

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

М. М. Назаренко

Особливості адаптації  
пшениці м'якої озимої  
на різних рівнях організації  
до дії екогенетичних чинників

МОНОГРАФІЯ

ДНІПРО  
2018

УДК 631.95:633.1:575.21:575.22

**Наз 19**

Рецензенти:

**І. П. Григорюк**, член-кореспондент НАН України, д-р біол. наук, професор, лауреат Державної премії в галузі науки і техніки України, Національний університет біоресурсів і природокористування

**Ж. Жаметт**, доктор наук, професор,  
Національний інститут наукових досліджень в агрономії (Франція)

**Ю. В. Лихолат**, д-р біол. наук, професор,  
Дніпровський національний університет ім. О. Гончара

**М. М. Харитонов**, д-р сільгосп. наук, професор,  
Дніпровський державний аграрно-економічний університет

Рекомендовано до друку рішенням науково-технічної ради  
Дніпровського державного аграрно-економічного університету  
(*протокол № 6 від 19.05.2018*).

УДК 631.95:633.1:575.21:575.22

**Наз 19**

**Особливості** адаптації пшениці м'якої озимої на різних рівнях організації до дії екогенетичних чинників [Текст] : монографія / М. М. Назаренко. – Дніпро : «Свідлер А.Л.», 2018. – 304 с.

**ISBN 978-617-627-115-4**

У монографії наведено результати досліджень щодо дії депресивних та формотворчих екогенетичних агентів залежно від особливостей генотипів пшениці м'якої озимої. Показано можливості зниження негативних наслідків депресивної дії за рахунок використання особливостей адаптивності сортів до прямої та рекурентної дії, віддалені екогенетичні наслідки різних типів дії, особливості частот та спектрів хромосомних аберацій, морфометричних та спадкових змін. Виявлено особливості формотворчого процесу та можливості його використання для сільськогосподарської практики. Досліджено особливості формування врожайності залежно від агроекологічних чинників, можливість отримання форм зі стабільно-високим проявом цих ознак у широких межах варіювання цих чинників, особливості у впливі цих чинників залежно від відмінностей генотипів пшениці озимої.

Іл. 25. Табл. 70. Бібліогр.: 467 назв.

**ISBN 978-617-627-115-4**

© М. М. Назаренко, 2018

## ЗМІСТ

ВСТУП.....	7
РОЗДІЛ 1. ОСОБЛИВОСТІ ПРОЯВУ ФОРМОТВОРЧОЇ ТА ДЕПРЕСІЙНОЇ ДІЇ ЗА РІЗНИХ УМОВ .....	12
1.1. Історична ретроспектива досліджень формотворчої здібності природних та штучних чинників.....	12
1.2. Депресійні ефекти в першому поколінні та їх використання для дослідження процесу формоутворення .....	22
1.3. Використання нових отриманих форм у поліпшенні культурних рослин та отриманні нових господарсько-цінних сортів та ліній.....	38
РОЗДІЛ 2. МЕТОДОЛОГІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ДЕПРЕСИВНОЇ ТА ФОРМОТВОРЧОЇ ДІЇ.....	56
2.1. Характеристика об'єкта досліджень.....	56
2.2. Фактори формотворчої дії, їх особливості в застосуванні та функціональні відмінності.....	59
2.3. Умови проведення досліджень .....	61
2.4. Методика цитогенетичного аналізу.....	63
2.5. Методики виявлення та обліків нових форм.....	64
РОЗДІЛ 3. ОЦІНКА АДАПТИВНОСТІ РОСТУ ТА РОЗВИТКУ ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ В РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВАХ.....	70
РОЗДІЛ 4. ВПЛИВ ГАММА-ПРОМЕНІВ НА ПОКАЗНИКИ РОСТУ ТА РОЗВИТКУ РОСЛИН У ПЕРШОМУ ПОКОЛІННІ .....	84
РОЗДІЛ 5. ВПЛИВ ХІМІЧНИХ ЧИННИКІВ НА РІСТ ТА РОЗВИТОК РОСЛИН ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ В ПЕРШОМУ ПОКОЛІННІ ПІСЛЯ ОТРИМАННЯ РЕКУРЕНТНОЇ ТА НЕРЕКУРЕНТНОЇ ДІЇ.....	97
РОЗДІЛ 6. ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ХРОМОСОМНИХ АБЕРАЦІЙ ПІД ДІЄЮ ГАММА-ПРОМЕНІВ .....	118

РОЗДІЛ 7. ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ХРОМОСОМНИХ АБЕРАЦІЙ ПІД ДІЄЮ ХІМІЧНИХ ЧИННИКІВ .....	129
РОЗДІЛ 8. ЗАГАЛЬНА МІНЛИВІСТЬ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ПРИ ДІЇ ФОРМОТВОРЧИХ ЧИННИКІВ РІЗНОЇ ПРИРОДИ .....	145
РОЗДІЛ 9. СПЕКТР СПАДКОВИХ ЗМІН ПІД ДІЄЮ ГАММА-ПРОМЕНІВ .....	161
РОЗДІЛ 10. МЕЖІ МІНЛИВОСТІ ПІД ДІЄЮ ХІМІЧНИХ ЧИННИКІВ.....	185
РОЗДІЛ 11. СТВОРЕННЯ НОВИХ ЛІНІЙ З ВИСОКОЮ ЗЕРНОВОЮ ПРОДУКТИВНІСТЮ ТА ЯКІСТЮ ЗЕРНА В РІЗНИХ ЕКОЛОГО- ГЕОГРАФІЧНИХ УМОВАХ ВИРОЩУВАННЯ.....	245
ВИСНОВКИ.....	266
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ .....	270

## CONTENT

INTRODUCTION.....	7
CHAPTER 1. SPECIAL PECULIARITIES OF FORMATION AND DEPRESSION ACTIVITY UNDER DIFFERENCE CONDITIONS.....	12
1.1. A historical retrospective of the research of the formation ability of natural and artificial factors.....	12
1.2. Depression effects in the first generation and their use for investigating the formation process .....	22
1.3. The use of new forms obtained in improved of cultivated crops and in the new agriculture-valuable varieties and lines obtained.....	38
CHAPTER 2. RESEARCH METHODOLOGY FOR DEPRESSION AND FORMATION ACTIVITIES .....	56
2.1. Characteristics of the investigated object .....	56
2.2. Factors of formation action, their traits in application and functional differences.....	59
2.3. Terms of conducting research .....	61
2.4. Method of cytogenetic analysis.....	63
2.5. Methods of detection and identification of new forms .....	64
CHAPTER 3. EVALUATION OF ADAPTABILITY OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF INITIAL MATERIAL UNDER DIFFERENCE ECOLOGICAL CONDITIONS.....	70
CHAPTER 4. INFLUENCE OF GAMMA-RAYS ON GROWTH AND PLANT DEVELOPMENT PARAMETERS AT THE FIRST GENERATION .....	84
CHAPTER 5. INFLUENCE OF CHEMICAL AGENTS OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF BREAD WHEAT PLANTS AT FIRST GENERATION AFTER RECCURENT AND NON-RECCURANT ACTION.....	97
CHAPTER 6. RATES AND SPECTRA OF CHROMOSOMAL ABERATIONS BY GAMMA-RAYS .....	118

CHAPTER 7. RATES AND SPECTRA OF CHROMOSOMAL ABERATIONS BY CHEMICAL AGENTS ACTION .....	129
ПОЗДІЛ 8. GENERAL VARIABILITY OF BREAD WINTER WHEAT WITHIN THE ACTION OF FORMATION FACTORS DIFFERENT BY NATURE.....	145
CHAPTER 9. SPECTRA OF CHANGES UNDER GAMMA-RAYS ACTION .....	161
CHAPTER 10. SPECTRA OF CHANGES UNDER CHEMICAL AGENTS ACTION .....	185
CHAPTER 11. OBTAINING OF NEW LINES WITH HIGH GRAIN PRODUCTIVITY AND QUALITY OF GRAINS UNDER VARIOUS ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL GROWTH CONDITIONS.....	245
CONCLUSIONS .....	266
REFERENCES .....	270

## ВСТУП

Вплив екогенетичних чинників на рослинні системи вивчається з декількох міркувань. По-перше, це проблематика регіонів, що знаходяться в стані забруднення різними як фізичними, так і хімічними мутагенами. За деякими даними до 40 відсотків території України, на котрих активно займаються сільським господарством, перебуває під такою дією внаслідок техногенного перенавантаження та постійного впливу виробництва, або як наслідок техногенних аварій різного рівня. Але ця проблема стосується не лише України – території під дією таких типів забруднення властиві і для країн ЄС (проблема забруднення хімічною промисловістю та гірничорудних розробок), Азії (особливо КНР та країни південно-східної Азії, Пакистан), обох Америк. Дослідження за виявленням морфозів та мутацій на забруднених територіях проводяться (з використанням рослинних об'єктів) у зоні відчуження ЧАЕС, Південному Уралі, територіях з підвищеним техногенним навантаженням у РФ, Туреччині, Німеччині, Франції, Великій Британії, США [1, 28, 33, 38, 49, 223, 315].

