

Обзорные статьи

Научная статья

УДК 631.527.52

DOI: 10.25230/2412-608X-2024-4-200-117-131

Развитие теории гетерозиса у растений

Вячеслав Викторович Волгин
Елена Николаевна Рыженко

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

350038, Россия, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
Тел.: (861) 254-27-91
agrohim@vniimk.ru

Аннотация. Явление гетерозиса широко используется в селекции большинства сельскохозяйственных культур. В статье приведены исторические данные открытия этого явления и ряд теорий, объясняющих его происхождение. Основными из них, на которые опираются современная генетика и селекция, являются теории доминирования, сверхдоминирования, генетического баланса, эпистатического взаимодействия генов, экологического гетерозиса, мутационная теория гетерозиса, гипотезы физиологического гетерозиса и становления комбинационной способности. Гетерозис гибридов, как правило, проявляется в первом поколении. К сожалению, к настоящему времени ни одна из гипотез не может полно объяснить природу явления гетерозиса. Возникновение гетерозиса у гибридов первого поколения вызвано как аллельными, так и межаллельными взаимодействиями генов. Проблема закрепления гетерозиса решается за счёт вегетативного размножения и апомиксиса, у автополиплоидов во втором и последующих поколениях расщепление происходит медленнее, чем у диплоидов.

Ключевые слова: гетерозис, доминирование, сверхдоминирование, аддитивное взаимодействие генов, эпистаз, аллельное и межаллельное взаимодействие генов, доминантные и рецессивные гены

Для цитирования: Волгин В.В., Рыженко Е.Н. Развитие теории гетерозиса у растений // Масличные культуры. 2024. Вып. 4 (200). С. 117–131.

Development of the theory of heterosis in plants
Volgin V.V., expert of the 1st category, doctor of agriculture
Ryzhenko E.N., senior researcher

V.S. Pustovoi All-Russian Research Institute of Oil Crops

Abstract. The phenomenon of heterosis is widely used in the breeding of most crops. The article presents historical data on the discovery of this phenomenon and a number of theories explaining its origin. The most important of these, on which modern genetics and breeding are based, are the theories of dominance, overdominance, genetic balance, epistatic interaction of genes, ecological heterosis, mutation theory of heterosis, and hypotheses of physiological heterosis and formation of combining ability. Heterosis in hybrids usually manifests itself in the first generation. Unfortunately, to date, none of the hypotheses can fully explain the nature of the phenomenon of heterosis. The occurrence of heterosis in hybrids of the first generation is caused by both allelic and interallelic gene interactions. The problem of heterosis fixation is solved by vegetative reproduction and apomixis; in autopolyploids of the second and subsequent generations, segregation is slower than in diploids.

Key words: heterosis, dominance, overdominance, additive gene interaction, epistasis, allelic and interallelic gene interaction, dominant and recessive genes

В последние годы гетерозис установлен для многих растений и животных. Однако вопрос о механизме гетерозиса до сих пор остаётся нерешённой проблемой.

Гетерозис – увеличение мощности и жизнеспособности, повышение продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами [1–7 и др.].

В результате расщепления по генам во втором и последующих поколениях эффект гетерозиса постепенно затухает [8; 9].

Гетерозис, как проявление мощности гибридов первого поколения, издавна привлекал внимание исследователей. Ещё в 1765–1767 гг. И. Кельрейтер [10] впервые описал более мощное развитие гибридов (бастардов) табака от скрещивания *Nicotiana rustica* x *N. glutinosa*. Им было подмечено, что гибридная мощность сильнее выражена при скрещивании неродственных растений и что гибридная сила имеет прогрессивное значение в эволюции. Однако он не мог дать научного объяснения причины гетерозиса.

Грегор Мендель [11] в 60-е годы XIX в. отмечал увеличение размера гибридных

растений гороха, но не придал этому явлению должного внимания. При этом им были выделены доминантные и рецессивные признаки растений гороха, а также выявлены законы единообразия гибридов первого поколения и расщепления гибридов второго поколения.

В 1876 г. Чарльз Дарвин [12] в работе «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» отмечал, что средняя высота восьми перекрестноопыленных растений сахарной свёклы (*Beta vulgaris*) равна 34,09 дюйма, а средняя высота восьми самоопыленных растений – 29,81, что дает соотношение 100 : 87. «Не подлежит сомнению, – писал он, – что у *Beta vulgaris* большое число самоопыленных семян погибло в процессе прорастания под землей, в то время как перекрестноопыленные семена, посеянные в то же время, не страдали подобным образом». Из многих сотен растений перекрестноопыленных погибло только семь, в то время как из числа самоопыленных таким путем было потеряно 29 растений, т.е. число более чем в 4 раза превышающее первое.

Явление гибридной силы, отмеченное в многочисленных опытах на ряде культур, объяснялось Дарвином благоприятным влиянием слияния половых элементов разнокачественных родителей.

Дж. Шелл [13] отмечал, что многие ученые (например, Т. Найт и Л. Бербанк) фиксировали в своих исследованиях чрезмерную мощность некоторых гибридов по сравнению с их родителями, однако признание гибридной силы как природного явления не привело к созданию теории гетерозиса.

P.G. Holden [14] указывал, что до начала двадцатого века гибридная кукуруза не была известна в селекционной практике. Было установлено, что самоопыление приводит к заметному вырождению и отмечалась важность контролирования родословной.

Только с начала XX в., когда стал возможен научный анализ явлений гетерозиса, были сделаны первые попытки теоретического объяснения этого процесса [15].

Было предложено несколько теорий, объясняющих явление гетерозиса. Независимо друг от друга E.M. East [16] и H. Shull [17] высказали мнение, что слияние наследственно разнородных половых клеток само по себе играет положительную роль в развитии гибридного зародыша кукурузы.

Полагая, что более мощный рост и развитие гибридов первого поколения не может быть объяснено положениями Грегора Менделя, а гетерозиготность является основой физиологического стимулирования, вызывающего проявление гибридной силы, G.H. Shull [18] предложил вместо термина «стимул гетерозиготности» название «гетерозис». В его гипотезе объяснение гибридной силы связано с явлением физиологической стимуляции, обусловленной гетерозиготностью. E.M. East, H.K. Hayes [19] приписывали мощность растений гетерозиготному состоянию. По их мнению, чем большее число локусов гибридов гетерозиготно, тем сильнее гетерозис. Отсюда следует, что если в основе гетерозиса лежит гетерозиготность, то теоретически невозможно получить инбредную линию, столь же мощную, как гибриды.

R.A. Fisher [20] назвал эту концепцию сверхдоминированием.

Учитывая, что максимальный эффект гетерозиса достигается, как правило, при скрещивании неродственных линий, наиболее вероятно, что эффект гетерозиготности тем больше, чем значительнее различаются между собой аллели каждого локуса.

K. Mather [21] отмечал, что гетерозиготы, значительно различающиеся по генному составу, обычно более развиты и проявляют большую физиологическую дивергенцию, а их развитие более стабильно. В большинстве случаев моногибридный гетерозис проявляют те мутантные гены, которые в гомозиготном состоянии вызывают более значительное снижение жизнеспособности, чем остальные.

E.M. East [22] развил свою теорию, предложив существование нескольких аллелей в одном локусе: a_1 , a_2 , a_3 и т. д., причем величина эффекта гетерозиса возрастает по мере увеличения различий между

аллелями, присутствующими в одном локусе: a_1a_2 меньше a_1a_4 и т. д.

В качестве примера, доказывающего преимущество гетерозигот по сравнению с гомозиготами, можно отметить исследования S. Emerson [23], который в своих опытах установил, что равновесие, достигнутое в гетерокарионах нейроспоры обеспечивает более оптимальный рост, чем рост любого из гомокарионов.

L.J. Stadler в 1942 г. [24] показал возможность моногибридного гетерозиса. При скрещивании растений кукурузы одной линии (с окрашенным алейроном и неокрашенными пыльниками) с другой (с неокрашенным алейроном и окрашенными пыльниками) автор получил растения с окрашенными пыльниками и алейроном. Он предположил, что если аллели, ответственные за окраску, влияют и на синтез какого-либо вещества, то гетерозиготные по этим аллелям особи должны быть более мощными, чем любая гомозиготная форма.

Экспериментальные подтверждения моногибридного гетерозиса получены на чистых линиях ячменя, кукурузы, томатов и т. д., различающихся лишь по одному локусу [25–30]. Вместе с тем имеется ряд исследований, подтверждающих эффект гетерозиса у различных видов растений, отличающихся специфическими мутантными генами [28; 31; 32; 33].

