

ВКЛАД ГЕНОТИП-СРЕДОВЫХ ЭФФЕКТОВ В ФОРМИРОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ИНБРЕДНЫХ И АУТБРЕДНЫХ РАСТЕНИЙ

В.В. Сюков, Е.В. Мадыкин, Д.В. Кочетков

ГНУ Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
им. Н.М. Тулайкова РАСХН, Безенчук, Россия, e-mail: samniish@samtel.ru

Высказано и обосновано предположение об эпигенетическом характере взаимодействия «генотип–среда». При оценке генетических вариантов у разновозрастных потомков это взаимодействие фиксируется как эпистатические эффекты. Показана на инбредном (яровая мягкая пшеница) и аутбредном (гибридная кукуруза) объектах закономерность более низкого уровня вклада генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у гибридов по сравнению с гомозиготными формами. Учитывая в значительной степени эпигенетический характер взаимодействия «генотип–среда», эту закономерность можно объяснить с позиций гипотезы «эпигенетического баланса».

Ключевые слова: взаимодействие «генотип–среда», эпигенетическая изменчивость, эпистаз, эпигенетический баланс, пшеница, кукуруза.

Введение

В структуре фенотипической изменчивости количественных признаков, с которой имеет дело селекционер, особое место занимает взаимодействие генотип–среда. Еще Н.И. Вавилов (1935) указывал на наличие сортовых различий у пшеницы по экологической пластичности, что давало большой простор в этом отношении для селекционной работы, и на необходимость изучения природы этих различий. Но, если в отношении специфической адаптивности или устойчивости к стрессовому воздействию определенного фактора внешней среды в зоне таксономического (видового, родового) экстремума и субэкстремума (морозо-, жаростойкость, засухо-, солеустойчивость, устойчивость к болезням и т. д.) можно говорить об определенных физиологических и генетических механизмах адаптивности, то механизмы экологической адаптивности в широком смысле слова как способности генотипа к широкой норме реакции на комплекс факторов среды известны нам довольно поверхностно (Кильчевский, Хотылева, 1997). В то же время известно, что среднее значение признака и чувствительность к среде находятся

под самостоятельным генетическим контролем и относительно независимы (Caligari, Mather, 1975; Connoly, Jinks, 1975; Hill, 1975; Jinks *et al.*, 1977; Jinks, Pooni, 1982; Драгавцев и др., 1984; Кильчевский, Хотылева, 1997; Dorn, Schmitt, 1997). С.Р. Landry с соавт. (2006) на 6 штаммах дрожжевых грибов в трех экологических условиях нашли 221 транскрипт, ответственный за взаимодействие «генотип–среда». Позже на том же объекте для 2 штаммов и 109 рекомбинантов от скрещивания этих штаммов на двух фонах углеродистого питания выявлено 1555 генетических сцеплений для 1382 транскриптов, которые показывали существенное генотип-средовое взаимодействие (Smith, Kruglyak, 2008). Y. Li с соавт. (2006) на *Caenorhabditis elegans* на фоне двух температурных режимов выявили 197 генетических сцеплений, ответственных за подобные взаимодействия.

По М. Rutter с соавт. (2006), «genotype-environment interplay» – это общий термин, который покрывает несколько расходящихся понятий с различным содержанием. Во-первых, это взаимодействие специфических идентифицированных генов и определенных стрессовых условий среды, т. е. специфическая адаптив-

ность, которая не является объектом нашего рассмотрения. Во-вторых, это так называемые генотип-средовые корреляции, все три типа которых (пассивная, реактивная и активная, Plomin *et al.*, 1977) относятся к поведенческим функциям человека и не свойственна количественным признакам растений.

К третьему виду генотип-средовых эффектов относятся изменения экспрессии генов под влиянием факторов среды, вызванные эпигенетическими механизмами. При этом имеются в виду такие эпигенетические изменения, которые передаются по наследству. Впервые подобные феномены были выявлены А. Durrant (1958, 1962). Он обнаружил, что некоторые сорта льна на фонах минерального питания способны были приобретать передаваемые по потомству новообразования, сходные или идентичные ранее выявленным парамутациям (Brink, 1956, 1960). Такие же изменения были обнаружены позже у табака (Hill, 1967; Hill, Perkins, 1969). G.M. Evans (1968) обнаружил связь «средовых» изменений с изменениями в содержании ДНК. Ныне выявлены биохимические механизмы (метилирование цитозиновых оснований, ацетилирование гистонов), относящиеся к транскрипционному типу подавления экспрессии генов (Chang, Whitelaw, 2004; Корочкин, 2006), а также обнаружены микро-РНК, определяющие посттранскрипционное регулирование активности генов (Катохин и др., 2006).

