

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

ІЖБОЛДІН ОЛЕКСАНДР ОЛЕКСАНДРОВИЧ

УДК 631.95:633.11:575.21:575.22:574.24

ДИСЕРТАЦІЯ

**ЕКОГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ
ПРИ ДІЇ ГАММА-ПРОМЕНІВ**

Спеціальність 03.00.16 – екологія (сільськогосподарські науки)

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело
_____ О. О. Іжболдін

Науковий керівник: **Назаренко Микола Миколайович**, доктор
сільськогосподарських наук, професор

Дніпро – 2022

АНОТАЦІЯ

Іжболдін О. О. Екогенетична мінливість пшениці озимої при дії гамма-променів. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Дніпровський державний аграрно-економічний університет, Дніпро, 2022.

У дисертаційній роботі обґрунтовано можливості використання екогенетичної мінливості пшениці озимої під впливом гамма-променів для підвищення біорізноманіття її агроценозів на базі місцевих ресурсів з метою отримання стабільно функціонуючих високопродуктивних та якісних систем виробництва зерна. Виконано порівняння можливостей використання як вихідного матеріалу місцевих форм з ресурсами іншого еколого-географічного походження. Встановлено закономірності та шляхи застосування гамма-променів як екогенетичного чинника.

Метою роботи було дослідити еколого-генетичні основи створення високопродуктивних, якісних та стабільних агроценозів пшениці озимої шляхом підвищення біорізноманіття через індукцію гамма-променями на базі місцевого (локального) сортового матеріалу.

За результатами наукових досліджень на різних рівнях організації агроценозів зернових культур вперше показано зв'язок між мінливістю на рівні клітини та результатами для рослинного організму загалом з позиції мінливості за ознаками; визначено особливості депресії для сортів місцевої (локальної) селекції з метою встановлення можливості їх використання як вихідних форм при дії гамма-променів; встановлено доцільність використання місцевих сортових ресурсів для підвищення штучного біорізноманіття за параметрами загальної мінливості та стабільності в межах мутаційного процесу; визначено особливості створення нових рослинних форм залежно від модельних ознак та генотипових особливостей; досліджено в порівнянні місцевий та провідний європейський матеріал з позиції формування стабільних високопродуктивних та якісних агроценозів озимих зернових культур в умовах зміни клімату;

встановлено ключові ознаки, що піддаються поліпшенню через мутаційній процес під впливом гамма-променів; визначено механізми формування основних господарськоцінних ознак пшениці м'якої та особливості зміни в реалізації при мутаційних процесах; удосконалено метод моніторингу мутагенної активності шляхом визначення хромосомних аберацій, моделювання мутагенної депресії в першому поколінні при дії неспецифічних генетично-активних чинників, методи застосування гамма-променів для отримання перспективних корисних форм з успадкуванням здобутих змін, способи підвищення формотворчого процесу в разі використання місцевого матеріалу; набули подальшого розвитку методики використання помірних доз гамма-променів залежно від генотипу вихідної форми, способи оцінювання ефективності застосування фізичних мутагенів у контексті адекватного вихідного матеріалу, методи оцінки продуктивності та якості зерна пшениці озимої.

На основі здобутих результатів досліджень встановлено ефективність використання місцевих форм як вихідного матеріалу для індукції штучного біорізноманіття під впливом гамма-променів. Показано ефективність використання чинника в помірних дозах, підвищення ефективності прогнозування наслідків штучного мутаційного процесу в системі генотип-мутаген. Моніторинговими параметрами за ступенем мутагенної депресії у першому поколінні рослин сортів, що отримали мутагенну дію, були: показники онтогенезу рослин (схожість, віддалена загибель), фертильність-стерильність пилку та окремі елементи структури врожайності (висота рослин, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен). Генотиповою особливістю місцевих сортів виявилася досить висока чутливість до дії гамма-променів. Відповідно це показник їх фундаментальної особливості за дії гамма-променями (для отримання високого рівня мутаційної активності в майбутньому та позначає можливий високий рівень мутабільності за частотою та спектром подальших змін. Ці генотипи є перспективними за проявом депресії в першому поколінні. Важливими параметрами мінливості на рівні

клітинного апарату є загальна частота хромосомних аберацій, частота мостів, частота комплексних перебудов. Співвідношення фрагментів до мостів відповідає стандартним закономірностям, що властиві для гамма-променів. Використання місцевого матеріалу як вихідного для мутаційного поліпшення ефективно з огляду на отримання високоінтенсивних низькорослих та напівкарликових форм, з довгим озерним головним колосом та восковою поволокою.

Ідентифіковані ключові ознаки – як з огляду на оцінку ефективності мутаційного процесу в популяціях зернових культур, так і для створення нових форм з поліпшеними якостями. Висока ймовірність змін при широкому діапазоні доз можливо отримати за дії на ключові для архітектури рослини ознаки. Ключовими ознаками мутаційної мінливості пшениці озимої з огляду на коректну оцінку популяції, що отримала дію гамма-променями, були висота стебла, наявність воскової поволоки, строки стиглості. Інші варіанти змін корисних ознак є середньо- та низькоймовірними.

Для мутаційного процесу модельними є такі показники, як високе стебло, низьке стебло, напівкарлик, інтенсивна воскова поволока, слаба воскова поволока, остистий колос, безостий колос, довгий колос, крупний колос, стерильність, пізньостиглість, ранньостиглість, кущистість, продуктивність, спельтоїдний колос. Рівень мінливості є більш надійним та комплексним показником для оцінки ефективності поєднання генотипу вихідного матеріалу та дози гамма-променів.

На основі випробування матеріалу виділено нові вихідні форми із сортів іноземної селекції, що в перспективі здатні утворювати високопродуктивні та якісні агроценози; виокремлено ознаки, вплив на які є ефективним через мутаційний процес у програмах з поліпшення для регіонального використання; ідентифіковано також ознаки, подальше поліпшення/наявність яких не є необхідним в умовах зміни клімату. Оптимальним для підвищення зернової продуктивності та якості є використання доз гамма-променів у діапазоні 100–

150 Гр, але успішність і в цьому випадку залежить від якості вихідного матеріалу.

Отримано врожайні мутантні лінії пшениці м'якої озимої з високими або задовільними якостями зерна, які можна застосувати як вихідний матеріал для індукції біорізноманіття або безпосередньо як базис для створення нових стабільних високопродуктивних агроценозів з більш повноцінними харчовими та технологічними якостями, що здатні забезпечувати необхідний рівень споживання при зниженні антропогенного тиску. Сорти Gallixe, Ghayta, Courtiot, Співанка є найбільш перспективними як для використання при формуванні сталих високопродуктивних та якісних агроценозів пшениці озимої в умовах півночі Степу України, так і як вихідні форми. Частково (за окремими параметрами для поліпшення) заслуговують на увагу сорти Комерційна, Гео, Gallixe та Renan. За комплексом врожайних та якісних ознак можна рекомендувати лінії 123, 152, 179, 181, 262, частково лінії 179 та 213. Усі лінії, крім 213, належать до інтенсивного типу. Мутаційний процес з огляду на підвищення зернової продуктивності є ефективним через вплив на такі ознаки, як висота рослини, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, співвідношення складових компонентів запасних білків зерна. У зв'язку зі змінами локальних кліматичних умов такі ознаки, як ранньостиглість та зимостійкість не надають необхідних переваг з позиції реалізації продуктивного потенціалу агроценозів озимих зернових і не вимагають наявності / подальшого поліпшення.

Ключові слова: пшениця м'яка озима, гамма-промені, формотворча дія, врожайність, якість зерна, локальні генетичні ресурси.

ABSTRACT

Izboldin O.O. M.M. Ecogenetic variability of winter wheat under the gamma rays action. – Qualification science work on manuscript rules.

Dissertation for the degree of Candidate of Agricultural Sciences by specialty – 03.00.16 – ecology. – Dnipro State Agrarian and Economic university, Dnipro, 2022.

Dissertation is devoted to the possibilities of using ecogenetic variability under the influence of gamma-rays to increase the biodiversity of winter wheat agroecosystems on the basis of local resources to obtain stable high-grain-productive and high-quality systems. Regularities and ways of using-gamma rays as an ecogenetic factor are established.

The aim of the work was to investigate the ecological and genetic bases of creating high-productive and quality stable agroecosystems of winter wheat by increasing biodiversity through gamma-rays induction based on regional (local) varieties material.

According to the results of scientific research at different levels of the organization of agroecosystems of cereals for the first time showed the relationship between variability at the cellular level and the consequences for the plant organism as a whole in terms of variability in characteristics; determined traits of depression for varieties of regional (local) breeding for the possibility of their use as source forms under the action of gamma rays; establishing the prospects for the use of local resources to increase artificial biodiversity in terms of total variability and stability in the mutation process; identified features of the emergence of new plant forms depending on model traits and genotypic features; the comparison of local and leading European material from the point of view of formation of stable high-yielding and high-quality agroecosystems of winter grain in the conditions of climate change is investigated; inserted key parameters that can be improved due to the mutation process for gamma rays; the mechanisms of formation of the basic economic and valuable traits of bread wheat and features of change in realization at mutational processes are defined; improved method of monitoring mutagenic activity by

determining chromosomal aberrations, modeling mutagenic depression in the first generation under the influence of non-specific genetically active factors, methods of using gamma-rays to obtain promising useful forms with inherited changes, ways to improve the formation process using local material; received further development of methods for using moderate doses of gamma-rays depending on the genotype of the original form, methods for evaluating the effectiveness of physical mutagens in the context of adequate source material, methods for assessing productivity and grain quality of winter wheat.

Based on the results obtained during the research, the effectiveness of local forms as a source material for the induction of artificial biodiversity through the action of gamma-rays has been established. The effectiveness of the factor in moderate doses is shown. Increase the efficiency of predicting the consequences of the artificial mutation process in the genotype-mutagen system. Monitoring parameters for the degree of mutagenic depression in the first generation of plants of mutant varieties were: indicators of plant ontogenesis (germination, survival), pollen fertility and individual elements of yield structure (plant height, head weight, grain weight from the plant, the weight of thousands of grains). The genotypic feature of local varieties was quite sensitive to gamma-rays. Accordingly, this is an indicator of their fundamental feature when exposed to gamma rays to obtain a high level of mutational activity in the future and indicates a possible high level of mutability promising for the manifestation of depression in the first generation. Significant parameters of variability at the level of the cellular apparatus are the total frequency of chromosomal aberrations, the frequency of bridges, the frequency of complex rearrangements. The ratio of fragments to bridges corresponds to the standard laws inherent in gamma-rays. The use of local material as a source for mutational improvement is effective given the production of high-intensity low-growing and semi-dwarf forms, with a long lake spike, and wax coating.

Key traits have been identified both in terms of assessing the effectiveness of the mutation process in cereal populations and to create new forms with improved qualities. A high probability of change at a wide range of doses can be expected to be

obtained by acting on key features for the architecture of the plant. The key parameters in the mutational variability of winter wheat, given the correct assessment of the population exposed to gamma-rays were signs of the height of the stem presence of wax coating, maturity. Other variants of changes in useful traits are medium and low probability.

For the mutation process, the following base indicators are model: high stem, low stem, semi-dwarf, intense wax coating, weak wax coating, spiny ear, awnless spike, long ear, large ear, sterility, late ripening, earliness, bushy products, bushiness. The level of variability is a more reliable and comprehensive indicator for assessing the effectiveness of combining the genotype of the source material and the dose of gamma rays.

Based on material testing, new source forms from varieties of foreign selection that are able to form high-yielding and high-quality agrocenoses in the future have been identified. which are not necessary in the context of climate change. Optimal to increase grain productivity and quality is the use of doses of gamma rays in the range of 100–150 Gy, but the success in this case also depends on the quality of the source material.

Yielding mutant lines of bread winter wheat with high or satisfactory grain qualities have been obtained, which can be used as a starting material for biodiversity induction, or directly as a basis for new stable high-yielding agrocenoses for more complete nutritional and technological qualities capable of providing the required level of consumption. when reducing anthropogenic pressure. Varieties Gallixe, Ghayta, Courtiot, Spivanka are the most promising for use in the formation of sustainable high-yielding and high-quality agrocenoses of winter wheat in the north steppe of Ukraine and as source forms. Partly (according to certain parameters for improvement) varieties Commerciyna Geo, Gallixe and Renan deserve for attention. Lines 123, 152, 179, 181, 262, partially lines 179 and 213 can be recommended for the complex of yield and quality characteristics. All lines except 213 belong to the intensive type. The mutation process due to the increase in grain productivity is effective due to the impact on such traits as plant height, weight of grain from the

main spike, weight of grain from the plant, the ratio of the constituent components of grain storage proteins. Due to changes in local climatic conditions, such traits as earliness and winter resistance do not provide the necessary advantages in terms of realizing the productive potential of winter cereal agrocenoses and do not require availability/further improvement.

Keywords: bread winter wheat, gamma-rays, formation action, yield, grain quality, local genetic sources.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в наукових фахових виданнях, що входять до міжнародних наукометричних баз даних Scopus та Web of Science:

1. Nazarenko M., Semenchenko O., **Izboldin O.**, Hladkikh Y. French winter wheat varieties under ukrainian north steppe condition. *Agriculture and Forestry*. 2021. Vol. 67 (2). P. 89–102. Режим доступу DOI: 10.17707/AgricultForest.67.2.07 (Scopus) (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*).

Статті в наукових фахових виданнях України:

2. Іжболдін О. О. Особливості мутагенної депресії при дії гамма-променів на прикладі пшениці м'якої озимої. *Аграрні інновації*. 2021. № 10. С. 51–57.

3. **Іжболдін О. О.**, Лихолат Т. Ю. Цитогенетична мінливість у пшениці озимої (*Triticum aestivum* L) за дії гамма-променів. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2021. № 5 (93). Режим доступу: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2021.05.005/13921>. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*)

4. Іжболдін О. О. Частота та рівень мінливості пшениці озимої при дії гамма-променів. *Таврійський науковий вісник*. Серія: Сільськогосподарські науки. 2021. № 122. С. 27–33.

5. Іжболдін О. О. Спектр мутаційних змін у пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.) при дії гамма-променів. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2021. № 4. С. 36–43.

Тези наукових доповідей:

6. Назаренко М. М., **Іжболдін О. О.** Удосконалення мутаційної селекції пшениці озимої. *Актуальні питання сучасних технологій вирощування сільськогосподарських культур в умовах змін клімату* : зб. наук. пр. Всеукр. наук.-практ. конф. (15–16 червня 2017 р., м. Кам'янець-Подільський). Тернопіль : Крок, 2017. С. 208–211. (*Особистий внесок: виконання*

експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).

7. Nazarenko M., **Izhboldin O.**, Stankevych S., Sumiatina O. French winter wheat varieties grain quality under North Ukrainian Steppe conditions. *Матеріали Міжнародної науково-практ. конф., присвяченої 100-річчю з дня народження д-ра біол. наук, проф. Б. М. Литвинова* (м. Харків, 21–22 жовтня 2021 р.). Харків : Вид-во Іванченка І. С., 2021. Р. 122–124. (Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті).

8. Nazarenko M., **Izhboldin O.**, Stankevych S. Winter wheat variability by grain productivity and quality under local conditions of Ukrainian North Steppe. *2nd international multidisciplinary conference for young researchers «Sustainable Development Trends and Challenges under COVID-19»*. Sumy, 2021. Р. 16. (Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті).

9. **Іжболдін О. О.**, Пащенко Н. О. Депресія у пшениці озимої при дії гамма-променів. *Матеріали V Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»*. Дніпро, 2020. С. 217–219. (Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).

10. **Іжболдін О. О.**, Пащенко Н. О. Цитологічні порушення як індикатор дії гамма-променів. *Матеріали IV Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»*. Дніпро, 2019. С. 299–300. (Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ.....	14
ВСТУП.....	15
РОЗДІЛ 1. ЕКОГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ЯК ДЖЕРЕЛО ДЛЯ ПІДВИЩЕННЯ СТАБІЛЬНОГО ЗРОСТАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЯКОСТІ АГРОЦЕНОЗІВ.....	22
1.1. Історичний аспект екологічної генетики	22
1.2. Екогенетичні системи у відтворенні стабільних агроценозів.....	27
1.3. Перспективні можливості синтезу екологічних та генетичних підходів	34
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	41
2.1. Характеристика об'єкта досліджень	41
2.2. Гамма-промені, особливості їх застосування та функціональні відмінності	43
2.3. Умови виконання досліджень	44
2.4. Методика цитогенетичного аналізу.....	51
2.5. Методики виявлення та обліків мутацій	52
РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ ГАММА-ПРОМЕНІВ НА ОНТОГЕНЕЗ РОСЛИН ПЕРШОГО ПОКОЛІННЯ.....	58
РОЗДІЛ 4. ДІЯ ГАММА-ПРОМЕНІВ НА ХРОМОСОМНИЙ АПАРАТ КЛІТИНИ	87
РОЗДІЛ 5. СПАДКОВА МІНЛИВІСТЬ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ТА ЇЇ ОЦІНКА. КЛАСИФІКАЦІЯ ЗМІН	97
5.1. Рівень мінливості у поколіннях $M_2 - M_3$	97
5.2. Спектр спадкових змін у поколіннях $M_2 - M_3$	104
РОЗДІЛ 6. ОЦІНКА ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЯКОСТІ АГРОЦЕНОЗІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ.....	123
ВИСНОВКИ.....	144

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ.....	146
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	147
ДОДАТКИ.....	170

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ

ГТК – гідротермічний коефіцієнт

ДДАЕУ – Дніпровський державний аграрно-економічний університет

ДУ ІЗК НААН України – Державна Установа «Інститут зернових культур» НААН України

ІНРА (INRA) – Національний інститут досліджень в агрономії (Франція)

ННЦ – навчально-науковий центр

МТЗ – маса тисячі зерен

ВСТУП

Актуальність теми. Інтердисциплінарні дослідження щодо відношень агроєкосистем через пізнання генетично зумовлених процесів, зокрема індукування біорізноманіття та збереження його на відповідному рівні для підвищення потенційної здатності агроценозів культурних рослин, дозволяють перейти до регулювання процесів продуктивності та формування якості на принципово новому рівні регуляції генетичних аспектів взаємодії організмів, а також зміни організму під впливом екогенетичних чинників: досліджуючи взаємодію генетичних процесів та екологічних відношень [30, 140, 156].

Проблема реалізації генетичного потенціалу сучасних сільськогосподарських культур привела до необхідності врахування особливостей існування рослини у взаємодії між генотипом та чинниками навколишнього середовища, враховуючи контекст взаємодії, її складність, особливості адаптивної реакції, що зумовлені генетично. Лише таким чином зараз можливо ефективно підвищувати загальну продуктивність, технологічні якості отриманої з агроценозів продукції, істотно не зашкоджуючи її відносній стабільності, а іноді навіть підвищуючи її [19, 27].

Мутагенна дія екогенетичного чинника забезпечує необхідний рівень мінливості, завдяки чому на демекологічному рівні спостерігається поступовий розвиток ценозів за рахунок зміни цієї генетичної складової з дослідження впливу на різних рівнях – від рослинної клітини до мутантної популяції і в цілому [1].

Мутаген за такого підходу розглядається одночасно як генетичний та екологічний чинник, що приводить до розширення можливостей використання норми реакції організму, його адаптивних здібностей, рівня мінливості та регулювання адаптивної відповіді на рівні геному.

Застосування підходів екологічної генетики дозволяє ідентифікувати генетично-активні чинники середовища, визначити механізми підвищення мутаційної мінливості та можливості регуляції цих механізмів, дослідити

конкретні особливості формування адаптивної відповіді на різних рівнях організації агроценозу сільськогосподарської культури [89].

Прикладним аспектом вивчення екогенетичних особливостей є проблематика регіонів з підвищеним антропогенним навантаженням, дослідження особливостей спонтанної мінливості, удосконалення методик виявлення та використання спадкових змін, встановлення механізмів залишкової та надлишкової дії генетично-активних чинників різної природи, виявлення оптимальної кількості екогенетичного чинника для створення стабільного високопродуктивного рослинного організму із заданими параметрами якості продукції, можливості використання природних механізмів регуляції через біорізноманіття для стабілізації агроценозів та зниження ролі антропогенних дотацій [1, 20, 190].

Пошук можливостей для адаптації класичних методик використання мутагенної дії в реаліях обмежень сьогодення, усунення негативних особливостей відповідної активності у вигляді депресивних наслідків або повноцінне урахування їх в програмах з генетичного поліпшення пшениці озимої, регуляція взаємодії в рамках використання конкретної антропічної системи та необхідності максимального залучення місцевих ресурсів для підвищення стабільності отриманого результату – усе це є основним проблемними напрямками, які повинна вирішувати сучасна екологічна генетика. Такий підхід з інтенсифікації біорізноманіття злакових культур через використання мутаційного процесу є актуальним для розділів агроекології, генетики та селекції та дозволяє на різних рівнях організації живого організму керувати варіативністю агроценозів та окремих його компонентів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана на кафедрі рослинництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету в рамках наукових тем: «Особливості генетичної активності мутагенних чинників на прикладі пшениці м'якої озимої» (номер державної реєстрації 0115U007017), «Виявлення генетичних ресурсів для селекції пшениці м'якої озимої на якість зерна» (номер

державної реєстрації 0115U007016), «Організаційно-економічні та агроекологічні основи виробництва органічної продукції» (МОН України, номер державної реєстрації 0116U007413).

Мета і завдання дослідження. Дослідити еколого-генетичні основи створення високопродуктивних та якість стабільних агроценозів пшениці озимої шляхом підвищення біорізноманіття через індукцію гамма-променями на базі місцевого (локального) сортового матеріалу.

Для досягнення цієї мети вирішувалися такі *завдання*:

- показати обмеження в отриманні мутантного матеріалу через вплив гамма-опромінення на прикладі першого покоління сортів місцевої селекції;
- ідентифікувати факт дії та визначити його особливості на клітинному рівні в отриманому матеріалі та пояснити наслідки для організму в цілому;
- показати межі мінливості за цінними ознаками та виявити шляхи її використання для індукції біорізноманіття в агроценозах зернових культур;
- виявити межі та специфічність ефективності дії гамма-променів стосовно основних ознак;
- показати можливості створення стабільних високоврожайних та якісних агроценозів пшениці озимої на базі біорізноманіття місцевого та іноземного матеріалу.

Об'єкт дослідження – екогенетична мінливість пшениці м'якої озимої місцевих сортів при дії гамма-променів у контексті підвищення біорізноманіття за цінними ознаками.

Предмет дослідження – показники екогенетичної мінливості на рівні організму (схожість, виживання, елементи структури), клітинному рівні (частота та спектр хромосомних перебудов), частоти хромосомних аберацій у першому поколінні після дії гамма-променів широкого спектру доз, рівень мінливості після дії в наступних поколіннях та його успадкування, створення нових господарськоцінних ліній за всіма показниками врожайності та якості

зерна, можливості використання мінливості та стабільності вихідного матеріалу різного еколого-географічного походження.

Методи дослідження – гамма-опромінення сухого дозрілого насіння сортів місцевої селекції, вивчення частоти й спектру мутацій в поколіннях M_2 – M_5 ; польовий дослід, біометричні розрахунки, фізико-хімічні аналізи (закладання польового дослідження, облік врожайності, аналіз її структури, аналіз вмісту білка та компонентів запасних білків зерна в поколіннях M_3 – M_5 , вихідних форм з виявленням цінних мутантних ліній та перспективного вихідного матеріалу); цитологічний (анафазний метод), статистичні (оцінка суттєвої різниці середніх значень вибірок за t-критерієм та F-критерієм, кластерний та дисперсійний аналіз).

Наукова новизна одержаних результатів. За результатами наукових досліджень на різних рівнях організації агроценозів зернових культур *вперше*:

- показано зв'язок між мінливістю на рівні клітини та наслідками для рослинного організму в цілому з точки зору мінливості за ознаками;
- визначено особливості депресії для сортів місцевої (локальної) селекції з метою виявлення можливості їх використання як вихідних форм при дії гамма-променів;
- встановлено перспективність використання місцевих ресурсів для підвищення штучного біорізноманіття за параметрами загальної мінливості та стабільності в рамках мутаційного процесу;
- визначено особливості виникнення нових рослинних форм залежно від модельних ознак та генотипових особливостей;
- досліджено в порівнянні з місцевим провідний європейський матеріал в аспекті формування стабільних високопродуктивних та якісних агроценозів озимих зернових в умовах зміни клімату;
- встановлено ключові ознаки, що піддаються поліпшенню через мутаційний процес під впливом гамма-променів;
- визначено механізми формування основних господарськоцінних

ознак пшениці м'якої та особливості зміни в реалізації при мутаційних процесах;

удосконалено:

- метод моніторингу мутагенної активності шляхом визначення хромосомних аберацій;
- моделювання мутагенної депресії в першому поколінні при дії неспецифічних генетично-активних чинників;
- методи застосування гамма-променів для отримання перспективних корисних форм з успадкуванням отриманих змін;
- способи підвищення формотворчого процесу в разі використання місцевого матеріалу;

набули подальшого розвитку:

- методики використання помірних доз гамма-променів залежно від генотипу вихідної форми;
- способи оцінювання ефективності застосування фізичних мутагенів у контексті адекватного вихідного матеріалу;
- методи оцінки продуктивності та якості зерна пшениці озимої.

Практичне значення одержаних результатів. На основі здобутих у ході досліджень результатів встановлено ефективність використання місцевих форм як вихідного матеріалу для індукції штучного біорізноманіття під впливом гамма-променів. Показано ефективність використання чинника в помірних дозах, підвищення ефективності прогнозування наслідків штучного мутаційного процесу в системі генотип-мутаген. Ідентифіковані ключові ознаки – як з огляду на оцінку ефективності мутаційного процесу в популяціях зернових культур, так і для створення нових форм з поліпшеними показниками. Виділено на основі випробування матеріал нових вихідних форм із сортів іноземної селекції, що в перспективі здатні утворювати високопродуктивні та якісні агроценози, виділені ознаки, вплив на які є ефективним через мутаційний процес у програмах з поліпшення для регіонального використання,

ідентифіковано також ознаки, подальше поліпшення/наявність яких не є необхідним в умовах зміни клімату.

Отримано врожайні мутантні лінії пшениці м'якої озимої з високими або задовільними якостями зерна, які можна застосувати як вихідний матеріал для індукції біорізноманіття або безпосередньо як базис для створення нових стабільних високопродуктивних агроценозів з більш повноцінними харчовими та технологічними якостями, що здатні забезпечувати необхідний рівень споживання при зниженні антропогенного впливу.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувача. Визначення напряму, формулювання гіпотези, розробка програми досліджень, планування схеми експерименту та вибір методик виконано автором особисто. Експериментальні польові та лабораторні дослідження, обробка даних, узагальнення та інтерпретація отриманих результатів проведені самостійно здобувачем або за його безпосередньої участі спільно зі співробітниками Дніпровського державного аграрно-економічного університету (ДДАЕУ).

Апробація результатів дисертації. Основні положення та результати дисертаційного дослідження обговорювалися на: всеукраїнській науково-практичній конференції «Актуальні питання сучасних технологій вирощування сільськогосподарських культур в умовах змін клімату» (15–16 червня 2017 р., м. Кам'янець-Подільський); міжнародній науково-практичній конференції, присвяченій 100-річчю з дня народження доктора біологічних наук, професора Б. М. Литвинова (м. Харків, 21–22 жовтня 2021 р.); 2nd international multidisciplinary conference for young researchers «Sustainable Development Trends and Challenges under COVID-19» (Sumy, 2021); V Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур» (Дніпро, 2020 р.); IV Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження

ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур» (Дніпро, 2019 р.).

Матеріали дисертації також доповідалися на щорічних конференціях професорсько-викладацького складу кафедри рослинництва ДДАЕУ, агрономічного факультету ДДАЕУ, на семінарах у ДУ «Інститут зернових культур» НААН України, Дніпровському державному аграрно-економічному університеті, виставок ДДАЕУ, ДУ ІЗК НААН України.

Публікації. Результати дисертаційного дослідження опубліковано в 5 наукових працях, зокрема 4 статті в наукових фахових виданнях України, 1 стаття в наукових періодичних виданнях, внесених до міжнародних наукометричних баз даних Scopus та Web of Science, 5 тезах доповідей конференцій та методичних рекомендаціях.

Структура дисертації. Загальний обсяг дисертаційної роботи – 176 сторінок, у т.ч. основного тексту – 146. Робота ілюстрована 36 таблицями, 12 рисунками і складається зі вступу, 6 розділів, висновків, рекомендацій виробництву, списку використаних джерел, який налічує 229 найменувань, з них 159 – латиницею, та 3 додатки.

РОЗДІЛ 1

ЕКОГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ЯК ДЖЕРЕЛО ДЛЯ ПІДВИЩЕННЯ СТАБІЛЬНОГО ЗРОСТАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЯКОСТІ АГРОЦЕНОЗІВ

1.1. Історичний аспект екологічної генетики

Уперше наукове дослідження та обґрунтування мутаційних процесів у рослин виконав відомий вчений та фундатор теорії мутагенезу Уго де Фріза. Він же впровадив сам термін мутація, описавши мутації як спадкові зміни, не зумовлені рекомбіногенезом [220, 221]. Малася на увазі масштабність викликаних змін, що значно переважала поступові зміни під час мікроеволюційного розвитку. Таке явище вважалося тоді нерегулярним та ідентифікувалося лише візуально, на основі спостереження на рівні феному.

Явище мутації, як правило, пов'язано зі змінами структури ДНК. На нинішньому рівні уявлення основною причиною спонтанного мутагенезу є похибки при репарації та мобільність геному культурної рослини. Інші причини мають рідкісний, малоймовірний характер [147].

Наукове обґрунтування мутаційного процесу як класичного для регулярного поліпшення рослин знаходимо у фундаментальній праці «Mutationszichtung» [110], яка була видана в 1944 р. і стосувалася підвищення продуктивності сортів та гібридів через застосування штучних мутагенних чинників, насамперед фізичної природи, поряд з більш традиційними на той час методами гібридизації та необхідності впровадження спеціальних селекційних досліджень на базі радіобіологічних проєктів.

Основними стадіями використання опромінення різної природи (зокрема, гамма-променів як найбільш ефективного мутагену для отримання господарськоцінних форм) як джерела корисної мінливості можна визначити такі:

Початок 1900-х – Гуго де Фріз запропонував використання радіації для впровадження мутацій у господарськоцінних рослин та надав цьому майбутньому напрямку теоретичне обґрунтування [220].

1927 – отримано перші мутації при застосуванні радіації в рослин [111]. У роботах з модельними об'єктами наведено докази мутагенної активності рентгенівського опромінення як першого регулярно застосованого джерела опромінення [161].

1928 – перші культурні рослини (люпин з великим насінням) – радіомутанти в практичному використанні [155, 196].

1930-ті роки – радіація широко застосовується в практичній селекції. Як правило, матеріал отримано в ході радіобіологічних досліджень, переважно з використанням рентгенівського опромінення. Починаються вітчизняні програми з використання фізичних мутагенів (Одеса) [121].

1936 – перша реєстрація сорту тютюну, отриманого при дії рентгенівського проміння [120].

1942 – перший радіомутант злакових культур (ячмінь, отримано в США) [109].

1949 – перші дослідження з гамма-опроміненням; як джерело використовують ізотоп Co_{60} (як найбільш доступне джерело гамма-променів з тривалим періодом напіврозпаду), початок регулярних вітчизняних програм з радіомутагенезу [194].

1964 – створення міжнародного відділу з мутагенезу ФАО – МАГАТЕ для регулярного використання атомної енергетики та споріднених технік у генетиці, селекції та виробництві продуктів харчування; започаткування світових програм з мутаційної селекції основних сільськогосподарських культур; початок програм для розвитку селекційно-генетичних та радіобіологічних досліджень для країн третього світу, переважно стосовно рису, бавовни, ячменю, овочевих культур [74].

2000–2009 – впровадження гамма-променів для генетичного дослідження мутаційного процесу (методів ДНК-ідентифікації TILLING та в програмах з

реверсивної генетики), створення міжнародної бази для реєстрації ліній та сортів, отриманих за допомогою експериментального мутагенезу [1, 155].

Отриманий мутантний матеріал можна класифікувати згідно з міжнародною системою на три групи: гібридний матеріал, що отримав під час проведення гібридизації мутагенну дію в тій чи іншій формі (тобто мутантна дія підсилила рекомбінантний процес та відіграла синергетичну роль) – мутантно-рекомбінатні сорти; генотипи, отримані від схрещування мутантних форм або якщо лише один з компонентів має мутантне походження – так звані гібридо-мутантні популяції, що відіграли особливу роль під час «зеленої революції»; безпосередньо популяції лінійного матеріалу, що отримали мутагенну дію, – не принципово, що було її суб'єктом та яка природа мутагенного чинника в аспекті саме класифікації [155].

Еколого-генетичний підхід у експериментальному мутагенезі починається з комплексних досліджень: передусім реєстрація радіобіологічних ефектів дії мутагенного чинника, потім ідентифікація конкретного ДНК-порушення на молекулярному рівні, визначення зв'язку фенологічної варіативності з конкретними змінами в ДНК, пошук варіацій отриманої зміни та ідентифікація меж варіативності в прояві зміненої ознаки – групи ознак. Сучасний розвиток екологічної генетики як дисципліни пов'язаний переважно саме із цими дослідженнями [42, 188].

Пік в активності класичної мутаційної селекції припадає на період 60-х – початку 90-х років 20-го століття. У той самий час було створено максимальну кількість мутантних сортів, що активно використовувалися в сільському господарстві. У зв'язку з більш активним використанням генетичної трансформації та методів безпосередньої маніпуляції геномом мутаційний процес відійшов на другий план, а інтенсивність відповідних досліджень суттєво зменшилась. Підхід з доборою та оцінкою отриманого матеріалу лише на рівні фенотипу або із застосуванням лише біохімічних методів аналізу отриманої популяції став вважатися дещо застарілим та не завжди науково обґрунтованим [122, 214].

Початок нашого століття ознаменувався синтезом використання мутаційного процесу в поліпшенні рослин через застосування методів зворотної генетики, яка вимагає великих популяцій з високою індукованою генетичною мінливістю, щоб отримати необхідні обсяги для аналізу даних з великою кількістю молекулярних варіантів змін кожного фрагмента ДНК та ДНК-асоціацій. Розуміння генетичних основ виникнення мутацій (через трансформацію та спадкові зміни в ДНК) перетворило індукцію біорізноманіття з методу випадкового отримання можливих корисних змін на точну методику [101].

Ключовою ознакою для успіху «зеленої революції», що й зумовило кардинальний успіх мутаційної селекції, була короткостебловість, що мала мутаційну природу (Норін 10, Краснодарський карлик). Завдяки цій ознаці формувався принципово новий за архітектурою пагону сортотип, що забезпечував зниження вегетативної маси на користь зерна [41].

Такі суттєві зміни зіграли ключову роль у створенні оптимальної структури пагону пшениці за співвідношенням вегетативної та генеративної частин та створенні таким чином агроценозів з урожайністю на 40–60 % вищою за попередню. Такий тип змін є достатньо високоймовірним, за частотою отримання йому надається третє місце серед візуальних змін, що, як правило, й ідентифікуються в рамках програм з мутаційної селекції. Таким чином, можна досить легко створювати нові короткостеблові форми для нових сільськогосподарських культур заради підвищення виробництва зерна. Потім знайшли своє застосування зміни за кольором листя (хлорофільні мутації) та чоловічою стерильністю, що також виникають доволі часто та належать до високоймовірних змін, їх нішею стало гібридне насінництво широкого спектра зернових культур [72, 109].

Щодо параметрів, які мають низьку потенційну мінливість, то більш ефективною тут залишається безпосередня маніпуляція на молекулярно-генетичному рівні або інсерційний мутагенез при невеликих розмірах геному [96].

Нові ознаки, отримані під дією гамма-променів, використовувались у дослідженнях з генетичного контролю починаючи з експериментів середини 20-го століття, але лише з наданням необхідного інструментарію на молекулярному рівні такий підхід став достатньо ефективним для практичного застосування [189].

Початок 21-го століття дозволив отримати інструментарій на рівні геному культурної рослини, що дає змогу суттєво інтенсифікувати еколого-генетичні дослідження. Можливість розкриття екологічних закономірностей на молекулярному рівні забезпечила відродження використання мутаційного процесу [123, 149].

Можливість ідентифікації певного локусу кількісних ознак та відповідного біохімічного продукту або групи продуктів та взаємодію цих асоціацій дозволяє виконувати точне генотипування будь-якого матеріалу для природного або штучного біорізноманіття злакових культур (екофізіологічний підхід з вивчення біорізноманіття злакових культур згідно з європейською класифікацією) [200, 217].

