признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке

Анализ наследования окраски растений и признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок проводили на растениях F_2 , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-479.

Линия Л-477 имеет антоциановую окраску растений и госсипольные железки на стебле и коробочке.

Линия Л-479 характеризуется зеленой окраской растений и отсутствием госсипольных железок на стебле и на поверхности коробочки.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собой характеризуются промежуточной окраской растений и наличием госсипольных железок на стебле и коробочке.

В F_2 происходит расщепление по обоим признакам и выделяются четыре фенотипических класса:

- растения с антоциановой (антоциановая + промежуточная) окраской и наличием госсипольных железок (200);

- растения с антоциановой окраской и без госсипольных железок (72);

- растения с зеленой окраской и наличием госсипольных железок (63);

- растения с зеленой окраской и без госсипольных железок (25).

Соотношение фенотипических классов близко к 9:3:3:1 ($\chi^2=0,9085$; $P=0,95-0,80$). Судя по этому соотношению, можно утверждать, что в данной комбинации скрещивания наблюдается дигенное расщепление признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы:

Л-477 - $r_p r_p R^{v_{st}} R^{v_{st}} G_1 G_1$; Л-479 - $r_p r_p r^{v_{st}} r^{v_{st}} g_1 g_1$.

Растения F_1 , являясь дигетерозиготами, обладают генотипом $r_p r_p R^{v_{st}} r^{v_{st}} G_1 g_1$.

В F_2 происходит расщепление по генам $R^{v_{st}} - r^{v_{st}}$ и $G_1 - g_1$.

Схема взаимодействия этих генов в F_2 следующая:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v G_1 G_1$	1	$r_p r_p R_{st}^v G_1 -$	антоциановая окраска растения и наличие госсипольных железок	9
2	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v G_1 g_1$	2			
3	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v G_1 G_1$	2			
4	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v G_1 g_1$	4	$r_p r_p R_{st}^v g_1 g_1$	антоциановая окраска растения и отсутствие госсипольных железок	3
5	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v g_1 g_1$	1			
6	$r_p r_p R_{st}^v R_{st}^v g_1 g_1$	2	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v G_1 -$	зеленая окраска растения и наличие госсипольных железок	3
7	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v G_1 G_1$	1			
8	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v G_1 g_1$	2			
9	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v g_1 g_1$	1	$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v g_1 g_1$	зеленая окраска растения и отсутствие госсипольных железок	1

Полученные данные показывают, что признаки окраска растений и «наличие - отсутствие» госсипольных железок наследуются независимо. Это подтверждается и данными беккросса.

Когда гибриды F_1 (Л-477 x Л-479) возвратно скрещивались с рецессивной родительской формой Л-479, то гибриды F_1 образуют четыре типа гамет: $r_p R_{st}^v G_1$, $r_p R_{st}^v g_1$, $r_p r_{st}^v G_1$, $r_p r_{st}^v g_1$. Анализирующий родитель Л-479 дает один тип гамет - $r_p r_{st}^v g_1$. Последний будет сочетаться в разных формах с упомянутыми выше 4 типами гамет:

$r_p r_p R_{st}^v r_{st}^v G_1 g_1$ – антоциановая (антоциановая + промежуточная) окраска растений и наличие госсипольных железок (31);

$r_p r_p R_{st}^v r_{st}^v g_1 g_1$ – антоциановая (антоциановая + промежуточная) окраска растений и отсутствие госсипольных железок (29);

$r_p r_p r_{st}^v r_{st}^v G_1 g_1$ – зеленая окраска растений и наличие госсипольных железок (23);

$r_{st}^v r_{st}^g gl_1 gl_1$ – зеленая окраска растений и отсутствие госсипольных железок (25).

Соотношение фенотипических классов 1:1:1:1 ($\chi^2=1,4812$; $P=0,80-0,50$).

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B установлено, что эти признаки наследуются независимо, а гены ($R_{st}^v - r_{st}^v$ и $Gl_1 - gl_1$), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления и в их функционировании наблюдаются межаллельные и неаллельные взаимодействия генов.

3.13 Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и признака «наличие – отсутствие листовых нектарников»

Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и признака «наличие – отсутствие листовых нектарников» изучена на гибридных растениях F_2 и F_B , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-501. Линия Л-477 характеризуется пальчаторассеченной формой листа и отсутствием листовых нектарников. Линия Л-501 – цельной формой листа и наличием листовых нектарников. Гибриды F_1 характеризовались трехраздельной формой листа и наличием листовых нектарников. В F_2 (всего 340 особей) наблюдается расщепление по обоим признакам. При этом растения с трехрассеченной, трехраздельной и трехлопастной формой были нами объединены в один класс; растения с пальчаторассеченной и пальчатораздельной формой листа также в один класс. Растения F_2 образовали 8 фенотипических классов:

– растения с цельной формой листа и наличием листовых нектарников (65);

- растения с трехрассеченной + трехраздельной + трехлопастной формой листа и наличием листовых нектарников (125);

- растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и наличием листовых нектарников (54);

- растения с пальчатодольчатой формой листа и наличием листовых нектарников (13);

- растения с цельной формой листа и отсутствием листовых нектарников (17);

- растения с трехрассеченной + трехраздельной + трехлопастной формой листа и отсутствием листовых нектарников (40);

- растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и отсутствием листовых нектарников (18);

- растения с пальчатодольчатой формой листа и отсутствием листовых нектарников (8);

Соотношение фенотипических классов 12:24:9:3:4:8:3:1 ($\chi^2 = 4,03917$; $P = 0,80-0,50$). Эти данные говорят о том, что в этой комбинации скрещивания наблюдается тригенное расщепление признаков.

Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: линия Л-477 - $in^1in^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$; линия Л-501 - $In^1In^1o_1o_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$. Гибриды F_1 - $In^1in^1O_1o_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$.

В F_2 происходит тригенное расщепление по генам - $In^1 - in^1, O_1 - o_1, Ne_1 - ne_1$.

Схема взаимодействия этих генов в F_2 выглядит в таком виде:

№	Генотипические классы		Фенотипические классы	
	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
	2	3	4	5
1	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	1	цельная форма листа и наличие листовых нектарников	12
2	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
3	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	2		
4	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	4		
5	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	1		
6	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
7	2	3	4	5
7	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	2	трехрассеченная + трехраздельная + трехлопастная форма листа и наличие листовых нектарников	24
8	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	4		
9	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	4		
10	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	8		
11	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	2		
12	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	4		
13	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	1	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и наличие листовых нектарников	9
14	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
15	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	2		
16	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	4		
17	$In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$	1	пальчатодольчатая форма листа и наличие листовых нектарников	3
18	$In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
19	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	1	цельная форма листа и отсутствие листовых нектарников	4
20	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
21	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	1		
22	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	2	трехрассеченная + трехраздельная + трехлопастная форма листа и отсутствие листовых нектарников	8
23	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	4		
24	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
25	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	1	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и отсутствие листовых нектарников	3
26	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	2		
27	$In^1O_1O_1ne_1ne_1ne_2ne_2$	1	пальчатодольчатая форма листа и отсутствие листовых нектарников	1

Переходим к анализу данных беккрасса. При беккроссе P_1 (Л-477 x Л-501) x Л-501 тригетерозиготные гибриды F_1 $In^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2$ образовали восемь типов гамет: $In^1O_1Ne_1ne_2$, $in^1O_1ne_1ne_2$. Линия Л-501 ($In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2$) дает один тип гамет - $In^1O_1Ne_1ne_2$.

Родительские гаметы, сочетаясь между собою, дают следующие зиготы:

$In^1In^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2-1$	}	4	растения с цельной формой листа и наличием листовых нектарников (67)
$In^1in^1O_1O_1Ne_1ne_1ne_2ne_2-1$			
$In^1In^1o_1o_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2-1$	}	2	растения с трехраздельной формой листа и наличием листовых нектарников (23)
$In^1in^1o_1o_1Ne_1ne_1ne_2ne_2-1$			
$In^1in^1O_1O_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2-1$	}	2	растения с трехлопастной формой листа и наличием листовых нектарников (22)
$In^1in^1o_1o_1Ne_1Ne_1ne_2ne_2-1$			
$In^1in^1o_1o_1Ne_1ne_1ne_2ne_2-1$	}		

Соотношение фенотипических классов 4:2:2 ($\chi^2= 4,3392$; $P= 0,20-0,05$).

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B установлено, что между формой листа (цельная - рассеченная) и признаком «наличие - отсутствие» листовых нектарников коррелятивная связь отсутствует. Гены ($In^1 - in^1$, $O_1 - o_1$, $Ne_1 - ne_1$), контролирующие развитие этих признаков, находятся в разных негомологичных хромосомах и в их функционировании наблюдаются эпистатическое и полимерное взаимодействия неаллельных генов.

3.14 Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и формы прицветника

Наследование формы листовой пластинки и формы прицветника анализировано на гибридных растениях F_2 и F_B , полученных от скрещивания линии Л-477 с линией Л-501.

Линия Л-477 имеет пальчаторассеченную форму листа и узкую форму прицветника.

Линия Л-501 характеризуется цельной формой листа и сердцевидной формой прицветника.

Гибриды F₁ характеризуются трехраздельной формой листа и сердцевидной формой прицветника.

Следовательно, по форме листа наблюдается неполное, а по форме прицветника полное доминирование.

В F₂ (всего 340 растений) наблюдается расщепление по обоим признакам и выделяются восемь фенотипических классов:

- растения с цельной формой листа и сердцевидной формой прицветника (64);

- растения с трехрассеченной + трехраздельной + трехлопастной формой листа и сердцевидной формой прицветника (114);

- растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и сердцевидной формой прицветника (53);

- растения с пальчатодольчатой формой листа и сердцевидной формой прицветника (16);

- растения с цельной формой листа и узкой формой прицветника (18);

- растения с трехрассеченной + трехраздельной + трехлопастной формой листа и узкой формой прицветника (51);

- растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и узкой формой прицветника (19);

- растения с пальчатодольчатой формой листа и узкой формой прицветника (5);

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 12:24:9:3:4:8:3:1 ($\chi^2 = 4,79717$; P = 0,00 - 0,50).