Н.В. Турбин [34] считал, что одним из подтверждений в пользу теории сверхдоминирования служит гетерозис двойных межлинейных гибридов кукурузы.

Теория сверхдоминирования предусматривает активность у гетерозигот обеих аллелей данного локуса и невозможность закрепления эффекта гетерозиса в F_2 и последующих поколениях.

Следует отметить, что гипотеза сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса, обусловленный специфической комбинационной способностью отдельной линии или сорта. Причем при скрещивании различных инбредных линий удастся добиться большей гетерозиготности, чем при скрещивании сортов [35].

Исследования, проведенные F.D. Richey, G.F. Sprague [36], по конвергентному

улучшению кукурузы выявили явное противоречие гипотезе сверхдоминирования. Экспериментальные данные применительно к этой культуре, также противоречащие этой гипотезе, получили Н.К. Hayes, Е.Н. Rinke, Y.S. Tsiang [37].

Л.В. Хотылева [38], В.А. Трофимов [39] считали, что упрощенное понимание зависимости гетерозиса от разнородности родительских форм неправильно. Наряду с этим К. Mather [21] установил, что у самоопыляющихся видов гетерозиготные гибриды не всегда превосходят своих гомозиготных родителей по мощности или гомеостатичности, поскольку одной гетерозиготности здесь, очевидно, недостаточно.

Другой теорией, объясняющей гетерозис с генетической точки зрения, является гипотеза, основывающаяся на явлении доминирования.

Н. Давенпорт (цит. по Шахбазову [40]) показал в 1908 г., что признаки, проявляющиеся в первом поколении гибридов, то есть доминантные, обычно благоприятны для роста и развития организма, а признаки, подавляемые при скрещивании, — рецессивные, чаще всего с неблагоприятными эффектами. Эти различия легко объяснимы: вредные доминантные мутации элиминировались естественным отбором, а неблагоприятные рецессивные мутации могли накапливаться, так как они не проявлялись в гетерозиготном состоянии. Эти представления были использованы для объяснения эффекта гетерозиса.

Гипотеза доминирования возникла благодаря открытию Nilsson-Ehle [41] множественных факторов, ответственных за окраску зерна у пшеницы. Он установил, что окраска зерна у пшеницы тем интенсивнее, чем в большем числе локусов присутствуют доминантные аллели.

В 1910 г. независимо друг от друга А.В. Bruce [42] и К.Ф. Keeble, С.Д. Pellew [43] в своих работах развили эту теорию. Они объяснили явление гетерозиса накоплением благоприятных доминантных генов у гибридов первого поколения, полученных ими от родителей. К. Keeble и С.Д. Pellew в опытах на горохе установили, что гибриды от двух популяций этой культуры были выше в силу того, что величину

роста контролировали два различных доминантных аллеля: одна вызывала удлинение междоузлий, а другая – увеличение их числа. Таким образом было показано, что гетерозис обусловлен аддитивным (суммирующим) взаимодействием генов.

R.A. Emerson, E.M. East [44] установили, что в F_2 должно наблюдаться асимметричное распределение изучаемых признаков вместо нормального (на основании формулы Харди-Вайнберга). E.M. East, H.K. Hayes [19] и H. Shull [45] возражали против этой теории, так как она допускает получение мощных инбредных линий, чего на практике не обнаружилось.

D.F. Jones [46] придавал особое значение очень важному дополнительному фактору – сцеплению. Это предположение о сцеплении доминантных и рецессивных аллелей разных локусов одной хромосомы частично объясняет симметричное распределение особей во втором гибридном поколении. Позднее W.N. Collins [47] отметил, что, если вовлечено 20 и более генов, асимметричность не может быть обнаружена. Сцепление аллелей различных локусов в одной хромосоме и малая вероятность получения гомозигот с доминантными аллелями объясняют практическую трудность получения гетерозисных инбредных линий, имеющих в своём генотипе только благоприятные доминантные аллели.

Дж.Л. Брюбейкер [48] отмечал, что асимметрия значительно уменьшается под влиянием окружающих условий, а также при неполном доминировании.

В качестве доказательства теории доминирования можно привести опыты F.D. Richey, G.F. Sprague [36]. Они показали возможность конвергентного улучшения линий кукурузы путем однократной взаимной гибридизации и последующих возвратных скрещиваний лучших растений на обе исходные инбредные линии. Гибридные растения F_1 , полученные от скрещивания улучшенных линий, были равны или превосходили формы от гибридизации исходных линий. Предполагается, что уровень гомозиготности в первом случае будет выше.

Теорию доминирования для объяснения причин гетерозиса подтвердил математическими расчетами F.D. Richey [49] в 1945 г.

Гипотеза доминирования пользуется широкой популярностью благодаря тому, что она впервые связала причины гетерозиса с аддитивным действием доминантных генов. На её основе успешно осуществлялась практическая селекция кукурузы в течение многих лет. А многочисленные исследования не раз подтверждали эффективность этих взаимодействий [42; 43; 50; 51; 52].

Гипотеза благоприятных доминантных факторов нашла применение в работах отечественных ученых: М.И. Хаджинова [53], С.Г. Галеева [54], Б.П. Соколова [55] и многих других.

J.F. Crow [57] в своей работе «Доминирование и сверхдоминирование» рассмотрел обе гипотезы. Он пришел к выводу, что теория доминирования хорошо объясняет депрессию линий при инбридинге, а также восстановление мощности при гибридизации. Но эта гипотеза не дает удовлетворительного объяснения, почему гибриды значительно превосходят по мощности популяции, из которых происходят их родители. Столь значительное увеличение мощности гибридов, по-видимому, следует объяснять эффектами сверхдоминирования.

Значение доминантных благоприятных факторов в гетерозисном эффекте не исчерпывается подавлением вредных рецессивов (аллельные взаимодействия) и аддитивным действием (неаллельные взаимодействия).

Таким образом, в настоящее время объяснение причин гетерозиса сводится к двум основным гипотезам – доминирование и сверхдоминирование. По гипотезе доминирования гетерозис связан с тремя эффектами действия доминантных генов: подавлением вредных рецессивных аллелей, аддитивным эффектом и неаллельным комплементарным эффектом. Гипотеза сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса взаимодействием между доминантным и рецессивным аллелями одного гена.

S.S. Atwood, J.T. Sullivan [57], изучая наследование качественных признаков у клевера, установили, что синтез синильной кислоты контролируют две пары генов. Один доминантный аллель контролирует синтез глюкозида, а другой – превращение глюкозида в синильную кислоту. Скрещивание двух растений, ни одно из которых не содержало синильной кислоты, привело к образованию гибридов, содержащих эту кислоту. Это пример комплементарного взаимодействия генов или одна из разновидностей эпистаза. Таким образом, эпистатическое взаимодействие генов является третьим предположением о действии доминантных аллелей в гибридных организмах.

Из работы G.F. Sprague, L.A. Tatum [58] следует, что доминирование и эпистатическое взаимодействие генов определяют специфическую комбинационную способность (СКС), тогда как аддитивное взаимодействие – общую комбинационную способность (ОКС). Таким образом, теория сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса, обусловленный СКС родительских форм, теория доминирования – как ОКС, так и СКС.

J.V. Haldane [59] и J.F. Crow [60] обосновали мутационную теорию гетерозиса. Согласно этой теории, в популяциях постоянно возникают полезные или вредные рецессивные мутации. Если возникают вредные мутации, то они не могут существовать продолжительное время, так как элиминируются в гомозиготном состоянии под действием естественного отбора. Если же мутация дает организму какие-либо преимущества, то она сохраняется отбором, и количество таких мутаций постепенно увеличивается. Предполагается возможность выделения из случайно отобранной популяции менее жизнеспособных линий и получения после их скрещивания гибридного потомства, которое будет превосходить средний уровень данной популяции. Эффект гетерозиса объясняется величиной адаптивности случайно отобранной популяции как основы линии.

J.M. Rendel [61] назвал эту гипотезу теорией «вредной мутации» (“harmful mutation”).

Th. Dobzhansky [62] в 1952 г. всё многообразие проявлений гетерозиса предложил разделить на два класса: эугетерозис и избыточный. Эугетерозис, или настоящий гетерозис, означает, что его обладатель имеет большую адаптивность и оставляет большое потомство. Избыточный гетерозис выражается в мощном развитии каких-либо органов или функций, не дающих никаких приспособительных преимуществ их носителю.

В дальнейшем к названным выше гипотезам, объясняющим явление гетерозиса, прибавилась разработанная главным образом К. Mather [21], J.M. Lerner [63] и Н.В. Турбиным [2] теория генетического баланса. Сторонники этой теории связывают эффект гетерозиса с благоприятным суммарным эффектом сходного действия разнородных генетических процессов. Эти генные системы обеспечивают их обладателей высокой устойчивостью (homeostasis) и сохранением этого состояния в последующих поколениях.

