

ХАБЛАК С. Г.<sup>1✉</sup>, АБДУЛЛАЕВА Я. А.<sup>2</sup>, РЯБОВОЛ Л. О.<sup>3</sup>, РЯБОВОЛ Я. С.<sup>3</sup><sup>1</sup> Агропромхолдинг «Кернел», Научно-исследовательский центр, Украина, 17600, п. Варва, e-mail: sergeyhab211981@gmail.com<sup>2</sup> Агропромхолдинг «Кернел», Испытательная лаборатория, Украина, 17600, п. Варва, e-mail: asmina5oskar@gmail.com<sup>3</sup> Уманский национальный университет садоводства, Украина, 20301, г. Умань, e-mail: liudmila1511@ukr.net

✉ sergeyhab211981@gmail.com, (066) 442-66-08

## РОЛЬ АЛЛЕЛЬНОГО И НЕАЛЛЕЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ В МЕХАНИЗМЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ГЕТЕРОЗИСА

**Цель.** Изучение эффекта гетерозиса с точки зрения аллельного и неаллельного взаимодействия генов у гибридов  $F_1$  от скрещивания экотипов арабидопсиса Col-0 и La-0. **Методы.** Гибридологический – скрещивание мутантных линий и анализ наследования признаков корневой системы. **Результаты.** При скрещивании растений разных рас Col-0 и La-0 в поколении  $F_2$  происходит полимерное взаимодействие генов. В таком случае расщепление в  $F_2$  идет в отношении 15:1. При этом у гибридов первого поколения наблюдается гетерозис, который проявляется в более мощном развитии розетки листьев по сравнению с исходными формами. **Выводы.** Возникновение гетерозиса у гибридов первого поколения можно объяснить исходя с аллельного и неаллельного взаимодействия генов, при котором создается благоприятное сочетание генов при гибридизации, вызывающее лучшее проявление хозяйственно-ценного признака.

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Neuph., гетерозис, ген, мутация, раса.

До середины XX века механизм гетерозиса объяснялся в основном гипотезами доминирования и сверхдоминирования. По гипотезе доминирования гетерозис связан с тремя эффектами действия доминантных генов: подавлением ими вредных рецессивных аллелей, аддитивным эффектом и неаллельным комплементарным взаимодействием [1]. Гипотеза сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса взаимодействием между доминантными и рецессивными аллелями одного гена, которые в гетерозиготе выполняют несколько различающиеся функций и могут поэтому взаимно дополнять друг друга [2].

К сожалению, эти две гипотезы не могут

полностью объяснить природу явления гетерозиса. Теория доминирования не может объяснить, почему у свободноопыляющихся сортов кукурузы и ржи удаление вредных в гомозиготном состоянии рецессивных генов не приводит к повышению их урожайности. На самом деле неблагоприятный эффект рецессивных генов проявляется, как правило, лишь тогда, когда они находятся в гомозиготном состоянии. В гетерозиготном же состоянии большинство рецессивных генов отрицательного влияния на жизнеспособность организма не оказывают [3, 4]. Ретроспективный анализ селекционного улучшения кукурузы показал, что устранение вредных рецессивов посредством инбридинга не изменяет относительного преимущества гибридов  $F_1$  [5]. С позиции теории доминирования тоже сложно объяснить гетерозис у полиплоидов, который увеличивается с числом геномов полиплоида [6].

С теорией сверхдоминирования связаны противоречия в том, что данная модель подразумевает комплементарный эффект при взаимодействии между аллелями в пределах одного локуса, в то время как большинство агрономических признаков имеют полигенный характер проявления [7]. Предполагают, что эффект гетерозиса в одном или небольшом числе локусов связан с изменением в регуляторных сетях [8].

Теории сверхдоминирования и доминирования также не могут объяснить, почему у гибридов  $F_1$  часто не возникает гетерозис. Далеко не при всяком скрещивании у растений  $F_1$  проявляется гетерозис, а также не всегда его проявление носит дискретный характер: по одному элементу продуктивности он может проявляться, по другому – нет [9]. Если бы гетерозис обусловливался простым набором доминантных аллелей или аллельным взаимодействием генов

в гетерозиготном состоянии, имеющих в популяции, то этот набор было бы легко составить путем ряда скрещиваний и получить гетерозисные сочетания.

