

Е.В. БЕЛИНСКАЯ

Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева УААН, Харьков

E-mail: ppi@kharkov.ukrtel.net

НАСЛЕДОВАНИЕ СПОСОБНОСТИ К АНДРОГЕНЕЗУ *IN VITRO* У ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ



*Изучено наследование способности к образованию андрогенных структур и регенерации растений в культуре пыльников *in vitro* линиями удвоенных гаплоидов ярового ячменя, созданными на основе реципрокных гибридов F_1 от скрещивания сортов с контрастной (высокая \times низкая), высокой (высокая \times высокая) и низкой (низкая \times низкая) культуральностью. Выявлена общая тенденция к трансгрессивной сегрегации по признакам «количество пыльников с новообразованиями» и «частота регенерации растений». Полученные данные свидетельствуют о существенной роли неаллельного взаимодействия генов в генетическом контроле андрогенеза *in vitro* и их дисперсном распределении у родительских форм гибридов.*

© Е.В. БЕЛИНСКАЯ, 2008

Введение. Культура пыльников *in vitro* является одним из наиболее эффективных методов экспериментальной гаплоидии и применяется в различных селекционных программах для создания гомозиготных линий на основе гибридов ранних поколений [1]. При этом достигается существенное ускорение селекционного процесса, а полученный материал в полной мере соответствует требованиям Международного союза по охране новых сортов растений (UPOV) к однородности и стабильности при размножении [2].

К началу 90-х годов прошлого века андрогенные гаплоиды были индуцированы практически у всех возделываемых растений [3], в том числе и у ячменя [4]. Кроме того, был накоплен обширный экспериментальный материал относительно факторов, влияющих на морфогенез в культуре пыльников *in vitro*. В частности установлено, что образование андрогенных структур (каллус, эмбриоиды) и растений-регенерантов зависит от генотипа растений — доноров пыльников [5] и условий получения гаплоидов [6].

В настоящее время не вызывает сомнения, что именно генотипическая обусловленность гаплопродукционного процесса препятствует реализации больших потенциальных возможностей пыльниковой культуры и сдерживает широкое внедрение этого метода в селекционную практику. Поэтому вопрос о природе андрогенеза *in vitro* и механизмах генетического контроля этого явления, включая наследование, хромосомную локализацию и функционирование генов, детерминирующих спорофитное развитие микроспор, является актуальным как в теоретическом, так и прикладном аспектах.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что для изучения генетических основ экспериментального андрогенеза *in vitro* у ячменя был использован гибридологический анализ при реализации различных схем скрещивания, который позволил установить основные закономерности наследования андрогенной способности [5, 7–10].

Особенностью современного этапа исследований генетического контроля экспериментального андрогенеза *in vitro* у ячменя и других сельскохозяйственных культур является использование биохимических [11] и молекулярно-генетических маркеров для маркирования и картирования генов андрогенной способ-

ности [12, 13], в связи с чем возросли требования к растительному материалу, в частности к его гомозиготности.

Следует отметить, что наиболее полно этим требованиям соответствуют популяции линий удвоенных гаплоидов гибридного происхождения, характеризующиеся расщеплением 1 : 1 по аллелям всех локусов, по которым различаются родительские формы, включая аллели маркерных генов [14]. При этом решающее значение для создания эффективных маркерных систем и картирования генов, контролирующих морфогенез в культуре пыльников *in vitro*, наряду с подбором праймеров, детектирующих молекулярно-генетический полиморфизм, имеет получение объективной информации о характере наследования признаков культуранности линиями удвоенных гаплоидов, созданными на основе генетически разнообразного исходного материала.

Цель наших исследований состояла в изучении наследования способности к образованию андрогенных структур и растений-регенерантов в культуре пыльников *in vitro* в популяциях линий удвоенных гаплоидов (ДГ-линий), созданных на основе гибридов F₁ от скрещивания в различных комбинациях сортов ярового ячменя с высокой и низкой культуранностью. При постановке задачи учитывалось, что оценка сегрегации в популяции ДГ-линий – производных гибридов сортов, контрастных по отзывчивости к андрогенезу *in vitro*, как это принято в такого рода экспериментах [1, 12], не только сужает информационную базу исследований и не позволяет в полной мере раскрыть природу андрогенеза *in vitro*, но и не отвечает принципам подбора материала для гаплоидизации в селекции, где основную роль играют хозяйственно полезные признаки, а не реакция генотипов на индукцию морфогенеза в культуре пыльников *in vitro*.

Материалы и методы. Исследования проводились на сортах ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) Харьковский 67, Харьковский 74, Экзотик и трех популяциях линий удвоенных гаплоидов, созданных методом культуры пыльников *in vitro* на основе межсортовых реципрокных гибридов первого поколения.

Исходным материалом для получения первой популяции, насчитывающей 13 линий

удвоенных гаплоидов, служили гибриды сортов Харьковский 74 и Харьковский 67, имеющие контрастную способность к андрогенезу *in vitro*. Донорами пыльников для получения второй популяции удвоенных гаплоидов, включающей 15 генотипов, были гибриды сортов Харьковский 74 и Экзотик, которым присуща высокая способность к образованию андрогенных структур при низком значении частоты регенерации зеленых растений. Третья популяция (16 линий) индуцирована на основе гибридов сортов Харьковский 67 и Феникс с низким значением обоих показателей эффективности гаплопродукционного процесса.