Аварія на ЧАЕС та велике промислове навантаження на території України призвело до суттєвого підвищення рівня мутабільності у сільськогосподарських рослин. Так, добір спонтанних мутантів після аварії на ЧАЕС на території України та на території радіоактивного сліду у Білорусі призвів до отримання багатьох корисних мутантних ліній озимої пшениці, що широко використовуються в селекції. Ідентифікація морфозів та високого рівня хромосомних аберацій у рослин дала змогу ідентифікувати території з високим рівнем техногенного навантаження біля великих промислових міст Сибіру у Російській Федерації, а також – уточнення меж так званої Південно-Уральської плями радіонуклідного забруднення [26, 455].

На цей час існують такі основні напрямки досліджень, які стосуються тематики циклу робіт:

1. Ідентифікація факту мутагенної дії на клітинному рівні та вплив на рослину в цілому.
  2. Удосконалення методик ідентифікації та добору мутацій.
  3. Встановлення механізму дії та післядії мутагенних чинників.
  4. Особливості генотип-мутагенної взаємодії.
  5. Підвищення ефективності ідентифікації корисних мутацій.
  6. Виявлення оптимальних доз мутагенів для отримання господарсько-цінних мутацій.
  7. Вивчення особливостей індукції мутацій окремими чинниками.
- У світовій практиці досліджень ці питання є дискусійними і потребують додаткового вивчення.

Другим напрямом є використання мутагенів для індукції цінних форм. Хоча пік даних досліджень згідно з даними ФАО-МАГАТЕ припав на 70–80-ті роки попереднього сторіччя, але це, по-перше, стосується лише прямого використання мутантів як комерційних сортів, по-друге – інтенсивність не стільки знизилася, скільки змістилася на використання мутагенів як додаткового джерела мінливості або як чинника, що спрощує генетичну трансформу в поєднанні з використанням сучасних методів біотехнології та генетичної трансформації (постійно діючі семінари МАГАТЕ з використання біотехнології разом з мутагенними чинниками, зворотної генетики). На сьогодні завдяки використанню мутагенних чинників у практичній селекції згідно з базою даних МАГАТЕ та ФАО створено понад 3 500 сортів культурних рослин, як прямим добром мутантних рослин, так і використанням їх у селекційних схрещуваннях [429]. 70 % з них створені після 1985 року. Найбільша кількість мутантних сортів створена в Китаї (26,8 %), Індії (11,5 %), колишньому СРСР та Росії (9,3 %), Нідерландах, США, Японії. 1 585 (70 %) сортів створені прямим добром мутантних форм, 667 сортів – із залученням мутантів до гібридизації. Найбільш частим є використання радіації (89 % створених сортів). Гамма-проміння застосовувалось як мутаген при створенні 64 % сортів. 22 % – за допомогою мутагенної дії рентгенівського проміння [173, 174, 326]. Мутантних сортів пшениці близько 290. В Україні зареєстровано 209 сортів м'якої пшениці, створених за участю спонтанних та індукованих мутацій, що становить 22 % загальної кількості районованих сортів; в їх числі сорти, що отримані лише за



допомогою індукованих мутацій, складають 41 %. Ці методи використовуються досить широко в понад 150 країнах світу. Широке використання мутагенів призвело до позитивних наслідків. Використання експериментального мутагенезу дозволяє досить ефективно змінити культурну рослину, як для поліпшення окремих ознак, так і для отримання нових ознак, що не мають аналогів серед вже існуючого селекційного матеріалу, або мають додаткові негативні якості. Усі ознаки, отримані при індукованому мутагенезі, здебільше мають природні аналоги, але досить часто використання цих аналогів неможливе або надзвичайно складне. На сьогоднішній день основною стратегією експериментального мутагенезу є створення вихідного матеріалу для селекції з поліпшеними агрономічно-цінними ознаками. Це такі ознаки як висота рослин, скоростиглість, форма насіння, стійкість до хвороб, підвищення продуктивності та якості (модифікація хімічного складу та вмісту олії, хлібопекарські якості, якість та розмір гранул крохмалю). У деяких випадках такі поліпшення мають синергічний характер: створення ранньостиглого сорту бавовни підвищило врожайність пшениці в Пакистані, створення форм рису з термосенситивною фертильністю [346] дало новий напрям в створенні гібридів рису та використанні гетерозису [174]. Другим напрямом є усунення негативних кореляцій між господарсько-цінними ознаками [174, 327]. Третім – використання мутацій в функціональній геномиці [268, 327, 452].

Запропонована така модель покращення сільськогосподарських культур в майбутньому: етап перший (геноміка) – картування геномів культурних рослин та рослин, що можна використовувати як джерела отримання господарсько-цінних ознак (почалося з картування моделіної рослини арабідопсіса); етап другий (якісний аналіз) – прив'язування конкретної ДНК-послідовності до експресії ознаки у фенотипі; етап третій – введення цінних ознак в геном культурних рослин за допомогою трансформації ДНК. Роль мутагенезу суттєва на всіх трьох етапах. Картування і якісний скрінінг – TILLING метод, введення нової плазми покращується при використанні мутагенної дії. Крім того, завдяки мутагенезу розширюються природні генетичні ресурси [268, 325, 338, 385, 423].

Відомо, що мутагенні фактори здатні посилювати рекомбінаційний процес. Обробка мутагенами насіння гібридів дозволяє розширити можливості рекомбінації господарсько-цінних ознак батьків в по-

томстві гібриду шляхом розриву тісного зчеплення між деякими ознаками. Одночасне використання комбінаційної та мутаційної мінливості розглядається як засіб підвищення диференціації селекційного матеріалу за основними адаптаційними якостями при доборі в умовах стресу форм з підвищеною стійкістю до несприятливих біотичних та абіотичних факторів протягом вегетаційного періоду [34, 65, 148, 149].

Однією з важливих задач селекції залишається подолання від'ємних кореляцій між господарсько-цінними ознаками. За рахунок використання комбінативної та мутаційної мінливості вдалося поєднати такі ознаки, як висока кущистість та висока маса зерен, висока маса зерен та висока кількість зерна в колосі [15, 401]. За рахунок використання мутаційної мінливості доведена можливість створення генотипу з високим адаптивним потенціалом до умов перезимівлі [160, 168].

Отже, пошук шляхів оптимізації системи формотворчій чинник – його доза чи концентрація – генотип вихідної форми для прогнозування наслідків мутагенної дії вже на перших етапах програм з експериментального мутагенезу, підвищення стабільності рослинних систем в залежності від впливу зовнішніх екогенетичних чинників, з'ясування особливостей реалізації потенціалу агрономчно-цінних ознак в агроекосистемах є надзвичайно актуальним питанням, дослідженим в запропонованій роботі. З іншого боку, не менш актуальним питанням, висвітленим в монографії, є вдосконалення існуючих методів оцінки вихідного та отриманого матеріалу з метою підвищення ефективності використання екогенетичної варіативності та розширення меж її реалізації.

У монографії поставлені та розв'язані такі питання: виявили особливості прояву депресії залежно від генотипу, природи та кількості екогенетичного чинника; визначити специфічність дії чинників на клітинному рівні та встановили її зв'язок з проявом на рівні рослинного організму; виявили особливості та межі реалізації ознак продуктивності та якості, можливості використання потенційних здатностей як в оптимальних так і в граничних умовах; встановили частоту та спектр спадкових, особливості їх виникнення залежно від суб'єкта дії, природи чинника, його дози або концентрації; виявили закономірності прояву позитивних змін за продуктивністю та іншими селекційно-цінними ознаками; довели можливість створення форм з висо-

кими потенційними значеннями агрономічно-цінних ознак та широкими межами їх реалізації; встановили ефективність окремих екогенетичних чинників та їх доз або концентрацій в індукції змін в залежності від генотипу вихідної форми; розробили методи оцінки отриманих форм за окремими цінними ознаками якості та стійкості до абіотичних стресів.

Об'єктом дослідження була взаємодія в системі генотип суб'єкта дії – екогенетичного чинника – доза чи концентрація. Предметом – показники депресії, частоти хромосомних аберацій в першому поколінні після прямої чи рекурентної дії, частоти та спектри викликаних спадкових змін в другому та наступному поколінні, виникнення нових контактних селекційно- та генетично цінних ліній за всіма показниками, мінливість окремих сортів та ознак в залежності від природи, дози чи концентрації окремих екогенетичних чинників, стабільність прояву цінних ознак, межі їх реалізації. Методи дослідження – гамма-опромінення та дія водних розчинів хімічних мутагенів на сухе дозріле насіння, анафазний метод екогенетичного моніторингу, визначення частоти і спектру мутацій в поколіннях  $M_2$ – $M_6$ , облік та структурний аналіз врожайності, аналіз вмісту білку в поколіннях  $M_3$ – $M_6$  з виділенням перспективних ліній, екологічне випробування отриманих форм, визначення структури врожайності, якості зерна, посухостійкості, фотосинтетичної активності, стійкості до хвороб, статистичні методи – оцінка суттєвої різниці середніх значень вибірок за  $t$ -критерієм та  $F$ -критерієм, кластерний та дисперсійний, дискримінантний аналіз.