На основе анализа этих данных можно заключить, что в данной комбинации скрещивания происходит тригенное расщепление признаков.

Родительские линии по изучаемым признакам имеют генотипы: Л-477 - $in^1in^1O_1O_1fgfg$, Л-501 - $In^1In^1o_1o_1FgFg$.

Гибриды F_1 обладают генотипом - $In^1in^1O_1o_1Fgfg$. В F_2 происходит тригенное расщепление по генам $In^1 - in^1$, $O_1 - o_1$, $Fg - fg$.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить следующим образом:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$In^1In^1O_1O_1FgFg$	1	цельная форма листа и сердцевидная форма прицветника	12
2	$In^1In^1O_1O_1Fgfg$	2		
3	$In^1In^1O_1o_1FgFg$	2		
4	$In^1In^1O_1o_1Fgfg$	4		
5	$In^1In^1o_1o_1FgFg$	1		
6	$In^1In^1o_1o_1Fgfg$	2		
7	$In^1in^1O_1O_1FgFg$	2	трехрассеченная + трехраздельная + трехлопастная форма листа и сердцевидная форма прицветника	24
8	$In^1in^1O_1O_1Fgfg$	4		
9	$In^1in^1O_1o_1FgFg$	4		
10	$In^1in^1O_1o_1Fgfg$	8		
11	$In^1in^1o_1o_1FgFg$	2		
12	$In^1in^1o_1o_1Fgfg$	4		
13	$in^1in^1O_1O_1FgFg$	1	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и сердцевидная форма прицветника	9
14	$in^1in^1O_1O_1Fgfg$	2		
15	$in^1in^1O_1o_1FgFg$	2		
16	$in^1in^1O_1o_1Fgfg$	4		
17	$in^1in^1o_1o_1FgFg$	1	пальчатодольчатая форма листа и сердцевидная форма прицветника	3
18	$in^1in^1o_1o_1Fgfg$	2		
19	$In^1In^1O_1O_1fgfg$	1	цельная форма листа и узкая форма прицветника	4
20	$In^1In^1O_1o_1fgfg$	2		
21	$In^1In^1o_1o_1fgfg$	1		
22	$In^1in^1O_1O_1fgfg$	2		
23	$In^1in^1O_1o_1fgfg$	4	трехрассеченная + трехраздельная + трехлопастная форма листа и узкая форма прицветника	8
24	$In^1in^1o_1o_1fgfg$	2		
25	$in^1in^1O_1O_1fgfg$	1	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и узкая форма прицветника	3
26	$in^1in^1O_1o_1fgfg$	2		
27	$in^1in^1o_1o_1fgfg$	1	пальчатодольчатая форма листа и узкая форма прицветника	1

Переходим к анализу данных беккросса. Когда гибриды F_1 (Л-477 x Л-501) возвратно скрещивались с родительской линией Л-501 тригетерозиготные гибриды F_1 $In^1in^1O_1o_1Fgfg$ образовали восемь типов гамет: In^1O_1Fg , in^1o_1fg . Анализаторная линия Л-501 ($In^1In^1o_1o_1FgFg$) дает один тип гамет - In^1o_1Fg . Родительские гаметы, сочетаясь между собою, дают следующие зиготы:

	$In^1In^1O_1o_1FgFg - 1$	}	4	растения с цельной формой листа и сердцевидной формой прицветника (67)
	$In^1In^1O_1o_1Fgfg - 1$			
	$In^1In^1o_1o_1FgFg - 1$	}	2	растения с трехраздельной формой листа и сердцевидной формой прицветника
	$In^1In^1o_1o_1Fgfg - 1$			
(23)	$In^1in^1O_1o_1FgFg - 1$	}	2	растения с трехлопастной формой листа и сердцевидной формой прицветника
	$In^1in^1O_1o_1Fgfg - 1$			
(22)	$In^1in^1o_1o_1FgFg - 1$	}	2	растения с трехлопастной формой листа и сердцевидной формой прицветника
	$In^1in^1o_1o_1Fgfg - 1$			

Соотношение фенотипических классов 4:2:2 ($\chi^2 = 4,3392$; $P = 0,20-0,05$).

Таким образом, генетический анализ данных F_1 , F_2 и F_B показывает, что признаки форма листа (цельная - рассеченная) и форма прицветника (сердцевидная - узкая типа фрего) наследуются независимо, а гены ($In^1 - in^1$, $O_1 - o_1$ и $Fg - fg$), контролирующие их развитие, находятся в разных негомологичных хромосомах и в их функционировании наблюдается эпистатическое взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие генов.

3.15 Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и окраски лепестков цветка

Анализ наследования формы листовой пластинки и окраски лепестков цветка проводили на растениях, полученных от скрещивания линии Л-476 с линией Л-501. Линия Л-476 имеет пальчатодольчатую форму листа и желтую окраску лепестков цветка.

Линия Л-501 обладает цельной формой листа и кремовой окраской лепестков цветка.

Гибриды F_1 (Л-476 х л-501) характеризовались трехлопастной формой листа и желтой окраской лепестков цветка.

Следовательно, по форме листа наблюдается неполное, а по окраске лепестка полное доминирование [33].

В F_2 (всего 498 растений) по изучаемым признакам происходит расщепление. При этом растения с цельной и трехлопастной формой листа нами были объединены в один класс. Растения F_2 образовали четыре фенотипических класса:

- растения с цельной + трехлопастной формой листа и желтой окраской лепестков цветка (263);
- растения с цельной + трехлопастной формой листа и кремовой окраской лепестков цветка (106);
- растения с пальчатодольчатой формой листа и желтой окраской лепестков цветка (104);
- растения с пальчатодольчатой формой листа и кремовой окраской лепестков цветка (25);

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 9:3:3:1 ($\chi^2 = 5,1681$; $P = 0,20-0,05$). Соотношение фенотипических классов говорит о том, что в данной комбинации происходит дигенное расщепление признаков.

Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы Л-476 - $in^1in^1o_1Y_1Y_1$; Л-501 - $In^1In^1o_1y_1y_1$. Следовательно, родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию двух генов.

Растения F_1 , являясь дигетерозиготами, и их генотип - $In^1In^1o_1Y_1y_1$. В F_2 происходит дигенное расщепление по генам $In^1 - in^1$ и $Y_1 - y_1$.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить следующим образом:

№	Генотипические классы			Фенотипические классы	
	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	$In^1In^1o_1Y_1Y_1$	1	$In^1-o_1Y_1-$	цельная + трехлопастная форма листа и желтая окраска лепестков цветка	9
2	$In^1In^1o_1Y_1y_1$	2			
3	$In^1In^1o_1y_1Y_1$	2			
4	$In^1In^1o_1y_1y_1$	4			
5	$In^1In^1o_1y_1y_1$	1	$In^1-o_1y_1y_1$	цельная + трехлопастная форма листа и кремовая окраска лепестков цветка	3
6	$In^1in^1o_1y_1y_1$	2			
7	$in^1in^1o_1Y_1Y_1$	1	$in^1in^1o_1Y_1-$	пальчатодольчатая форма листа и желтая окраска лепестков цветка	3
8	$in^1in^1o_1Y_1y_1$	2			
9	$in^1in^1o_1y_1y_1$	1	$in^1in^1o_1y_1y_1$	пальчатодольчатая форма листа и кремовая окраска лепестков цветка	1

Таким образом, анализ данных χ^2 показывает, что признаки цельная форма листа и желтая окраска лепестков цветка наследуются независимо. А гены - In^1 и Y_1 , контролирующие их, находятся в разных группах сцепления и в их функционировании имеет место эпистатическое взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие генов.

3.16 Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке

Анализ наследования формы листовой пластинки и «наличия - отсутствия» госсипольных железок на стебле и коробочке проводили на растениях, полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-479. Л-477 характеризуется пальчаторассеченной формой листа и наличием госсипольных железок на стебле и коробочке. Линия Л-479 – пальчатодольчатой формой листа и отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке.

Гибриды F_1 , характеризовались пальчатораздельной формой листа и наличием госсипольных железок.

В F_2 происходит расщепление как по форме листа, так и по наличию – отсутствию госсипольных железок.

В F_2 выделены четыре фенотипических класса:

– растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и наличием госсипольных железок (192);

– растения с пальчаторассеченной + пальчатораздельной формой листа и отсутствием госсипольных железок (81);

– растения с пальчатодольчатой формой листа и наличием госсипольных железок (71);

– растения с пальчатодольчатой формой листа и отсутствием госсипольных железок (16);

Соотношение фенотипических классов близко к 9:3:3:1 ($\chi^2 = 5,4516$; $P = 0,20-0,05$). Следовательно, в данной комбинации скрещивания идет дигенное расщепление признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-477 - $in'in'O_1O_1Gl_1Gl_1$, Л-479 - $in'in'o_1ogl_1gl_1$. Они различаются между собой по аллель-

ному состоянию двух генов. Растения F_1 , являясь дигетерозиготами, имеют генотип - $in'in'O_1O_1G_1g_1$. В F_2 наблюдается дигенное расщепление по генам $O_1 - o_1$ и $G_1 - g_1$.

(Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить так:

№	Генотипические классы			Фенотипические классы	
	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
	2	3	4	5	6
1	$in'in'O_1O_1G_1G_1$	1	$in'in'O_1-G_1-$	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и наличие госсипольных железок	9
2	$in'in'O_1O_1G_1g_1$	2			
3	$in'in'O_1o_1G_1G_1$	2			
4	$in'in'O_1o_1G_1g_1$	4			
	2	3	4	5	6
5	$in'in'O_1O_1g_1g_1$	1	$in'in'O_1-g_1g_1$	пальчаторассеченная + пальчатораздельная форма листа и отсутствие госсипольных железок	3
6	$in'in'O_1o_1g_1g_1$	2			
7	$in'in'o_1O_1G_1G_1$	1	$in'in'o_1O_1G_1-$	пальчатодольчатая форма листа и наличие госсипольных железок	3
8	$in'in'o_1O_1g_1g_1$	2			
9	$in'in'o_1o_1g_1g_1$	1	$in'in'o_1o_1g_1g_1$	пальчатодольчатая форма листа и отсутствие госсипольных железок	1

Переходим к анализу данных беккрасса. Гибриды F_1 (Л-477 x Л-479) повторно скрещивались с линией Л-479. Дигетерозиготные F_1 образуют четыре типа гамет: $in'O_1G_1$, $in'O_1g_1$, $in'o_1G_1$, $in'o_1g_1$. Анализирующая линия Л-479 дает один тип гамет - $in'o_1g_1$. Последний будет считаться с гаметами F_1 и образуют следующие зиготы:

$in'in'O_1O_1G_1g_1 - 1$ пальчатораздельная форма листа и наличие госсипольных железок

$in'in'O_1o_1g_1g_1 - 1$ пальчатораздельная форма листа и отсутствие госсипольных железок

$in^1in^1o_1G_1g_1 - 1$ пальчатодольчатая форма листа и наличие
госсипольных железок

$in^1in^1o_1gl_1gl_1 - 1$ пальчатодольчатая форма листа и отсутствие
госсипольных железок

Соотношение фенотипических классов 1:1:1:1 ($\chi^2=1,2590$; $P=0,80-0,50$).

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B можно заключить, что между формой листовой пластинки (пальчаторассеченная - пальчатодольчатая) и признаком «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке отсутствует коррелятивная связь. Гены ($O_1 - o_1$ и $G_1 - g_1$), контролирующие проявление этих признаков, находятся в разных группах сцепления и в их функционировании наблюдаются межallelельные и неallelельные взаимодействия генов.

3.17 Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и формы прицветника

Наследование выше приведенных признаков изучали на гибридных растениях, полученных от скрещивания линии Л-477 с линиями Л-110, Л-480, Л-479. Линия Л-477 характеризуется отсутствием листовых нектарников и узкой формой (типа frego) прицветника. Линии Л-110, Л-480, Л-479 отличаются наличием листовых нектарников и сердцевидной формой прицветника. Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий, характеризовались наличием листовых нектарников и сердцевидной формой прицветника. Следовательно, по обоим признакам наблюдается полное доминирование. В F_2 по изучаемым признакам происходило расщепление с образованием четырех фенотипических классов:

- растения с наличием листовых нектарников и сердцевидной формой прицветника;
- растения с наличием листовых нектарников и узкой формой прицветника;
- растения с отсутствием листовых нектарников и сердцевидной формой прицветника;
- растения с отсутствием листовых нектарников, и узкой формой прицветника.

Соотношение фенотипических классов близко к 45:15:3:1 (табл. 14).

Эти данные показывают, что в данном случае наблюдается тригенное расщепление признаков. Анализируя эти данные, было предположено, что линия Л-477 имеет следующий генотип - $ne_1ne_1ne_2ne_2fgfg$, а линии Л-110, Л-476, Л-479 - $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2FgFg$. Гибриды F_1 - тригетерозиготы и обладают генотипом $Ne_1ne_1Ne_2ne_2Fgfg$.

В F_2 происходит тригенное расщепление по генам $Ne_1 - ne_1, Ne_2 - ne_2, Fg - fg$.

Схема взаимодействия этих генов в F_2 такова:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2FgFg$	1	наличие листовых нектарников и сердцевидная форма прицветника	45
2	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2FgFg$	2		
3	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2FgFg$	2		
4	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2FgFg$	4		
5	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2FgFg$	1		
6	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2FgFg$	1		
7	$Ne_1ne_1ne_2ne_2FgFg$	2		
8	$ne_1ne_1Ne_2ne_2FgFg$	2		
9	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2fgfg$	2		
10	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Fgfg$	4		

11	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Fgfg$	4		
12	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Fgfg$	8		
13	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2Fgfg$	2		
14	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2Fgfg$	2		
15	$Ne_1ne_1ne_2ne_2Fgfg$	4		
16	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Fgfg$	4		
17	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2fgfg$	1	наличие листовых нектарников и узкая форма прицветника	15
18	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2fgfg$	2		
19	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2fgfg$	2		
20	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2fgfg$	4		
21	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2fgfg$	1		
22	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2fgfg$	1		
23	$Ne_1ne_1ne_2ne_2fgfg$	2		
24	$ne_1ne_1Ne_2ne_2fgfg$	2		
25	$ne_1ne_1ne_2ne_2FgFg$	1	отсутствие листовых нектарников и сердцевидная форма прицветника	3
26	$ne_1ne_1ne_2ne_2Fgfg$	2		
27	$ne_1ne_1ne_2ne_2fgfg$	1	отсутствие листовых нектарников и узкая форма прицветника	1

Полученные данные показывают, что «наличие - отсутствие» листовых нектарников и формы прицветника наследуются независимо. Это подтверждается и данными беккрасса.

Когда гибриды F_1 возвратно скрещивались с родительскими линиями Л-110, Л-479, то гибриды F_1 , являясь тригетерозиготами ($Ne_1ne_1Ne_2ne_2Fgfg$), образуют восемь типов гамет: Ne_1Ne_2Fg , ne_1ne_2fg .

Анализирующие родители - Л-110, Л-479 ($Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2FgFg$) дают только один тип гамет - Ne_1Ne_2Fg .

В комбинациях (Л-477 x Л-110) x Л-110, (Л-477 x Л-479) x Л-479 гаметы сочетаются следующим образом:

$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2FgFg-1$	}	наличие листовых нектарников и сердцевидная форма прицветника
$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Fgfg-1$		

Во всех комбинациях скрещиваний беккроссированные индивиды характеризовались наличием листовых нектарников и сердцевидной формой прицветника (табл. 14).

Таким образом, генетический анализ данных растений F_1 , F_2 и F_B показал, что признаки «наличие - отсутствие» листовых нектарников и форма прицветника наследуются независимо, а гены ($Ne_1 - ne_1$, $Ne_2 - ne_2$ и $Fg - fg$), контролирующие, их находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдается полимерное взаимодействие неаллельных генов (полимерия) и межаллельное взаимодействие генов.

Таблица 14

Расщепление в F₂ и F₃ по признакам «наличие-отсутствие листовых нектарников и формы прицветника»

Материал	n	Наличие листовых нектарников		Отсутствие листовых нектарников		Соотношение	χ^2	P
		сердцевидная форма прицветника	узкая форма прицветника	сердцевидная форма прицветника	узкая форма прицветника			
F ₂ Л-477 x Л-110	422	312	83	19	8	45:15:3:1	3,6758	0,50-0,20
F ₃ (Л-477xЛ-110)x Л-110	312	312	0	0	0	1:0	0,00	0,00
F ₃ (Л-477xЛ-475)x Л-477	66	26	26	10	4	3:3:1:1	2,6869	0,50-0,20
F ₂ Л-480 x Л-477	566	413	116	26	11	45:15:3:1	3,2011	0,50-0,20
F ₂ Л-477 x Л-479	360	253	77	17	13	45:15:3:1	10,315	0,05-0,01
F ₃ (Л-477xЛ-479)x Л-479	108	108	0	0	0	1:0	0,00	1,00

1.18 Взаимосвязь в наследовании признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски пыльцы

Анализ наследования признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски пыльцы проводили на растениях, полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-475. Линия Л-477 характеризуется отсутствием листовых нектарников и светло антоциановой окраской пыльцы. Линия Л-475 отличается наличием листовых нектарников и желтой окраской пыльцы.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собой, характеризуются наличием листовых нектарников и желтой окраской пыльцы. В данной комбинации по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

Растения F_2 (всего 598 особей) делятся на четыре фенотипических класса:

- растения с наличием листовых нектарников и желтой окраской пыльцы (423);
- растения с наличием листовых нектарников и кремовой + светло антоциановой окраской пыльцы (139);
- растения без листовых нектарников и желтой окраской пыльцы (25);
- растения без листовых нектарников, и кремовой + светло антоциановой окраской пыльцы (11).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 45:15:3:1 ($\chi^2 = 0,64614$; $P = 0,95-0,80$).

Как известно, такое соотношение фенотипических классов наблюдается при тригенном расщеплении признаков. Следовательно, родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-477 - $ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1$; Л-475 - $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2P_1P_1$. Растения F_1 являются тригетерозиготами и обладают генотипом

$Ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1p_1$. В F_2 происходит расщепление по генам $Ne_1 - ne_1, Ne_2 - ne_2, P_1 - p_1$.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить так:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2P_1P_1$	1	наличие листовых нектарников и желтая окраска пыльцы	45
2	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2P_1P_1$	2		
3	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2P_1P_1$	2		
4	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1P_1$	4		
5	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2P_1P_1$	1		
6	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2P_1P_1$	1		
7	$Ne_1ne_1ne_2ne_2P_1P_1$	2		
8	$ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1P_1$	2		
9	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2P_1p_1$	2		
10	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2P_1p_1$	4		
11	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2p_1p_1$	4		
12	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2p_1p_1$	8		
13	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2P_1p_1$	2		
14	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2p_1p_1$	2		
15	$Ne_1ne_1ne_2ne_2P_1p_1$	4		
16	$ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1p_1$	4		
17	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2p_1p_1$	1		
18	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2p_1p_1$	2		
19	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2p_1p_1$	2		
20	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2p_1p_1$	4		
21	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2p_1p_1$	1		
22	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2p_1p_1$	1		
23	$Ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1$	2		
24	$ne_1ne_1Ne_2ne_2p_1p_1$	2		
25	$ne_1ne_1ne_2ne_2P_1P_1$	1	без листовых нектарников и желтая окраска пыльцы	3
26	$ne_1ne_1ne_2ne_2P_1p_1$	2		
27	$ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1$	1	без листовых нектарников и кремовая + светло антоциановая окраска пыльцы	1

Полученные данные свидетельствуют о том, что «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски пыльцы наследуются независимо. Это подтверждается данными беккрасса. Когда гибриды F_1 повторно скрещивались с родительской линией Л-477, то тригетерозиготные

гибриды F_1 ($Ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1p_1$) образовали восемь типов гамет: $Ne_1Ne_2P_1$, $ne_1ne_2p_1$. Анализирующий родитель Л-477 ($ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1$) дает только один тип гамет — $ne_1ne_2p_1$. Родительские гаметы сочетаются следующим образом:

$Ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1p_1 - 1$	}	3	наличие листовых нектарников и желтая окраска пыльцы (28)
$Ne_1ne_1ne_2ne_2P_1p_1 - 1$			
$ne_1ne_1Ne_2ne_2P_1p_1 - 1$			
$Ne_1ne_1Ne_2ne_2p_1p_1 - 1$	}	3	наличие листовых нектарников и кремовая+светлоантоциановая окраска пыльцы (24)
$Ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1 - 1$			
$ne_1ne_1Ne_2ne_2p_1p_1 - 1$			
$ne_1ne_1ne_2ne_2P_1p_1 - 1$	}	1	отсутствие листовых нектарников и желтая окраска пыльцы (6)
$ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1 - 1$			
$ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1 - 1$	}	1	отсутствие листовых нектарников и кремовая+светлоантоциановая окраска пыльцы (8)
$ne_1ne_1ne_2ne_2p_1p_1 - 1$			

При беккроссе выделяются четыре фенотипических класса с соотношением 3:3:1:1 ($\chi^2 = 1,0706$; $P = 0,80-0,50$). При скрещивании F_1 с доминантной родительской линией Л-475, выше перечисленные материнские гаметы в сочетании с отцовской гаметой - $Ne_1Ne_2P_1$ дают следующие генотипы:

$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2P_1P_1 - 1$	}	наличие листовых нектарников и желтая окраска пыльцы
$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2P_1p_1 - 1$		

Полученные беккроссированные растения характеризовались одинаковым фенотипом, то есть наличием листовых нектарников и желтой окраской пыльцы. Взаимосвязь между признаками «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски пыльцы определялись также с

помощью коэффициента корреляции ($r=-0,0319$; $S_r=0,0409$; $t_r=0,7803$).

Таким образом, по итогам генетического анализа данных растений F_1 , F_2 , F_B , а также коэффициента корреляции установлено, что признаки «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраска пыльцы наследуются независимо, а гены ($Ne_1 - ne_1$, $Ne_2 - ne_2$, $P_1 - p_1$), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления и в их функционировании наблюдается полимерное взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие генов.

3.19 Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски лепестков цветка

Взаимосвязь между этими признаками изучена на гибридных растениях, полученных от скрещивания линий Л-480 и Л-477.

Линия Л-480 имеет листовые нектарники и желтую окраску лепестка, Л-477 – без листовых нектарников и светло антоциановой окраской лепестка.

Гибриды F_1 характеризовались наличием листовых нектарников и желтой окраской у основания лепестков цветка и со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка. В данной комбинации по первому признаку наблюдается полное, а по второму - неполное доминирование.

В F_2 (всего 566 особей) по обоим признакам наблюдалось расщепление и выделено четыре фенотипических класса:

– растения с наличием листовых нектарников и желтой окраской лепестка (393);

- растения с наличием листовых нектарников и светло антоциановой + кремовой окраской лепестка (136);

- растения без листовых нектарников и желтой окраской лепестка (26);

- растения без листовых нектарников и светло антоциановой + кремовой окраской лепестка (11).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 45:15:3:1 ($\chi^2 = 0,6826$; $P = 0,95-0,80$). Такое соотношение фенотипических классов наблюдается при тригенном расщеплении признаков. Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-476 - $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Y_1Y_1$; Л-477 - $ne_1ne_1ne_2ne_2y_1y_1$.

Гибриды F_1 , являясь тригетерозиготами, обладают генотипом - $Ne_1ne_1Ne_2ne_2Y_1y_1$. В F_2 происходит тригенное расщепление по генам - $Ne_1 - ne_1$, $Ne_2 - ne_2$ и $Y_1 - y_1$. Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить так:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	2	3	4	5
1	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Y_1Y_1$	1	наличие листовых нектарников и желтая окраска лепестка	45
2	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Y_1Y_1$	2		
3	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Y_1Y_1$	2		
4	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Y_1Y_1$	4		
5	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2Y_1Y_1$	1		
6	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2Y_1Y_1$	1		
7	$Ne_1ne_1ne_2ne_2Y_1Y_1$	2		
8	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Y_1Y_1$	2		
9	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Y_1y_1$	2		
10	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Y_1y_1$	4		
11	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Y_1y_1$	4		
12	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Y_1y_1$	8		
13	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2Y_1y_1$	2		
14	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2Y_1y_1$	2		
15	$Ne_1ne_1ne_2ne_2Y_1y_1$	4		
16	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Y_1y_1$	4		
1	2	3	4	5
17	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2y_1y_1$	1	наличие листовых нектарников и светло	15
18	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2y_1y_1$	2		
19	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2y_1y_1$	2		
20	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2y_1y_1$	4		
21	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2y_1y_1$	1		

22	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2y_1y_1$	1	антоциановая + кремовая окраска	
23	$Ne_1ne_1ne_2ne_2y_1y_1$	2	лепестка	
24	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Y_1Y_1$	2		
25	$ne_1ne_1ne_2ne_2Y_1Y_1$	1	без листовых нектарников и желтая окраска лепестка	3
26	$ne_1ne_1ne_2ne_2Y_1Y_1$	2		
27	$ne_1ne_1ne_2ne_2y_1y_1$	1	без листовых нектарников и светло антоциановая + кремовая окраска лепестка	1

Таким образом, анализ данных χ^2 показывает, что признаки «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраска лепестков цветка наследуются независимо, а гены ($Ne_1 - ne_1$, $Ne_2 - ne_2$, $Y_1 - y_1$), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдается полимерное взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие генов.

3.20 Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и типа симподия

Взаимосвязь между этими признаками изучена на гибридных растениях, полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-110. Линия Л-477 характеризуется отсутствием листовых нектарников и непредельным типом симподия. Линия Л-110 отличается наличием листовых нектарников и предельным типом симподия.

Гибриды F_1 характеризовались наличием листовых нектарников и непредельным типом симподия. В данной комбинации по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

В F_2 (всего 422 особей) по обоим признакам наблюдалось расщепление с выделением четырех фенотипических классов:

- растения с наличием листовых нектарников и непредельным типом симподия (288);

- растения с наличием листовых нектарников и предельным типом симподия (107);

- растения без листовых нектарников и непредельным типом симподия (18);

- растения без листовых нектарников и предельным типом симподия (9).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 45:15:3:1 ($\chi^2 = 1,9570$; $P = 0,80-0,50$). На основе анализа этих данных считаем, что в этом случае наблюдается тригенное расщепление признаков.

Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-477 - $ne_1ne_1ne_2ne_2SS$, Л-110 - $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2ss$.

Растения F_1 являются тригетерозиготами и обладают генотипом - $Ne_1ne_1Ne_2ne_2Ss$.

В F_2 происходит тригенное расщепление по генам - $Ne_1 - ne_1, Ne_2 - ne_2, S - s$.

Схема взаимодействия этих генов в F_2 следующая:

Генотипические классы			Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Фенотип	Частота встречаемости
1	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2SS$	1	наличие листовых нектарников и непредельный тип симподия	45
2	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2SS$	2		
3	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2SS$	2		
4	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2SS$	4		
5	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2SS$	1		
6	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2SS$	1		
7	$Ne_1ne_1ne_2ne_2SS$	2		
8	$ne_1ne_1Ne_2ne_2SS$	2		
9	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Ss$	2		
10	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Ss$	4		
11	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Ss$	4		
12	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Ss$	8		
13	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2Ss$	2		
14	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2Ss$	2		
15	$Ne_1ne_1ne_2ne_2Ss$	4		

16	$ne_1ne_1Ne_2ne_2Ss$	4	наличие листовых нектарников и предельный тип симподия	15
17	$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2ss$	1		
18	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2ss$	2		
19	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2ss$	2		
20	$Ne_1ne_1Ne_2ne_2ss$	4		
21	$Ne_1Ne_1ne_2ne_2ss$	1		
22	$ne_1ne_1Ne_2Ne_2ss$	1		
23	$Ne_1ne_1ne_2ne_2ss$	2		
24	$ne_1ne_1Ne_2ne_2ss$	2	без листовых нектарников и непредельный тип симподия	3
25	$ne_1ne_1ne_2ne_2SS$	1		
26	$ne_1ne_1ne_2ne_2Ss$	2	без листовых нектарников и предельный тип симподия	1
27	$ne_1ne_1ne_2ne_2ss$	1		

Полученные данные показывают, что «наличие - отсутствие» листовых нектарников и тип симподиальных ветвей наследуются независимо. Это подтверждается и данными беккрасса. Когда гибриды F_1 возвратно скрещивались с родительской формой Л-110, то гибриды F_1 , являясь тригетерозиготами ($Ne_1ne_1Ne_2ne_2Ss$), образуют восемь типов гамет: Ne_1Ne_2S , ne_1ne_2s . Анализирующий родитель Л-110 ($Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2ss$) дает только один тип гамет - Ne_1Ne_2s . В комбинации (Л-477 x Л-110) x Л-110 их гаметы сочетаются следующим образом:

$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2Ss - 1$	} 4	растения с наличием листовых нектарников и непредельным типом симподия (54)
$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2Ss - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2Ss - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2ne_2Ss - 1$		
$Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2ss - 1$	} 4	растения с наличием листовых нектарников и предельным типом симподия (54)
$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2ss - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2ss - 1$		
$Ne_1ne_1Ne_2ne_2ss - 1$		

В данном случае здесь происходит расщепление в соотношении 4:4 ($\chi^2= 5,1282$; $P= 0,05-0,01$).

Таким образом, анализ данных растений F_1 , F_2 и F_B показывает, что признаки «наличие - отсутствие» листовых нектарников и тип симподиальных ветвей наследуются независимо, а гены ($Ne_1 - ne_1$, $Ne_2 - ne_2$, $S - s$), контролирующие их развитие, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдается полимерное взаимодействие неаллельных генов и межаллельное взаимодействие генов.