Для характеристики андрогенной способности сортов использованы многолетние данные оценки генетического разнообразия ячменя по реакции на культивирование пыльников *in vitro* и оптимизации условий получения гаплоидов, свидетельствующие о сохранении рангов сортов по параметрам культуранности независимо от состава питательной среды, способа предобработки колосьев и т. п. [15].

Все андрогенные линии являются спонтанными удвоенными гаплоидами. Их гомозиготность и, следовательно, происхождение из микроспор, а не из соматических тканей пыльника, подтверждена электрофоретическим анализом запасных белков эндосперма, который был проведен в отделе качества зерна Института растениеводства им. В.Я. Юрьева по модифицированной методике Поперели и др. [16].

Исследования проводились в течение 1997 г. (первый опыт), 2002 г. (второй опыт) и 2004 г. (третий опыт). Для изучения наследования способности к андрогенезу *in vitro* применяли метод удвоенных гаплоидов (DH-method) [17], который основан на сравнительном изучении проявления признаков у родительских сортов и линий удвоенных гаплоидов, полученных на основе их гибридов F₁.

Растения – доноры пыльников выращивали в условиях открытого грунта. Отбор колосьев, предобработку и получение асептической культуры пыльников проводили, как описано ранее [18]. На среду высаживали не менее 300 пыльников каждого генотипа, изолированных из 10–15 колосьев.

В первом опыте для культивирования пыльников была использована модифицированная

среда [18], в состав которой вместо кинетина введен БАП (0,5 мг/л). Во втором опыте глюкоза была заменена мальтозой («Merck», Германия). В третьем опыте в качестве углеводного компонента среды использовали мальтозу в количестве 90 г/л. Новообразования (каллус и эмбриониды) культивировали на модифицированной среде МС [18, 19].

Эффективность андрогенеза *in vitro* оценивали по количеству пыльников с новообразованиями (каллусом, эмбриоидами) и количеству зеленых растений-регенерантов в процентах от общего количества пыльников, высаженных на питательную среду. В названии линий (ДГ – «двойной» гаплоид от ДН – doubled haploid) указан год создания и порядковый номер.

Данные экспериментов обработаны методами дисперсионного анализа и вариационной статистики качественных признаков [20].

Результаты исследований и их обсуждение. У использованных в работе сортов, линий и гибридов появление новообразований, имевших вид глобулярных структур диаметром 0,5–1,5 мм, отмечено через 18–25 сут после начала культивирования пыльников на искусственной питательной среде. Растения-регенеранты формировались преимущественно путем прямого эмбрионидогенеза или из эмбрионидов, дифференцирующихся на поверхности эмбрионного каллуса.

Сопоставление числовых показателей, характеризующих эффективность процессов индукции новообразований и регенерации растений в культуре пыльников трех популяций линий удвоенных гаплоидов и родительских форм, свидетельствует о генотипической изменчивости по изученным признакам. Во всех опытах достоверность влияния фактора «генотип» подтверждена результатами дисперсионного анализа ($P \leq 0,05$).

*Наследование признаков «количество пыльников с новообразованиями» и «частота регенерации растений» у ДГ-линий – производных гибридов сортов с контрастной способностью к андрогенезу *in vitro* (опыт 1).* Результаты сравнительной оценки способности к андрогенезу *in vitro* сортов ярового ячменя Харьковский 67, Харьковский 74, их рецiproкных гибридов F₁ и популяции линий удвоенных гаплоидов, полученных на основе этих гибридов, представ-

лены на рис. 1, из которого видно, что родительские сорта были достаточно контрастными по количеству пыльников с новообразованиями. У гибридов по этому признаку отмечен гетерозис при наличии рецiproкных различий.

У линий количество пыльников с новообразованиями варьировало от 5,8 до 34,2 %. Примечательно, что все линии превысили сорт Харьковский 67, имеющий низкую способность к андрогенезу *in vitro*. Четыре линии (ДГ95–1(2), ДГ95–6(2), ДГ95–8(2), ДГ95–22) по частоте образования андрогенных структур существенно не отличались от сорта Харьковский 74; у трех линий (ДГ95–99(2), ДГ95–97, ДГ95–24) этот показатель был ниже, чем у сорта, а у шести линий (ДГ95–1(1), ДГ95–99(1), ДГ95–6(1), ДГ95–16, ДГ95–11, ДГ95–8(1)) наблюдались ярко выраженные положительные трансгрессии.