Результати, які подано в монографії, свідчать про таке: доведено зв'язок між частотою та спектром спадкових змін методом отримання генотипу об'єкта мутагенної дії, встановлено, що однократна дія екогенетичного чинника призводить до зниження його формотворчої та депресійної активності при подальших обробках, визначено особливості депресії в першому поколінні залежно від генотипу пшениці м'якої озимої, особливості прояву наслідків мутагенної депресії, можливість виникнення ефекту стимуляції за окремими показниками; виявлено межі, в котрих проходить пригнічення життєдіяльності рослин за дії окремих чинників та вплив особливостей генотипу на ці межі; встановлено чутливість окремих генотипів до прямої та рекурентної дії та наведено обґрунтування для часткового попереднього прогнозу такої чутливості; визначені особливості виникнення нових

форм залежно від комплексу – генотип суб'єкта мутагенної дії – доза чи концентрація чинника – природа чинника, доведена пріоритетність та її зміна при взаємодії цих компонентів в конкретних умовах формотворчого процесу; встановлені особливості генетичної активності чинників на сучасних сортах української селекції мутантного, мутантно-рекомбінантного, рекомбінатного методу отримання; виявлено особливості екогенетичних чинників, його окремих доз чи концентрацій в індукції як загальної частоти мінливості, так і типів змінених ознак, частот спадкових змін за окремими ознаками; визначена можливість отримання форм, стабільних за проявом цінних ознак у поєднанні з високим адаптивним потенціалом; визначені особливості формування ключових агрономічних ознак та особливості реалізації їх потенціалу в широких межах агроекологічних умов.

На основі результатів експериментальних досліджень запропоновано при доборі вихідних форм для обробки екогенетичними чинниками слід керуватися тісною кореляційною залежністю між частотою видимих мутацій, частотою хромосомних аберацій та проявом депресії в першому поколінні. Використовувати в якості суб'єктів мутагенної дії сорти та лінії відмінні за своїми ознаками та без використання рекурентної обробки тими же самими чинниками (обробка іншими за природою екогенетичними чинниками – доцільна). З метою ідентифікації чинника можна використовувати співвідношення між мостами та фрагментами. Для індукції практично-цінних форм рекомендовано використовувати помірні дози гамма-променів та концентрації хімічних мутагенів НМС та НЕС. Розроблено пропозиції щодо використання визначення співвідношення активностей фотосистем для визначення посухостійких ліній та обробки речовинами, що знижують кількість мембранозалежних хромосом для визначення високоякісних ліній пшениці.

## **Особливості прояву формотворчої та депресійної дії за різних умов**

### **1.1. Історична ретроспектива досліджень формотворчої здібності природних та штучних чинників**

Найвагомішим досягненням минулого сторіччя експериментальної біології на нашу думку є теорія мутагенезу та практичне використання мутацій у радіобіологічних та еколого-генетичних дослідженнях, зокрема, у сфері поліпшення культурних рослин. Протягом останнього десятиріччя широкий розвиток отримало використання мутагенезу та штучних мутацій в геномних та молекулярно-генетичних дослідженнях. Отже, наразі мутагенез є не лише частиною прикладних досліджень, але й теоретичним базисом для встановлення нових джерел змінних ознак та їх генетичного контролю або геномного скрінінгу модельних об'єктів.

В історичній ретроспективі явище мутагенезу були описано де Врієм [447–449] як випадкові спадкові зміни в генотипі, не викликані рекомбінаціями або статевим процесом. Слово «випадкові» використовувалося з метою підкреслити різницю між мутаціями та незначними змінами в фенотипі, які можна було пояснити мінливістю в ході рекомбінації, оскільки мутації, особливо ті що зачіпали лише окремі гени, могли призводити до дуже малих змін у фенотип, які проявлялись не одразу, і їх на той час важко було ідентифікувати. Така «випадковість» мутацій у фенотипі рослин була нерегулярною, але обов'язково повинна була проявитися і, відповідно, на той час викликала особливу цікавість дослідників. Наразі мутації можна надійно ідентифікувати методами молекулярної генетики, тому слово «випадково» по відношенню до прояву на рівні фенотипу виключено з визначення.

Сьогодні під мутагенезом розуміють процес виникнення стабільних змін в генетичній інформації (мутацій) будь-якого живого організму. Найчастіше в природних об'єктах результатом мутагенезу є похибки репарації ДНК. До експериментального мутагенезу відносять зміни під впливом штучних фізичних, хімічних та біологічних факторів. Відповідно, мутанти – організми, які несуть в собі мутації, знайдені молекулярно-генетичними методами або ідентифіковані в фенотипі. Експериментальний мутагенез призводить до виникнення низки типів мутацій.

Установлення можливості виникнення такого явища як мутації призвело до пошуку можливостей їх використання в прикладних дослідженнях. Однією з можливостей було безпосереднє використання мутацій та мутагенезу для поліпшення культурних рослин. Виник такий напрям, як мутаційна селекція «Mutationszichtung», який вперше в селекції був запропонований Фрейслебеном та Лейном у 1944 р. [239, 240] по відношенню до направленої індукції й створення мутантних ліній для поліпшення вже існуючих сортів та гібридів сільськогосподарських культур.

Мутаційна селекція використовується як для використання спонтанних мутацій, що виникли в природі, так і в направленому їх отриманні з використанням мутагенних чинників. Розвиток цей напрямком отримав при поєднанні зусиль селекціонерів та спеціальних технік для створення і визначення бажаних змін з отримання нових елітних селекційних ліній та сортів. Отримані таким способом сорти називають мутантними. Мутантні сорти зазвичай класифікують на гібридо-мутантні – отримують при використанні мутантів як компонента в схрещуваннях) та мутантно-рекомбінатні – отримують як результат посилення мутагенними факторами рекомбінаційного процесу при схрещуваннях. Хоча мутанти можна отримати при використанні будь-якого типу мутагенних чинників, в мутаційній селекції використовують переважно фізичні та, в обмеженій кількості випадків, хімічні мутагени, інші типи мутагенів та більш переважно різні типи хімічних мутагенів використовують в дослідженнях з функціональної геноміки (або зворотної генетики).

Важливою частиною будь-яких досліджень з мутагенезу є процес добору мутацій (процес ідентифікації організмів з мутантним фенотипом). Він включає дві основні стадії – скрінінг мутацій та підтвердження мутаційної природи змін. Перший проводиться завдяки без-

посередньому спостереженню великої мутаційної популяції (сукупності організмів, що отримали мутагенну дію), яка проводиться за набором критеріїв добору (прикладом може бути добір ранньостиглих мутацій за виявленням форм із значимо більш раннім настанням окремих фаз вегетації). Оскільки такі зміни можуть бути наслідком не лише мутаційних змін, але й особливостей умов вирощування в залежності від року, відібрані зміни називають «можливими мутаціями» і переводять до стадії досліджень з підтвердження мутантної природи. Це вже процес повторної оцінки ознак, що виникли в наступних поколіннях – встановлення успадкування ознаки. Саме це є остаточним критерієм, за яким визначають отриману зміну як мутацію. Особливо це стосується мутацій, що виникли для полігенних ознак (переважно кількісних). Таким підтвердженням може виступати й дослідження на рівні сиквенсу ДНК – встановлення з певною ймовірністю факту зміни структури ДНК та встановлення її зв'язку зі змінами конкретної ознаки на рівні фенотипу. Але й в цьому випадку необхідно підтвердження постійного характеру зміни в ряду поколінь та встановлення успадкування. Цей варіант другої стадії досліджень з експериментального мутагенезу отримав назву зворотної генетики, який має самостійне значення при дослідженнях з генетичного контролю окремих ознак і є самостійною базою для теоретичних досліджень з розшифрування геному. Сучасний розвиток експериментального мутагенезу як дисципліни пов'язаний переважно саме з цими дослідженнями [70, 71, 399].

