

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-08

Оригинальное исследование

Особенности беккроссирования моносомных линий хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. с моносомными беккроссными гибридами BC₁F₁ и BC₂F₁ (*Gossypium hirsutum* L. // *Gossypium barbadense* L.)

М.Ф. Санамьян¹ ✉, Ш.У. Бобохужаев¹, О.Г. Силкова²

Аннотация: Внесение аллелей улучшенного качества волокна от *Gossypium barbadense* L. в сорта широко культивируемого хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. требует межвидовой интрогрессии, что предполагает использование линий с замещением отдельных хромосом. В данной работе при создании таких линий обнаружена тенденция снижения скрещиваемости, а также завязываемости и всхожести гибридных семян с увеличением числа беккроссов, выяснение причин которой представляет значительный интерес. При изучении скрещиваемости 12 моносомных и одной монотелосомной линий хлопчатника *G. hirsutum* с анеуплоидными гибридами BC₁F₁ выявлены различия в скрещиваемости (от 7.14 до 100 %), причем в восьми вариантах наблюдалось увеличение в BC₂F₁ по сравнению с гибридами BC₁F₁, тогда как в пяти вариантах – уменьшение (до 7.14 %). У гибридов BC₃F₁ определено значительное снижение скрещиваемости во всех вариантах (от 3.85 до 33.33 %), за исключением одной линии. В целом на протяжении четырех поколений зарегистрировано линейное снижение скрещиваемости в двух беккроссных вариантах (с линиями Мо17 и Тело21). Завязываемость гибридных семян также существенно различалась в BC₂F₁, где в девяти вариантах наблюдалось снижение числа семян (от 8.43 ± 2.16 до 64.35 ± 4.47 %), а в четырех – увеличение по сравнению с гибридами BC₁F₁. Для гибридов BC₃F₁, наоборот, было характерно увеличение завязываемости семян в восьми вариантах, тогда как в трех – значительное снижение (от 7.14 ± 3.97 до 41.46 ± 7.69 %). Чередование высоких и низких показателей скрещиваемости и завязываемости семян объяснялось межвидовыми особенностями, специфичностью нехваток и генетической обусловленностью такого снижения у исходных моносомиков. Выявлено снижение всхожести беккроссных семян BC₂F₁ в шести вариантах скрещиваний (от 30.00 до 87.71 %), тогда как в семи других вариантах – увеличение по сравнению с гибридами BC₁F₁. Гибриды BC₃F₁ характеризовались снижением всхожести семян в пяти вариантах (от 44.00 до 82.35 %) и увеличением – в шести. Снижение всхожести происходило из-за низкого прорастания семян с нуллисомией по сравнению с дисомными сибсами, что приводило к задержке общих темпов всхожести. Показана перспективность изучения беккроссных семей с достаточным числом гибридов и высокой всхожестью семян для выявления моносомных генотипов с чужеродным замещением хромосом вида *G. barbadense* в процессе дальнейшего беккроссирования.

Ключевые слова: беккроссирование; скрещиваемость; завязываемость семян; всхожесть семян; хлопчатник; *G. hirsutum* L.; *G. barbadense* L.

Для цитирования: Санамьян М.Ф., Бобохужаев Ш.У., Силкова О.Г. Особенности беккроссирования моносомных линий хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. с моносомными беккроссными гибридами BC₁F₁ и BC₂F₁ (*Gossypium hirsutum* L. // *Gossypium barbadense* L.). *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(2):43-53. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-08

Благодарности: Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства высшего образования, науки и инноваций Республики Узбекистан в рамках проекта Ф-ОТ-2021-155.

Original article



Peculiarities of backcrossing of monosomic lines of cotton *Gossypium hirsutum* L. with monosomic BC₁F₁ and BC₂F₁ hybrids (*Gossypium hirsutum* L. // *Gossypium barbadense* L.)

M.F. Sanamyan¹ ✉, Sh.U. Bobohujayev¹, O.G. Silkova²

Abstract: The introduction of alleles of improved fiber quality from *Gossypium barbadense* L. into varieties of widely cultivated cotton *Gossypium hirsutum* L. requires interspecific introgression, which involves the use of lines with the substitution of individual

¹ Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека, Ташкент, Узбекистан
Mirzo Ulugbek National University of Uzbekistan, Tashkent, Uzbekistan

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 sanam_marina@rambler.ru © Санамьян М.Ф., Бобохужаев Ш.У., Силкова О.Г., 2023

chromosomes. In this work, when creating such lines, a tendency was found to reduce the crossing, as well as the setting and germination of hybrid seeds with an increase in the number of backcrosses, the elucidation of the reasons for which is of great interest for research. A study of the crossing of 12 monosomic and one monotelosomal line of cotton *G. hirsutum* with aneuploid BC₁F₁ hybrids found differences in crossability (from 7.14 to 100 %), with eight variants showing an increase in BC₂F₁ compared to BC₁F₁ hybrids, while in five variants – a decrease (up to 7.14 %). In BC₃F₁ hybrids, a significant decrease in crossability was observed in all variants (from 3.85 to 33.33 %), except for one line. In general, over the course of four generations, there was a linear decrease in crossing in two backcross variants (with lines Mo17 and Telo21). The setting of hybrid seeds also differed significantly in BC₂F₁, where in nine variants there was a decrease in the number of seeds (from 8.43 ± 2.16 to 64.35 ± 4.47 %), and in four variants an increase compared to BC₁F₁ hybrids. In BC₃F₁ hybrids, on the contrary, an increase in seed setting was observed in eight variants, while in three variants there was a significant decrease (from 7.14 ± 3.97 to 41.46 ± 7.69 %). The alternation of high and low rates of crossing and setting was explained by interspecies features, the specificity of deficiencies, and the genetic conditionality of such a decrease in the original monosomics. The study of the germination of backcross seeds BC₂F₁ revealed its decrease in six variants of crosses (from 30.00 to 87.71 %), while in seven other variants it increased compared to BC₁F₁ hybrids. Hybrids BC₃F₁ were characterized by a decrease in seed germination in five variants (from 44.00 to 82.35 %) and an increase in six. The decrease in germination was due to the low germination of seeds with nullisomy compared to disomic siblings, which led to a delay in the overall germination rate. The study of backcross families with a sufficient number of hybrids and high seed germination is shown to be promising in order to identify monosomic genotypes with foreign substitution of *G. barbadense* chromosomes during further backcrossing.

Key words: backcrossing; crossing; seed setting; seed germination; cotton; *G. hirsutum* L.; *G. barbadense* L.

For citation: Sanamyan M.F., Bobohujayev Sh.U., Silkova O.G. Peculiarities of backcrossing of monosomic lines of cotton *Gossypium hirsutum* L. with monosomic BC₁F₁ and BC₂F₁ hybrids (*Gossypium hirsutum* L. // *Gossypium barbadense* L.). *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(2):43-53. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-08 (in Russian)

Acknowledgments: The study was financially supported by the Ministry of Higher Education, Science and Innovation of the Republic of Uzbekistan within the framework of the F-OT-2021-155 project.

Введение

Растения хлопчатника вида *Gossypium barbadense* L. ($2n = 52$, геномная формула $2(AD)_2$) имеют высокое качество волокна, но характеризуются более низкой урожайностью в сравнении с сортами вида *Gossypium hirsutum* L. ($2n = 52$, геномная формула $2(AD)_1$), поэтому селекционеры давно стремятся к объединению лучших признаков этих видов хлопчатника, однако на сегодняшний день не добились нужного результата. Хотя гибриды между этими видами получаются легко и в значительной степени фертильны, в потомстве отмечены бесплодие, цитологические нарушения, отклонения при расщеплении, ограниченная рекомбинация и плохие агрономические качества (Beasley, Brown, 1942; Reinisch et al., 1994). В связи с этим внесение аллелей, контролирующих признак «качество волокна», от вида *G. barbadense* в коммерческие сорта культивируемого хлопчатника *G. hirsutum* путем межвидовой интрогрессии генетического материала с помощью линий с замещением отдельных хромосом или их плечей востребовано в селекционных программах. У таких линий отдельные хромосомы или плечи хромосом вида *G. hirsutum* заменяются гомеологичной чужеродной хромосомой или фрагментом хромосомы вида *G. barbadense* (Saha et al., 2006b, 2010; Jenkins et al., 2007). Сравнение замещенных линий (CS-B) с рекуррентным родителем по различным признакам позволило определить генетические эффекты замещений хромосом (Saha et al., 2004), выявить влияние аллелей, контролирующих важные QTL (Saha et al., 2006b), охарактеризовать признаки волокна (Saha et al., 2008), изучить потомков от диаллельных скрещиваний шести замещенных линий между собой по признакам волокна (Saha et al., 2010), проанализировать двойные гетерозиготные комбинации (CS-B × CS-B) в сравнении с другими комбинациями (CS-B × TM-1) (Saha et al., 2011), а также использовать взаимодействия между линиями для выявления и количественного определения частичного диаллельного сопряжения (Saha et al., 2013a).