Однако эпигенетический характер имеют и генотип-средовые эффекты, связанные с изменением экспрессии генов в процессе индивидуального развития и формирования ценозов без закрепления этих эффектов в потомстве. Так, А.Н. Paterson с соавт. (1991) на томатах выявили, что для одного и того же признака в разных экологических условиях проявляются разные QTL (quantitative trait loci). Аналогичные результаты получены М.С. Ungerer с соавт. (2003) на арабидопсисе и А. Börner с соавт. (2002) и Ю.В. Чесноковым и др. (2008) на пшенице. Эти данные хорошо вписываются в концепцию В.А. Драгавцева (Драгавцев, Аверьянова, 1983а, б; Драгавцев и др., 1984) переопределения генетических формул, основанную на представлениях о сложной эколого-генетической организации количественных признаков, ведущую роль в которой играет система регуляторных генов.

Логично предположить, что подобного рода эпигенетическое перераспределение экспрессии регуляторных генов при классическом количественно-генетическом анализе разновозрастных потомков будет статистически конституироваться как эпистатическое взаимодействие.

В этой связи следует оговорить, что в науке существуют две различающиеся интерпретации термина «эпистаз». Первое понятие (биологический эпистаз) введено Бэтсоном (Batson, 1909) и определено как подавление действия одной аллели другой, неаллельной первой. J.B. Holland (2001) определил механизмы действия биологического эпистаза как взаимодействие энзимов – продуктов соответствующих аллелей, которое в фенотипе проявляется как дубликатный эпистаз (в каждом из двух локусов одна из аллелей обеспечивает равноценный биохимический эффект и отсутствие обоих энзимов одновременно проявляется как эпистаз), комплементарный эпистаз (аллели двух локусов неравноценны, нужный биохимический эффект достигается лишь при наличии обоих энзимов) и сложный эпистаз (биохимический эффект достигается при взаимодействии определенной пары аллелей двух локусов).

Второе понятие – статистический эпистаз – как любое неаллельное взаимодействие генов ввел R.A. Fisher (1918). M.J. Wade с соавт. (2001), сравнивая понятия «эпистаз» в двух теоретических традициях эволюционной генетики, генетики популяций и количественной генетики, показали, как независимость действия гена (представленная мультипликативной моделью популяционной генетики) может отличаться от отсутствия эпистаза в представлении количественной генетики. Они делают вывод о прямой аналогии статистического эпистаза взаимодействию генотип-среда.

При использовании молекулярных маркеров на кукурузе (Blanc *et al.*, 2006) и арабидопсисе (Juengei *et al.*, 2005; Malmberg *et al.*, 2006) выявлено значительное количество QTL-QTL эпистатических взаимодействий по самым разным признакам. Причем величина эпистатических (т. е. генотип-средовых) взаимодействий примерно в два раза превышает аддитивные эффекты. При этом следует заметить, что еще в конце 1950-х – начале 1960-х гг. было выявлено на дрозофиле (Parsons, 1959) и домашней птице (Hull *et al.*,

1963), что эффекты генотип-средовых взаимодействий у гетерозигот неизменно ниже, чем у гомозиготных родительских форм.

Мы поставили целью проверить эту закономерность на аутбредном (кукуруза) и инбредном (пшеница) растительных объектах. Ранее нами (Сюков, 2006) в контрастных условиях на яровой пшенице была выявлена закономерность увеличения доли эпистатических эффектов в детерминации количественных признаков в зависимости от увеличения нагрузок факторов среды, лимитирующих рост и развитие растений.