Основні історичні етапи розвитку експериментального мутагенезу:

300 років до н.е. – античні китайські хроніки наводять перші документальні докази направленого використання мутантів для рису та інших злакових культур [273];

1590 рік – перший докладно описаний спонтанний мутант (календули);

1667 рік – перший опис виникнення химер у рослин;

1672 рік – найдавніший опис біорізноманіття культурних та диких рослин, включаючи мутантні форми «Waare Oefeninge der Planten», A. Munting [264];

до 1774 року – опис мутантних різновидів диких та культурних рослин в таксономії Ліннея;

1901–1904 роки – де Врій запропонував використання та впровадив радіацію для індукування мутацій у рослин та тварин;

1907 рік – Крамер опублікував опис перших виділених спонтанних мутацій у культурних рослин;

1927 рік – перший доказ індукованих мутацій у рослин, за допомогою опромінення радієм, Гейгер та Блекслі [245, 246]. Мюллер, в роботах з дрозофілою, навів докази щодо мутагенної активності рентгенівського опромінення, таким чином відкривши еру використання індукованих мутацій в селекції та генетиці рослин та тварин;

1928 рік – створення перших методів масової ідентифікації мутантів в селекційному процесі. Люпин введений в якості культурної рослини завдяки масовому використанню мутантів з високими господарчо-цінними якостями;

1928 рік – Стадлер опублікував перші відомості щодо індукції мутацій у широкого спектру культурних рослин [413];

1930-ті роки – мутагенез починає широко використовуватись в отриманні нових цінних форм, особливо в Швеції, Германії та США;

1936 рік – створення першого мутантного сорту з офіційною реєстрацією (тютюн, рентгенівське проміння);

1942 рік – перше повідомлення про індуковану стійкість до хвороб у отриманих індукованим мутагенезом культурних рослин (рентгенівське проміння, ячмінь) [239];

1944 рік – введення терміна мутаційна селекція;

1944/46 рік – перше повідомлення по використанню хімічних мутагенів [120, 121 180];

1949 рік – перші експерименти з гамма-променями, в якості джерела використовують  $Co_{60}$  (як найбільш доступне і дешеве джерело гамма-променів з тривалим періодом напіврозпаду), в подальшому – стандартний інструмент для індукції мутацій у культурних рослин [410];

1954 рік – перший офіційно районований мутантний сорт серед вегетативно-розмножуваних культур – (тюльпану з гарним кольором та формою квітки), початок роботи з секторними мутаціями та химерами [264];

1964 рік – створення міжнародного відділу з мутагенезу ФАО – МАГАТЕ та світових програм з координації досліджень з експериме-



нтального мутагенезу рослин (підвищення продуктивності сільськогосподарських культур для продовольчої безпеки) [173];

1966 рік – перший мутант, створений хімічним мутагенезом, районований як сорт (ячмінь, США) [238];

2000–2009 рік – швидкий розвиток високопродуктивний методів скрінінгу генотипу та фенотипу з використанням автоматичних комп'ютерних систем;

З 2000-х років та по наш час – широке використання TILLING-у та інших методик зворотної генетики для виявлення мутацій та встановлення генетичного контролю ознак.

Активність з використання мутагенів в індукції нових корисних мутацій досягла максимальних значень в період 50-х – 80-х років минулого сторіччя та мала максимальний успіх при створенні та районуванні нових комерційних сортів. Але наприкінці 20-го сторіччя від цього напрямку поступово почали відмовлятися у зв'язку із розвитком у деяких провідних вчених думки, щодо негативного впливу мутацій на геном культурних рослин, і загальною позицією, що індукція мутацій та мутаційна селекція загалом недостатньо базується на наукових засадах. Також існувала центральна тенденція виявлення та добору мутацій лише на рівні фенотипу рослини, але така методика вже в той час вважалася дещо застарілою [266, 435].

На початку 21-го сторіччя відбулося відродження мутаційних технік завдяки швидкому розвитку досліджень молекулярних механізмів мутагенезу та пов'язаних з цим наукових дисциплін, що призвело до підвищення ефективності методів індукованого мутагенезу. Розуміння молекулярних основ мутагенезу (яким чином відбувається пошкодження та репарація ДНК) трансформувало індукції мутацій з методу використання ймовірностей до науково-обґрунтованого методу [218, 364, 387].

Використання інструментарію на рівні геному і молекулярному рівні для ідентифікації мутацій та їх генетичного контролю дозволило експериментальному мутагенезу включити до використання сучасні методики та протоколи їх використання, що стали невід'ємною частиною молекулярної біології та геноміки рослин. У свою чергу, штучне створення мутацій було визнане як цінний інструмент у встановленні зв'язку між змінами на рівні генотипу та їх проявом на рівні фенотипу, важливим методом для селекції рослин та експериментальної геноміки. Методики, що поєднують класичний експеримента-

льний мутагенез та сучасні молекулярні методи, швидко стали важливою частиною не лише сільськогосподарських досліджень, але й вивчення навколишнього середовища, медицини, енерговиробництва. Виникла нагальна потреба в ідентифікації, знаходженні та встановленні ознак, придатних до використання в господарчій діяльності для нових культур. Для культур, що вже активно використовувались протягом сторіч, багато ознак були відкриті наново як спонтанні мутації та знов уведені до використання в практичній генетиці та селекції. Переважно це стосувалося злакових культур – рису, пшениці, ячменю. В зазначеному напрямку досліджень експериментальний мутагенез відіграє провідну роль [209, 210, 398].

Для культур, нових для сільськогосподарського використання та щодо яких був набутий лише невеликий досвід генетичного поліпшення через селекцію рослин, був зроблений великий крок вперед за короткий період часу. Наприклад, була встановлена загальна тенденція до створення напівкарликових сортів для злакових та інших культур. Напівкарликовість надавала значиму перевагу за врожайними якостями за рахунок перенаправлення використання споживних речовин з вегетативного росту на частину рослини, що використовувалася для господарських цілей (зерно або плід), що загалом поліпшувало коефіцієнт господарського використання [59, 69, 387].

Вищезгадані напівкарликові мутації зіграли важливу роль в досягненні оптимальної структури рослини за співвідношенням окремих органів та підвищенні таким чином врожайності. Цей тип мутацій є відносно частим та за частотою виникнення посідає третє місце серед видимих мутацій, що зазвичай створюються в рамках програм з мутаційної селекції. Отже, було дуже легко створювати нові напівкарликові мутанти в стислі терміни для культур нових для сільськогосподарського виробництва. Мутації за кольором листя та чоловічою стерильністю також відносяться до досить високочастотних мутантних типів, що легко індукувати штучно, та теж використовуються для широкого спектру різних культур [170, 243].

Для ознак, мутації за якими виникають не так часто, використовують більш високоефективний скрінінг в поєднанні з методами молекулярної ідентифікації мутацій [210, 398].

Ідентифікація генів та функціональний аналіз алельних варіацій для окремих ознак є двома провідними областями досліджень з геноміки. Використання мутантів, викликаних Т-ДНК інсерціями та тран-

спозонами стало найважливішим напрямком із встановлення зв'язку між генотипом та фенотипом і прямо пов'язує порушення на генному рівні із зміненою ознакою [389, 396].

Звичайно ці дослідження відносять до області так званої зворотної генетики («reverse genetics») в протилежність традиційній, класичній генетиці («forward genetics»). Дослідження іде від зміни гена і триває до визначення впливу цього порушення на певну ознаку. Але цей метод не завжди можна застосувати, оскільки він має деякі обмеження, пов'язані з його особливостями. Наприклад, більшість мутантів, що виникли при дії Т-ДНК інерції, можуть бути плейотропними мутантами або мутантами із надекспресією (коли Т-ДНК при інсерції значно посилює ефект, вбудовуючись до фланкуючої послідовності гена). В таких мутантах дуже важко виявити вплив конкретної зміненої послідовності (різновиду алелі даного гену). Крім того, багато культурних рослин непридатні до генної трансформації та для цього типу аналізу. Використання Т-ДНК-інсерційного мутагенезу та транспозонного мутагенезу в функціональній геномиці таким чином, доволі таки обмежене [197, 392].

Підхід із застосуванням прямої генетики полягає в роботі від ознаки (фенотип) до гена. Це класичний типовий підхід в селекції, генетиці та геномиці. Як тільки мутантний фенотип знайдено, проводиться клонування виділеного гена через картування, повне картування та позиційне клонування. Генеральна схема досліджень показана на рис. 1.1.

Мутанти, отримані внаслідок дії мутагенних чинників, використовувались в генетичних дослідженнях починаючи з перших років генетики як науки, але лише в еру функціональної геноміки стали надійним методом геномних досліджень в обох напрямках генетики (зворотної та прямої) [197, 392, 400].

Позиційне клонування стає ефективнішим в зв'язку із розробкою більш досконалих методик сіквенс-аналізу, протоколи якого поширюються на все більшу та більшу кількість рослинних видів. Розвиток секвенування та мікроядерного тесту також сприяє ідентифікації мутантних генів [400].

Підхід зворотної генетики полягає в індукції мутацій разом із застосуванням TILLING-методу (Targeting induced local lesion in genomes) та відповідних стратегій геномних досліджень. Цей підхід однаково використовується як в функціональній геномиці, так

і в практичній селекції рослин. Завдяки цьому методу спочатку знаходять певне пошкодження в геномі рослин, а потім, за аналізом його фенотипового прояву, встановлюють певний вплив мутантної алелі і, відповідно, генетичний контроль конкретної ознаки [217, 268, 433, 451].