К настоящему времени в США получены неполные серии замещенных линий хлопчатника с применением трех тетраплоидных видов: *G. barbadense* (Stelly et al., 2005), *Gossypium tomentosum* Nutt. ex Seem. (Saha et al., 2006b) и *Gossypium mustelinum* Miers ex Watt. (Saha et al., 2013b). Эти линии позволили определить влияние отдельных хромосом на проявление различных признаков. В частности, изучен вклад хромосом 1, 4 и 18 тетраплоидных видов *G. hirsutum*, *G. barbadense* и *G. tomentosum* в урожайность и качество волокна (Jenkins et al., 2017). В других случаях выяснено влияние на процентное содержание белка и масла в семенах хлопчатника трех специфических хромосом или сегментов хромосом из разнообразного генетического фона, включая *G. barbadense*, *G. tomentosum* и *G. mustelinum* (Saha et al., 2020).

Однако широкое использование этих линий в генетических исследованиях затруднено, так как результаты молекулярно-генетических исследований не подтвердили замещение хромосом у нескольких линий (Gutiérrez et al., 2009; Saha et al., 2015; Ulloa et al., 2016; Fang et al., 2023). По-видимому, причины такого отсутствия необходимо искать в особенностях поведения донорных хромосом при получении данных линий. В процессе создания замещенных линий хлопчатника не изучены особенности скрещиваемости, завязываемости и всхожести гибридных семян, а также не проанализировано поведение хромосом вида *G. barbadense* в мейозе у беккресных гибридов. Тем не менее при исследовании таких гибридов нами обнаружены генетические различия между моносомиками BC₂F₁ и BC₃F₁ по профилю хромосомо-специфичных микросателлитных SSR-маркеров, которые указывали на присутствие замещений только по отдельным хромосомам генома, тогда как в других вариантах выявлено отсутствие замещения по другим хромосомам у беккресных гибридов (Санамьян и др., 2023, в печати). Это косвенно указывало на особенности поведения хромосом вида *G. barbadense* в генотипической среде моносомных линий вида *G. hirsutum* в процессе беккресирования, которые

невозможно было зарегистрировать на стадии метафазы I мейоза.

В Национальном университете Узбекистана имени Мирзо Улугбека создана новая коллекция моносомных и монотелосомных линий хлопчатника (Sanamyan et al., 2014), на основе которых начато создание линий с замещением отдельных хромосом (Санамьян и др., 2016). Получение таких линий включает гибридизацию анеуплоидных линий с донорной линией Pima 3-79 вида *G. barbadense*, выявление моносомных межвидовых гибридов F₁ и пятикратное беккроссирование гибридов в качестве мужского родителя с рекуррентными анеуплоидными линиями с последующим самоопылением дисомных растений в потомстве BC₅F₁ и, как следствие, получением новых линий с замещением специфических пар хромосом, которые имели моносомию у исходных моносомных линий хлопчатника *G. hirsutum*.

Ранее нами представлены результаты анализа скрещиваемости и завязываемости гибридных семян F₁ и F₁BC₁, полученных от скрещивания анеуплоидных линий хлопчатника *G. hirsutum* с линией Pima 3-79 вида *G. barbadense*, а также с гибридами F₁ (Sanamyan et al., 2022). Обнаружена тенденция снижения скрещиваемости, завязываемости и всхожести гибридных беккроссных семян в ряду последующих беккроссных поколений. Таким образом, выяснение причин данного явления играет значимую роль в успешности создания новых линий. Уменьшение числа гибридных растений в беккроссных потомствах приводило к отсутствию воспроизводства моносомного состояния в некоторых беккроссных семьях. Определение генетических различий по профилю хромосомо-специфичных микросателлитных SSR-маркеров между беккроссными моносомиками BC₂F₁ и BC₃F₁ и элиминация донорной хромосомы *G. barbadense* L. у некоторых из них (Санамьян и др., в печати) указывали на необходимость использования в таких исследованиях беккроссных семей с достаточным числом гибридов для того, чтобы существовала возможность успешного воспроизводства моносомного состояния и выявления моносомных генотипов с замещением отдельных хромосом в беккроссных потомствах.

Цель данной работы заключалась в получении и изучении беккроссных гибридов BC₂F₁ и BC₃F₁ с чужеродным замещением хромосом, созданных от беккроссных скрещиваний оригинальных моносомных линий хлопчатника цитогенетической коллекции Узбекистана, с анеуплоидными беккроссными гибридами BC₁F₁ и BC₂F₁ соответственно. В настоящей статье приведены результаты изучения особенностей беккроссирования моносомных линий хлопчатника *G. hirsutum* с анеуплоидными беккроссными гибридами BC₁F₁ и BC₂F₁. В данной работе изучена скрещиваемость моносомных линий с анеуплоидными беккроссными гибридами BC₁F₁ и BC₂F₁, а также проанализированы завязываемость и всхожесть гибридных семян у BC₂F₁ и BC₃F₁.

Материалы и методы

Растительный материал

Моносомные и монотелосомные линии цитогенетической коллекции хлопчатника Узбекистана созданы на основе высокоинбредной линии Л-458, полученной в результате многолетнего самоопыления (F₂₀) с применением сорта 108-Ф.

Для создания цитогенетической коллекции использованы различные методы облучения семян и пыльцы, а также потомство растений с транслокациями и десинапсисом (Санамьян, 2020). Описанные в работе линии цитогенетической коллекции хлопчатника Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека (Ташкент) представлены в таблице.

Линия Pima 3-79 вида *G. barbadense* не чувствительна к фотопериоду и высоко гомозиготна, так как происходит от дигиплоида (Endrizzi et al., 1985). Эта линия широко использована в качестве родителя в генетических и геномных исследованиях (Hulse-Kemp et al., 2015), а также в роли родителя-донора замещенной хромосомы (CS) или отдельных плеч хромосом от вида *G. barbadense* в данном исследовании. Для получения анеуплоидных беккроссных гибридов BC₂F₁ оригинальные моносомные и монотелосомные линии беккроссировали с моносомными и монотелосомными гибридами BC₁F₁ (Mo × F₁ (Mo × Pima 3-79)) или BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)). Сходно для получения беккроссных гибридов BC₃F₁ анеуплоидные линии скрещивали с беккроссными гибридами BC₂F₁, у которых моносомия была по тем же хромосомам, что и у исходных моносомиков *G. hirsutum*.

Все растения исходных линий и гибридов разных поколений круглогодично культивировали в теплице Национального университета Узбекистана.

Скрещиваемость, завязываемость и всхожесть гибридных семян

Скрещиваемость моносомных линий *G. hirsutum* с анеуплоидными беккроссными гибридами BC₁F₁ и BC₂F₁ с чужеродным замещением хромосом изучали путем подсчета процента количества полученных коробочек от числа проведенных скрещиваний. Аналогично оценивали завязываемость гибридных семян BC₂F₁ и BC₃F₁, полученных от скрещиваний, рассчитывая процент количества полноценных семян от общего числа созревших, незрелых семян и неоплодотворенных яйцеклеток в виде улюков. Всхожесть гибридных семян BC₂F₁ и BC₃F₁ определяли подсчетом числа проросших семян от числа высеванных в процентах.

Статистическую обработку полученных данных проводили методом определения ошибки выборочной средней по ранее описанной формуле (Доспехов, 1985).