В настоящее время становится ясным, что гетерозис связан как с доминированием, так и со сверхдоминированием, при этом значение их может быть различным в зависимости от конкретного случая.

Н.В. Турбин [64] считал, что величина гетерозиса, по-видимому, более устойчива в тех случаях, когда она является результатом совместного действия нескольких локусов, и менее устойчива, когда зависит только от одного или двух локусов.

Однако необходимо отметить, что теория генетического баланса не решает вопросы в отношении генетических механизмов рассматриваемого явления и удельного веса тех или иных типов взаимодействия наследственных факторов [65; 66].

Шведский селекционер Х. Нильсон пытался (цит. по Х. Шмальцу [67]) связать гетерозис с плазмой клетки. По его мнению, в результате инцухта более однородным и гомозиготным становится не только ядерно-генетическое вещество, но и плазма клетки. Эта унификация и однородность плазмы могли бы быть причиной инцухт-депрессии. После скрещивания гомогенность плазмы устраняется, в результате чего проявляется более сильный гетерозис. В конце 60-х годов были получены

данные, подтверждающие, что гетерозис можно объяснить определенным вкладом цитоплазматических факторов [68].

На влияние элементов цитоплазмы указывает тот факт, что эффект гетерозиса у реципрокных гибридов различен. При реципрокных скрещиваниях в одних случаях влияние цитоплазмы материнской формы может быть очень существенным, в других – оно не проявляется [69]. D.F. Jones [70], М.Е. Лобашев [15] и другие рассматривали гетерозис как взаимодействие ядра и цитоплазмы.

D. Lewis [71] в свою очередь полагал, что следует различать положительный и отрицательный гетерозис.

Понятие уравновешенного эугетерозиса, т. е. гетерозиса, уравновешенного хромосомными механизмами, предложил Th. Dobzhansky [72].

По мнению Ф.М. Куперман [73], гибридная сила объясняется комплементацией стадийного развития родительских форм. Ю.П. Мирюта [74] считал, что гетерозис – это сама жизнедеятельность организма вместе со способностью её повышения. Повышенная жизнедеятельность организмов, возникающая в результате естественной и искусственной гибридизации, рассматривается лишь как повышение гетерозиса, а не как явление гетерозиса в целом. Анализ расщепления гибридов арахиса второго и третьего поколения при скрещивании с исходными формами позволил ему сделать вывод о константности рецессивов и доминантов. У перекрестноопыляющихся растений экзогамия является источником гетерозиготности, но она осуществляет еще и сочетание гетерогенности по многим признакам в одном организме. В данном случае гетерогенность возникает за счет неравного кроссинговера, который является источником дупликаций, особенно мелких. Было также замечено, что константная гетерозиготность может быть следствием взаимных транслокаций.

Х. Даскалов [30] и В.Г. Конарев [75] полагали, что гетерозис является особой формой стимулирующего эффекта.

Гипотезу физиологического гетерозиса предложили Ф.Ф. Мацков, С.Г. Манзюк [76] и С.Г. Манзюк, Л.Е. Закревская [77].

122

В.И. Северин [79] объяснял гетерозис избытком наследственной информации в виде копий структурных генов.

В.Г. Шахбазов [40] связывал преимущества гибридных организмов с менее тесной конъюгацией их гомологичных хромосом.

J. MacKey [79] подразделял все формы гетерозиса на три группы: 1) по проявлению (положительный и отрицательный); 2) по функции (адаптивный, селективный, репродуктивный); 3) по способности передачи половой линии (лабильный гетерозиготный и гетерокарпический, фиксированный гетерозиготный и гомеологичный).

Д.С. Омаров [81] рассматривал гетерозис на трех уровнях: гипотетическом (Гтип.), истинном (Гист.) и конкурсном (Гконк.). Гетерозис (в %) показывал как превышение значения признака у гибридов по сравнению:

- со средним обеих родительских форм (Pcp):

$$\text{Гтип., \%} = (F_1 - Pcp) / Pcp;$$

- с выражением признака у лучшего родителя (Pлучш.):

$$\text{Гистин., \%} = (F_1 - Pлучш.) / Pлучш.;$$

- с общепринятым стандартом (PSt):

$$\text{Гконк., \%} = (F_1 - PSt) / PSt.$$

A. Fasoulas [81] считал, что гетерозис обусловлен рядом генных взаимодействий: а) кодоминантных и коэпистатических генов; б) доминантных генов с полупростатическим действием; в) эффектом гипостатических генов.

И.М. Молчан [82] отмечал, что у перекрестноопыляющихся видов растений в естественных условиях гетерозиготность (межаллельная комплементация) – основной способ создания генетической гетерогенности.

В процессе эволюции самоопыляющихся видов оказалось возможным закрепление гетерогенности с помощью транслокаций, инверсий, генных и геномных дупликаций. Как справедливо отмечал Г.В. Гуляев [83], проблема закрепления гетерозиса решается так же за счет вегетативного размножения.

У растений, размножающихся семенами, самым эффективным способом закрепления гетерозиса может быть апомиксис.

У автополиплоидов во втором и последующих поколениях расщепление идет медленнее, чем у исходных диплоидных растений, гомозиготных форм выделяется значительно меньше, тем самым высокий уровень гетерозиготности поддерживается более длительное время.

Шведский генетик А. Gustafsson (цит. по Г.В. Гуляеву [83]) предложил разделить гетерозис у растений на три основных типа: репродуктивный, соматический и приспособительный. Репродуктивный гетерозис выражается в лучшем развитии органов размножения растений, повышенной фертильности, большем урожае плодов и семян. При соматическом гетерозисе у гибридных организмов наблюдается более мощное развитие вегетативных частей. Приспособительный, или адаптивный, гетерозис выражается в повышенной жизнеспособности гибридов.

Оригинальная теория гетерозиса была предложена В.А. Струнниковым в 1983 г. [84] под названием «Гипотеза становления комбинационной способности». Согласно этой теории, в результате длительного отбора на жизнеспособность линии, несущие полуплетальный ген в гомозиготном состоянии, претерпевают крупные генетические перестройки. Из резервов генотипа популяции образуется новая форма, отличительной особенностью которой служит появление мощного компенсационного комплекса из генов, контролирующих жизнеспособность.

В 1988 г. в своей работе «Гетерозис: физиолого-генетическая природа» Г.В. Филатов [85] приводил схему формирования гетерозиса на различных уровнях организации генома: молекулярном, биохимическом, физиологическом, клеточном и организменном.

В.А. Драгавцев с соавторами [86] предположили, что гетерозис обусловлен аддитивным действием различных генетических систем организма: адаптивности, аттракции, микрораспределения пластических веществ, оплаты питания и др.

По мнению Р.И. Ибрагимова, Р.Р. Рахметова [87], механизм проявления гетерозисного эффекта у гибридов кукурузы связан с различной функциональной активностью аллелей генов, кодирующих гетерогенность и активность ингибиторов протеаз.

В селекции существует также понятие эколого-генетического гетерозиса. Это гетерозис по урожайности, обусловленный сочетанием у гибрида хороших признаков адаптивности обеих родительских форм [88]. Считается, что экологический гетерозис по урожайности проявляется лишь в условиях изменчивой среды, которая влияет на рост и развитие исходных форм на разных этапах их вегетации, в то время как более многостороннему по адаптивным признакам гибриду удаётся выдержать все её лимитирующие воздействия. Для получения гетерозисных гибридных клонов родительские формы должны максимально различаться по генетическим свойствам.

Гетерозис гибридов, как правило, проявляется в первом поколении. Установлено, что затухание гетерозиса в последующих поколениях гибрида происходит из-за перехода рецессивных леталей, полуплеталей и субвиталий в гомозиготное состояние и нарушения комплекса благоприятных, скоординированно действующих генов. Устранение этих явлений приводит к закреплению гетерозиса в последующих поколениях. Оно выполняется посредством возвратных скрещиваний гибрида с искусственно полученными от него абсолютно гомозиготными андрогенетическими сыновьями, после чего генетически трансформированный гибрид практически полностью очищается от вредных генов и одновременно сохраняет в целостности комплекс благоприятных генов, определяющих гетерозис. Это позволяет полностью сохранить гетерозис в последующих промышленных поколениях [89].