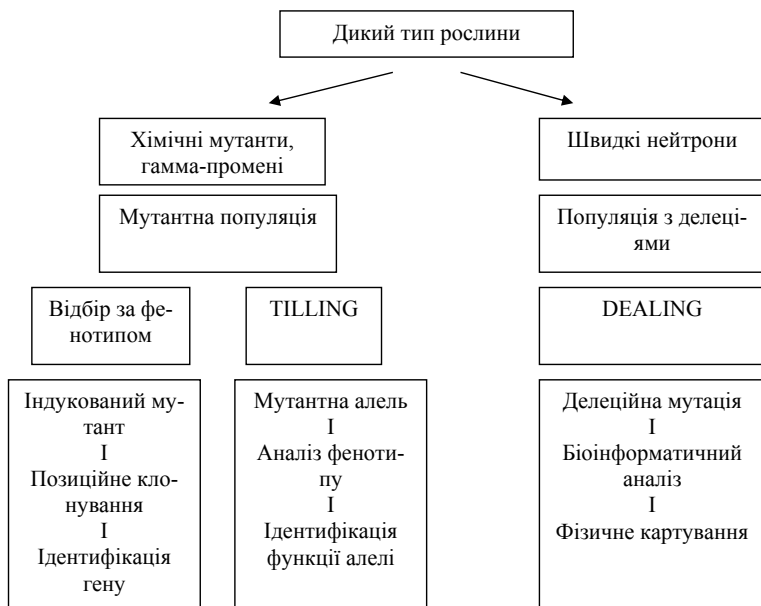


Рис. 1.1. Загальна схема досліджень з функціональної геноміки

Остання декада сторіччя свідчить про суттєві переваги підходу саме з рівня генотипу. Можливість розкрити генетику популяції та окремої рослини стала наслідком відродження експериментального мутагенезу (як і забезпечення можливості визначення функції гена) [268].

Прогрес в генотипуванні дає можливість зробити наступний великий крок в спрощенні отриманні даних сіквенсу. Існує вже принципова розробка нової платформи для швидкого відтворювання даних на основі сіквенса ДНК (Illumina's Genome Analyzer and Applied Biosystem's SOLiD system). На сьогодні, стандартна лабораторія із

проведення секвенування здатна розшифрувати за день обсяг інформації, який відповідає 20 геномам людини. Рутинне використання цієї процедури на новій платформі дає можливість отримати потужний інструмент для генної ідентифікації через індукцію мутацій [399].

Поки що темпи розвитку селекції на молекулярному рівні стримує лише необхідність точного генотипування всіх диких форм для всього різноманіття рослинного світу, що введений в культуру. Можливість визначити конкретну асоціацію генів безпосередньо також залежить від його кінцевого продукту, тобто – фенотипового прояву [418, 439].

Сучасні можливості використання генотипування та побудові геномних карт є безпрецедентними, як і подальше використання цієї інформації вже на рівні фенотипу. Але, на жаль, така кількість даних, що отримана вже в ході революції в геномних дослідженнях, не тільки не звужує прірву між генотипом та фенотипом, але ще й розширює, оскільки відсутня загальна концепція щодо взаємодії на генному рівні та контролю прояву на рівні фенотипу [268, 433, 451].

В селекції рослин при дослідженні фенотипу важливі всі ознаки в комплексі – тобто, врожайність, якість врожаю, стійкість до шкідників та хвороб, абіотичних стресів (таких як жаростійкість, морозостійкість, посухостійкість, стійкість до рівню солей) та (відповідно до сучасної концепції охорони навколишнього середовища) виділення вуглекислого газу та парниковий ефект. Зв'язок між генотипом та фенотипом залишається основною проблемою генетики [441, 455].

Розмитість меж та багатозначність фенотипових даних давно визнана, але в світі існують декілька програм з можливої оцінки та ідентифікації феному та фенів. Вони загалом базуються на створенні штучного (або частково контрольованого – штучними є регуляція окремих чинників) середовища для вирощування та реєстрації реакцій рослин (методи вимірювання реакції не повинні порушувати звичайну життєдіяльність рослинного організму) на різних стадіях їх росту та розвитку на різні чинники середовища та їх зміну, тобто абіотичні та біотичні стреси штучної природи. Але відповідність цих методів вимогам залишається на рівні визначення вмісту окремих речовин в рослині та змін у співвідношенні окремих речовин при зміні чинників [181].

У наш час більшість зусиль експериментального мутагенезу зосереджені на генетичних ефектах, тобто на зміні генетичного коду та викликаних ними змінах у фенотиповому прояві. Вчені все більшу увагу приділяють вивченню ознак, які здатні змінювати характер успадкування залишаючи ту саму послідовність нуклеотидів, тобто через епігенетичні ефекти [179].

Епігенетика змінює прояв генів як «другий код», де на дію генетичного коду впливають такі чинники, як метилування ДНК, генний сайленсінг через зв'язування ДНК малими ядерними РНК. Епігенетика досить новий напрямок, наразі є лише обмежені дані щодо впливу фізичних та хімічних мутагенів на епігенетичні фактори, хоча характер такої дії дозволяє зробити попередні висновки щодо більшої значимості такого впливу [398, 399].

## **1.2. Депресійні ефекти в першому поколінні та їх використання для дослідження процесу формоутворення**

Успішність використання мутагенних чинників переважно залежить від правильності застосованої стратегії дослідження. Ключовими чинниками, що визначають спектр та частоту мутацій, є тип мутагену, доза та час, за який відбувається накопичення дози, метод обробки (включаючи відбір матеріалу, підготовку та вирощування після обробки). Ці параметри повинні бути повністю оцінені та реалізовані у відповідності до мети проекту та доступних для його виконання ресурсів. Чутливість до фізичних та хімічних мутагенів за багатьма культурами вже давно оцінена та розроблені відповідні рекомендації, але вони все одно повинні бути зкориговані та не сприйматися як остаточне рішення, особливо для видів рослин, що недостатньо вивчені та для окремих генотипів, зважаючи на дуже високу залежність між генотипом рослини та чутливості до мутагенної дії. Завжди спочатку треба оцінити придатність конкретних доз та меж витривалості рослин до них [353, 411].

До ефектів, що становлять інтерес для дослідників в рослинних системах, що отримали мутагенну дію, відносяться мутагенна депресія в першому поколінні (аналіз фенотипових особливостей післядії

мутагенних чинників) та різноманітні типи хромосомних порушень в клітинному апараті при поділі. Нижче представлено світові тенденції з вивчення цих явищ та короткий опис розвитку досліджень в цьому напрямку [422].

Хімічні та фізичні мутагени пошкоджують складові клітини, включаючи ДНК та білки. Наприклад, радіація спрямовано викликає в ДНК подвійні перебудови, в той час як хімічні мутагени при взаємодії з ДНК викликають різні типи пошкоджень. Такі ушкодження викликають затримки в клітинному розвитку та росту, аномальності при клітинному поділі та хромосомні і генні мутації. Токсичність мутагенів також призводить до фізіологічних пошкоджень оброблених тканин, частин рослин та навіть тих частин, що не затронуті безпосередньо мутагенною дією. Поєднання впливу мутагенів на спадковий матеріал (на генному та хромосомному рівні) та первинні пошкодження призводять до затримки в рості та розвитку рослини та зниженню фертильності і здатні привести до летальних наслідків в першому поколінні ( $M_1$ ) [366].

Тобто, як фізичні так і хімічні мутагени здатні викликати два типи ефектів при дії у  $M_1$  рослин: фізіологічні пошкодження (первинні ушкодження) та ДНК-ушкодження (наслідки на рівні хромосом). Останній тип ушкоджень і є основним об'єктом досліджень будь-якої програми з мутаційної генетики та селекції [366].

Більшість ушкоджень рослин, що проявляються в першому поколінні, є наслідком першого типу ушкоджень, тобто фізіологічних наслідків мутагенної дії. Пошкодження рослин показують рівень дії мутагенного чинника та їх можна встановити за декількома параметрами. Фізичні ушкодження вимірюються, із використанням як зниження схожості насіння, енергії проростання, виживання проростків та підвищення загибелі дорослих рослин. Ці показники визначають для встановлення порогових меж у використанні доз, необхідних для індукції мутацій (отже, показники схожості та виживання обмежують практичне застосування високих доз у мутаційній генетиці) [345].

У ролі особливо чутливих до мутагенної дії об'єктів виступають проростки, які досить ефективно використовуються для вимірювання ефектів, викликаних мутагенною дією. Висота та довжина кореневої системи для проростків найбільш прості та показові параметри для таких досліджень. Довжина пагонів звичайно використовується як індикатор відповіді генотипу на мутагенну дію. Існують багато мето-

дів оцінки залежності зміни висоти проростків від дози мутагенів залежно від біологічного виду і об'єкту дії [106, 356].