Результаты

Особенности скрещиваемости, завязываемости и всхожести гибридных семян BC₂F₁

Моносомные линии вида *G. hirsutum* цитогенетической коллекции хлопчатника Узбекистана скрещивали с беккроссными моносомными растениями BC₁F₁ (Mo × F₁ (Mo × Pima 3-79)), у которых моносомия была по тем же хромосомам, что и у исходных моносомиков *G. hirsutum*. В результате обнаружено, что часть гибридных комбинаций BC₂F₁, полученных от скрещиваний восьми моносомных линий (Mo58, Mo59, Mo75, Mo34, Mo92, Mo27, Mo94, Mo48) с моносомией по хромосомам 4, 6, 7, 12 A_c-субгенома и 18 D_c-субгенома, характеризовались высоким процентом скрещиваемости, где в трех вариантах (с Mo58, Mo59, Mo94) из восьми вышеуказанных наблюдалась 100 % скрещиваемость в сравнении с гибридами BC₁F₁ (рис. 1). Пять беккроссных вари-

Моносомные и монотелосомные линии хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. цитогенетической коллекции хлопчатника Узбекистана

Monosomic and monotelosomal lines of cotton *Gossypium hirsutum* L. of the cytogenetic collection of cotton in Uzbekistan

№	Нехватка хромосомы	Размер унивалента	Условное обозначение линии	Линия
1	2	Крупный	Мо16	Моносомная линия Мо16
2			Мо38	Моносомная линия Мо38
3			Мо58	Моносомная линия Мо58
4	4	Средний	Мо59	Моносомная линия Мо59
5			Мо60	Моносомная линия Мо60
6			Мо75	Моносомная линия Мо75
7		Крупный	Мо34	Моносомная линия Мо34
8	6		Мо92	Моносомная линия Мо92
9	7	Средний	Мо27	Моносомная линия Мо27
10	12	Крупный	Мо94	Моносомная линия Мо94
11	18	Среднемелкий	Мо48	Моносомная линия Мо48
12	22	Средний	Мо17	Моносомная линия Мо17
13	Тело11	Гетероморфный бивалент	Тело21	Монотелосомная линия Тело21

антов BC_2F_1 выделялись уменьшением скрещиваемости, причем в четырех из них, полученных при гибридизации с моносомными линиями Мо16, Мо38 и Мо60 и Мо17 с отсутствием хромосом 2, 4 A_1 -субгенома и 22 D_1 -субгенома, отмечено существенное снижение скрещиваемости (до 13.33, 7.14, 28.57 и 28.57 % соответственно) в сравнении с гибридами BC_1F_1 . Монотелосомная линия Тело21 с отсутствием плеча хромосомы 11 A_1 -субгенома также отличалась снижением скрещиваемости (до 29.41 %) в сравнении с гибридом BC_1F_1 .

Завязываемость гибридных семян у растений BC_2F_1 , полученных при скрещивании моносомных линий с моносомными гибридами BC_1F_1 , уменьшилась у большинства гибридов. Лишь незначительное увеличение завязываемости беккроссных семян BC_2F_1 выявлено при гибридизации четырех моносомных линий (Мо58, Мо59, Мо92, Мо27) с моносомией по хромосомам 4, 6 и 7 A_1 -субгенома с соответствующими моносомниками BC_1F_1 (рис. 2). В BC_2F_1 при скрещивании монотелосомной линии Тело21 по хромосоме 11 A_1 -субгенома с монотелосомным гибридом BC_1F_1 определено наиболее значительное снижение завязываемости (до 8.43 ± 2.16 %).

Всхожесть беккроссных семян BC_2F_1 , полученных от скрещиваний оригинальных линий с моносомными гибридами BC_1F_1 , была немного выше в шести вариантах скрещиваний (с участием линий Мо16, Мо60, Мо75, Мо92, Мо27, Мо17) в сравнении с гибридами BC_1F_1 (рис. 3). В шести вариантах BC_2F_1 (с участием линий Мо38, Мо58, Мо59, Мо34, Мо94, Мо48) наблюдалось незначительное снижение всхожести – два варианта (BC_2F_1 (Мо38 \times BC_1F_1 (925₁₁)) и BC_2F_1 (Мо58 \times BC_1F_1 (115₁))) выделялись значительным снижением всхожести (до 30.00 и 34.38 % соответственно). Однако при скрещивании монотелосомной линии Тело21 по хромосоме 11 A_1 -субгенома с монотелосомным гибридом BC_1F_1 получены семена с высокой всхожестью.

Особенности скрещиваемости, завязываемости и всхожести гибридных семян BC_3F_1

Продолжением работы стало беккроссирование моносомиков хлопчатника цитогенетической коллекции Узбекистана моносомниками BC_2F_1 (Мо \times BC_1F_1 (Мо \times F_1 (Мо \times Pima 3-79))). Большинство беккроссных гибридов, полученных от скрещиваний моносомиков по хромосомам 4, 6, 7, 12, 18 и 22 (Мо58, Мо59, Мо60, Мо75, Мо92, Мо27, Мо94, Мо48 и Мо17), характеризовались значительным снижением скрещиваемости. Так, в беккроссном варианте BC_3F_1 (Мо17 \times BC_2F_1 288₁) с замещением хромосомы 22 скрещиваемость снижалась до 3.85 % в сравнении с гибридами BC_2F_1 (рис. 4). При беккроссировании гибридом BC_2F_1 монотелосомной линии Тело21 по хромосоме 11 также отмечено уменьшение скрещиваемости (до 11.54 %) в BC_3F_1 в сравнении с BC_2F_1 (29.41 %). Только для одной линии (Мо34) с моносомией по хромосоме 6 определено увеличение скрещиваемости в BC_3F_1 (до 58.33 %) в сравнении с гибридом BC_2F_1 (35.71 %).

Завязываемость гибридных семян BC_3F_1 , полученных от скрещиваний моносомных линий с моносомниками BC_2F_1 , увеличилась у большинства линий (от 17.01 ± 3.10 до 70.00 ± 8.37 %) (рис. 5). Исключение составили гибриды BC_3F_1 с незначительным снижением завязываемости семян, которые были получены при скрещивании моносомиков Мо27 и Мо17 по хромосомам 7 и 22 с гибридами BC_2F_1 . Незначительный рост завязываемости семян (до 7.14 ± 3.97 %) в потомстве BC_3F_1 в сравнении с гибридами BC_2F_1 (8.43 ± 2.16 %) обнаружен при скрещивании с монотелосомной линией Тело21 по хромосоме 11.

Всхожесть семян у беккроссных гибридов BC_3F_1 характеризовалась незначительным увеличением в шести вариантах скрещиваний (с участием линий Мо58, Мо75, Мо34, Мо94, Мо48 и Мо17) в сравнении с гибридами BC_2F_1 . Остальные четыре варианта скрещиваний (с участием линий Мо59, Мо60, Мо92, Мо27) выделялись снижением всхожести (от

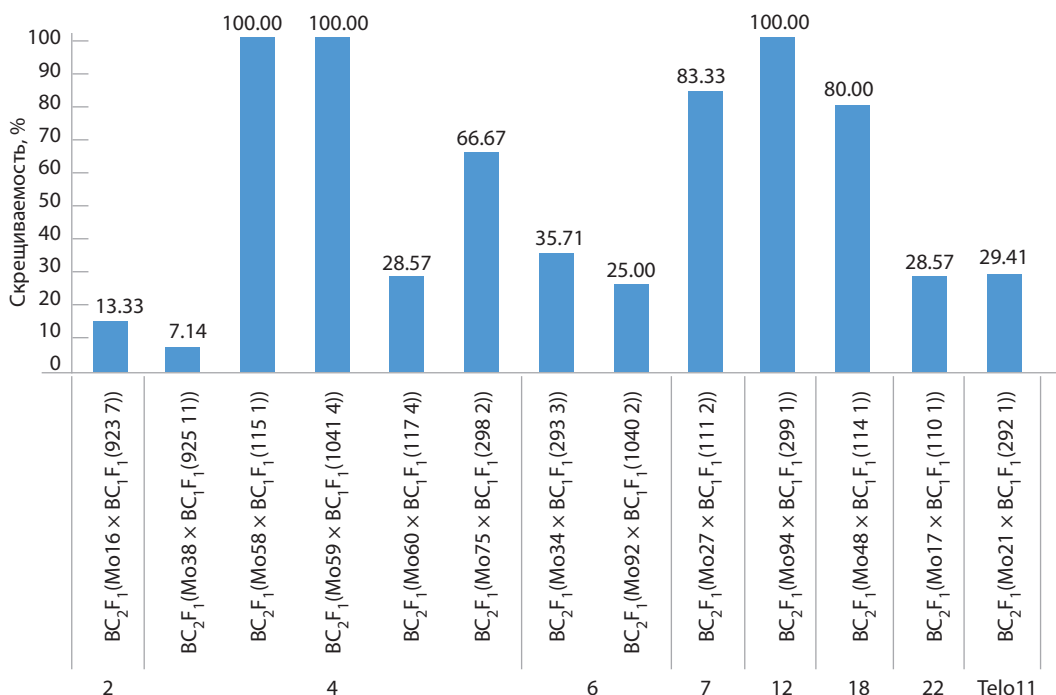


Рис. 1. Скрещиваемость анеуплоидных линий хлопчатника *G. hirsutum* с беккроссными анеуплоидными гибридами BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79)) или BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79))

