

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ В ПРОЯВЛЕНИИ ГЕТЕРОЗИСА

Е.В. Мадякин, В.В. Сюков

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

Дан анализ генетических концепций гетерозиса. Сделан вывод о решающем вкладе в формирование этого явления эпигенетической изменчивости. Проведены исследования на кукурузе, подтверждающие гипотезу эпигенетического баланса. Выявлены сигнальные признаки, детерминация которых, по-видимому, полностью или частично определяется транскриптонами, активизирующимися как в ответ на гибридизацию, так и в ответ на изменение нагрузок факторов внешней среды (вес початка, высота растения, количество листьев, количество стеблевых узлов). Из признаков продуктивности, ОКС по которым в наибольшей степени коррелирует с реакцией сигнальных признаков на сроки сева, отмечены диаметр початка и количество рядов зерен в початке.

Ключевые слова: кукуруза, гетерозис, эпигенетическая изменчивость, эпигенетический баланс, комбинационная способность, сроки сева.

Введение

По определению Ф. Добржанского гетерозис – это более высокие по сравнению с родителями адаптивность, плодовитость, жизнеспособность и устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам у гибридов F_1 (Dobzhansky, 1950). В сельскохозяйственном смысле F_1 должен превосходить лучшего родителя. Гетерозис – это одно из наиболее ярко проявляющихся и широко используемых на практике биологических явлений. Однако, несмотря на то что этому явлению уделялось на протяжении последних ста лет много внимания, относительно биохимических и генетических механизмов возникновения гетерозиса в гибридном потомстве окончательно точка не поставлена. Наиболее популярны теории доминирования и сверхдоминирования. Концепция комплементарного взаимодействия благоприятных доминантных факторов и подавления вредных рецессивных гомозигот связана с именами С.В. Davenport (1908), А.В. Bruce (1910), Ф. Keebl (1910), С.С. Pellow (1910), D.E. Jones (1917). Эта теория до сих пор очень популярна и находит согласованные подтверждения в популяционно-

генетических исследованиях (Спрэг, 1987), в том числе и с использованием современных молекулярно-генетических методов (Xiao *et al.*, 1994).

Одновременно с концепцией доминирования родилась альтернативная теория сверхдоминирования (East, 1908; Shull, 1908; East, Hayes, 1912). У этой теории не было серьезной генетико-статистической базы. Однако выдвинутая Е.М. East (1936) гипотеза о дивергентных аллелях, каждый из которых вносит вклад в формирование физиологического базиса гибридного индивида, позволила теории сверхдоминирования стать достаточно популярной. Иногда эти представления определяются как теория так называемого физиологического гетерозиса (Астауров, 1968; Навроцька и др., 2005). Многочисленные примеры работы однолокусного гетерозиса на горохе, кукурузе, томатах приведены в работах В.К. Шумного. Показаны конкретные биохимические механизмы работы внутриллокусных коадаптационных генетических блоков (Шумный и др., 1982).

Дальнейшее свое развитие эта теория нашла в гипотезе трансгрессивного расщепления (Riseberg *et al.*, 1999). Так, проанализировав 3252 QTL по 749 признакам в 96 опытах на

диких и культурных популяциях, L.H. Riseberg с соавт. (2003) установили, что 63,6 % локусов имели хотя бы одну антагонистическую пару QTL (т. е. QTL родителей с эффектами в противоположных направлениях). Этот тип генетических взаимодействий присущ более растениям, чем животным. Антагонистические эффекты характерны более для внутривидовых, чем межвидовых скрещиваний и для морфологических, чем физиологических классов.