ДНК-картування та встановлення генетичного контролю безпосередньо на молекулярно-генетичному рівні є принциповою можливістю, що дозволяє прогнозувати на базі змін на елементарному рівні фенотипову мінливість рослинної популяції. Наразі основною проблемою, що перешкоджає надійному використанню так званої геномної селекції, є недостатньо висока кількість даних про всі можливі варіації зародкової плазми навіть у рамках окремих генетичних баз та недостатня кількість фенологічних спостережень для встановлення особливостей прояву ознак на рівні феному [123, 212].

Для екологічної генетики при використанні штучного мутаційного процесу важливий полігенний комплекс цінних ознак, який має стабільні характеристики та фенотиповий прояв, тобто: зернова продуктивність, технологічні якості зерна, стійкість до несприятливих біо- та абіотичних чинників, здатність ефективно використовувати антропогенні енергетичні та ресурсні дотації. Особливе значення ці еколого-генетичні експерименти мають

у сучасних умовах глобальної зміни клімату. Встановлення зв'язків між генетичним контролем ознаки та її фенотиповим проявом є основною проблемою [219, 224].

1.2. Екогенетичні системи у відтворенні стабільних агроценозів

Фізичні агенти, які викликають пошкодження молекул ДНК живого організму, називають фізичними мутагенами або мутагенними випромінюваннями. За останні 80 років фізичні мутагени, переважно іонізуюче випромінювання, широко використовувалися для індукції спадкових змін. Так понад 70 % мутантних сортів створені за допомогою фізичного мутагенезу. Виходячи зі здатності виробляти іони, випромінювання поділяють на іонізуюче та неіонізуюче. Факторами, що визначають рівень мінливості, є тип мутагену, доза та час, за який відбувається дія цього мутагену, метод обробки (включаючи відбір матеріалу, підготовку та вирощування після обробки). Незважаючи на те що чутливість до гамма-променів багатьох рослинних організмів уже оцінена та створені відповідні протоколи обробки різних рослинних об'єктів, завжди існує доволі висока залежність від генотипу, що іноді вимагає більш ретельного підходу до оцінювання обраного методу [71, 207].

Загалом іонізуючі випромінювання мають спільну властивість – викликати вивільнення енергії, що називається іонізацією, під час його проходження через речовину. Але вони відрізняються за своєю іонізаційною здатністю і мають унікальні властивості. У мутагенезі рослин енергія та проникаюча здатність – це два ключові технічні параметри, що впливають на ефективність мутагену. Серед інших таких факторів слід назвати, наприклад, наявність і доступність джерела, придатність для обробки певного типу рослинної тканини, безпеку для обробки та управління після обробки, вартість обробки [171].

З 1960-х років у селекції рослин гамма-промені найбільше застосовували серед іонізуючих випромінювань; протягом останніх двох десятиліть іонізуюче

випромінювання також виявилось ефективним і унікальними мутагеном. Інші види випромінювань, наприклад рентгенівські промені, α - і β - частки, нейтрони і ультрафіолетове світло, також продемонстрували свою корисність у індукції мутації рослин як для окремих типів матеріалу або для певних цілей (наприклад, швидкі нейтрони викликають делеційні мутації), але все ж таки їхня ефективність є значно нижчою [174, 175].

Серед фізичних мутагенів рентгенівські та гамма-промені найчастіше використовуються як мутагени при індукованому мутагенезі. За останні 40 років застосування гамма-променів у індукції мутації стало особливо поширеним, тоді як використання рентгенівських променів значно скоротилося. Зумовлено це, ймовірно, як їх широкою доступністю, так і універсальністю використання. Протягом минулого століття гамма-джерела встановлювали на кількох типах об'єктів опромінення. У той час як численні застосування мають подвійне або багаторазове використання, наприклад, для медичних цілей, індукції мутацій та опромінення їжі, деякі спеціально розроблені прилади були побудовані саме для індукції та використання мутацій, наприклад гамма-фітотрони та гамма-поля, на яких можна вирощувати та опромінювати рослини хронічно (не зовсім зрозуміла розстановку фраз [50, 166]).

Установку для гамма-опромінення можна використовувати для однократної або хронічної дії. Найчастіше трапляються гамма-пристрої однократної дії. Станом на 2004 рік було близько 200 гамма-елементів, що використовуються в усьому світі саме для індукції мутацій у рослин. Джерело гамма-випромінювання має явну перевагу для тривалого використання, оскільки його можна помістити в контрольованій камері, у теплиці або в полі так, що рослини можна опромінювати в різний час і на різних стадіях розвитку [48, 49].

Дія гамма-променів на насіння може призвести до багатьох типів пошкоджень хромосом. На прикладі сортів пшениці озимої виникають такі хромосомні варіації, як розриви центромер, хромосомні термінальні делеції, делеції одного плеча хроматид і фрагменти хромосом. Усі проявилися в M_1 на

метафазах меристематичних клітин мітотичного кореня. У мейозі M_1 опромінення призвело до появи відстаючих хромосом, кільцевих утворень. У мітозі рослин M_2 частина меристематичних клітин кореня підтримували нормальний еуплоїдний ($2n$) хромосомний набір, але деякі з них були анеуплоїдними [52, 53].

Водночас у деяких метафазних поділах спостерігається сегментація хромосом, термінальні делеції, відстаючі хромосоми, хромосомні мости та нерівна сегрегація. Цитологічні аномалії, викликані опроміненням іонним пучком, можна скорегувати за допомогою маніпуляцій з хромосомними техніками. Анеуплоїди є основним випадком, що використовується в генетиці й селекції рослин, зокрема поліплоїди таких культур, як пшениця. Існує доволі багато видів і різновидів анеуплоїдів, індукованих у гексаплоїдній пшениці, створено диплоїдне та тетраплоїдне жито з надлишковими хромосомами й жито через дію хронічним опромінюванням. Також численні випадки анеуплоїдії отримано в поколіннях M_2 для всіх трьох типів (гексаплоїдна пшениця, диплоїдне та тетраплоїдне жито). Більшість анеуплоїдів припадало на втрату однієї ($2n-1$) або більше хромосом. У деяких випадках втрата плеча хромосоми призвела до виникнення теломерних (t) хромосом [141].

Біологічні наслідки радіації (аномальний поділ клітин, загибель клітин, мутації, порушення розвитку тканин і органів, зниження росту рослин) можуть проявитися на різних стадіях розвитку. Ефект залежить від виду й дози опромінення, фізіологічного стану й генетичного складу обробленого матеріалу. Вплив на поділ клітин і ріст рослин визначається тим, що клітини рослин можуть швидко реагувати на променеву обробку й ініціювати механізми боротьби з геномними наслідками такої дії. Більшість пошкоджень ДНК, що викликані випромінюванням, необхідно виправити, перш ніж клітини зможуть почати ділитися знову (відновити канонічний клітинний цикл). Серйозні незворотні пошкодження можуть призвести до летальних наслідків, тоді як менш значущі пошкодження можуть бути правильно або неправильно відновлені й призводять до уповільнення поділу клітин, цитологічних аномалій

та індукованих мутацій. Руйнування багатьох ферментів радіацією також сприяє уповільненню поділу клітин і росту рослин [222].

Залежно від дози можна спостерігати кілька типів клітинних ефектів. Найімовірнішою є загибель клітин. Вона може відбуватися через апоптоз, при якому радіація запускає генетичний процес запрограмованої клітинної смерті, цитоліз (набухання клітин, поки вони не лопнуть і не зникнуть), протоплазматична коагуляція (незворотне утворення желатину як у ядрі, так і в цитоплазмі), каріоліз (набухання ядра з подальшою втратою хроматину), пікноз (ядерне скорочення та конденсація хроматину) або каріорексі (фрагментація ядра) [44].

При нелетальних дозах можуть відбутися зміни клітинної функції, включаючи затримку певних фаз мітотичного циклу, порушення росту клітин, зміни проникності та зміни рухливості. Мітоз може бути відкладений або пригнічений після опромінення, що спричиняє серйозні зміни в кінетичних моделях клітин, що призводить до виснаження популяції уражених клітин. Дозозалежне інгібування мітозу (знижений мітотичний індекс) особливо поширене в клітинних системах, що активно проліферують, наприклад меристемах. Це гальмування відбувається, коли хромосоми починають конденсуватися на початку профазі мітотичного циклу, але до руйнування ядерної мембрани. Подальше опромінення після цієї точки переходу не затримує мітоз [216].

Іонізуюче випромінювання викликає цитологічні аберації та дефекти розходження хромосом. Цитологічні аберації, що спостерігаються при мітозі, включають утворення мікроядер і хромосомні аномалії. Аналіз мікроядер вимірює частку мікроядер, утворених визначеною дозою опромінення. Це чутливий тест для дослідження цитогенетичних пошкоджень, викликаних радіацією в системах клітин, що діляться *in vivo*. Хромосомні аномалії в опромінених мітотичних клітинах варіюються від розривів, через обміни, відставання та анафазні мости, дицентричні та центричні кільцеві утворення, кінцеві фрагменти з наявністю теломери лише на одному кінці та

інтерстиціальні фрагменти, які проявляються у вигляді подвійних фрагментів без будь-яких теломерних залишків [54, 86].

Дефекти розходження хромосом відіграють важливу роль у формуванні геномної нестабільності та анеуплоїдії. Меротелічна орієнтація кінетохорів є основною причиною відставання хромосом під час мітозу. Клітини з моноорієнтованими хромосомами ніколи не входять в анафазу, а відстаючі хромосоми з'являються під час анафази після того, як під час метафази відбувається вирівнювання хромосом. Ріст клітин також може бути уповільненим, зазвичай після латентного періоду. Це може бути пов'язано з прогресуючим утворенням гальмівних продуктів метаболізму та/або змінами в клітинному мікросередовищі. Опромінені клітини можуть демонструвати як підвищену, так і знижену проникність. Радіаційні зміни в ліпідних бішарах мембрани можуть змінити іонну проникність. Це може бути пов'язано зі змінами в'язкості внутрішньоклітинної рідини, пов'язаними з порушенням співвідношення зв'язаної та незв'язаної води. Такі зміни призведуть до порушення здатності клітини підтримувати метаболічну рівновагу й можуть бути дуже шкідливими, навіть якщо зсув рівноваги невеликий. Рухливість клітини може бути знижена після опромінення. Однак наявність нормальної моторики не означає відсутність променевого ураження. Опромінені статеві клітини, наприклад, можуть зберігати свою рухливість і бути здатними до запліднення, несучи спричинені радіацією генетичні зміни, які можуть вплинути на подальший ембріогенез [102].

Мейоз є більш складним процесом, що включає реплікацію ДНК, поділ клітин, редукцію геному, рекомбінацію хромосом і їх перегрупування та легко порушується опроміненням. Збільшення дози опромінення позитивно корелює зі зниженням мейотичного індексу. Мутовані рослини зазвичай демонструють знижену плодючість, викликану здебільшого хромосомними перебудовами та геномними мутаціями під час мейозу. Хромосомні аберації включають взаємні транслокації, дуплікації, дефішенсі (анеуплоїдію) та інверсії [188].

Іонізуюче випромінювання істотно впливає на фізіологічні й біохімічні процеси в рослинах. Опромінення насіння порушує синтез білка, впливає на гормональний баланс, порушує газообмін, водообмін і активність ферментів. Морфологічні, структурні та функціональні зміни залежать від інтенсивності та тривалості спричиненого радіаційного стресу. У випадку помірного стресу адаптивність рослин збережена й спостережувані зміни є зворотними. Загалом, проростання насіння, ріст і розмноження рослин обернено корелює з дозою опромінення [155].

Внаслідок дії іонізуючого випромінювання можуть виникати різноманітні біологічні ефекти. Радіочутливість вимірює відносну сприйнятливність організмів, органів, тканин або клітин до шкідливого впливу іонізуючого випромінювання. Найбільш чутливі до радіації високометаболічно активні клітини, клітини, що швидко діляться, та недиференційовані клітини. Будь-які клітини, що проходять через різні стадії клітинного циклу, є найбільш чутливими до гамма-променів на стадії фази M і менш чутливими під час фаз G₂, G₁ та найменш чутливими у фазі S. Таким чином, як правило, тканини, що діляться, є радіочутливими (висока швидкість мітозу), а тканини, що не діляться, є радіорезистентними, тому репродуктивні клітини/тканини страждають сильніше, ніж недиференційовані клітини/тканини [158].

Більшість ефектів, що відбуваються в поколінні M₁, є фізіологічними. Пошкодження рослин у поколінні M₁ вказують на ступінь впливу мутагенів на рослини й можуть бути визначені кількісно різними способами. Фізичну травму зазвичай вимірюють за такими параметрами, як зниження схожості насіння, темпи росту сходів, енергія проростання, стерильність і навіть летальність рослин. Їх можна використовувати як синтетичні показники для встановлення порогових значень доз мутагену для отримання необхідної індукції мутації [189].

Проростки особливо чутливі до мутагенів та є простим індикатором для вимірювання ефекту обробки. Висота проростків і довжина кореня – прості для реєстрації параметри. Висота сходів зазвичай використовується як індикатор

реакції генотипу на гамма-промені, і залежно від виду можуть бути розроблені різні методи, що показують зниження росту проростків із збільшенням дози гамма-опромінення в різних генотипів з різним рівнем толерантності до радіації. Так, гірші за стійкістю генотипи мають відносно мізерну схожість і розвиток проростків порівняно з дикими формами, що демонструють високу стійкість, коли їх обробляють такою ж високою дозою гамма-променів (іноді до 500 Гр), що вказує на те, що дикі форми більш толерантні до гамма-променів. За найбільш простим методом вимірювання висоти сходів і довжини коренів проростки зернових поміщають на аркуш міліметрового паперу, на якому попередньо були позначені довжини [213].

Мутагени можуть повністю перешкодити проростанню насіння при високих дозах. Смертність, коли насіння проростає, але не може рости, а згодом в'яне і відмирає, також поширена при використанні високих доз. Високі дози гамма-променів також можуть знизити фертильність рослин покоління M_1 і в крайніх випадках можуть призвести до повної стерильності. Оскільки існує пряма залежність між реакцією рослин і дозою мутагену, показниками схожості та виживання, а також зниженням фертильності, їх можна використовувати для визначення оптимальних доз мутагенів для обробки рослин. У той час як показники схожості розраховуються через відповідний інтервал незабаром після посіву, показники виживаності визначаються в період досягання (під час збору врожаю) популяції M_1 . Уцілілими після обробки можна вважати рослини, які завершують свій життєвий цикл і утворюють принаймні одне суцвіття або квітку, незалежно від того, чи утворено насіння. Фактична загибель рослини може настати в будь-який час між появою сходів і дозріванням. Рівень виживання, визначений у контрольованих середовищах, може значно відрізнятись від польових випробувань, особливо якщо виникають несприятливі умови [146, 148, 163, 164].

Зниження плодючості рослин покоління M_1 може проявлятися в різних формах. Ступінь стерильності M_1 сильно варіює від рослини до рослини та від колоса до колоса навіть у популяції, обробленій однаковою дозою. Схожість

насіння є критерієм, який найбільш часто використовується для кількісної оцінки стерильності. У зв'язку з широким діапазоном варіацій серед рослин, для оцінки цього параметра слід використовувати достатню кількість колосів [7, 87, 107, 130, 134, 186, 189].

1.3. Перспективні можливості синтезу екологічних та генетичних підходів

Індукція штучного біорізноманіття доволі ефективно змінює рослинний організм як в плані модернізації окремих ознак, так і для створення принципово нових форм з комплексними змінами, що не мають аналогів або в яких порушені кореляційні зв'язки з іншими негативними параметрами [62, 76, 154, 183, 191]. Змінені ознаки доволі часто мають аналоги серед диких або споріднених форм, але використання цих аналогів ускладнене через недосконалість методів інтрогресії певних комбінацій генів методами класичної селекції [38, 63]. Доволі часто ключові корисні для господарського використання ознаки мають рецесивний та полігенний характер [136, 160].

Провідними методами використання мутаційного процесу є, по-перше, підготовка вихідних компонентів для класичної селекції з такими поліпшеними окремими цінними ознаками, як короткостебловість, строки стиглості, виповненість насіння, стійкість до шкідливих впливів біо- та абіотичних чинників навколишнього середовища, висока зернова продуктивність та відмінні технологічні якості зерна (вміст білка та клейковини, композиції запасних білків з цінними субодинами) [197, 203]. Іноді вдається досягнути комплексних або синергічних поліпшень, що мають системний характер, підсилюють гібридну силу отриманого матеріалу [73]. Іншим напрямом є усунення зв'язку позитивних господарських ознак з негативними без погіршення перших [10, 11, 154].

Індуковане біорізноманіття злаків доволі часто використовують для безпосереднього створення нових комерційних сортів та гібридів, що можливо

через пряму дію гамма-променів. Такий метод дозволив впровадити новий інтенсивний сортотип у сільськогосподарську практику [68, 69].

Використання високих та сублетальних доз гамма-променів призвело до отримання також численних стійких до хвороб та абіотичних стресів мутантів [12, 57, 80, 92, 97, 98, 118, 145, 176, 198, 199, 202].

Такі вагомні здобутки призвели до створення більш ніж 3500 мутантних, мутантно-рекомбінантних та гібридо-мутантних сортів культурних рослин у світі [189], починаючи з перших дослідів відомих вітчизняних вчених Л. М. Делоне та А. О. Сапегіна (1928, 1930, 1934), що вперше отримали ряд короткостеблових та холодостійких мутантів зернових колосових (ячмінь, пшениця) [22, 58–59].

Ефективним було й використання підпорогових доз гамма-променів на ранніх етапах морфогенезу [189]. У рамках двох світових проєктів ІАЕА — CPR і TSP у Азії, Африці та Середньому Сході отримано низку принципово нових методик, що поєднують використання низьких доз гамма-променів та досягнення сучасної біотехнології (опромінення культур тканин). На сьогодні провідною проблемою цього напрямку є ідентифікація господарськоцінних ознак на рівні клітини [40, 151, 153].

Для підсилення гетерозисної сили використовують опромінення насіння гібридів, що призводить не лише до інтенсифікації формотворчого процесу, але й до появи принципово нових господарськоцінних ознак, підсилення рекомбінації хромосом. Вихід корисних форм з оброблених мутагенами гібридів майже вдвічі вищий [54, 56]. Нашадки гібридів більш мутабільні, ніж вихідні сорти [12, 60, 153].

Застосування мутагенів у комплексі з рекомбіногенезом більш ефективно для створення стійких до хвороб та засолення ліній пшениці озимої, що доведено світовою практикою [177, 178].

Це було підтверджено коли отримали з мутантно-рекомбінантної популяції солестійкий сорт пшениці Н6756, що демонструє високу врожайність в умовах засолення [151, 152].

Тривають дослідження з пошуку нових мутагенів та комбінацій мутагенів, що характеризуються суттєво меншою мутагенною депресією на тому самому рівні формотворчої діяльності. Перспективними є космос та іонно-променева радіація [72, 81, 118, 133]. При вивченні ефективності космосу в індукції нових форм встановлено, що порівняно з гамма-променями він індукує суттєво більше корисних ліній [139, 142].

Встановлено, що оптимальні поєднання мутагенного чинника, його дози та специфічності будови геному дає підвищення в декілька раз частоти господарськочисних мутацій, які до того ж мають більш високу адаптацію для умов середовища [65, 67].

Використання генетичної нестабільності в сукупності з дією гамма-променів також здатне суттєво підвищити ефективність мутаційного процесу, та, напевно, є найефективнішим інструментом (не рахуючи генетичну трансформацію) з порушенням зв'язків між окремими ознаками в генетичних системах [9, 35, 66].

Відбір мутантних ознак зазвичай практикується для якісних ознак у самозапильних сільськогосподарських рослин у поколінні M_2 , оскільки більшість мутантів до того часу є рецесивними. Таким чином, мутантний фенотип можна побачити лише в поколінні M_2 . Однак у рослин, що перехресно запилюються, мутантні гени, ймовірно, будуть гетерозиготними до M_3 , де слід практикувати подальше самозапилення для отримання нащадків, у яких гомозиготні особи за мутантними генами будуть відокремлюватися й можна застосовувати відбір. Однак корисною стратегією ауткросингу видів є виведення домінантного алеля в гетерозиготних локусах, щоб розкрити рецесивний фенотип [28, 31, 36, 131, 206].

Тести нащадків є важливими для ідентифікації всіх мутантних ліній, корисних для поліпшення рослин і повторного відбору з покоління M_3 ; це робиться для того, щоб встановити, що ознака є спадковою. Для стабілізації потенційно корисного варіанта можуть знадобитися подальші тести. Крім того, нерідко мутант може бути гомозиготним за бажаною ознакою, але сегрегувати

для інших небажаних, їх все одно можна вибрати, коли їх вибір може бути корисним для покращення генетичного фонду бажаного мутанта. У рідкісних випадках мутант може бути результатом модифікації епістатичних відносин більш ніж одного модифікованого локусу; у такому випадку мутантний фенотип M_2 може не з'явитися знову серед нащадків M_3 . Якщо фенотип є результатом взаємодії за участю гетерозиготного локусу, то він не може бути зафіксований в інбредній лінії, що може пояснити зникнення фенотипу між поколіннями M_2 і M_3 . Якщо це є результатом взаємодій між незалежними локусами, які були втрачені через незалежний асортимент гамет, то повернення до M_2 і вибірка більшої M_3 має сприяти виявленню фенотипу та кінцевій фіксації [26, 82, 113, 116, 192, 193].

У деяких ситуаціях тести на потомство M_3 можуть бути важливими для виявлення мутантів, особливо тих, які важко розпізнати з окремих (M_2) рослин. Це може бути особливо правильно для ознак, на які впливає навколишнє середовище, наприклад пігментація та деякі біохімічні чи фізіологічні механізми. Коли кількість насіння на рослину, колос тощо в M_1 низька, бажано виростити популяцію M_3 з усіх рослин M_2 і висіяти ці рослини, оскільки в деяких практичних випадках до 60 % загальної кількості мутантів спостерігається вперше в M_3 . Частота мутантних особин у невідібраній популяції зазвичай вища в M_2 , ніж у M_3 , але вимоги до місця та інші міркування роблять скринінг на мутантів лише в M_2 більш економічно ефективним. Генотиповий скринінг (наприклад, на мутацію в певному гені) в M_2 є більш ефективним, ніж фенотиповий скринінг, на який може впливати навколишнє середовище, але, очевидно, вимагає знання гена, про який йде мова, та ефективною системи для виявлення мутацій, які можуть призвести до фенотипічних змін [5, 15, 17].

Можливе також використання мутантів, отриманих при дії антропогенного навантаження окремих районів. Так, ефективно використовують зону ЧАЕС [18], де отримано багато перспективних сортів пшениці озимої [39, 40].

Як результат вивчення генетично-нестабільних мутантних ліній пшениці показано, що добір нестабільних мутацій дає можливість досягти позитивного зрушення продуктивності та підвищення озерненості [4, 13, 64, 70].

Мутаційний процес ефективний у створенні форм з новими корисними біохімічними комплексами. Так, у результаті використання нових мутагенів створені 4 мутантні форми пшениці – у двох відбулися зміни в синтезі білка Wx-B1, у інших – у білку Wx-D1; у чотирьох мутантів твердої пшениці в одному випадку – в синтезі Wx-A1 білка, а в інших – у синтезі Wx-B1 протеїну [93, 159, 180, 215, 227]. Створено генотип надсильних пшениць з поєднанням субодиниць 5+10 (Glu D1) глютенінів та відсутністю субодиниці 20 (Glu B1) [132]. Мутантна лінія характеризувалась такими змінами: більш сильним стеблом, широким листям, більшим колосом та більш високою твердозерністю [201, 227].

За результатами випробування нових мутантних ліній соняшнику встановлено на молекулярно-генетичному рівні, що висока харчова якість та модифікований склад жирних кислот зумовлені мутацією у FAD2-1 локусу. Отримали відповідний молекулярно-генетичний маркер для ідентифікації схожих змін [99, 185].

Доведено спроможність мутаційного процесу в створенні форм з поліпшеними харчовими якостями за окремими біохімічними складовими [115, 215, 226].

При використанні мутагенів у селекції *in vitro* для створення хімерних форм необхідне поєднання клітинної селекції з дією гамма-променів для підвищення виходу корисних мутацій. Це має особливе значення при мутаційному поліпшенні деяких вегетативно-розмножуваних корисних культур за широкого використання секторних вегетативних змін та химер [101, 104, 210].

Зміна клімату є причиною не лише глобального підвищення температури, але й збільшення чи зменшення кількості опадів у певному регіоні. Дефіцит води негативно впливає на сільськогосподарське виробництво, і це особливо

гостро в країнах, що розвиваються. Культурні рослини не можуть рости без води, вона необхідна для всіх етапів розвитку сільськогосподарських культур – від проростання до вегетативного росту та періодів розмноження (розвиток плодів і насіння), тому визначальним є створення посухостійких мутантних форм [117, 126, 135, 137]. Є два способи розробки нових мутантних сортів з толерантністю до засолення та високою посухостійкістю: один – обробити мутагенами сорт, який є високоврожайним, але сприйнятливий до засолення та посухи, інший – обробити сорт, який має низьку врожайність, але толерантний до засолення та посухи, наприклад, традиційний місцевий сорт, вирощений у цьому регіоні. У такому випадку, оскільки поліпшити агротехнічні показники набагато легше, ніж підвищити толерантність до засолення та посухи, останнє є кращим варіантом. Однак у такій ситуації важливо ретельно вибрати найкращий мутаген і технологію для досягнення цієї конкретної мети селекції. Останнім кроком є розгортання ефективного методу скринінгу та перевірки мутантів. Як і в усіх програмах селекції мутацій, після відбору важливо перевірити та підтвердити, чи є обрана мутована ознака спадковою [76, 90, 91].

Завдяки програмі з генетичного поліпшення базових біохімічних метаболічних процесів, що забезпечують продуктивність рослин, створено принципово нові форми з цінними біохімічними компонентами, підвищеною ефективністю фотосинтезу, стійкістю до абіотичних стресів, особливостями будов окремих органів рослин; отримано численні джерела цих ознак [88, 95, 96, 128].

Висновки до розділу 1

1. Аналіз літературних джерел підтвердив актуальність дослідження особливостей впливу різних доз гамма-променів на сорти місцевої селекції. Так, наразі гамма-опромінення є найбільш ефективним відомим методом для створення адаптивних форм.

2. Дія гамма-променів характеризується широкими формотворчими можливостями, була застосована в мутаційному процесі для отримання

переважної кількості сучасних високопродуктивних та якісних форм, ефективна в отриманні цінних біохімічних мутацій для підвищення харчової повноцінності продукції.

3. Дослідження з екологічної генетики та індукції біорізноманіття злакових базуються на використанні доволі широкого спектра доз, що переважно залежить від суб'єкта мутагенної дії – тобто генотипу та фізіологічної активності організму. Це явище визначається на фундаментальному рівні.

4. Дослідження з індукції мутаційного процесу показали важливість використання місцевих сортових ресурсів як вже адаптованого матеріалу для даних умов середовища. Взагалі, поліпшити якість зерна або врожайність при недосконалої за цими показниками місцевих форм набагато легше, ніж покращити комплекс ознак, що зумовлює толерантність до умов навколишнього середовища в конкретному регіоні. Це положення доведено великим обсягом даних за двома впровадженими міжнародними програмами та численними національними дослідженнями.

5. При дії гамма-променів визначальними є такі особливості, як депресійні наслідки в першому поколінні та збереження формотворчого процесу на тому самому рівні без зниження депресійних наслідків у першому поколінні доволі важко, але можливо при підборі коректної системи «доза мутагену – генотип вихідної форми». Причому пріоритет в системі належить показнику генотипу, а сама система реакції на дію гамма-променів має рецесивний характер.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Характеристика об'єкта досліджень

Об'єкт досліджень – мінливість на різних рівнях організації під впливом гамма-променів у різних дозах на місцеві сорти пшениці озимої в першому поколінні (M₁) мутантних рослин для виявлення параметрів та значення мутагенної депресії, другого – третього покоління мутантних родин та ліній (M₂ – M₃) – для визначення частота та спектрів мутантних змін у сортів Комерційна та Співанка; продуктивність та якість отриманих ліній; продуктивність та якість вихідних форм для подальшої обробки мутагенними чинниками (сорти французької селекції).

Принципом добору вихідного матеріалу було виявлення особливостей мінливості сортів саме місцевої селекції, адаптованих до умов Півночі Степу України. Програма досліджень була спрямована на використання ресурсів місцевої (локальної, регіональної) селекції.

Співанка

Заявник: Дніпропетровський державний аграрний університет.

Автори сорту: Ковалевська Н. І., Бережна Л. А., Олексюк О. М.

М'яка озима пшениця, різновид еритроспермум. Екотип степовий. Тип сорту за висотою рослин – середньорослий, висота 98 см.

Кущ сланкої форми. Листя вузьке, темно-зелене.

Колос білий призматичної форми. Колосові луски овально-яйцеподібної форми. Кільковий зубець гострий, довгий. Відрізняється від інших сортів різновиду еритроспермум тим, що остюки на верхівці колоса короткі – 0,5–1,0 см, а сорту Фантазія одеська – довгі – 5,0–1,0 см. Зернівка овальної форми, червона. Маса 1000 насінин 40 г.

Біологічні особливості. Тривалість вегетаційного періоду 287 діб, або на 2 доби менше, ніж стандарту Фантазії одеської. Належить до середньоранніх.

Посухостійкість висока – 5 балів. Стійкість до полягання 5 балів. Слабо уражується борошнистою росою – на 0,1 %, бурю іржею – на 3,1 %, септоріозом – 0,5 %. Сорт адаптований до умов Степу.

За урожайністю в Степу України в Держвипробуванні показав гарантовану перевагу над національними стандартами: по кращих попередниках 26 %, по гірших – 20 % (на 0,8–1,1 т/га).

Хлібопекарські якості високі: вміст білка 14,42 %, клейковини – 36,0 %, сила борошна 310 о. а, об'єм хліба із 100 г борошна – 785 мл, загальна оцінка 4,5 балів, що вище стандарту Фантазії одеської, для якої ці показники становлять 0,23; 6,2; 20; 65 і 0,5 відповідно.

Занесений у «Реєстр сортів рослин України» як середньоранній, сильний за якістю зерна, для вирощування в Степу України.

Комерційна

Заявник: Дніпропетровський державний аграрний університет.

Автори: Ковалевська Н. І., Бережна Л. А., Лобко Т. К., Пастух В. П.

Сорт створений шляхом схрещування Донська 89 * Березина і добром за раннім початком трубкування. Різновид лютесценс.

Рекомендований для вирощування в Степу України.

Апробаційні ознаки. Колеоптиль без антоціанового забарвлення або з дуже слабким. Кущ сланкої форми. За висотою рослини – 105 см – належить до середньорослих. Соломина невивпннена, з з восковою поволокою. Листя зелене. Колос білий, безостий, із із сильною восковою поволокою, веретеноподібний, середньої довжини та щільності. Колоскова луска овальної форми. Зубці або остюки на верхівці колоса короткі. Плече пряме. Зернівка червона, середньої довжини, ширини та крупності. Маса 1000 зерен 40,7 г.

Середньоранній, вегетаційний період 280–283 дні.

Біологічні та господарські ознаки. Зимостійкість сорту – вище середньої (підвищена), у польових умовах за роки випробування становила 8,5–9,0 бала. Стійкість до вилягання – 8 балів, до посухи – 8 балів.

Урожайність – 8,55 т/га, або на 2,0 т/га вище за стандартний сорт Лузанівка одеська.

Ураженість хворобами, %: борошнистою росою – 1,0; бурюю іржею – 3,0; фузаріозом колоса – 3,0; летючою – 0,0; твердою сажкою – 0,0.

Пошкодженість шкідниками, % – внутрішньостебловими – 0,0.

Борошномельні та хлібопекарські показники: зерно містить 13,6 % білка, 32,0 % клейковини, індекс деформації клейковини (ІДК) – 70 о. п., сила борошна (W) – 268 о. а., об'єм хліба із 100 г борошна – 740 мл, загальна хлібопекарна оцінка – 8,5 бала.

2.2. Гамма-промені, особливості їх застосування та функціональні відмінності

У дослідях використовувалося насіння сортів Комерційна та Співанка, надане кафедрою селекції і насінництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету. Насіння опромінювали гамма-променями в дозах 100, 150, 200, 250, 300 Гр. Дози гамма-променів повністю відповідають усьому діапазону застосованих у селекційно-генетичних дослідженнях доз – від оптимальних до сублетальних [155].

Опромінення сухого насіння здійснювали гамма-променями радіоактивного ізотопу Co_{60} на гамма-установці Центру з ядерних досліджень та тренувань відділу експериментального мутагенезу ФАО-МАГАТЕ (Австрія, Сейберсдорф). Потужність установки 0,048 Гр/с.

Гамма-промені як мутагени характеризуються суцільним характером дії на геном рослин, без сайт-специфічності, що характерна для хімічних мутагенів.

Такий ефект дії приводить до виникнення масштабних змін, що мають комплексний характер, тобто водночас характерні зміни декількох ознак у комплексі. Для цього типу мутагену характерні макрозміни, що, на жаль, досить часто супроводжуються додатковими негативними змінами. Проте вважається, що лише дією гамма-променів можна суттєво змінити архітектуру

культурних рослин та ініціювати олігогенні зміни за стійкістю до біо- та абіотичних чинників, отримати форми рослин з принципово новим рівнем адаптивності.

2.3. Умови виконання досліджень

Посів розсадників польового експерименту виконувався в сівозміні кафедри селекції і насінництва (Навчально-науковий центр Дніпровського державного аграрно-економічного університету, с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., М₁ – М₅ покоління, 2015–2020 рр.). Система основного та передпосівного обробітку ґрунту загальноприйнята для зони Степу України.

Клімат Дніпропетровського регіону залежить від впливу континентального повітря помірних широт і короткочасних інвазій холодного арктичного, рідше теплого та вологого морського повітря. Особливостями є досить високі літні температури, достатнє, але не вище від того зволоження. Кліматичні ресурси мають такі параметри: гідротермічний коефіцієнт >0,9, кількість опадів за вегетаційний період 250–280 мм, річна кількість опадів 450–490 мм, суми температур за період з температурами вище ніж 10 °С близько 2900 °С. Термін періоду з температурою вище ніж 10 °С становить 165 днів, а безморозного періоду – у середньому 150–175 днів.

Дослідні ділянки науково-дослідного поля ННЦ ДДАЕУ мають однорідний покрив, представлений чорноземом звичайним малогумусним вилугуваним середньосуглинковим на суглинковому лесі. Гумусовий горизонт однорідного забарвлення, глибиною 41–46 см, перехідний – 46–80 см. Вміст гумусу в орному шарі від 2,5 до 3,5 % (за Тюріним). Гідролітична кислотність 0,83–1,38 мг-екв. на 100 г ґрунту (за Капенем). Сума увібраних основ коливається від 21,2 до 29,3 мг-екв. на 100 г ґрунту (за Гедройцем). Глибина залягання ґрунтових вод – від 8 до 11 м. Ґрунти різною мірою забезпечені рухомими формами азоту, фосфору та калію. Вміст азоту (за Тюріним) за роки досліджень не перевищує 3–5 мг, рухомого фосфору (за Чириковим) – 22–32 мг, обмінного калію (за Чириковим) – 21–36 мг на 100 г сухого ґрунту.

Гідротермічний коефіцієнт (ГТК) розраховано за формулою
Г. Т. Селянинова: $ГТК = \Sigma r / 0,1 \Sigma t^{\circ}C$,

де: Σr – сума опадів за період, мм вегетації;

0,1 – постійний коефіцієнт;

$\Sigma t^{\circ}C$ – сума температур вище ніж 10 С за той самий період.

Комфортність умов за значеннями ГТК визначається як: 0,4–0,7 – дуже посушливі; 0,8–1,0 – посушливі; 1,1–1,5 – оптимальні; понад 1,6 – надто зволожені.