Fig. 1. Crossing of aneuploid lines of cotton *G. hirsutum* with the backcross aneuploidy hybrids BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79)) or BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79))

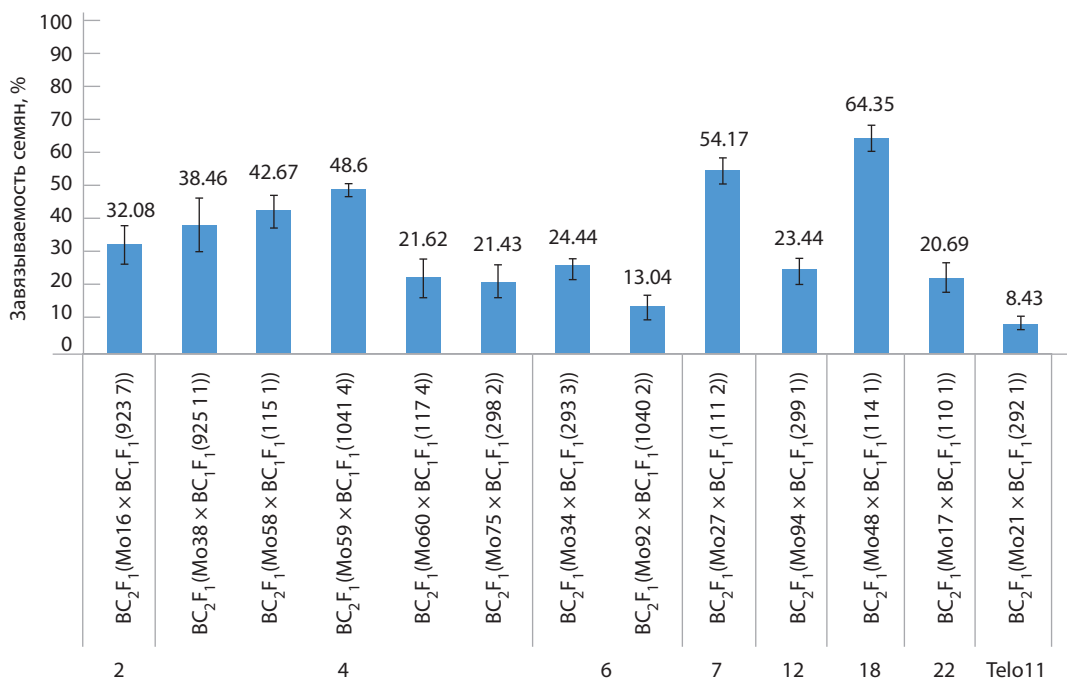


Рис. 2. Завязываемость гибридных семян BC₂F₁, полученных от скрещиваний моносомных и монотелосомной линий хлопчатника *G. hirsutum* с беккроссными анеуплоидными гибридами BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79)) или BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79))

Планки погрешности соответствуют ошибке выборочной доли

Fig. 2. Setting of BC₂F₁ hybrid seeds obtained from crosses of monosomic and monotelosomic lines of cotton with the backcross aneuploidy hybrids BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79)) or BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79))

Error bars correspond to sample fraction error

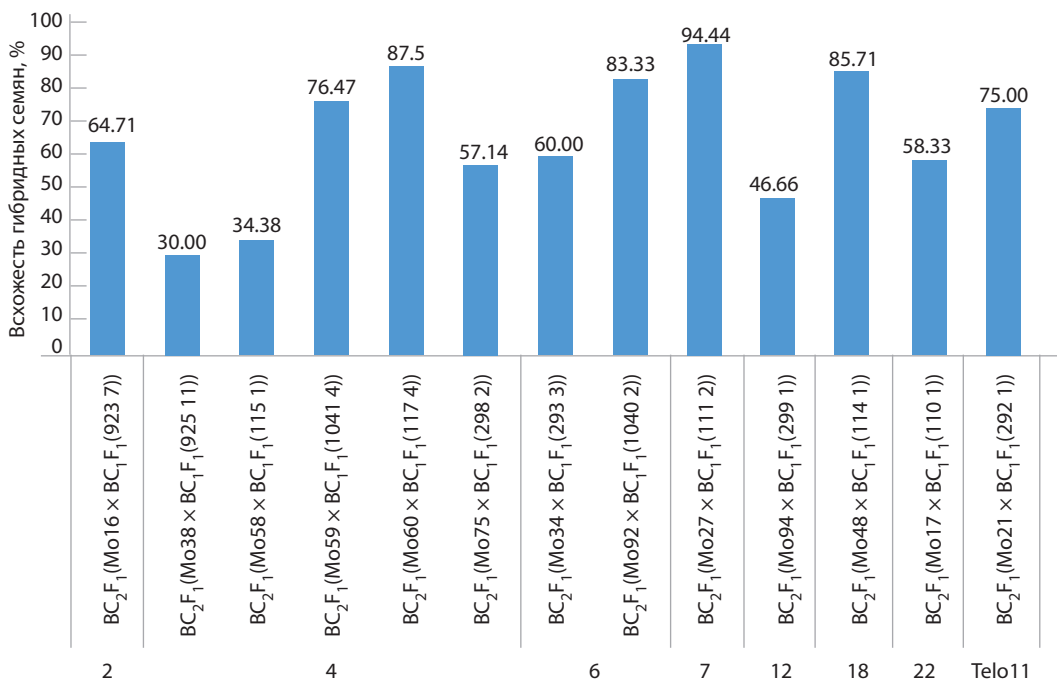


Рис. 3. Всхожесть гибридных семян BC₂F₁, полученных от скрещиваний моносомных и монотелосомной линий хлопчатника *G. hirsutum* с беккроссными анеуплоидными гибридами BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79)) или BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79))

Fig. 3. Germination of BC₂F₁ hybrid seeds obtained from crosses of monosomic and monotelodisome lines of cotton with the backcross aneuploidy hybrids BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79)) or BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79))

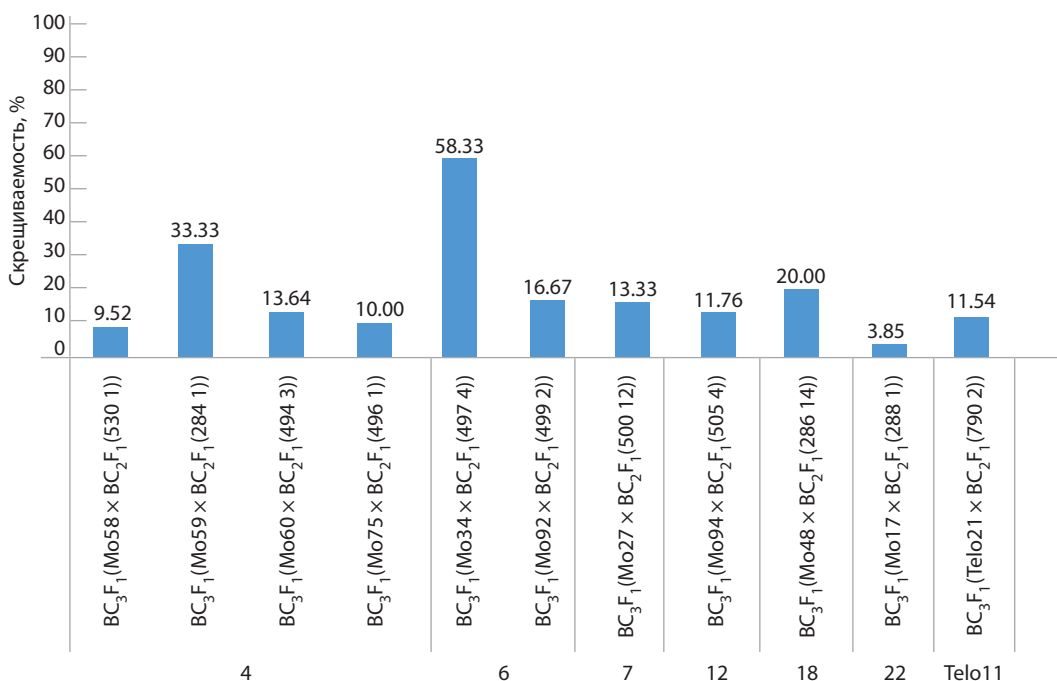


Рис. 4. Скрещиваемость анеуплоидных линий хлопчатника *G. hirsutum* с беккроссными анеуплоидными гибридами BC₂F₁ (Мо × BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79))) или BC₂F₁ (Telo × BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)))

Fig. 4. Crossing of aneuploid lines of cotton *G. hirsutum* with the backcross aneuploidy hybrids BC₂F₁ (Мо × BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79))) or BC₂F₁ (Telo × BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)))

44.00 до 82.35 %). Всхожесть семян у гибридов BC₃F₁, полученных с участием линии Тело21 с телоцентриком по хромосоме 11, также снижалась (до 66.67 %) в сравнении с гибридами BC₂F₁ (75.00 %) (рис. 6).