Методика

Большинство руководств по вариационной статистике мерой вклада отдельных эффектов в фенотипическую изменчивость считают сумму квадратов отклонений от средней ($SSY = SSA + SSB + SSA/B + SSP + SSZ$, где A – первый фактор, B – второй фактор, A/B – взаимодействие, P – повторения, Z – ошибка) в двухфакторном дисперсионном комплексе (Плохинский, 1978). Однако, учитывая, что мерой изменчивости количественного признака в популяциях является дисперсия ($\sigma_{ph}^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2 + \sigma_{g/e}^2$; Falconer, 1981), целесообразнее использовать параметры χ^2 , представляющие из себя математические ожидания соответствующих дисперсий, рассчитываемых на основе структуры средних квадратов отклонений ($\chi_g^2 = \frac{ms_A - ms_Z}{n \cdot c}$; $\chi_e^2 = \frac{ms_B - ms_Z}{n \cdot r}$; $\chi_{g/e}^2 = \frac{ms_{A/B} - ms_Z}{n \cdot r}$; $\chi_z^2 = ms_Z$, где n – количество повторений, c – количество экологических точек, r – количество генотипов; Рокицкий, 1973). Учитывая, что возведение отклонений в квадрат является способом их модулизации и что подобная цель достигается возведением вообще в любую четную степень, для возвращения критерия изменчивости в исходную единичную степень с целью использования в качестве меры вклада отдельных эффектов в фенотипическую изменчивость мы применяли показатель χ .

В качестве инбредного объекта исследований были взяты сорта яровой мягкой пшеницы Прохоровка, Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская 100, Тулайковская золотистая, Тулайковская остистая и Юго-Восточная 2, которые испытывались в 8 экологических средах.

Опыты закладывали на полях Самарского НИИСХ им. Н.М. Тулайкова в 2006–2008 гг. на двух фонах (по паровому и зерновому предшественникам). Площадь делянки 25 м², повторность – трехкратная. Посев проводился сеялкой СН-10Ц, уборка – селекционным комбайном Samro 130. С каждой делянки рендомизированно отбирался пробный сноп с площади 1 м². Анализу подвергалось по 50 продуктивных стеблей. По всем признакам проводился однофакторный дисперсионный анализ. По признакам, различия между вариантами по которым были достоверны, проводился двухфакторный дисперсионный анализ (фактор A – сорта, фактор B – годы × фоны).

В качестве аутбредного объекта был взят набор 16 гибридов кукурузы группы спелости ФАО 200–250 селекции различных учреждений России. Опыт закладывался в восьми экологических точках (Самарский НИИСХ – Самарская область, ВНИИ кукурузы и ООО ИПА Агрофирма «Отбор» – Кабардино-Балкария, Филиал «Поволжская селекционно-опытная станция» ГНУ ВНИИОЗ – Волгоградская область, ФГНУ «Россорго» – Саратовская область, Краснодарский НИИСХ и НПСФ «НИКАС» – Краснодарский край, Воронежский филиал ВНИИК – Воронежская область). Площадь делянки 10 м², повторность трехкратная. Посев проводился сеялкой «Hege-95».

Вычленение генотипических, средовых и генотип-средовых эффектов проводился по приведенному выше алгоритму. Подсчеты проводились на персональном компьютере с использованием пакета программ «Agros-2.09».

Результаты и обсуждение

Как видно из табл. 1, по всем изучавшимся признакам доля генотипа в формировании фенотипа яровой пшеницы примерно одинакова и равна 10,0–15,5 %. По двум признакам (количество зерен в колосе и высота растения) доля эффектов взаимодействия «генотип/среда» значительно ниже, чем генотипические и особенно средовые вклады. По этим признакам отбор может быть эффективным в локальных условиях при наличии контрастных по фенотипу рекомбинантов в гибридных популяциях. Оба эти признака в конкретном спектре флюкту-

Таблица 1

Эффекты (χ) и доля влияния (%) генотипа, среды и взаимодействия «генотип/среда» на формирование количественных признаков у яровой мягкой пшеницы

Источник варьирования	Урожай зерна, г/м ²		Количество зерен в колосе		Масса зерна с колоса, г		Высота растения, см		Длина верхнего междоузлия, см	
	χ	%	χ	%	χ	%	χ	%	χ	%
Сорта (А)	8,24	10,0	0,51	11,0	0,026	11,5	1,97	15,5	1,21	11,3
Условия среды (В)	30,7	37,1	1,67	35,9	0,059	25,8	5,88	46,4	3,60	33,5
Взаимодействие (А × В)	24,8	30,0	0,15	3,3	0,050	21,7	0,74	5,8	3,42	31,8
Ошибка (Z)	18,7	22,9	2,31	49,8	0,094	41,0	4,09	32,3	2,52	23,4

ирующих факторов среды по шкале напряженности селективируемых признаков должны быть отнесены к средненапряженным.