Таблиця 2.1

**Середньомісячні показники основних метеорологічних факторів за
2015/16 р. (за даними Дніпровської метеостанції)**

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	22,6	20,4	2,2	49,1	37	12,1	1,30
IX	20	15,4	4,6	0,6	36	-35,4	0,02
X	7,4	8,5	-1,1	5,4	32	-26,6	-
XI	4,7	2,6	2,1	59,7	40	19,7	-
XII	0,4	-2	2,4	28,4	52	-23,6	-
I	-7,5	-5,4	-2,1	51,2	45	6,2	-
II	-0,6	-4,1	3,5	78,1	36	42,1	-
III	3,8	0,7	3,1	33,7	34	-0,3	-
IV	12,9	9,4	3,5	56,7	38	18,7	4,02
V	17,0	16,0	1,0	44,7	46	-1,3	2,12
VI	21,3	19,6	1,7	71,7	59	12,7	2,11
VII	23,3	21,3	2,0	33,3	56	-22,7	0,83
Середнє	10,4	8,5	1,9	42,7	42,6	0,1	1,27
Σ				512	511	1	

У 2015/16 р. середньорічна температура повітря була 10,4 °С при середній багаторічній 8,5 °С (за останні 40 років), з коливаннями від -7,5 до 23,3 °С (табл. 2.1).

Максимальна температура за весняно-літній період була в липні 23,3 °С. Сума опадів за рік становила 512 мм, що на 1 мм більше за середній багаторічний показник (511 мм). Максимальна кількість опадів випала в лютому (78,1 мм) та листопаді (59,7 мм). У середньому кількість опадів становила 42,7 мм, що було на 0,1 мм вище за середній багаторічний показник (42,6 мм). Кількість опадів була достатньою, зокрема і в критичні періоди.

Оптимальні за ГТК періоди спостерігались у серпні, липні, надмірно зволженими була переважна більшість періодів. Рік був вдалим для росту та розвитку пшениці озимої.

У 2016/17 р. середньорічна температура повітря була 9,2 °С при середній багаторічній 8,5 °С (за останні 40 років), з коливаннями від -4,9 до 22,0 °С (табл. 2.2).

Максимальна температура за весняно-літній період була в липні 22,0 °С. Сума опадів за рік становила 553 мм, що на 42 мм більше за середній багаторічний показник (511 мм). Максимальна кількість опадів випала в червні (124,2 мм) та січні (66,7 мм). У середньому кількість опадів становила 46,0 мм, що було на 3,5 мм вище за середній багаторічний показник (42,6 мм). Кількість опадів була достатньою, зокрема і в критичні періоди.

Оптимальні за ГТК періоди спостерігались у серпні, вересні, квітні, надмірно зволженими була більшість періодів. Рік був цілком задовільним для онтогенезу пшениці озимої.

Середньомісячні показники основних метеорологічних факторів за 2017–2020 роки наведено в табл. 2.3–2.5.

У 2017/18 р. середньорічна температура повітря була 10,7 °С при середній багаторічній 8,5 °С (за останні 40 років), з коливаннями від -2,9 до 24,6 °С (табл. 2.3).

**Середньомісячні показники основних метеорологічних факторів за
2016/17 р. (за даними Дніпровської метеостанції)**

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	22,0	20,4	-1,6	44,6	37	7,6	1,22
IX	19,7	15,4	-4,3	43,7	36	7,7	1,51
X	7,2	8,5	1,3	21,5	32	-10,5	0,22
XI	4,1	2,6	-1,5	48,8	40	8,8	-
XII	-2,7	-2	0,7	11,4	52	-40,6	-
I	-4,9	-5,4	-0,5	66,7	45	21,7	-
II	-1,5	-4,1	-2,6	28,1	36	-7,9	-
III	1,7	0,7	-1	22,5	34	-11,5	-
IV	11,1	9,4	-1,7	33,9	38	-4,1	1,02
V	13,6	16	2,4	46,6	46	0,6	4,31
VI	18,9	19,6	0,7	124,2	59	65,2	4,65
VII	21,3	21,3	0	61,0	56	5	1,79
Середнє	9,2	8,5	0,7	46	42,6	3,5	2,70
Σ				553	511	42	

Максимальна температура за весняно-літній період була в липні 24,6 °С. Сума опадів за рік становила 645,3 мм, що на 134,3 мм більше за середній багаторічний показник (511 мм). Максимальна кількість опадів випала в березні (145 мм). У середньому кількість опадів становила 53,8 мм, що було на 11,3 мм вище за середній багаторічний показник (42,6 мм). Кількість опадів була достатньою, зокрема і в критичні періоди.

Оптимальні за ГТК періоди спостерігались у серпні, вересні, травні, надмірно зволженими була більшість періодів. Рік був цілком задовільним для онтогенезу пшениці озимої.

Таблиця 2.3

Середньомісячні показники основних метеорологічних факторів за 2017/18 р. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						ГТК
	Температура повітря, °С			Опади, мм			
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	24,6	20,4	4,2	13	37	-24	0,82
IX	18,4	15,4	3	37	36	1	1,21
X	9,0	8,5	0,5	36	32	4	1,11
XI	3,3	2,6	0,7	65	40	25	-
XII	3,7	-2	5,7	55	52	3	-
I	-2,8	-5,4	2,6	71	45	26	-
II	-2,9	-4,1	1,2	46	36	10	-
III	-1,5	0,7	-2,2	145	34	111	-
IV	12,9	9,4	3,5	16	38	-22	0,73
V	19,0	16	3	32	46	-14	1,19
VI	21,7	19,6	2,1	52	59	-7	2,12
VII	22,5	21,3	1,2	78	56	22	2,61
Середнє	10,7	8,5	2,2	53,8	42,6	11,3	1,39
Σ				645,3	511	134,3	

У 2018/19 р. середньорічна температура повітря була 10,6 °С при середній багаторічній 8,5 °С (за останні 40 років), з коливаннями від -3,6 до 24,0 °С (табл. 2.4).

Максимальна температура за весняно-літній період була в червні 24,0 °С. Сума опадів за рік становила 494,5 мм, що на 16,5 мм нижче за середній

багаторічний показник (511 мм). Максимальна кількість опадів випала в грудні (79,9 мм). У середньому кількість опадів становила 41,2 мм, що було на 1,4 мм нижче за середній багаторічний показник (42,6 мм). Кількість опадів була достатньою, зокрема і в критичні періоди.

Оптимальні за ГТК періоди спостерігались у вересні, квітні, травні, червні, надмірно зволожений був липень. Рік був цілком задовільним для онтогенезу пшениці озимої.

Таблиця 2.4

Середньомісячні показники основних метеорологічних факторів за 2018/19 р. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	23,5	20,4	-3,1	0	37	-37	-
IX	17,8	15,4	-2,4	73,9	36	37,9	1,34
X	11,6	8,5	-3,1	23,1	32	-8,9	0,81
XI	0,6	2,6	2	36,8	40	-3,2	-
XII	-1,8	-2	-0,2	79,9	52	27,9	-
I	-3,6	-5,4	-1,8	73,6	45	28,6	-
II	-0,1	-4,1	-4	5,8	36	-30,2	-
III	4,4	0,7	-3,7	31,0	34	-3	-
IV	11,2	9,4	-1,8	32,3	38	-5,7	1,11
V	17,9	16	-1,9	48,3	46	2,3	1,43
VI	24,0	19,6	-4,4	30,6	59	-28,4	1,22
VII	21,5	21,3	-0,2	59,2	56	3,2	2,01
Середнє	10,6	8,5	2,1	41,2	42,6	-1,4	1,32
Σ				494,5	511	-16,5	

У 2019/20 р. середньорічна температура повітря була 10,9 °С при середній багаторічній 8,5 °С (за останні 40 років), з коливаннями від -0,2 до 23,5 °С (табл. 2.5).

Таблиця 2.5

Середньомісячні показники основних метеорологічних факторів за 2019/20 р. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	21,2	20,4	0,8	57,5	37,0	20,5	1,61
IX	16,3	15,4	0,9	19,8	36,0	-16,2	0,64
X	10,8	8,5	2,3	75,3	32,0	43,3	2,76
XI	4,5	2,6	1,9	30,1	40,0	-9,9	-
XII	2,3	-2,0	4,3	29,2	52,0	-22,8	-
I	-0,2	-5,4	5,2	24,9	45,0	-20,1	-
II	0,8	-4,1	4,9	85,0	36,0	49	-
III	7,0	0,7	6,3	21,1	34,0	-12,9	-
IV	9,0	9,4	-0,4	11,5	38,0	-26,5	0,67
V	13,9	16,0	-2,1	78,1	46,0	32,1	2,67
VI	21,7	19,6	2,1	48,5	59,0	-10,5	1,02
VII	23,5	21,3	2,2	30,4	56,0	-25,6	1,21
Середнє	10,9	8,5	2,4	42,6	42,6	0	1,51
Σ				511,4	511,0	0,4	

Максимальна температура за весняно-літній період була в липні 23,5 °С. Сума опадів за рік становила 511,4 мм, що на 0,4 мм більше за середній багаторічний показник (511 мм). Максимальна кількість опадів випала в лютому (85 мм). У середньому кількість опадів становила 42,6 мм, що було на

рівні середнього багаторічного показника (42,6 мм). Кількість опадів була достатньою, зокрема і в критичні періоди.

Оптимальні за ГТК періоди спостерігались у липні, червні, надмірно зволоженими була більшість періодів. Рік був цілком задовільним для онтогенезу пшениці озимої.

Таким чином, за агрокліматичними показниками задовільним та умовно-задовільним за гідротермічними умовами був увесь період досліджень, несприятливі погодні умови не вплинули суттєво на результати досліджень.

2.4. Методика цитогенетичного аналізу

Оскільки одним з найбільш достовірних показників мутагенної дії речовин є хромосомні аберації, для обліку мутацій на рівні клітини використовували методи цитогенетичного аналізу. Вивчення перебудов у меристемі зародкових корінців, на думку дослідників, дає повну інформацію про явища, що відбуваються на рівні клітинного метаболізму як післядія мутагенного чинника [51, 162–164]. Тому для насіння пшениці озимої сортів, що отримали мутагенну дію, використовували цитогенетичне вивчення хромосомних перебудов. Воно виконувалося оптичним мікроскопуванням на препаратах мітозів первинних корінців пшениці під час проходження пізньої метафази та ранньої анафази за всіма типами.

Після обробки мутагенами насіння пророщували в чашках Петрі на зволоженому дистильованою водою фільтрувальному папері в термостаті при температурі +25 °С [47, 51, 55].

Потім центральні корінці довжиною 0,8–1,0 см фіксували у фіксаторі Кларка, який складається з 3 частин 96 % спирту і 1 частини оцтової кислоти, протягом 24 годин. Фіксований матеріал зберігали в 70 % спирті при температурі +2 °С у холодильнику. За кожним варіантом фіксувалося 25–30 корінців. Цитологічні аналізи виконували на тимчасових давлених препаратах, пофарбованих ацетокарміном. Проводили мацерацію тканин 45 % розчином

оцтової кислоти. Препарати готували згідно з методикою [51]. Решту корінців зберігали в 70 % спирті в холодильнику.

Хромосомні перебудови можна вивчати в анафазі або пізній метафазі мітозу. Але, як правило, використовують анафазний метод, що істотно кращий за метафазний своєю методикою виконання та обробкою суттєво більшої кількості матеріалу [42, 43]. Отримують дані щодо інтенсивності процесу мінливості та частково щодо характеру перебудов на клітинному рівні. Також можна ідентифікувати поодинокі та множинні фрагменти, дицентричні хромосоми, мікроядра та відстаючі хромосоми [51].

Препарати, збільшені в 600 разів, розглядали у світловий мікроскоп Micromed XS-3330 з камерою 5М. Вибірка становила приблизно 500–1000 клітин за кожним дослідженим варіантом.

2.5. Методики виявлення та обліку мутацій

Сорти, що піддавалися дії гамма-променів у першому поколінні (Співанка та Комерційна), висівалися вручну на 10-рядкових ділянках 1,5 м довжиною, за кожним варіантом не менш ніж 1000 зерен на ділянку. За контроль було насіння вихідних форм через кожні 10 номерів.

У другому поколінні мутантні родини (колос-ряд) висівалися також вручну в рядки довжиною півтора метра з міжряддям 0,15 м. Родиною вважали зерно, отримане з одного колоса. Виділені в другому поколінні M_2 форми з візуально зафіксованими змінами сіяли вручну у 1,5-метрові рядки з шириною міжрядь 0,15 м. Протягом онтогенезу пшениці озимої у 2015–2016 роках було виконано обліки зі схожості та виживання рослин та облік можливих домінуючих змін. Також у першому поколінні вивчали дію гамма-променів на врожайність та її структуру (наявність депресії або стимуляції) (30 рослин на структурний аналіз) [34, 40]. У кожному варіанті намагалися відібрати не менш ніж 500 колосів першого покоління опроміненого матеріалу пшениці по кожній дозі. У варіантах з високими дозами добирали матеріал за наявністю. Усього

було досліджено 3270 родин в $M_2 - M_3$. Кількість за кожним варіантом складала від 500 (100–150 Гр.) до 40–60 родин (250 Гр.).

У першому поколінні мутантів сортів здійснювали облік польової схожості та виживання рослин. Схожість рослин визначали через 21 день після посівної дати, коли припинялося проростання нових сходів з насіння з гальмуванням проростання, суцільно підраховуючи живі рослини у варіанті.

Виживання пшениці озимої першого покоління обчислювали у відсотках від зібраних рослин до кількості рослин при посіві. Такими, що вижили, вважали ті, що дали хоча б один продуктивний колос.

Стерильність пилку визначали фарбуванням ацетокарміном та спостереженням його інтенсивності у світловий мікроскоп. Усього проглядали не менш ніж 25 препаратів.

Визначали такі параметри структури врожайності: висота рослини, загальна та продуктивна кущистість, довжина головного колоса, кількість колосків у колосі, кількість зерна з головного колоса, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен (далі – МТЗ).

Мутантні випадки виділяли шляхом візуальної ідентифікації родин під час проходження ними основних фенофаз онтогенезу в поколіннях $M_1 - M_5$. Основну частину мутацій виділяли в M_2 та перевіряли успадкування в наступних поколіннях [5, 25, 33, 46].

У фазі повних сходів ідентифікували хлорофільні мутації. На стадії колосіння виявляли зміни за стеблом, листям та формою колоса, знаходили рослини по інтенсивності воскової поволоки та без поволоки, урахували відставання чи випередження за фенофазами в родинях та окремих рослинах порівняно з контролем та ранньостиглим сортом (Корисна). Під час цвітіння продовжували спостереження за ранньо- та пізньостиглими формами, а також вели облік змін за формою колоса. На стадії дозрівання пшениці вели облік змін за будовою колоса. Протягом усієї вегетації відмічали форми, стійкі до хвороб, вилягання, продуктивні та зміни висоти рослин. Можливі мутації відмічали етикетками з номером, де вказували ознаку, за якою відбулася зміна,

та дозу гамма-опромінення. Усі дані занотовувалися в польових журналах.

Під час обмолоту змінені родини та лінії відбирали окремо за варіантами досліду та виконували обмолот кожного колоса [34, 40, 46].

Мутаціями вважали змінені рослини та родини після перевірки успадкування зміненої ознаки в M_{3-5} . Підрахунок мутацій (2015–2020 рр. феноспостережень) виконували за кількістю змінених родин від загальної кількості вивчених родин у другому поколінні. У третьому поколінні здійснювали фенологічні спостереження та описували змінені форми як лінійний матеріал. У M_3 також виявляли нові мутації. Третє покоління висівали за родинами: кожен родину окремо в 2-рядкову ділянку, довжина рядка 1,5 м, міжряддя 0,15 м, контроль – вихідний сорт через кожні 20 номерів.

У третьому поколінні ідентифіковані успадковані змінені лінії відібрано як мутанти з господарськоцінними ознаками та генетичноцінними мутаціями. Усього отримано 292 такі родини.

Аналіз лише частоти спадкових змін не дає повну картину мутаційного процесу. Ураховується також кількість ознак, за якими пройшли відповідні мутації. Завдяки цьому можна оцінити динаміку мутаційного процесу за зміною дози мутагену та, відповідно, урахувати справжній рівень мутаційної активності за варіантами з опроміненням порівняно з контролем. Рівень мінливості обчислювався за формулою

$$P_v = \alpha \cdot \gamma,$$

де P_v – рівень мінливості варіанта;

α – відношення кількості мутацій до загальної кількості родин у варіанті;

γ – кількість типів змінених ознак у варіанті[2].

Вивчено мутантні лінії ($M_4 - M_5$) наступних поколінь та виконано їхній опис (2018–2020 рр.). Для встановлення параметрів врожайності було проаналізовано мутантні лінії (25 рослин з кожної). Площа ділянок – 5–10 м² залежно від року випробування, повторність 1–2-кратна, стандарт через кожні 20 номерів. Висівали два контролю за продуктивністю та якістю – вихідну форму та національний стандарт сорт Подолянка [23, 45].

Аналізували врожайність та технологічні якості зерна ліній четвертого-п'ятого поколінь. Якість визначали за вмістом білка, наявністю гліадинів та глютенінів (окремих фракцій).

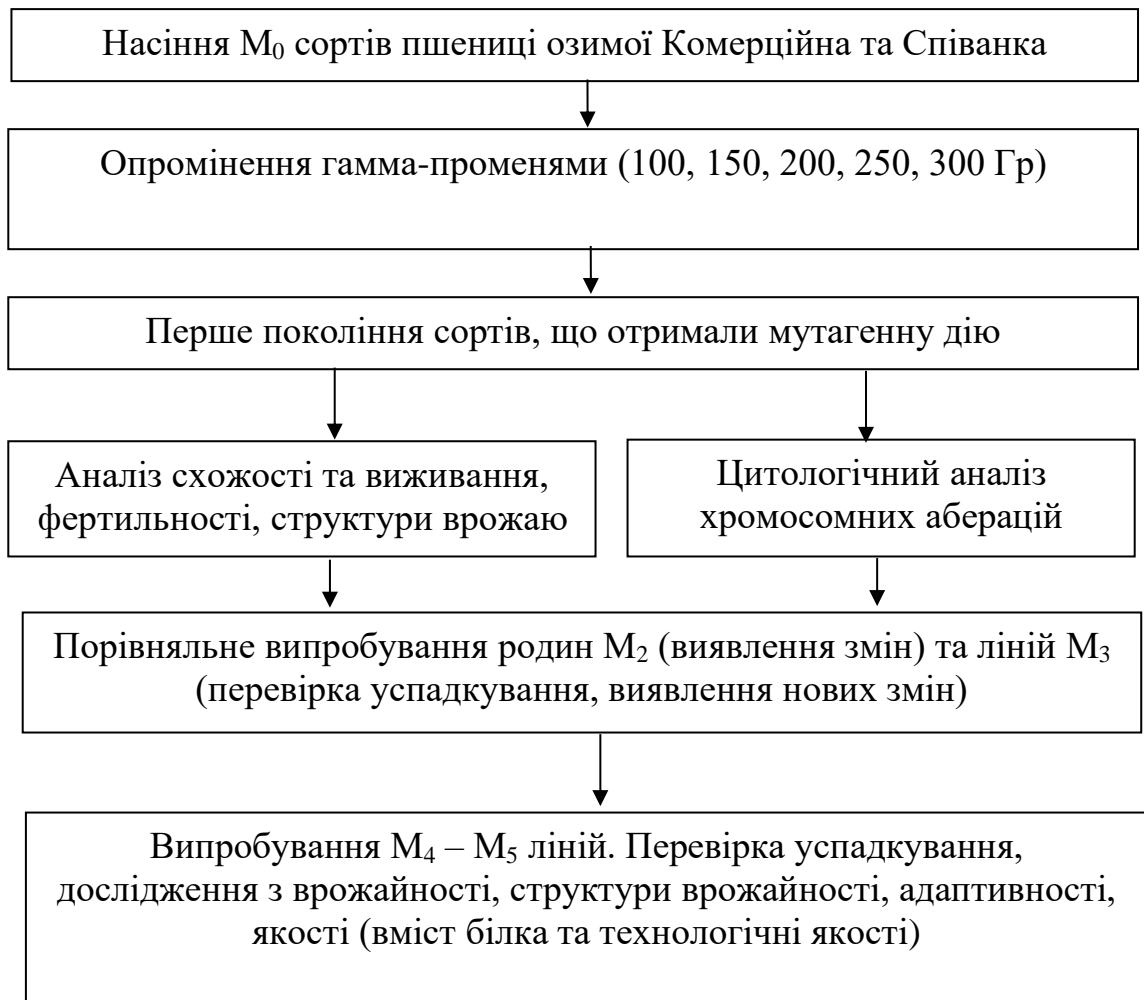


Рис. 2.1. Загальна схема досліджень мутантних форм

Вміст білка в зерні пшениці визначали на приладі «Спектра РТ», вміст глютенінів та гліадинів методом рідинної хроматографії на приладі RP-HPLS згідно з протоколами екстракції MO-BIG- 001 та MO-BIG- 003, протокол безпосередньо аналізу MO-BIG- 006. Розчини для екстракції: розчин I – Na_2HPO_4 , $2\text{H}_2\text{O}$ 50 mM, NaCl 0,1 M, pH 7,8 (екстракція альбумінів/глобулінів); розчин II – 70 % етанол (екстракція гліадинів); розчин III – $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$, 10 H_2O , pH 9,8, розчин пропанолу 30 %, ДТТ 0,1 % (дитіотрейтол) (екстракція гліадинів).

Аналізи виконано згідно зі стандартними внутрішніми протоколами (GDES INRA, Клермон-Ферран, Франція) [84, 85].

Лінії M₄ були посіяні в M₅ в 2-кратній повторності, облікова площа ділянки – 10 м² (попереднє випробування).

Здійснювали також попереднє випробування кращих отриманих ліній та екологічне випробування вихідних сортів (Співанка, Комерційна та 12 сортів селекції ІНРА: Courtiot, Flamenco, Gallixe, Geo, Ghayta, Gotik, Grapeli, Koreli, Lyrik, Musik, Renan та Skerzzo, що були отримані від лабораторії екофізіології та біорізноманіття злаків ІНРА (Клермон-Ферран, Франція), на дослідному полі ННЦ ДДАЕУ в 3-кратній повторності, облікова площа ділянки – 10 м².

Математичну обробку одержаних результатів виконували за методикою дисперсійного аналізу [16], достовірність різниці між середніми дослідних варіантів і контролем оцінювали за критерієм Стьюдента і Фішера, кореляційні зв'язки розраховували за критерієм Пірсона (r) [37]. Нормальність розподілу визначали за критерієм Колмогорова-Смірнова та за коефіцієнтами асиметрії (As) та ексцесу (Ex) [61]. Дискримінантний та кластерний аналіз здійснювали за загально визнаною методикою [75, 103, 127].

Кластерний аналіз виконували за стандартною методикою. Досліджувалася вихідна кореляційна матриця для ознак структури врожайності, частоти та спектра хромосомних аберацій. Для аналізу даних використовували пакет багатовимірної статистики Statistica 10.0, (кластерний, дискримінантний, факторний аналіз). Виконано такі операції: обчислено матриці кореляції та коваріації, виявлено модельні та немодельні ознаки, обчислено дискримінантні функції та проведено групування за ними, обчислено коефіцієнти канонічної кореляції, виконана оцінка функцій за значущістю, здійснена оцінка груп за відстанню об'єктів від центроїда групи [32, 225].

Висновки до розділу 2

1. Протягом періоду досліджень кліматичні умови були повністю сприятливими або умовно задовільними для вирощування пшениці озимої й не повинні були значно вплинути на отримані результати.

2. Використані методи та протоколи дозволяють повністю об'єктивно дослідити мінливість та стабільність популяційного, сортового та лінійного рослинного матеріалу на всіх рівнях організації та всіх етапах дослідження.

3. Виконаний математико-статичний аналіз цілком відповідає загальним вимогам для такого типу досліджень та повністю дозволяє визначити необхідні відмінності та неоднomanітності в отриманих результатах.

4. Схема виконаних досліджень відповідає стандартним для польових та лабораторних експериментів з екологічної генетики, цитогенетики, гентоксікології, агроекології, біорізноманіття злакових культур.

РОЗДІЛ 3

ВПЛИВ ГАММА-ПРОМЕНІВ НА ОНТОГЕНЕЗ РОСЛИН ПЕРШОГО ПОКОЛІННЯ

Вплив фізичних мутагенів (гамма-променів) на проходження онтогенезу окремих рослин традиційно не позитивний та виражається у проблемах з нормальними процесами росту та розвитку рослин, сповільненні проходження окремих фаз вегетації, більш пізньому їх настанні порівняно з контролем (іноді до декади та більше за окремими фазами колосіння – стиглості), зниженні схожості, виживання рослин, фертильності, наявності різних морфозів. Навіть незначна, на перший погляд, одноразова дія мутагенами на насіння суттєво корегує виживання та продуктивність рослини пшениці озимої [188, 187, 223].

Мутагенною депресією є наявність помітного пониження життєвої спроможності в перших поколіннях рослин після обробки мутагенним чинником. Виявлена чимала кількість ознак, за якими можна показувати ступінь її прояву, але найбільш широко використовують схожість та виживання (останнє критично значуще насамперед для озимих), стерильність пилку, структура 10-денних проростків, елементи архітектури та врожайності, біологічна та господарська продуктивність рослин. Частково ці ознаки дублюються при спостереженні, а окремі з них залежно від генотипу об'єкта мутагенної дії та особливостей перебігу онтогенезу не є надійними для повноцінної оцінки фенотипової мінливості післядії [106, 189, 195].

Активність мутагенного чинника в першому поколінні проявляється при спостереженні у зниженні життєздатності, фертильності, різних морфологічних та фізіологічних ушкодженнях на рівні рослини в цілому. Не рідкісними є й фізіологічні ушкодження, що фактично визначають межі використання доз та концентрацій на практиці. Вплив окремого мутагенного чинника ідентифікується за життєздатністю рослин першого покоління при польових дослідженнях [165, 120].

Прояв мутагенної депресії цілком залежить від декількох факторів. По-перше, від суб'єкта мутагенної активності та його життєвого стану. Якщо використовуємо як суб'єкт сухе насіння – мутагенна депресія більш низька; для замоченого насіння, проростків, пилку підвищується з кожною градацією матеріалу. Це і є суттєвим обмеженням кількості мутагенного чинника. Другим параметром є природа діючого чинника – гамма-опромінення, як властиво для фізичних мутагенів, за особливостями дії належить до мутагенів з високими проявом депресивних наслідків [125, 184].

Питання суттєвого зниження негативних наслідків депресії за такого самого рівня мутаційної мінливості (частота та спектр мутацій) є доволі актуальним [77], до того ж окремі дослідники встановили, що немає прямої залежності між депресією організму в першому поколінні та мутаційною мінливістю в наступних [223, 108]. Основними вважають у цьому напрямку дві можливості: пошук нових за природою дії чинників (лазер, опромінення іонами азоту вуглецю, застосування космічного простору), що призводять до того самого рівня мутаційної мінливості при значимому зниженні негативних наслідків депресії [145], та застосування стабілізуючих антимутагенів, що знижують активність діючих чинників [184]. Але наслідком другого варіанта досить часто є небажане зниження мінливості.

За дією на сухе насіння пшениці озимої мутагени впливають насамперед на ті ознаки, які починають формуватися в момент дії. Переважно це відбивається на параметрах онтогенезу (схожість, виживання, настання окремих фенофаз), елементах структури врожайності у першому поколінні рослин. Залежно від природи, мутагени здатні проявляти депресивну або стимулюючу дію стосовно процесів онтогенезу рослин першого покоління. Переважно мутагени виявляють депресивний вплив на ознаки, особливо в разі високих доз та концентрацій [112]. Вивчення першого покоління рослин окремих сортів є необхідним, оскільки депресійні наслідки в першому поколінні визначають обсяг вихідного матеріалу для виявлення мутаційної активності в наступних поколіннях, відтворює природу мутагенного чинника,

зв'язана з частотою та спектром спадкових змін у наступних поколіннях та визначає спроможність прояву домінантних змін [105, 125].

Метою виконаних дослідів було показати наявність та специфічність депресії післядії широкого спектра доз гамма-променів у сортів пшениці озимої, адаптованих для Півночі Степу України за показниками проходження онтогенезу, морфометрії, врожайності.

Виконувалися такі завдання: вивчити показники схожості та виживання, настання окремих фенофаз росту та розвитку в рослин пшениці озимої сортів місцевої селекції (Комерційна та Співанка) першого покоління. Ідентифікувати особливості виникнення депресії на показниках структури врожайності (морфометрія рослин) та виявити рівень їх мінливості залежно від дози та генотипу. Зробити аналіз впливу мутагенної активності гамма-променів залежно від генотипових особливостей сортів місцевої селекції та визначити їх перспективність як об'єктів мутагенної дії для підвищення рівня майбутньої мутаційної мінливості (на рис. 3.1 показана сублетальна дія високих доз).



Рис. 3.1. Мутагенна депресія при дозі 200–300 Гр. Сорт Співанка

Онтогенез рослин першого покоління сортів, що отримали мутагенну дію, наведено в таблиці 3.1. Тисяча зерен висівалася для кожного варіанта (контролю, дози опромінення). За дією гамма-опромінення виявили суттєві проблеми з настанням окремих фенофаз: у Комерційної та Співанки фаза колосіння затримувалася відповідно на 5–6 днів, зернова стиглість – на 5 днів уже при помірних дозах. При дії гамма-променів у дозі 200 Гр та більше – на 8–10 днів.

Фенофаза повної стиглості могла затриматися від 7 до 10 днів. Значна кількість отриманого матеріалу була недорозвиненою, фіксувалася велика кількість морфозів, особливо в разі дії високих доз гамма-променів. У насіння без обробки матеріал по сортах за схожістю суттєво не розрізнявся. Наявна була доволі висока кількість морфозів, що надзвичайно негативно вплинули на виживання рослин (безхлорофільні сектори).

Таблиця 3.1

Схожість та виживання M₁ рослин (2015- 2016 рр.)

Варіант	Схожість		При відновленні вегетації	
	шт.	%	шт.	%
Комерційна, контроль	941±14	94,1±1,4	939±14	93,9±1,4
Комерційна, 100 Гр	611±11*	61,1±1,1	540±15*	54,0±1,5
Комерційна, 150 Гр	501±17*	50,1±1,7	431±15*	43,1±1,5
Комерційна, 200 Гр	212±23*	21,2±2,3	159±18*	15,9±1,8
Комерційна, 250 Гр	101±23*	10,1±2,3	32±10*	3,2±1,0
Комерційна, 300 Гр	8±11	0,8±1,1	0	0
Співанка, контроль	981±14	98,1±1,4	978±13	97,8±1,3
Співанка, 100 Гр	693±15*	69,3±1,5	652±17*	65,2±1,7
Співанка, 150 Гр	422±15*	42,2±1,5	395±15*	39,5±1,5
Співанка, 200 Гр	278±19*	27,8±1,9	247±16*	24,7±1,6
Співанка, 250 Гр	124±18*	12,4±1,8	69±6*	6,9±0,6
Співанка, 300 Гр	41±16	4,1±1,6	4±7	0,4±0,7

* - різниця статистично достовірна при P_{0,05}

За дією доз за варіантами виявлено, що обидва місцевих сорти (Співанка та Комерційна) можна класифікувати як високосенситивні до дії гамма-

променів – високий рівень мутагенної депресії. Так, дія доволі помірної дози 100 Гр уже була напівлетальною за виживанням для Комерційної та близькою до цього для Співанки. Доза 250 Гр виявилась в обох випадках сублетальною.

Очевидно, що при дії дози 100 Гр спостерігався значущий спад схожості в обох сортів, що статистично достовірно відрізняється від стандарту, більше зниження життєздатності фіксувалося в сорту Комерційна. Віддалена загибель під час зимового періоду була значною також для обох сортів, насамперед для сорту Комерційна. Після зимівлі залишилося не набагато більше за половину висіяного матеріалу, що свідчить про доволі високий рівень депресії.

При дії дози 150 Гр відбувається поступове зниження схожості в сорту Комерційна та стрімкий спад цього показника в сорту Співанка. Ймовірно, ця доза для другого сорту з позиції депресивного впливу має критичне значення та депресивні наслідки значно посилюються для цього генотипу саме при цьому значенні гамма-променів. Віддалена загибель після зимового періоду залишається статистично значущою, вона знову трохи більша для сорту Комерційна. Після досягнення цих показників сорт Співанка стає вже менш стійким до дії гамма-променів, ніж сорт Комерційна, на відміну від попередньої дози 100 Гр. Доза 150 Гр уже стала напівлетальною для обох сортів без будь-яких допущень.

При дії дози 200 Гр схожість статистично значуще знизилась у сорту Комерційна, що знову за депресивними наслідками вийшов на перше місце, достатньо випередивши сорт Співанка. Віддалена загибель у сорту Співанка була недостатньо значущою, а от у сорту Комерційна знов загинула велика кількість рослинного матеріалу. Можна сказати, що в цьому діапазоні доз ми спостерігаємо не поступову лінійну дію, а постійно знаходження критичних точок спаду схожості, що не є типовим з позиції світового досвіду. Вочевидь більш пряме плато на розподілі цих ознак за впливом різних доз гамма-променів розташоване нижче ніж 150 Гр та свідчить про досить високу уразливість обох генотипів до дії гамма-променів.

При дії дози 250 Гр схожість знов стрімко падає. Особливо в сорту Комерційна, у сорту Співанка депресія за цією ознакою менш значна. Також доволі значна в обох випадках віддалена загибель у зимовий період, доза починає наближатися за цим показником до критичної або сублетальної, особливо для сорту Комерційна. Вживання становило 3,2 та 6,9 % відповідно, що ще дає можливість дослідити наявні зміни в наступних поколіннях. Спостерігалася велика кількість морфозів, ушкоджень колоса. Особливо під час неправильного його виходу з піхви, ураження точки росту, наявність стерильних форм, морфозів та секторальних фенозів листя, викривлень пагонів, S-подібної форми колоса та пагону.

Доза 300 Гр для сорту Комерційна виявилася летальною вже за показником схожості: насіння було майже цілком нежиттєздатним, сходи дуже слабкими та скоро загинули, жодного колоса не було отримано. Щодо сорту Співанка, то тут схожість виявилася достатньою для сублетальної дози, але теж колосового матеріалу майже не отримано, лише поодинокі рослини вижили після зимового періоду.

Отримані дані свідчать про те, що доза 300 Гр, що є достатньо тривіальною для іноземних наукових досліджень мутаційного процесу в рослин, не може бути ефективно застосована в наших польових умовах, на що неодноразово вказувалося раніше. З огляду на кількість отриманого матеріалу також достатньо проблематичним залишається використання дози 250 Гр, що в окремих випадках для чутливих мутагенів може не дати достатньо матеріалу для аналізу мутаційної мінливості в окремих чутливих генотипів пшениці озимої. Світова практика вважає нормальним застосування доз гамма-променів 100–350 Гр, поодинокі випадки виживання рослин відмічаються до дози 500 Гр, але це більше стосується диких форм.

Взаємодія між сортовими особливостями та дією гамма-променів проявляється в тому, що сорт Комерційна показав більшу чутливість до дії гамма-променів у діапазоні 100–200 Гр, під впливом більш високої дози ситуація змінилася та схожість була на рівні сорту Співанка. Для всіх сортів

сублетальною виявилася доза 300 Гр – при нульовій та майже нульовій схожості (рис. 3.2). Щодо виживання, то для обох генотипів спостерігалася суттєва загибель пшениці озимої при відновленні вегетації через негативний вплив умов зимівлі, що була статистично значущою в більшості випадків, але більш чітко вираженою вона була в сорту Комерційна.



Рис. 3.2. Мутагенна депресія при дозі 300 Гр. Сорт Комерційна

Отже, для сортів місцевої селекції дози можна розподілити таким чином: 100–200 Гр – напівлетальні, доза 300 Гр – сублетальна. Бачимо суттєві відмінності від світової тенденції, де дози першого діапазону є помірними (крім 200 Гр), наступні (200–250 Гр) високими та 300 Гр – високою або сублетальною.

Не враховуючи параметрів схожості та виживання, критичною ознакою онтогенезу рослин є проходження відповідних фаз (про що вже було сказано вище) та достатньо високий рівень фертильності. За цим параметром достатнім

є дослідження за життєздатністю пилку, що виконується достатньо тривіально – методом фарбування пилкових зерен та дослідженням присутності та обсягів фертильного пилку при світловому мікроскопуванні препаратів.

За параметром «фертильність пилку» (показаний у таблиці 3.2) зв'язок між дозою гамма-опромінення та підвищенням стерильності дорівнював 0,92. Інакше зі зростанням доз фертильність пилку постійно зменшувалась.

У нашому дослідженні стерильність поступово зростала зі збільшенням доз гамма-опромінення до показника 200 Гр, досягши якого відбувався різкий спад – критичним є застосування дози гамма-променів саме 200 Гр для плодючості, застосування гамма-променів на цьому рівні для даних генотипів приведе до невисокої втрати фертильної здатності.

Таблиця 3.2

Рівень фертильності в М₁ рослин.