В связи с тем, что в механизме проявления гетерозиса наблюдаются практически все формы межгенного неаллельного и аллельного взаимодействия генов, природу этого явления до сих пор было трудно объяснить. Судя по многочисленным данным ряда авторов, возникновение гетерозиса у

гибридов первого поколения вызвано целым рядом эффектов генов, из которых часть связана с аллельным взаимодействием генов: подавлением доминантными генами рецессивных аллелей, кодминированием (смесь действия обоих аллелей одной аллельной пары). Другие эффекты определены межаллельными взаимодействиями генов: аддитивным полимерным действием, неаллельным комплементарным взаимодействием, эпистазом и модифицирующим действием.

Гетерозис как феномен превосходства гибридов F_1 над родителями служит основным механизмом повышения продуктивности в сельскохозяйственном производстве, но при этом остаётся одним из наиболее интригующих явлений с точки зрения генетики. Первые попытки выяснения его генетических основ базировались на использовании теоретических моделей, которые хотя и были приняты научным сообществом, но не могли в полной мере охарактеризовать это уникальное явление. С разработкой и распространением молекулярных маркеров основные усилия были направлены на поиск геномных регионов, ответственных за формирование генетического ответа в F_1 и выяснение перспектив использования оценки молекулярной дивергенции исходных родительских форм для предсказания урожайного потенциала гибридного потомства. Несмотря на некоторые успехи, эффективность такого подхода для практического использования оказалась ограниченной [90]. Выполненные исследования подтвердили, что генетическая гетерогенность необходима, но недостаточна для получения гетерозисного фенотипа. Развитие современных методологических подходов функциональной геномики и смежных дисциплин обеспечило новые возможности для изучения основополагающих механизмов гетерозиса на уровне генома, транскриптома и эпигенома в связи с различными типами взаимодействия генов (доминированием, сверхдоминированием, эпистазом). К настоящему времени описаны различия в геномной организации, генной экспрессии и эпигенетическом статусе гибридов F_1 и их родителей. На ге-

номном уровне обнаружены QTL, ассоциированные с гетерозисом, изучена роль дивергенции ДНК в реализации генетического потенциала F_1 . На уровне транскриптома у гибридов, по сравнению с инбредными родителями, выявлены изменения в регуляции экспрессии генов, осуществляемой с участием генов циркадных часов. Определена важная роль эпигенетической модификации ДНК и геномного импринтинга в проявлении гетерозиса. Вся совокупность данных, накопленных к настоящему времени, свидетельствует о том, что гетерозис невозможно объяснить единственным общим механизмом, так как этот сложный феномен включает множественные компоненты, кумулятивный эффект которых приводит к формированию выдающегося явления.

В последние годы всё большее применение находят методы генетического прогнозирования гетерозиса растений.

Важную роль в проявлении гетерозиса играет наличие генетической дивергенции между исходными формами. В настоящее время для анализа генетической дивергенции применяются методы молекулярного маркирования (RFLP, RAPD, AFLP, SSR), что позволяет сгруппировать изучаемый материал по степени генетического родства. А.Е. Melchinger [91] изучил возможность использования молекулярных маркеров для гетерозисной селекции на примере ряда культур (пшеница, рис, рапс, бобы) и показал, что ДНК-маркеры эффективны в установлении генетических различий между изучаемыми генотипами, группировке и классификации исходного материала и выборе родителей для создания базовых популяций в гетерозисной селекции. Автором показано, что ДНК-маркеры могут применяться для идентификации групп генетически средних генотипов, однако эффект гетерозиса не может быть предсказан на основе генетических расстояний с использованием ДНК-маркеров. Для этой цели необходимо применять полевые эксперименты.

Генетические маркеры, как и количественные признаки, представляют информацию о дивергенции генотипов по индивидуальным локусам. Поэтому среднее значение гетерозиготности гибрида может

быть установлено, исходя из анализа его родительских линий. Было проведено несколько исследований, в которых авторы пытались предсказать гетерозис посредством соизмерения индексов дистанций, установленных с помощью генетических маркеров [92]. Анализ результатов, полученных на кукурузе и других культурах [93], приводит их к общему заключению: во-первых, прогнозы, сделанные с помощью многочисленных молекулярных ДНК-маркеров, в целом представляются более эффективными, чем предположения, основанные на данных по ферментным (белковым) маркерам, число которых ограничено [94; 95; 96], что может быть объяснено лучшим покрытием генома и более высоким числом аллелей ДНК-маркеров на локус.

Обнаружение, выделение, размножение (клонированием) и секвенирование генов, отвечающих за такие важнейшие функции растительного организма, как размножение и продуктивность, процессы изменчивости, устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды, связаны с выходом селекционных работ на качественно новый уровень [97]. Полное секвенирование генома даёт близкие к истинным сведения об общем количестве генов данного организма, позволяет поместить в банки данных более менее подробные и достоверные сведения об их структуре, облегчает работу по выделению и изучению индивидуальных генов.

Количественные признаки имеют сложную наследственную основу, проявляющуюся в непрерывной фенотипической изменчивости в расщепляющихся гибридных потомствах. Они контролируются большим количеством генов и в значительной степени подвержены модифицирующему действию окружающей среды.

Разработанная технология генотипирования на основе микросателлитного анализа позволяет надёжно различать сорта рапса, выявлять генетическую однородность селекционного материала и осуществлять контроль передачи генетического материала от родительских форм в гибриды [98]. Технология предназначена для решения таких селекционных задач, как определение однородности исходного

селекционного материала, подбор родительских пар для скрещивания, контроль гибридности, регистрация новых сортов, контроль генетической подлинности сортов и защита авторских прав селекционера.

По культуре рапса разработаны методики анализа целевых геномных областей, связанных с агрономически важными признаками для выявления разнообразия ДНК последовательностей [99]. Целевое (таргетное) секвенирование заключается в выделении и секвенировании определённой области генома или подмножества генов в связи с тем, что высокоуровневого покрытия и разделения полигеномного секвенирования не хватает для обнаружения всех изменений в сложных образцах.

Впервые на селекционном материале подсолнечника ДОО ВНИИМК экспериментально определены ДНК-маркеры, позволяющие дифференцировать линейный материал [101]. Выявлены полиморфные участки хлорофильные ДНК у коллекционных образцов ВИР и проведено полигеномное секвенирование пластома инбредных линий культурной и дикорастущей форм подсолнечника. Определены информативные ДНК-маркеры устойчивости к ложной мучнистой росе и заразихе.

На материале генетической коллекции подсолнечника ВИР впервые изучено совместное наследование признака восстановления фертильности пыльцы и молекулярных маркеров генов Rf1, R1, RAdv, P15/P18 [101]. Впервые с использованием гибридологического анализа проведена оценка диагностической ценности молекулярных маркеров гена Rf1 подсолнечника. Селекционный процесс создания высокопродуктивных гибридов, устойчивых к болезням и вредителям, сложен тем, что у растений ДНК содержится не только в ядре, но и в других органеллах клетки.

Выбор методических подходов к гетерозисной селекции должен основываться на нескольких принципах:

- изучение генетической природы количественного признака;
- анализ степени дивергентности исходных родительских форм;

- совершенствование методов отбора ценных исходных форм на основе молекулярных маркеров;
- анализ комбинационной способности родителей в соответствующих схемах скрещиваний;
- экологическая организация селекционного процесса (выбор типичных сред испытания, оценка адаптивной способности и экологической стабильности родителей и гибридов и др.);
- использование периодического отбора с целью аккумуляции и концентрации желательных аллелей в исходных популяциях и повышения эффекта гетерозиса в новых циклах селекции;
- оптимизация системы гибридного семеноводства, в том числе путём использования стерильных форм [102].