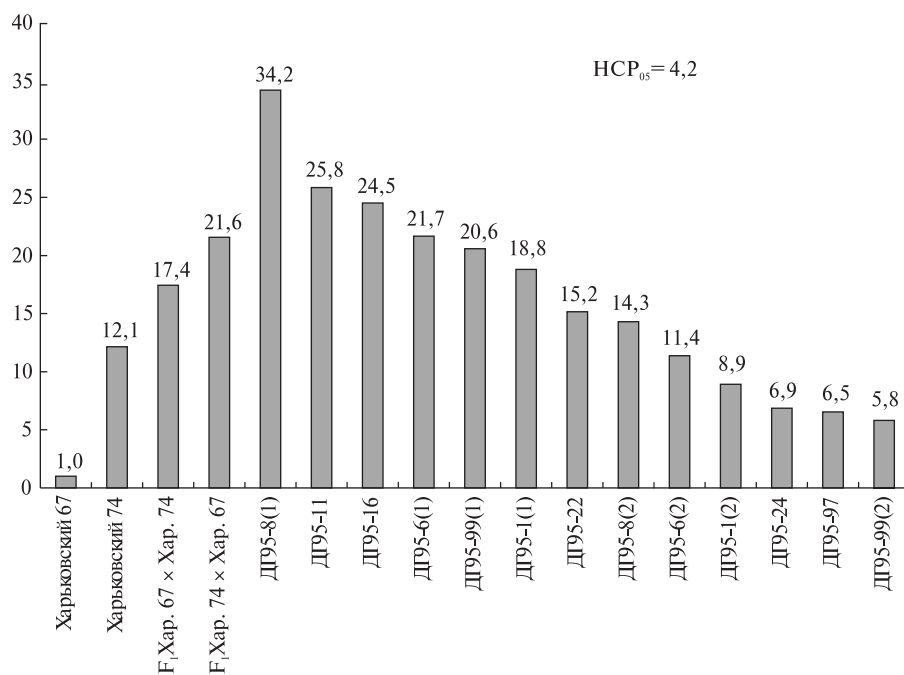
По частоте регенерации зеленых растений, если судить по НСР₀₅, вычисленной по результатам дисперсионного анализа данных эксперимента, родительские формы гибридов не имели существенных различий (рис. 1, б). Однако это не соответствовало полученной в ходе многолетних исследований характеристике регенерационной способности упомянутых генотипов [8, 15].

Оценка достоверности различий по t-критерию показала, что сорта Харьковский 67 и Харьковский 74 все же различались по способности к регенерации зеленых растений в культуре пыльников *in vitro* и в этом эксперименте ($t_{\text{факт.}} = 2,86$; $t_{0,01} = 2,56$).

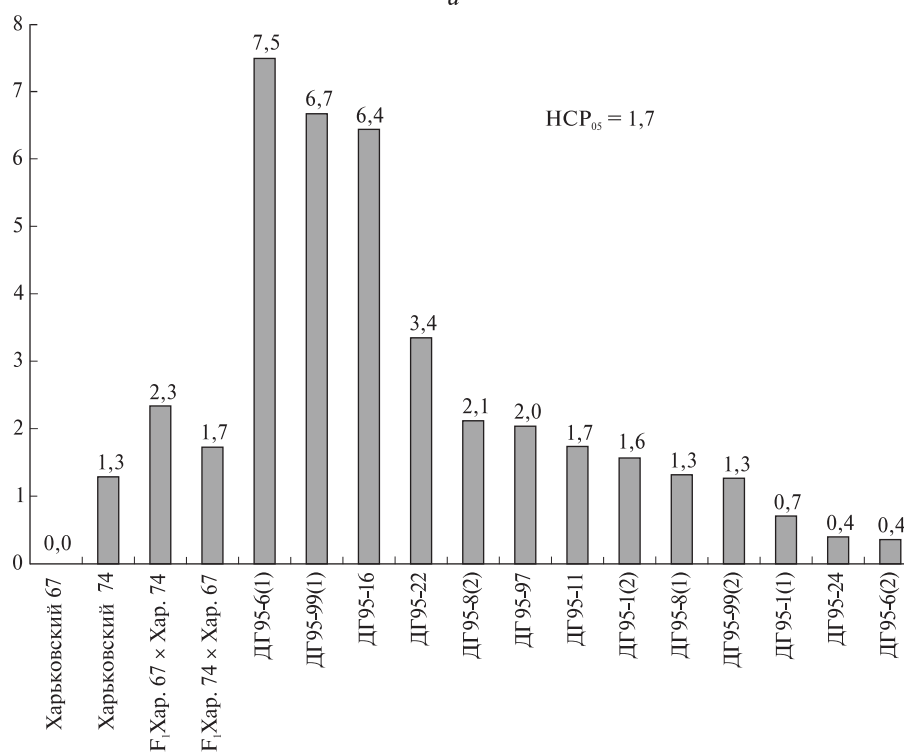
Гибриды по частоте регенерации зеленых растений были на уровне сорта Харьковский 74 и существенно превысили сорт Харьковский 67, т.е. имело место доминирование большего значения признака.

У девяти линий отсутствовали различия по количеству зеленых растений с сортом Харьковский 74, а у семи линий (при оценке по t-критерию – у десяти линий) регенерация проходила более интенсивно, чем у сорта Харьковский 67, обладающего низкой способностью к андрогенезу *in vitro*.