Bircler J.A. и др. [10] считают, что гетерозис обусловлен селекцией аллелей на протяжении многих лет в «правильном» наборе локусов, которые создают лучшие сочетания при гибридизации.

С середины 50-х годов XX века по начало XXI века в объяснении механизма гетерозиса появился ряд гипотез, среди которых выделяются гипотезы генетического, метаболического и биоэнергетического балансов. По гипотезе генетического баланса гетерозис следует рассматривать как суммарный эффект фенотипически сходного действия разнородных генетических процессов [11].

С целью решения проблемы механизма гетерозиса удачным является использование *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. как модельного растения. Исследования на модельных объектах считаются всегда опережающими. Они позволяют разрабатывать новые генетические подходы, которые в дальнейшем могут быть использованы на других объектах.

В пределах большого видового ареала арабидопсиса расселено большое количество рас, различающихся по морфофизиологическим показателям: озимые и яровые, ранние и поздние, с наличием или отсутствием периода глубокого покоя у семян и т. д. [12]. В настоящее время мировая коллекция *A. thaliana* содержит около 750 различных экотипов со всего мира.

В мировых центрах генетических ресурсов арабидопсиса имеется много рас, названных обычно по населенным пунктам, вблизи которых в естественных условиях были сначала собраны семена. Две из таких рас – Landsberg из Германии и Columbia с США, которые сокращенно обозначают соответственно как La-0 и Col-0 [13].

Внешне надземные части растений рас Col-0 и La-0 принципиально не отличаются между собой. Однако по сравнению с La-0 раса Col-0 характеризуется более длительным периодом развития (около 3,5 месяца), более мощным габитусом, а также более высокой урожайностью [14].

Учитывая неясность вопроса о природе явления гетерозиса, целью настоящей работы

было изучение эффекта гетерозиса с точки зрения аллельного и неаллельного взаимодействия генов у гибридов F<sub>1</sub> от скрещивания экотипов Col-0 и La-0.

### Материалы и методы

Материалом для исследований служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа (расы) Columbia (Col-0) и Landsberg (La-0). Семена рас были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK).

Растения выращивали в лаборатории в почвенной культуре в смеси почвы, песка и торфа в соотношении 4: 2: 1 [15]. В качестве сосудов для культивирования растений использовали пластиковые горшочки емкостью 100–125<sup>3</sup> см.

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 суток при температуре 4–6<sup>0</sup>С и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предотвращения от нагревания и попадания света на корни растений обвертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18–20<sup>0</sup>С, освещенность круглосуточная в пределах 4000–7000 лк.

Кастрацию и принудительную гибридизацию проводили под микроскопом типа МБС-9. Генетический анализ наследования признаков у растений проводили в F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>. Объем выборки во втором поколении составлял 186 растений. При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований [16]. Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б. А. Доспеховым [16] и Г. Ф. Лакиным [17].

### Результаты и обсуждение

При скрещивании двух растений разных рас Col-0 и La-0 все гибриды F<sub>1</sub> (генотип *COL-0<sup>wt</sup> Col-0 LA-0<sup>wt</sup> La-0*) имели больший размер розетки листьев, чем родительские формы. Как у дикого типа, розеточные листья гибридов первого поколения обладали овальной формой. От самоопыления таких растений в F<sub>2</sub> 15/16 всех растений оказались с крупным диаметром розетки листьев и 1/16 с малым размером розетки листьев (табл.).

Таблица. Расщепление в поколении F<sub>2</sub> за генами *Col-0* и *La-0*

Обозначение	<i>COL-0<sup>wt</sup> LA-0<sup>wt</sup></i> <i>COL-0<sup>wt</sup> La-0 La-0</i> <i>Col-0 Col-0 LA-0<sup>wt</sup></i>	<i>Col-0 Col-0 La-0 La-0</i>	Всего
<i>f</i>	170	16	186
<i>f'</i>	174	12	186
<i>d</i>	-4	4	
<i>d'</i>	16	16	
$\chi^2$	0,09	1,25	1,34

Более мощное развитие у гибридов F<sub>1</sub> диаметра розетки листьев по сравнению с исходными формами можно объяснить гетерозисом, который увеличивает линейные размеры гибридного растения и его массу. Проявление гетерозиса у гибридных растений первого поколения связано с аллельным взаимодействием генов (подавлением доминантными генами рецессивных аллелей) и аддитивным полимерным межгенным взаимодействием.