Варіант	Комерційна	Співанка
Контроль	99,3	97,1
Гамма-промені, 100 Гр	86,1*	85,9*
Гамма-промені, 150 Гр	75,0*	77,9*
Гамма-промені, 200 Гр	60,4*	67,2*
Гамма-промені, 250 Гр	13,7*	21,9*
Гамма-промені, 300 Гр	1,2*	7,2*

* - різниця статистично достовірна при P_{0,05}

У контролі (сухе насіння без обробки) обидва генотипи показали низький рівень стерильності, що в принципі нормально для сортового матеріалу та свідчить про достатню стабільність геному в цих сортів та відсутність великої кількості метаболічних похибок, що могли б призвести (як у деяких сортів мутантного походження) до значущої стерильності.

При дії дози 100 Гр життєздатність уже відчутно впала, стерильність доволі висока, але не стрімко. Рівень фертильності вже достатньо значуще позначиться на кількості отриманого рослинного матеріалу. Сорти відрізняються слабо: так, у Комерційної фертильність 86,1 %, а у сорту

Співанка 85,9 %, тобто на цьому рівні, на відміну від попередніх параметрів – схожості та виживання, значного впливу саме генотипу немає, доза гамма-опромінення значуще впливає лише на зростаючу стерильність зразків.

Доза гамма-променів 150 Гр призвела до значущого спаду фертильності, яка становила лише 75 відсотків від контролю, але в сорту Співанка зниження відбувалося значно повільніше, різниця становила майже 3 % із сортом Комерційна, що вже є достатньо важливо. Варто зауважити, що гамма-опромінення впливає на цей показник поступово, та не так суттєво, як на показники схожості та виживання. Вочевидь, це пов'язано з дією переважно на ініціальні клітини, у той час як ця ознака формується значно пізніше, тому тут уже більше значення має післядія метаболітів-радіопротекторів та тих порушень нормальних фізіологічних процесів, що вже виникли в клітині, а не безпосередньо сама вражаюча дія гамма-променів. Це призводить до суттєво менш критичних наслідків для рослинного матеріалу. Крім того, ця ознака жодним чином не залежить від проходження зимового періоду.

Наступна доза 200 Гр показала фертильність не більш ніж 60–65 % від загальної кількості пилкових зерен. При обох дозах Співанка демонструвала більшу стійкість до дії цього мутагену, ніж Комерційна (що відповідає її дослідженням з онтогенезу рослин), крім дози 100 Гр, розрив із сортом Комерційна суттєво зростає. Але ця доза вже значуще вплинула на отримання насінневого матеріалу та призвела до суттєвого зниження фертильності, наблизившись уже до напівлетальних за цим параметром доз.

Доза 250 Гр призвела до дуже стрімкого зростання стерильності в рослин обох сортів: фертильність становила 13,7 % у сорту Комерційна та 21,9 % у сорту Співанка, показники знизилися майже втричі. Це свідчить про те, що доза 250 Гр якраз і є критичною для обох сортів з позиції виживання. Як правило, такі значення відтворюють межу практично застосовуваних доз мутагенів. Використання більших доз гамма-променів недоцільно з огляду на отримання рослинного матеріалу для дослідження в наступних поколіннях.

При дії дози 300 Гр у Комерційної матеріал не досягав до повної стиглості зерна та виживання було дуже низьким. Як ми вже зазначили вище, пилок не був отриманий, оскільки форми загинули раніше. У Співанки стерильність була дуже високою – рослини були фактично повністю стерильні (7,2 % фертильності), але вдалося зібрати невелику кількість насінневого матеріалу. Проте його схожість була незначною. Таким чином доза 300 Гр з огляду на цю ознаку виявилася летальною для сорту Комерційна та сублетальною для сорту Співанка, тож практичне застосування цієї дози з огляду на отримання рослинного матеріалу для подальших досліджень не є доцільним.

Першою з критичних проблем, які істотно знижують обсяги вихідного матеріалу для роботи на ранніх етапах процесу мутаційного поліпшення в практичній екологічній генетиці, є депресія, викликана дією гамма-променів (особливо у високих дозах), на деякі параметри структури рослин.

Саме отримання зерна, досить повноцінного для отримання сходів у другому поколінні, є обмежувальним чинником при практичному застосуванні доз мутагенів. Особливо це важливо для гамма-променів та інших фізичних чинників, які через свій характер дії є дуже шкідливими для фізіологічного стану клітини та викликають значні метаболічні порушення, що призводять до масштабних проблем з біохімічними процесами. Іншими словами, проблематика дії гамма-променів стосується не стільки безпосередньо ДНК-пошкоджень (хоча й там через неспецифічний характер дії та суцільне ураження більш-менш усіх локусів ДНК теж призводить до більшої кількості та критичності негативного впливу), а більше післядії гамма-променів на метаболічні процеси клітини та утворення великої кількості біохімічних продуктів дії, що мають токсичне значення для рослинних клітин та суттєво перешкоджають нормальним метаболічним процесам. На відміну від цього, деякі хімічні речовини через спорідненість своєї хімічної структури з ДНК мають сайт-специфічну дію та не перешкоджають біохімічним процесам настільки високою мірою та не впливають настільки серйозно на

життєздатність окремих клітин та організму в цілому. Це призводить до того, що мінливість організмів при такому типі дії суттєво зростає при тому самому рівні мутагенної депресії.

Структура врожайності вивчена за дев'ятьма основним параметрам, що наведені в таблиці 3.3.

Таблиця 3.3

Депресія структури врожайності першого покоління (2015 -2016 рр.)

Варіант	Висота, см	Загальна куцистість	Продуктивна куцистість	Довжина головного колоса, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головного колоса, шт.	Маса зерна з головного колоса, г	Маса зерна з рослини, г	МТЗ, г
Комерційна, контроль	93,4	3,7	3,3	8,6	18,0	36,0	1,42	4,4	41,0
Комерційна, 100 Гр	86,2*	3,5	3,1	8,4	17,9	35,0	1,28*	4,0	36,3*
Комерційна, 150 Гр	81,1*	3,5	3,2	8,3	17,6	29,0*	1,12*	3,5*	31,9*
Комерційна, 200 Гр	75,6*	3,0	2,6	7,2*	11,9*	12,0*	0,61*	2,2*	21,5*
Комерційна, 250 Гр	65,1*	2,0*	1,2*	5,5*	8,2*	4,0*	0,11*	0,4*	15,2*
Співанка, контроль	87,5	4,3	3,9	7,7	17,6	34,0	1,24	3,9	38,9
Співанка, 100 Гр	83,5*	3,9	3,6	7,8	17,6	33,0	1,08*	3,7	34,5*
Співанка, 150 Гр	76,1*	3,8	3,4	7,6	17,7	29,0	0,92*	3,0*	31,0*
Співанка, 200 Гр	71,2*	3,0*	2,0*	7,1	15,2	13,0*	0,47*	1,1*	21,5*
Співанка, 250 Гр	43,5*	1,9*	1,1*	5,1*	7,0*	5,0*	0,4*	0,4*	7,8*
Співанка, 300 Гр	39,2*	1,1*	1,0	4,3*	5,3*	2,0*	0,1*	0,1*	4,1*

* - різниця статистично достовірна при $P_{0,05}$

Досліджували такі ключові показники структури, як висота рослин, загальна куцистість, продуктивна куцистість, довжина головного колоса,

кількість колосків головного колоса, кількість зерна з головного колоса, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен.

У ході аналізу цих показників виявлено, що при дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник висота рослини в сорту Комерційна істотно знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника за наявності відповідної дози гамма-променів є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник висота рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, виявлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр висота рослини знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, що підтверджує значущий вплив мутагенної дії гамма-променів. Це призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр висоти рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи достатньо відчутний вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується при зростанні дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр виконати структурний аналіз у цьому випадку не було можливості, ураховуючи повну відсутність рослин, що сформували б хоч одне повноцінне зерно (згідно з міжнародними загальноприйнятими методиками).

Таким чином, за ознакою висота рослини у сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожної зміною дози. Стимуляційний ефект повністю відсутній (він і не повинен спостерігатися при дії доз починаючи зі 100 Гр).

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник висота рослини в сорту Співанка істотно знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідною дозою гамма-променів є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник висота рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, виявлено значущу мутагенну

депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр висота рослини в сорту Співанка знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, демонструючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр висоти рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується при зростанні дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр у сорту Співанка вдалося виконати структурний аналіз, на відміну від попереднього генотипу, що ще раз вказує на більшу стійкість до дії гамма-променів саме цього сорту. Депресія була знову статистично значущою та спостерігалось зниження показника висоти рослини з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою висота рослини в сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози. Стимуляційні ефекти повністю відсутні.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник загальна кущистість у сорту Комерційна істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник загальна кущистість знов статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення та від контролю, виявлено значущу мутагенну депресію лише порівняно з контролем. При дії дози 200 Гр загальна кущистість знов статистично достовірно не відрізнялася від попереднього значення, але відрізнялася від контролю, підтверджуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою. За дії дози 250 Гр параметр загальна кущистість статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до

депресивних наслідків за цим параметром, який знизився при зростанні дози мутагену до 250 Гр.

Таким чином, за ознакою загальна кущистість у сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася лише при зростанні до дози 250 Гр як критичної. Більш низькі дози демонструють статистично достовірне зниження лише порівняно з контролем, крім початкової дози 100 Гр. Стимуляційний ефект повністю відсутній, показник слабо варіативний.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр на показник загальна кущистість у сорту Співанка він істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії цієї дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник загальна кущистість статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення, але відрізнявся від контролю. Виявлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка знизилася порівняно з контролем при зростанні дози гамма-променів до 150 Гр. При дії дози 200 Гр загальна кущистість у сорту Співанка статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, що свідчить про значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка вже поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр загальна кущистість статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується при зростанні дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр у сорту Співанка показник загальна кущистість статистично значуще знизився з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою загальна кущистість у сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози, починаючи з 200 Гр та стосовно контролю з 150 Гр. Стимуляційні

ефекти повністю відсутні. Ознака більш варіативна, ніж у попередньому випадку, але ще недостатньо для прогностичного ефекту.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник продуктивна кущистість у сорту Комерційна істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник продуктивна кущистість знов статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення та від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію лише порівняно з контролем. При дії дози 200 Гр продуктивна кущистість знов статистично достовірно не відрізнялася від попереднього значення, але відрізнялася від контролю, демонструючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою. За дії дози 250 Гр параметр продуктивна кущистість статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, підтвердивши доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який знизився при зростанні дози мутагену до 250 Гр.

Таким чином, за ознакою продуктивна кущистість у сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася лише зі зростанням дози до 250 Гр як критичної, більш низькі дози демонструють статистично достовірне зниження лише порівняно з контролем, крім початкової дози 100 Гр. Стимуляційний ефект повністю відсутній, показник слабо варіативний.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник продуктивна кущистість у сорту Співанка істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник продуктивна кущистість статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення, але відрізнявся від контролю, виявлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка знизилася порівняно з контролем зі зростанням дози гамма-променів до 150 Гр. При дії дози 200 Гр продуктивна кущистість у сорту

Співанка статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, показуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка вже поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр продуктивна кущистість статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується зі зростанням дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр у сорту Співанка показник продуктивна кущистість статистично значуще знизився з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою продуктивна кущистість у сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози, починаючи з 200 Гр та стосовно до контролю з 150 Гр. Стимуляційні ефекти повністю відсутні. Ознака більш варіативна, ніж у попередньому випадку, проте недостатньо для прогностичного ефекту.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник довжина головного колоса у сорту Комерційна істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник довжина головного колоса знов статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення та від контролю, виявлено значущу мутагенну депресію лише порівняно з контролем. При дії дози 200 Гр довжина головного колоса статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, демонструючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою. За дії дози 250 Гр параметр довжина головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який знизився зі зростанням дози мутагену до 250 Гр.

Таким чином, за ознакою довжина головного колоса в сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася лише зі зростанням до дози 200 Гр як критичної, більш низькі дози демонструють статистично достовірне зниження лише порівняно з контролем, крім початкової дози 100 Гр. Стимуляційний ефект повністю відсутній, показник слабо варіативний.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник довжина головного колоса у сорту Співанка істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник довжина головного колоса статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення, але відрізнявся від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка знизилася порівняно з контролем зі зростанням дози гамма-променів до 150 Гр. При дії дози 200 Гр довжина головного колоса у сорту Співанка статистично достовірно не відрізнялася від попереднього значення, але відрізнялася від контролю, підтвердивши значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка ще не знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр довжина головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується при зростанні дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр у сорту Співанка показник довжина головного колоса статистично значуще знизився з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою довжина головного колоса в сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожної зміною дози, починаючи з 250 Гр та стосовно контролю з 150 Гр. Стимуляційні ефекти повністю відсутні. Ознака варіативна, як і в попередньому випадку, проте недостатньо для прогностичного ефекту.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник кількість зерна з головного колоса в сорту Комерційна істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник кількість зерна з головного колоса знов статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення та від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію лише порівняно з контролем. При дії дози 200 Гр кількість зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення, відрізнялася від контролю, показуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою. За дії дози 250 Гр параметр кількість зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який знизився зі зростанням дози мутагену до 250 Гр.

Таким чином, за ознакою кількість зерна з головного колоса в сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася лише зі зростанням до дози 200 Гр як критичної, більш низькі дози демонструють статистично достовірне зниження лише порівняно з контролем, крім початкової дози 100 Гр. Стимуляційний ефект повністю відсутній, показник слабо варіативний.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник кількість зерна з головного колоса в сорту Співанка істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник кількість зерна з головного колоса статистично достовірно не відрізнявся від попереднього значення, але відрізнявся від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка знизилася порівняно з контролем зі зростанням дози гамма-променів до 150 Гр. При дії дози 200 Гр кількість зерна з головного колоса в сорту Співанка статистично достовірно не

відрізнялася від попереднього значення, але відрізнялася від контролю, демонструючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка ще не знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр кількість зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується зі зростанням дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр у сорту Співанка показник кількість зерна з головного колоса статистично значуще знизився з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою кількість зерна з головного колоса в сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози, починаючи з 250 Гр та стосовно контролю з 150 Гр. Стимуляційні ефекти повністю відсутні. Ознака варіативна, як і в попередньому випадку, але ще недостатньо для прогностичного ефекту.

Аналізуючи показник маса зерна з головного колоса виявлено, що при дії гамма-променів у дозі 100 Гр у сорту Комерційна він істотно знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник маса зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр маса зерна з головного колоса знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, демонструючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр маса зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи доволі значущий вплив мутагенної активності

гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується зі зростанням дози мутагену.

Таким чином, за ознакою маса зерна з головного колоса в сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози. Стимуляційний ефект повністю відсутній (він і не повинен спостерігатися при дії доз починаючи зі 100 Гр).

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник маса зерна з головного колоса в сорту Співанка істотно знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник маса зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр маса зерна з головного колоса в сорту Співанка знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр маса зерна з головного колоса статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується зі зростанням дози мутагену. З огляду на характер дії дози 300 Гр у сорту Співанка вдалося виконати структурний аналіз, на відміну від попереднього генотипу, що ще раз вказує на більшу стійкість до дії гамма-променів саме цього сорту. Депресія була знову статистично значущою та спостерігалася зниження показника маса зерна з головного колоса з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою маса зерна з головного колоса в сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною

зміною дози. Стимуляційні ефекти повністю відсутні. У обох сортів показник достатньо варіативний для відтворення мутагенної депресії.

Аналізуючи показник маса зерна з рослини, встановлено, що при дії гамма-променів у дозі 100 Гр у сорту Комерційна він істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник маса зерна з рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, виявлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр маса зерна з рослини знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, демонструючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр маса зерна з рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується зі зростанням дози мутагену.

Таким чином, за ознакою маса зерна з рослини в сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози. Стимуляційний ефект повністю відсутній. Зниження не відбувається лише при дії дози 100 Гр.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник маса зерна з рослини в сорту Співанка істотно не знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів не є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник маса зерна з рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, маємо значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр маса зерна з рослини в сорту Співанка знов статистично достовірно відрізнялася від

попереднього значення та від контролю, підтверджуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр маса зерна з рослини статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується при зростанні дози мутагену. При дії дози 300 Гр депресія була знову статистично значущою та спостерігалось зниження показника маса зерна з рослини з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою маса зерна з рослини в сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози. Стимуляційні ефекти повністю відсутні. У обох сортів показник достатньо варіативний для відтворення мутагенної депресії, крім дози 100 Гр.

Аналізуючи показник маса тисячі зерен, виявлено, що при дії гамма-променів у дозі 100 Гр у сорту Комерційна він істотно знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник маса тисячі зерен статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, встановлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр маса тисячі зерен знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр маса тисячі зерен статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується при зростанні дози мутагену.

Таким чином, за ознакою маса тисячі зерен у сорту Комерційна встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози. Стимуляційний ефект повністю відсутній.

При дії гамма-променів у дозі 100 Гр показник маса тисячі зерен у сорту Співанка істотно знизився порівняно з контролем, тобто зміна цього показника при дії відповідної дози гамма-променів є статистично доведеною. При дії дози 150 Гр показник маса тисячі зерен статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, виявлено значущу мутагенну депресію, що призводить до пригнічення цієї ознаки, яка поступово знижується зі зростанням дози гамма-променів. При дії дози 200 Гр маса тисячі зерен у сорту Співанка знов статистично достовірно відрізнялася від попереднього значення та від контролю, підтверджуючи значущий вплив мутагенної дії гамма-променів, що призводить до депресії за цією ознакою, яка знов поступово знижується зі зростанням дози мутагену. За дії дози 250 Гр параметр маса тисячі зерен статистично достовірно відрізнявся від попереднього значення та від контролю, демонструючи доволі значущий вплив мутагенної активності гамма-променів, що призводить до депресивних наслідків за цим параметром, який поступово знижується зі зростанням дози мутагену. При дії дози 300 Гр депресія була знову статистично значущою та спостерігалася зниження показника маса тисячі зерен з підвищенням дози до 300 Гр.

Таким чином, за ознакою маса тисячі зерен у сорту Співанка встановлено факт мутагенної депресії, яка значуще відтворювалася з кожною зміною дози. Стимуляційні ефекти повністю відсутні. У обох сортів показник достатньо варіативний для відтворення мутагенної депресії.

Серед цих показників на формування врожайності безпосередньо впливають такі, як продуктивна кущистість, кількість зерна з головного колоса, маса зерна з головного колоса, маса тисячі зерен. Опосередкований значний вплив мають ознаки висота рослини та кількість колосків у колосі. Як правило, більш варіативними є ознаки, що мають безпосередній вплив, ознаки архітектури рослин менш мінливі, але коли ми говоримо про мутагенну

депресію, то ці ознаки іноді більш чутливі до дії гамма-променів, що й демонструють дані таблиці 3.3. Так, високий ступінь мінливості проявив показник висота рослини. Параметри загальної кущистості, продуктивної кущистості, довжини головного колоса, кількості колосків з головного колоса переважно суттєво не знижувалися зі зростанням дози гамма-променів. Звісно, мутагенна післядія відбилася й на них, але рівень будь-якого з цих параметрів лише при дії сублетальної або напівлетальної дози значуще відрізнявся від контролю. Насамперед, потрібно орієнтуватися на параметри, які знижуються з кожним зниженням кількості чинника, проте за цими елементами структури дози 100 та 150 Гр, 150 та 200 Гр не показують жодної варіативності.

Параметр висоти стебла за дії дози 100 Гр знижувався зі статистичною достовірністю порівняно з контролем у обох генотипів. Аналогічне відбувалося за дії доз 150–250 Гр. Параметр загальної кущистості значно менший за варіативністю та показує мінливість з підвищенням дози тільки в сорту Співанка та тільки за дії 200–250 Гр. Вплив гамма-опромінення на параметр продуктивної кущистості продемонстрував фактично ту саму картину, не урахувуючи мінливості для одного варіанта Комерційної при дії дози 200 Гр. Що стосується елемента врожайності довжина головного колоса, він варіативний тільки за дози 200 Гр (Комерційна) та 250 Гр (Співанка) (рис. 3.3). Така сама картина характерна для елемента структури врожайності кількість колосків з головного колоса.

Такий параметр структури продуктивності, як кількість зерна з колоса, змінюється за дії усіх доз за винятком 100–150 Гр зі статистичною значущістю та є високочутливим моніторинговим параметром мутагенної депресії. Маса зерна з колоса змінюється при будь-якій дозі гамма-променів та цілком відповідна за варіативністю всім показникам для надійного аналізу мутагенної депресії у гамма-променів і визначення природи мутагенної дії. Інакше – як попередня ознака висоти стебла в рослин першого покоління. Маса зерна з рослини дещо менш мінлива, ніж попередній показник та відтворює мутагенну



Рис. 3.3. Довжина головного колоса при дозі 250 Гр, сорт Співанка

депресію приблизно настільки ж, як і параметр структури кількість зерна з колоса. МТЗ (маса тисячі зерен) значуще варіює при дії усіх доз гамма-променів для обох генотипів та є стабільним моніторинговим показником мутагенної депресії на рівні елементів структури висота стебла рослини та маса зерна з колоса.

Тобто, достовірно показують характер мутагенної депресійної активності такі елементи структури, як висота рослин, маса зерна з головного колоса та маса тисячі зерен, частково маса зерна з рослини, частково кількість зерен з головного колоса (крім доз 100–150 Гр).

Як моніторингові за мінливістю щодо поступової варіації параметра при зміні дози гамма-променів можна виявити за дискримінантним аналізом

(табл. 3.4) такі елементи структури, як висота рослини, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, МТЗ.

Таблиця 3.4

Дискримінантний аналіз елементів структури рослин

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,02)	p-level
Висота, см	0,57	10,80	0,01
Загальна кущистість	0,01	0,56	0,71
Продуктивна кущистість	0,04	1,02	0,43
Довжина головного колоса, см	0,04	1,11	0,40
Кількість колосків, шт.	0,04	1,01	0,41
Зерна з головного колоса, шт.	0,16	3,71	0,07
Маса зерна з головного колоса, г	0,26	6,09	0,02
Маса зерна з рослини, г	0,20	4,11	0,03
МТЗ, г	0,59	14,02	0,01

Не інформативним показником виявилася кількість зерна з головного колоса.

При застосуванні дисперсійного аналізу за двома факторами, що наведено у таблиці 3.5, спостерігався вплив переважно дози гамма-променів на параметри структури рослин першого покоління сортів рослин – висоту рослин, кількість зерен з головного колоса, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, МТЗ. Цей фактор був головним у відмінностях матеріалу за проявом мутагенної депресійної активності. За аналізом фактору генотипових особливостей сорту моніторинговими були такі показники: висота рослин, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, МТЗ. Значуща генотип-мутагенна взаємодія є показником досить різких відмінностей між сортами за мутагенною депресією.

Аналіз факторів мутагенної депресії

Джерело варіації	SS	df	MS	F	P	F _{критичне}
Доза мутагену	1886,68	5	377,34	27,05	0,01	5,05
Генотип	108	1	108	7,74	0,03	6,61
Похибка	69,76	5	13,952			
Всього	2064,44	11				

Таким чином, можна вважати доведеним, що збільшення дози гамма-променів більш вагомо впливає на рослини, ніж генотип: показники «висота рослини» та «маса тисячі зерен» чітко демонструють вплив відповідного мутагенного чинника. Параметрами моніторингу депресивних наслідків можна визначити такі ознаки, як висота рослин, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен.

У наших дослідження відбувається суттєве зниження класифікації доз за їх градацією. Так, зазвичай напівлетальність характерна для більш високих доз у межах не менш ніж 200 Гр, коли в наших дослідженнях тенденція зовсім інша [188; 195]. Іноземні дослідники отримували життєздатний матеріал та потім його успішно використовували навіть для доз 300 – 350 Гр [125]. Як відомо, за високу сенситивність вихідного матеріалу відповідає система двох рецесивних генів, що суттєво погіршує здатність матеріалу до виживання [119].

Відмічалось в дослідження деяких вчених, що селекція без урахування вищенаведеної особливості може призвести до фактично повної наявності в місцевих сортових ресурсах лише цієї системи, що й призводить до проблем щодо внесення таких форм до програм з генетичного поліпшення через використання мутаційної мінливості [125, 195].

Ця проблематика показана на досить великому діапазоні культур – від зернових до овочевих, фактично добір за нею є передумовою щодо внесення

відповідного матеріалу до програми з експериментального мутагенезу [77, 144, 189]. Але це не є визначальним для перспективності використання мутацій на базі цих генотипів. До того ж спектр отриманих у майбутньому мутацій може компенсувати негативні моменти, пов'язані з низькою стійкістю до гамма-променів [223].

Щодо моніторингу особливостей формування окремих ознак структури врожайності в першому поколінні – то отримані дані фактично збігаються з попередніми дослідженнями (крім ролі маси зерна з рослин, цей параметр є варіативним стосовно вихідного матеріалу та може мати прогностичний елемент у наших дослідженнях) [78, 157].

Висновки до розділу 3

1. За результатами дослідження більший негативний вплив гамма-променів за всіма названими показниками проявився в сорту Комерційна, за винятком помірних доз в окремих випадках. Це показує особливості взаємозв'язку між депресійною активністю гамма-опромінення та генотипами деяких сортів, що визначає ускладнені особливості виникнення депресивних наслідків на рівні рослини в цілому.

2. Моніторинговими параметрами за ступенем мутагенної депресії у першому поколінні рослин сортів, що отримали мутагенну дію, були: показники онтогенезу рослин (схожість, віддалена загибель), фертильність-стерильність пилку та окремі елементи структури врожайності (висота рослин, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен).

3. Генотипова особливість місцевих сортів (Комерційна та Співанка) виявилася в чутливості до дії гамма-променів, що показано напівлетальністю вже початкових, досить посередніх за класифікацією ФАО-МАГАТЕ доз (100–150 Гр). Відповідно це є показник їх фундаментальної особливості при дії гамма-променів для отримання високого рівня мутаційної активності в майбутньому та означає можливий високий рівень мутабільності за частотою та спектром подальших змін. Тобто ці генотипи є достатньо перспективними для

експериментального мутагенезу за проявом депресії в першому поколінні. Подальші дослідження будуть виконуватися вже за наявності в наступних поколіннях змін, що визначатимуться переважно візуально та їх успадкуванням.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Іжболдін О. О. Особливості мутагенної депресії при дії гамма-променів на прикладі пшениці м'якої озимої. *Аграрні інновації*. 2021. № 10. С. 51–57.
2. **Іжболдін О. О.**, Пашенко Н. О. Депресія у пшениці озимої при дії гамма-променів. *Матеріали V Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»*. Дніпро, 2020. С. 217–219.

РОЗДІЛ 4

ДІЯ ГАММА-ПРОМЕНІВ НА ХРОМОСОМНИЙ АПАРАТ КЛІТИНИ

Наслідки хромосомних порушень настільки ж різноманітні, як різноманітні причини, які їх викликають. Це можуть бути як наслідки дії канцерогенних речовин, так і спонтанні порушення при онтогенезі. У поєднанні з генними мутаціями (хоча тільки починаємо розуміти природу їх взаємозв'язку) вони є основними причинами всіх генетичних та еволюційних змін. У широкому сенсі хромосомні порушення стали інструментом, можливо найбільш точним, для ідентифікації як окремих хромосом, так і генів, клітинного ядра, його складових [182].

Хромосомні аберації вже досить довго загально визнані як основний біомаркер прояву характеру впливу різних мутагенів (іонізуючого випромінювання та генотоксичних речовин) на живий організм на клітинному рівні. Численні структурні аберації особливо впливають на ріст і розвиток рослин. Рівень спонтанних хромосомних аберацій для будь-якої живої істоти досягає в середньому 0,6 %. Хромосомний аналіз спонтанних аберацій показує, що майже в 50 відсотках випадків абортів зародків зумовлена саме ними. Багато спадкових хвороб безпосередньо асоційовані з ланками хромосом, що характеризуються високою ймовірністю виникнення таких змін. Сучасні дослідження показують високий рівень зв'язку між частотою спонтанних хромосомних аберацій у популяції та рівнем мутабільності. Ці спостереження підкреслюють важливість розуміння механізмів, задіяних у виникненні хромосомних аберацій [173, 174].

Зміни структури й кількості хромосом можуть бути викликані як зовнішніми, так і внутрішніми чинниками. Хромосомні зміни, що ведуть до мутацій, були вперше описані Гуго де Фрізом на прикладі роду *Oenothera* [182]. Подальші дослідження деяких видів рослин показали, що ці зміни є складним комплексом транслокацій. Але ще раніше дослідження інших об'єктів довели,

що інші типи змін (зокрема, парацентричні інверсії) досить часто є більш ймовірними причинами мутацій, ніж нечисленні транслокації [167]. Уже на ранніх етапах досліджень стало зрозуміло, що хромосомні аберації відіграють істотну роль в еволюції живих організмів. Дослідження хромосом кукурудзи в пахітені дозволило встановити, що спонтанний характер мають такі типи перебудов, як делеції, дуплікації, інверсії і транслокації (тобто спонтанні мутації можуть мати будь-який характер) [179,189].

Два явища безпосередньо пов'язані з індукцією хромосомних аберацій – так звана адаптивна відповідь і нестабільність геному. Адаптивна відповідь вперше була продемонстрована на прикладі мутацій у бактерій [195], пізніше те саме явище було ідентифіковано й в інших об'єктів [218]. Особливо воно характерне для радіаційного мутагенезу. Хоча є гіпотези про механізми цього явища, остаточного обґрунтування цього ефекту немає [143]. Щодо нестабільності геному, то спостерігається явище, прямо пов'язане з характером генотипу конкретної особи, очевидно з наявністю мутабельних локусів. Механізм явища не зовсім зрозумілий, оскільки він не пояснюється жодним базовими принципами радіобіології, такими як залежність від дози, типу елементарних частинок або залежності частоти від дози [167].

Рослини як об'єкт такого типу досліджень, на відміну від інших модельних об'єктів, дають можливість вивчати типи й частоти хромосомних перебудов безпосередньо при першому мітотичному поділі після опромінення. Вважається, що основними чинниками, що впливають на залежність реакції від дії мутагену, є різниця в генотипі вихідної форми, розміри хромосом, активність систем репарації і тривалість мітотичного циклу. На основі даних цитологічного аналізу досліджені частоти й спектри хромосомних аберацій після впливу гамма-променів. Враховувалася загальна кількість мітозів (у відповідній фазі), знайдена в препаратах (20–25 препаратів по кожному варіанту), кількість клітин з хромосомними порушеннями та відсоток таких клітин (від кількості мітотичних), частоти типів хромосомних аберацій (від загальної кількості клітин з перебудовами).

Метою цієї частини досліджень було виявити особливості дії широкого спектра (100–300 Гр) доз гамма-променів у сортів пшениці озимої Співанка та Комерційна на рівні хромосомного апарату клітини.

Параметри цитогенетичної активності в проростках зародкових корінців насіння в поколінні M_1 наведені в таблиці 4.1. Вибірка становила від 500 (для доз 250–300 Гр, з численною кількістю клітин, що елімінували внаслідок помилок під час мітозу) до 1000 клітин.

Таблиця 4.1

Частота хромосомних перебудов при дії гамма-променів

Варіант	Мітозів	Усього аберацій		Мітозів	Усього аберацій	
		шт.	%		шт.	%
Співанка				Комерційна		
Контроль	1011	17	1,7±0,3	1022	8	0,8 ±0,5
100 Гр	1028	69	6,7±1,1*	1018	79	7,8 ±0,9*
150 Гр	1003	144	14,4±1,4*	1043	126	12,1±1,1*
200 Гр	978	245	25,1±1,3*	1001	233	23,3±0,8*
250 Гр	611	117	19,2±1,2*	643	121	18,8±1,2*
300 Гр	501	98	19,6±1,4	562	108	19,2±0,9

* - різниця статистично достовірна при $P_{0,05}$

Як ми бачимо, навіть у контролі відбуваються хромосомні перебудови (на рівні 1–2 відсотків, у сорту Комерційна майже вдвічі нижче в контролі, різниця між сортами статистично достовірна, що свідчить про більшу генетичну стабільність сорту Комерційна). Це є звичайним природним процесом, пов'язаним як із життєдіяльністю клітини, так і з дією чинників зовнішнього середовища, але й суттєвим впливом мутабільності відповідного генотипу. Показник спонтанного рівня аберацій якраз є ключовим при визначенні адаптивної відповіді геному на дію мутагенів широкого спектра, до яких і належать гамма-промені.

Частота аберацій поступово лінійно зростала при дозах 100–150 Гр для обох сортів, але більш плавно для сорту Комерційна. Максимального значення частота хромосомних перебудов досягала при дозі 200 Гр (23–25%) з подальшим достовірним зниженням при дозі 250 Гр до стабільного рівня 19 %

при дозах 250–300 Гр, відмінності між якими були несуттєві. Також при дії критичних та сублетальних доз вже буда відсутня сортова специфіка, що є звичайною картиною для цієї частини спектра.

Таким чином, генотипи істотно не розрізнялися при дії цього діапазону доз (як при контролі), кількість хромосомних аберацій при дозі 100 Гр у сорту Комерційна була трохи вищою, ніж у сорту Співанка, однак нижче при дозах 150 і 200 Гр. При більш високих дозах відмінності були зовсім несуттєві.

Іншу картину спостерігаємо при розгляді спектра аберацій (табл. 4.2 та 4.3 відповідно для Співанки та Комерційної). Так, виявлено такі типи: одинарні й множинні фрагменти; хроматидні й хромосомні мости; мікроядра; відстаючі хромосоми, тобто фактично спостерігали увесь можливий спектр цитогенетичних порушень, без винятків. Окремо виділені клітини з множинними перебудовами, розраховане співвідношення фрагментів до мостів, що, як правило, є індикатором для ідентифікації сайт-специфічної дії, переважно властивої для хімічних супермутагенів та менш специфічної суцільної активності, більш характерної для фізичних чинників (крім швидких нейтронів).

Можна зробити висновок, що для обох сортів характерна перевага хромосомних перебудов за типом «міст» над «фрагментами», що є більш традиційним для дії саме фізичних мутагенів. Переважна кількість перебудов припадає саме на мости та фрагменти, кількість інших аберацій суттєво нижча, хоча теж лінійно зростає зі зростанням дози. Інакше кажучи, картина властива для гамма-променів і стверджувати, що загалом генотипи місцевої селекції якість суттєво відрізняються від нормативу для середніх багаторічних досліджень інших сортів пшениці, немає жодних підстав.

На відміну від інших типів, частка комплексних перебудов продовжує зростати при високих дозах (250 та 300 Гр), що свідчить про більш широкий характер перебудов та пов'язано з більш масштабними ушкодженнями геному рослин.

Спектр хромосомних аберацій у сорту Співанка

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / Мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві й більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Контроль, вода	6	35,3	7	41,2	0,9	2	11,8	2	11,8
Гамма-промені, 100 Гр	13	18,8	39	56,5	0,3	8	11,6	9	13,0
Гамма-промені, 150 Гр	30	20,8	78	54,2	0,4	14	9,7	22	15,3
Гамма-промені, 200 Гр	71	29,0	114	46,5	0,6	18	7,4	42	17,1
Гамма-промені, 250 Гр	25	21,4	41	35,0	0,6	19	16,2	32	27,4
Гамма-промені, 300 Гр	23	23,5	39	39,8	0,6	12	12,2	24	24,5

У обох сортів при дії всіх доз гамма-променів співвідношення фрагментів до мостів нижче одиниці (тобто на користь мостів), однак для сорту Комерційна характерно менш значуще переважання мостів, особливо після досягнення доз 250–300 Гр. Також для цього сорту характерна наявність меншої кількості мікроядер і відстаючих хромосом, значно меншої кількості клітин з комплексними (множинними) абераціями. Таким чином можна стверджувати, що сорт Комерційна є не лише більш стабільним за генетичною структурою, але й менш специфічним у взаємодії з мутагенами широкого спектру дії. Можна констатувати, що на основі аналізу спектра хромосомних перебудов для сорту Співанка більш вірогідне отримання широкого спектра змін.

За результатами дискримінантного аналізу (табл. 4.4) встановлено значущість окремих показників аналізу хромосомних перебудов – показники загальної частоти перебудов, наявності мостів і фрагментів завжди наявні в моделі, для обох сортів в моделі також показник кількість клітин з

множинними аберациями (тобто вони теж належать у динаміці до тих, що лінійно зростають з підвищенням дози гамма-променів).