Список литературы

1. Бриггс Ф., Ноулз Н. Научные основы селекции растений. – М.: Колос, 1972. – С. 203.
2. Турбин Н.В. Гетерозис и генетический баланс // Гетерозис: теория и методы практического использования. – Минск, 1961. – С. 3–34.
3. Турбин Н.В. Генетика гетерозиса // Наука и техника. – Минск, 1964. – С. 3–23.
4. Мирюта Ю.П. Пути повышения гетерозиса // Гетерозис в растениеводстве. – Ставрополь: Ставропольское книжное издательство, 1966. – С. 39–70.
5. Мирюта Ю.П. Цитогенетические приспособления закрепления гетерозиса // Вестник с.-х. науки. – 1967. – № 3. – С. 53–61.
6. Мирюта Ю.П. Теория гетерозиса и формы гибридного состояния организмов // Генетика и селекция на Украине. – Киев: Наукова думка, 1971. – С. 118.
7. Югенхеймер Р.У. Кукуруза: улучшение сортов, производство семян, использование. – М.: Колос, 1979. – 519 с.
8. Турбин Н.В. Гетерозис // Гетерозис служит человеку. – М.: Знание, 1968. – С. 5–17.
9. Турбин Н.В., Хотылёва Л.В. Гетерозис (сельскохозяйственных растений) // Цитология и генетика. – 1967. – Т. 1. – № 6. – С. 38–50.
10. Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. – М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1940. – С. 62–64, 169–170.
11. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. – М.: Наука, 1935. – 107 с.
12. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. – М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1939. – С. 165, 207.
13. Шелл Дж. Возникновение концепции гетерозиса // Гибридная кукуруза. – М.: Иностранная литература, 1955. – С. 28–72.
14. Holden P.G. Corn breeding at the University of Illinois, 1895–1900. – Michigan, 1948. – P. 12–13.
15. Лобашев М.Е. Генетика. – Л.: Издательство Ленинградского университета, 1967. – С. 660–666.
16. East E.M. Inbreeding in corn // Rep. Connecticut Agric. Exp. Station for 1907. – 1908. – P. 419–428.
17. Shull G.H. The composition of a field maize // Journal of Heredity. – 1908. – Vol. 4. – P. 296–391.
18. Shull G.H. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris* // Abhandlungen. – 1914. – No. 12. – S. 97–149.
19. East E.M., Hayes H.K. Heterozygosity in evolution and in plant breeding // Bulletin (United States. Bureau of Plant Industry). – 1912. – No. 243. – P. 7–58.
20. Fisher R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance // Trans. Roy. Soc. Edinburg. – 1918. – No. 52. – P. 399–433.
21. Mather K. The general basis of heterosis // Proc. Roy. Soc. Series B. Diol. Sci. – 1955. – Vol. 44 (915). – P. 143–150.
22. East E.M. Heterosis // Genetics. – 1936. – Vol. 21 (4). – P. 375–397.
23. Emerson S. Biochemical models of heterosis in *Neurospora* // Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 12. – P. 199–217.
24. Stadler L.J. Some observation on gene variability and spontaneous mutation // The Spragg Memorial Lectures on Plant Breeding. – 1942. – P. 101–104.
25. Stadler L.J. Genetic studies with ultraviolet radiations // Proc. 7th Intern. Congress of Genetics / Ed. by R.C. Punnett. – Cambridge University Press, Cambridge, 1939. – P. 269–276.
26. Stubbe H., Pirschle K. Uber cinen monogen bedingten Fall von Heterosis bei *Antirrhinum majus* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. – 1940. – Vol. 58. – P. 546–558.
27. Singleton W.R. Breeding behavior of C30 a diminutive P39 mutant whose show increased vigor // Genetics. – 1943. – Vol. 28. – P. 89–101.
28. Gustafson A. The effect of heterozygosity on variability and vigor // Hereditas. – 1946. – Vol. 32 (2). – P. 263–286.
29. Shuler J.F. Natural mutations in inbred lines of maize and their heterotic effect. I. Comparison of parent, mutant and their F₁ hybrid in a highly inbred background // Genetics. – 1954. – Vol. 39 (6). – P. 908–922.
30. Даскалов Х. Состояние теоретических исследований по гетерозису овощных культур и его практическое использование // Гетерозис: теория и практика. – Л., 1968. – С. 152–167.
31. Doll H. Yield and variability of chlorophyll-mutant heterozygotes in barley // Hereditas. – 1966. – Vol. 66 (2–3). – P. 255–276.
32. Шумный В.К., Бычков А.Н. Исследование гетерозиготного состояния по трем мутантным генам кукурузы // Цитология и генетика. – Киев, 1971. – Т. 5. – № 3. – С. 209–213.
33. Сидорова К.К. Влияние на развитие организма разных типов мутаций в гомозиготном и гетерозиготном состоянии (на примере мутаций гороха) // Генетика. – 1975. – № 1. – С. 35–46.

34. Турбин Н.В. Генетика гетерозиса и методы селекции растений на комбинационную способность // Генетические основы селекции растений. – М.: Наука, 1971. – С. 30–41, 112–155.
35. Борович С. Принципы и методы селекции растений. – М.: Колос, 1984. – 235 с.
36. Richey F.D., Sprague G.F. Experiments on hybrid vigor and convergent improvement in corn // Technical Bulletins of U.S. Dept. Agr., Econ. Serv. – 1931. – No. 267. – P. 1–22.
37. Haes H.K., Rinke E.H., Tsiang Y.S. Experimental study of convergent improvement and backcrossing in corn // Tech. Bull. Univ. Minn. Agr. Exp. Stat. – 1946. – No. 172. – P. 3–40.
38. Хотылева Л.В. Селекция гибридной кукурузы // Принципы и методы селекции на комбинационную способность. – Минск: Наука и техника, 1965. – 168 с.
39. Трофимов В.А. Особенности проявления гетерозиса по некоторым хозяйственно ценным признакам при линейных скрещиваниях кукурузы // Вопросы генетики, селекции и семеноводства. – Одесса, 1968. – Вып. 8. – С. 318–327.
40. Шахбазов В.Г. Гетерозис – явление общебиологическое // Генетика. – 1974. – Т. 10. – № 4. – С. 153–154.
41. Nillson-Ehle H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen // Lunds Universitets Arsskrift. – 1909. – Afd. 2. – Bd. 5. – Nr. 2. – 124 s.
42. Bruce A.B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor // Science. – 1910. – 32. – P. 627–628.
44. Keeble F., Pellew C.J. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*) // Genetics. – 1910. – Vol. 1. – P. 47–56.
44. Emerson R.A., East E.M. The inheritance of quantitative characters in maize // Res. Bull. Agr. Exp. Stat. Nebr. – 1913. – No. 2. – P. 37–38.
45. Shull G.H. The genotypes of maize // Amer. Nat. – 1911. – Vol. 45. – No. 2. – P. 234–252.
46. Jones D.F. The effects of inbreeding and cross-breeding upon development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1918. – Vol. 4 (8). – P. 246–250.
47. Collins G.N. Dominance and the vigor of first generation hybrids // Amer. Nat. – 1921. – P. 116–133.
48. Брюейкер Дж.Л. Сельскохозяйственная генетика. – М.: Колос, 1966. – С. 203.
49. Richey F.D. Bruce's explanation of hybrid vigor // J. Heredity. – 1945. – Vol. 36 (8). – P. 243–245.
50. Jones D.F. Dominance of linked factors as means of accounting for heterosis // Genetics. – 1917. – Vol. 2 (5). – P. 466–479.
51. Johnson R.T. Combining ability in *Zea mays* as related to generations of testing: Ph.D. Thesis. – Univ. Minn., 1950. – P. 130–138.
52. Robbins F.D. Hybrid nutritional requirement // Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 7. – P. 114.
53. Хаджинов М.И. О методах селекции и семеноводства гибридной кукурузы // Сб. работ Всесоюзного совещания по производству гибридных семян кукурузы. – М., 1956. – С. 108–120.
54. Галеев Г.С. Современное состояние и задачи использования гетерозиса у кукурузы // Гетерозис в растениеводстве. – Л.: Колос, 1968. – С. 135.
55. Соколов Б.П. Методы и результаты работ по селекции холодостойких гибридов кукурузы // Гетерозис в растениеводстве. – Л.: Колос, 1968. – С. 146–151.
56. Crow J.F. Dominance and overdominance // Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 18. – P. 282–297.
57. Atwood S.S., Sullivan J.T. Inheritance of a cyanogenetic glucoside and its hydrolyzing enzyme in *Trifolium repens* // J. Heredity. – 1943. – Vol. 34 (10). – P. 311–312.
58. Sprague G.F., Tatum L.A. General vs specific combining ability in single crosses of corn // Agronomy. – 1942. – V. 34. – No. 10. – P. 923–932.
59. Haldane J.B.C. The time of actions of genes and its bearing on some evolutionary problems // Am. Natural. – 1932. – Vol. 66. – P. 5–24.
60. Crow J.F. Alternative hypothesis of hybrid vigor // Genetics. – 1948. – Vol. 33 (5). – P. 477–487.
61. Rendel J.M. Heterosis // Am. Naturalist. – 1953. – Vol. 87. – P. 129–138.
62. Dobzhansky Th. Natura and origin of heterosis // Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 13. – P. 218–223.
63. Lerner I.M. Genetic homeostasis. – Edinburgh: Oliver and Boyd, 1954. – P. 143.
64. Турбин Н.В. Гетерозис // Актуальные вопросы современной генетики. – М.: Изд-во МГУ, 1966. – С. 434, 448–449.
65. Кирпичников В.С. Значение гетерозиготности и гетерозиса в эволюции и селекции животных // Гетерозис: теория и практика. – Л.: Колос, 1968. – С. 239–255.
66. Гужов Ю.Л. Гетерозис и урожай. – М.: Колос, 1969. – 223 с.
67. Шмальц Х. Селекция растений. – М.: Колос, 1973. – С. 124, 178.
68. Wagner R.P. Genetic and phenogenetic of mitochondrias // Science. – 1969. – Vol. 163 (3871). – P. 1026–1031.
69. Гуляев Г.В., Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство полевых культур. – М.: Колос, 1978. – 440 с.
70. Jones D.F. Plasmogenes and chromogenes in relation to heterosis // Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 14. – P. 58–69.
71. Lewis D. Comparative incompatibility in angiosperms and fungi // Advances in genetics. – 1954. – Vol. 6. – P. 235–285.

72. Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Cold Spring Harbor Symposium on quantitative Biology. – 1955. – Vol. 20. – P. 1–34.

73. Куперман Ф.Ю. К вопросу о физиологической природе гетерозиса // Кукуруза. – 1960. – № 10. – С. 24–28.

74. Мирюта Ю.П. О генетической сущности гетерозиса // Гетерозис в растениеводстве. – Ставрополь: Ставропол. книж. изд-во, 1966. – С. 21–37.

75. Конарев В.Г. Биохимические и молекулярно-генетические аспекты гетерозиса // Вестник с.-х. науки. – 1974. – № 12. – С. 1–10.

76. Мацков Ф.Ф., Манзюк С.Г. О возможности прогноза проявления гетерозиса у гибридов кукурузы // Тр. Укр. НИИ растениеводства, селекции и генетики. – Киев, 1959. – Т. 4. – С. 199–209.

77. Манзюк С.Г., Закревская Л.Е. Получение гетерозисных гибридов кукурузы путем скрещивания физиологически разнокачественных линий // Гетерозис в растениеводстве. – Л.: Колос, 1968. – С. 210–214.

78. Северин В.И. Стимулирующее действие высокополимерной ДНК при инокуляции семян кукурузы экстрактами из проростков ячменя // Научные труды по с.-х. биологии. – Одесса, 1972. – С. 123–124.

79. MacKey J. Genetic and evolutionary principles of heterosis // Heterosis in Plant Breeding: Proc. 7th Congr. EUCARPIA, Budapest, June 24–29, 1974. – P. 336–364.

80. Омаров Д.С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений // Сельскохозяйственная биология. – М.: Колос, 1975. – Т. 10. – № 1. – С. 123–127.

81. Fasoulas A. The application of genetics to plant breeding: PhD Thesis. – Saloniki, 1978. – 47 p.

82. Молчан И.М. Генетические системы семенного размножения, механизмы и использование гетерозиса // Гетерозис. – Минск, 1982. – С. 143.

83. Гуляев Г.В. Генетика. – М.: Колос, 1984. – С. 283, 295.

84. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: её научное и практическое значение // Вестник с.-х. науки. – М.: Колос, 1983. – № 1. – С. 34–40.

85. Филатов Г.В. Гетерозис: физиолого-генетическая природа. – М.: Агропромиздат, 1988. – 97 с.

86. Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М. Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Доклады АН СССР. – 1984. – Т. 274. – № 3. – С. 720–723.

87. Ибрагимов Р.И., Ахметов Р.Р. Гетерогенность и активность протеолитических ферментов и их ингибиторов кукурузы // 2-е Всесоюзное совещание «Генетика развития». – Ташкент, 1990. – Т. 1. – Ч. 1. – С. 60–61.

88. Петухов С.Н., Акулиничев В.Ф. О подборе пар для скрещивания сельскохозяйственных растений, размножаемых вегетативно // Селекция и семеноводство. – 1977. – № 3. – С. 10–11.

89. Способ закрепления гетерозиса гибридов в последующих поколениях: Патент N 2153253 Россия, МПК 07 К 67/00, А 01 К 67/04 / Струнникова Л.В., Струнников В.А. Институт биол. развития

им. Н.К. Кольцова РАН. N 99112784/1344/13; Заявл. 11.06.99; Опубл. 27.03.00. Бюл. № 21.

90. Шаттуренко М.Н., Хотылёва Л.В. Гетерозис: современные тенденции в изучении молекулярных механизмов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – № 20 (5). – С. 683–691.

91. Melchinger A.E. Genetic diversity and heterosis // Genetics and exploitation heterosis in crops. – Madison, Wisconsin, USA, 1999. – P. 99–118.

92. Lefort-Busson M., de Vienne D. Distances génétiques et hétérosis. 1. Mise en évidence d'une relation entre hétérosis et divergence génétique // In: Les distances génétiques. Estimations et applications. – INRA, Paris, 1985a. – P. 111–118.

93. De Vienne D. Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. – INRA, Paris, 2002. – P. 4–16.

94. Smith O.S., Smith S.C., Boven S.L., Tenborg R.A., Wall S.J. Similarities among a group of elite maize inbred as measured by pedigree, F₁ grain yield, heterosis and RFLPS // Theor. Appl. Genet. – 1990. – 80. – P. 833–840.

95. Chesnokov Yu.V., Shutov A.D. 11S seed storage globulins: Are they reliable as molecular markers? // Recent Research Development in Genetics and Breeding. – 2004. – Vol. 1. – P. 181–194.

96. Чесноков Ю.В., Шутов А.Д. Запасные 11S – глобулины семян как альтернатива ДНК-маркерам // Доклады Россельхозакадемии. – 2006. – № 3. – С. 7–11.

97. Паритов А.А., Тхагансоева Р.В., Кажарова О.С., Базиева С.К. Современные методы исследования самоопылённых линий кукурузы // Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 3. – С. 395–399.

98. Сатина Т.Г. Технология генотипирования на основе микросателлитного анализа в селекции рапса *Brassica napus* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2010. – 21 с.

99. Clarke W.E., Parkin I.A., Gajardo H.A., Gerhardt D.J., Higgins E. [et al.]. Genomic DNA enrichment using capture microarrays: a novel approach for discover sequence nucleotide polymorphisms (SNP) in *Brassica napus* L. // PLOS One. – 2013. – No. 8 (12). DOI: 10.1371/journal.pone.0081992.

100. Тухобаева В.Е. ДНК-маркеры для оценки полиформизма селекционно-ценных признаков подсолнечника: *Helianthus* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Санкт-Петербург, 2013. – 26 с.

101. Карабицина Ю.И. Генетическое разнообразие линий и наследование признака восстановления фертильности пыльцы подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) при ЦМС-РЕТ1: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2020. – 24 с.

102. Кильчевский А.В., Хотылёва Л.В., Тарутина Л.А., Шаттуренко М.Н. Гетерозис в селекции сельскохозяйственных растений // Молекулярная и прикладная генетика. – Минск, 2008. – Т. 8. – С. 1–18.