Три признака (урожай зерна, масса зерна с колоса и длина верхнего междоузлия) имеют существенные нагрузки эффектов генотип-средового взаимодействия (в 2–3 раза превышающих вклад генотипа) и поэтому относятся к относительно напряженным признакам, отбор по которым может быть эффективным лишь вдоль специального экологического вектора (Сюков и др., 2008).

В отличие от пшеницы в экспериментах с гибридной кукурузой по большинству признаков достоверных эффектов генотип-средовых взаимодействий отмечено не было. По признакам «урожай зерна» и «количество дней до выноса нитей» межсортовые различия вносили значительно больший вклад в формирование фенотипа, нежели все изучавшиеся количественные признаки у инбредного объекта (табл. 2). Генотип-средовая составляющая у кукурузы по этим признакам была менее значима, чем меж-

сортовая. По признаку «уборочная влажность зерна» соотношение генотипической и генотип-средовой составляющей было аналогичным таковому у большинства количественных признаков, наблюдаемых у инбредной культуры. Однако вклад взаимодействия «генотип–среда» все же вдвое ниже, чем у пшеницы.

То есть в целом подтверждается отмеченная ранее на животных объектах (Parsons, 1959; Hull *et al.*, 1963) тенденция к неизменно более низкому уровню вклада генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у гибридов по сравнению с гомозиготными формами. Учитывая в значительной степени эпигенетический характер взаимодействия «генотип–среда», эту закономерность можно объяснить с позиций гипотезы «**эпигенетического баланса**».

Суть этой гипотезы заключается в том, что в любой конкретной совокупности факторов среды генофонд популяции реализует определенную совокупность транскрибируемых последовательностей и регуляторных генов, обес-

Таблица 2

Эффекты (χ) и доля влияния (%) генотипа, среды и взаимодействия «генотип/среда» на формирование количественных признаков у кукурузы

Источник варьирования	Урожай зерна, г/м ²		Уборочная влажность зерна, %		Количество дней до выноса нитей	
	χ	%	χ	%	χ	%
Сорта (А)	0,2927	23,2	0,6437	8,4	0,8533	16,4
Условия среды (В)	0,3320	26,3	5,0904	66,0	3,0680	58,5
Взаимодействие (А × В)	0,2500	19,8	1,1420	14,8	0,5309	10,1
Ошибка (Z)	0,3887	30,7	0,8342	10,8	0,7884	15,0

печивающих оптимальную физиологическую целостность ценоза во времени и пространстве с наименьшими энергетическими затратами. Такое состояние системы «генотип–среда» мы называем эпигенетическим балансом. При инициации изменения любого из элементов эпигенотипа (совокупности факторов внешней среды или генетической среды) происходит индукция экспрессии дополнительных транскриптонов, обеспечивающих формирование нового эпигенетического баланса. Поскольку в гетерозиготных гибридах уже реализована часть эпигенетической изменчивости, то эта часть не будет зафиксирована в статистике χ как мере взаимодействия «генотип–среда».

Ясно, что не по всем количественным признакам эта закономерность будет работать одинаково успешно. Проявление этой тенденции будет зависеть как от направления и широты изменчивости экологического фактора, так и от специфики генотипической вариабельности изучаемого объекта. Например, низкое значение статистики χ по признаку «высота растения» у яровой пшеницы может определяться высокой долей аддитивной вариабельности в локусе RhtB1. Три сорта (Тулайковская 5, Тулайковская 100 и Прохоровка) несут высокоэкспрессивную аллель RhtB1b, остальные – RhtB1a.