Правда, анализируя многочисленные свидетельства в пользу теории сверхдоминирования, R.W. Allard (1999) сводит их к неаллельным взаимодействиям. Он вводит понятие «псевдосверхдоминирование», или «комплементарное доминирование», которое связано с переходом у перекрестноопыляющихся культур от аутбридинга к инбридингу. В результате гомозиготизации вредные аллели элиминируются, а в гибриде F_1 от скрещивания инбредных линий мы получаем сложение эффектов отдельных аллелей различных локусов, которые в детерминации одного сложного признака представляются как один локус. Таким образом, как бы наводится мостик между теорией сверхдоминирования и третьей, менее обсуждаемой, гипотезой, предполагающей, что гетерозис может явиться результатом эпистатического взаимодействия (Goodnight, 1999; Stuber, 1999). С.W. Stuber с соавт. (1992) показали существенное влияние на проявление гетерозиса у кукурузы псевдосверхдоминирования. Используя современные молекулярно-генетические методы, N.H. Syed, Z.J. Chen (2005) на рендомизированных изогенных линиях от скрещивания двух экотипов арабидопсиса с использованием 446 известных молекулярных маркеров также обнаружили большой вклад в гетерозис эпистаза. Z.-K. Li с соавт. (2001) на рисе при анализе взаимодействия QTL, используя карту сцепления 182 маркерных генов (RFLP), констатировали, что основную (> 90 %) долю QTL, связанных с гетерозисом, определяли эффектами эпистаза и сверхдоминирования.

Однако уже J.M. Lerner (1954) и K. Mather (1955) предположили, что явление гетерозиса не может быть объяснено лишь какой-то одной из вышеназванных гипотез. Окончательно эта точка зрения была оформлена как теория генетического баланса Н.В. Турбиным (Тур-

бин, 1961; Турбин, Хотылева, 1967). В формулировке В.Г. Конарева (1991) «гетерозисное состояние возникает, во-первых, как следствие межаллельных, межгенных и других взаимодействий, которые в функциональном отношении могут быть представлены как процессы стимулирования и ингибирования работы генов и генетических систем, во-вторых, как эффект компенсации, взаимодополнений в генетических системах гибридного организма». Таким образом, в рамках теории генетического баланса следовало бы рассматривать и выдвинутую В.А. Струнниковым (1974) теорию компенсационного комплекса генов, и гипотезу ядерно-цитоплазматического гетерозиса (Kihara, 1979; Семенов и др., 2005), и митохондриального гетерозиса (McDaniel, Sarkissian, 1966; Sarkissian, Srivastava, 1971; McDaniel, Frankel, 1986).

Кроме разного рода межгенных и цитогенных взаимодействий, рядом исследователей показано, что проявление гетерозиса связано с условиями внешней среды (Wellhausen, 1952; Lloyd, 1980; Chapman *et al.*, 2000). Более того, M.R. Dudash (1990) выявил, что гетерозис сильнее проявляется в более суровых условиях, т. е. проявляется та же закономерность, которая нами показана в виде увеличения доли эпистатических эффектов в детерминации количественных признаков в зависимости от увеличения нагрузок факторов среды, лимитирующих рост и развитие растений (Сюков, 2006). По М.М. Рахман и В.А. Драгавцеву (1990), механизм гетерозиса сводится к переопределению генетических формул количественного признака, т. е. к смене спектров генов, детерминирующих компоненты сложного признака при смене лимитирующих факторов внешней среды.

Еще R.P. Wagner и H.K. Mitchell (1955) предположили, что в снятии генетического блокирования, в устранении репрессирующих факторов заключается одно из основных биохимических объяснений гетерозиса. В последнее время все больше накапливается данных в пользу точки зрения о том, что эффект гетерозиса связан с регуляторными механизмами активности генетического аппарата клетки. Большинство данных в пользу эпигенетической природы гетерозиса получены на естественных и синтетических аллополиплоидах арабидопсиса (Wang *et al.*, 2004; Grant-Downton, Dickinson, 2006), табака