У F<sub>1</sub> по генам *Col-0* и *La-0* в каждой паре аллелей происходит подавление доминантным геном, который отвечает за лучшее выражение признака «диаметр розетки листьев», рецессивного гена (*Col-0* < *COL-0<sup>wt</sup>*, *La-0* < *LA-0<sup>wt</sup>*). Кроме того, у гибридных растений первого поколения возникает аддитивный полимерный эффект неаллельных доминантных генов *COL-0<sup>wt</sup>* и *LA-0<sup>wt</sup>* на увеличение размера розетки листьев. Во втором поколении происходит процесс расщепления гибридов, и их превосходство по диаметру розетки листьев над родительскими формами снижается. Это связано с уменьшением гетерозиготности растений в поколении F<sub>2</sub>. Объяснить данный факт можно полимерным действием двух разных генов *Col-0* и *La-0* на развитие одного и того же признака «диаметр розетки листьев».

В рассмотренном скрещивании более сильное развитие диаметра розетки листьев связано с действием двух пар генов. В то же время аддитивный полимерный эффект неаллельных доминантных генов на развитие признака «диаметр розетки листьев» может проявляться и при действии трех и больше пар аллелей. Чем больше пар аддитивных полимерных неаллельных генов благоприятно влияют на развитие диаметра розетки листьев, тем более мощным будет проявление данного признака у гибридных растений первого поколения.

В последние годы становится все более ясным, что по проблеме механизма гетерозиса нужно возвращаться к детальному анализу генетики признаков. Возникновение гетерозиса у

гибридов первого поколения можно объяснить, исходя с аллельного и неаллельного взаимодействия генов, при котором создается благоприятное сочетание генов при гибридизации, вызывающее лучшее проявление хозяйственно-ценного признака. Аллельное взаимодействие генов в основном проявляется в полном или неполном доминировании доминантного гена над рецессивным геном одной аллельной пары, а также в кодоминировании, когда внешнее проявления признака представляет смесь действия обеих аллелей одной аллельной пары. Межгенное взаимодействие генов, как правило, выражается в четырех основных формах: комплементарности, эпистаза, полимерии и модифицирующего действия. 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.

Возникновение гетерозиса у гибридов F<sub>1</sub> обусловлено обычно шестью эффектами генов, из которых два эффекта связаны с аллельным взаимодействием генов: подавлением доминантными генами рецессивных аллелей, кодоминированием (смесь действия обеих аллелей одной аллельной пары). Другие четыре эффекта вызваны межгенным взаимодействием генов: аддитивным полимерным действием, неаллельным комплементарным взаимодействием, эпистазом и модифицирующим действием.

В то же время аллельное и неаллельное взаимодействие генов, в частности неполное доминирование, эпистаз и модифицирующее действие генов, могут также оказывать отрицательное влияние на направление возникновения гетерозиса. Например, при неполном доминировании наблюдается промежуточный вариант проявления признака.

Для возникновения того или иного типа гетерозиса обычно необходимы следующие

требования: 1) гетерозиготность гибридов первого поколения; 2) подавление в  $F_1$  по каждой аллельной паре доминантными генами рецессивных аллелей; 3) взаимодействие между доминантными и рецессивными аллелями одного гена в виде кодоминирования; 4) аддитивное полимерное межгенное взаимодействие генов; 5) неаллельное комплементарное действие генов; 6) эпистаз; 7) модифицирующее взаимодействие генов.

Рассмотрим подробно каждое из этих явлений. Гетерозис возникает у гибридов первого поколения, которые находятся в гетерозиготном состоянии. При этом соблюдается Правило единообразия гибридов  $F_1$ , то есть Первый закон Менделя. При гомозиготном доминантном и рецессивном состоянии генов гетерозис обычно не возникает. Во втором поколении при моно-, ди- и полигибридном скрещивании идет процесс расщепления гибридов, и их превосходство по хозяйственно ценному признаку над родительскими формами сокращается. Соблюдается Второй и Третий закон Менделя. Это связано с уменьшением гетерозиготности растений в поколении  $F_2$ . Поэтому не удастся закрепить преимущество гетерозигот во втором и последующих поколениях. Разработка приемов закрепления гетерозиса является важной задачей селекции, поскольку использование этого явления возможно только в гибридах  $F_1$ . В этой связи по многим культурам (в частности подсолнечник, кукуруза) приходится вести сложное семеноводство. Решение вопроса закрепления гетерозиса упростило и удешевило бы его практическое использование в растениеводстве.