Таблиця 4.3

Спектр хромосомних абераций у сорту Комерційна

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві й більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Контроль	5	29,4	3	17,7	1,7	0	0,0	0	0,0
Гамма-промені, 100 Гр	15	21,7	50	72,5	0,3	6	8,7	8	11,6
Гамма-промені, 150 Гр	43	29,9	57	39,6	0,8	9	6,3	17	11,8
Гамма-промені, 200 Гр	62	25,3	126	51,4	0,5	14	5,7	31	12,7
Гамма-промені, 250 Гр	38	32,5	46	39,3	0,8	12	10,3	25	21,4
Гамма-промені, 300 Гр	34	34,7	42	42,9	0,8	11	11,2	21	21,4

Таблиця 4.4

Результати дискримінантного аналізу за даними частоти та спектра хромосомних перебудов

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,11)	p-level
Загальна частота перебудов	0,61	10,19	0,00
Фрагменти (одинарні +подвійні)	0,17	4,13	0,02
Мости (хромосомні + хроматидні)	0,46	9,01	0,01
Мікроядра, відстаючі хромосоми	0,10	1,72	0,29
Комплексні перебудови	0,20	4,82	0,03

Крім вивчення наслідків на рівні організму при оцінці ефективності мутагенної активності окремих чинників використовують зміни на рівні хромосомного апарату клітини. Цитогенетичні дослідження спектру та

значення окремих параметрів у активності застосованих чинників є невід'ємною частиною дослідів у першому поколінні рослин, які отримали мутагенну дію. Незважаючи на великий обсяг уже проведених радіобіологічних та радіоекологічних досліджень з цієї проблематики.

Єдиним показником, що був не в моделі під час аналізу, виявилася наявність мікроядер та відстаючих хромосом, зважаючи на досить рідкісний характер цих змін у спектрі, які до того ж виникають при високих значеннях доз, коли сортова специфіка фактично зникає.

За результатами двофакторного аналізу за схемою дисперсійного (табл. 4.5) доведено, що спостерігався вплив фактора «доза мутагену» на параметр загальної частоти хромосомних перебудов у обох сортів. Він був основним у диференціації за ступенем цього параметра. Фактор «генотип» суттєво не вплинув на частоту хромосомних аберацій (значення критерію Фішера значно менше за критичне).

Таблиця 4.5

Результати дисперсійного аналізу за даними частоти хромосомних перебудов

Джерело варіації	SS	df	MS	F	P	F _{критичне}
Доза мутагену	56227,75	5	11245,55	154,58	0,01	5,050329
Генотип	18,75	1	18,75	0,2578	0,633	6,607891
Похибка	363,75	5	72,75			
Всього	56610,25	11				

Отже, за загальною частотою аберацій при взаємодії за схемою генотип вихідної форми – доза мутагену (гамма-променів) сортової реакції не виявлено (вона виявлена лише в контролі). Таким чином, ми можемо передбачати відносно однакову частоту мутацій у наступних поколіннях за даними об'єктами, але можливі часткові відмінності у спектрі мутацій. Можливо, ефект взаємодії буде значними при дії гентоксичних хімічних речовин.

Факторний аналіз (табл. 4.6) показав відсутність відмінностей у реакції генотипу, крім показника загальної частоти аберацій, проте значущий вплив

показника доза (для параметрів загальна частота аберацій – що вже показав дисперсійний аналіз, наявність мостів, комплексні перебудови). Генотип сорту впливав лише на показник загальної частоти перебудов, у той час як показник доза (тобто зміна цього чинника) був значущим для параметрів загальної частоти перебудов, наявності мостів, наявності комплексних перебудов. До показника наявності мікроядер та відстаючих хромосом був додатково втрачений в моделі показник фрагментів.

Таблиця 4.6

Результати факторного аналізу (varimax raw)

Параметр	Генотип сорту	Доза
Загальна частота перебудов	0.898911	-0.924453
Фрагменти (одинарні +подвійні)	0.237643	0.276589
Мости (хромосомні + хроматидні)	0.176456	0.875987
Мікроядра, відстаючі хромосоми	0.176586	0.167489
Комплексні перебудови	0.119872	0.783988
Загальна дисперсія	2.398789	2.897587
Частка загальної дисперсії	0.897087	1.398079

Таким чином, доведено на прикладі двох сортів, що частота хромосомних аберацій залежить від дози в діапазоні помірних доз, при цьому відмінності за реакцією генотипу несуттєві. Гамма-промені, як і в попередніх дослідженнях, більше індукують мости, ніж фрагменти, тобто відповідне співвідношення менше одиниці. Аналіз показав, що єдиним параметром, що відтворював сортову специфіку, була загальна частота аберацій. Не можна сказати, що якийсь тип аберацій був більш властивий якомусь з генотипів. Відмінності в генотипах також при дії гамма-променів проявляються за співвідношенням фрагментів і мостів, наявністю клітин з комплексною аберацією при високих дозах, але це не підтверджується на рівні факторного аналізу окремо, та, можливо, вплив цих показників має синергічний характер.

Виконані дослідження на рівні клітини свідчать про більшу стабільність до дії фізичних чинників сорту Комерційна, що може в перспективі позначитися на більш збідненому спектрі порівняно із сортом Співанка, але навряд чи в більш низькій загальній частоті змін – оскільки такої прямої залежності між впливом на рівні організму та на рівні рослини досі не з'ясовано.

Повний аналіз свідчить про цілком задовільні властивості сортів місцевої селекції як вихідного матеріалу для отримання суттєвого рівня мінливості при застосуванні традиційних оптимальних доз гамма-променів. Застосування високих доз на рівні 250–300 Гр небажано або повинно бути обмежено лише рамками проведення досліджень з генетичного контролю окремих ознак, можливо в рамках TILLING та DEALING–програм.

Висновки до розділу 4

1. Сорт Співанка суттєво менш стабільний відносно сорту Комерційна на цитогенетичному рівні, але за відсутності суттєвих відмінностей при взаємодії в системі генотип-мутаген для гамма-променів.

2. Кількість хромосомних перебудов лінійно зростає при дії гамма-променів дозою до 200 Гр, де починається суттєвий спад зі стабілізацією на нижчому рівні при дозах 250–300 Гр. Виявлено, що доза гамма-променів є суттєво більш значущим (а переважно й єдиним значущим) чинником для показників цитогенетичної мінливості для цього набору сортів.

3. Значущими параметрами мінливості на рівні клітинного апарату є загальна частота хромосомних аберацій, частота мостів, частота комплексних перебудов. Співвідношення фрагментів до мостів відповідає стандартним закономірностям, що властиві для гамма-променів.

4. Наведені дані свідчать про приблизно однаковий рівень мінливості в наступних покоління для обох досліджуваних сортів, але суттєво вищий рівень хромосомних перебудов у контролі дозволяє прогнозувати більші відмінності в мінливості при застосуванні хімічних мутагенів та можливість часткових відмінностей для обробленого матеріалу за спектром змін у наступних

поколіннях вже для гамма-променів (за рахунок різниці в наявності та рівні мінливості для мутабільних локусів між двома генотипами).

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. **Іжболдін О. О.**, Лихолат Т. Ю. Цитогенетична мінливість у пшениці озимої (*Triticum aestivum* L) за дії гамма-променів. *Наукові доповіді НУБІП України*. 2021. № 5(93). Режим доступу: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2021.05.005/13921>.
2. **Іжболдін О. О.**, Пащенко Н. О. Цитологічні порушення як індикатор дії гамма-променів. *Матеріали IV Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»*. Дніпро, 2019. С. 299–300.

РОЗДІЛ 5

ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ЗМІН У НАСТУПНИХ ПОКОЛІННЯХ. КЛАСИФІКАЦІЯ ЗМІН

5.1. Рівень мінливості у поколіннях M_2 – M_3

Застосовані як мутагени гамма-промені належать до найбільш поширених як в селекційній практиці (до 85 % всіх мутантних та мутантно-рекомбінатних сортів), так і в практичній генетиці (дослідження з подвійного рецесивного механізму радіосенситивності). Вони входять до групи мутагенів з високою ушкоджувальною властивістю. Особливо при жорсткій однократній дії з позиції генетичних та фізіологічних наслідків [129].

Характерною рисою гамма-променів як мутагенів є досить обмежена сайт-специфічність та більш суцільний характер дії на рослинний матеріал, що призводить до суттєвого розширення спектра дії, але звуження можливостей отримати більшу кількість мутацій за якимось окреим типом. Тобто використання цього мутагенного чинника є більш доцільним для нового вихідного матеріалу, особливо при проведенні рекогносцировочних досліджень з впливу різних доз та виявлення можливостей досить генетично нового матеріалу для отримання цінних з генетичної та селекційної позицій мутацій [202]. Таким чином, використання гамма-променів як мутагенного чинника для вихідного матеріалу місцевої селекції є звичайною передумовою для включення відповідного матеріалу до широкої роботи з генетичного поліпшення через використання мутаційної мінливості. Інші чинники більш залежні від генетичних особливостей матеріалу та більш специфічні за дією в системі генотип – природа мутагену. Саме використання високих доз гамма-променів було та є передумовою найбільш значних успіхів в мутаційному поліпшенні сільськогосподарських культур [7]. Залучення ж місцевого матеріалу є трендом для розширення біорізноманіття форм у процесі поліпшення, особливо актуальним для сучасного фокуса на адаптивність [3, 4, 8].

Мутанти, отримані внаслідок дії гамма-променів, демонструють вищу варіативність, та, як наслідок, суттєво вищу адаптивність до місцевих умов [2, 3]. Найбільш перспективними є форми з комплексом мутацій, включаючи полігенні, коли відбуваються системні зміни основних адитивних генів, що контролюють певну ознаку [5, 6]. Вважається, що цей тип мутагенезу більш специфічний з позиції властивостей вихідного матеріалу, тобто підбране оптимальне поєднання комплексу мутаген – діапазон доз – вихідний сорт підвищує частоту мутацій у 1,5–2 рази лише за загальною частотою та можливе часткове скерування до отримання підвищення частоти необхідних форм. Зміна хоча б однієї зі складових знижує частоту та спектр мутацій, що робить ключовим питання пошуку нового вихідного матеріалу [9, 10]. Це питання вирішується зараз в рамках парадигми підвищення ролі місцевих генетичних ресурсів та добору вузькоспеціалізованого адаптивного матеріалу. Найбільшу цінність становлять знайдені в M_2 цілком змінені родини (константні), коли мутація відбувається за комплексом господарськоцінних ознак [17].

Для гамма-променів характерні доволі різкі, стрибкоподібні зміни, тому цей спосіб більш вдалий для первинної обробки нового вихідного матеріалу [1, 9]. Вибрані нами гамма-промені є широко вживаними для мутаційної генетики та селекції. Те саме стосується й обраних доз – вони є тривіальними, і дослідження з впровадження якихось нових не планувалося, оскільки в цьому аспекті проблема використання гамма-променів вже багаторазово вивчена протягом останніх 50–60 років [4, 11].

Виявлена залежність формотворчої дії гамма-променів від дози. Більш низькі дози при однаковому відсотковому співвідношенні змін підвищують рівень мінливості ознак в 1,5–2 рази. Найбільш перспективними вважають мутанти з комплексом мутацій, включаючи полігенні. Гамма-промені особливо успішно індукують переважно карликові та напівкарликові, ранньостиглі форми, є цінними для селекції на стійкість до хвороб [6, 7].

Усього було досліджено 3 270 родин в поколіннях M_2 – M_3 . Кількість за кожним варіантом становила від 500 родин (100–150 Гр) до 40–60 родин (250

Гр). Доза 300 Гр як сублетальна не дала матеріалу для дослідження в наших умовах, що пов'язано зі специфічністю генетично зумовлених механізмів відповіді на опромінення, характерних для сортів вітчизняної селекції (рис. 5.1).



Рис. 5.1. Покоління M_2 сімей сортів, що отримали мутагену дію

У таблиці 5.1 наведено загальну частоту при опроміненні досліджуваних генотипів пшениці озимої сортів Комерційна та Співанка. Як можна переконатися, суттєвою відмінністю є менша частота мутацій для сорту Співанка при дії в діапазоні 100–200 Гр. Також є різним характер переходу до високих доз: при підвищенні до 250 Гр у сорту Комерційна частота залишається на тому самому максимальному рівні (зростання статистично не достовірне), а от у сорту Співанка відбувається суттєве стрімке зростання до рівня мінливості сорту Комерційна. Тобто динаміка має значно менш регулярний характер та мутаційна активність характеризується дуже різкими сплесками пікового характеру.

Частота мутацій у пшениці озимій при дії гамма-променів

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей
Комерційна, контроль	500	6	1,2±0,1
Комерційна, 100 Гр	500	42	8,4±0,6*
Комерційна, 150 Гр	450	61	13,6±1,0*
Комерційна, 200 Гр	120	35	29,2±1,4*
Комерційна, 250 Гр	40	12	30,0±1,6*
Співанка, контроль	500	4	0,8±0,1
Співанка, 100 Гр	500	32	6,4±0,5*
Співанка, 150 Гр	400	43	10,8±0,9*
Співанка, 200 Гр	200	38	19,0±1,1*
Співанка, 250 Гр	60	19	31,6±1,5*

* - статистично достовірно перевищує попередній варіант при $P_{0,05}$

Проаналізувавши окремо сорти, встановлено, що в контролі сорт Комерційна характеризується доволі високим рівнем спонтанної мінливості, тобто є менш стабільним по відношенню до сорту Співанка. При помірних дозах 100–150 Гр частота мутацій у сорту Комерційна поступово зростає, причому суттєво перевищує як контроль, так і більш низьку дозу.

При дії дози 200 Гр відбувається стрімке зростання з подальшою стабілізацією на одному рівні при дозі 250 Гр, що пов'язано з високою загибеллю отриманого матеріалу при дії цієї дози. Вочевидь, ми підійшли при застосуванні цієї дози до критичного рівня для цього генотипу та варто з практичною метою застосовувати гамма-промені в дозі не більш ніж 200 Гр та орієнтуватися на дози та концентрації-аналоги для інших фізичних та хімічних мутагенів у дослідженнях з експериментального мутагенезу.

У сорту Співанка відбувається поступове зростання мутаційної активності при дозах 100–200 Гр, що дозволяє використовувати для практики не лише цей діапазон доз, але й можливе перевищення в діапазоні до 250 Гр, коли рівень мутабільності суттєво зростає. Уточнення межі застосування в

цьому випадку потребує додаткових досліджень для визначення критичних значень у проміжку між 200 та 250 Гр. У будь-якому випадку всі дози відрізнялися одна від одної та від контролю.

Взагалі ідентифіковано 33 типи змінених ознак, що були класифіковані за такими групами: I. Мутації структури стебла та листя – усі зміни за морфометрією та морфологією стебла та листя. 1. Товсте стебло. 2. Тонке стебло. 3. Високостеблові. 4. Низькостеблові. 5. Напівкарлик. 6. Карлик. 7. Інтенсивна воскова поволока. 8. Слаба воскова поволока. II. Мутації кольору та структури зерна. 9. Велике зерно. III. Мутації кольору та структури колоса. 10. Остистий колос. 11. Безостий колос. 12. Довгий колос. 13. Рихлий колос. 14. Циліндричний колос. 15. Веретеноподібний колос. 16. Щільний колос. 17. Великий колос. 18. Дрібний колос. 19. Напівостистий колос. 20. Ригідний колос. 21. Булавоподібний колос. 22. Загострений колос. 23. Антоціанові ості. IV. Змінені фізіологічні ознаки росту та розвитку. 24. Стерильність. 25. Ранньостиглість. 26. Пізньостиглість. V. Системні мутації – мутації за межі систематичних ознак, характерних для пшениці м'якої озимої, та більш властиві спорідненим формам. 27. Скверхедний колос. 28. Спельтоїдний колос. 29. Субкомпактоїд. 30. Компактоїд. 31. Сферококкеїд. VI Мутації за продуктивністю та якістю зерна. 32. Продуктивні. 33. Кущисті форми.

При розрахунку рівня мінливості (табл. 5.2) зі свого боку знаходимо, що хоч частота мутацій у сорту Співанка була суттєво меншою, але за кількістю ознак, за якими відмічена варіативність матеріалу, вона значно переважала сорт Комерційна (тобто мала суттєво ширший спектр мутаційної мінливості).

Якщо у сорту Комерційна більшу кількість змінених ознак знаходимо при дозі 100 Гр з поступовим зменшенням вже при дозі 150 Гр, то для сорту Співанка характерний широкий спектр дії від 100 до 200 Гр зі збідненням спектра мутацій уже при 250 Гр, що знову ж таки пов'язано із сублетальним характером дози. Тобто з позиції спектра дії для Комерційної перспективною є доза 100 Гр, для Співанки – дози 100–200 Гр.

Рівень мінливості при дії гамма-променів у пшениці озимій

Сорт	Кількість типів змінених ознак	Рівень мінливості
Комерційна, контроль	4	0,05
Комерційна, 100 Гр	21	1,76*
Комерційна, 150 Гр	18	2,45*
Комерційна, 200 Гр	15	4,38*
Комерційна, 250 Гр	11	3,30*
Співанка, контроль	4	0,03
Співанка, 100 Гр	24	1,54*
Співанка, 150 Гр	28	3,02*
Співанка, 200 Гр	24	4,56*
Співанка, 250 Гр	15	4,74

* - статистично достовірно перевищує попередній варіант $P_{0,05}$

При дії доз 100–200 Гр рівень мінливості поступово зростав для обох генотипів, але при дозі 250 Гр у сорту Комерційна мінливість суттєво знизилася за рахунок різкого збіднення спектра, у сорту Співанка залишилася приблизно на тому самому рівні, що й для дози 200 Гр.

Таблиця 5.3

Результати факторного аналізу частоти мутацій

Джерело варіації	SS	df	MS	F	P	F _{критичне}
Доза мутагену	1188	4	297	29,51	0,01	6,399
Генотип	19,04	1	19,04	1,89	0,24	7,71
Похибка	40,26	4	10,06			
Всього	1247,30	9				

Цікаво проаналізувати, що саме спричинило варіативність окремо за показником загальної частоти та рівня мінливості, оскільки вже вказано, що динаміка за цими показниками досить істотно відрізняється та сорт Співанка демонструє переважно нижчу частоту в оптимальному діапазоні доз, а сорт Комерційна – суттєво бідніший спектр мутацій. У таблицях 5.3, 5.4 відтворено

результати факторного аналізу за факторами «генотип» (сорт вихідного матеріалу) та «доза».

Таблиця 5.4

Результати факторного аналізу рівня мінливості

Джерело варіації	SS	df	MS	F	P	F _{критичне}
Доза мутагену	25,97	4	6,49	30,06	0,01	6,39
Генотип	7,38	1	3,38	9,76	0,03	7,70
Похибка	0,86	4	0,21			
Всього	34,21	9				

За аналізом таблиці 5.3 виявлено, що за загальною частотою мутацій вплинув лише фактор «доза». Тобто, незважаючи на суттєві відмінності, природа сорту жодним чином не проявилася на цьому показнику та відмінності за дії різних доз недостатньо, щоб у комплексі оцінити фактор генотип-мутагенної взаємодії як значущий.

За результатами аналізу за показником рівня мінливості встановлено, що зміни в частоті в комплексі з відмінностями по широті спектра мутацій уже суттєво залежали не лише від застосованої дози, але й від генотипу – тобто від сорту вихідного матеріалу. Залишається достовірним та значущим вплив різниці за дозами на мутаційну мінливість в обох випадках.

Таким чином, для сорту Комерційна варто використовувати для індукції мутаційної мінливості дозу 100 Гр з можливістю застосування, хоча й при збідненні спектра, доз 150–200 Гр; для сорту Співанка доцільним є використання усіх доз в діапазоні 100–200 Гр з можливим розширенням меншої градації доз за межу 200 Гр. Генотип-мутагенна взаємодія є значущою з позиції мутаційної мінливості навіть у випадку дії чинника (гамма-промені), що має відносно низьку сайт-специфічність.

Виконані дослідження показали більшу перспективність з позиції мутаційної мінливості місцевого сорту Співанка для отримання корисних форм

при дії гамма-променів. Також можливий для індукції варіативності в випадку цього генотипу суттєво ширший діапазон доз гамма-променів, та, відповідно, інших мутагенних чинників в аналоговому щодо дії простору доз та концентрацій. Хоча й у випадку застосування вже хімічних мутагенів є можливість більш суттєвого впливу сайт-специфічної дії та суттєвої корекції наявної ситуації, але в цілому це буде окремий випадок. Сорт Комерційна теж доволі перспективний для отримання корисних мутаційних форм, але, вочевидь все-таки його вживання як вихідного матеріалу може бути більш обмеженим як з позиції кількості мутагенного чинника, так і спектру отриманих мутантних форм (зменшення кількості ознак, за якими можливі мутаційні зміни). Можлива більша перспективність цього сорту для отримання окремих типів цінних форм, для чого потрібне більше ретельне дослідження спектра та виявлення значущості окремих ознак у ньому, що й планується.

5.2. Спектр спадкових змін у поколіннях M_2 – M_3

Оптимальними вважають дози гамма-променів, за яких схожість насіння становить 70–80 %, а виживання рослин 80–90 %. Тобто для гамма-променів – опромінення дозами 100–150 Гр [3]. Вважають, що невисокі дози гамма-променів доволі суттєво змінюють співвідношення та взаємодію різних цінних ознак у сільськогосподарських культур та загалом підвищують продуктивність, якість, адаптивний потенціал [8, 9]. Результатом є отримання практично цінних за врожайними якостями, з підвищеним вмістом незамінних амінокислот та мікроелементів мутантних форм. У разі використання малих доз гамма-променів в окремі періоди росту та розвитку при утворенні нової ознаки та відповідної дії чинників довкілля мутаційна зміна відбувається як процес формотворення й веде до виникнення стабільних практично цінних ознак [22].

Метою наших досліджень було виявити особливості мутаційної активності дії різних доз гамма-променів у сортів пшениці озимої місцевої селекції за показниками спектра викликаних мутаційних змін у другому-четвертому поколіннях.

Ставилися такі завдання: дослідити показники загальної частоти окремих типів мутацій, наявності їх у спектрі мутацій для пшениці озимої сортів місцевої селекції (Комерційна та Співанка) у другому-четвертому поколіннях. Встановити вплив окремих доз гамма-променів на спектр викликаних змін, можливість мутацій за окремими групами, їх загальну ймовірність залежно від генотип-мутагенної взаємодії. Проаналізувати спектр мутаційних змін, виявити його ключові компоненти та можливість створення господарськоцінних, перспективних форм, вплив на генотипи сортів місцевої селекції та визначити їх перспективність з позиції практичного впровадження застосування мутаційної мінливості (рис. 5.2).



Рис. 5.2. Мутації колоса за типом скверхедний колос при високих дозах гамма-променів

Показники мінливості родин та ліній у M_{2-4} наведені в таблиці 5.5 (загальна частота мутацій, кількість змінених ознак, рівень мінливості). У сорту Комерційна частота мутацій варіювала від 8,4 % (гамма-промені, 100 Гр) до 30,0 % (гамма-промені, 250 Гр) при контролі 1,2 % (частота спонтанних мутацій). У сорту Співанка від 6,4 % (гамма-промені, 100 Гр) до 31,6 % (гамма-

промені, 250 Гр) при 0,8 % спонтанних мутацій у контролі без обробки. Як видно з темпів зростання частоти мутацій, у обох сортів воно відбувається поступово, але в цілому в сорту Співанка частота суттєво нижча, ніж у сорту Комерційна, з різким зростанням цього параметра при дозі 250 Гр (майже на 60 % від попереднього рівня). Водночас у сорту Комерційна частота мутацій залишається при дозах 200–250 Гр приблизно на одному рівні та не характеризується піковими збільшеннями.

Таблиця 5.5

Показники мутабільності пшениці озимої

Варіант	Загальна частота	Кількість типів змінених ознак, шт.	Рівень мінливості
Комерційна, контроль	1,2	4	0,05
Комерційна, 100 Гр	8,4*	21	1,76*
Комерційна, 150 Гр	13,6*	18	2,45*
Комерційна, 200 Гр.	29,2*	15	4,38*
Комерційна, 250 Гр	30,0*	11	3,30*
Співанка, контроль	0,8	4	0,03
Співанка, 100 Гр	6,4*	24	1,54*
Співанка, 150 Гр	10,8*	28	3,02*
Співанка, 200 Гр	19,0*	24	4,56*
Співанка, 250 Гр	31,6*	15	4,74

* - різниця статистично достовірна при $P_{0,05}$

Кількість типів змінених ознак в усьому діапазоні доз вища, навпаки, у сорту Співанка, що характеризує суттєве збагачення спектра мутацій для цього генотипу, у той час як у сорту Комерційна значно зростає кількість мутантів для окремих ознак. Але загальний спектр суттєво збіднений. Залежно від конкретного наповнення спектра змін це може означати, що за наявності високого рівня мінливості саме за господарськоцінними ознаками цей сорт може бути більш перспективним безпосередньо для отримання господарськоцінних форм. Водночас сорт Співанка більш ефективний при отриманні колекцій генетично-цінних ознак з подальшим використанням для

поліпшення шляхом застосування комбінативної мінливості. У будь-якому разі в сорту Комерційна кількість типів змінених ознак зменшується зі зростанням дози гамма-променів, у той час як у сорту Співанка спектр навпаки розширюється до дози 150 Гр з подальшим спадом у дозах 200 – 250 Гр.

Рівень мінливості як комплексний показник мутабільності генотипів за рахунок більш широкого спектра вищий у сорту Співанка, хоча й не завжди суттєво, причому зростає постійно при підвищенні дози, хоча й не завжди істотно (доза 250 Гр). Рівень мінливості в контролі незначний, що додатково вказує на спонтанний характер отриманих мутацій.

За спектром дії гамма-променів у обох сортів ідентифіковано 33 типи змінених ознак (що в принципі небагато для дії гамма-променів як мутагену суцільної, не специфічної дії), що були класифіковані за такими групами:

I. Мутації структури стебла та листя – усі зміни за морфометрією та морфологією стебла та листя.

1. Товсте стебло. 2. Тонке стебло. 3. Високостеблові. 4. Низькостеблові. 5. Напівкарлик. 6. Карлик. 7. Інтенсивна воскова поволока. 8. Слаба воскова поволока.

II. Мутації кольору та структури зерна.

9. Велике зерно.

III. Мутації кольору та структури колоса.

10. Остистий колос. 11. Безостий колос. 12. Довгий колос. 13. Рихлий колос. 14. Циліндричний колос. 15. Веретеноподібний колос. 16. Щільний колос. 17. Великий колос. 18. Дрібний колос. 19. Напівостистий колос. 20. Ригідний колос. 21. Булавоподібний колос. 22. Загострений колос. 23. Антоціанові ості.

IV. Змінені фізіологічні ознаки росту та розвитку.

24. Стерильність. 25. Ранньостиглість. 26. Пізньостиглість.

V. Мутації за продуктивністю та якістю зерна.

32. Продуктивні. 33. Кущисті форми.

Показники мінливості за спектром сорту Комерційна

Варіант	Частота та кількість типів змінених ознак за групами (кількість ознак)											
	I (8)		II (1)		III (14)		IV (3)		V (2)		VI (5)	
	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.
Контроль	0,6	1	0,0	0	0,4	2	0,2	1	0,0	0	0,0	0
100 Гр	2,8	7	0,0	1	3,2	9	0,40	2	1,6	2	0,0	0
150 Гр	5,3	6	0,0	0	3,6	7	1,8	2	2,0	2	0,9	1
200 Гр	9,2	7	0,0	0	4,2	3	9,2	2	5,8	2	0,8	1
250 Гр	12,5	5	0,0	0	0,0	0	10,0	3	5,0	2	2,5	1



Рис. 5.3. Мутації за висотою стебла, сорт Комерційна: 1 – високорослий, 2 – вихідна форма, 3 – короткостебловий

VI. Системні мутації – мутації за межі систематичних ознак, характерних для пшениці м'якої озимої та більш властиві спорідненим формам.

27. Скверхедний колос. 28. Спельтоїдний колос. 29. Субкомпактоїд. 30. Компактоїд. 31. Сферококкоїд.

Аналіз спектра мутацій за окремими групами мінливості для визначення ключових параметрів мутабільності показує, що в сорту Комерційна (табл. 5.6) мінливість в контролі незначна та в рамках звичайної для сучасного сорту.



Рис. 5.4. Мутації по колосу, сорт Комерційна: 1 – остистий колос, 2 – спельтоїд, 3 – вихідна форма, 4 – короткий остистий колос

Перша група мутацій характеризується досить високим рівнем мутабільності за спектром, приблизно однаковим для доз 100–200 Гр, відсоток мутацій постійно зростає і за цим показником це найбільш мінлива група за рахунок мутацій по висоті рослин, насамперед високостеблових та низькорослих, в другу чергу – за рахунок мутацій по восковій поволоці. Друга група представлена лише однією ознакою з низьким показником кількості мутацій.

Третя група доволі високомутабільна, хоча поступається першій. Особливо виділилися мутації за наявністю остей та великий, дрібний, довгий колос для сорту Комерційна при дозах 100–150 Гр. Четверта група теж доволі вискомутабільна, особливо за ознаками пізньо- та ранньостиглості,

стерильність є досить рідкісною мутацією, спостерігається лише в сорту Комерційна при дії дози 250 Гр. П'ята група (господарськоцінні родини, кушисті та продуктивні) виникає з посередньою ймовірністю, але достатньо часто для отримання необхідної кількості перспективного матеріалу. Шоста група (системні мутації) низько варіативна, лише при високих дозах гамма-променів виникають такі типи мутацій, що взагалі характерно для досліджень з експериментального мутагенезу.

У результаті аналізу за окремими ознаками знаходимо, що по першій групі мутацій структури стебла та листя за ознакою товсте стебло мутація рідкісна (не більш ніж одна на варіант), низькоїмовірна, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів; тонке стебло – мутація рідкісна, (не більш ніж одна на варіант), низькоїмовірна, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів, більш рідка ніж попередня; високостеблові форми – мутація часта, доволі висока ймовірність виникнення на варіант, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів, відсутня при дії дози 250 Гр; низькостеблові форми – мутація доволі високочастотна, але більш рідкісна, ніж попередня, високоїмовірна, частота незначно зростає з підвищенням дози гамма-променів; напівкарлик – мутація доволі рідкісна, більш рідкісна, ніж попередня, високоїмовірна, частота незначно зростає з підвищенням дози гамма-променів; карликові форми – мутація рідкісна (не більш ніж одна на варіант), низькоїмовірна, виникає при дії більших доз гамма-променів; інтенсивна воскова поволока – мутація часта, доволі висока ймовірність виникнення на варіант, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів; слаба воскова поволока – мутація часта, доволі висока ймовірність виникнення на варіант, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів, більш частотна у сорту Комерційна, ніж попередня.

Друга група мутацій – за кольором та структурою зерна. Велике зерно – мутація дуже рідкісна, поодинокі випадки, низькоїмовірна, лише при низьких дозах гамма-променів.

Третя група мутацій – за кольором та структурою колоса. Остистий колос мутація високоїмовірна, але лише при дії гамма-променів 100–150 Гр; довгий колос – мутація середньоїмовірна, при дії гамма-променів 100–150 Гр; рихлий колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; циліндричний колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; веретеноподібний колос – мутація середньоїмовірна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; щільний колос – мутація середньоїмовірна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; великий колос – мутація доволі ймовірна, при дії низьких доз гамма-променів; дрібний колос – мутація доволі ймовірна, при дії низьких доз гамма-променів; напівостистий колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; ригідний колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; булавоподібний колос – мутація рідкісна, більше трапляється при дії високих доз гамма-променів, антоціанові ості – мутація відсутня в сорту Комерційна.

Четверта група – за зміненими фізіологічним ознаками росту та розвитку. Стерильні форми – мутація виникає лише при дії дози 250 Гр, поодинокі випадки, доволі низька ймовірність виникнення у другому поколінні; ранньостиглість – ймовірність виникнення цієї ознаки доволі висока, як правило, більше при дії доз 150–200 Гр; пізньостиглість – найбільш високочастотна мутація, виникає переважно при дії більш високих доз гамма-променів.

П'ята група мутацій – за продуктивністю та якістю зерна. Продуктивні форми доволі частотні, виникають переважно при дії низьких доз гамма-променів; кущисті форми – те саме.

Шоста група системних мутацій: форми із скверхедний колосом – рідкісна мутація для сорту Комерційна, зафіксовано один випадок при дозі 200 Гр; спельтоїдний колос – більш часта зміна, особливо при дозі 150 Гр, при інших дозах доволі рідкісна; мутації за типами субкомпактоїд, компактоїд, сферококкоїд у сорту Комерційна відсутні.

Таким чином ключовими є дослідження мінливості по першій, третій, четвертій групі (високо- та низькостеблові форми, зміни по восковій поволоці, наявності остей, структурі колоса, строках стиглості). З позиції практичного використання треба виділити низькостеблові форми, наявність інтенсивної воскової поволоки, ранньостиглі, продуктивні та куцисті форми. Загалом частота за цими типами ознак висока або середня, що робить сорт Комерційна доволі перспективним з огляду на індукції господарськоцінних форм для прямого використання.

Аналіз мутаційної активності в сорту Співанка (табл. 5.7) показує доволі високий рівень мінливості по групах.

Таблиця 5.7

Показники мінливості по спектру Співанка

Варіант	Частота та кількість типів змінених ознак по групах (кількість ознак)											
	I (8)		II (1)		III (14)		IV (3)		V (2)		VI (5)	
	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.
Контроль	0,4	2	0,0	0	0,0	0	0,4	2	0,0	0	0,0	0
100 Гр	1,6	7	0,2	1	2,2	11	1,0	2	1,2	2	0,2	1
150 Гр	4,0	8	0,3	1	3,3	12	1,8	3	1,0	2	0,5	2
200 Гр	6,0	6	0,5	1	5,5	9	2,5	3	1,0	2	3,5	3
250 Гр	11,7	7	0,0	0	6,7	3	6,7	1	1,7	1	5,0	3

Перша група мутацій характеризується досить високим рівнем мутабельності за спектром, приблизно однаковим вже для всього діапазону доз 100–250 Гр, відсоток мутацій постійно зростає і за цим показником це теж високомінлива група за рахунок мутацій за висотою рослин (високостеблових та низькорослих, але також підвищується наявність напівкарликів до досить значних масштабів, мутацій по восковій поволоці).



Рис. 5.5. Мутації за висотою стебла, сорт Співанка: 1 – контроль, 2 – низькорослий, 3 – напівкарлик, 4 – високорослий

Друга група представлена теж однією ознакою з низьким рівнем мінливості.

Третя група високоваріативна, особливо при дозах 100–150 Гр (як у попереднього генотипа) та переважає за мінливістю сорт Комерційна за рахунок наявності нових типів доволі рідкісних мутацій, що цікаві лише з позиції досліджень генетичного контролю ознак.

Четверта група знову вискомутабельна, особливо за ознаками пізньо- та ранньостиглості, але стерильність вже є більш частою мутацією (Співанка, доза 250 Гр).

П'ята група (господарськоцінні родини, кущисті та продуктивні) виникають з посередньою ймовірністю, але нижче, ніж у сорту Комерційна.



Рис. 5.6. Мутації за висотою стебла, сорт Співанка: 1 – контроль, 2 – довгий безостий колос, 3, 4 – скверхеди

Шоста група (системні мутації) характеризується більш високим рівнем мутацій, хоча вони й залишаються нечастими, та більш характерні для високих доз гамма-променів.

Таким чином для сорту Співанка по першій, третій, четвертій групі висока мутабельність зберігається (високо- та низькостеблові форми, зміни по восковій поволоці, наявності остей, структурі колоса, строкам стиглості), п'ята група суттєво знижується за активністю порівняно із сортом Комерційна. Щодо практичного використання треба виділити низькостеблові форми, наявність інтенсивної воскової поволоки, ранньостиглі, продуктивні та куцисті форми. Загалом частота за цими типами ознак висока або середня, що робить сорт Співанка перспективним, але частота форм, що мають перспективи безпосереднього використання, досить суттєво знижується.