Таким образом, полевые эксперименты на гетерозиготном аутбредном растительном объекте (гибриды кукурузы) в сравнении с инбредным гомозиготным объектом подтверждают закономерность более низкого уровня вклада генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у гибридов по сравнению с гомозиготными формами. Учитывая в значительной степени эпигенетический характер взаимодействия «генотип–среда», эту закономерность можно объяснить с позиций гипотезы «эпигенетического баланса».

Литература

- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы // Теоретические основы селекции растений. Т. 2. М.; Л., 1935. С. 3–214.
- Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Механизмы взаимодействия генотип–среда и гомеостаз количественных признаков растений // Генетика. 1983а. Т. 19. № 11. С. 1806–1810.
- Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков в разных условиях среды // Генетика. 1983б. Т. 19. № 11. С. 1811.
- Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск, 1984. 230 с.
- Катохин А.В., Кузнецова Т.Н., Омельянчук Н.А. Ми-РНК – новые регуляторы активности генов у эукариот // Информ. вестник ВОГиС. 2006. Т. 10. № 2. С. 241–272.
- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997. 372 с.
- Корочкин Л.И. Что такое эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1156–1164.
- Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 265 с.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 1973. 320 с.
- Сюков В.В. Генетическое обоснование выбора фонов при отборе по количественным признакам // Проблемы интенсификации и экологизации земледелия России: Матер. науч.-практ. конф. 14–15 июня 2006 г. Рассвет, 2006. С. 458–462.
- Сюков В.В., Захаров В.Г., Кривобочек В.Г. и др. Метод отбора генотипов яровой мягкой пшеницы на гомеоадаптивность: Метод. указания. Самара, 2008. 18 с.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бернер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. РАН. 2008. Т. 418. № 5. С. 693–696.
- Batson W. Mendel's principles of heredity / Ed. W. Batson. Cambridge, 1909.
- Blanc G., Charcosset A., Mangin B. *et al.* Connected populations for detecting quantitative trait loci and testing for epistasis: an application in maize // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 113. № 2. P. 206–224.
- Börner A., Schumann E., Fürste A. *et al.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 105. P. 921–936.
- Brink R.A. A genetic change associated with the R locus in maize which is directed and potentially reversible // Genetics. 1956. V. 41. P. 872–889.
- Brink R.A. Paramutation and chromosome organization // Quart. Rev. Biol. 1960. V. 35. P. 120–137.
- Caligari P.D.S., Mather K. Genotype \times environment interaction. III. Interactions in *Drosophila melanogaster* // Proc. R. Soc. Lond. 1975. B. 191. P. 387–411.
- Connolly V., Jinks I.L. The genetical architecture of general and specific environmental sensitivity //