Обсуждение

Как известно, генетическое разнообразие служит основой улучшения любой сельскохозяйственной культуры. Увеличению генетического разнообразия способствует расширение первичного генофонда. Однако у тетраплоидного хлопчатника существуют проблемы, связанные с генетическими ограничениями, возникшими в результате особенностей его происхождения. Так, J.F. Wendel и коллеги (1989) сообщили, что первым случаем сужения генетического разнообразия у хлопчатника была единичная межвидовая гибридизация между A- и D-геномными диплоидными видами во время образования тетраплоидных видов, которая произошла всего 1–2 млн лет назад и привела к узкому исходному генофонду. Вторым генетическим ограничением стало одомашнивание хлопчатника Upland (*G. hirsutum*) из небольшого количества диких генотипов. Третьим примером ограничения генетического разнообразия можно считать то, что всего несколько исходных потомств привезено в США, а затем распространилось по Китаю, Индии, Австралии и другим странам (Hutchinson et al., 1947) в качестве предков элитного культивируемого генофонда.

Поскольку отсутствие широкого генетического разнообразия считается критической проблемой в селекционных программах хлопчатника (Wendel et al., 1989; Bowman, 1999; Bowman et al., 2006), разработано несколько способов решения этой проблемы с использованием разных подходов, один из которых заключается в интрогрессии полезных аллелей в генотип ширококультивируемого вида *G. hirsutum* из генома *G. barbadense* путем замещения отдельных хромосом (Stelly et al., 2005; Saha et al., 2012). Такие линии служат важным источником для селекции, увеличивая генетическое разнообразие *G. hirsutum* (Jenkins et al., 2006, 2007). Так, с помощью созданных 20 замещенных линий по отдельным хромосомам хлопчатника вида *G. barbadense* (Saha et al., 2006b, 2013a, 2015) (CS-B02, CS-B04, CS-B16, CS-B17, CS-B22Lo, CS-B22sh, CS-B25) показано, что определенные хромосомы оказывают влияние на удлинение, выход и прочность волокна, микронейр и другие параметры в сравнении с исходными линиями TM-1 и Pima 3-79 (Saha et al., 2004). Кроме того, получение 45 межвидовых моносомных и монотелосомных замещенных гибридов F₁ *G. hirsutum* с диким видом хлопчатника *G. tomentosum* Nutt ex Seem., эндемичным для сухого и скалистого побережья Гавайских островов (Saha et al., 2006a), также расширило генетическое разнообразие. Увеличению разнообразия способствовало и создание 25 анеуплоидных гибридов F₁ *G. hirsutum* с замещением хромосом и отдельных плеч хромосом вида *G. mustelinum* Miers ex Watt., включая 13 моносомных гибридов, каждый из которых имел различную хромосому *G. mustelinum* (Saha et al., 2013b).

Необходимо подчеркнуть, что в научной литературе хорошо освещен вопрос скрещиваний пшеницы с рожью: так, успех гибридизации может варьировать от 0 до 70 %. Выяс-

нено, что хорошая скрещиваемость пшеницы с рожью детерминирована рецессивными генами (*Kr₁* и *Kr₂*), когда при рецессивности обоих генов наблюдается самое высокое число скрещиваний (Щапова, Кравцова, 1990). Наиболее сильное влияние на признак оказывают гены *SKr* и *Kr₁*, которые локализованы в хромосоме 5B. Молекулярные маркеры, разработанные для гена-супрессора (*SKr*), применяли для контроля переноса рецессивного аллеля в другие генотипы мягкой пшеницы. Показана эффективность этих маркеров для выявления форм с высокой скрещиваемостью (Поротников и др., 2020, 2022).

У хлопчатника успех в скрещиваниях между видами обусловлен хромосомным составом исходных форм, поскольку тетраплоидные виды характеризуются высокой скрещиваемостью, а скрещивания диплоидных разногомных видов, также как диплоидных видов с тетраплоидными, отличаются низкими показателями завязывания гибридных коробочек. Так, Ф.М. Мауер (1954) проводил гибридизацию разных видов хлопчатника и выяснил, что *G. hirsutum* свободно скрещивается с такими тетраплоидными видами, как *G. barbadense* и *G. tomentosum*, при этом первое гибридное поколение обладало высокой фертильностью, тогда как для более поздних поколений характерна массовая стерильность.

Многие ученые изучали всхожесть семян у межвидовых и межсортовых гибридов, а также у новых культивируемых сортов. Высокую гибель семян наблюдали у гибридов между двумя тетраплоидными видами (*G. hirsutum*, *G. barbadense*): всхожесть гибридных семян F₁ (108-Ф × 8704-И) была очень низкой (24.0 %), а семян F₂ – сниженной до 51.3 % (Абдуллаев, 1974). Учет гибели загнивших и непроросших гибридных семян в процессе прорастания в термостате показал, что всхожесть зависит не только от сортовых и комбинационных особенностей гибридизации, но и от близкородственности и отдаленности этих форм, а также от зрелости семян.

В нашем исследовании пять беккроссных гибридов BC₂F₁ (с участием Мо16, Мо38, Мо60, Мо17, Тело21) характеризовались существенным уменьшением скрещиваемости, причем линейное снижение в трех беккроссных поколениях с участием линий Мо16, Мо38 и Мо60 с моносомией по хромосомам 2 и 4 наблюдалось на протяжении трех гибридных поколений: гибриды F₁ и BC₁F₁ были изучены ранее (Sanamyan et al., 2022), а гибриды BC₂F₁ – в настоящем исследовании. У большинства беккроссных гибридов BC₃F₁ выявлено значительное снижение скрещиваемости. В целом анализ скрещиваемости анеуплоидных гибридных линий на протяжении четырех гибридных поколений продемонстрировал линейное уменьшение скрещиваемости у двух гибридов с участием линий Мо60 и Тело21 с моносомией по хромосоме 4 и плечу хромосомы 11 соответственно. Остальные варианты с участием девяти моносомных линий (Мо58, Мо59, Мо75, Мо34, Мо92, Мо27, Мо94, Мо48 и Мо17) по хромосомам 4, 6, 7, 12, 18 и 22 соответственно характеризовались чередованием показателей скрещиваемости между гибридами разных поколений. Такое снижение скрещиваемости объяснялось межвидовой гибридной, анеуплоидным состоянием скрещиваемых форм, при котором как материнские, так и отцовские растения имели соответствующее от-

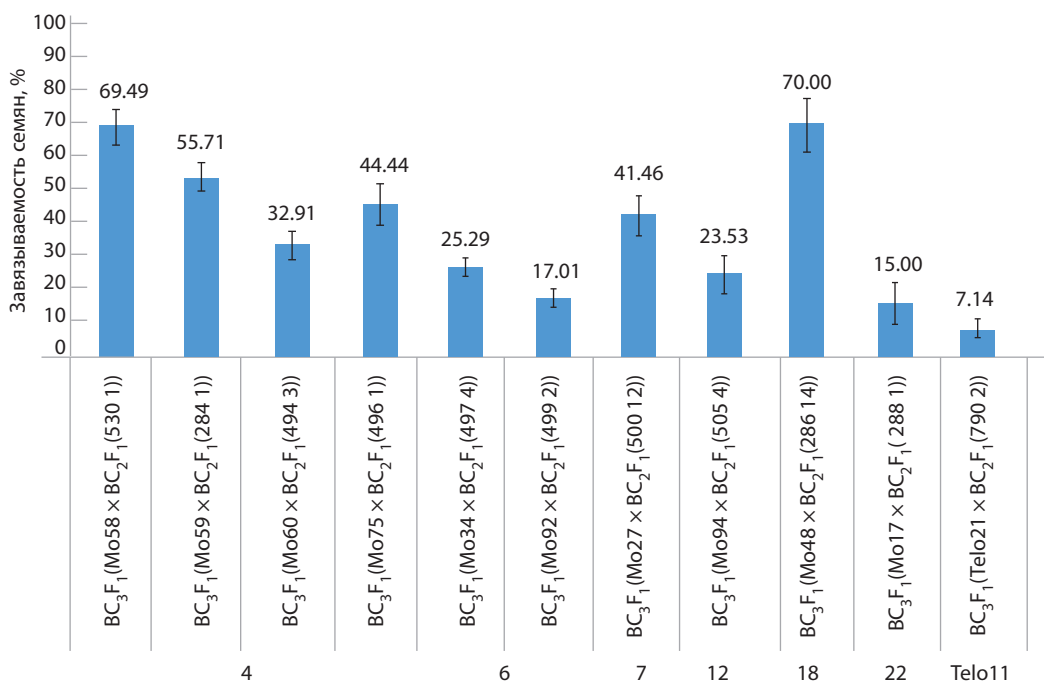


Рис. 5. Завязываемость гибридных семян BC₃F₁, полученных от скрещиваний моносомных и монотелосомной линий хлопчатника *G. hirsutum* с беккроссными анеуплоидными гибридами BC₂F₁ (Мо × BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79))) или BC₂F₁ (Telo × BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)))