У четырех ДГ-линий по частоте регенерации зеленых растений отмечено трансгрессивное наследование. По этому признаку выделились три генотипа (ДГ95–6(1), ДГ95–99(1),

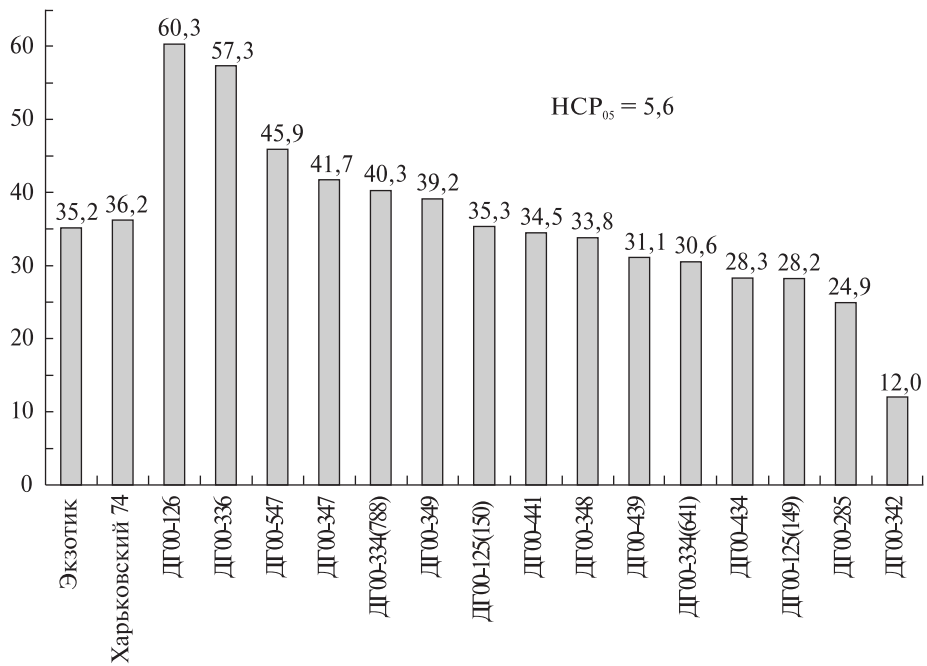


a

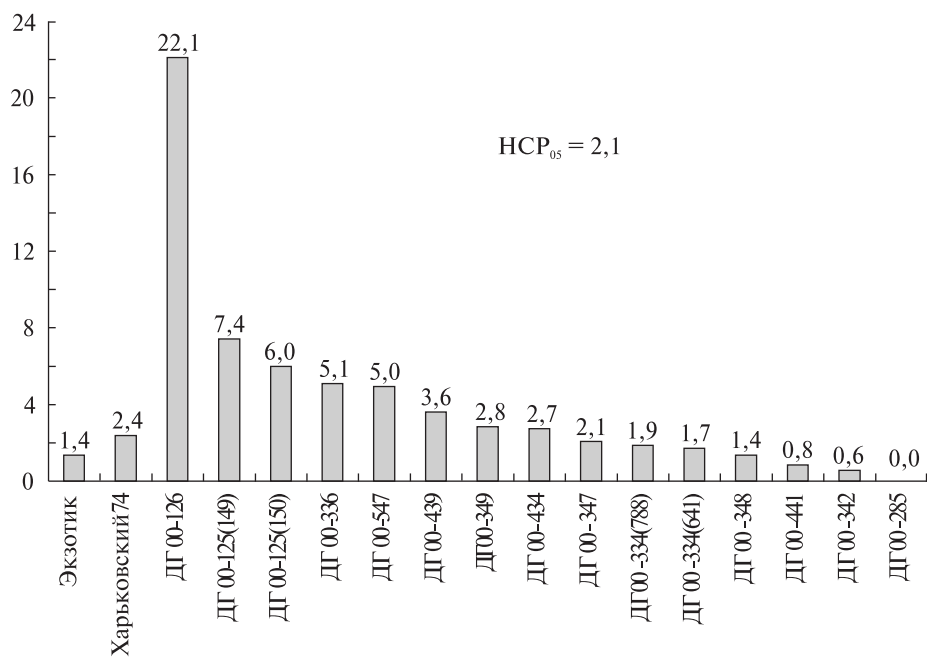


б

Рис. 1. Количество эмбрионных пыльников (а) и зеленых растений-регенерантов (б) в культуре пыльников сортов ярового ячменя Харьковский 67, Харьковский 74, их гибридов F₁ и линий удвоенных гаплоидов, полученных на основе гибридов: по вертикали – а – пыльники с новообразованиями, %; б – частота регенерации растений, %; по горизонтали – генотип



а



б

Рис. 2. Количество эмбриогенных пыльников (а) и зеленых растений-регенерантов (б) в культуре пыльников сортов ярового ячменя Экзотик, Харьковский 74 и линий удвоенных гаплоидов, полученных на основе их гибридов F₁. Обозначения те же, что и на рис. 1

и ДГ95–16), которые не только превосходили родительские сорта, но и гибридные популяции. Самым высоким выходом зеленых растений характеризовалась линия ДГ95–6(1) (7,5 %).

Наследование признаков «количество пыльников с новообразованиями» и «частота регенерации растений» у ДГ-линий – производных гибридов сортов с высокой способностью к образованию андрогенных структур (опыт 2). Полученные данные (рис. 2) подтвердили результаты наших многолетних исследований по оценке способности к андрогенезу *in vitro* у ячменя [15]. Как и в проведенных ранее экспериментах, сорта Харьковский 74 и Экзотик характеризовались относительно высокой частотой пыльников с новообразованиями и низким выходом зеленых растений при отсутствии статистически достоверных различий по этим показателям.

Следует отметить, что по количеству пыльников с новообразованиями гибриды F₁, использованные в 2000 г. для получения линий удвоенных гаплоидов, не отличались от родительских форм.