3.21 Взаимосвязь в наследовании признаков форма прицветника и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке

Анализ наследования формы прицветника и «наличие - отсутствие» госсипольных железок проведен на растениях, полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-479. Линия Л-477 обладает узкой формой прицветника и наличием госсипольных железок на стебле и коробочке. Линия Л-479 отличается сердцевидной формой прицветника и отсутствием госсипольных железок на стебле и коробочке. Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих линий между собой, характеризуются сердцевидной формой прицветника и наличием госсипольных железок на стебле и коробочке. Следовательно, по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

В F_2 (всего 360 особей) происходит расщепление как по форме прицветника, так и по «наличию - отсутствию» госсипольных железок. В F_2 выделяются четыре фенотипических класса:

- растения с сердцевидной формой прицветника и наличием госсипольных железок (200);

- растения с узкой формой прицветника и наличием госсипольных железок (63);

- растения с сердцевидной формой прицветника и отсутствием госсипольных железок (70);

- растения с узкой формой прицветника и отсутствием госсипольных железок (27).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 9:3:3:1 ($\chi^2 = 1,3233$; $P = 0,80-0,50$). На основе анализа этих данных считаем, что в данной комбинации скрещивания в F_2 наблюдается дигенное расщепление признаков.

Родительские линии по изучаемым признакам имеют следующие генотипы: Л-477 - **fgfgGl₁Gl₁**, Л-479 - **FgFggl₁gl₁**. Гибриды F_1 - **FgfgGl₁gl₁**.

В F_2 происходит дигенное расщепление по генам - **Fg - fg** и **Gl₁ - gl₁**. Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	2	3	4	5	6
1	FgFgGl ₁ Gl ₁	1	Fg-Gl ₁ -	сердцевидная форма прицветника и наличие госсипольных железок	9
2	FgFgGl ₁ gl ₁	2			
3	FgfgGl ₁ Gl ₁	2			
4	FgfgGl ₁ gl ₁	4			
1	2	3	4	5	6
5	fgfgGl ₁ Gl ₁	1	fgfgGl ₁ -	узкая форма прицветника и наличие госсипольных железок	3
6	fgfgGl ₁ gl ₁	2			
7	FgFggl ₁ gl ₁	1		сердцевидная форма	

8	$Fgfggl_1gl_1$	2	$Fg-gl_1gl_1$	прицветника и отсутствие госсипольных железок	3
9	$fgfggl_1gl_1$	1	$fgfggl_1gl_1$	узкая форма прицветника и отсутствие госсипольных железок	1

Переходим к анализу данных беккрасса, полученного от скрещивания F_1 (Л-477 x Л-479) с линией Л-479. F_1 , являясь дигетерозиготой ($FgfgGl_1gl_1$), образует четыре типа гамет: $FgGl_1$, $Fggl_1$, $fgGl_1$, $fggl_1$. Линия Л-479 дает только один тип гамет - $Fggl_1$. Родительские гаметы сочетаются следующим образом:

$$\begin{array}{l}
 FgFgGl_1gl_1 - 1 \\
 FgfgGl_1gl_1 - 1 \\
 FgFggl_1gl_1 - 1 \\
 Fgfggl_1gl_1 - 1
 \end{array}
 \left. \begin{array}{l}
 \\ \\ \\
 \end{array} \right\}
 \begin{array}{l}
 2 \\ \\ \\
 \end{array}
 \begin{array}{l}
 \text{сердцевидная форма прицветника и наличие} \\
 \text{госсипольных железок (54)} \\
 \\
 \text{сердцевидная форма прицветника и отсутствие} \\
 \text{госсипольных железок (54)}
 \end{array}$$

Здесь выявлены два фенотипических класса с соотношением 2:2 ($\chi^2 = 0,00$; $P = 1,00$). Данные χ^2 и беккрасса показывают, что форма прицветника и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке наследуются независимо.

Таким образом, путем генетического анализа данных растений F_1 , F_2 и F_B показано, что признаки форма прицветника и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке наследуются независимо, а гены ($Fg - fg$, $Gl_1 - gl_1$), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдаются межallelные и неallelные взаимодействия генов.

3.22 Взаимосвязь в наследовании признаков окраска пыльцы и форма прицветника

Взаимосвязь в наследовании окраски пыльцы и формы прицветника изучена на гибридных растениях F_2 , полученных от скрещивания линий Л-477 и Л-475. Линия Л-477 характеризуется светло антоциановой окраской пыльцы и узкой формой прицветника, а линия Л-475 - желтой окраской пыльцы и сердцевидной формой прицветника.

Растения F_1 , полученные от скрещивания этих линий, характеризовались желтой окраской пыльцы и сердцевидной формой прицветника. Следовательно, по обоим признакам наблюдается полное доминирование.

В F_2 (всего 598 особей) наблюдается расщепление по обоим признакам. Растения со светло антоциановой и кремовой окраской пыльцы нами были объединены в один класс.

Таким образом, генетический анализ F_2 проводился по следующим четырем фенотипическим классам:

- растения желтой окраской пыльцы и сердцевидной формой прицветника (344);
- растения с желтой окраской пыльцы и узкой формой прицветника (104);
- растения кремовой + светло антоциановой окраской пыльцы и сердцевидной формой прицветника (120);
- растения с кремовой + светло антоциановой окраской пыльцы и узкой формой прицветника (30).

Соотношение этих классов 9:3:3:1. Полученные данные близки к теоретически ожидаемому ($\chi^2 = 2,7699$; $P = 0,50 - 0,20$). Дигенный характер расщепления говорит о том, что родительские линии различаются по аллельному состоянию двух генов, контролирующих окраску пыльцы и форму

прицветника. Линия Л-477 имеет генотип p_1p_1fgfg . А линия Л-475 — P_1P_1FgFg . Гибриды F_1 — P_1p_1Fgfg . В F_2 происходит дигенное расщепление по генам $P_1 - p_1$, $Fg - fg$. Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить в таком виде:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	P_1P_1FgFg	1	P_1-Fg-	желтая окраска пыльцы и сердцевидная форма прицветника	9
2	P_1P_1Fgfg	2			
3	P_1p_1FgFg	2			
4	P_1p_1Fgfg	4	P_1-fgfg	желтая окраска пыльцы и узкая форма прицветника	3
5	P_1p_1fgfg	1			
6	P_1p_1fgfg	2	p_1p_1Fg-	кремовая + светло антоциановая окраска пыльцы и сердцевидная форма прицветника	3
7	p_1p_1FgFg	1			
8	p_1p_1Fgfg	2	P_1p_1fgfg	кремовая + светло антоциановая окраска пыльцы и узкая форма прицветника	1
9	p_1p_1fgfg	1			

Переходим к анализу данных беккрасса. Когда гибриды F_1 повторно скрещивались с родительской формой Л-477, гибриды F_1 , являясь дигетерозиготами (P_1p_1Fgfg), образуют четыре типа гамет: P_1Fg , P_1fg , p_1Fg , p_1fg . Линия Л-477 (p_1p_1fgfg) дает только один тип гамет - p_1fg . Родительские гаметы сочетаются следующим образом:

- P_1p_1Fgfg – 1 желтая окраска пыльцы и сердцевидная форма прицветника (19);
- P_1p_1fgfg – 1 желтая окраска пыльцы и узкая форма прицветника (15);
- p_1p_1Fgfg – 1 кремовая + светло антоциановая окраска пыльцы и сердцевидная форма прицветника (17);
- p_1p_1fgfg – 1 кремовая + светло антоциановая окраска пыльцы и узкая форма прицветника (15).

Получены четыре фенотипических класса и их соотношение 1:1:1:1 ($\chi^2 = 0,66665$; $P = 0,95-0,80$).

При скрещивании F_1 с линией Л-475 (P_1P_1FgFg) выше перечисленные материнские гаметы в сочетании с отцовской гаметой - P_1Fg дают следующие генотипы:

$P_1P_1FgFg - 1$	} желтая окраска пыльцы и сердцевидная форма прицветника
$P_1P_1Fgfg - 1$	
$P_1p_1FgFg - 1$	
$P_1p_1Fgfg - 1$	

При беккроссе (Л-477 x Л-475) x Л-475 полученные все особи были с желтой окраской пыльцы и сердцевидной формой прицветника.

Данные χ^2 и беккросса показывают, что окраска пыльцы и форма прицветника наследуются независимо. Взаимосвязь между этими признаками проверена и с помощью коэффициента корреляции.

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 и F_B установлено, что окраска пыльцы и форма прицветника наследуются независимо [37], а гены $P_1 - p_1$, $Fg - fg$, контролирующие их, находятся в разных группах сцепления. В функционировании этих генов наблюдаются межallelельные и неallelельные взаимодействия генов.

3.23 Взаимосвязь в наследовании признаков окраски лепестков цветка и формы прицветника

Взаимосвязь между этими признаками изучена на растениях, полученных от скрещивания линий Л-480 и Л-477. Л-480 имеет желтую окраску лепестка и сердцевидную форму прицветника, а Л-477 - светло антоциановую окраску лепестка и узкую форму прицветника.

Растения F_1 , полученные от скрещивания этих линий, характеризовались желтой окраской у основания ле-

пестков цветка и со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка, также сердцевидной формой прицветника. Следовательно, по первому признаку наблюдается неполное, а по второму – полное доминирование. В F_2 (всего 566 растений) наблюдается расщепление как по окраске лепестка, так и форме прицветника и выделено четыре фенотипических класса:

– растения с желтой окраской лепестка + желтой окраской со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка и сердцевидной формой прицветника (320);

– растения с желтой окраской лепестка + желтой окраской со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка и узкой формой прицветника (99);

– растения с кремовой + светло антоциановой окраской лепестка и сердцевидной формой прицветника (119);

– растения с кремовой + светло антоциановой окраской лепестка и узкой формой прицветника (28).

Соотношение фенотипических классов близко к теоретически ожидаемому 9:3:3:1 ($\chi^2 = 3,5861$; $P = 0,50-0,20$).

Дигенный характер расщепления говорит о том, что родительские линии различаются между собой по аллельному состоянию двух генов, контролирующих окраску лепестков цветка и форму прицветника. Линия Л-480 имеет генотип Y_1Y_1FgFg , а линия Л-477 – y_1y_1fgfg . Гибриды $F_1 - Y_1y_1Fgfg$.