Планки погрешности соответствуют ошибке выборочной доли

Fig. 5. Setting of BC₃F₁ hybrid seeds obtained from crosses of monosomic and monotelosome lines of cotton with the backcross aneuploidy hybrids BC₂F₁ (Mo × BC₁F₁ (Mo × F₁ (Mo × Pima 3-79))) or BC₂F₁ (Telo × BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)))

Error bars correspond to sample fraction error

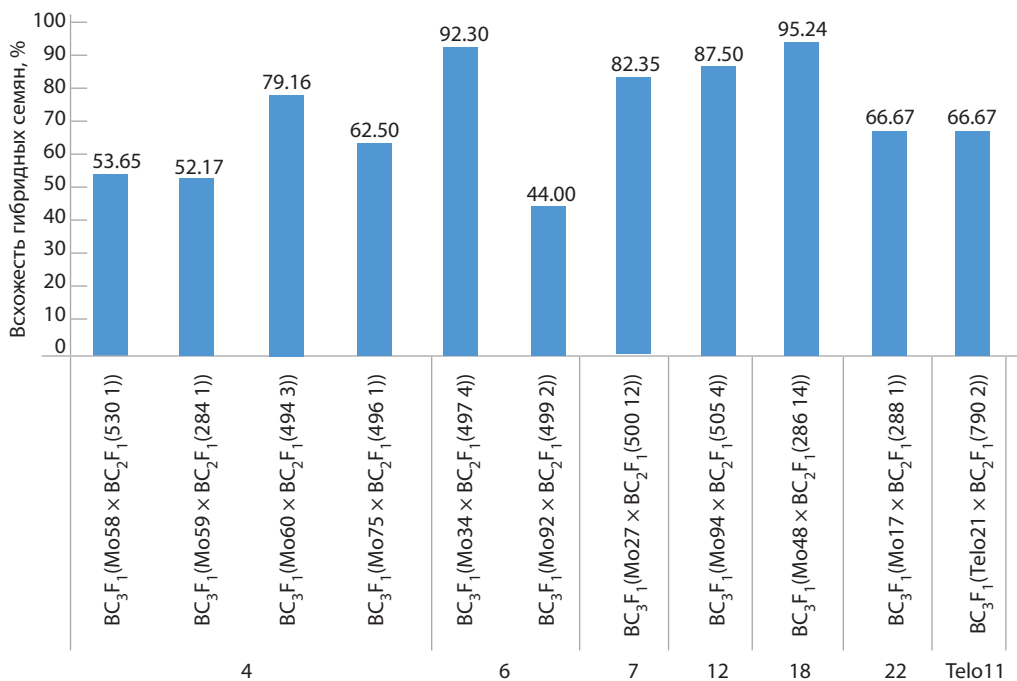


Рис. 6. Всхожесть гибридных семян BC₃F₁, полученных от скрещиваний моносомных и монотелосомной линий хлопчатника *G. hirsutum* с беккроссными анеуплоидными гибридами BC₂F₁ (Мо × BC₁F₁ (Мо × F₁ (Мо × Pima 3-79))) или BC₂F₁ (Telo × BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)))

Fig. 6. Germination of BC₃F₁ hybrid seeds obtained from crosses of monosomic and monotelosome lines of cotton with the backcross aneuploidy hybrids BC₂F₁ (Mo × BC₁F₁ (Mo × F₁ (Mo × Pima 3-79))) or BC₂F₁ (Telo × BC₁F₁ (Telo × F₁ (Telo × Pima 3-79)))

сутствие хромосом или отдельных плеч хромосом. Другой сложностью гибридизации были разные сроки периодов цветения у исходных линий и гибридов соответствующих поколений при проведении беккроссирования, а также небольшое число бутонов и цветков у растений.

Изучение завязываемости гибридных семян показало ее снижение в девяти вариантах беккроссных скрещиваний BC₂F₁, тогда как анализ завязываемости гибридных семян BC₃F₁, наоборот, продемонстрировал ее увеличение у большинства гибридов. Исключением стали гибриды BC₃F₁, полученные с моносомиками Мо27 и Мо17 по хромосомам 7 и 22 соответственно и линией Тело21, моносомной по телоцентрику хромосомы 11. В целом изучение завязываемости гибридных семян у анеуплоидных гибридных растений на протяжении четырех гибридных поколений указывало на линейное снижение в двух изученных вариантах скрещиваний с участием линий Мо17 и Тело21. Остальные варианты с участием девяти моносомных линий (Мо58, Мо59, Мо60, Мо75, Мо34, Мо92, Мо27, Мо94 и Мо48) по хромосомам 4, 6, 7, 12 и 18 соответственно характеризовались чередованием показателей завязываемости гибридных семян в разных поколениях беккроссов. Причины значительных различий в завязываемости семян в беккроссных вариантах наряду с их межвидовой гибридностью обусловлены низкой завязываемостью семян у многих исходных анеуплоидных линий вследствие большого количества нуллисомных гамет, результатом чего являлись неоплодотворенные яйцеклетки и формирование улюков. Известно, что редукция в размере и числе семян, а также искривления коробочек из-за присутствия большого числа неоплодотворенных яйцеклеток служили маркерами аббераций хромосом у хлопчатника (Brown, Endrizzi, 1964).

Кроме того, завязываемость плодов снижается при воздействии на хлопчатник Upland (*G. hirsutum*) и Pima (*G. barbadense*) дневных температур выше 30 °С в промежутке 13 ч, когда бутоны и молодые коробочки могут отмирать (Reddy et al., 1992a). Показано, что высокая дневная температура приводит к снижению жизнеспособности пыльцы и прорастанию пыльцы на рыльце, что в свою очередь отрицательно влияет на завязываемость семян (Reddy et al., 1992a, b; Pettigrew, 2008; Soliz et al., 2008). Высокие температуры, вызывающие нарушение жизнеспособности и функционирования пыльцы, также влияют на урожайность хлопчатника (Kakani et al., 2005). Оказалось, что жизнеспособность пыльцы, изученная при окрашивании ТТС (2 % 2,3,5-трифенилтетразолий хлорид), характеризовалась снижением и колебалась от 33 % у линии CS-T04 до 52 % у CS-BO7, в среднем составив 45 % (Reddy et al., 2020). Тогда как прорастание пыльцы на искусственной питательной среде у замещенных линий хлопчатника при 30 °С было примерно на 20 % ниже, чем у исходной линии ТМ-1. Лишь одна линия CS-T15sh, которая включает замещение короткого плеча хромосомы 15 от вида *G. tomentosum*, выделялась высоким прорастанием пыльцы (49 %) при 30 °С, аналогично ТМ-1, что неудивительно, поскольку донорный вид этой линии, *G. tomentosum*, является самым жаростойким в роде *Gossypium* L.

К сожалению, всеобщее потепление внесло свой вклад в снижение скрещиваемости и завязываемости семян у изученных нами гибридов хлопчатника, поскольку, по последним данным, среднесуточная температура в Ташкенте за последние годы выросла в среднем на 2–3 градуса: в 2022 г. в июле днем было +37... +42 °С, тогда как вечером +23... +27 °С¹. Это могло служить еще одной причиной сильного опадения завязей и коробочек у беккроссных гибридов хлопчатника.