Частота регенерации зеленых растений в гибридных комбинациях составила 4,1 и 3,6 % соответственно, что было существенно выше ($t_{\text{факт.}} = 4,15$; $t_{\text{факт.}} = 3,21$; $t_{0,01} = 2,56$), чем у сорта Экзотик (1,0 %). Сравнение с сортом Харьковский 74 не проводилось ввиду установленного ранее отсутствия различий между сортами по признакам культурабельности.

Реакция линий на индукцию каллусо- и эмбриоидогенеза в культуре пыльников характеризовалась как отсутствием статистически достоверных различий по эффективности процессов индукции новообразований (8 линий) и регенерации зеленых растений (10 линий), так и наличием положительных, а по первому признаку и отрицательных трансгрессий.

Диапазон варьирования у линий по количеству эмбриогенных пыльников составил от 12,0 до 60,3 %. Более высокую способность к образованию каллуса и эмбриоидов, чем родительские сорта, проявили линии ДГ00-126, ДГ00-336 и ДГ00-547.

У этих генотипов, а также у линий ДГ00-125(149) и ДГ00-125(150) отмечена и существенно более высокая, чем у сортов, частота регенерации зеленых растений. Особый интерес пред-

ставляет линия ДГ00-126, у которой было получено более 60 % пыльников с новообразованиями, а выход зеленых растений превысил 22 %, в то время как у родительских форм гибридов соответствующие показатели были в пределах 35,5–36,7 и 1,35–2,37 %.

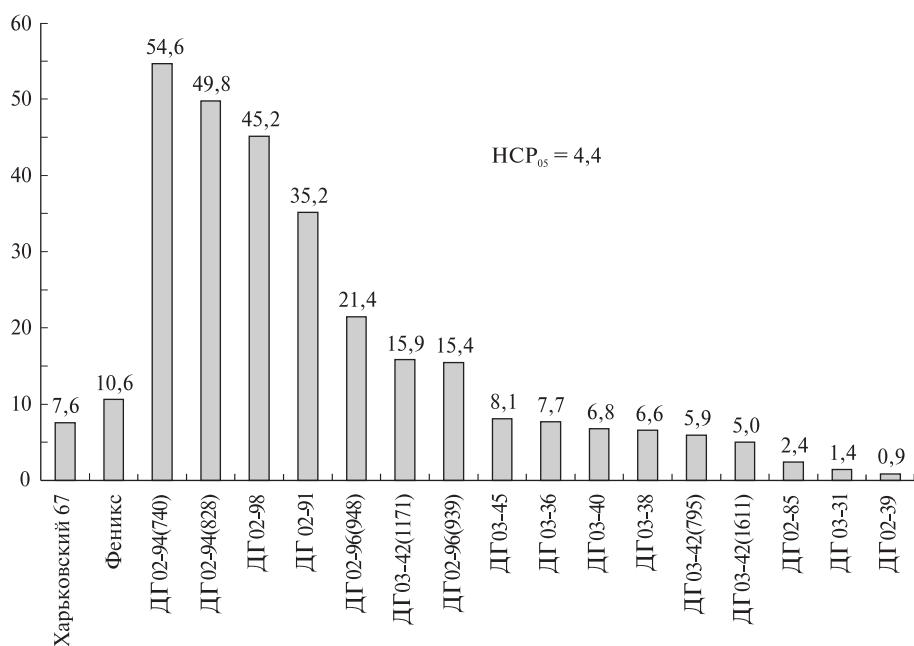
По показателю «количество пыльников с новообразованиями» четыре линии (ДГ00-342, ДГ00-285, ДГ125(149) и ДГ00-434) оказались менее отзывчивыми в культуре пыльников *in vitro* по сравнению с сортами.

Наследование признаков «количество пыльников с новообразованиями» и «частота регенерации растений» у ДГ-линий – производных гибридов сортов с низкой способностью к андрогенезу in vitro (опыт 3). Заключительным этапом исследований была сравнительная оценка способности к андрогенезу *in vitro* сортов ярового ячменя Харьковский 67, Феникс и 16 линий удвоенных гаплоидов, полученных в культуре пыльников их реципрокных гибридов. Как видно из данных, представленных на рис. 3, родительские сорта не имели существенных различий ни по количеству пыльников с новообразованиями, ни по частоте регенерации растений. Оценка достоверности различий по этим признакам с использованием t-критерия также подтвердила этот вывод ($t_{\text{факт.}} = 1,74$; $t_{\text{факт.}} = 1,00$; $t_{0,05} = 1,96$).