У результаті аналізу за окремими ознаками встановлено, що по першій групі мутацій структури стебла та листя за ознакою товсте стебло мутація рідкісна, не більш ніж одна на варіант, низькоїмовірна, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів; тонке стебло – мутація рідкісна, не більш ніж одна на варіант, низькоїмовірна, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів, більш рідка ніж попередня; високостеблові форми – мутація часта, доволі висока ймовірність виникнення на варіант, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів, відсутня при дії дози 250 Гр; низькостеблові форми – мутація доволі високочастотна, але більш рідкісна, ніж попередня, високоїмовірна, частота незначно зростає з підвищенням дози гамма-променів; напівкарлик – мутація доволі рідкісна, більш рідкісна, ніж попередня, високоїмовірна, частота незначно зростає з підвищенням дози гамма-променів; карликові форми – мутація рідкісна, не більш ніж одна на варіант, низькоїмовірна, виникає при дії більших доз гамма-променів; інтенсивна воскова поволока – мутація часта, доволі висока ймовірність виникнення на варіант, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів; слаба воскова поволока – мутація часта, доволі висока ймовірність виникнення на варіант, немає специфіки в залежності від дози гамма-променів, більш частотна в сорту Співанка, ніж попередня.

Друга група мутацій – за кольором та структурою зерна. Велике зерно – мутація дуже рідкісна, поодинокі випадки, низькоїмовірна, лише при низьких дозах гамма-променів.

Третя група мутацій – за кольором та структурою колоса. Безостистий колос – мутація високоїмовірна, але більше трапляється при дії гамма-променів 100–150 Гр; довгий колос – мутація середньоїмовірна, при дії гамма-променів 100–150 Гр; рихлий колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; циліндричний колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; веретеноподібний колос – мутація середньоїмовірна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; щільний колос – мутація середньоїмовірна, немає істотної залежності від дози

гамма-променів; великий колос – мутація доволі ймовірна, здебільшого при дії низьких доз гамма-променів; дрібний колос – мутація доволі ймовірна, здебільшого при дії низьких доз гамма-променів; напівостистий колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; ригідний колос – мутація рідкісна, немає істотної залежності від дози гамма-променів; булавоподібний колос – мутація рідкісна, частіше спостерігається при дії високих доз гамма-променів, антоціанові ості – поодинокі мутації у сорту Співанка при дозі гамма-променів 150 Гр.

Четверта група – за зміненими фізіологічними ознаками росту та розвитку. Стерильні форми – доволі часта мутація при дії доз 150–250 Гр (особливо останньої), поодинокі випадки, доволі низька ймовірність виникнення у другому поколінні; ранньостиглість – ймовірність виникнення цієї ознаки доволі висока, як правило більше при дії доз 150–200 Гр; пізньостиглість – найбільш високочастотна мутація, виникає переважно при дії більш високих доз гамма-променів.

П'ята група мутацій – за продуктивністю та якістю зерна. Продуктивні форми доволі частотні, виникають переважно при дії низьких доз гамма-променів; кущисті форми – те саме.

Шоста група системних мутацій. Форми зі скверхедним колосом – рідкісна мутація для сорту Комерційна, зафіксовано один випадок при дозі 200 Гр; спельтоїдний колос – більш часта зміна, особливо при дозі 150 Гр, при інших дозах доволі рідкісна; мутації за типами субкомпактоїд, компактоїд, сферококкоїд – у сорту Співанка присутні поодинокі випадки при дозах 200–250 Гр. Таким чином спектр змін у сорту Співанка більш варіативний за кількістю змінених ознак.



Рис. 5.7. Мутації за структурою колоса мікроеволюційного характеру (сферококкум)

Таблиця 5.8

Результати дискримінантного аналізу (значущі ознаки)

Ознака в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-критичне (3,02)	p-рівень
Високостеблова	0,32	1,96	0,01
Низькостеблова	0,25	2,13	0,01
Напівкарлик	0,20	2,86	0,02
Інтенсивна воскова поволока	0,24	2,22	0,01
Слаба воскова поволока	0,19	2,91	0,03
Остистий колос	0,18	2,95	0,04
Безостий колос	0,18	2,97	0,04
Довгий колос	0,18	2,90	0,04
Великий колос	0,18	2,94	0,04
Стерильність	0,17	2,99	0,05
Пізнюстиглість	0,21	2,72	0,02
Раннюстиглість	0,18	2,98	0,04
Кущисті	0,18	2,94	0,04
Продуктивні	0,18	2,94	0,04
Спельтоїдний колос	0,17	3,01	0,05

За результатом дискримінаційного аналізу (табл. 5.8, наведено лише значущі ознаки) можна виділити такі ключові ознаки, що є модельними для обох сортів: високостеблові, низькостеблові, напівкарлики, інтенсивна воскова поволока, слаба воскова поволока, остистий колос, безостий колос, довгий колос, великий колос, стерильність, пізньостиглість, ранньостиглість, куцисті, продуктивні, спельтоїдний колос (єдина системна) – загалом 15 ознак з 33-х.

Було виконано аналіз за класифікаційними можливостями за значущими ознакам для окремих генотипів (оскільки безості форми тільки в сорту Співанка, наявність остей є мутацією для сорту Комерційна та для виявлення генотипової специфічності в активності гамма-променів) (табл. 5.9).

Таблиця 5.9

Класифікаційна матриця за канонічними коренями

Ознака	Відсоток класифікації	
	Комерційна	Співанка
Високостеблова	100,0	100,0
Низькостеблова	79,0	88,0
Напівкарлик	21,0	70,0
Інтенсивна воскова поволока	100,0	100,0
Слаба воскова поволока	85,0	79,0
Остистий колос	73,0	-
Безостий колос	-	60,1
Довгий колос	70,0	61,0
Великий колос	61,0	58,0
Стерильність	33,0	67,0
Пізньостиглість	100,0	100,0
Ранньостиглість	79,0	76,0
Куцисті	67,0	64,0
Продуктивні	61,0	58,0
Спельтоїдний колос	58,0	67,0
Середня	68,2	72,9

Згідно з наведеними даними випадають з класифікаційної моделі такі ознаки, як напівкарлик та стерильність для сорту Комерційна. Для сорту

Співанка класифікаційна значущість усіх ознак зберігається, але з деякими незначними змінами. Загалом можливості моделювання мутаційного процесу для сорту Співанка трохи вищі, але не суттєво.



Рис. 5.8. Ультраранньостигла форма сорту Співанка при дії 100 Гр (

Найбільшу класифікаційну здатність мають такі ознаки, як мутації за висотою рослин (насамперед високостеблові), зміни за строками стиглості та восковою поволокою. З них практичне значення мають низькорослі та ранньостиглі мутації.

На відміну від попередніх досліджень [3] показано суттєвість позитивного мутаційного процесу для таких ознак, як напівкарликовість [5] (для окремих генотипів) та низькорослість [8], тобто доведено, що мутаційний процес є надійним постійним джерелом для генетичних ресурсів місцевої селекції [11] на ці ознаки та отримання високоінтенсивних низькорослих форм,

з довгим озерним колосом [14], наявністю ранньостиглості [15] та інтенсивною восковою поволокою [17] (для усунення негативних наслідків посушливих умов) на базі місцевого матеріалу є цілком можливим та регулярним [21].

Показана регулярність мутаційного процесу в позитивних напрямках [34], що дозволяє зробити процес використання цього типу мінливості для отримання нового матеріалу з необхідним потенціалом більш керованим та достовірно-прогностичним [26, 29].

На основі отриманого матеріалу можна зробити висновок про доцільність використання для місцевого матеріалу [35, 36] переважно помірних доз 100 – 150 Гр з частковою можливістю дози 200 Гр [38].

Вища мутаційна активність за показниками частоти змін характерна для сорту Комерційна, але для сорту Співанка, завдяки суттєвому розширенню спектра необхідних змін, загальний рівень мінливості є вищим. Перспективним та з високою ймовірністю на базі місцевого матеріалу є отримання високоінтенсивних низькорослих та напівкарликових (сорт Співанка) форм з довгим озерним головним колосом, посухостійких за рахунок ранньостиглості та наявності якісної воскової поволоки (що характерно для сортів, створених у посушливих регіонах). Високу ймовірність змін при широкому діапазоні доз можна сподіватися отримати за дії на ключові для архітектури рослини ознаки. Перспективним є використання для обох генотипів, з огляду на спектр отриманих мутаційних змін, доз 100 – 200 Гр. Ключовими ознаками в мутаційній мінливості пшениці озимої є мутації за висотою стебла, за восковою поволокою, строками стиглості. Інші варіанти є середньо- та низькоймовірними, але заслуговує на увагу для моделювання процесу активності мутагенних чинників оцінка мінливості за такими ознаками, як високе стебло, низьке стеблові, напівкарлик, інтенсивна воскова поволока, слаба воскова поволока, остистий колос, безостий колос, довгий колос, великий колос, стерильність, пізньостиглість, ранньостиглість, кущистість, продуктивні, спельтоїдний колос. Надалі було заплановане дослідження успадкування

виявлених ознак у наступних поколіннях, визначення перспективних форм та їх дослідження за показниками врожайності та якості зерна.

Висновки до розділу 5

1. Вищий рівень мутабільності за загальною частотою випадків характерний для сорту Комерційна, а для сорту Співанка мутаційна активність проявляється в більшій кількості змінених ознак та у вищому рівні мінливості, тобто в підвищенні різноманітності отриманого матеріалу.

2. При використанні сорту Співанка як вихідної форми перспективним є отримання високоінтенсивних низькорослих та напівкарликових форм, для сортів Співанка та Комерційна – отримання форм з довгим озерненим головним колосом, посухостійких за рахунок ранньостиглості та наявності якісної воскової поволоки.

2. Високу ймовірність змін при широкому діапазоні доз можливо отримати внаслідок дії на ключові для архітектури рослини ознаки.

3. Перспективним є використання для обох сортів, враховуючи частоту та спектр отриманих мутаційних змін, дози 100–200 Гр. Ключовими ознаками мутаційної мінливості пшениці озимої були мутації за висотою стебла, за восковою поволокою, строками стиглості. Інші варіанти змін господарськокорисних ознак є середньо- та низькоймовірними.

4. Відзначились як модельні мутації за ознаками як високе стебло, низьке стебло, напівкарлик, інтенсивна воскова поволока, слаба воскова поволока, остистий колос, безостий колос, довгий колос, великий колос, стерильність, пізньостиглість, ранньостиглість, куцистість, продуктивні, спельтоїдний колос.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Іжболдін О. О. Частота та рівень мінливості пшениці озимої при дії гамма-променів. *Таврійський науковий вісник*. Серія: Сільськогосподарські науки. 2021. № 4. С. 36–43.

2. Іжболдін О. О. Спектр мутаційних змін у пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.) при дії гамма-променів. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2021. № 122. С. 27–33.

РОЗДІЛ 6

ОЦІНКА ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЯКОСТІ АГРОЦЕНОЗІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

Світові валові збори зерна пшениці досягли 789 млн т [49], пшениця м'яка (*Triticum aestivum* L.) є однією з найбільш важливих світових зернових культур. Озима пшениця є лідером серед зернових культур за валовими зерновими зборами та за площами вирощування, топ-перший серед українських зернових культур. Пшениця займає близько 48 % від світової площі вирощування під зерновими культурами та дає приблизно 38 % від загальної зернової продукції [168].

Територія України характеризується різноманітністю за кліматичними поясами та вкрай нестабільними метеорологічними умовами за роками та сезонами. Наявність різних природно-контрастних зон зумовлює створення сортів, генетично різноманітних щонайменше за трьома основними агроекотипами озимої пшениці. Сорти напівінтенсивної та інтенсивної озимої пшениці характеризуються високою або вище середньої вимогливістю до умов вирощування, вимогливістю до опадів у критичні фази розвитку, досить високою морозостійкістю та зимостійкістю. У фазі повної обробки рослини добре переносять низькі негативні температури до -20°C , утворюють великий, добре озернений колос із зерном вище середнього або високої якості [157, 170].

Багаторічні селекційні та генетичні дослідження створили значну кількість цінних гібридних популяцій. Випробування цього матеріалу в контрастних екологічних зонах сприяли створенню адаптованих агроекотипів високоврожайних сортів озимої пшениці. За останні 15 років створено та районовано нові комплексні сорти інтенсивної озимої пшениці, які характеризуються високою врожайністю, адаптивністю, стійкістю до хвороб, а також високими показниками якості зерна та досить високою зимостійкістю та посухостійкістю [211].

Агрокліматичні степові умови характеризуються значною мінливістю погодних умов за роками, вегетаційними періодами, площами, що визначають існуючі розміри та мінливість урожайності озимої пшениці в регіоні [83].

Поряд з удосконаленням технології вирощування важлива роль у підвищенні врожайності та зниженні її мінливості за роками в регіоні належить генотипу сорту. При цьому ключовим пріоритетом є отримання врожаю за рахунок виведення сортів озимої пшениці, здатних найбільш ефективно використовувати екологічні ресурси та особливості агроекологічної зони, району, підрайону, протистояти абіотичним і біотичним стресовим факторам [79].

Встановлено, що вологозабезпеченість вище середнього багаторічного рівня на критичних етапах розвитку забезпечує позитивну кореляцію врожаю з виживаністю рослин, з кількістю рослин на 1 м² до збирання, масою 1000 зерен, масою зерна основного колоса. В умовах високоінтенсивного комплексного абіотичного стресу (замерзання, посуха) урожай зерна позитивно корелював із зимостійкістю та характером зерна. Важливе значення має селекція озимої пшениці в степу для підвищення стійкості сортів до абіотичних стресів (посухи, вимерзання, гниття) [205].

Розвиток синтетичної селекції для якості був менш ефективним, ніж для врожайності, хоча краща якість продукції важливіша, ніж просто підвищення врожайності. Наприклад, вважається, що збільшення вмісту білка в зерні на 0,1% еквівалентно отриманню додаткового 0,6–0,7 т/га зерна.

Основні досягнення в селекції пшениці на якість зерна належать вченим у південних регіонах, де є відповідні агрокліматичні умови (температура, вологість, родючість ґрунту) [157].

Показники якості продукції (білки, клейковини, жири, цукру, вітаміни тощо), як правило, позитивно корелюють зі стійкістю культурних рослин до абіотичних і біотичних стресових факторів і негативно – з високою врожайністю [208]. Найбільше значення у формуванні високого врожаю та

якості зерна має стабільність погодних умов на критичних етапах росту та розвитку рослин.

Найважливішими факторами підвищення показників урожайності є: збір, ідентифікація, збереження та вивчення генетичного різноманіття рослин для широкого включення їх господарськоцінних ознак і адаптаційних реакцій у процес селекції [114]; підбір сортів, що поєднують високу потенційну врожайність і якість зі стійкістю до токсичних і негативних факторів середовища [205]; використання основного механізму стійкості культурних видів рослин – уникнення дії стресорів у часі та просторі за рахунок адаптивного макро-, мезо- та мікрорайонування посівів, а також оптимізація їх видової та сортової структури [79]; проектування високопродуктивних та екологічно стійких агроєкосистем та агроландшафтів на основі використання більшого біологічного різноманіття культурних видів і сортів [169, 170]; застосування біологічно активних речовин для оптимізації росту та розвитку рослин відповідно до погодних та інших умов середовища [181]; більш диференційоване у часі та просторі (високоточне) використання природних, штучних, біологічних, трудових та інших ресурсів; розробка нормативів параметрів фуражного зерна, вимог до технологічних і селекційних аспектів управління його якістю; використання механізмів і структур потенційної продуктивності, екологічної стабільності та якості врожаю; ефективне використання антропогенної енергії (добрива, пестициди, зрошення, регульований мікроклімат тощо) [79, 100]. Хлібопекарські якості пшениці визначаються вмістом деяких компонентів глютенінів і гліадинів. Початок утворення одних і тих самих компонентів залежить від особливостей сорту.

Одним із найбільш багатофункціональних стресових метаболітів рослин є концентрація розчинних цукрів. У вільному вигляді ці сполуки можуть проявляти багатофункціональний біологічний ефект, що виявляється в осморегуляторній і захисній функції. Стрес-протекторна дія цукрів полягає в їх здатності прямо чи опосередковано взаємодіяти з макромолекулами і таким чином сприяти збереженню їхньої нативної конформації. Безсумнівно,

концентрації розчинних цукрів є одним із компонентів реакції на стрес. Про це свідчить їх висока швидкість накопичення, як відповідний вплив на дію екстремальних факторів, і відносна неспецифічність багатьох біологічних ефектів [114].

У таблиці 6.1 наведено загальну характеристику основних ознак вирощуваних сортів озимої пшениці, отриманих в умовах фенологічних спостережень за вегетаційні періоди 2017–2020 років.

Таблиця 6.1

Характеристика вихідних форм пшениці озимої (2018 -2020 рр.)

Сорт	Висота	Дата колосіння	Стиглість	Ості
Подольнка	Високоросла	22–23.05	Середньостигла	Безоста
Комерційна	Високоросла	20.05	Раньо-Середньостигла	Безоста
Співанка	Середньоросла	22.05	Середньостигла	Остиста
Courtlot	Напівкарлик	17.05	Ранньостигла	Остиста
Flamenko	Короткостеблова	26.05	Пізньостигла	Остиста
Gallixe	Короткостеблова	26.05	Пізньостигла	Безоста
Geo	Короткостеблова	26.05	Пізньостигла	Остиста
Ghayta	Короткостеблова	25–26.05	Пізньостигла	Остиста
Gotik	Середньоросла	26.05	Пізньостигла	Безоста
Grapeli	Середньоросла	26.05	Пізньостигла	Безоста
Koreli	Середньоросла	26–27.05	Пізньостигла	Остиста
Lyrik	Короткостеблова	26.05	Пізньостигла	Безоста
Musik	Короткостеблова	26.05	Пізньостигла	Остиста
Renan	Середньоросла	26.05	Пізньостигла	Остиста
Skerzzo	Середньоросла	26–27.05	Пізньостигла	Остиста

Ранньостиглість як ознака вважалася ключовою для Степової зони. Як бачимо з даних, ранньостиглим був лише один сорт французької селекції, ранньо-середній сорт місцевої селекції, національний стандарт був середній за стиглістю; усі інші закордонні сорти були в групі пізньостиглих. Вважається, що така ознака є негативною для нашої зони, оскільки критичні періоди формування врожаю зерна при такому розвитку припадають на періоди з недостатньою кількістю опадів і більш високою температурою повітря. Проте

подальші дослідження довели застарілість цієї концепції, що не відповідає сучасним змінам погодно-кліматичних умов Північного Степу України.

Щодо ознак, що характеризують будову рослини (висота рослини), то сорти іноземної селекції нижчі, навіть з одним напівкарликом. Це безсумнівна перевага порівняно із середньорослими національними сортами. Також сорти французької селекції мають вищий коефіцієнт економічної придатності (визначається як відношення маси зерна до загальної утвореної біомаси) (0,27–0,31).

У роботі також розглянута така ознака, як остистість та безостість колосу. Вважається, що безості рослини більш стійкі до шкідників. Проте, як бачимо, серед іноземних різновидів однаково присутні як остисті, так і безості форми. Однак у контексті цього дослідження це не було вирішальним.

За результатами дослідження росту та розвитку пшениці озимої в озимий період, починаючи від сходів і до відновлення вегетації після періоду низьких температур, вітчизняні сорти мають вищу зимостійкість порівняно із сортами ІНРА.

Спеціально розроблений стандарт був розроблений завдяки його високій екологічній гнучкості та адаптивності (здатності забезпечити стабільний урожай і задовільну якість зерна в широкому діапазоні погодних умов). За зимостійкістю іноземні сорти за вмістом цукру в кореновому вузлі серйозно поступалися стандарту. Вміст був особливо низьким у Ghayta, Lyrik та Musik. Однак інші сорти також не досягли необхідного рівня. Лише вітчизняні сорти набрали 5 балів при оцінці зимостійкості, візуальна оцінка інших генотипів була на рівні 3,5–4 бали, за винятком одного сорту Renan. Їх схожість була нижчою. Найкращим серед сортів ІНРА за цукристістю (зимостійкість) став Geo.

З 2016 року зима стає значно помірнішою, наприклад, ріст рослин озимої пшениці в зимовий період з 2017 року не припинявся до кінця грудня, а в окремі роки припадав на початок січня. Періоди з різким зниженням температури (до -15 – -18°C) значно скоротилися за тривалістю і в зимовий

період 2019–2020 рр. практично були відсутні, за винятком кількох днів лютого. Тому нижча зимостійкість цих зразків не призвела до будь-яких негативних наслідків. Тобто уявлення про цю властивість як ключову дещо застаріло, а сорти західноєвропейського еко типу вже не так сильно страждають від наших погодних умов, як у 1990–2000-х роках.

У таблиці 6.2 наведено дані про врожайність зерна. Трирічне польове випробування показало, що за усередненими даними такі сорти, як Комерційна, Gallixe, Ghayta, Koreli, Співанка перевершили стандарт. Усі роки випробувань Gallixe, Ghayta, Koreli, Співанка стабільно перевершували норматив, умови 2019/2020 (більша кількість опадів наприкінці травня – початку червня, менші посушливі умови) призвели до негативних наслідків для місцевого сорту Комерційна, що сформував урожай на стандартному рівні. Однак це також позитивно вплинуло на загальний урожай усіх генотипів.

Таблиця 6.2

Зернова продуктивність сортів пшениці озимої (т/га)

Сорт	2018	2019	2020	Середня	Відхилення
Подольнка	5,23	5,42	7,89	6,18	0,48
Комерційна	6,61*	6,40*	7,27	6,76*	0,45
Співанка	7,46*	6,11*	8,22*	7,26*	1,08
Courtlot	4,24	4,79	5,75	4,93	0,56
Flamenko	4,45	4,74	9,76*	6,32	0,59
Gallixe	7,33*	7,69*	9,36*	8,13*	0,08
Geo	4,00	4,10	7,06	5,05	0,54
Ghayta	7,12*	7,76*	9,58*	8,15*	0,48
Gotik	5,63	5,79	7,22	6,21	0,52
Grapeli	5,64	6,09*	7,47	6,40	0,56
Koreli	7,02*	6,79*	9,13*	7,65*	0,29
Lyrik	5,63	5,78	7,64	6,35	0,12
Musik	5,02	5,23	7,77	6,01	0,53
Renan	4,91	5,04	7,80	5,92	0,53
Skerzzo	5,26	5,59	7,87	6,24	0,42

* - статистично достовірно при $P_{0,05}$

В окремі роки за врожайністю стандарт перевершували також Grapeli (2019) і Flamenko (2020). Загалом, як бачимо, пізніе дозрівання лише сприяло

кращій продуктивності закордонних сортів. Низька зимостійкість істотного впливу не мала.

У таблиці 6.3 наведено результати дисперсійного аналізу за факторами сорт і рік (кліматичні умови в конкретний період) для всіх генотипів. Встановлено, що обидва чинники впливали на врожайність зерна – фактор рік був більш потужним ($F = 64,59$; $F_{critical} = 3,36$; $p = 0,01$), фактор сорту був менш значущим, але достатнім ($F = 7,44$; $F_{critical} = 2,11$; $p = 0,01$). Таким чином підтвердилася статистична значущість обох факторів, що лежать в основі експерименту.

Таблиця 6.3

Результати дисперсійного аналізу врожайності

Джерело варіації	SS	df	MS	F	P-value	F critical
Сорт	36,58848	14	2,814498	7,440355	8,06E-06	2,119166
Рік	48,86606	2	24,43303	64,5907	8,2E-11	3,369016
Похибка	9,835143	26	0,378275			
Сума	95,28968	42				

За результатами дослідження зернової продуктивності генотипи були класифіковані на 7 груп. Перша група складалась із 7 сортів: Подолянка, Musik, Renan, Skerzzo, Gotik, Lyrik, Grapeli, що продемонстрували продуктивність на рівні стандарту Подолянка та в принципі ту саму динаміку в прояві цієї ознаки за роками вирощування (рис. 6.1).

Друга група – один сорт Комерційна, що в 2020 році був на рівні стандарту, але в 2018–2019 роках значно переважала, як і за результатами трирічного випробування в цілому.

Третя група складається з трьох сортів: Gallixe, Ghayta, Koreli, іноземних сортів, що переважали сорт-стандарт кожного року та, відповідно, за загальними результатами випробування, та за результатами окремого року (2020) значно виділилися за особливо високим рівнем реалізації цієї ознаки, демонструючи також і високу стабільність та адаптивність.

Четверта група – сорт Співанка, що переважав сорт-стандарт кожного року та за загальними результатами випробування та посів перше місце за ступенем та стабільністю прояву ознаки високої врожайності.

П'ята група – сорт Courtiot, що значно поступився стандарту за всіма роками випробування. Шоста група – сорт Geo, він теж значно поступився стандарту за всіма роками випробування та навіть попередній групі. Сьома група сорт Flamenko, що поступився стандарту у 2018–2019 роках та за загальними результатами випробування, але значно перевищив у 2020 році.

Таким чином більш перспективними сортами за врожайністю були Співанка, Gallixe, Ghayta, Koreli, частково Комерційна, але нестабільно в рік з високими можливостями реалізації потенційної врожайності, де може поступитися іншим сортам.

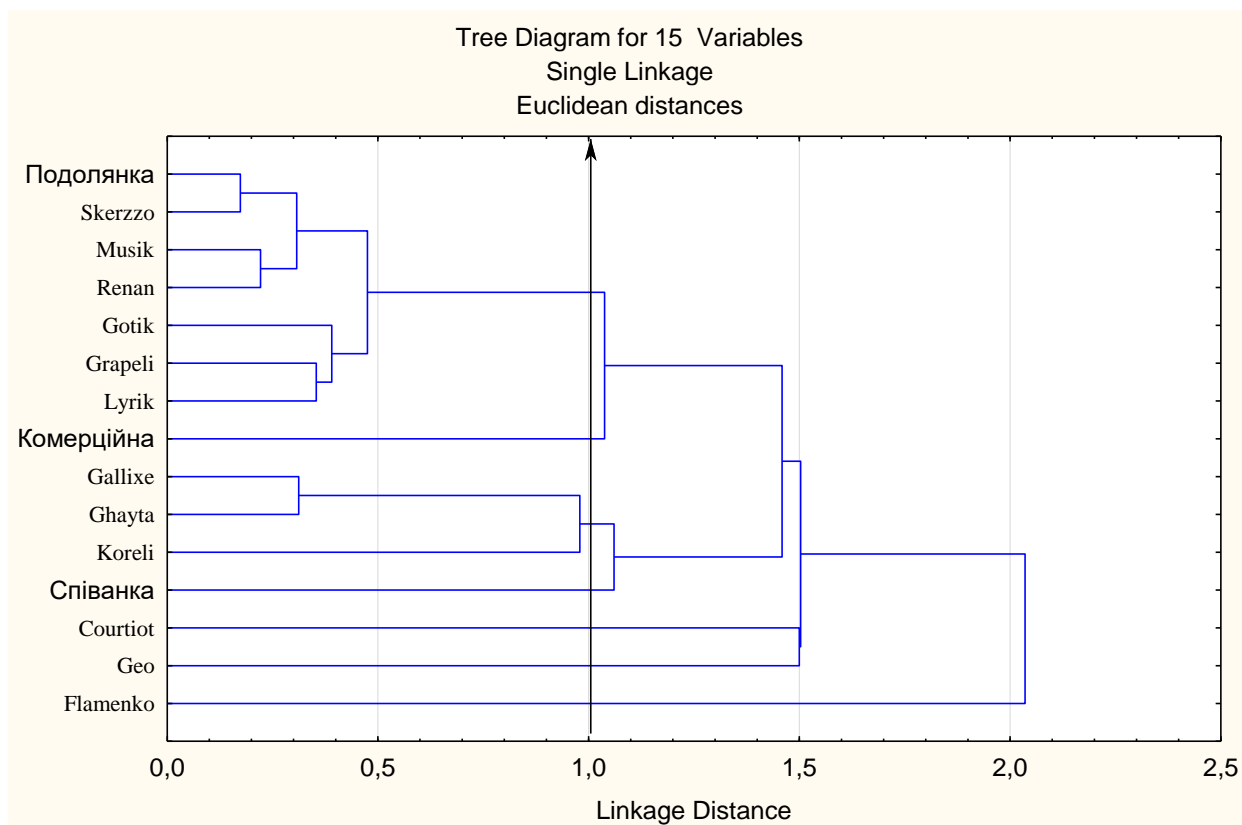


Рис. 6.1. Кластерний аналіз генотипів за зерновою продуктивністю

Був проведений аналіз для встановлення впливу параметрів структури врожайності (табл. 6.4) на загальну продуктивність зерна. Більш врожайні сорти перевищили стандарт за такими показниками, як маса тисячі зерен (і вони єдині, хто перевищив стандарт за цим показником), а у двох із трьох випадків

спостерігалася перевага за масою зерна з рослину (усі інші генотипи також цього не виявили) і в цих самих двох випадках перевищував стандарт за масою зерна з головного колоса. Параметр кількості зерна з головного колоса доволі суперечливий. Таким чином, ключовими параметрами були маса тисячі зерен та маса зерна з головного колоса та рослини.

Таблиця 6.4

Елементи структури врожайності (2018 – 2020 рр.)

Сорт	Висота	Зерна з головного колоса		Маса зерна з рослини, г	МТЗ, г
		Кількість, шт	Маса, г		
Подольнка	103,0±2,0	36,5±3,6	1,9±0,5	4,3±0,7	51,2±6,8
Комерційна	103,8±1,7	33,0±4,8	1,5±0,3	4,4±0,8	43,5±5,8
Співанка	80,2±2,2*	45,3±3,0*	2,0±0,3*	4,2±0,3	47,9±2,3*
Courtlot	60,2±1,7*	35,8±2,9	1,5±0,2	3,1±0,2	41,7±2,8
Flamenko	78,0±2,3*	31,6±3,0	1,1±0,1	3,8±0,3	35,0±2,0
Gallixe	74,4±1,9*	42,2±7,4*	2,5±0,2*	5,2±0,3*	54,1±2,9*
Geo	75,2±1,5*	37,5±5,4	1,6±0,2	4,2±0,2	41,5±2,1
Ghayta	77,8±0,4*	48,8±2,7*	2,4±0,3*	5,7±0,4*	53,6±2,3*
Gotik	88,0±0,6*	48,2±3,7*	1,9±0,3	3,7±0,3	39,2±2,0
Grapeli	85,2±2,8*	49,3±11,0*	1,4±0,3	3,8±0,3	30,3±2,3
Koreli	94,2±1,2*	44,0±9,7*	1,3±0,2	4,6±0,3	54,7±2,0*
Lyrik	74,8±1,2*	35,6±5,5	1,3±0,2	3,0±0,2	36,3±2,1
Musik	68,6±6,4*	42,3±4,1*	1,6±0,3	3,2±0,3	38,5±2,6
Renan	82,2±3,4*	28,3±3,9	1,1±0,1	3,4±0,2	39,6±2,9
Skerzzo	85,2±1,9*	44,3±8,6*	1,8±0,2	3,5±0,3	40,5±2,9

* статистично достовірно на рівні $P_{0,05}$

Тобто якщо раніше зазначалося, що досліджувана форма дає високі врожаї на основі гарного продуктивного кушення, то у французьких сортів спільно впливає як високий вихід зерна з головного колоса, так і висока продуктивна кущистість.

Наші ранні дослідження показали, що сорти зазвичай орієнтовані на один із двох параметрів, і випадків, коли вдавалося ефективно досягти їх поєднання, не спостерігалася. Це якісно новий факт у наших багаторічних дослідженнях різноманітних генотипів озимої пшениці.

Проте сучасна практика сільського господарства вимагає від якості та харчової цінності харчових продуктів більшого пріоритету, ніж від загального виробництва зерна. Тому дослідження не можна вважати завершеним без аналізу параметрів якості.

У таблиці 6.5 наведено результати для таких параметрів, як вміст білка, клейковини, глютенінів (високо- та низькомолекулярних та загальних) та гліадинів. Результати підтвердили, що висока якість все ще погано відтворюється, а іноді й суперечить підвищеній врожайності. Хоча можна доволі вірогідно отримати генотип з прийнятним рівнем цієї ознаки й більш високим урожаєм. Вміст білка на рівні або вище стандартного, вміст високомолекулярних глютенінів вище стандарту, високий вміст гліадинів є прийнятними.

Серед найперспективніших високоврожайних сортів лише Ghayta показала прийнятний рівень якості за всіма ознаками (прийнятний вміст білка, високий вміст високомолекулярних глютенінів і гліадинів). Решта високоврожайних сортів загалом показали погані результати. У першій групі (Skerzzo, Musik, Renan, Gotik, Grapeli, Lyrik) заслуговує на увагу сорт Renan за вмістом білка та високомолекулярних глютенінів, гліадинів на рівні стандарту. За якістю Комерційна статистично не відрізняється від стандарту.

Загалом, Courtiot, Geo та Renan є донорами ознаки вмісту білка; Courtiot, Geo, Renan, Ghayta – вмісту високомолекулярних глютенінів; Gallixe – вмісту гліадинів. У комплексі найбільш перспективними є сорти Courtiot, Geo та Renan.

Французькі сорти мають спільну проблему щодо високого вмісту низькомолекулярних глютенінів. Крім того, лише один генотип мав високий вміст гліадину.

Загалом період досліджень характеризувався помірними погодними умовами, ніж отримані в результаті багаторічних спостережень. Однак нещодавні глобальні зміни клімату призвели до значно більш помірних умов у регіоні. Насамперед це стосується підвищення температури взимку, зміщення

періодів з недостатньою кількістю опадів, збільшення середньомісячної та декадної кількості опадів у критичні для росту та розвитку озимої пшениці фази [94].

Таблиця 6.5

Технологічні якості зерна (2018 – 2020 рр.)

Сорт	Білок, %	Клейко вина, %	Глютеніни			Гліадини
			HMW	LMW	Всього	
Подільянка	13,99	25,59	0,16003	0,46485	0,62890	0,4598
Комерційна	13,48	24,98	0,18522	0,54343	0,73268*	0,4248
Співанка	12,97	22,85	0,20355*	0,48101	0,68456	0,3456
Courtlot	14,55*	27,14*	0,19321*	0,54839	0,74160*	0,4352
Flamenko	10,92	17,51	0,15465	0,71101*	0,86566*	0,4564
Gallixe	11,46	20,21	0,15736	0,65789*	0,81525*	0,4894*
Geo	14,57*	27,69*	0,20483*	0,43901	0,64384	0,3345
Ghayta	13,42	24,72	0,22938*	0,58478*	0,81416*	0,4001
Gotik	11,02	18,33	0,17022	0,64633*	0,81655*	0,4325
Grapeli	11,71	19,85	0,16660	0,64457*	0,81117*	0,4536
Koreli	12,66	22,14	0,15337	0,70987*	0,86324*	0,4234
Lyrik	12,11	19,02	0,17446	0,66748*	0,84194*	0,4326
Musik	12,46	21,78	0,16747	0,70093*	0,86840*	0,4445
Renan	14,41*	26,01	0,23984*	0,45888	0,69872	0,3909
Skerzzo	13,94	26,81	0,16094	0,54091	0,70185	0,4385
Середня	12,90	22,98	0,17982	0,59416*	0,77456*	0,4297
Cv, %	4,40	3,01	11,27	6,09	8,22	13,60

* статистично достовірно при $P_{0,05}$

Це призвело до того, що сорти західноєвропейської селекції, раніше менш пристосовані до умов Північного Степу, почали не тільки явно конкурувати з місцевими сортами, але й, як показано в цих дослідженнях, значно перевершували за параметрами врожайності як стандартні, так і новітній місцевий сорт, який вже погано підходить до місцевих умов і починає втрачати свої позиції. При цьому нижча зимостійкість французьких сортів вже не стала ключовою проблемою. Незважаючи на значно меншу цукристість, зимівлю в цілому можна вважати досить вдалою для подальшого формування врожайності зерна на рівні й вище стандарту.

Ранньостиглість (раніше більш вдалими вважалися більш ранні форми) також не можна вважати ключовим моментом для отримання конкурентної переваги. Більше того, французькі зразки мають значно вищу здатність використовувати збільшення опадів саме на пізніх стадіях розвитку, чого не мають місцеві сорти. Щодо параметрів структури врожаю, то, як і в попередніх дослідженнях, ключовою стала маса тисячі зерен. Проте місцеві сорти показали вищу врожайність при значно нижчому цьому параметрі. Усе це робить дані дослідження дещо суперечливими.

Щодо якості, то серед іноземних сортів виявлено кілька перспективних форм з високим вмістом як білка, так і високомолекулярних глютенінів. Водночас місцеві сорти також продемонстрували достатню якість зерна. Таким чином, хоча рівень місцевих джерел за якістю зерна слід визнати задовільним, використання європейських форм для його покращення є не тільки досить перспективним, але і є необхідним компонентом у системах схрещування, так і безпосередньо – оскільки у місцевих форм зараз немає такої переваги, як вища адаптивність, що спостерігалася раніше.

Як місцеві генетичні ресурси, так і широке використання (безпосередньо як сортів для вирощування, так і джерел для селекції) сортів країн ЄС відкриває нові можливості для підвищення врожайності та якості зерна.