References

1. Briggs F., Noulz N. Nauchnye osnovy selektsii rasteniy. – М.: Kolos, 1972. – S. 203.

2. Turbin N.V. Geterozis i geneticheskiy balans // Geterozis: teoriya i metody prakticheskogo ispol'zovaniya. – Minsk, 1961. – S. 3–34.
3. Turbin N.V. Genetika geterozisa // Nauka i tekhnika. – Minsk, 1964. – S. 3–23.
4. Miryuta Yu.P. Puti povysheniya geterozisa // Geterozis v rastenievodstve. – Stavropol': Stavropol'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 1966. – S. 39–70.
5. Miryuta Yu.P. Tsitogeneticheskie prispobleniya zakrepleniya geterozisa // Vestniks.-kh. nauki. – 1967. – № 3. – S. 53–61.
6. Miryuta Yu.P. Teoriya geterozisa i formy gibridnogo sostoyaniya organizmov // Genetika i selektsiya na Ukraine. – Kiev: Naukova dumka, 1971. – S. 118.
7. Yugenkheymer R.U. Kukuruza: uluchshenie sortov, proizvodstvo semyan, ispol'zovanie. – M.: Kolos, 1979. – 519 s.
8. Turbin N.V. Geterozis // Geterozis sluzhit cheloveku. – M.: Znanie, 1968. – S. 5–17.
9. Turbin N.V., Khotyleva L.V. Geterozis (sel'skokhozyaystvennykh rasteniy) // Tsitologiya i genetika. – 1967. – T. 1. – № 6. – S. 38–50.
10. Kel'reyter I. Uchenie o pole i gibridizatsii rasteniy. – M.-L.: OGIz-Sel'khozgiz, 1940. – S. 62–64, 169–170.
11. Mendel' G. Opyty nad rastitel'nymi gibridami. – M.: Nauka, 1935. – 107 s.
12. Darvin Ch. Deystvie perekrestnogo opyleniya i samoopyleniya v rastitel'nom mire. – M.-L.: OGIz-Sel'khozgiz, 1939. – S. 165, 207.
13. Shell Dzh. Vozniknovenie kontseptsii geterozisa // Gibridnaya kukuruza. – M.: Inostrannaya literatura, 1955. – S. 28–72.
14. Holden P.G. Corn breeding at the University of Illinois, 1895–1900. – Michigan, 1948. – P. 12–13.
15. Lobashev M.E. Genetika. – L.: Izdatel'stvo Leningradskogo universiteta, 1967. – S. 660–666.
16. East E.M. Inbreeding in corn // Rep. Connecticut Agric. Exp. Station for 1907. – 1908. – P. 419–428.
17. Shull G.H. The composition of a field maize // Journal of Heredity. – 1908. – Vol. 4. – P. 296–391.
18. Shull G.H. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris* // Abhandlungen. – 1914. – No. 12. – S. 97–149.
19. East E.M., Hayes H.K. Heterozygosity in evolution and in plant breeding // Bulletin (United States Bureau of Plant Industry). – 1912. – No. 243. – P. 7–58.
20. Fisher R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance // Trans. Roy. Soc. Edinburg. – 1918. – No. 52. – P. 399–433.
21. Mather K. The general basis of heterosis // Proc. Roy. Soc. Series B. Diol. Sci. – 1955. – Vol. 44 (915). – P. 143–150.
22. East E.M. Heterosis // Genetics. – 1936. – Vol. 21 (4). – P. 375–397.
23. Emerson S. Biochemical models of heterosis in *Neurospora* // Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 12. – P. 199–217.
24. Stadler L.J. Some observation on gene variability and spontaneous mutation // The Spragg Memorial Lectures on Plant Breeding. – 1942. – P. 101–104.
25. Stadler L.J. Genetic studies with ultraviolet radiations // Proc. 7th Intern. Congress of Genetics / Ed. by R.C. Punnett. – Cambridge University Press, Cambridge, 1939. – P. 269–276.
26. Stubbe H., Pirschle K. Uber cinen monogen bedingten Fall von Heterosis bei *Antirrhinum majus* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. – 1940. – Vol. 58. – P. 546–558.
27. Singleton W.R. Breeding behavior of C30 a diminutive P39 mutant whose show increased vigor // Genetics. – 1943. – Vol. 28. – P. 89–101.
28. Gustafson A. The effect of heterozygosity on variability and vigor // Hereditas. – 1946. – Vol. 32 (2). – P. 263–286.
29. Shuler J.F. Natural mutations in inbred lines of maize and their heterotic effect. I. Comparison of parent, mutant and their F₁ hybrid in a highly inbred background // Genetics. – 1954. – Vol. 39 (6). – P. 908–922.
30. Daskalov Kh. Sostoyanie teoreticheskikh issledovaniy po geterozisu ovoshchnykh kul'tur i ego prakticheskoe ispol'zovanie // Geterozis: teoriya i praktika. – L., 1968. – S. 152–167.
31. Doll H. Yield and variability of chlorophyll-mutant heterozygotes in barley // Hereditas. – 1966. – Vol. 66 (2–3). – P. 255–276.
32. Shumnyy V.K., Bychkov A.N. Issledovanie geterozigotnogo sostoyaniya po trem mutantnym genam kukuruzy // Tsitologiya i genetika. – Kiev, 1971. – T. 5. – № 3. – S. 209–213.
33. Sidorova K.K. Vliyanie na razvitie organizma raznykh tipov mutatsiy v gomozigotnom i geterozigotnom sostoyanii (na primere mutatsiy gorokha) // Genetika. – 1975. – № 1. – S. 35–46.
34. Turbin N.V. Genetika geterozisa i metody selektsii rasteniy na kombinatsionnyu sposobnost' // Geneticheskie osnovy selektsii rasteniy. – M.: Nauka, 1971. – S. 30–41, 112–155.
35. Boroevich S. Printsipy i metody selektsii rastniy. – M.: Kolos, 1984. – 235 s.
36. Richey F.D., Sprague G.F. Experiments on hybrid vigor and convergent improvement in corn // Technical Bulletins of U.S. Dept. Agr., Econ. Serv. – 1931. – No. 267. – P. 1–22.
37. Haes H.K., Rinke E.H., Tsiang Y.S. Experimental study of convergent improvement and backcrossing in corn // Tech. Bull. Univ. Minn. Agr. Exp. Stat. – 1946. – No. 172. – P. 3–40.
38. Khotyleva L.V. Seleksiya gibridnoy kukuruzy // Printsipy i metody selektsii na kombinatsionnyu sposobnost'. – Minsk: Nauka i tekhnika, 1965. – 168 s.
39. Trofimov V.A. Osobennosti proyavleniya geterozisa po nekotorym khozyaystvenno tsennym priznakam pri lineynykh skreshchivaniyakh kukuruzy // Voprosy genetiki, selektsii i semenovodstva. – Odessa, 1968. – Vyp. 8. – S. 318–327.
40. Shakhbazov V.G. Geterozis – yavlenie obshchebiologicheskoe // Genetika. – 1974. – T. 10. – № 4. – S. 153–154.
41. Nillson-Ehle H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen // Lunds Universitets Arsskrift. – 1909. – Afd. 2. – Bd. 5. – Nr. 2. – 124 s.

42. Bruce A.B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor // *Science*. – 1910. – 32. – P. 627–628.
43. Keeble F., Pellew C.J. The mode of inheritance of stature and time of flowering in peas (*Pisum sativum*) // *Genetics*. – 1910. – Vol. 1. – P. 47–56.
44. Emerson R.A., East E.M. The inheritance of quantitative characters in maize // *Res. Bull. Agr. Exp. Stat. Nebr.* – 1913. – No. 2. – P. 37–38.
45. Shull G.H. The genotypes of maize // *Amer. Nat.* – 1911. – Vol. 45. – No. 2. – P. 234–252.
46. Jones D.F. The effects of inbreeding and cross-breeding upon development // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1918. – Vol. 4 (8). – P. 246–250.
47. Collins G.N. Dominance and the vigor of first generation hybrids // *Amer. Nat.* – 1921. – P. 116–133.
48. Bryubeyker Dzh.L. Sel'skokhozyaystvennaya genetika. – M.: Kolos, 1966. – S. 203.
49. Richey F.D. Bruce's explanation of hybrid vigor // *J. Heredity*. – 1945. – Vol. 36 (8). – P. 243–245.
50. Jones D.F. Dominance of linked factors as means of accounting for heterosis // *Genetics*. – 1917. – Vol. 2 (5). – P. 466–479.
51. Johnson R.T. Combining ability in *Zea mays* as related to generations of testing: Ph.D. Thesis. – Univ. Minn., 1950. – P. 130–138.
52. Robbins F.D. Hybrid nutritional requirement // *Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 7. – P. 114.
53. Khadzhinov M.I. O metodakh selektsii i semenovodstva gibridnoy kukuruzy // *Sb. rabot Vsesoyuznogo soveshchaniya po proizvodstvu gibridnykh semyan kukuruzy*. – M., 1956. – C. 108–120.
54. Galeev G.S. Sovremennoe sostoyanie i zadachi ispol'zovaniya geterozisa u kukuruzy // *Geterozis v rastenievodstve*. – L.: Kolos, 1968. – C. 135.
55. Sokolov B.P. Metody i rezultaty rabot po selektsii kholodostoykikh gibridov kukuruzy // *Geterozis v rastenievodstve*. – L.: Kolos, 1968. – C. 146–151.
56. Crow J.F. Dominance and overdominance // *Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 18. – P. 282–297.
57. Atwood S.S., Sullivan J.T. Inheritance of a cyanogenetic glucoside and its hydrolyzing enzyme in *Trifolium repens* // *J. Heredity*. – 1943. – Vol. 34 (10). – P. 311–312.
58. Sprague G.F., Tatum L.A. General vs specific combining ability in single crosses of corn // *Agronomy*. – 1942. – V. 34. – No. 10. – P. 923–932.
59. Haldane J.B.C. The time of actions of genes and its bearing on some evolutionary problems // *Am. Naturalist*. – 1932. – Vol. 66. – P. 5–24.
60. Crow J.F. Alternative hypothesis of hybrid vigor // *Genetics*. – 1948. – Vol. 33 (5). – P. 477–487.
61. Rendel J.M. Heterosis // *Am. Naturalist*. – 1953. – Vol. 87. – P. 129–138.
62. Dobzhansky Th. Natura and origin of heterosis // *Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 13. – P. 218–223.
63. Lerner I.M. Genetic homeostasis. – Edinburgh: Oliver and Boyd, 1954. – P. 143.
64. Turbin N.V. Geterozis // *Aktual'nye voprosy sovremennoy genetiki*. – M.: Izd-vo MGU, 1966. – S. 434, 448–449.
65. Kirpichnikov V.S. Znachenie geterozigotnosti i geterozisa v evolyutsii i selektsii zhivotnykh // *Geterozis: teoriya i praktika*. – L.: Kolos, 1968. – S. 239–255.
66. Guzhov Yu.L. Geterozis i urozhay. – M.: Kolos, 1969. – 223 s.
67. Shmal'ts Kh. Seleksiya rasteniy. – M.: Kolos, 1973. – S. 124, 178.
68. Wagner R.P. Genetic and phenogenetic of mitochondrias // *Science*. – 1969. – Vol. 163 (3871). – P. 1026–1031.
69. Gulyaev G.V., Guzhov Yu.L. Seleksiya i semenovodstvo polevykh kul'tur. – M.: Kolos, 1978. – 440 s.
70. Jones D.F. Plasmogenes and chromogenes in relation to heterosis // *Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* / Ed. by J.W. Gowen et al. – Ames, AI: Iowa State College Press, 1952. – Chap. 14. – P. 58–69.
71. Lewis D. Comparative incompatibility in angiosperms and fungi // *Advances in genetics*. – 1954. – Vol. 6. – P. 235–285.
72. Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // *Cold Spring Harbor Symposium on quantitative Biology*. – 1955. – Vol. 20. – P. 1–34.
73. Kuperman F.Yu. K voprosu o fiziologicheskoy prirode geterozisa // *Kukuruza*. – 1960. – № 10. – S. 24–28.
74. Miryuta Yu.P. O geneticheskoy sushchnosti geterozisa // *Geterozis v rastenievodstve*. – Stavropol': Stavropol. knizh. izd-vo, 1966. – S. 21–37.
75. Konarev V.G. Biokhimicheskie i molekulyarno-geneticheskie aspekty geterozisa // *Vestnik s.-kh. nauki*. – 1974. – № 12. – C. 1–10.
76. Matskov F.F., Manzyuk S.G. O vozmozhnosti prognoza proyavleniya geterozisa u gibridov kukuruzy // *Tr. Ukr. NII rastenievodstva, selektsii i genetiki*. – Kiev, 1959. – T. 4. – C. 199–209.
77. Manzyuk S.G., Zakrevskaya L.E. Poluchenie geterozisnykh gibridov kukuruzy putem skreshchivaniya fiziologicheskii raznokachestvennykh liniy // *Geterozis v rastenievodstve*. – L.: Kolos, 1968. – S. 210–214.
78. Severin V.I. Stimuliruyushchee deystvie vysokopolimernoy DNK pri inokulyatsii semyan kukuruzy ekstraktami iz prorstkov yachmenya // *Nauchnye trudy po s.-kh. biologii*. – Odessa, 1972. – S. 123–124.
79. MacKey J. Genetic and evolutionary principles of heterosis // *Heterosis in Plant Breeding: Proc. 7th Congr. EUCARPIA*, Budapest, June 24–29, 1974. – P. 336–364.