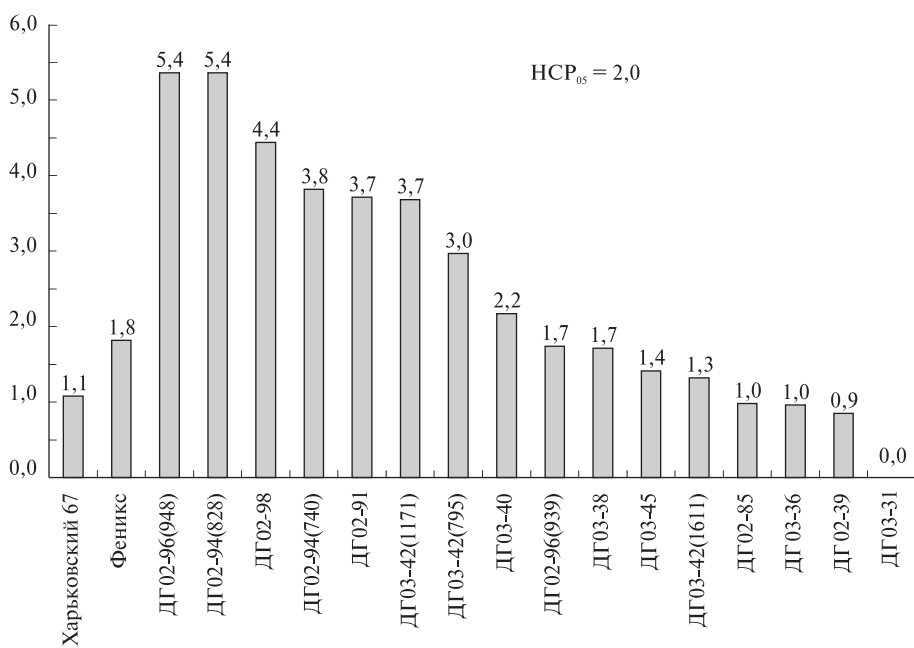
Сравнение количества пыльников с новообразованиями у сортов и линий показало, что часть линий, существенно не отличаясь от одного сорта, уступала другому. Исходя из этого, изученные линии были разделены на две группы.

Первая (рис. 3, а, правая часть диаграммы) включала девять линий, которые по количеству пыльников с новообразованиями либо были на уровне родительских сортов, либо уступили им. Вторая группа (рис. 3, а, левая часть диаграммы), состоявшая из семи линий, характеризовалась проявлением положительных трансгрессий.

Как и в двух первых опытах, в популяции удвоенных гаплоидов были выделены линии, у которых количество пыльников с новообразованиями было в несколько раз выше, чем у родительских сортов: ДГ02-94 (740) – 54,6 %, ДГ02-94(828) – 49,8 %, ДГ02-98 – 45,2 %, ДГ02-91 – 35,2 %, ДГ02-96(948) – 21,4 %.



a



b

Рис. 3. Количество эмбрионных пыльников (a) и зеленых растений-регенерантов (b) в культуре пыльников сортов ярового ячменя Харьковский 67, Феникс и линий удвоенных гаплоидов, полученных на основе их гибридов F₁. Обозначения те же, что и на рис.1

Что касается частоты регенерации зеленых растений, то по этому показателю только четыре линии достоверно превысили родительские сорта, а остальные существенно не отличались от них (рис. 3, б). Максимальную в пределах этого опыта способность к регенерации зеленых растений – 5,4 % – проявили линии ДГ02-94(828) и ДГ02-96(948).

В связи с наличием в анализируемой ДГ-популяции генотипов с высокой степенью трансгрессии заслуживают внимания данные о гетерозисе по признакам культурабельности, который проявился у гибридов F₁. В частности, в комбинации скрещивания Феникс × Харьковский 67 было выявлено 24,2 %, а в реципрочной комбинации – 20,4 % пыльников с новообразованиями, тогда как у сорта Феникс этот показатель был на уровне 4,3 %.

Выход зеленых растений у гибридов составил соответственно 1,9 и 1,5 %, а в среднем – 1,5 %, что было существенно выше ($t_{\text{факт.}} =$

$= 4,84; t_{0,01} = 2,56$), чем у сорта Феникс, у которого зеленые растения регенерировать не удалось. Сравнение с сортом Харьковский 67 не проводилось ввиду установленного ранее отсутствия различий между сортами по признакам культурабельности.

Анализируя экспериментальные данные, полученные в трех опытах (таблица), следует отметить, что среди родительских форм гибридов достоверные различия по показателям гаплопродукции имелись только у сортов Харьковский 67 и Харьковский 74. В то же время у части ДГ-линий независимо от их происхождения было отмечено многократное возрастание размаха варьирования как по количеству пыльников с новообразованиями, так и по частоте регенерации зеленых растений, свидетельствующее о возникновении новых комбинаций генов и их взаимодействии.

Известно, что вследствие гомозиготности и отсутствия доминирования в локусах единст-

Различия по андрогенной способности сортов ярового ячменя и линий удвоенных гаплоидов, полученных на основе их гибридов F₁

Гибридная комбинация	Количество ДГ-линий, шт.	Размах варьирования (R _{макс} –R _{мин}), %		НСР ₀₅ , %	Среднее, %		Количество ДГ-линий с трансгрессиями, шт.		
		между родительскими формами гибридов	между линиями удвоенных гаплоидов		родительские формы гибридов	ДГ-линии	положительными	отрицательными	
Количество пыльников с новообразованиями									
Харьковский 67 × Харьковский 74	13	11,09	28,40	4,20	7,19	16,44 *	6	0	
Харьковский 74 × Экзотик	15	1,03	48,22	5,65	35,60	36,11	3	4	
Харьковский 67 × Феникс	16	3,02	53,76	4,40	9,43	17,72 *	7	3	
Всего	44	–	–	–	–	–	16	7	
Частота регенерации зеленых растений									
Харьковский 67 × Харьковский 74	13	1,29	6,20	1,72	0,72	2,58 *	4	0	
Харьковский 74 × Экзотик	15	1,02	22,10	2,18	1,77	3,86 *	5	0	
Харьковский 67 × Феникс	16	0,74	5,36	1,97	1,53	2,54	4	0	
Всего	44	–	–	–	–	–	13	0	

* Различия между средним значением признаков родительских форм гибридов и ДГ-линий достоверны при P ≤ 0,01.