(Kovarik *et al.*, 2008), хлопчатника (Adams *et al.*, 2003), на тополе (Zhang, Adams, 2007). R.T. Grant-Downton, H.G. Dickinson (2006) на арабидопсисе доказали, что вызванные гибридизацией эпигенетические изменения имеют ярко выраженный адаптационный характер. По их мнению, эта модель работает практически на всех растениях. Н.-Y. Zhang с соавт. (2008) на рисе показали, что возможный механизм гетерозиса – это взаимодействие между экспрессией транскриптов и промоторами цис-регулирующих факторов. Н. Shaked с соавт. (2001), К. Kashkush с соавт. (2002) на аллотетраплоидах эгилопсов (*Ae. longissima*, *umbellulata*, *sharonensis*) и пшениц-однозернянок (*T. urarthu*, *monococcum*) выявили многочисленные эпигенетические изменения как реакцию на гибридизацию. Большинство этих изменений, связанных с метилизацией цитозинон, восстанавливались в последующих поколениях. Для интерпретации результатов многочисленных исследований L. Comai с соавт. (2003) вводят термин «геттером» – элемент ДНК, являющейся частью гетерохроматина. В результате гибридизации происходят потеря эпигенетического подавления родительского гетерома и, как результат, – геномная неустойчивость. Эта концепция перекликается с выдвинутой нами гипотезой эпигенетического баланса (Сюков и др., 2009). В.Г. Шахбазов (1975), В. Milbrogow (1998), анализируя биофизические механизмы формирования гетерозиса, пришли к заключению о существовании эволюционно предопределенных генетических механизмов, ограничивающих энергетическую активность системы (уровень энтропии) не на максимуме возможностей, а на некоем энергетическом оптимуме. При гибридизации, считают они, эти ограничения снимаются. Мы считаем, что этот механизм работает шире. Уровень энергетического оптимума в сложившейся динамической системе «идеотип–паратип» мы и называем эпигенетическим балансом. Снятие ограничений на функционирование всех потенциальных транскриптов может происходить при нарушении любой из сторон эпигенотипа – идеотипа (совокупности всех генетических факторов ядра и цитоплазмы) и паратипа (совокупности факторов среды). Если эта концепция верна, то можно найти некие сигнальные признаки, детерминация которых полностью или частично определяется

транскриптонами, активизирующимися как в ответ на гибридизацию, так и на изменение нагрузок факторов внешней среды. Проверке этой гипотезы и посвящено данное исследование.

Материал и методика

В качестве исходного материала были взяты 8 раннеспелых инбредных линий кукурузы селекции Самарского НИИСХ (Б 204, Б 223, Б 228-3, Б 250, Б 296, Б 332, Б 338 и Б 405) и французская скороспелая линия F_2 . Гибридизацию по полной диаллельной схеме между инбредными линиями проводили принудительным методом. Оценку комбинационной способности по первой модели В. Griffing (1956) проводили по В.Г. Вольф и др. (1980).

Для создания искусственного экологического градиента проводили посев инбредных линий в два срока: сверхранний (температура почвы на глубине 10 см – 6–7 °С) и оптимальный (температура почвы на глубине 10 см – 12–14 °С). Индекс реакции количественного признака на изменение среды определяли по формуле:

$$I = \frac{X_i - X_0}{X_0},$$

где X_i и X_0 – значения признака соответственно при раннем и оптимальном сроках сева.

Опыты закладывали вручную в 2006 г. на экспериментальной базе Самарского НИИСХ. Учитывали следующие количественные признаки: высота растения, см (В), количество стеблевых узлов (КУ), количество листьев (КЛ), количество початков на растении (КП), вес початка, г (ВП), диаметр початка, см (ДП), длина початка, см (Д), количество рядов зерен в початке (РЗ), количество зерен в ряду (КЗ), масса 1000 зерен, г (МЗ).

Подсчеты проводились на персональном компьютере с использованием пакета прикладных программ «Agros-2.09».