В нашей работе всхожесть семян BC₂F₁ характеризовалась небольшим увеличением в семи вариантах скрещиваний (с участием линий Мо16, Мо60, Мо75, Мо92, Мо27, Мо17 и Тело21) по сравнению с гибридами BC₁F₁. Остальные шесть вариантов скрещиваний выделялись снижением всхожести, причем у двух гибридов (с участием Мо38 и Мо58) выявлено значительное снижение всхожести (вплоть до 30.00 %). Всхожесть семян BC₃F₁ характеризовалась увеличением в шести других вариантах скрещиваний (с участием линий Мо58, Мо75, Мо34, Мо94, Мо48 и Мо17) по сравнению с гибридами BC₂F₁, за исключением двух линий (Мо75 и Мо17), которые отличались увеличением подряд в двух беккроссных поколениях. У остальных пяти вариантов скрещиваний (с участием линий Мо59, Мо60, Мо92, Мо27, Тело21) отмечено снижение всхожести. Сравнительный анализ всхожести гибридных семян четырех поколений гибридов показал нелинейное изменение этого показателя из-за чередования высоких и сниженных величин. С другой стороны, показатели всхожести отдельных вариантов скрещиваний не в полной мере отражают реальную картину всхожести, поскольку среди беккроссных гибридов в одних и тех же вариантах скрещиваний наблюдалась разновременность появления всходов из-за генетических различий между гибридами. Часто семена растений с нуллисомией прорастали намного позже своих дисомных сибсов, что приводило к значительной задержке развития таких растений и общих темпов всхожести.

Таким образом, сравнительный анализ скрещиваемости, завязываемости и всхожести гибридных беккроссных семян в BC₂F₁ и BC₃F₁ позволил установить, что снижение этих показателей при создании замещенных линий вызвано межвидовыми особенностями скрещиваемых форм, а также моносомией по индивидуальным хромосомам у протестированных линий и изначальной генетической обусловленностью такого снижения у исходных моносомиков. Поэтому в большинстве беккроссных вариантов с замещением отдельных хромосом гибридные семьи включали небольшое число потомков, что могло быть одной из причин низкого воспроизводства моносомного состояния в беккроссном потомстве, а также в редких случаях отсутствия генотипов с замещением хромосом вследствие их элиминации у отдельных беккроссных моносомиков. Сокращение всхожести беккроссных семян, как правило, происходило из-за низкой всхожести семян с нуллисомией, а также их позднего прорастания в почве по сравнению с дисомными сибсами, что приводило к значительной задержке общих темпов всхожести. Новые данные о присутствии в одном беккроссном

¹ <https://world-weather.ru/pogoda/uzbekistan/tashkent/july-2022/>

потомстве только моносомиков с элиминацией хромосомы донора *G. barbadense*, а в других – одновременно как моносомиков с замещением хромосомы вида донора, так и моносомиков с элиминацией хромосомы вида донора (Санамьян, 2023, в печати) указывали на необходимость увеличения количества беккресных скрещиваний для получения большего числа беккресных коробочек и семян. Это способствовало бы более эффективному изучению беккресных семей с достаточным числом гибридных растений и высокой всхожестью семян, что крайне необходимо для обнаружения моносомных беккресных генотипов с присутствием хромосом вида донора *G. barbadense*.

Список литературы / References

- Абдуллаев А.А. Эволюция и систематика полиплоидных видов хлопчатника. Ташкент: Фан, 1974.
[Abdullaev A.A. Evolution and taxonomy of polyploid species of cotton. Tashkent: Fan Publ., 1974. (in Russian)]
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. (С основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985.
[Dospikhov B.A. Methodology of field experience (with the basics of statistical processing of research results. Moscow: Agropromizdat Publ., 1985. (in Russian)]
- Мауер Ф.М. Происхождение и систематика хлопчатника. Хлопчатник. Т. 1. Ташкент: Фан, 1954.
[Mauer F.M. Origin and taxonomy of cotton. Cotton. Vol. 1. Tashkent: Fan Publ., 1954. (in Russian)]
- Поротников И.В., Антонова О.Ю., Митрофанова О.П. Молекулярные маркеры в генетическом анализе скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(6):557-567. DOI 10.18699/VJ20.649.
[Porotnikov I.V., Antonova O.Yu., Mitrofanova O.P. Molecular markers in the genetic analysis of crossability of bread wheat with rye. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):557-567. DOI 10.18699/VJ20.649. (in Russian)]
- Поротников И.В., Пюккенен В.П., Антонова О.Ю., Митрофанова О.П. Эффективность молекулярных маркеров гена-супрессора *SKr*, определяющего скрещиваемость мягкой пшеницы с рожью посевной. *Экологическая генетика*. 2022;20(3):203-214. DOI 10.17816/ecogen110867.
[Porotnikov I.V., Pyukkenen V.P., Antonova O.Yu., Mitrofanova O.P. The efficiency of molecular markers of the *SKr* suppressor gene that determines the crossability of common wheat with rye. *Ecological Genetics*. 2022;20(3):203-214. DOI 10.17816/ecogen110867. (in Russian)]
- Санамьян М.Ф., Бобохужаев Ш.У., Макамов А.Х., Ачилов С.Г., Абдурахмонов И.Ю. Создание новой серии анеуплоидных линий у хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) с идентификацией нехваток отдельных хромосом с помощью транслокационных и SSR-маркеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(5):643-652. DOI 10.18699/VJ16.186.
[Sanamyayn M.F., Bobokhujayev Sh.U., Makamov A.X., Achilov S.G., Abdurakhmonov I.Y. The creation of new aneuploid lines of the cotton (*Gossypium hirsutum* L.) with identification of chromosomes by translocation and SSR markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(5):643-652. DOI 10.18699/VJ16.186. (in Russian)]
- Санамьян М.Ф. Цитогенетика мутаций, транслокаций, моносомии и межвидовой гибридизации у хлопчатника. Ташкент: Изд-во «Университет», 2020.
[Sanamyayn M.F. Cytogenetics of mutations, translocations, monosomy and interspecific hybridization in cotton. Tashkent: University Publ., 2020. (in Russian)]
- Щапова А.И., Кравцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука, 1990.
[Shchapova A.I., Kravtsova L.A. Cytogenetics of wheat-rye hybrids. Novosibirsk: Nauka Publ., 1990. (in Russian)]
- Beasley J.O., Brown M.S. Asynaptic *Gossypium* plants and their polyploids. *J. Agric. Res.* 1942;65(9):421-427.
- Bowman D.T. Public cotton breeders – do we need them? *J. Cotton Sci.* 1999;3(3):139-152.
- Bowman D.T., Gutiérrez O.A., Percy R.G., Calhoun D.S., May O.L. Pedigrees of upland and pima cotton cultivars released between 1970 and 2005. *Miss. Agric. For. Exp. Station. Tech. Bull.* 2006;1155(57):1-57.
- Brown M.S., Endrizzi J.E. The origin, fertility and transmission of monosomics in *Gossypium*. *Am. J. Botan.* 1964;51(1):108-115. DOI 10.2307/2440070.
- Endrizzi J.E., Turcotte E.L., Kohel R.J. Genetics, cytology and evolution of *Gossypium*. *Adv. Genet.* 1985;23:271-375. DOI 10.1016/S0065-2660(08)60515-5.
- Fang D.D., Thyssen G.N., Wang M., Jenkins J.N., McCarty J.C., Jones D.C. Genomic confirmation of *Gossypium barbadense* introgression into *G. hirsutum* and a subsequent MAGIC population. *Mol. Genet. Genomics*. 2023;298(1):143-152. DOI 10.1007/s00438-022-01974-3.
- Gutiérrez O.A., Stelly D.M., Saha S., Jenkins J.N., McCarty J.C., Raska D.A., Scheffler B.E. Integrative placement and orientation of non-redundant SSR loci in cotton linkage groups by deficiency analysis. *Mol. Breeding*. 2009;23:693-707. DOI 10.1007/s11032-009-9266-y.
- Hulse-Kemp A.M., Lemm J., Plieske J., Ashrafi H., Buyyarapu R., Fang D.D., Frelichowski J., Giband M., Hague S., Hinze L.L., Kochan K.J., Riggs P.K., Scheffler J.A., Udall J.A., Ulloa M., Wang S.S., Zhu Q.H., Bag S.K., Bhardwaj A., Burke J.J., Byers R.L., Claverie M., Gore M.A., Harker D.B., Islam M.S., Jenkins J.N., Jones D.C., Lacape J.M., Llewellyn D.J., Percy R.G., Pepper A.E., Poland J.A., Mohan Rai K., Sawant S.V., Singh S.K., Spriggs A., Taylor J.M., Wang F., Yourstone S.M., Zheng X., Lawley C.T., Ganai M.W., Van Deynze A., Wilson I.W., Stelly D.M. Development of a 63K SNP array for cotton and high-density mapping of intraspecific and interspecific populations of *Gossypium* spp. *G3 (Bethesda)*. 2015;5(6):1187-209. DOI 10.1534/g3.115.018416.
- Hutchinson J.B., Silow R.A., Stephens S.G. The Evolution of *Gossypium* and the Differentiation of the Cultivated Cottons. London: Oxford University Press, 1947.
- Jenkins J.N., McCarty J.C. Jr., Campbell B.T., Hayes R.W., Wu J., Saha S., Stelly D.M. Genotypic comparisons of chromosomes 01, 04, and 18 from three tetraploid species of *Gossypium* in top crosses with five elite cultivars of *G. hirsutum* L. *Euphytica*. 2017;213:107. DOI 10.1007/s10681-017-1895-3.
- Jenkins J.N., Wu J., McCarty J.C., Saha S., Gutiérrez O., Hayes R., Stelly D.M. Genetic effects of thirteen *Gossypium barbadense* L. chromosome substitution lines in top crosses with upland cotton cultivars: I. Yield and yield components. *Crop Sci.* 2006;46(3):1169-1178. DOI 10.2135/cropsci2005.08-0269.
- Jenkins J.N., McCarty J.C., Wu J., Saha S., Gutiérrez O., Hayes R., Stelly D.M. Genetic effects of thirteen *Gossypium barbadense* L. chromosome substitution lines in top crosses with upland cotton cultivars: II. Fiber quality traits. *Crop Sci.* 2007;47(2):561-572. DOI 10.2135/cropsci2006.06.0396.
- Kakani V.G., Reddy K.R., Koti S., Wallace T., Prasad P.V., Reddy V.R., Zhao D. Differences in *in vitro* pollen germination and pollen tube growth of cotton cultivars in response to high temperature. *Ann. Bot.* 2005;96(1):59-67. DOI 10.1093/aob/mci149.
- Pettigrew W. The effect of higher temperatures on cotton lint yield production and fiber quality. *Crop Sci.* 2008;48(1):278-285. DOI 10.2135/cropsci2007.05.0261.
- Reddy K.R., Bheemanahalli R., Saha S., Singh K., Lokhande S.B., Gajayake B., Read J.J., Jenkins J.N., Raska D.A., De Santiago L.M., Hulse-Kemp A.M., Vaughn R.N., Stelly D.M. High-temperature and drought-resilience traits among interspecific chromosome substitution lines for genetic improvement of upland cotton. *Plants*. 2020;9(12):1747. DOI 10.3390/plants9121747.
- Reddy K.R., Hodges H.F., Reddy V.R. Temperature effects on cotton fruit retention. *Agron. J.* 1992a;84(1):26-30. DOI 10.2134/agronj1992.00021962008400010006x.
- Reddy K.R., Reddy V.R., Hodges H.F. Temperature effects on early season cotton growth and development. *Agron. J.* 1992b;84(2):229-237. DOI 10.2134/agronj1992.00021962008400020021x.
- Reinisch A.J., Dong J.M., Brubaker C.L., Stelly D.M., Wendel J.F., Paterson A.H. A detailed RFLP map of cotton, *Gossypium hirsutum* x *Gossypium barbadense*: chromosome organization and evolution in a disomic polyploid genome. *Genetics*. 1994;138(3):829-847. DOI 10.1093/genetics/138.3.829.