У гибридов первого поколения в гетерозиготе по каждой аллельной паре наблюдается подавление доминантными генами рецессивных аллелей. Обычно одна самоопыляющаяся линия по каждой аллельной паре несет рецессивный ген, а вторая – доминантный ген ( $aaBB \times AA\text{bb}$ ). При скрещивании двух самоопыляющихся линий у гибридов  $F_1$  ( $AaBb$ ) в каждой паре аллелей происходит, как правило, подавление доминантным геном дикого типа, который отвечает за лучшее выражение хозяйственно-полезного признака, рецессивного гена ( $a < A, b < B$ ).

Проявление доминантности признака имеет условный характер и зависит от подбора родительских пар и многих других факторов. В этой связи селекционерам приходится вести сложную работу по созданию инбредных линий и оценке их комбинационной ценности.

Зависимость между урожайностью самоопыленных линий и гибридов, получаемых от их скрещивания, изучали многие ученые. В то же время четкой связи между продуктивностью гибридов и составляющих их линий не установлено [18, 19].

В некоторых случаях при возникновении гетерозиса у гибридов первого поколения происходит взаимодействие между доминантными и рецессивными аллелями одного гена в виде кодоминирования. При этом внешнее проявление признака представляет собой смесь действия обоих аллелей. Например, люди, гетерозиготные по гену гемоглобина крови, вызывающему серповидно-клеточную анемию, оказываются более устойчивыми к тропической малярии, чем гомозиготные (как по доминантным, так и по рецессивным генам данной аллельной пары) [20]. У линий льна определенный ген из серии множественных аллелей придает устойчивость к одной специфической расе ржавчины, а гетерозиготы по этим генам проявляют устойчивость к двум расам [21].

В основном при возникновении гетерозиса у гибридов  $F_1$  наблюдается аддитивное полимерное межгенное взаимодействие генов. Гетерозис проявляется тем сильнее, чем самоопыленные линии по своим наследственным особенностям лучше взаимно дополняют друг друга по аддитивному полимерному межгенному взаимодействию генов.

Например, при скрещивании двух сортов гороха у гибридов  $F_1$  наблюдался гетерозис по высоте растений по сравнению с родительскими формами. Это связано с влиянием на длину стебля двух различных доминантных генов. Один ген обуславливал удлинение междоузлий, другой – увеличивал их число. Доминантные гены могут проявлять суммирующее действие во всех тех случаях, когда они определяют слабые какого-либо сложного количественного признака. Так, масса зерна одного початка кукурузы определяется числом зерен в ряду и массой 1000 зерен [3].

Иногда при возникновении гетерозиса у гибридов первого поколения происходит неаллельное комплементарное взаимодействие генов, которое может оказывать более сильное влияние на развитие признака или обуславливать развитие нового признака. Например, гетерозис, вызванный взаимодействием комплементарных генов, наблюдался в увеличении скорости роста корней в питательных раство-

рах у гибрида, полученного от скрещивания двух сортов томата Ред Карент и Иоганнес-фейр. Благодаря взаимодействию двух неаллельных комплементарных доминантных генов у гибрида проявлялся гетерозис, выражающийся в более мощном развитии корней, так как преодолевались трудности биосинтеза по обоим локусам, контролирующим образование витаминов, необходимых для хорошего развития корневой системы томата [18].

### Выводы

Таким образом, в основе механизма возникновения гетерозиса лежит аллельное и неаллельное взаимодействие генов, при котором создается благоприятное сочетание генов, вызывающее лучшее проявление хозяйственно-ценного признака. При этом возникновение гетерозиса у гибридов  $F_1$  обусловлено рядом

эффектов генов, из которых часть эффектов связаны с аллельным взаимодействием генов: подавлением доминантными генами рецессивных аллелей, кодоминированием (смесь действия обоих аллелей одной аллельной пары). Другие эффекты определены межгенным взаимодействием генов: аддитивным полимерным действием, неаллельным комплементарным взаимодействием, эпистазом и модифицирующим действием. Природа явления гетерозиса может быть объяснена предложенной нами гипотезой аллельного и неаллельного механизма возникновения гетерозиса, согласно которой преимущество гибридов  $F_1$  над родительскими формами обусловлено различными видами аллельного и неаллельного взаимодействия генов, при котором создается лучшее сочетание генов, обуславливающее оптимальное выражение хозяйственно-ценного признака.