Результаты и обсуждение

При анализе связи реакции набора инбредных линий кукурузы на экологический градиент, формируемый сроками сева, с общей комбинационной способностью этих линий по результатам диаллельного теста, можно выделить две группы количественных признаков. Первая груп-

па, объединяющая количественные признаки продуктивности, характеризуется отсутствием корреляции I/ОКС (табл. 1). Следует отметить, что основная масса этих признаков характеризуется незначительными эффектами генотип-средовых взаимодействий, свидетельством чего являются высокие положительные корреляции (0,443–0,843) между числовыми рядами, формируемыми при разных сроках сева. Лишь по признакам «количество початков на растение» и «масса 1000 зерен» отмечены недостоверные корреляции (0,174 и 0,054). Не исключено, что при формировании более напряженного экологического градиента, крайние точки которого будут инициировать значительную эпигенетическую изменчивость, картина может измениться.

Вторая группа признаков, которую мы условно назвали сигнальными признаками, характеризуется положительной связью I/ОКС (табл. 2). Наиболее эпигенетически пластичными при этом являются признаки «количество листьев» и «количество стеблевых узлов». Они отличаются незначительными корреляциями между датами при раннем и оптимальном сроке сева (0,250–0,320) и достоверными положительными корреляциями I/ОКС. Признаки «вес початка» и «высота растения» высоконаследуемы (корреляция между числовыми рядами по срокам сева 0,670–0,537), и это приближает их к признакам первой группы.

Таким образом, выявлена группа признаков, по которым мы можем ожидать равнонаправленные эпигенетические сдвиги в ответ как на изменение экологического градиента, так и на гибридизацию, что вписывается в выдвигаемую нами гипотезу эпигенетического баланса.

В сформированной нами экспериментальной схеме формирования экологического градиента мы можем прогнозировать комбинационную способность инбредных линий лишь по двум признакам – диаметру початка и количеству рядов зерен в початке, корреляции ОКС которых с индексами реакции на среду сигнальных признаков близки к достоверным (табл. 3).

Из набора изучавшихся инбредных линий высокие положительные индексы по всем сигнальным признакам и, соответственно, высокие эффекты ОКС по признакам продуктивности (кроме массы 1000 зерен) имеет Б-250, которая широко используется в качестве отцовской формы при создании раннеспелых простых и тройных гибридов кукурузы в Самарском НИИСХ.

Таким образом, анализ литературы и полевых экспериментов на кукурузе дает основание использовать однотипность эпигенетической реакции генотипов на гибридизацию и изменение напряженности факторов внешней среды для фенотипического прогнозирования комбинационной способности у инбредных линий.

Таблица 1

Реакция инбредных линий кукурузы на срок сева (I), ОКС по количественным признакам продуктивности и корреляция I/ОКС

Линия	КП		ДП		Д		РЗ		КЗ		МЗ	
	I	ОКС	I	ОКС	I	ОКС	I	ОКС	I	ОКС	I	ОКС
Б 228-3	0,03	-0,038	0,08	-0,146	0,000	-0,400	0,000	-1,03	-0,119	0,710	0,036	-1,03
Б 204	-0,06	-0,010	-0,07	0,111	0,008	0,680	-0,071	1,66	-0,036	1,510	0,304	-23,53
Б 223	-0,21	0,055	0,00	-0,153	0,137	-0,120	-0,033	-1,93	-0,089	-2,280	0,000	30,40
F_2	0,09	-0,002	0,04	-0,010	0,007	-0,230	-0,081	0,33	-0,075	-0,180	-0,231	-9,60
Б 296	0,22	0,012	-0,05	-0,003	-0,007	-0,030	0,000	-0,23	-0,034	0,220	0,000	1,83
Б 332	0,03	-0,002	0,06	0,154	0,092	0,720	-0,026	0,23	0,030	0,070	-0,038	21,11
Б 338	0,25	0,005	0,05	-0,067	0,025	0,040	-0,083	-0,37	-0,112	-0,660	0,333	13,61
Б 250	-0,10	0,019	0,07	0,147	-0,100	-0,030	0,079	1,43	0,060	0,390	0,043	-26,03
Б 405	-0,07	-0,038	-0,03	-0,032	0,074	-0,620	0,079	-0,09	0,132	0,220	-0,185	-6,75
R (I/ОКС)	0,147		-0,015		0,044		0,090		0,268		-0,039	