- Saha S., Bellaloui N., Jenkins J.N., McCarty J.C., Stelly D.M. Effect of chromosome substitutions from *Gossypium barbadense* L., *G. tomentosum* Nutt. ex Seem and *G. mustelinum* Watt into *G. hirsutum* L. on cotton seed protein and oil content. *Euphytica*. 2020;216:118. DOI 10.1007/s10681-020-02644-4.
- Saha S., Jenkins J.N., Wu J., McCarty J.C., Gutiérrez O., Percy R.G., Cantrell R. G., Stelly D.M. Effects of chromosome-specific introgression in upland cotton on fiber and agronomic traits. *Genetics*. 2006b;172(3):1927-1938. DOI 10.1534/genetics.105.053371.
- Saha S., Jenkins J.N., Wu J., McCarty J.C., Stelly D.M. Genetic analysis of agronomic and fibre traits using four interspecific chromosome substitution lines in cotton. *Plant Breed.* 2008;127(6):612-618. DOI 10.1111/j.1439-0523.2008.01532.x.
- Saha S., Raska D.A., Stelly D.M. Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) × Hawaiian cotton (*G. tomentosum* Nutt. ex Seem.) F₁ hybrid hypoaneuploid chromosome substitution series. *J. Cotton Sci.* 2006a;10(4):263-272.
- Saha S., Raska D.A., Stelly D.M., Manchali Sh., Gutiérrez O.A. Hypoaneuploid chromosome substitution F₁ hybrids of *Gossypium hirsutum* L. × *G. mustelinum* Miers ex Watt. *J. Cotton Sci.* 2013b;17:102-114.
- Saha S., Stelly D.M., Makamov A.K., Ayubov M.S., Raska D., Gutiérrez O.A., Shivapriya M., Jenkins J.N., Dewayne D., Abdurakhmonov I.Y. Molecular confirmation of *Gossypium hirsutum* chromosome substitution lines. *Euphytica*. 2015;205:459-473. DOI 10.1007/s10681-015-1407-2.
- Saha S., Stelly D.M., Raska D.A., Wu J., Jenkins J.N., McCarty J.C., Makamov A., Gotmare V., Abdurakhmonov I.Y., Campbell B.T. Chromosome substitution lines: concept, development and utilization in the genetic improvement of upland cotton. In: Abdurakhmonov I.Y. (Ed.). *Plant Breeding*. InTech, 2012;107-128. DOI 10.5772/35585.
- Saha S., Wu J., Jenkins J.N., McCarty J.C. Jr., Gutiérrez O.A., Stelly D.M., Percy R.G., Raska D.A. Effect of chromosome substitutions from *Gossypium barbadense* L. 3-79 into *G. hirsutum* L. TM-1 on agronomic and fiber traits. *J. Cotton Sci.* 2004;8(3):162-169.
- Saha S., Wu J., Jenkins J.N., McCarty J.C., Hayes R., Stelly D.M. Delineation of interspecific epistasis on fiber quality traits in *Gossypium hirsutum* by ADAA analysis of intermated *G. barbadense* chromosome substitution lines. *Theor. Appl. Genet.* 2011;122(7):1351-1361. DOI 10.1007/s00122-011-1536-5.
- Saha S., Wu J., Jenkins J.N., McCarty J.C., Hayes R., Stelly D.M. Genetic dissection of chromosome substitution lines of cotton to discover novel *Gossypium barbadense* L. alleles for improvement of agronomic traits. *Theor. Appl. Genet.* 2010;120(6):1193-1205. DOI 10.1007/s00122-009-1247-3.
- Saha S., Wu J., Jenkins J.N., McCarty J.C., Stelly D.M. Interspecific chromosomal effects on agronomic traits in *Gossypium hirsutum* by AD analysis using intermated *G. barbadense* chromosome substitution lines. *Theor. Appl. Genet.* 2013a;126:109-117. DOI 10.1007/s00122-012-1965-9.
- Sanamyan M.F., Bobokhujaev Sh.U., Abdurkarimov Sh.S., Makamov Kh.A., Silkova O.G. Features of chromosome introgression from *Gossypium barbadense* L. into *G. Hirsutum* L. during the development of alien substitution lines. *Plants*. 2022;11(4):542. DOI 10.3390/plants11040542.
- Sanamyan M.F., Petlyakova J., Rakhmatullina E.M., Sharipova E. Cytogenetic Collection of Uzbekistan. In: Abdurakhmonov I.Y. (Ed.). *World Cotton Germplasm Resources*. InTech, 2014;247-287. DOI 10.5772/58590.
- Soliz L.M.A., Oosterhuis D.M., Coker D.L., Brown R.S. Physiological response of cotton to high night temperature. *Am. J. Sci. Biotechnol.* 2008;2:63-68.
- Stelly D.M., Saha S., Raska D.A., Jenkins J.N., McCarty J.C. Jr., Gutiérrez O.A. Registration of 17 Upland (*Gossypium hirsutum*) cotton germplasm lines disomic for different *G. barbadense* chromosome or arm substitutions. *Crop Sci.* 2005;45:2663-2665. DOI 10.2135/cropsci2004.0642.
- Ulloa M., Wang C., Saha S., Huttmacher R.B., Stelly D.M., Jenkins J.N., Burke J., Roberts P.A. Analysis of root-knot nematode and fusarium wilt disease resistance in cotton (*Gossypium* spp.) using chromosome substitution lines from two alien species. *Genetica*. 2016;144(2):167-179. DOI 10.1007/s10709-016-9887-0.
- Wendel J.F. New World tetraploid cottons contain Old World cytoplasm. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1989;86(11):4132-4136. DOI 10.1073/pnas.86.11.413.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 09.02.2023. После доработки 29.03.2023. Принята к публикации 31.03.2023.