- Heredity. 1975. V. 35. P. 2. P. 249–259.
- Chang S., Whitelaw E. Epigenetic germline inheritance // *Curr. Opin. Genet. and Developm.* 2004. V. 14. P. 692–696.
- Dorn L.A., Schmitt J. Do plasticity genes exist or not? // *Progr. Abstr. of 6th Congr. Eur. Soc. Evol. Biol.* Arnhem, 24–28 Aug., 1997. Wageningen, 1997.
- Durrant A. The environmental induction of heritable changes in *Linum* // *Heredity*. 1962. V. 17. P. 27–61.
- Durrant A. Environmental conditioning of flax // *Nature*. 1958. V. 181. P. 928–929.
- Evans G.M. Nuclear changes in flax // *Heredity*. 1968. V. 23. P. 25–28.
- Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. 2nd ed. N.Y.: Longman Sci. Techn., 1981. 438 p.
- Fisher R.A. The correlations between relatives on the supposition of Mendelian inheritance // *Trans. Roy. Soc. Edinbourg*, 1918. V. 52. P. 399–433.
- Hill J. The environmental induction of heritable changes in *Nicotiana rustica*: Parental and selection lines // *Genetics*. 1967. V. 55. P. 735–754.
- Hill J., Perkins J.M. The environmental induction of heritable changes in *Nicotiana rustica*: effect of genotype-environment interactions // *Genetics*. 1969. V. 61. P. 661–675.
- Hill J. Genotype–environment interactions – a challenge for plant breeding // *J. Agric. Sci.* 1975. V. 85. P. 3. P. 477–498.
- Holland J.B. Epistasis and plant breeding // *Plant Breed. Rev.* 2001. V. 21. P. 27–92.
- Hull P., Gove R.S., Slen S.B., Crawford R.D. A comparison of the interaction, with two types of environment, of pure strains or strain crosses of poultry // *Genet. Res.* 1963. V. 4. P. 370–381.
- Jinks J.L., Jayasekara N.E.M., Boughy H. Joint selection for both extremes of mean performance and of sensitivity to a macroenvironmental variable. I. Single seed descent // *Heredity*. 1977. V. 39. P. 3. P. 345–355.
- Jinks J.L., Pooni H.S. Determination of the environmental sensitivity of selection lines of *Nicotiana rustica* by the selection environment // *Heredity*. 1982. V. 49. P. 3. P. 291–294.
- Juengei T.E., Son S., Stowe K.A., Simms E.L. Epistasis and genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting flowering time in *Arabidopsis thaliana* // *Genetica*. 2005. V. 123. № 1/2. P. 87–105.
- Landry C.R., Oh J., Hartl D.L., Cavalieri D. Genome-wide scan reveals that genetic variation for transcriptional plasticity in yeast is biased towards multi-copy and dispensable genes // *Gene*. 2006. V. 366. P. 343–351.
- Li Y., Alvarez O.A., Gutteling F.W. *et al.* Mapping determinants of gene expression plasticity by genetical genomics in *C. elegans* // *PLOS Genet.* 2006. V. 2. e222.
- Malmberg R.L., Held S., Waits A., Mauricio R. Epistasis for fitness-related quantitative traits in *Arabidopsis thaliana* grown in the field and the greenhouse // *Genetics*. 2006. V. 171. № 4. P. 2013–2027.
- Parsons P.A. Genotypic-environmental interactions for various temperatures in *Drosophila melanogaster* // *Genetics*. 1959. V. 44. № 6. P. 1325–1333.
- Paterson A.H., Damon S., Hewitt J.D. *et al.* Mendelian factors ungerlying quantitative traits in tomato: Comparison across species, generations, and environments // *Genetics*. 1991. V. 127. P. 181–197.
- Plomin R., DeFries J.C., Loehlin J.C. Genotypic-environmental interactions and correlation in the analysis of human behavior // *Psychol. Bull.* 1977. V. 84. № 2. P. 309–322.
- Rutter M., Moffitt T.E., Caspi A. Gene-environment interplay and psychopathology: multiple varieties but real effects // *J. Child Psychol. Psychiatry*. 2006. V. 47. № 3/4. P. 226–261.
- Smith E.N., Kruglyak L. Gene-environment interaction in yeast gene expression // *PLOS Biol.* 2008. V. 6. № 4. e83.
- Ungerer M.C., Halldorsdottir S.S., Purugganon M.D., Mackay T.F. Genotype-environmental interactions at quantitative trait loci affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* // *Genetics*. 2003. V. 165. P. 353–365.
- Wade M.J., Winther R.G., Agrawal A.F., Goodnight C.J. Alternative definitions of epistasis: dependence and interaction // *Trends Ecol. Evol.* 201. V. 16. № 9. P. 498–504.

**THE CONTRIBUTION OF GENOTYPE-ENVIRONMENTAL EFFECTS
TO THE FORMATION OF QUANTITATIVE TRAITS IN INBRED
AND OUTBRED PLANTS**

V.V. Syukov, E.V. Madyakin, D.V. Kochetkov

Samara Scientific Research Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia,
e-mail: samniish@samtel.ru

Summary

The assumption about the epigenetic nature of the genotype–environment interaction is made and proven. When genetic variances in descendants of various ages are analyzed, this interaction manifests itself as epistasis. Study of inbred (common spring wheat) and outbred (hybrid maize) forms shows that their contribution of genotype–environmental factors to quantitative traits in hybrids is less than in homozygous forms. With regard to the substantially epigenetic nature of the genotype–environment interaction, this trend can be explained in terms of the epigenetic balance hypothesis.

Key words: «genotype–environment» interaction, epigenetical variability, epistasis, epigenetical balance, wheat, corn.