Таким чином, у результаті комплексу досліджень зимостійкості, продуктивності та якості зерна вдалося не лише визначити перспективні генотипи за кожною ознакою, а й показати можливості генотипів із набором таких ознак, які навіть перевершують вже існуючі.

Для сортів в умовах Степу поєднання кліматичних факторів і критичних етапів розвитку стало більш сприятливим для інтенсивного (західноєвропейського) еко типу й дозволяє менше орієнтуватися на місцеві сортові ресурси. Показано ключові параметри існуючого механізму формування врожаю та можливість поєднання високого врожаю з якісним зерном. Можливим і бажаним слід визнати вирощування сортів західноєвропейської селекції для сільського господарства регіону, а також факт

відставання місцевих сортів у врожайності та якості, яке вже не компенсується менш сприятливими умовами вирощування озимої пшениці для місцевих умов. Це не можна вважати позитивною тенденцією, а локальне виведення нових сортів сільськогосподарських культур вимагає значного збільшення зусиль. Визначено більш перспективні для умов регіону сорти. Подальші дослідження будуть зосереджені на таких ключових параметрах, як посухостійкість, фотосинтетична активність, особливості використання та накопичення елементів живлення для досліджуваних сортів, щоб підтвердити параметри, які забезпечують виявлену перевагу за показниками врожайності зерна та якісними показниками.

Було проведено випробування 11 перспективних мутантних ліній (третє-п'яте покоління) на врожайність, елементи її структури та якість зерна. 6 ліній отримано від сорти Співанка та 5 від сорту Комерційна.

Дані щодо трирічного випробування врожайності наведені в таблиці 6.6. Як ми можемо побачити, були відібрані лише ті лінії (крім лінії 203), що однозначно перевищували стандарт сорт Подолька протягом випробування, але в оптимальних (найбільш вдалих щодо реалізації продуктивного потенціалу) умовах 2020 року деякі лінії сформували врожайність на рівні стандарту, що вказує на їх належність до напівінтенсивного типу з більш широкими межами варіативності та на те, що вони навряд чи кращі за ознакою продуктивності, ніж вихідні форми (для форм, що походять від сорту Комерційна – лінії 203, 213, 214) або поступаються їй (для форм, що походять від сорту Співанка – лінії 26 та 45).

Таким чином більш вдалими та рекомендованими з першим пріоритетом можна вважати лінії 123, 152, 178, 179, 181, 262. 4 лінії походять від сорту Співанка та 2 від сорту Комерційна. Таким чином, з позиції оцінки варіативності за ознакою продуктивності більш вдалим було використання сорту Смуглянка як вихідної форми, що ще раз доводить, що саме більший рівень мінливості та більша доскональність в цій конкретній ознаці є більш вагомими чинниками у покращенні певної форми.

Врожайність агроценозів мутантних ліній пшениці м'якої озимої при випробуванні (2018–2020 рр., ННЦ ДДАЕУ)

Лінія	2018	2019	2020	Середня	+/- до стандарту
	т/га				
Подільянка, ст.	5,23	5,42	7,89	6,18	
26	7,39*	6,05*	8,11	7,18*	1,00
45	7,51*	6,22*	8,09	7,27*	1,09
123	7,22*	6,10*	8,13*	7,15*	0,97
152	7,11*	6,09*	8,15*	7,12*	0,94
178	7,01*	6,00*	8,69*	7,23*	1,05
179	7,61*	6,31*	8,19*	7,37*	1,19
181	6,40*	6,22*	8,22*	6,95*	0,77
203	6,09*	5,92*	7,17	6,39	0,21
213	6,44*	6,12*	7,43	6,66*	0,48
214	6,65*	6,14*	7,32	6,70*	0,52
262	6,43*	6,36*	8,29*	7,03*	0,85
НІР _{0,05}	0,22				

* - різниця статично достовірна при $P_{0,05}$

Результати факторного аналізу за схемою дисперсійного підтверджують цей факт (табл. 6.7). Так, фактор генотип за своєю дією бува значущим, але більш важливим, який зумовив суттєво більшу частку дисперсії в мінливості продуктивності, був фактор рік.

Передусім це свідчить про досягнення необхідної контрастності та варіативності умов років, що дозволило повноцінно проаналізувати цю ознаку. Також це доводить, що все ж таки погодні умови залишаються основним лімітуючим чинником і суттєво скомпенсувати їхню дію лише за рахунок генетично зумовленої адаптивності неможливо.

Факторний аналіз довів, що саме взаємодія умов року та генотипу сорту призвела до диференціації вихідного матеріалу, і показав, що суттєва роль належить саме фактору генотипу вихідного матеріалу, але, вочевидь доволі важко встановити більш детально цю роль.

Таблиця 6.7

Результати дисперсійного аналізу врожайності

Джерело варіації	SS	df	MS	F	P-value	F critical
Генотип	4,599231	11	0,418112	2,663394	0,024286	2,258518
Рік	22,08787	2	11,04394	70,35044	2,76E-10	3,443357
Похибка	3,453661	22	0,156985			
Сума	30,14076	35				

Було прийнято рішення в рамках дослідження проаналізувати елементи структури врожайності та за рахунок деталізації механізму формування продуктивності агроценозів на рівні окремих елементів виконати більш детальний факторний аналіз для визначення пріоритетів чинників та встановлення, що конкретно було більш визначальним. Також цікавою була синергія окремих господарськоцінних ознак при формуванні загальної врожайності та можливі зміни в моделі впливу окремих ознак (у той час як сорт Співанка більш орієнтується на продуктивну кущистість, сорт Комерційна на озерненість та виповненість зерна з головного колоса).

Для визначення факторів, за рахунок яких відбувається зростання врожайності, виконано її структурний аналіз (табл. 6.8) за такими показниками: висота рослин, продуктивна кущистість, кількість зерен та маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен (МТЗ). У результаті встановлено, що в усіх продуктивних ліній на підвищення врожаю впливало насамперед підвищення МТЗ та вага зерна з рослини, менше вага зерна з головного колоса. Як ми бачимо, частково для кожної з двох вихідних форм спостерігалися зміни у формуванні за рахунок окремих ознак загальної врожайності на рівні показників маси зерна з рослини та маси зерна з колоса.

Таблиця 6.8

**Основні показники структури врожайності мутантних ліній пшениці
м'якої озимої (2018–2020 рр., ННЦ ДДАЕУ)**

Лінія, сорт	Висота рослин	Продуктив на кущистість	Кількість зерен у головном у колосі	Маса зерна з головного колосу	Маса зерна з рослини	Маса тисячі зерен
	см		шт.	г		
Подільянка	103±2,0	4,0±0,1	36,5±1,6	1,9±0,2	4,3±0,2	50,2±1,0
26	83,8±2,1*	3,9±0,1	42,2±2,4*	2,4±0,2*	4,9±0,3*	51,1±0,9
45	82,4±2,1*	3,6±0,1	38,1±2,4	2,5±0,2*	4,4±0,3	52,9±0,9*
123	74,3±2,1*	3,6±0,1	42,6±2,4*	2,0±0,2	4,9±0,3*	52,3±0,9*
152	76,5±2,0*	4,0±0,1	38,7±2,4	2,2±0,2	5,1±0,3*	53,1±0,9*
178	74,7±2,0*	3,8±0,1	37,5±2,4	1,9±0,2	5,2±0,3*	50,9±0,9
179	59,4±2,0*	3,7±0,1	37,2±2,4	1,7±0,2	4,6±0,3	52,4±0,9*
181	102,2±1,5	3,4±0,1	38,9±1,8*	2,3±0,2*	4,7±0,2*	53,5±0,8*
203	101,6±1,6	3,5±0,1	37,0±1,8	1,9±0,2	4,8±0,2*	50,5±0,8
213	99,8±1,5	3,4±0,1	37,9±1,8	2,1±0,2	4,8±0,2*	52,5±0,8*
214	78,8±1,6*	3,3±0,1	39,0±1,8*	2,4±0,2*	4,4±0,2	53,1±0,8*
262	59,6±1,5*	3,6±0,1	36,1±1,8	2,4±0,2*	4,4±0,7	53,9±0,8*

* - різниця статистично достовірна при $P_{0,05}$

Таким чином, можна сказати, що приріст врожайності може відбуватися як за рахунок змін у механізмі формуванні врожайності порівняно з попередньою формою, так і в підсиленні дії тієї ознаки, що була ключовою для вихідної форми. Точно визначити більш вагому пріоритетність тут неможливо, вочевидь необхідні значно масштабні дослідження з точки зору кількості отриманого матеріалу на цьому рівні, тому був виконаний факторний аналіз (табл. 6.9) з метою з'ясувати, що було більшою передумовою підвищення врожайності – мінливість за рахунок дії гамма-променів окремих елементів структури врожайності чи довершеність вихідних генотипів (також це важливо з огляду на висновок щодо перспективності окремих форм як вихідного матеріалу).

У результаті факторного аналізу встановлено, що генотип зумовив пріоритет у формуванні таких ознак, як продуктивна кущистість та озерненість

головного колоса, тобто не вдалося забезпечити значущий рівень мінливості цих ознак впливом мутагену. Мінливість за рахунок висоти стебла (що вплинула на той самий коефіцієнт господарського використання – співвідношення господарчої та рослинної частини) була зумовлена лише дією гамма-променів.

Таблиця 6.9

Результати факторного аналізу (varimax raw)

Параметр	Генотип	Гамма-промені
Висота рослин	0,218111	0,544179
Продуктивна куцистість	0,532458	0,176666
Кількість зерен у головному колосі	0,516141	0,075987
Маса зерна з головного колоса	0,471919	0,117111
Маса зерна з рослини	0,521670	0,683080
Маса тисячі зерен	0,492827	0,519850
Загальна дисперсія	2,753126	2,116873
Частка загальної дисперсії	2,535015	1,86422

Це свідчить про те, що саме висоту, масу зерна з колосу та рослини, МТЗ вдається поліпшити за допомогою гамма-променів відносно легко, інші показники набагато важче піддаються цій дії. Також це додатково свідчить про перспективність використання більш довершених форм місцевої селекції.

Як уже було зазначено вище, лише підвищення продуктивності не є необхідною передумовою створення задовільного з позиції потреб сьогодення агроценозу зернової культури. Другою необхідною складовою є технологічні якості зерна, що зумовлені такими спадковими ознаками, як вміст білка в зерні, вміст клейковини, наявність глютенінів та гліадинів та їх комплекс за відносним вмістом. Перспективними є форми з вмістом білка 14 % і вище, вищим вмістом високомолекулярних глютенінів, відсутності підвищення низькомолекулярної складової.

Результати дослідження за параметрами якості для всіх високопродуктивних ліній наведені в таблиці 6.10.

За вмістом білка значуще переважають стандарт такі лінії, як 123, 179, 181, 262. Вони ж були більш досконалішими за вмістом клейковини, що з коефіцієнтом 0,91 корелює з вмістом білка. Лінії 152, 213 не поступалися стандарту. Інші значно поступилися.

Таблиця 6.10

Технологічні якості зерна (2018 – 2020 рр.)

Сорт	Білок, %	Клейко вина, %	Глютеніни			Гліадини
			HMW	LMW	Всього	
Подільянка	13,99	25,59	0,16003	0,46485	0,62488	0,4598
26	13,55	23,99	0,20443*	0,48435*	0,68878	0,3565
45	12,88	22,23	0,21245*	0,49453*	0,70698	0,3453
123	14,21*	27,15*	0,24353*	0,45467	0,6982	0,4325
152	13,95	25,66	0,21356*	0,45465	0,66821	0,4231
178	13,57	24,54	0,20435	0,47100	0,67535	0,4324
179	14,27*	27,17*	0,21231*	0,44454	0,65685	0,4657
181	14,14*	26,98*	0,21523*	0,50333*	0,71856	0,4456
203	13,13	23,11	0,19022*	0,51760*	0,70782	0,4200
213	13,92	24,99	0,18453	0,54300*	0,72753	0,5048*
214	13,55	24,18	0,18453	0,53999*	0,72452	0,4448
262	14,32*	27,62*	0,20444*	0,53545*	0,73989	0,4948*
Середня	13,79	25,24	0,20247*	0,49233*	0,69480	0,4354
Сv, %	3,3	7,2	10,3	7,2	4,8	10,9

* статистично достовірно при $P_{0,05}$

За вмістом високомолекулярних глютенінів (HMW) з непідвищенням вмісту низькомолекулярних (LMW) можна виділити такі лінії, як 123, 152, 179. Як ми бачимо, ознака не є рідкісною, але водночас у багатьох ліній зростають обидві ознаки, що є небажаним. За вмістом гліадинів перспективними є лише форми 213 та 262.

За комплексом ознак за якістю не поступають або переважають стандарт за окремими показниками високоврожайні лінії 123, 152, 179, 262, частково 181 та 213 (перевищують стандарт за вмістом низькомолекулярних глютенінів).

Таким чином за комплексом врожайних та якісних ознак можна рекомендувати лінії 123, 152, 179, 181, 262. Лінії 179 та 213 теж є перспективними, але менш досконалыми. Їх можна використовувати для подальшого поліпшення та створення агроценозів озимої пшениці.

У таблиці 6.11 наведено комплексну характеристику за додатковими ознаками врожайних ліній.

Таблиця 6.11

Походження та основні ознаки ліній

Лінія, сорт	Вихідна форма	Мутаген	Воско ва поволо ка	Ості	Висота	Додаткові позитивні якості
Подольанка	-	-	+	Безоста	Середньо-росла	-
26	Співанка	100 Гр	-	Остиста	Середньо-росла	-
45	Співанка	100 Гр	+	Безоста	Середньо-росла	Стійка до хвороб
123	Співанка	100 Гр	+	Остиста	Низька	-
152	Співанка	150 Гр	+	Остиста	Низька	-
178	Співанка	150 Гр	+	Остиста	Низька	-
179	Співанка	150 Гр	-	Безоста	Напівкарлик	-
181	Комерційна	100 Гр	-	Безоста	Середньо-росла	-
203	Комерційна	100 Гр	+	Безоста	Середньо-росла	-
213	Комерційна	150 Гр	+	Безоста	Середньо-росла	-
214	Комерційна	150 Гр	+	Остиста	Низька	Довгий колос
262	Комерційна	200 Гр	+	Безоста	Напівкарлик	-

З таблиці бачимо, що лише в одному випадку лінія індукована дозою 200 Гр з сорту Комерційна. Але серед тих форм, що залишилися, за комплексом продуктивності та якості передують форми, що створені зі Співанки дозами 100–150 Гр. Переважно форми мають інтенсивну воскову поволоку,

низькорослі або напівкарликові, морфотип колосу не змінився. Єдина стійка до хвороб лінія не виділена за комплексом ознак продуктивності та якості як перспективна.

Як ми бачимо особливий інтерес становлять лінії 179 та 262, що є не лише цінними за якістю та продуктивністю, але й високоінтенсивними напівкарликовими формами.

Висновки до розділу 6

1. Сорти Gallixe, Ghayta, Courtiot, Співанка є найбільш перспективними як для використання при формуванні сталих високопродуктивних та якісних агроценозів пшениці озимої в умовах півночі Степу України так і для вихідної форми. Частково (за окремими параметрами для поліпшення) заслуговують на увагу сорти Комерційна, Geo, Gallixe та Renan.

2. Перспективними за зерною врожайністю є лінії 123, 152, 178, 179, 181, 262. За комплексом ознак якості не поступаються або переважають стандарт за окремими показниками високоврожайні лінії 123, 152, 179, 262, частково 181 та 213 (перевищують стандарт за вмістом низькомолекулярних глютенінів). Таким чином за комплексом врожайних та якісних ознак можна рекомендувати лінії 123, 152, 179, 181, 262, частково лінії 179 та 213. Усі лінії, крім 213, належать до інтенсивного типу.

3. Рівень мінливості є більш надійним та комплексним показником для оцінки ефективності поєднання генотипу вихідного матеріалу та дози гамма-променів.

4. Оптимальним для підвищення зернової продуктивності та якості є використання доз гамма-променів у діапазоні 100–150 Гр, але успішність і в цьому випадку також залежить від якості вихідного матеріалу.

5. Гамма-промені є ефективним чинником для підвищення біорізноманіття та поліпшення функціональності агроценозів пшениці озимої через дію на такі параметри, як висота рослини, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, співвідношення складових компонентів запасних білків зерна.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Nazarenko M, Semenchenko O., **Izhboldin O.**, Hladkikh Y. French winter wheat varieties under ukrainian north steppe condition. *Agriculture and Forestry*. 2021. Vol. 67 (2). P. 89–102. Режим доступу: DOI: 10.17707/AgricultForest.67.2.07
2. Nazarenko M., **Izhboldin O.**, Stankevych S., Sumiatina O. French winter wheat varieties grain quality under North Ukrainian Steppe conditions. *Матеріали Міжнародної науково-практ. конф., присвяченої 100-річчю з дня народження д-ра біол. наук, проф. Б. М. Литвинова* (м. Харків, 21–22 жовтня 2021 р.). Харків: Вид-во Іванченка І. С., 2021. P. 122–124.
3. Nazarenko M., **Izhboldin O.**, Stankevych S., Sumiatina O. Winter wheat variability by grain productivity and quality under local conditions of Ukrainian North Steppe. *2nd international multidisciplinary conference for young researchers «Sustainable Development Trends and Challenges under COVID-19»*. Sumy, 2021. P. 16–124.
4. Назаренко М. М., Іжболдін О. О. Удосконалення мутаційної селекції пшениці озимої. Актуальні питання сучасних технологій вирощування сільськогосподарських культур в умовах змін клімату : зб. наук. пр. всеукр. науково-практ. конф. (15–16 червня 2017 р., м. Кам'янець-Подільський). Тернопіль : Крок, 2017. С. 208–211.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі обґрунтовано можливості використання екогенетичної мінливості пшениці озимої під впливом гамма-променів для підвищення біорізноманіття її агроценозів на базі місцевих ресурсів для отримання стабільно функціонуючих високопродуктивних та якісних систем виробництва зерна, виконано порівняння можливостей використання як вихідного матеріалу місцевих форм з ресурсами іншого еколого-географічного походження. Встановлено закономірності та шляхи застосування гамма-променів як екогенетичного чинника.

1. Моніторинговими параметрами за ступенем мутагенної депресії в першому поколінні рослин сортів, що отримали мутагенну дію, були: показники онтогенезу рослин (схожість, віддалена загибель), фертильність-стерильність пилку та окремі елементи структури врожайності (висота рослин, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини, маса тисячі зерен). Генотипова особливість місцевих сортів виявилася досить чутливою до дії гамма-променів. Відповідно це показник їх фундаментальної особливості під впливом гамма-променів для отримання високого рівня мутаційної активності в майбутньому та позначає можливий високий рівень мутабільності за частотою та спектром подальших змін, тобто ці генотипи є достатньо перспективними за проявом депресії в першому поколінні.

2. Значущими параметрами мінливості на рівні клітинного апарату є загальна частота хромосомних аберацій, частота мостів, частота комплексних перебудов. Співвідношення фрагментів до мостів відповідає стандартним закономірностям, що властиві для гамма-променів.

3. Використання місцевого матеріалу як вихідного для мутаційного поліпшення є ефективним з огляду на отримання високоінтенсивних низькорослих та напівкарликових форм, з довгим озерним головним колосом та восковою поволокою.

4. Високу ймовірність змін при широкому діапазоні доз можна отримати за дії на ключові для архітектури рослини ознаки. Ключовими ознаками

мутаційної мінливості пшениці озимої з огляду на коректну оцінку популяції, що отримала дію гамма-променями, були: висота стебла, наявність воскової поволоки, строків стиглості. Інші варіанти змін корисних ознак є середньо- та низькоїмовірними. Для мутаційного процесу модельними є такі показники, як високе стебло, низьке стебло, напівкарлик, інтенсивна воскова поволока, слаба воскова поволока, остистий колос, безостий колос, довгий колос, великий колос, стерильність, пізньостиглість, ранньостиглість, кущистість, продуктивні, спельтоїдний колос.

5. Сорти Gallixe, Ghayta, Courtiot, Співанка є найбільш перспективними як для використання при формуванні сталих високопродуктивних та якісних агроценозів пшениці озимої в умовах півночі Степу України, так і як вихідні форми. Частково (за окремими параметрами для поліпшення) заслуговують на увагу сорти Комерційна, Гео, Gallixe та Renan. За комплексом урожайних та якісних ознак можна рекомендувати лінії 123, 152, 179, 181, 262, частково лінії 179 та 213. Усі лінії, крім 213, належать до інтенсивного типу.

6. Рівень мінливості є більш надійним та комплексним показником для оцінки ефективності поєднання генотипу вихідного матеріалу та дози гамма-променів. Оптимальним для підвищення зернової продуктивності та якості є використання доз гамма-променів у діапазоні 100–150 Гр, але успішність у цьому випадку також залежить від якості вихідного матеріалу.

7. Мутаційний процес з огляду на підвищення зернової продуктивності є ефективним через вплив на такі ознаки, як висота рослини, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, співвідношення складових компонентів запасних білків зерна. У зв'язку зі змінами локальних кліматичних умов такі ознаки, як ранньостиглість та зимостійкість не надають необхідних переваг з позиції реалізації продуктивного потенціалу агроценозів озимих зернових, тож не потребують наявності/подальшого покращення зернових і не вимагають наявності / подальшого поліпшення.

РЕКОМЕНДАЦІ ВИРОБНИЦТВУ

1. Для практичного використання як вихідного матеріалу, так і для прямого формування перспективних агроценозів за комплексом ознак продуктивності та якості рекомендовано використовувати сорти Gallixe, Ghayta, Courtiot, Співанка.

2. Для створення високопродуктивних агроценозів з високою якістю зерна перспективно використовувати мутантні лінії 123, 152, 179, 181, 262, як перспективні вихідні форми для поліпшення лінії 179 та 213.

3. Для поліпшення місцевих (локальних) генетичних ресурсів доцільно використовувати дію гамма-променів у дозах 100–150 Гр на такі ознаки: висота рослини, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, співвідношення складових компонентів запасних білків зерна за ступенем варіативності.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абилев С. К., Глазер В. М., Асланян М. М. Основы мутагенеза и гентоксикологии. Москва : Нестор-История, 2012. 148 с.
2. Азовцев А. П. Способы учёта мутаций и количественных изменений, возникающих после действия химических мутагенов на изменчивость признаков овса. *Сибирский вестник с.-х. наук*. 2005. № 1. С. 15–19.
3. Артемчук І. П., Логвиненко В. Ф. Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2003. Т. 35, № 3. С. 222–228.
4. Ахундзаде В. И. Малые мутации и их использование в селекции. *Теория химического мутагенеза*. Москва, 1971. С. 94–108.
5. Баскаев Т. У. Использование мутантных форм озимой пшеницы в качестве исходного материала при селекции на корм в условиях РСО-Алания : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : спец 06.01.05 «Селекция и семеноводство». Рассвет (Ростовская обл.) : ДЗНИИСХ, 2002. 23 с.
6. Батыгин Н. Ф. О генетических процессах в онтогенезе высших растений. Мутагенез под действием физических факторов. Москва, 1980. С. 130–147.
7. Боме Н. А., Вайсфельд Л. И., Арсентьев С. В. Развитие озимой пшеницы под влиянием химического мутагена фосфемида. *Международный научно-исслед. журн*. 2014. Т. 11 (42). С. 83–90.
8. Бутенко Р. О. Доза мутагенів як фактор впливу на морфофізіологічні ознаки рослин першого покоління сортів озимої пшениці. *Науковий вісник Ужгородського ун-ту. Сер.: біологія*. 2006. Вип. 18. С. 37–41.
9. Валодзін У. Г. Мутагенез і генетична нестабільність у сельскагаспадарчых раслінау. *Известия Академии Наук Беларуси. Сер. : биол. науки*. 1996. № 1. С. 25–29.

10. Васильківський С. П. Особливості використання хімічного мутагенезу при створенні вихідного матеріалу для селекції пшениці : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція та насінництво». Одеса, 1999. 40 с.
11. Васильківський С. П., Хоменко Т. М. Кореляційний зв'язок елементів продуктивності та структури головного колоса у мутантних ліній пшениці озимої. *Вісник Білоцерківського держ. аграрного ун-ту*. Біла Церква, 2009. Вип. 59. С. 22–26.
12. Власенко В. А. Вихідний матеріал гібридно-мутантного походження при створенні високопродуктивних сортів пшениці м'якої озимої. *Індукований мутагенез в селекції рослин* : зб. наук. пр. Ін-ту фізіології рослин і генетики НАНУ, Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М. І. Вавилова. Білоцерківський НАУ. Біла Церква, 2012. С. 110–119.
13. Володин В. Г., Фомина Ж. Н., Авраменко Б. И. Синтетические популяции мутантов растений. Минск, 1990. С. 19–20.
14. Волченко С. Г., Эйгес Н. С., Волченко Г. А. Изучение возможностей прогнозирования эффективности мутагенных воздействий на примере озимой мягкой пшеницы. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2016. Т. 18. С. 171–175.
15. Генетическое изучение мутантов мягкой пшеницы / Л. И. Лайкова, Н. П. Гончаров, О. М. Попова [и др.]. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. Санкт-Петербург, 2009. Т. 166. С. 396–398.
16. Гланц С. Медико-биологическая статистика. Москва : Практика, 1998. 459 с.
17. Головин В. П., Корчинский А. А., Серков Л. Н. Экспериментальный мутагенез в адаптивной селекции традиционных и новых культур. *Фактори експериментальної еволюції організмів* : зб. наук. пр. / за ред. М. В. Роїка. Київ : Аграрна наука, 2003. С. 46–49.
18. Гродзинський Д. М., Коломієць О. Д., Бурденюк Л. А. Колекція чорнобильських мутантів озимої пшениці (Чорнобиль – Київ – Біла Церква,

1986–1999 pp.) / НАН України. Ін-т клітин. біології і генет. інженерії. Київ, 1999. 29 с.

19. Гродзинський Д., Глазко В. Еколого-генетичні пріоритети інтенсифікації рослинництва : А. А. Жученко. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). В двух томах. М.: ООО «Издательство Агрорус», 2004. 1156 с. *Вісник Національної академії наук України*. 2005. № 9. С. 57–62.

20. Груша В. В., Гудков І. М. Вплив мікроелементів та їх комплексонатів на продуктивність рослин і зниження накопичення радіонуклідів. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2007. Т. 39, № 5. С. 432–437.

21. Гудков І. М., Груша В. В. Мікроелементи як блокувальники надходження радіонуклідів у рослини та як радіопротектори. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2004. Т. 36, № 3. С. 205–216.

22. Делоне Л. Н. Экспериментальное получение мутаций у пшеницы. Харьков : Держсільгоспвидав, 1934. 55 с.

23. Державний реєстр сортів рослин, придатних до поширення в Україні у 2014 р. (витяг) / ред. В. В. Волкодав, Держ. служба з охорони прав на сорти рослин. Київ : Алефа, 2013. 230 с.

24. Дубовий В. І., Хоменко С. О., Чугункова Т. В. Мутаційна мінливість та успадкування маркерних ознак у гібридомутантних популяцій F_2M_2 озимої м'якої пшениці. *Цитологія і генетика*. 2004. № 6. С. 13–18.

25. Дудин Г. П., Лысиков В. Н. Индуцированный мутагенез и использование его в селекции растений : монография. Киров : Вятская ГСХА, 2009. 208 с.

26. Журавель В. М., Лях В. О. Господарська цінність індукованих етилметансульфонатом мутантів з морфологічними маркерними ознаками у сизонасінневих генотипів гірчиці сарептської. *Селекція і насінництво : міжвідом. темат. наук. зб.* Харків, 2006. Вип. 92. С. 103–110.

27. Жученко А. А. Адаптивная система селекции растений. Эколого-генетические основы. М., 2001. Т. 1. 780 с.
28. Зубець М. В. Аграрна наука на сучасному етапі. *Вісник аграрної науки*. 2000. № 9. С. 5–12.
29. Ившин Г. И. О создании селекционных форм вики посевной с использованием облучения пыльцы. *Селекция и семеноводство*. 2002. № 1. С. 22–25.
30. Инге-Вечтомов С.Г. «Экологическая генетика» в системе генетического образования в Санкт-Петербургском государственном университете. *Экологическая генетика*. 2007. № 1 (5). С.4–7.
31. Калинин И. Г. О селекции и производстве зерна озимой пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1989. № 5. С. 8–13.
32. Клекка У. Р. Дискриминантный анализ. Факторный, дискриминантный, кластерный анализ. Москва : Финансы, 1989. 186 с.
33. Козаченко М. Р. Экспериментальный мутагенез в селекції ячменю. Харків, 2010. 96 с.
34. Коновалов Ю. Б., Берёзкин А. Н., Долгодворова Л. И. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур. Москва : Агропромиздат, 1987. 368 с.
35. Корочкин Н. А. Взаимосвязь между онтогенезом и филогенезом в свете генетики : Проблема макромутаций (морфологический и молекулярный аспекты). *Генетика*. 2002. Т. 38, № 6. С. 727–738.
36. Кротова Л. А. Получение скороспелых форм яровой мягкой пшеницы с помощью химических мутагенов. *Вестник Алтайского ГАУ*. 2010. № 2 (64). С. 28–31.
37. Лакин Г. Ф. Биометрия. Москва : Высш. шк., 1990. 352 с.
38. Лях В. А., Мищенко Л. Ю., Сорока А. И., Полякова И. А. Частота и спектр индуцированных гамма-лучами мутаций у различных генотипов льна масличного. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2001. Т. 33, № 5. С. 414–420.

39. Морфология, биология, хозяйственная ценность пшеницы / [В. В. Шелепов, В. М. Маласай, А. Ф. Пензев и др.]. Мироновка, 2004. 524 с.
40. Молоцький М. Я., Васильківський С. П., Князюк В. І., Власенко В. А. Поняття про вихідний матеріал у селекції рослин. *Селекція і насінництво с.-г. рослин*. Київ : Вища освіта, 2006. С. 66–70.
41. Молчан И. М., Ильина Л. Г., Кубарев П. И. Спорные вопросы в селекции растений. *Селекция и семеноводство*. 1996. № 1–2. С. 36–51.
42. Моргун В. В., Логвиненко В. Ф. Мутационная селекция пшеницы. Киев : Наук. думка, 1995. 627 с.
43. Моргун В. В., Логвиненко В. Ф. Мутаційна селекція озимої пшениці. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть*. Київ : Логос, 2001. Т. 2. С. 175–186.
44. Моргун В. В. Спонтанна та індукована мутаційна мінливість і її використання в селекції рослин. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть*. Київ : Логос, 2001. Т. 2. С. 144–174.
45. Моргун В. В., Санін Є. В., Швартау В. В. Клуб 100 центнерів. Сорти та оптимальні системи вирощування озимої пшениці / Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України; Компанія «Сингента», Швейцарія. Київ : Логос, 2012. Вип. 7. 131 с.
46. Мутаційна мінливість / [В. В. Шелепов, М. М. Гаврилюк, М. П. Чебаков та ін.]. *Селекція, насінництво та сортознавство пшениці* / під ред. В. В. Шелепова. Миронівка, 2007. С. 149–156.
47. Назаренко Н. Н. Особенности воздействия гамма-лучей на хромосомный аппарат клетки на примере пшеницы мягкой озимой. *Вестник Тамбовского гос. ун-та. Сер. : Естественные и техн. науки*. 2015. Т. 20, № 2. С 449–452.
48. Назаренко М. М. Особливості мутагенної депресії при дії гамма-променів на прикладі пшениці м'якої озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2015. № 2 (91). С. 56–62.
49. Назаренко Н. Н., Ващенко В. В. Депресія під дією деяких хімічних

мутагенів на прикладі пшениці м'якої озимої. *Вісник ДДАЕУ*. 2015. № 3 (37). С. 17–24.

50. Назаренко М. М. Вплив хімічних мутагенів на показники росту та розвитку пшениці озимої. *Матеріали II міжнародної науково-практичної конф. «Сучасні проблеми агроєкології»*. Миколаїв : Миколаїв. ДСДС ІЗЗ, 2016. С. 8.

51. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. Москва : Агропромиздат, 1988. 271 с.

52. Полякова И. А., Лях В. А., Мищенко Л. Ю. Мутационная изменчивость при облучении гамма-лучами семян льна сорта Циан и радиомутантов, полученных на его основе. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2004. Т. 36, № 2. С. 146–150.

53. Поползухина Н. А. О генетической природе мутаций у растений яровой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. Сер.: Биология растений. 2003. № 3. С. 108–111.

54. Прийлин О., Шнайдер Т., Тойхвер М. Генетические особенности сортов и индуцированных мутантов мягкой пшеницы. Таллин, 1988. С. 227–235; 281–282.

55. Проніна О. В. Методичні вказівки до спецпрактикуму «Експериментальний мутагенез» для студентів біологічного ф-ту / Київ. нац. ун-т ім. Тараса Шевченка. Київ : Укр. фітосоціологічний центр, 2002. 24 с.

56. Пучков Ю. М., Алфимов В. А., Жогин А. Ф. Использование макромутаций в селекции пшеницы на качество и продуктивность. *Вестник с.-х. науки*. 1984. № 1. С. 94–102.

57. Рутц Р. И. Селекционный центр СибНИИСХ – флагман сибирской селекции. *Вестник ВОГиС*. 2005. № 3. С. 407–414.

58. Сапегин А. А. Рентгеномутации как источник новых сортов сельскохозяйственных растений. *Природа*. 1934. № 9. С. 28–32.

59. Сапегин А. А. Ход развития колоса пшеницы. *Доклады АН СССР*. 1938. № 3. С. 241–244.

60. Сичкарь В. И., Шкварников П. К., Марьюшкин В. Ф. Изменчивость количественных признаков у озимой пшеницы, индуцированная химическими соединениями. *Генетика*. 1975. Т. 11, № 2. С. 5–13.

61. Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Ленинград, 1978. 152 с.

62. Цыганков В. И. Индуцированный мутагенез в селекции яровой мягкой пшеницы на продуктивность и адаптивность к условиям Западного Казахстана. *Достижения науки и техники АПК*. 2001. № 6. С. 19–22.

63. Цыганков В. И. Использование индуцированного мутагенеза при создании сортов и линий яровой твердой пшеницы для сухостепных условий Казахстана. *Известия Оренбургского гос. аграрного ун-та*. 2012. № 3 (35). С.45–48.

64. Шевцов В. М. Селекционное использование индуцированных мутаций в свете идей Вавилова. *Химический мутагенез и проблемы селекции*. Москва, 1991. С. 146–154.

65. Эйгес Н. С., Вайсфельд Л. И., Волченко Г. А. Адаптивные свойства сортов и мутантов озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Материалы международ. научно-практ. конф., посвящённой 100-летию со дня рождения А. Р. Жебрака и 70-летию образованию кафедры генетики в Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, Москва, 26–27 февр., 2002*. Москва, 2002. С. 369–370.

66. Эйгес Н. С., Вайсфельд Л. И., Волченко Г. А. Особенности гетерозиса у хемомутантов озимой пшеницы. *Генетика в XXI веке : современное состояние и перспективы развития* : тр. Международ. конф. по генетике и селекции, Москва, 12 июня 2004. М., 2004. Т. 1. С. 101–102.

67. Эйгес Н. С., Вайсфельд Л. И., Волченко Г. А. Адаптивные свойства мутантов озимой пшеницы, полученных методом химического мутагенеза. *Цитология*. 2004. № 10. С. 889–890.

68. Эйгес Н. С., Вайсфельд Л. И., Волченко Г. А. Коллекция мутантов озимой пшеницы, полученных методом химического мутагенеза. *Цитология*. 2004. № 10. С. 891–892.