Таблица 2

Реакция инбредных линий кукурузы на срок сева,
ОКС по сигнальным признакам и корреляция I/ОКС

Линия	ВП		В		КЛ		КУ	
	I	ОКС	I	ОКС	I	ОКС	I	ОКС
Б 228-3	-0,182	-6,87	-0,078	4,860	-0,130	0,056	-0,143	0,057
Б 204	0,111	13,42	0,014	2,020	-0,114	-0,066	-0,099	-0,036
Б 223	0,093	-10,94	-0,077	-2,770	-0,125	0,063	-0,127	0,057
F_2	-0,091	-5,58	-0,108	-8,530	-0,107	-0,459	-0,128	-0,457
Б 296	0,263	0,42	0,104	-0,100	-0,010	0,091	-0,034	0,107
Б 332	0,102	15,49	0,063	0,180	0,000	-0,052	-0,031	-0,050
Б 338	-0,026	-5,65	-0,004	-0,030	-0,032	-0,130	-0,036	-0,143
Б 250	0,366	6,63	0,066	4,420	0,107	0,613	0,118	0,600
Б 405	0,138	-6,94	0,012	-0,050	-0,095	-0,116	-0,095	-0,136
R (I/ОКС)	0,425		0,457		0,677		0,734	

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между индексами отзывчивости (I) сигнальных признаков
и ОКС признаков продуктивности

Коррелирующие признаки	КП	ДП	Д	РЗ	КЗ	МЗ
Вес початка	0,401	0,582	0,207	0,428	0,045	-0,267
Высота растения	0,043	0,656	0,409	0,461	0,322	-0,168
Количество листьев	0,268	0,646	0,246	0,463	0,105	-0,210
Количество стеблевых узлов	0,272	0,648	0,233	0,524	0,132	-0,308

Литература

- Астауров Б.Л. О так называемом физиологическом гетерозисе // Гетерозис: теория и практика. Л., 1968. С. 215–238.
- Вольф В.Г., Литун П.П., Хавелова А.В., Кузьменко Р.И. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности. Харьков, 1980. 76 с.
- Конарев В.Г. Гетерозис, его сущность и прогнозирование // Использование гетерозиса у овощных и бахчевых культур: Сб. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л., 1991. Т. 145. С. 12–19.
- Навроцька В., Салов О., Шахбазов В. Прояви ефекту фізіологічного гетерозису в лініях шовковичного шовкопряду // Вісник Львів. університету. Серія біологічна, 2005. Вип. 39. С. 60–65.
- Рахман М.М., Драгавцев В.А. Новые подходы к прогнозированию гетерозиса у растений // С.-х. биология. 1990. № 1. С. 3–12.
- Семенов О.Г., Njoka F.M., Артамонов В.Д. Ядерно-цитоплазматический гетерозис у яровых гибридов пшеницы (*T. aestivum* L.) и проблема его сохранения в поздних поколениях // Матер. междунар. конф., посвящ. 60-летию ГБС им. Н.В. Цицина. Пушино, 2005. С. 451–453.
- Спрэг Дж.Ф. Гетерозис кукурузы: теория и практика // Гетерозис: Пер. с англ. М.: Агропромиздат, 1987. С. 71–97.
- Струнников В.А. Возникновение компенсационного комплекса генов – одна из причин гетерозиса // Общ. биология. 1974. Т. 35. № 5. С. 666–677.
- 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. Рассвет, 2006. С. 458–462.
- Сюков В.В., Мадякин Е.В., Кочетков Д.В. Вклад генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у инбредных и аутбредных растений // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 1. С. 141–147.