Але, як відомо, цей параметр варіює не лише для окремих видів, але й для окремих генотипів (сортів, ліній, гібридів) в рамках одного виду в залежності від рівня толерантності до мутагенної дії. Причому межі варіації доволі високі. Так, дослідженням поліпшеного сорту рису IR29 в порівнянні з стандартом для виробництва сортом Pokkali встановлено, що при дії різних доз гамма-променів (до 500 Гр.) нові, поліпшені сорти, як правило, більш чутливі до цієї дії та прояв мутагенної депресії набагато вищий [399].

Взагалі, сорти та гібриди культурних рослин більш чутливі до мутагенних чинників ніж дикі сородичі. Це стосується як висоти проростків, так і довжини кореневої системи. Те ж саме показано для таких культур, як ячмінь, кукурудза, пшениця та інші [89, 90, 92, 95].

Як правило, для визначення мутагенної депресії використовують наступні параметри (пошкоджень рослин в  $M_1$  поколінні):

1. Висота проростків на ранніх стадіях розвитку після проростання. Зазвичай визначається в штучних умовах теплиць або фітотронних комплексів.

2. Довжина первинної кореневої системи на перших стадіях розвитку проростків (сходів) в польових або штучних умовах.

3. Схожість та густина стояння в польових або штучно контрольованих умовах.

4. Вживання в польових або штучно контрольованих умовах (теплиці, фітотрони).

5. Кількість повноцінних, повністю розвинених, не стерильних квіток на одну рослину.

6. Кількість повноцінних, повністю розвинених, не стерильних квіток на одне суцвіття.

7. Кількість насіння з одного репродуктивного органу (суцвіття).

8. Врожайність з розрахунку на одну рослину [334].

Перераховані показники відносяться до морфометричних параметрів проростків або повністю сформованих рослин. Але не всі параметри морфометрії можна використовувати для визначення рівня мутагенної депресії, особливо при дослідженні помірних доз та концентрацій мутагенів, залежно від рівня варіабельності параметрів, що визначається експериментально [401].



Мутагени здатні повністю пригноблювати здатність до проростання насіння у високих дозах та концентраціях. Загибель, коли проростки рослин нездатні до росту та розвитку, та, як наслідок, в'янення та загибель рослини часто також є наслідком високих доз. Високі дози мутагенів здатні суттєво знизити стерильність рослин в  $M_1$  та, в екстремальних випадках, призводять до цілковитої стерильності. З того часу, як було встановлено прямий зв'язок між реакцією рослин та дозами мутагенів, частоту схожості та виживання рівно як зниження фертильності можна використовувати для визначення оптимальної дози мутагенів для обробки рослинних популяцій [401].

В той час як частота сходів може бути підрахована через відносно короткий період часу після посіву, частота виживання рослин визначається вже в стиглому стані (при збиранні врожаю) для  $M_1$  популяції (але слід зауважити, що для озимих культур достатньо підрахунку після перезимівлі – цього комплексу несприятливих зимових чинників достатньо для селекції життєздатних рослин, загибель після майже виключена; для ярових злакових культур достатньо стадії трубкування, максимум – колосіння) [111].

За загальною класифікацією виживання обробленої популяції визначають як кількість рослин, що повністю пройшли весь свій життєвий цикл та утворили хоч одну квітку, суцвіття, не зважаючи чи призвело це до формування насіння. Насправді, загибель рослини може наступити в будь-який час між посівом та повною стиглістю. Відсоток виживання, визначений в контрольованому середовищі може значно відрізнятись від цього показника в польових умовах, особливо при виникненні несприятливих умов у навколишньому середовищі [299].

Зниження фертильності в  $M_1$  рослин може проявлятися в різних формах:

1. Повна зупинка в рості та розвитку, що повністю виключає цвітіння.

2. Квітки повністю сформовані, але недорозвинені репродуктивні структури.

3. Репродуктивні структури повністю сформовані, але пилок нежиттєздатний (найбільш поширений випадок).

4. Запліднення проходить нормально, але розвиток зародку припиняється незабаром перед дозріванням.

5. Утворюється насіння, але воно не сходить чи виникає загибель після проростання [304].

Визначається три основні групи причин, які спричиняють стерильність в першому поколінні [450].

1. Хромосомні мутації (трапляється у більшості випадків, особливо характерно для фізичних мутагенів).

2. Генні мутації.

3. Цитоплазматичні мутації.

4. Фізіологічні порушення.

Навіть при обробці мутагенами в співставних дозах ступінь стерильності в першому поколінні варіює поміж окремими рослинами та навіть квітками і суцвіттями у однієї рослини. Ця варіабельність спостерігається всередині обробленої популяції рослин. Кількість насіння як критерій використовується для представлення параметру стерильності у більшості випадків. Враховуючи такий високий рівень мінливості серед рослин, в аналізі за будь-яким з вищенаведених показників для оцінки використовується велика кількість репродуктивних частин рослин [70].

Дія мутагену на пряму залежить від його дози. Але ефект дії дози не завжди лінійний. При зростанні дози мутагену вплив на ріст та розвиток рослин зростає. Низькі дози навіть здатні викликати стимуляційний ефект при дії на пилки та схожість насіння, висоту проростків та довжину первинної кореневої системи і показників при культивуванні *in vitro* [437].

Пріоритетом у використанні мутагенів в практичних цілях є визначення ефективної дози. За відсутності детальних даних при випробуванні в невеликих об'ємах необхідно оцінювати оптимальну дозу для першого покоління мутантних рослин враховуючі два показники LD50 (ЛД50) та RD50. ЛД50 – це доза при використанні якої спостерігається загибель 50 відсотків проростків або рослин. RD50 не має прямого термінологічного аналога у вітчизняній практиці, згідно міжнародного визначення при цій дозі відбувається зниження росту та насінневої продуктивності на рівні 50 відсотків від обробленої популяції [389].

Як зазначено вище, висота проростків та довжина первинної кореневої системи зазвичай використовується для визначення ефективності дози мутагену. Вирощування в контрольованому середовищі або в теплицях з наступним виміром отриманих рослин у порівнянні з нео-

бробленим контролем дозволяє визначити рівень мутагенної депресії. Також можливо використання таких параметрів як частота проростків/появи рослин, хлорофільні мутації, будь-яких інших показників, що відтворюють рівень ураження фізичними чи хімічними мутагенними чинниками. В польових умовах для цього варто використовувати показники структури врожайності (окремі параметри структури визначають в залежності від біологічних особливостей культури) [113].

Треба відзначити, що зв'язок між впливом на ознаки в першому поколінні рослин, що отримали мутагенну дію, та частотою мутацій є досить сильним для мутагенних чинників, особливо при дії різних типів опромінення. Але при використанні нейтронів та космічних променів такий зв'язок стає дещо слабшим [113].

При дослідженні показників росту та розвитку застосовують *поверхневий метод*, який особливо широко використовується для насіння бобових і злакових культур та інших культурних рослин, що мають насіння приблизно таких же розмірів. Для цього способу оброблене нагрівом або паром для стерилізації насіння висівають в теплицях в підставки, з шпариною для дренажу, і підтримують певну вологість для забезпечення проростання насіння. Насіння висівається рядками відповідно до потреб кожної культури. Контейнери, що зазвичай використовуються у відділі мутаційної селекції МАГАТЕ мають розміри 400x600x120 мм і пристосовані для одночасного вирощування 4–7 рядів залежно від різновиду рослин та орієнтації контейнеру [399].

Насіння висівається у відповідності зі зростанням дози з повторюваностями, що висіваються в різних контейнерах. Методика посіву передбачає просту та швидко візуальну оцінку різних варіантів обробки, але досить обмежена при оцінці проростків на ранніх стадіях розвитку. Як альтернатива, насіння можна висівати в окремі горщики або комірки в контейнерах, що поділені на них. При цьому типі посіву досить просто досліджувати рослини на пізніх стадіях [329].

Умови зволоження та поживних речовин, глибина посіву насіння повинні бути однаковими для всіх обробок.

*Метод чашок Петрі.* Цей метод ефективний для насіння злакових культур або насіння менших розмірів та рослин, що потребують більше світла для проростання. Насіння розміщують на вологому фільтрувальному папері в чашках Петрі. Папір підтримують весь час у вологому стані, оскільки проростання сильно залежить від доступу до вологи. Особливою загрозою при цьому методі дослідження є за-

раження грибковими інфекціями. Методи запобігання – стерильний папір, стерильні чашки, дезінфікована вода та насіння (дезінфікується поверхня відповідним розчином).

*Пророщування у фільтрувальному папері за шарами.* Насіння попередньо замочують та розміщують між шарами фільтрувального паперу, які знаходяться під невеликим тиском та розміщенні вертикально у відповідних поставцях. Поставці розташовують у пластикових контейнерах з водою. Цей метод спеціально розроблений для злакових культур, але вимагає багато ручної праці та спеціального обладнання, як пластикові контейнери з кришками та зволожувачі.