венно возможным типом неаллельного взаимодействия генов у гаплоидов и удвоенных гаплоидов является аддитивно × аддитивный эпистаз [21], о наличии которого судят по достоверности различий между средним значением признака у рекомбинантных ДГ-линий и родительских форм гибридов, а также по соотношению положительных и отрицательных трансгрессий [17].

Как видно из данных, представленных в таблице, ДГ-линии — производные реципрокных гибридов Харьковский 74 × Харьковский 67 и Харьковский 67 × Феникс по среднему значению количества пыльников с новообразованиями существенно превосходили сорта. В этих популяциях преобладали линии с положительными трансгрессиями по указанному признаку.

У ДГ-линий, полученных на основе реципрокных гибридов Харьковский 74 × Экзотик, средний показатель количества пыльников с новообразованиями (36,11 %) существенно не отличался от аналогичного показателя сортов (35,60 %), однако и в этой комбинации были получены как положительные, так и отрицательные трансгрессии. В целом же по трем комбинациям скрещивания 16 линий из 44, или 36,4 %, характеризовались положительными и 7, или 15,9 %, — отрицательными трансгрессиями по способности к образованию андрогенных структур.

Для признака частота регенерации зеленых растений имела место сходная тенденция к трансгрессивной сегрегации. В частности, при низком значении этого показателя у родительских форм гибридов, линии всех изученных ДГ-популяций характеризовались значительным размахом изменчивости.

По среднему значению частоты регенерации зеленых растений ДГ-линии превысили сорта в комбинациях скрещивания Харьковский 74 × Харьковский 67 и Харьковский 74 × Экзотик. Однако в последнем случае необходимо учитывать, что различия были обусловлены главным образом за счет очень высокой степени трансгрессии у некоторых линий. К их числу следует отнести такие генотипы, как ДГ00-126, ДГ00-125(149), ДГ00-125(150), ДГ00-547 и ДГ00-336, которые являются ценным материалом для изучения генетического контроля экспериментального андрогенеза *in vitro* у ячменя

и могут служить источниками андрогенной способности.

В целом же положительные трансгрессии по способности к регенерации зеленых растений были присущи 29,5 % линий при отсутствии отрицательных трансгрессий.

Заслуживает внимания тот факт, что по размаху изменчивости двух анализируемых признаков ДГ-линии на порядок превосходили не только родительские сорта, но и гибриды. Это свидетельствует о возникновении в мейозе F₁ гибридов уникальных комбинаций неаллельных генов с комплементарным эффектом, которые могут играть ключевую роль в детерминации высокой способности к андрогенезу *in vitro*.

О ведущей роли межгенных взаимодействий в трансгрессивном наследовании признаков культуранности свидетельствуют полученные нами данные по определению хромосомной локализации генов, контролирующих андрогенез *in vitro* [11]. Сходный характер изменчивости был установлен и в популяциях линий удвоенных гаплоидов кукурузы [22].

На основании результатов проведенных исследований и специфики анализируемого материала, представленного рекомбинантными гомозиготными линиями удвоенных гаплоидов, можно сделать заключение, что причиной трансгрессивной сегрегации по способности к индукции новообразований и регенерации растений в популяциях удвоенных гаплоидов является дисперсное распределение у родительских сортов генов, контролирующих морфогенез в культуре пыльников *in vitro*, и их удачное (положительные трансгрессии) или неудачное (отрицательные трансгрессии) сочетание в геноме линий.

Такой характер наследования способности к андрогенезу *in vitro* у ДГ-линий гибридного происхождения свидетельствует о детерминации андрогенной способности несколькими генами или QTL с различной хромосомной локализацией, что будет учтено нами при использовании этого растительного материала для проведения исследований по маркированию и картированию генов высокой способности к андрогенезу *in vitro* при помощи молекулярно-генетических маркеров.

Выводы. В популяциях линий удвоенных гаплоидов ярового ячменя, созданных на

основе межсортовых гибридов, независимо от степени контрастности родительских форм по признакам, характеризующим способность к образованию андрогенных структур и растений-регенерантов в культуре пыльников *in vitro*, установлено трансгрессивное наследование. Средняя частота положительных трансгрессий по количеству эмбриогенных пыльников и зеленых растений-регенерантов составила соответственно 36,4 и 29,5 %. Выделены ДГ-линии, которые в несколько раз превышают исходные сорта и гибриды по признакам культурабельности, что свидетельствует о существенной роли эффектов взаимодействия неаллельных генов в детерминации андрогенных свойств у ячменя.

E.V. Belinskaya

INHERITANCE OF CAPABILITY
TO ANDROGENESIS *IN VITRO*
IN SPRING BARLEY

Inheritance of capability to androgenic structure production and plant regeneration in *in vitro* anther culture in recombinant spring barley doubled haploid lines derived from reciprocal F₁ hybrids of three crosses including cultivars with contrast (high × low), high (high × high) and low (low × low) culture ability has been investigated. Common tendency to transgressive inheritance of androgenic response has been revealed. Data obtained show a predominant role of nonallelic gene interaction in the genetic control of androgenesis *in vitro* and their dispersed distribution among the parental forms of hybrids.