- Турбин Н.В. Гетерозис и генетический баланс // Гетерозис. Минск, 1961. С. 3–35.
- Турбин Н.В., Хотылева Л.В. Гетерозис // Цитология и генетика. 1967. № 6. С. 36–49.
- Шахбазов В.Т. Некоторые биофизические проявления и механизмы эффекта гетерозиса у растений // Гетерозис сельскохозяйственных растений, его физиолого-биохимические и биофизические основы. М.: Колос, 1975. С. 3–14.
- Шумный В.К., Соколов В.А., Вершинин А.В. Гетерозис и механизмы сверхдоминирования // Гетерозис. Минск: Наука и техника, 1982. С. 109–141.
- Adams K.L., Cronn R., Percifield R., Wendel J.F. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organspecific reciprocal silencing // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. № 8. P. 4649–4651.
- Allard R.W. History of plant population genetics // Ann. Rev. Genetics. 1999. V. 33. P. 1–278.
- Bruce A.B. The Mendelian theory of heredity and the argumentation of vigor // Science. 1910. V. 32. № 10. P. 627–628.
- Chapman S.C.M., Cooper M., Butler D.G., Henzell R.G. Genotype by environment interactions affecting grain sorghum. I. Characteristics that confound interpretation of hybrid yield // Austr. J. Agric. Res. 2000. V. 51. P. 197–207.
- Comai L., Madlung A., Joseffson C., Tygai A. Do the different parental «heteromes» cause genomic shock in newly formed allopolyploids? // Philos. Transactions of the Royal Soc. London, 2003. Ser. B. V. 358. № 1434. P. 1149–1155.
- Davenport C.B. Degeneration, albinism and inbreeding // Science. 1908. V. 28. P. 454–455.
- Dobzhansky T. Genetics of natural populations. XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1950. V. 35. P. 288–302.
- Dudash M.R. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sobatia angularis* L. (Gentianaceae): a comparison in three environments // Evolution. 1990. V. 44. P. 1129–1139.
- East E.M. Inbreeding in corn // Rept. Conn. Agric. Exptl. Sta. 1908. P. 419–428.
- East E.M., Hayes H.K. Heterozygosis in evolution and in plant breeding // US Bur. Land Industr. Bull. 1912. № 203. P. 1–58.
- East E.M. Heterosis // Genetics. 1936. V. 21. P. 375–397.
- Goodnight C.J. Epistasis and heterosis // The genetics and exploitation of heterosis in crops. Madison, 1999. P. 59–67.
- Grant-Downton R.T., Dickinson H.G. Epigenetics and its implications for plant biology. 2. The «Epigenetic Epiphany»: epigenetics, evolution and Beyond // Ann. Bot. 2006. V. 97. № 1. P. 11–27.
- Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Austral. J. Biol. Sci. 1956. V. 9. № 4. P. 463–493.
- Jones D.E. Dominance of linked as a means of accounting for heterosis // Genetics. 1917. V. 2. P. 466–479.
- Keebl F., Pellow C.J. The mode of inheritance of stature and time of flowering in peas // Genetics. 1910. V. 1. P. 41–56.
- Kihara H. Nucleo-cytoplasmic hybrids and nucleo-cytoplasmic heterosis // Seiken Zihō. 1979. V. 27/28. P. 5–13.
- Kovarik A., Dadejova M., Lim Y.K. *et al.* Evaluation of rDNA in Nicotiana allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics // Ann. Bot. 2008. V. 101. № 6. P. 815–823.
- Kashkush K., Feldman M., Levy A.A. Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allopolyploid // Genetics. 2002. V. 160. № 4. P. 1651–1659.
- Lerner J.M. Genetic homeostasis. N.Y.: J.Wiley and Sons Inc., 1954. 138 p.
- Li Z.-K., Luo L.J., Mei H.W. *et al.* Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice // Genetics. 2001. V. 158. № 3. P. 1737–1753.
- Lloyd D.G. Demographic factors and mating patterns in angiosperms // Demography and Evolution in Plant Populations. Blackwell: Oxford, 1980. P. 67–88.
- McDaniel R.G., Sarkissian I.V. Heterosis: complementation by mitochondria // Science. 1966. V. 152. P. 1640.
- McDaniel R.G., Frankel R. Biochemical and physiological basis of heterosis // Critical Reviews in Plant Science, 1986. V. 4. I. 3. P. 227–246.
- Mather K. The genetical basis of heterosis // Proc. Roy. Soc. 1955. V. 144. № 915. P. 143–150.
- Milborrow B. A biochemical mechanism for hybrid vigour // J. Exp. Bot. 1998. V. 49. P. 1063–1071.
- Riseberg L.H., Archer M.A., Wayne R.K. Transgressive segregation, adaptation and speciation // Heredity. 1999. V. 83. P. 363–372.
- Riseberg L.H., Widmer A., Arutz A., Burke J. The genetic architecture necessary for transgressive segregation in common in natural and domesticated populations // Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B. 2003. V. 358. № 1434. P. 1141–1147.
- Sarkissian I.V., Srivastava H.K. Mitochondrial polymorphism III. Heterosis, complementation, and spectral properties of purified cytochrome oxidase of wheat // Biochem. Genet. 1971. V. 5. № 1. P. 57–63.
- Shaked H., Kashkush K., Ozkan H. *et al.* Sequence elimination and cytosine methylation are rapid and