В F_2 происходит дигенное расщепление по генам – $Y_1-y_1, Fg - fg$.

Схему взаимодействия этих генов в F_2 можно представить так:

Генотипические классы				Фенотипические классы	
№	Генотип	Частота встречаемости	Радикал генотипа	Фенотип	Частота встречаемости
1	Y_1Y_1FgFg	1	Y_1-Fg-	желтая окраска + желтая окраска со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка и сердцевидная форма прицветника	9
2	Y_1Y_1Fgfg	2			
3	Y_1y_1FgFg	2			
4	Y_1y_1Fgfg	4			
5	Y_1Y_1fgfg	1	Y_1-fgfg	желтая окраска лепестка + желтая окраска со светло антоциановым оттенком верхней части лепестка и узкая форма прицветника	3
6	Y_1y_1fgfg	2			
7	y_1y_1FgFg	1	y_1y_1Fg-	кремовая + светло антоциановая окраска лепестка и сердцевидная форма прицветника	3
8	y_1y_1Fgfg	2			
9	y_1y_1fgfg	1	y_1y_1fgfg	кремовая + светло антоциановая окраска лепестка и узкая форма прицветника	1

Соотношение фенотипических классов 9:3:3:1 показывает, что окраска лепестков цветка и форма прицветника наследуются независимо.

Таким образом, по результатам проведенного генетического анализа растений F_1 , F_2 установлено, что окраска лепестков цветка и форма прицветника наследуются независимо, а гены ($Y_1 - y_1$, $Fg - fg$), контролирующие их, находятся в разных группах сцепления и в их функционировании наблюдаются межallelельные и неallelельные взаимодействия генов.

Полученные результаты исследований качественных признаков хлопчатника *G.hirsutum* L. используются и применяются:

1. В Национальном университете Узбекистана в качестве модельного объекта для постановки исследований по феногенетике, мутационной и цитологической генетике хлопчатника, а также в учебном процессе в подготовке бакалавров, магистров и аспирантов.

2. В Институте генетики и ЭБР АН РУз в постановке исследований по молекулярной, гено - клеточной инженерии и экологической генетике.

3. В Ташкентском государственном педагогическом университете и в Чирчикском государственном педагогическом институте в постановке исследований по генетическим основам эволюции растений и в учебном процессе, в подготовке бакалавров и магистров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам генетического анализа гибридных растений F_1 , F_2 , F_3 , полученных от моногибридного и дигибридного скрещиваний изогенных, гомозиготных по генотипу, резкоконтрастных по фенотипу линий по девяти парам качественных признаков, установлено, что у аллотетраплоидного вида *G.hirsutum* L. эти качественные признаки могут иметь не только моногенный, но и дигенный контроль.

Показано, что такие качественные признаки как окраска пыльцы и лепестков цветка, форма прицветника, тип симподия, «наличие – отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке характеризуются проявлением таких типов взаимодействия аллельных генов как полное и неполное доминирования.

Установлено также, что такие качественные признаки как «наличие – отсутствие» листовых нектарников, антоцианового пятна у основания лепестков цветка, форма листовой пластинки имеют дигенный контроль с проявлением таких типов взаимодействия неаллельных генов как полимерия и эпистаз. У их гибридов F_2 имеет место тригенное и тетрагенное расщепление. За счет этого у них увеличивается размах формообразовательного процесса.

Путем самоопыления и отбора среди гибридных растений F_2 удалось выделить генотипы с разным сочетанием неаллельных генов в гомозиготном состоянии и альтернативно выравненным фенотипом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев А.А. Эволюция и систематика полиплоидных видов хлопчатника. – Ташкент: ФАН, 1974.- 260 с.
2. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. К генетике формы листовой пластинки хлопчатника *G.hirsutum* L. // Узб-биол.жур.- 1977.- №6. - С.67-69.
3. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Изучение генетической детерминации формы листовой пластинки у хлопчатника *G.hirsutum* L. // Генетика. - 1979. - Т.15.-1. - С.110-119.
4. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н., Атабаева Ш.Х. К генетике антоциановой окраски растений хлопчатника // V съезд Узб. респ. общества генет. и селекционеров: Тез. докл.- Ташкент, 1986. - С. 56-58.
5. Абзалов М.Ф. Взаимодействие генов у хлопчатника *G.Hirsutum* L. Монография. – Т: «Фан», 2008. – С. 124.
6. Абзалов М.Ф. Генетика и феногенетика важнейших признаков хлопчатника *G.hirsutum* L.: Дисс. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. –М., 1991.-84 с.
7. Абзалов М.Ф., Фатхуллаева Г.Н. Генетический анализ антоциановой пигментации у новых линий хлопчатника *G.hirsutum* L. // Узб- биол. жур.- 1991.- №2.- С. 58-60.
8. Аманов Б.Х. Перу ғўза турларини туричи ва турлараро дурагайлаш асосида генетик жихатдан бойитилган тизмалар олиш.// Дисс. био. фан. док. (DSc). Тошкент. 2019. - Б. 21-22.
9. Англо-русский словарь. Генетических и цитологических терминов. / Сост. Л.М.Салганик.- Новосибирск.: Наука, 1973. –143 с.
10. Генетический и цитогенетический словарь. / Сост. Ригер Р., Михаэлис А. Пер. с нем. -М.: Колос, 1967. –607 с.

11. Генетические методы в селекции растений /Шумный В.К., Чекуров В.М. и др. - Новосибирск: Наука, 1992.- 296 с.

12. Гершензон С.М. Основы современной генетики. - Киев: Наукова думка, 1983.- 560 с.

13. Дадабоев А.Д., Симонгулян Н.Г. Динамика накопления плодозлементов у сортов хлопчатника с предельно сжатым типом куста //Узб-биол.жур.- 1960.- №2.- С.26.

14. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Книга по Требованию, 2012. 352 с.

15. Закиров С.А., Алматов А.С. Наследование формы листа и некоторых хозяйственных признаков хлопчатника // Биология-почвоведение.- Ташкент: 1972.- вып. 398.-С.33-36

16. Заматайлов С.С., Бурдун А.М. Краткий курс генетики: учеб. пособие.-М.: Агропромиздат, 1987. -158 с.

17. Кокуев В.И. Наследование некоторых хозяйственных и морфологических признаков у хлопчатника. - Ташкент: Госиздат УзССР, 1935.- С. 43-66.

18. Мауер Ф.М. Хлопчатник. - Ташкент: Академии наук УзССР, 1954- 384 с.

19. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф. и др. некоторые итоги исследований по частной генетике хлопчатника // II съезд ВОГиС им.Н.И.Вавилова: Тез. докл.-М., 1972.-С.56-58.

20. Мусаев Д.А. Генетическая коллекция хлопчатника и проблема наследования признаков. - Ташкент: Фан, 1979.- 64 с.

21. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Турабеков Ш., Алматов А.С. Взаимодействие генов и развитие признаков у хлопчатников // Тез.докл. Первое Всесоюзное совещание

генетика развития растений (Ташкент, 23-26 сент. 1980г.) - Генетика и селекция растений, 1980.-С.7-9.

22. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф. и др. Итоги и перспективы развития частной генетики хлопчатника //Теоретические основы частной генетики и селекции хлопчатника. – Ташкент: Фан, 1983.- С.11-33.

23. Мусаев Д.А, Турабеков Ш, Саидкаримов А.Т, Алматов А.С, Рахимов А.К. Генетика ва селекция асослари. Дарслик. Тошкент: “Фан ва технология”, 2011. – С. 488.

24. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Алматов А.С., Турабеков Ш., Мусаева С., Закиров С.А., Рахимов А.К. Генетика морфологических – маркерных и структурных признаков хлопчатника. Научно - методическое пособие. Ташкент. Национальный университет Узбекистана им. Мирзо Улугбека. 2010. С. 59.

25. Мусаев Д.А., Абзалов М.Ф., Алматов А.С., Турабеков Ш., Мусаева С., Фатхуллаева Г.Н., Закиров С.А., Рахимов А.К. Генетический анализ признаков хлопчатника. Научно - учебное пособие. Национальный университет Узбекистана им. Мирзо Улугбека. Ташкент. 2005. С. 121.

26. Мўминов Х.А. Афро-Осиё ва Ҳинди-Хитой ғўзаси туричи ва турлараро F_1 ва F_2 ўсимликларининг морфологик белгиларининг ирсийланиши.// Ўзбекистон Аграр фани хабарномаси. Тошкент. №. 3. (61). 2015. Б. 25-28.

27. Негматов М.Н., Негматов Б.М. О характере наследования признаков гомо- и лонгостилии цветка у хлопчатника.// ДАН РТ. 2006 а. Т.49., №5. С. 475-479.

28. Негматов М.Н., Негматов Б.М. Полиморфизм признака лонгостилии цветка в популяциях современных сортов хлопчатника.// ДАН РТ. 2006 а. Т.49., №6. С. 554-558.

29. Негматов М.Н., Абдуллаев Х.А., Негматов Б.М. Атлас системы размножения хлопчатника.// Душанбе: Дониш,

2018. Изд. 2-ое, 79 стр.

30. Негматов М.Н., Рыжов С.В., Абдуллаев Х.А. Цитозембриологический анализ роста пыльцевых трубок в тканях пестика цветка генотипов хлопчатника, различающихся по морфоструктуре цветка. // ДАН РТ. 2013. Т.56., №6. С. 480-485.

31. Омельченко В.С., Абдуллаев А.А. и др. Особенности расщепления гибридов F_2 при скрещивании различных форм *ssp mexicanum* *Tod. Mauer* с сортом 108-Ф // Узб-биол.жур.-1982.- №5. –С.53-57.

32. Подольная Л.П., Иванова Н.М., Абалдов А.Н., Ходжаева Н.А., Кушнарева Т.А. Изменчивость образцов хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) с различной формой листа при выращивании в условиях естественного увлажнения. // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 71-86.

33. Рахимов А.К. Изучение взаимосвязи в наследовании формы листа и окраски лепестков цветка у хлопчатника. / Биология ва экологиянинг долзарб муаммолари. Хива-2001, 52-55 б.