69. Эйгес Н. С. Генетическое разнообразие мутантов озимой пшеницы и создание высокоадаптивных форм с комплексом ценных признаков. *Химический мутагенез и проблемы селекции*. Москва : Наука, 1991. С. 77–92.
70. Эйгес Н. С. Историческая роль Иосифа Абрамовича Рапопорта в генетике. Продолжение исследований с использованием метода химического мутагенеза. *Вавиловский журн. генетики и селекции*. 2013. Т. 13. С. 162–172.
71. Abdel-Rahman W. M. Spectral karyotyping suggests additional subsets of colorectal cancers characterized by pattern of chromosome rearrangements *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2001. Vol. 98. P. 2538–2543.
72. Abe T., Matsuyama T. Chlorophyll-deficient Mutant of Rice demonstrated the deletion of DNA fragment by Heavy-ion irradiation. *Journal of Radiation Research*. 2002. Vol. 43. P. 157–161.
73. Ahloowalia B. S. Renaissance in genetics and its impact on plant breeding. *Euphytica*. 2001. Vol. 118, №5. P. 99–102.
74. Ahloowalia B. S., Maluszynski M. Global impact of mutation-derived varieties. *Euphytica*. 2004. 135, №2. P. 187–204.
75. Aiyi L., Schisterman F., Chengqing W. Multistage evaluation of measurement error in a reliability study. *Biometrics*. 2006. Vol. 62. P. 1190–1196.
76. An innovative way of developing and improved variety utilizing both gamma ray induced and recombinational variability in blackgram (*Vigna mungo* L. (Hepper) / [S. T. Kajjidoni, K. Roopalaksmi, S. Revanappa, I. Nagaral]. *Induced Plant Mutation in Genomic Era* / ed. Q. Y. Shu. IAEA, Vienna, 2009. P. 336–337.
77. Asif J. (2020). Effect of different pre-treatments on seed germination of *Prosopis juliflora* and *Dalbergia sissoo*: a step towards mutation breeding, *Journal of forest science*, 66, 80–88. doi: <https://doi.org/10.17221/64/2019-JFS>.
78. Amram A., Fadida-Myers A., Golan G., Nashef K., Ben-David R. & Peleg Z, (2015). Effect of GA-sensitivity on wheat early vigor and yield components under deep sowing, *Frontier Plant Science*, 6 (487). doi: 10.3389/fpls.2015.00487.

79. Andrusevich, K.V., Nazarenko, M.M., Lykholat, T.Yu., Grigoryuk, I.P. (2018). Effect of traditional agriculture technology on communities of soil invertebrates. *Ukrainian journal of Ecology*, 8 (1), 33–40.
80. Badiganavar A. M., Kale D. M., Bhagwat S. G., Murty G. S. Image analysis in groundnut morphometric studies. *Proceedings. SCIAMAL-99* / ed. C. Babu Rao, P. Kalyansundaram, K. K. Reddy, Baldev Raj. Oxford and IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., 1999. P. 178–183.
81. Baloch A. W., Soomro A. M., Javed M. A. Induction of salt tolerance in rice through mutation breeding. *Asian Journal of Plant Sciences*. 2003. Vol. 2, №3. P. 273–276.
82. Bhagwat S. G. Use of Image Analysis in Mutation Breeding for Changing Grain Shape in Durum Wheat. *BARC Newsletter*. 2007. Vol. 1. P. 173–176.
83. Bhutta, W.M., Akhtar, J., Anwar-ul-Haq, M., Ibrahim, M. (2005). Cause and effect relations of yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal conditions. *Caderno de Pesquisa Serie Biologia, Santa Cruz do Sul*, 17 (1), 7–12.
84. Bonnot T., Bancel E., Alvarez D. et al. Grain subproteome responses to nitrogen and sulfur supply in diploid wheat *Triticum monococcum* ssp. *Monococcum*. *The Plant Journal*. 2017. Vol. 91 (5). P. 894–910.
85. Bordes, J., Ravel C., Le Gouis J. et al. Use of a global wheat core collection for association analysis of flour and dough quality traits. *Journal of Cereal Science*. 2011. Vol. 54. P. 137-134.
86. Bottino P. J., Sparrow A. H., Schwemmer S. S. et al. Interrelation of exposure and exposure rate in germination seeds of barley and its concurrence with dose-rate theory. *Radiation Botany*. 1975. Vol. 15. P. 17–27.
87. Boyd L. A., Smith P. H., Hart N. Mutants in wheat showing multipathogen resistance to biotrophic fungal pathogens. *Plant Pathology*. 2006. Vol. 55. P. 475–484.

88. Branch W. D. Variability among advanced gamma-irradiation induced large-seeded mutant breeding lines in the 'Georgia Browne' peanut cultivar. *Plant Breeding*. 2002. Vol. 121. P. 275–277.
89. Cain A.J., Provine W.B. Genes and ecology in history. *Genes in Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific, 1992. 512 p.
90. Canet W., Alvarez M., Gil M. The analysis of frictional, displacement rate and sample dimension effects on fracture parameters from uniaxial compression of potato. *Journal of Food Engineer*. 2007. Vol. 80. P. 342–352.
91. Carlos E., de Oliveria C. Genetic control of aluminum tolerance in mutant lines of the wheat cultivar Anahuac. *Euphitica*. 2000. Vol. 114. P. 47–53.
92. Ceballos H., Sanchez T., Morante N. Discovery of an Amylose-free Starch Mutant in Cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2007. Vol. 55, №18. P. 7469–7476.
93. Cheng X., Chai L., Chen Z. Identification and characterization of a high kernel weight mutant induced by gamma-radiation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genetics*. 2015. Vol.17. P. 112–118.
94. Chope, G.A., Wan, Y., Penson, S.P., Bhandari, D.G., Powers, S.J., Shewry, P.R., Hawkesford, M.J. Effects of genotype, season, and nitrogen nutrition on gene expression and protein accumulation in wheat grain. *Journal of Agricultural Food Chemistry*. 2014, 62, 4399–4407.
95. Chopra V. L. Mutagenesis : investigating the process and processing the outcome for crop improvement. *Current Science*. 2005. Vol. 89. P. 353–359.
96. Collins N. C., Tardieu F., Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress : where do we stand? *Plant Physiology*. 2008. Vol.147 (2). P. 469–486.
97. Das M. L., Rahman A., Malek M. A. Two early maturing and high yielding rapeseed varieties developed through induced mutation. *Bangladesh Journal of Botany*. 1999. Vol. 28, № 1. P. 27–33.

98. Das M. L., Rahman A., Malek M. A. Variability studies in the gamma irradiated population of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes. *Bangladesh Journal of Botany*. 2003. Vol. 32, № 1. P. 1–4.
99. Das M. L., Uddin M. K. Gamma-ray induced variability in quantitative characters of sunflower and their interrelationship. *Bangladesh Journal of Botany*. 2000. Vol. 29, № 3. P. 287–295.
100. Datcu, A., Ianovici, N., Sala, F. A method for estimating nitrogen supply index in crop plants: case study on wheat. *Journal of Central European Agriculture*. 2020. 21 (3), 569–576.
101. Development and characterization of a new TILLING population of common bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. Chen, L. Huang, D. Min [et al.]. Режим доступа : <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0041570> (дата звращения 20.10.2018)
102. Development and evaluation of mutant germplasm of *Amaranthus* / M. M. Slabbert, K. de Ronde, T. Caetano [et al.]. *Genetic improvement of underutilized and neglected crops in low income food deficit countries through irradiation and related techniques* : Proc. final research coordination meeting organized by the Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture and held in Pretoria, South Africa, May 19–23, 2003. IAAE, 2014. P. 13–23.
103. Diaza R., Gila L., Serranoa C. Comparison of three algorithms in the classification of table olives by means of computer vision. *Journal of Food Engineer*. 2004. Vol. 61. P. 101–107.
104. Dubcovsky J., Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866.
105. Çelik Ö., Ekşioğlu A. & Akdaş E.Y. Transcript profiling of salt tolerant tobacco mutants generated via mutation breeding. *Gene Expression Patterns*. 2018. 29, 59–64.
106. Essam F., Badrya M. & Aya M. Modeling and forecasting of wheat

production in Egypt. *Advances and Applications in Statistics*. 2019. 59(1), 89–101. doi: <http://dx.doi.org/10.17654/AS059010089>.

107. Feldman M., Levy A. A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. *Cytogenet Genome Research*. 2005. Vol. 109. P. 250–258.

108. Fellahi Z., Hannachi A., Oulmi A. & Bouzerzour H. Analyse des aptitudes générale et spécifique à la combinaison chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.). *Revue Agriculture*. 2018 .9(1), 60 – 70.

109. Forster B. P. Mutation genetics of salt tolerance in barley : An assessment of Golden Promise and other semi-dwarf mutants. *Ephytica*. 2001. Vol. 120. P. 317–328.

110. Freisleben R. A., Lein A. Möglichkeiten und praktische Durchführung der Mutationszüchtung. *Kehn-Archiv*. 1944. Vol. 60. P. 211–222.

111. Gager C. S., Blakeslee A. F. Chromosome and gene mutations in *Datura* following exposure to radium rays. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*. 1927. Vol. 13. P. 75–59.

112. Gasperini D., Greenland A., Hedden P., Dreos R., Harwood W. & Griffiths S. Genetic and physiological analysis of Rht8 in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids. *Journal of Experimental Botany*. 2012. 63. 4419–4436.

113. Gegas V. C., Nazari A. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat. *Plant Cell*. 2010. Vol. 22 (4). P. 1046–1056.

114. Gepts, P., Hancock, J. The future of plant breeding. *Crop Science*. 2006. 46. 1630–1634.

115. Goldsmith M., Tawfik D. S. Potential role of phenotypic mutations in the evolution of protein expression and stability. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*. 2009. Vol. 106. P. 6197–6202.

116. Goswati P. K. Phenotypic stability of yield and its components in M-5 generation of greengram. *Indian Journal of Agricultural Research*. 1993. Vol. 27, №2. P. 103–109.

117. Gregory W. C. Mutation breeding of groundnuts. *Mutation and plant breeding*. 1961. №891. P. 461–485.
118. Gulsen O., Uzun A., Pala H. Development of seedless and Mal Secco tolerant mutant lemons through budwood irradiation. *Scientia Horticulturae*. 2007. Vol. 112. P. 184–190.
119. Guo G. H., Lu X. Z. Biological effects of high energy 7 Li ion beams implantation of wheat. *Plant Mutation Reports*. 2007. Vol. 2, №1. P. 31–35.
120. Hallajian M.T. Mutation Breeding and Drought Stress Tolerance in Plants. *Drought Stress Tolerance in Plants*. 2016. 2, 359–383.
121. van Harten A. M., Broertjes C. Induced mutations in vegetatively propagated crops. *Plant Breeding Review*. 1989. Vol. 6. P. 55–91.
122. van Harten A. M. Mutation Breeding, Theory and Practical Application. Cambridge University Press, 1998. 301 p.
123. Harun A. The effective use of physical and chemical mutagen in the induction of mutation for crop improvement in Malaysia. *JAERI Conf*. 2001. №003. P. 111–122.
124. Henikoff S., Till B. J., Comai L. TILLING. Traditional Mutagenesis Meets Functional Genomics. *Plant Physiology*. 2004. Vol. 135. P. 146–157.
125. Hiroyasu Y. Mutation breeding of ornamental plants using ion beams. *Breeding Science*. 2018. 68(1). 71–78.
126. Hongjie Lia, Timothy D. M., Mc Intosh R.A. & Yang Z. Breeding new cultivars for sustainable wheat production. *The Crop Journal*. 2019.7(6), 715–717.
127. Huaili Q., Lanming X., Fei H. Biological effect of the seeds of *Arabidopsis thaliana* irradiated by MeV protons. *Radiation Effects & Defects in Solids*. 2005. Vol. 160. P. 131–136.
128. Iguchi K., Yamamoto G., Matsubara N. Morphological and genetic analysis of fish of a *Carassius* complex (Cyprinidae) in Lake Kasumigaura with reference to the taxonomic status of two all-female triploid morphs. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 79. P. 351–357.
129. Induced plant mutations in the Genomics era : International Symposium

on Induced Mutations in Plants (12–15 August 2008 Vienna, Austria) / [ed. G. Y. Shu]. Rome : FAO, 2009. 461 p.

130. International Atomic Energy Agency (2020) Mutant varieties database. [Online] Vienna: IAEA. Available at: <https://mvd.iaea.org> [Accessed 16 October 2021].

131. ISTA 2003. International Rules for seed testing. Edition 2003 / International Seed Testing Association, Zuerich, Switzerland.

132. Jacson L. L., Dewald C. L. A macromutation in *tripsacum-dactyloides* poacea consequences for seed size germination and seedling establishment. *American Journal of Botany*. 1992. Vol. 79, №9. P. 1031–1038.

133. Jamali K. D., Arain M. A., Javed M. A. Breeding of bread wheat for semi-dwarf character and high yield. *Wheat Information Service*. 2003. № 96. P. 11–14..

134. Ji L., Li Y., Wang C. Studies on wheat mutants induced by nitrogen ion beam implantation. *Acta Genetica Sinica*. 2006. Vol. 32, №11. P. 1176–1183.

135. Kadhim M. A. Transmission of chromosomal instability after plutonium α -particle irradiation. *Nature*. 1992. Vol. 355. P. 738–740.

136. Kamlofski C. A., Antonelli E., Bender C. A lesion-mimic of wheat with enhanced resistance to leaf rust. *Plant Pathology*. 2007. Vol. 56. P. 46–54.

137. Kar G. N., Yadav S. P. Induced variation for quantitative traits in bread wheat. *Genetica Agraria*. 1986. Vol. 40, №4. P. 375–386.

138. Karthika R., Subba B. Effect of Gamma Rays and EMS on Two varieties of Soybean. *Asian Journal of Biological Sciences*. 2006. Vol. 5, №4. P. 721–724.

139. Khalili, M., Naghavi, M., Yousefzadeh, S. Protein pattern analysis in tolerant and susceptible wheat cultivars under salinity stress conditions. *Acta agriculturae Slovenica*. 2018. 111(3), 545–558.

140. Kharkwal M. C., Shu Q. Y. The Role of Induced Mutations in World Food Security. *Induced Plant Mutations in the Genomics Era* / Q. Y. Shu (ed.) ; Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2009. P. 33–38.

141. Kingsolver J.G., Hoekstra H.E., Hoekstra J.M. The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist*. 2001. Vol. 157. P.245–261.
142. Kiramat K., Muhammad I., Abdul A. Effect of Gamma Irradiation on Yield Components of Barley (*Hordeum vulgare* L.). *Pakistan Journal of Biological Science*. 2003. Vol. 19, №6. C. 1695–1697.
143. Kiribushi-Otober S., Yanagisava T. Genetic analysis of some and some properties of starch in waxy mutant wheat Tanikei A 6599-4. *Breeding Science*. 2001. Vol. 51. P. 241–245.
144. Khursheed, S., Laskar, R.A., Raina, A., Amin R. & Khan R. Comparative analysis of cytological abnormalities induced in *Vicia faba* L. genotypes using physical and chemical mutagenesis. *Chromosomal Science*. 2015. 18, 47–51. https://www.jstage.jst.go.jp/article/scr/18/3-4/18_47/_article/-char/ja/
145. Kolakar S.S., Nadukeri S., Jakkeral S.A., Hanumanthappa M. & Gangaprasad S. Role of mutation breeding in improvement of medicinal and aromatic crops: Review. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2018. SP3, 425–429.
146. Landoni M., Vecchia F. D., Gavazzi G. The an1-4736 mutation of anther ear1 in maize alters scotomorphogenesis and the light response. *Plant Science*. 2007. Vol. 172. P. 172–180.
147. Lynch M. The origins of eukaryotic gene structure. *Molecular Biology and Evolution*. 2006. Vol. 23. P. 450–468.
148. Lynch M. The rate, molecular spectrum, and consequences of human mutation. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*. 2010. Vol.107. P. 961–968.
149. Lynch M. A genome-wide view of the spectrum of spontaneous mutations in yeast. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*. 2008. Vol. 105. P. 9272–9277.
150. Li H.J., Timothy D. M., Mc Intosh R.A. & Zhou Y. Wheat breeding in northern China: achievements and technical advances. *The Crop Journal*. 2019. 7(6), 718–729. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.09.003>.

151. Liu L. X., Zhao L. S., Guo H. J. A salt tolerant mutant wheat cultivar 'H6756'. *Plant Mutation Reports*. 2007. Vol. 2, № 1. P. 50–51.
152. Liu L., Van Zanten L., Shu Q. Y. Officially Released Mutant Varieties in China. *Mutation Breeding Review*. 2004. № 14. P. 1–64.
153. Maluszynski M., Szarejko I., Barriga P., Balcerzyk A. Heterosis in crop mutant crosses and production of high yielding lines using doubled haploid system. *Euphytica*. 2001. Vol. 120. P. 387–398.
154. Maluszynski M. Major mutation-assisted plant breeding supported by FAO/IAEA. *Euphytica*. 2001. Vol. 119. P. 81–92.
155. Manual on mutation breeding. Third edition. Rome : IAEA, 2018. 301 p.
156. Maxted N., Dulloo M.E., Ford-Lloyd B.V. Enhancing crop genepool use: capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement. Oxfordshire: CABI, 2003. 469 p.
157. Mba, C., Guimaraes, E.P., Ghosh, K. Re-orienting crop improvement for the changing climatic conditions of the 21st century. *Agriculture & Food Security*. 2012. 7, 1–17.
158. Mohamad O., Mohd N., Alias I. Development of improve rice varieties through the use of induced mutations in Malaysia Myanmar. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, №1. P. 27–33.
159. Monarti A. M., Simeone M. C., Urbano M. Molecular characterization of new waxy mutants identified in bread and durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005. Vol. 110. P. 1481–1489.
160. Morita R., Kusaba M., Iida S. Molecular characterization of mutations induced by gamma irradiation in rice. *Genes Genet Systems*. 2009. Vol. 84 (5). P. 361–370.
161. Muller H. J. Artificial transmutation of the gene. *Science*. 1927. Vol. 66. P. 84–87.
162. Natarajan A. T., Maric M. M. The time-intensity factor in dry seed irradiation. *Radiation Botany*. 1961. Vol. 1. P. 1–9.

163. Natarajan A. T. Chromosome aberrations : past, present and future. *Mutation Research*. 2002. Vol. 504. P. 3–16.

164. Natarajan A. T. 137 Cesium-induced chromosome aberrations analysed by fluorescence in situ hybridization : 8 years follow up of the Goiania radiation accident victims. *Mutation Research*. 1998. Vol. 400. P. 299–312.

165. Naveed A., Nazir A., Abdu, H., Raza S. & Muhammad A. Mutation breeding: a tool to improve wheat yield and yield components. *Life Science*. 2015. 9 (1), 3274–3279.

166. Nazarenko M., Kharytonov M. Characterization of wheat mutagen depression after gamma-rays irradiated. *Agriculture and Forestry*. 2016. Vol. 62, №4. P. 267–276.

167. Nazarenko M. M., Izhboldin O. O. Chromosomal rearrangements caused by gamma-irradiation in winter wheat cells. *Biosystems Diversity*. 2017. Vol. 25, №1. P. 25–28.

168. Nazarenko, M., Bezus, R. Interactions between agro-landscape and winter wheat agronomical-value traits. *Bulletin of Transilvania University of Brasov – series II – Forestry, Wood Industry, Agricultural, Food Engineering*. 2018. 11 (60), 141–150.

169. Nazarenko, M., Solohub, I. Izhboldin, O. Winter wheat variability according to local conditions. *Acta agriculturae Slovenica*. 2019. 114(1), 113–129.

170. Nazarenko, M., Beiko, V. Bondarenko, M. Induced mutations of winter wheat caused by gamma-rays fixed on plant height and stem structure. *Agriculture and Forestry*. 2019. 65(3), 75–83.

171. Neto A. T., Alves M. C., Camargo C. E. New wheat genotypes tolerant to aluminium toxicity obtained by mutation induction. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2001. Vol. 36, № 1. P. 61–70.

172. Nilan R. A., Konzak C. F., Wagner J. et al. Effectiveness and efficiency of radiations for inducing genetic and cytogenetic changes. *Supplay Radiation Botany*. 1965. Vol. 5. P. 71–89.

173. Nurmansyah, S., Alghamdi, S., Hussein, M., & Farooq, M. Morphological and chromosomal abnormalities in gamma radiation-induced mutagenized faba bean genotypes. *International Journal Radiation Biology*. 2018. 94(2). 174–185. doi: <https://doi.org/10.1080/09553002.2018.1409913>
174. Nwakanma, N.M.C. & B.E. Okoli. Cytological effects of the root extracts of *Boerhaavia diffusa* on root tips of *Crinum jagus*. *Eurasia Journal Bioscience*. 2010. 4: 105–111. doi: 10.5053/ejobios.2010.4.0.13
175. Ockey C. H. Chromatid aberrations induced by ethylene-imines. Erwin-Bauer-Gedaechtnis Vorlesungen I, Abh. Dt. Akad. Wiss. Berl. 1960. 1. P. 47–53.
176. Okamoto Y., Nguyen A. T., Yoshioka M. Identification of quantitative trait loci controlling grain size and shape in the D genome of synthetic hexaploid wheat lines. *Breed Science*. 2013. Vol. 63 (4). P. 423–429.
177. de Oliveira C., Ferreira F., Neto T. Evaluation of wheat inbred lines originated from hybridization with and without gamma irradiation. *Bragantia*. 2005. Vol. 64, №1. P. 61–74.
178. de Oliveira C., Neto A., Filho A. W. Genetic control of aluminum tolerance in mutant lines of the wheat cultivar Anahuac. *Euphytica*. 2000. Vol. 114. P. 47–53.
179. Oney-Birol, S. & Balkan, A. Detection of Cytogenetic and Genotoxic Effects Of Gamma Radiation on M1 Generation of Three Varieties of *Triticum aestivum* L. *Pakistan Journal of Botany*. 2019. 51(3), 887–894. doi: 10.30848/PJB2019-3(48)
180. Payne P. J., Lawrence G. J. Catalogue of alleles for the complex gene loci Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1 which code four high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communs*. 1983. Vol. 11. P. 29–35.
181. Prabhu, L. The Green Revolution and Crop Biodiversity. *Biological Extinction. New Perspectives*. Cambridge, Cambridge University Press, 2019. Pp. 175–192.

182. Reisz, J.A., N. Bansal, J. Qian, W. Zhao & C.M. Furdui. Effects of ionizing radiation on biological molecules-mechanisms of damage and emerging methods of detection. *Antioxid Redox Signal*. 2014. 11, 260–292. doi: 10.1089/ars.2013.5489
183. Roberts M. A., Reader S. M., Dalglish C. Induction and characterization of Ph1 Wheat mutants. *Genetics*. 1999. Vol. 153. P. 1909–1918.
184. Saif-u-Malook S.A., Qaisarani M.K., Shabaz H., Ahmed M., Nawaz M. & Qurban A. Mutation breeding approach to breed drought tolerant maize hybrids. *International Journal of Biosciences*. 2015. 6(2), 427–436.
185. Schuppert G. F., Tang S., Slabaugh M. B. The sunflower high-oleic mutant Ol carries variable tandem repeats of FAD2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase. *Molecular Breeding*. 2006. Vol. 17. P. 241–256.
186. de Serres F. J., Ashby J. Evaluation of Short-Term Tests for Carcinogens. *Evaluation of Short-Term Tests for Carcinogens*. Elsevier, Amsterdam, 1981. P. 827.
187. Shah F., Adnan M. & Basir A. (2018). Global Wheat Production. Intechopen, London. doi: 10.5772/intechopen.72559
188. Shu Q. Y. Turning plant mutation breeding into a new era : molecular mutation breeding. *International Symposium on Induced Mutations in Plants*. 12–15 August 2008, Vienna, Austria. Vienna, 2008 – IAEA-CN-167-413. P. 188.
189. Shu Q. Y., Forster B. P., Nakagava H. Plant Mutation breeding and Biotechnology. CABI publishing. Vienna, Austria, 2011. 840 p.
190. Singh S. S., Sharma J. B., Chang N., Sharma D. N. Breaking yield Barriers in wheat – new plant type designed. *Wheat Information Service*. 2001. №93. P. 22–26.
191. Soc L., Dong S. Selection and characterization of radiation-induced soil-tolerant mutant of rice. *Breeding Science*. 2003. Vol. 53. P. 313–318.
192. Solanki I. S., Sharma B. Significance and effectiveness of classifying the M1 material based on mutagenic damage for inducing macro- and micromutations in lentil. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2000. Vol. 60, №3. P. 321–335.

193. Solanki I. S., Sharma B. Early generation selection of polygenic mutations in lentil. *Journal of Genetics and Breeding*. 2001. Vol. 61, №4. P. 330–334.
194. Sparrow A. H., Singleton W. R. The use of radiocobalt as a source of gamma rays and some effects of chronic irradiation on growing plants. *The American Naturalist*. 1953. Vol. 87. P. 29–48.
195. Spencer-Lopes, M.M., Forster, B.P. Jankuloski L. (2018). Manual on mutation breeding. Third edition. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
196. Stadler L. J. Mutations in barley induced by X-rays and radium. *Science*. 1928. Vol. 68. P. 186–187.
197. Stamo I., Ylli A., Dodbiba A. Induced Mutations for Improving Production on Bread and Durum Wheat. *Proceedings of Sixth International Conf. of the Balkan Physical Union*. 2007. P. 747.
198. Srivastava H. K., Satpute G. K. Induction of mutations for enhanced essential oil in Palmarosa (*Cymbopogon martini*). *Journal of Essential Oil Research*. 2000. Vol. 10, №3. P. 287–295.
199. Srivastava H. K., Misra A., Satpute G. K. Chemical induced vigour for heterotic effects on yield and quality of essential oil in Palmarosa (*Cymbopogon martinii* Wats). *Journal of Sustainable Agriculture*. 2001. Vol. 17, №2–3. P. 5–15.
200. Sun X. Y., Wu K., Zhao Y. et al. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat. *Euphytica*. 2009. Vol. 165 (3). P. 469–486.
201. Sveg M., Gregova E., Miclovicova E. Changes in expression of HMW glutenins of wheat induced by nitrosoethylurea. *Plant Breeding*. 1999. №118. P. 243–246.
202. Tah P. R. Induced macromutation in Mungbean [*Vigna radiate* L.] Wilczek. *International Journal of Botany*. 2006. Vol. 2, № 3. P. 219–228.
203. Takagi Y. The second type of gamma-ray sensitive gene RS2 in soybean *Glycine max* (L.) Merrill. *Gamma Field Symposia*. 1969. Vol. 8. P. 83–94.

204. Tengcong J., Jian L., Yujing G. & He J. Simulation of plant height of winter wheat under soil water stress using modified growth functions. *Agricultural Water Management*. 2020. 232, 106066.
205. Tester, M., Langridge, P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*. 2010. 327, 818–822.
206. Thakur H. L., Sethi G. S. Characterization and segregation pattern of some macromutations induced in black gram. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 1994. Vol. 53, № 2. P. 168–173.
207. Tomlekova N. B., Kozgar M. I., Wani M. R. Development of improved varieties of native grains through radiation-induced mutagenesis. *Mutagenesis : exploring novel genes and pathways*. Wageningen Academic Publishers, 2014. P. 105–124.
208. Tribo, E., Martre, P., Tribo-Blondel, A.M. Environmentally induced changes in protein composition in developing grains of wheat are related to changes in total protein content. *Journal of Experimental Botany*. 2003. 54, 1731–1742.
209. Tsenov, N., Atanasova, D., Stoeva, I. Tsenova, E. Effects of drought on grain productivity and quality in winter bread wheat. *Bulgarian Journal Agricultural Sciences*. 2015. 21, 592–598.
210. Tsvetova M. I., Elkonin L. A. Cytological investigation of male sterility in sorghum caused by a dominant mutation (Mstc) derived from tissue culture. *Sexual Plant Reproduction*. 2003. Vol. 16. P. 43–49.
211. Tuberosa, R., Salvi, S. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. *Trends in Plant Science*. 2006. 11, 405–412.
212. Uauy C., Paraiso F., Colasuonno P [et al.]. A modified TILLING approach to detect induced mutations in tetraploid and hexaploid wheat [Электронный ресурс]. Режим доступа: BMC Plant Biology, 9:115 doi:10.1471-2229-9-115, 2009.
213. Ukai Y. Effectiveness and efficiency of mutagenic treatments. *Gamma Field Symposia*. 2006. Vol. 45. P. 1–4.
214. Ukai Y. Development of various irradiation techniques for frequency

enhancement of radiation breeding. *Gamma Field Symposia*. 1986. Vol. 25. P. 55–70.

215. Upelnik V. P., Novoselskaya A. Yu., Sutka J. Genetic variation at storage protein-coding loci of common wheat induced by nitrosoethylurea and by the cultivation immature embryos in vitro. *Theoretical and Applied Genetics*. 1996. Vol. 90. P. 372–379.

216. Vasil V., Castillo A. M., Fromm M. E., Vasil I. K. Herbicide resistant fertile transgenic wheat plants obtained by microprojectile bombardment of regenerable embryonic callus. *Biotechnology*. 1992. Vol. 10. P. 667–674.

217. Veesar N. F., Channa A. N., Rind M. J. Influence of water stress imposed at different stages on growth and yield attributes in bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Wheat Information Service*. 2007. Vol. 104. P. 15–19.

218. Verma, R.C. & M.A. Khah. Assessment of gamma rays induced cytotoxicity in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cytologia*. 2016. 81(1), 41–45. doi: 10.1508/cytologia.81.41

219. Vogel E., Natarajan A. T. The relation between reaction kinetics and mutagenic action of monofunctional alkylating agents in higher eukaryotic systems : interspecies comparisons. *Chemical Mutagens*. 1982. Vol. 7. P. 295–336.

220. de Vries H. Die Mutationstheorie II. Leipzig : Veit & Co, 1903. 211 p.

221. de Vries H. Species and varieties: their origin by mutation. Chicago : The open curt publishing company, 1905. 140 p.

222. Wang W., Scali M., Vignani R. Male-sterile mutation alters Zea m 1 (b-expansin 1) accumulation in a maize mutant. *Sexual Plant Reproduction*. 2004. Vol. 17. P. 41–47.

223. Xicun D., Xia Y., & Wenjian L. Plant Mutation Breeding with Heavy Ion Irradiation at IMP. *Journal of Agricultural Science*. 2016. 8(5), 34–41. doi: 10.5539/jas.v8n5p34.

224. Yanev A. A. Mutant Durum wheat varieties developed in Bulgaria. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, №2. P. 23–24.

225. Yang H., Irudayaraj J., Paradkar M. Discriminant analysis of edible oils and fats by FTIR, FT-NIR and FT-Raman spectroscopy. *Food Chemistry*. 2005. Vol.

93. P. 25–32.

226. Zhao X. L., Xia X. A., He Z. S. Novel DNA variations to characterize low molecular weight glutenin *Glu-D3* genes and develop STS markers in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2007. Vol. 114. P. 451–460.

227. Zhu Y. F., Li Y. W., Chen Y. Generation and characterization of high molecular weight glutenin 1Bx14-deficient mutant in common wheat. *Plant Breeding*. 2005. Vol. 124. P. 421–427.

228. Žofajová, A., Havrlentová, M., Ondrejovič, M., Juraška, M., Michalíková, B. Deáková, L. Variability of quantitative and qualitative traits of coloured winter wheat. *Agriculture (Poľnohospodárstvo)*. 2017. 63 (3), 102–111.

229. USDA. (2020) World Agricultural Production. [Online] Available at: <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf> [Accessed 11 11. 2020].

ДОДАТКИ

Додаток А
СПИСОК НАУКОВИХ ПРАЦЬ

Статті в наукових фахових виданнях, що входять до міжнародних наукометричних баз даних Scopus та Web of Science:

1. Nazarenko M., Semenchenko O., **Izhboldin O.**, Hladkikh Y. French winter wheat varieties under ukrainian north steppe condition. *Agriculture and Forestry*. 2021. Vol. 67 (2). P. 89–102. Режим доступу DOI: 10.17707/AgricultForest.67.2.07 (Scopus) (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*).

Статті в наукових фахових виданнях України:

2. Іжболдін О. О. Особливості мутагенної депресії при дії гамма-променів на прикладі пшениці м'якої озимої. *Аграрні інновації*. 2021. № 10. С. 51–57.

3. **Іжболдін О. О.**, Лихолат Т. Ю. Цитогенетична мінливість у пшениці озимої (*Triticum aestivum* L) за дії гамма-променів. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2021. № 5 (93). Режим доступу: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidy/article/view/dopovidy2021.05.005/13921>. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*)

4. Іжболдін О. О. Частота та рівень мінливості пшениці озимої при дії гамма-променів. *Таврійський науковий вісник*. Серія: Сільськогосподарські науки. 2021. № 122. С. 27–33.

5. Іжболдін О. О. Спектр мутаційних змін у пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.) при дії гамма-променів. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2021. № 4. С. 36–43.

Тези наукових доповідей:

6. Назаренко М. М., **Іжболдін О. О.** Удосконалення мутаційної селекції пшениці озимої. *Актуальні питання сучасних технологій вирощування сільськогосподарських культур в умовах змін клімату* : зб. наук. пр. Всеукр. наук.-практ. конф. (15–16 червня 2017 р., м. Кам'янець-Подільський).

Тернопіль : Крок, 2017. С. 208–211. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*).

7. Nazarenko M., **Izboldin O.**, Stankevych S., Sumiatina O. French winter wheat varieties grain quality under North Ukrainian Steppe conditions. *Матеріали Міжнародної науково-практ. конф., присвяченої 100-річчю з дня народження д-ра біол. наук, проф. Б. М. Литвинова (м. Харків, 21–22 жовтня 2021 р.)*. Харків : Вид-во Іванченка І. С., 2021. Р. 122–124. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті*).

8. Nazarenko M., **Izboldin O.**, Stankevych S. Winter wheat variability by grain productivity and quality under local conditions of Ukrainian North Steppe. *2nd international multidisciplinary conference for young researchers «Sustainable Development Trends and Challenges under COVID-19»*. Sumy, 2021. Р. 16. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті*).

9. **Ізболдін О. О.**, Пащенко Н. О. Депресія у пшениці озимої при дії гамма-променів. *Матеріали V Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»*. Дніпро, 2020. С. 217–219. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*).

10. **Ізболдін О. О.**, Пащенко Н. О. Цитологічні порушення як індикатор дії гамма-променів. *Матеріали IV Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»*. Дніпро, 2019. С. 299–300. (*Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті*).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
22	Стерильність	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	2,50
23	Пізньостиглість	1	0,20	1,00	0,20	5,00	1,11	8,00	6,67	2,00	5,00
24	Ранньостиглість	0,00	0,00	1,00	0,20	3,00	0,67	3,00	2,50	1,00	2,50
28	Кущисті	0,00	0,00	5,00	1,00	4,00	0,89	3,00	2,50	1,00	2,50
29	Продуктивні	0,00	0,00	3,00	0,60	5,00	1,11	4,00	3,33	1,00	2,50
31	Напівостигле	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	1,67	0,00	0,00
34	Булавоподібний колос	1	0,20	2,00	0,40	0,00	0,00	2,00	1,67	0,00	0,00
35	Загострений колос	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,83	0,00	0,00

Додаток В2
Спектр мутацій під дією гамма-променів. Сорт Співанка

№	Ознака	Варіант									
		Співанка контроль		Співанка 100 Гр		Співанка 150 Гр		Співанка 200 Гр		Співанка 250 Гр	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Товсте стебло	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	0,00	0,00	1,00	1,67
2	Тонке стебло	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00
3	Високостеблова	1,00	0,20	2,00	0,40	4,00	1,00	3,00	1,50	1,00	1,67
4	Низькостеблова	1,00	0,20	1,00	0,20	4,00	1,00	1,00	0,50	1,00	1,67
5	Напівкарлик	0,00	0,00	1,00	0,20	3,00	0,75	2,00	1,00	1,00	1,67
6	Карлик	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,25	2,00	1,00	1,00	1,67
7	Інтенсивна воскова поволока	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	2,00	1,00	1,00	1,67
8	Слаба воскова поволока	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	2,00	1,00	1,00	1,67
10	Безостий колос	0,00	0,00	1,00	0,20	2,00	0,50	3,00	1,50	2,00	3,33
12	Довгий колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
13	Рихлий колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
14	Скверхедний колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	3,00	1,50	0,00	0,00
15	Спельтоїдний колос	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,25	3,00	1,50	0,00	0,00
16	Циліндричний колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
17	Веретеноподібни й колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
18	Щільний колос	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
19	Великий колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
20	Дрібний колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	1,00	1,67
21	Велике зерно	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
22	Стерильність	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	0,50	1,00	0,50	4,00	6,67
23	Пізньостиглість	1,00	0,20	3,00	0,60	3,00	0,75	3,00	1,50	0,00	0,00
24	Ранньостиглість	1,00	0,20	2,00	0,40	2,00	0,50	1,00	0,50	0,00	0,00
25	Компактоїд	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,67
26	Субкомпактоїд	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,50	1,00	1,67
27	Сферококкум	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,67
28	Кущисті	0,00	0,00	3,00	0,60	2,00	0,50	1,00	0,50	1,00	1,67
29	Продуктивні	0,00	0,00	3,00	0,60	2,00	0,50	1,00	0,50	0,00	0,00
31	Напівостисте	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	1,00	0,50	0,00	0,00
32	Антоціанові ості	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00
33	Ригідний колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00
34	Булавоподібний колос	0,00	0,00	1,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,67
35	Загострений колос	0,00	0,00	1,00	0,20	1,00	0,25		0,00		0,00