### References

1. Davenport C.B. Degeneration, albinism and inbreeding. *Science*. 1908. Vol. 28. P. 454–455.
2. Hull. F.H. Recurrent selection for overdominance. *Iowa State College Press. Ames*. 1952. P. 451–474.
3. Hulyaev G.V., Genetics. M.: Kolos, 1984. 351 p. [in Russian] / Гуляев Г.В. Генетика. М.: Колос, 1984. 351 с.
4. Duvick D.N. Biotechnology in the 1930s: the development of hybrid maize. *Nat. Rev. Genet.* 2001. Vol. 2. P. 69–74.
5. Troyer A.F., Wellin E.J. Heterosis Decreasing in Hybrids: Yield Test Inbreds. *Crop Science*. 2009. Vol. 49. P. 1969–1976.
6. Bingham E.T., Groose R.W., Woodfield D.R., Kidwell K.K. Complementary gene interactions in alfalfa are greater in autotetraploids than diploids. *Crop Sci.* 1994. Vol. 34. P. 823–829.
7. Springer N., Stupar R. Allelic variation and heterosis in maize: How do two halves make more than whole? *Genome Res.* 2007. Vol. 17. P. 264–275.
8. Birchler J.A., Veitia R.A. The gene balance hypothesis: Implications for gene regulation, quantitative traits and evolution. *New Phytol.* 2010. Vol. 186 (1). P. 54–62.
9. Abramov Z. Workshop on genetics. L.: Agropromizdat, 1992. 250 p. [in Russian] / Абрамов З.В. Практикум по генетике. Л.: Агропромиздат, 1992. 250 с.
10. Birchler J.A., Auger D.L., Riddle N.C. In search of the molecular basis of heterosis, *The Plant Cell*. 2003. Vol. 15 (10). P. 2236–2239.
11. Khotyleva A.V., Kilchevsky A.V., Shapturenko M.N. Theoretical aspects of heterosis, *Vavilovskii Zhurnal Genetics and Selektzii*. 2016. Vol. 20 (4). P. 482–492. [in Russian] / Хотылева А.В., Кильчевский А.В., Шаптуренко М.Н. Теоретические аспекты гетерозиса. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016. Vol. 20 (4). P. 482–492.
12. Seed List. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre. Nottingham: The University of Nottingham, 1994. 212 p.
13. Ivanov V.I. Radiobiology and genetics of Arabidopsis. *Problems of space biology*. 1974. Vol. 27. P. 5–58. [in Russian] / Иванов В.И. Радиобиология и генетика арабидопсиса. *Проблемы космической биологии*. 1974. Т. 27. С. 5–58.
14. Ezhova G.A., Lebedeva O.V., Ogarkova O.A. *Arabidopsis thaliana* is a model object of plant genetics. M.: MAX Press, 2003. 314 p. [in Russian] / Ежова Г.А., Лебедева О.В., Огаркова О.А. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений. М.: МАКС Пресс, 2003. 314 с.
15. Petrov A.P., Plotnikov V.A., Prokopenko L.I. Method of soil culture of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. and the problem of minimizing paratyptic variances. *Genetics*. 1973. Vol. 12 (2). P. 83–88. [in Russian] / Петров А.П., Плотников В.А., Прокопенко Л.И. Методика почвенной культуры *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и проблема минимизации паратипических вариантов. *Генетика*. 1973. Т. 12 (2). С. 83–88.
16. Dospikhov V.A. Methods of field experience. M.: Agropromizdat, 1985. 351 p. [in Russian] / Доспехов В.А. Методика (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
17. Lakin G.F. Biometriya. M.: Vysh. shk., 1990. 352 p. [in Russian] / Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
18. Glazko V.I., Glazko G.V. Glossary of terms in applied genetics and DNA technology, K.: IAB, 1999. 342 s. [in Russian] / Глазко В.И., Глазко Г.В. Словарь терминов по прикладной генетике и ДНК технологиям. К.: ИАБ, 1999. 342 с.
19. Shumnyy V.K. Problemy genetiki rasteniy. *Vestnik VOGiS*. 2004. Vol. 8 (2). P. 32–39 [in Russian] / Шумный В.К. Проблемы генетики растений. *Вестник ВОГиС*. 2004. Т. 8, № 2. С. 32–39.
20. Ayala F., Kayher D. Modern genetics. M.: Mir, 1988. 335 p. [in Russian] / Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика. М.: Мир, 1988. 335 с.
21. Lobashev M.E. Genetics. L.: Leningrad State University, 1985. 485 p. [in Russian] / Лобашев М.Е. Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 485 с.