34. Рахимов А.К. Изучение генетического контроля маркерных признаков при скрещивании новых изогенных линий хлопчатника. Дисс. ... канд. биол. наук. – Ташкент. 2006.- 128 с.

35. Рахимов А.К. Турабеков Ш., Мусаева С., Фатхуллаева Г.Н. Наследование окраски растений, пыльцы и формы прицветника на новых изогенных линиях хлопчатника. // Вестник Аграрной науки Узбекистана №2. 2000, С. 38-42.

36. Рахимов А.К., Турабеков Ш. Особенности наследования признака «наличия-отсутствия» листовых нектарников и формы прицветника у хлопчатника *G.hirsutum* L. // ЎЗМУ хабарлари. №4, 2008, с. 91-92.

37. Рахимов А.К. Турабеков Ш. Ғўза айрим сифат белгиларининг ирсийланишидаги ўзаро боғлиқлигини ўрганиш. // Пахтачилик ва дончилик. №4, 1998, с. 17-18.

38. Ризаева С.М., Сирожиддинов Б.А., Абдуллаев А.А., Арсланов Д.М. Отдаленная гибридизация хлопчатника и получение новых доноров. // (Монография). -Ташкент, «Навруз», 2018.- С. 3.-118

39. Садыков А.С. Хлопчатник – чудо растение. -М.: Наука, 1985.- 146 с.

40. Симонгулян Н., Арутюнова Л.Г. Наследование голо-семянности и типа ветвления при беккроссах хлопчатника // Генетика. – Т.4. –5. – 1968. – С.22-30.

41. Сирожиддинов Б.А. Австралия ва Ҳинди-Хитой ғўза турларининг филогенетик муносабатлари. Б.ф.д.... дисс. автореф. Тошкент. 2017. Б. 10-13.

42. Турабеков Ш., Мусаева С., Мусаев Д.А. Наследование формы и площади прицветника при межлинейных скрещиваниях хлопчатника // Узб. биол. жур. –Ташкент,- 1985.-3.- С.61-63.

43. Турабеков Ш., Мусаева С. Изучение наследования «наличия-отсутствия» листовых нектарников и госсипольных железок у линий генетической коллекции хлопчатника // V съезд Узб.респ. общества генет. и селекционеров: Тез. докл. -Ташкент, 1986.- С.143.

44. Эрназарова Д.К. Внутри- и межвидовое филогенетическое родство разновидностей *G.hirsutum* L и *G.tricuspidatum* Lam. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. -Ташкент. 2008. - С. 7-10.

45. Afzal M. Studies in inheritance in cotton // Mem. Dept. Agric. India, Bot. Sev.- 1930. -v.17. – P. 75-115.

46. Balls W.L. The Cotton plant in Egypt.- Macmillan and Co, London: XVI, 1912.- 202 p.

47. Carver. W.A. The inheritance of certain seed, leaf and flower characters in *Gossypium hirsutum* and some of their genetic inter-relations //Amer. Soc. Agron. -1929. - v. 21. - P.467-480.

48. Endrizzi J.E., Turcotte E.L., Kohel R.J. Qualitative Genetics, Cytology and Cytogenetics //Advanced in Genetics.- 1985. -4.- v.23. -P.81-129.

49. Fyson P.F. Some experiments in the hybridizing of Indian cottons // Mem Dept. Agric. Indian. Bot. - 1908.- 2. -6. - P. 1-29.

50. Green J.M. Frego bract, a genetic marker in Upland cotton // Hered.- 1955.- 46.- P. 232.

51. Harland S.C. The genetics of cotton. I. The inheritance of petal spot in New World cottons. II. The inheritance of pollen colour in New World cottons. //Genet.- 1929.- 20.- P. 365-399.

52. Harland S.C. The genetics of *Gossypium L* // Bibliographia Genetica.- 1932.- V.9-107.- P. 182.

53. Hafeez-ur-Rahman, Amir Bibi, Muhammad Latif Okra-leaf accessions of the upland cotton (*Gossypium hirsutum L.*): genetic variability in agronomic and fibre traits.// J Appl Genet 46(2), 2005. P. 149-155.

54. Holder D.S., Jenkins J.N. and Maxwell F.G. Duplicate linkage of glandless and nectariless genes in Upland cotton, *Gossypium hirsutum L.* // Crop Sci. -1968.-8.-P.577-580.

55. Hutchinson J.B. The genetics of cotton. VIII. The inheritance of anthocyanin pigmentation in Asiatic cottons // Genet.- 1932.- 26.- P. 317-339.

56. Hutchinson J.B. The genetics of cotton. The inheritance of leaf shape in Asiatic *Gossypium* // Genet.- 1934.- 28.- P. 437-513.

57. Kohel R.J. Linkage tests in Upland cotton, *G. hirsutum. L.* // Crop. Sci.- 1972.-v.12.-P.66-69.

58. Leak H.M. Studies in Indian cotton // Genet. - 1911.- 1.- P. 202-272.

59. Leak H.M. and Prasad R.A. Studies in Indian cottons. 1 The vegetative characters // Mem. Dept. Agric. India bot. - 1914.-6.-P.115-150.

60. Liam Dolan, R. Scott Poethig The okra leaf shape mutation in cotton is active in all cell layers of the leaf.// American Journal of Botany 85(3): 1998. P. 322-327.

61. Mc. Lendon C.A. Mendelian inheritance in cotton hybrids // Georgia Sta. Bull.- 1912.- 99. -P. 141-228.

62. Mc. Michael S.C. Glandless boll in Upland cotton and its use in the study of natural crossing // Agronom. -1954. -46.- P. 527-528.

63. Meyer J.R. and Meyer V.G. Origin and inheritance of nectariless cotton // Crop Sci. - 1961.- v.1.-P. 167-169.

64. Nawab N.N., Mehmood A., Jeelani G., Farooq M., T. N. Khan Inheritance of okra leaf type, gossypol glands and trichomes in cotton.// The Journal of Animal & Plant Sciences, 24(2): 2014. P. 526-533.

65. Ryan J. Andres, Daryl T. Bowman, Don C. Jones, and Vasu Kuraparthi Breeding and genetics Major Leaf Shapes of Cotton: Genetics and Agronomic Effects in Crop Production.// The Journal of Cotton Science 20: 2016. P. 330-340.

66. Silow R.A. The genetics of leaf shape in diploid cottons and the theory of gene interaction // Genet.- 1939.-v.38.- P. 229-276.

67. Singh Phundan, Nandeshwar S.B. Genetic diversity and pattern of distribution of anthocyanin pigmentation in *G.arboreum* L. cotton. // Cotton Dev., 1984.- Vol. 14, № 2-3, P. 39-40.

68. Stepens. S.G. A genetic survey of leaf shape in New World cottons a problem in critical identification of alleles // Genetics.- 1945.- № 46.-P.313-330.

69. Stepens. S.G. Interspecific homologies between gene loci in *Gossypium*. 1. Pollen colour. 2. Corolla colour // Genetics. - 1954.- № 39.- P. 701-723.

70. Ware J.O. Cotton breeding studies I. Inheritance of fiber Length. II. Heritable Relationship of Red Plant color and Leaf shape // Arkiv Exptl. Sta. Bull.- 1929.- v.243.- P.38.

Список принятых сокращений

1. **In¹ - in¹** – integri (цельный), **l** – leaf (лист)
2. **O₁ - o₁** – okra (рассеченный, дольчатый)
3. **S - s** - sympodia (плодовая ветвь)
4. **R_p - r_p** – red (antocian) plant (антоциановая окраска растений)
5. **R^v_{st} - r^v_{st}** – red stem and red vein leaf (антоциановая окраска стебля и жилкования листа)
6. **Y₁ - y₁** – yellow petals (желтая окраска лепестка)
7. **P₁ - p₁** – pollen color (окраска пыльцы)
8. **R₂ - r₂, R₂^{ps} - r₂^{ps}** – red petal spot (антоциановое пятно у основания лепестка).
9. **Fg - fg** – frego (узкая форма прицветника)
10. **Ne₁ - ne₁, Ne₂ - ne₂** – nectariless (нектарники)
11. **Gl₁ - gl₁** - gossypol glands) - госсипольные железки
12. т/лоп. - трехлопастная
13. т/разд. - трехраздельная
14. т/расс. - трехрассеченная
15. п/дол. - пальчатодольчатая
16. п/разд. - пальчатораздельная
17. п/расс. – пальчаторассеченная
18. % - процентное соотношение изучаемого признака

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ АВТОРА.....	3
РАЗВИТИЕ НАУКИ БИОЛОГИИ В ВУЗЕ ОТМЕЧАЮЩЕГО СВОЁ СТОЛЕТИЕ.....	12
ВВЕДЕНИЕ.....	20
Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	23
Глава 2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИБРИДОВ ПО КАЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ ПРИ МОНОГИБРИДНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ.....	34
2.1. Генетический анализ гибридов по окраске растений.....	35
2.2. Генетический анализ гибридов по форме листа.....	39
2.3. Генетический анализ гибридов по признаку «наличие - отсутствие» листовых нектарников.....	49
2.4. Генетический анализ гибридов по форме прицветника.....	52
2.5. Генетический анализ гибридов по признаку «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка.....	54
2.6. Генетический анализ гибридов по окраске пыльцы.....	57
2.7. Генетический анализ гибридов по окраске лепестков цветка.....	58
2.8. Генетический анализ гибридов по типу симподия.....	60
2.9. Генетический анализ гибридов по «наличию - отсутствию» госсипольных железок на стебле и коробочке.....	62
Глава 3. ВЗАИМОСВЯЗЬ В НАСЛЕДОВАНИИ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ХЛОПЧАТНИКА ПРИ ДИГИБРИДНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ	
3.1. Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка.....	65
3.2. Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка и формой прицветника.....	68
3.3. Взаимосвязь в наследовании окраски растения и признака «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка.....	70