- reproducible responses of the genome to wide hybridization and allopolyploidy in wheat // *Plant Cell*. 2001. V. 13. № 8. P. 1749–1759.
- Shull J.H. A pure-line method of corn breeding // *Amer. Breeders Assoc. Rep.* 1908. № 4. P. 296–301.
- Stuber C.W. Heterosis in plant breeding // *Plant. Breed. Rev.* 1999. V. 12. P. 227–251.
- Stuber C.W., Lincoln S.E., Wolff D.W. *et al.* Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers // *Genetics*. 1992. V. 132. P. 832–838.
- Syed N.H., Chen Z.J. Molecular marker genotypes, heterozygosity and genetic interactions explain heterosis in *Arabidopsis thaliana* // *Heredity*. 2005. V. 94. P. 295–304.
- Wagner R.P., Mitchell H.K. *Genetics and Metabolism*. John Wiley and Sons, Inc., N.Y., 1955. 444 p.
- Wang J., Tian L., Madlung A. *et al.* Stochastic and epigenetic changes of gene expression in *Arabidopsis* polyploids // *Genetics*. 2004. V. 167. P. 1961–1973.
- Wellhausen E.I. Heterosis in a new population // *Heterosis*. Ames: Iowa St. Col. Press, 1952. P. 418–450.
- Xiao J.H., Li J., Yuca L.P., Tanksley S.D. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers // *Genetics*. 1994. V. 140. P. 745–754.
- Zhang H.-Y., He H., Chen L.-B. *et al.* A genome-wide transcription analysis reveals a close correlation of promoter INDEL polymorphism and heterotic gene expression in rice hybrids // *Mol. Plant*. 2008. V. 1. № 5. P. 720–731.
- Zhang Y., Adams K.L. Extensive allelic variation in gene expression in populus F₁ hybrids // *Genetics*. 2007. V. 177. № 4. P. 1987–1996.

EPIGENETIC EFFECTS IN HETEROSIS

E.V. Madyakin, V.V. Syukov

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

Summary

Genetic concepts of heterosis are considered. It is inferred that this phenomenon is largely determined by epigenetic variability. Studies performed in maize confirmed the epigenetic balance hypothesis. Distinguishing marks were found that are wholly or partially determined by transcriptons induced by crossing and by environmental load variations: Ear weight, plant height, number of leaves, and number of stem nodes. Ear diameter and the number of grain rows in the ear are productive traits showing the closest association between general combinational ability and the dependence of the distinguishing marks on sowing time.

Key words: maize, heterosis, epigenetic variability, epigenetic balance, combinational ability, sowing time.