**ХАБЛАК С. Г.<sup>1</sup>, АБДУЛЛАЄВА Я. А.<sup>2</sup>, РЯБОВОЛ Л. О.<sup>3</sup>, РЯБОВОЛ Я. С.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Агрпроммхолдинг «Кернел», Науково-дослідний центр,  
Україна, 17600, с. Варва, e-mail: sergeyhab211981@gmail.com

<sup>2</sup> Агрпроммхолдинг «Кернел», Випробувальна лабораторія,  
Україна, 17600, с. Варва, e-mail: asmina5oskar@gmail.com

<sup>3</sup> Уманський національний університет садівництва,  
Україна, 20301, м. Умань, e-mail: liudmila1511@ukr.net

## **РОЛЬ АЛЕЛЬНОЇ ТА НЕАЛЕЛЬНОЇ ВЗАЄМОДІЇ ГЕНІВ У МЕХАНІЗМІ ВИНИКНЕННЯ ГЕТЕРОЗИСУ**

**Мета.** Вивчення ефекту гетерозису з точки зору алельної та неалельної взаємодії генів у гібридів F<sub>1</sub> від схрещування екотипів арабідопсиса Col-0 і La-0. **Методи.** Гібридологічний – схрещування мутантних ліній і аналіз успадкування ознак кореневої системи. **Результати.** При схрещуванні рослин різних рас Col-0 і La-0 в поколінні F<sub>2</sub> відбувається полімерна взаємодія генів. У такому випадку розщеплення в F<sub>2</sub> йде у співвідношенні 15:1. При цьому у гібридів першого покоління спостерігається гетерозис, який проявляється у потужнішому розвитку розетки листків порівняно з вихідними формами. **Висновки.** Виникнення гетерозису у гібридів першого покоління можна пояснити, виходячи з алельної і неалельної взаємодії генів, при якій створюється сприятливе поєднання генів при гібридизації, що викликає кращий прояв господарсько-цінної ознаки.  
**Ключові слова:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., гетерозис, ген, мутація, раса.

**НАВЛАК S. G.<sup>1</sup>, ABDULLAEVA Ya. A.<sup>2</sup>, RYABOVOL L. O.<sup>3</sup>, RYABOVOL Ya. S.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Agropromholding Kernel, Research and Development Center,  
Ukraine, 17600, Varva, e-mail: sergeyhab211981@gmail.com

<sup>2</sup> Agropromholding "Kernel", Testing laboratory,  
Ukraine, 17600, Varva, e-mail: asmina5oskar@gmail.com

<sup>3</sup> Umanian National University of Horticulture,  
Ukraine, 20301, Uman, e-mail: liudmila1511@ukr.net

## **THE ROLE OF ALLELIC AND NONALLELIC INTERACTIONS OF GENES IN THE MECHANISM OF HETEROSIS**

**Aim.** Studying the heterosis effect from the point of view of allelic and nonallelic gene interaction in F<sub>1</sub> hybrids from crossing the arabidopsis ecotypes Col-0 and La-0. **Methods.** Hybridological method of crossing mutant lines and analysis of the inheritance of the signs of the root system. **Results.** When plants of different races Col-0 and La-0 cross in the F<sub>2</sub> generation, polymeric interaction of genes occurs. In that case splitting in F<sub>2</sub> goes in the ratio 15: 1. At the same time, hybrids of the first generation exhibit heterosis, which is manifested in a more powerful development of a rosette of leaves in comparison with the initial forms. **Conclusions.** The emergence of heterosis in hybrids of the first generation can be explained on the basis of the allelic and nonallelic gene interaction, which creates a favorable combination of genes during hybridization, causing the best manifestation of an economically valuable trait.  
**Keywords:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., heterosis, gene, mutation, race.