3.4. Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка и окраски лепестков цветка.....	72
3.5. Взаимосвязь в наследовании признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников и «наличие - отсутствие» антоцианового пятна у основания лепестков цветка.....	75
3.6. Взаимосвязь в наследовании признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке.....	77
3.7. Взаимосвязь в наследовании окраски растения и признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников.....	80
3.8. Взаимосвязь в наследовании признаков окраска растения и окраска пыльцы.....	84
3.9. Взаимосвязь в наследовании окраски растения и окраски лепестков цветка.....	88
3.10. Взаимосвязь в наследовании окраски растения и формы прицветника.....	90
3.11. Взаимосвязь в наследовании окраски растения и типа симподия.....	94
3.12. Взаимосвязь в наследовании окраски растения и признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке.....	96
3.13. Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников.....	99
3.14. Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и формы прицветника.....	102
3.15. Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и окраски лепестков цветка.....	106
3.16. Взаимосвязь в наследовании формы листовой пластинки и признака «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке.....	108
3.17. Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и формы прицветника.....	110
3.18. Взаимосвязь в наследовании признака «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски пыльцы.....	117
3.19. Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие - отсутствие» листовых нектарников и окраски лепестков	

цветка.....	118
3.20. Взаимосвязь в наследовании признаков «наличие – отсутствие» листовых нектарников и типа симподия.....	120
3.21. Взаимосвязь в наследовании признаков форма прицветника и «наличие - отсутствие» госсипольных железок на стебле и коробочке.....	123
3.22. Взаимосвязь в наследовании признаков окраски пыльцы и формы прицветника.....	126
3.23. Взаимосвязь в наследовании признаков окраски лепестков цветка и формы прицветника.....	128
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	132
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	133
СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ.....	141



Рахимов Атаназар Каримович

Родился 25 июня 1971 года в Харезмской области, кандидат биологических наук (2006 год), доктор педагогических наук (2019 год). С 1988 по 1993 гг. обучался в ТашГПИ им. Низами на естественно-географическом факультете в отделении география-биология, имеет диплом с отличием. Он начал свою деятельность в 1993 году с должности старшего лаборанта в проблемной лаборатории «Частной генетики хлопчатника» биолого-почвенного факультета Ташкентского государственного университета (ныне Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека). Для продолжения научной работы был рекомендован в аспирантуру Института генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз (1994-1998 гг.).

С 1998-2003 годы работал младшим научным сотрудником в Академии Маъмуна в Харезме.

В течение 2003-2008 годов работал на кафедре «Генетика и цитоэмбриология» на должности ассистента, преподавателя и старшего преподавателя.

Свою научную деятельность автор начал в 1993 году под руководством академика Д.А. Мусаева и доцента Ш. Тураникова, в 2006 году защитил кандидатскую диссертацию (03.00.15 - Генетика) на тему: «Изучение генетических признаков маркерных признаков при скрещивании носителей рецессивных линий хлопчатника». Этим ему удалось внести свой вклад в решение крупных проблем хлопчат-

А.К.Рахимов является автором 2-х монографий, 1 учебного-методического пособия, 1 учебного и 1 электронного пособий, а также соавтором 2-х учебников «Генетика с основами селекции»; 3-х учебно-методических пособий, 2-х учебно-методических пособий и более 50 научных статей. Также получено 1 авторское удостоверение Государственного агентства по интеллектуальной собственности на разработаный программный продукт (электронное пособие по дисциплине «Эволюционное учение»).

Преподавательская деятельность ведется по предметам «Генетика с основами селекции», «Эволюционное учение» для студентов бакалавриата, а также предметы «Эволюция хлопчатника», «Развитие органического мира и антропология» для магистров.

Под его руководством защищены 6 магистерских диссертаций и более 15 бакалаврских выпускных квалификационных работ.

А.К.Рахимов несколько лет работал заведующим кафедрой «Генетика и цитоэмбриология», заместителем декана по учебной части, председателем учебно-методического Совета и деканом биолого-почвенного факультета Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека (2008-2014 гг.)

Выполняя обязанности заведующего кафедры «Генетика и цитозембриология», заместителя декана и обязанности декана факультета, способствовал повышению качества учебного процесса, усилению материально-технической базы факультета и велась активная научная, организационная, учебно-методическая и воспитательная деятельность.

С 2014–2016 год – А.К.Рахимов продолжил свою трудовую деятельность доцентом кафедры «Генетика и цитозембриология» Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека.

А.К.Рахимов активно участвовал в приоритетных научно-исследовательских направлениях, а также являлся руководителем проекта кафедры «Генетика и цитозембриология» под названием А-8-6 «Применение усовершенствованных методов в селекции перспективных линий генетической коллекции и новых засухоустойчивых сортов хлопчатника» (2015-2017 гг.).

В промежутке с 2016 по 2019 год являлся докторантом кафедры «Биология и методика ее преподавания» Ташкентского Государственного педагогического университета имени Низами.

В 2019 году защитил докторскую диссертацию по методике преподавания биологии (13.00.02 – Теория и методика образования и воспитания (биология)) на тему: «Совершенствование методики развития естественнонаучного мировоззрения студентов (на примере преподавания предмета «Эволюционное учение»)».

С сентября 2019 года по настоящее время А.К.Рахимов ведет свою деятельность в должности декана факультета «Естественных наук» Чирчикского государственного педагогического института, а также в должности и.о.профессора кафедры «Генетика» Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека.

Научно издание

РАХИМОВ АТАНАЗАР КАРИМОВИЧ

**НАСЛЕДОВАНИЕ И
ВЗАИМОСВЯЗЬ
КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
ХЛОПЧАТНИКА *G.HIRSUTUM L.***

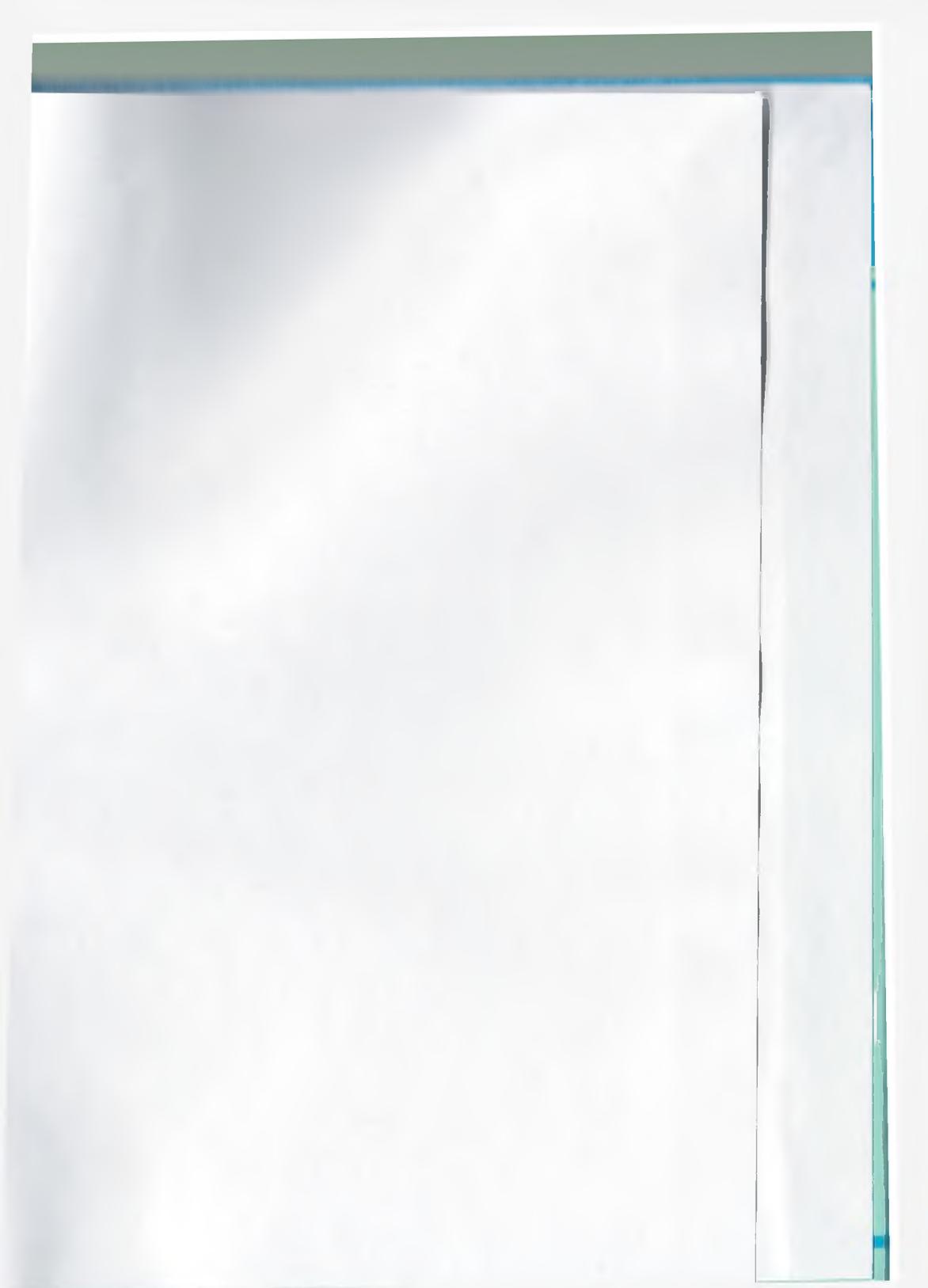
Редактор издательства: Махкам Махмудов
Корректор: Камила Давлетова
Технический редактор: Бехзод Болтабоев

Издательство ООО «MUMTOZ SO‘Z»

Ташкент, ул. Навои, 69. Тел.: 241-60-33
E-mail: mumtoz_soz@mail.ru

Лицензия издательства АИ № 103.
Подписано к печати 03.03.2020
Формат 60x84 1/16. Офсетная бумага.
Гарнитура Times New Roman.
Усл. печ. л. 9,25. Уч-изд. л. 8,0. Тираж 200.

Отпечатано в отделе печати
ООО «MUMTOZ SO‘Z»
Ташкент, ул. Навои, 69.
Тел: 241-81-20





ISBN 978 9943-5568-5-9



9 789943 556850