При використанні будь-якого з цих трьох методів рослини повинні вирощуватись в середовищі при клімат-контролі чи в однакових секціях теплиці. Дослідження зазвичай вимагає в тепличних умовах близько 100 насінин для кожної дози без повторностей, 20–25 насінин на дозу при 3- та 4-кратній повторності та відповідної кількості необробленого насіння для порівняння і контролю [329].

Висота рослин визначається як інтенсивністю поділу клітин, так і їх ростом та представляє собою дуже простий та швидкий спосіб визначення ефекту мутагенної обробки. При цьому визначення значимі відмінності в затримці і зниженні росту та розвитку у проростків на ранніх стадіях вирощування ускладнені. Отже, перше вимірювання відбувається при настанні фази першого справжнього листка в необробленому контролі, коли він зупиняє свій ріст. Також для вимірювання довжини рослини найкращим чином використатовується час, коли перший справжній лист перестає рости в ширину. Треба зауважити, що при використанні низьких доз різниця між обробленим варіантом та необробленим контролем може бути в межах нормально відхилення і може не бути статистично достовірною [336].

Існує доволі багато відмінностей у рості та розвитку однодольних та дводольних рослин, тому, при зборі даних щодо морфогенезу таких культур треба робити на це поправку у протоколах вимірювання пошкоджень рослин, що отримали мутагенну дію. Для однодольних проводиться вимірювання проростків від поверхні землі до кінчику першого чи другого листка. Для лабораторних методів (в чашках Петрі та фільтрувальному папері) вимірювання проводиться від осі зародку. Для проростків злакових культур – листок, що з'явився першим з колеоптилю і є першим справжнім листком. Проростки, де є

тільки колеоптиль та не з'явився перший справжній листок, не повинні використовуватись при даних дослідженнях [99].

У злакових зниження за висотою проростків (при дослідженні впливу доз мутагенів) є більш чітким у порівнянні з контролем при довжині коренів контролю на рівні 11–20 см. Зокрема, у ячменя заміри цього параметру зазвичай проводяться на 10–14 день, коли висота проростків досягає в контролі 16–20 см.

Що стосується двудольних рослин, то при проростанні відбувається вихід сім'ядолей крізь поверхню ґрунту. Довжина вимірюється між точкою прикріплення сім'ядолей та кінчиком першого листа або верхівкою стебла. Зона гіпокотилу відносно менш інтенсивно ушкоджується радіацією, оскільки ріст відбувається переважно за рахунок подовження клітин, ніж за рахунок клітинного поділу [329].

Епікотль проявляє більшу мітотичну активність, отже, сильніше вражається мутагенним фактором. Висота рослин може також вимірюватися від рівня ґрунту до кінця першого листка або до стебла [340].

Після виміру радіосенситивності графік зниження значення параметру (що зазвичай виражається в відсотках від контролю) як правило відповідає нормальному розподілу (крім критичних доз). Суттєво ці значення не змінюються в межах однієї культури та досить легко визначаються на кривій розподілу при наявності летальних доз.

До факторів, що можуть впливати на прояв мутагенної депресії, відносять, по-перше, рід, вид та, в меншому ступені, – сорт (генотип); ця різниця зумовлена різницею в структурі генотипу, фізіологічних, морфологічних та інших біологічних модифікуючих факторах (таких як онтогенез). По-друге – фактори зовнішнього середовища (такі, як наявність вільного кисню та вологість), які в комбінації з вищенаведеними здатні значно підсилити або знизити мутагенну дію. Широка мінливість за відношенням до дії мутагенів зазвичай спостерігається в залежності від ботанічного виду рослини та серед ліній, що належать до одного виду. Вона описується спеціальним ядерним індексом (кількістю хромосом в інтерфазі, «interphase chromosome volume» (ICV), тобто клітини, що знаходяться в інтерфазі в меристемі корінців, визначаються за вмістом ядерної речовини – за кількістю хромосом, вмістом ДНК та рівнем плідності. Більше значення цього індексу на тому ж рівні плідності відповідає вищому рівню радіосенситивності [399].

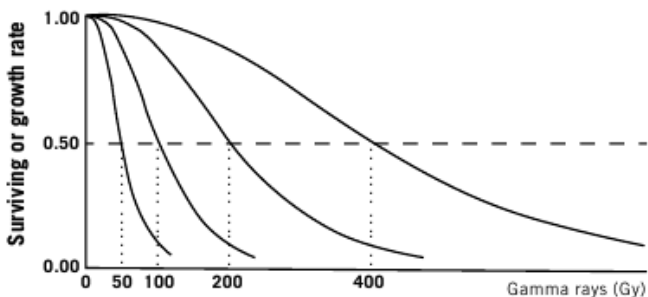


Рис. 1.2. Модель кривої, що ілюструє вплив зростання дози радіації (гамма-промені) на ймовірність фізіологічних ушкоджень (частота виживання рослин) [399]

Залежно від того, обробляється вегетуюча частина рослин, чи насіння, цей індекс може більш або менш тісно пов'язаним з рівнем прояву мутагенної депресії (так, при обробці рослин коефіцієнт регресії близький до -1, при обробці насіння значно менш явний та значимий лише при різниці за межами ботанічного виду).

Іншим фактором є рівень плідності. Поліплоїдні рослини більш толерантні до порушень структури ДНК ніж диплоїди. Рівень такої толерантності може збільшуватись від 2 до 22 раз у порівнянні з диплоїдними родичами в залежності від особливостей конкретного генотипу [304].

Також, радіосенситивність залежить від системи репарації ДНК рослини. Найяскравішим прикладом для такої залежності є в 2-2,5 рази більша (в середньому) чутливість до дії радіації у дерев'янистих ніж у трав'янистих рослин.

Яскравим прикладом різної радіосенситивності в залежності від генотипу є дослідження Takagi (1969) [425], який показав, що при одномоментній дії гамма-променів на насіння сої ЛД50 варіює від 60 до 320 Гр., від високосенситивного сорту Лексінгтон до стійкого сорту Вірджінія. Таким же чином відбувалася дія і хронічного гамма-опромінення – Лексінгтон витримував до 0,17 Гр./день (ЛД50) в той час як стійкий сорт до 1,05 Гр./день (як ми бачимо, стійкість до гамма-опромінення суттєво не залежить від того, чи хронічне це опромінення, чи ударна однократна доза – градація між генотипами однакова).

Як встановлено, низька чутливість до одноразової дії гамма-промені контролюється рецесивними генами *rs1* та *rs2*, стійкість до хронічного гамма-опромінення – рецесивним геном *rs1*. Але подвійні рецесивні генотипи (*rs1rs1rs2rs2*) відомі своєю винятковою радіочутливістю та більш серйозними ушкодженнями ДНК ніж *rs1rs1++* генотипи. Такий же *rs1* ген, що контролює чутливість до гамма-променів, був знайдений у інших, зокрема, злакових, культур [399], але в частині інших культур такий олігоцен не знайдений, для них радіочутливість контролюється полігенною системою [313, 316].

Фактори зовнішнього середовища, що модифікують мутагенну дію, досить різноманітні. Провідним фактором є наявність вільного кисню, в той час як вологість, температура та умови зберігання відносяться до другорядних факторів [219]. Наявність вільного кисню може збільшити біологічні ушкодження внаслідок дії радіації в десятки раз. Вологість зберігаемого насіння також здатна впливати на радіосенситивність, але механізм цієї дії не зовсім ясний (відомо, що вологість нижче 14 % веде до збільшення чутливості як до гамма, так і до рентгенівського проміння). Van Harten (1989) [264] запропонував гіпотезу, згідно якої це пов'язано з більшою здатністю сухого насіння утримувати радикали, що отримуються внаслідок дії радіації, що збільшує ймовірність виникнення мутацій, в той час як в більш вологому насінні більш активно відбувається транспірація вологи та концентрація радикалів швидко зменшується.

Оскільки в наших дослідженнях ми використовували саме насіння, оптимум для його обробки, з огляду на мінімізацію впливу факторів довкілля, становить, 12–14 %. Для деяких мутагенних факторів, зокрема, для швидких нейтронів, теплових нейтронів, це не є важливим, оскільки суттєво відрізняється механізм мутагенної дії.

В порівнянні з цими двома факторами, температура грає суттєво менш важливу роль для насіння, для рослин в першому поколінні низька температура збільшує мутагенні пошкодження та частоту мутацій. Для хімічних мутагенів вплив температури більш значимий, незважаючи на об'єкт мутагенної дії, і теж повинен відповідно регулюватися (для цитологічного аналізу бажано підтримувати температуру на рівні оптимальної для пророщування).

Вік насіння та умови його зберігання після дії радіації також є важливими для коливання частоти ДНК-ушкоджень. Рекомендується висівати насіння одразу після обробки, а якщо це неможливо, збері-

гати його в сухому стані, при низьких температурах, в темному приміщенні, що провітрюється. Насіння в активному стані, де йде прискорений поділ клітин (зокрема, при проростанні насіння), є більш вразливим об'єктом, ніж насіння в стані спокою [265].