О.В. Білінська

УСПАДКУВАННЯ ЗДАТНОСТІ
ДО АНДРОГЕНЕЗУ *IN VITRO*
У ЯРОГО ЯЧМЕНЮ

Досліджено успадкування здатності до утворення андрогенних структур і рослин-регенерантів у культурі пиляків *in vitro* рекомбінантними лініями подвоєних гаплоїдів ярого ячменю, створеними на основі реципрокних гібридів F₁ від схрещування сортів з контрастною (висока × низька), високою (висока × висока) та низькою (низька × низька) культурабельністю. Виявлено загальну тенденцію до трансгресивного успадкування за ознаками «кількість пиляків з новоутвореннями» і «частота регенерації рослин». Одержані дані свідчать про істотну роль неалельної взаємодії генів у генетичному контролі андрогенезу *in vitro* і їх дисперсному розподілі у батьківських форм гібридів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Foster B.P., Powell W.* Haploidy in barley // Opportunities and problems in plant biotechnology / Eds W. Po-

well, J.M. Hillman. — Washington : Washington State Univ., 1998. — P. 99–115.

2. *Бочкарев А.Н.* Методологические основы реформирования сортоиспытания с учетом международных стандартов // Методологические основы формирования, ведения и использования коллекций генетических ресурсов растений : Тез. докл. Международ. симп. — Харьков, 1996. — С. 7.
3. *Prakash J., Giles K.L.* Induction and growth of androgenic haploids // Intern. Rev. Cytol. — 1987. — **107**. — P. 273–292.
4. *Clapham P.* Haploid *Hordeum* plants from anthers in vitro // Z. Pflanzenzücht. — 1973. — **69**. — P. 142–155.
5. *Foroughi-Wehr B., Friedt W., Wenzel G.* On the genetic improvement of androgenetic haploid formation in *Hordeum vulgare* L. // Theor. Appl. Genet. — 1982. — **62**. — P. 233–239.
6. *Manninen O.* Optimizing anther culture for barley breeding // Agricult. and Food Sci. Fin. — 1998. — **6**. — P. 389–398.
7. *Powell W.* Diallel analysis of barley anther culture response // Genome. — 1989. — **30**. — P. 101–109.
8. *Белинская Е.В., Наумова Л.Н., Манзюк В.Т.* Генотипические особенности индукции гаплоидов в культуре пыльников ячменя // Цитология и генетика. — 1993. — **27**, № 5. — С. 84–88.
9. *Dunwell J.M., Francis K.J., Powell W.* Anther culture of *Hordeum vulgare* L.: a genetic study of microspore callus production and differentiation // Theor. Appl. Genet. — 1987. — **74**. — P. 60–64.
10. *Hou L., Ulrich S.E., Kleinhofs A.* Inheritance of anther traits in barley // Crop Sci. — 1994. — **34**. — P. 1243–1247.
11. *Белинская Е.В., Терновская Т.К., Антонюк М.З.* Использование изоферментных маркеров для изучения генетического контроля андрогенеза *in vitro* у ячменя // Геном растений : Тез. докл. IV Междунар. конф. — Одесса, 2003. — С. 11.
12. *Manninen O.M.* Association between anther-culture response and molecular markers on chromosomes 2Н, 3Н and 4Н of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet. — 2000. — **100**. — P. 57–62.
13. *Sarrafi A.* Genetic control for embryo and haploid production and potential use of doubled haploid lines for QTLs in Cereals // Haploids in Higher Plants III: Abstr. Intern. Conf. — Vienna, 2006. — P. 28.
14. *Zivy M., Devaux P., Blaisonneau J. et al.* Segregation distortion and linkage studies in microspore-derived doubled-haploid lines of *Hordeum vulgare* L. // Theor. Appl. Genet. — 1992. — **83**. — P. 919–924.
15. *Белинская Е.В., Анцыферова О.В., Манзюк В.Т.* Генотипическая изменчивость ярового ячменя по способности к образованию гаплоидов в культуре пыльников *in vitro* // Геном растений : Тез. докл. IV Междунар. конф. — Одесса, 2003. — С. 48.

16. Попереля Ф.А., Асыка Ю.А. Методические указания по электрофорезу зеина кукурузы для определения процента гибридности семян F₁. – М.: ВАСХНИЛ, 1988. – 12 с.
17. Choo T.M. Doubled haploid for estimating of additive and epistatic variances in self-pollinating crops // Can. J. Genet. – 1980. – **22**. – P. 125–127.
18. Білинська О.В. Генотипові особливості індукції гаплоїдів ячменю (*H. vulgare* L.) методом культури пиляків *in vitro*: Автореф. дис... канд. біол. наук. – Харків, 1997. – 19 с.
19. Murashige T., Skoog F.A. A revised medium for growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. – 1962. – **15**. – P. 473–497.
20. Плохинский Н.А. Биометрия. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1964. – 367 с.
21. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика / Пер. с англ. В.М. Гиндилиса и Л.А. Животовского. – М.: Мир, 1985. – 463 с.
22. Murigneux A., Bentolila S., Hardy T., Baud S., Gutton C., Jullien H., Ben Tagar S., Freyssinet G., Beckert M. Genotypic variation of quantitative trait loci controlling *in vitro* androgenesis in maize // Genome. – 1994. – **37**. – P. 970–976.

Поступила 20.03.07