80. Omarov D.S. K metodike ucheta i otsenki geterozisa u rasteniy // Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. – M.: Kolos, 1975. – T. 10. – № 1. – S. 123–127.
81. Fasoulas A. The application of genetics to plant breeding: PhD Thesis. – Saloniki, 1978. – 47 p.
82. Molchan I.M. Geneticheskie sistemy semenogo razmnozheniya, mekhanizmy i ispol'zovanie geterozisa // Geterozis. – Minsk, 1982. – C. 143.
83. Gulyaev G.V. Genetika. – M.: Kolos, 1984. – S. 283, 295.
84. Ctrunnikov V.A. Novaya gipoteza geterozisa: ee nauchnoe i prakticheskoe znachenie // Vestnik s.-kh. nauki. – M.: Kolos, 1983. – № 1. – S. 34–40.
85. Filatov G.V. Geterozis: fiziologo-geneticheskaya priroda. – M.: Agropromizdat, 1988. – 97 s.
86. Dragavtsev V.A., Litun P.P., Shkel' N.M. Nechiporenko N.N. Model' ekologo-geneticheskogo kontrolya kolichestvennykh priznakov rasteniy // Doklady AN SSSR. – 1984. – T. 274. – № 3. – S. 720–723.
87. Ibragimov R.I., Akhmetov R.R. Geterogenost' i aktivnost' proteoliticheskikh fermentov i ikh inhibitorov kukuruzy // 2-e Vsesoyuznoe soveshchanie «Genetika razvitiya». – Tashkent, 1990. – T. 1. – Ch. 1. – S. 60–61.
88. Petukhov S.N., Akulinichev V.F. O podbore par dlya skreshchivaniya sel'skokhozyaystvennykh rasteniy, razmnozhaemykh vegetativno // Seleksiya i semenovodstvo. – 1977. – № 3. – S. 10–11.
89. Sposob zakrepleniya geterozisa gibridov v posleduyushchikh pokoleniyakh: Patent N 2153253 Rossiya, MPK 07 K 67/00, A 01 K 67/04 / Strunnikova L.V., Strunnikov V.A. Institut biol. razvitiya im. N.K. Kol'tsova RAN. N 99112784/1344/13; Zayavl. 11.06.99; Opubl. 27.03.00. Byul. № 21.
90. Shapturenko M.N., Khotyleva L.V. Geterozis: sovremennye tendentsii v izuchenii molekulyarnykh mekhanizmov // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. – 2016. – № 20 (5). – S. 683–691.
91. Melchinger A.E. Genetic diversity and heterosis // Genetics and exploitation heterosis in crops. – Madison, Wisconsin, USA, 1999. – P. 99–118.
92. Lefort-Busson M., de Vienne D. Distances génétiques et hétérosis. 1. Mise en évidence d'une relation entre hétérosis et divergence génétique // In: Les distances génétiques. Estimations et applications. – INRA, Paris, 1985a. – P. 111–118.
93. De Vienne D. Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. – INRA, Paris, 2002. – P. 4–16.
94. Smith O.S., Smith S.C., Boven S.L., Tenborg R.A., Wall S.J. Similarities among a group of elite maize inbred as measured by pedigree, F₁ grain yield, heterosis and RFLPS // Theor. Appl. Genet. – 1990. – 80. – P. 833–840.
95. Chesnokov Yu.V., Shutov A.D. 11S seed storage globulins: Are they reliable as molecular markers? // Recent Research Development in Genetics and Breeding. – 2004. – Vol. 1. – P. 181–194.
96. Chesnokov Yu.V., Shutov A.D. Zapasnye 11S-globuliny semyan kak al'ternativa DNK-markeram // Doklady Rossel'khozakademii. – 2006. – № 3. – S. 7–11.
97. Paritov A.A., Tkhangapsoeva R.V., Kazharova O.S., Bazieva S.K. Sovremennye metody issledovaniya samoopylenykh liniy kukuruzy // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. – 2016. – № 3. – S. 395–399.
98. Satina T.G. Tekhnologiya genotipirovaniya na osnove mikrosatelitnogo analiza v selektsii rapsa Brassica napus L.: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – M., 2010. – 21 s.
99. Clarke W.E., Parkin I.A., Gajardo H.A., Gerhardt D.J., Higgins E. [et al.]. Genomic DNA enrichment using capture microarrays: a novel approach for discover sequence nucleotide polymorphisms (SNP) in *Brassica napus* L. // PLOS One. – 2013. – No. 8 (12). DOI: 10.1371/journal.pone.0081992.
100. Tikhobaeva V.E. DNK-markery dlya otsenki poliformizma selektsionnotsennykh priznakov podsolnechnika: Helianthus L.: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Sankt-Peterburg, 2013. – 26 s.
101. Karabitsina Yu.I. Geneticheskoe raznoobrazie liniy i nasledovanie priznaka vosstanovleniya fertilitnosti pyl'tsy podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) pri TsMS-PET1: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – SPb., 2020. – 24 s.
102. Kil'chevskiy A.V., Khotyleva L.V., Tarutina L.A., Shapturenko M.N. Geterozis v selektsii sel'skokhozyaystvennykh rasteniy // Molekulyarnaya i prikladnaya genetika. – Minsk, 2008. – T. 8. – C. 1–18.

Сведения об авторах

В.В. Волгин, эксперт I кат., д-р с.-х. наук
Е.Н. Рыженко, ст. науч. сотр.

Получено/Received
 12.04.2024

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed
 31.05.2024

Получено после доработки/Manuscript revised
 17.07.2024

Принято/Accepted
 31.10.2024

Manuscript on-line
 25.12.2024