Опромінення, в залежності від того, які мутації та в якій частоті треба викликати, може проводитись трьома шляхами [399]:

- хронічне опромінення рослин досить довгий період часу, зазвичай від тижня до місяця відносно малими дозами радіації (гамма-теплиці та поля);

- окрема ударна відносно висока доза радіації в короткий проміжок часу (не більше хвилини) – відповідає нашим дослідженням, зазвичай застосовується для насіння або проростків;

- повторна (рекурентна) дія, що включає обробку нащадків, вже оброблених в попередньому поколінні рослин (частково досліджуванний нами ефект).

Як окремий тип мутагенної дії визначають повторну обробку іншим типом мутагену, наприклад, обробити попереднє покоління хронічним опроміненням, а на наступне – ударною дозою чи хімічним мутагеном. Відзначається, що в деяких випадках спостерігаються суттєві відмінності в прояві мутагенної депресії при такій дії, але особливості таких явищ недостатньо вивчені [242].

Вважається, що до найбільшої кількості мутацій призводить саме дія одномиттєвої ударної дози. Ця точка зору не підтверджена експериментами, але є наслідком вивчення кількості мутантних форм, отриманих при різних типах дії. На наш погляд, ця точка зору не зовсім коректна, оскільки може бути пов'язана лише з тим, що кількість таких експериментів була набагато більшою.

Є загально визнаним, що особливості мутагенної дії залежать не лише від загальної отриманої дози, але й від часу дії мутагену та кількості мутагену, що отримає рослина за одиницю часу. Досі остаточно не визначено, чи існує лінійна залежність між дозою та частотою мутацій [243], чи залежність не така чітка та ясна і може порушуватись [399]. На наш погляд, що підтверджений точкою зору деякий іноземних вчених, ця залежність явна і чітка до досягнення критичної дози чи концентрації. При врахуванні ж результатів дії посткритичних та критичних доз залежність порушується. Але ця грань індивідуальна і залежить від генотипу.



Питання залежності між дозою чи концентрацією мутагену та ушкодженнями (мутагенною депресією) в першому поколінні є неоднозначним. Так, за наслідками в першому поколінні зрівнянні дози хронічної та однократної дії суттєво не розрізняються. При хронічному опроміненні більше значення має кількість радіації за одиницю часу, ніж загальна доза. В разі низької щільності потоку при хронічній дії репараційні механізми здатні суттєво знизити негативний ефект. Також дія залежить від часу клітинного циклу рослини – більш короткий цикл клітинного поділу призводить до зниження мутагенного впливу (іноді в два чи більше разів) [262, 263]. Іноді хронічне опромінення викликає більший рівень мутагенної депресії, ніж ударна доза [191, 330], але це характерно для метаболічно активних об'єктів.

Отже, провідні фактори, що впливають на таку залежність реакції від дії мутагену є різниця в генотипі вихідної форми, розміри хромосом, активність систем репарації та тривалість мітотичного циклу.

Дослідження з обробки матеріалу, що отримані під впливом мутагенних чинників (повторна дія протягом одного покоління або повторна обробка в наступному поколінні) відома як рекурентна обробка. При дослідженні обробки того ж самого або наступного покоління (інтенсивні дослідження відбувалися протягом 1940–1960 рр.) на великій кількості мутагенних чинників – гамма- та рентгенівське проміння, ЕМС, швидкі нейтрони отримані досить суперечливі результати. На початку досліджень сподівалися отримати суттєве підвищення мутагенної активності, та, як наслідок, підвищення частоти та розширення спектру отриманих мутацій. Але в більшості випадків встановлено, що радіочутливість, частота мутацій та їх спектр при повторному опроміненні не лише не зростає, але й суттєво знижується. До цих самих наслідків призвела й повторна дія ЕМС після обробки фізичними мутагенами. Спостерігалось лише підвищення ймовірності виникнення окремих мутацій та був зроблений висновок про більшу ефективність використання однократної обробки мутагенними чинниками. Досліди проводилися до третього покоління на ячменю. Слід зауважити, що вивчення рівня прояву мутагенної депресії не проводилося на інших хімічних мутагенах та обмежувалося лише висщенаведеними дослідями [194, 236].

Крім вивчення наслідків на рівні організму при вивчені ефективності та рівня мутагенної активності окремих чинників використову-

ють зміни на рівні хромосоного апарату клітини. Цитологічні дослідження є невід'ємною частиною дослідів в першому поколінні рослин, що отримали мутагенну дію.

Наслідки хромосомних порушень настільки ж різноманітні, наскільки різноманітні причини, що їх викликають. Це можуть бути як наслідки дії канцерогенних речовин, так і спонтанні порушення при онтогенезі. В поєднанні з генними мутаціями (хоча ми тільки починаємо розуміти природу їх взаємозв'язку) вони є основними причинами усіх генетичних та еволюційних змін. В широкому сенсі, хромосомні порушення стали інструментом, можливо – найточнішим, для ідентифікації, як окремих хромосом, так і генів як є, клітинного ядра, його складових, як вони працюють та що їм потрібно для виконання їх роботи в живому організмі [211, 248].

Хромосомні аберації вже достатньо довго загально визнані як основний біомаркер прояву характеру впливу різних мутагенів (іонізуючого проміння та генотоксичних речовин) на живий організм на клітинному рівні. Численні структурні аберації особливо впливають на ріст та розвиток рослин. Рівень спонтанних хромосомних аберацій для будь-якої живої істоти досягає 0,6 % в середньому. Хромосомний аналіз спонтанних аберацій показує, що майже в 50 відсотках випадків абортивність зародків обумовлена 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 в популяції та рівня мутабільності. Ці спостереження підкреслюють важливість розуміння механізмів задіяних у виникненні хромосомних аберацій [349].

Зміни структури і кількості хромосом можуть бути викликані як зовнішніми, так і внутрішніми чинниками. Хромосомні зміни, що ведуть до мутацій, були вперше описані на прикладі *Oenothera lutea* Врием [190, 444]. Подальші дослідження деяких видів рослин показали, що ці зміни є складним комплексом транслокацій. Але вже рані дослідження інших об'єктів довели, що інші типи змін (зокрема, парацентричні інверсії) досить часто є більш ймовірними причинами мутацій, ніж нечисленні транслокації [251]. Вже на ранніх етапах досліджень стало зрозуміло, що хромосомні аберації відіграють суттєву роль в еволюції живих організмів. Дослідження хромосом кукурудзи в пахітені дозволили встановити, що спонтанний характер мають такі

типи перебудов як делеції, дуплікації, інверсії та транслокації (тобто спонтанні мутації можуть мати будь-який характер) [349, 350].

При подальших дослідженнях виявили, що такі аберації генетично обумовлені контрольними елементами, що притаманні геному будь-якого організму [333].

Початкові роботи з впливу радіації на біологічні об'єкти, включаючи особливості виникнення хромосомних аберацій, проводились ще на початку 20-го сторіччя, але недостатня інструментальна база для такого типу досліджень не дозволила провести відповідним чином інтерпретацію отриманих даних [349].

Рослини як об'єкт такого типу досліджень, на відміну від інших модельних об'єктів, дають можливість дослідити типи та частоти хромосомних перебудов безпосередньо при першому мітотичному поділі після опромінення. Серед рослин пріоритет мали організми з великими лінійними розмірами хромосом та малою їх кількістю (такі як традесканція, віка). Різновиди хромосомних перебудов, що спостерігались після обробкою радіоізотопами, були вперше систематично описані Саксом [391]. Треба підкреслити, що ці дослідження проводилися задовго до встановлення структури ДНК та власне хромосом. Виникли деякі початкові теорії щодо механізмів виникнення хромосомних аберацій [251]. Порушення як в хромосомах під час покою, так і в хромосомах під час поділу, виникали завдяки іонізації при дії елементарних часток. Такі зміни могли як залишитися як є, так і дати початок термінальній делеції, реституції, чи помилкам в поруч розташованих ділянках хромосом, викликаючи різні типи аберацій. Більшість порушень відновлювалась дуже швидко і не мали суттєвих наслідків (відбувалася реституція). Частота аберацій безпосередньо залежала від дози радіації, типу аберації та типу опромінення. У випадку рентгенівського та гамма-опромінення прості одиночні порушення прямо та лінійно залежать від величини дози. Зміни в цієї закономірності зі зростанням дози пов'язані з виникненням вже двох або більше одночасних порушень. У випадках однократних великих доз усі порушення відбуваються одночасно, кількість помилок збільшується та частоти зростають у квадраті. У випадку хронічної дози – реституції більш ймовірно й кількість перебудов знижується. Якщо мова йде про високоенергетичні частки, всі типи аберацій проявляються в лінійній залежності від дози. Зміни в частоті виникнення аберацій можуть бути викликані, якщо аберація є наслідком дії більш

ніж одного порушення при одночасномі її виникненні. Такий висновок дійсний в переважній більшості випадків та може пояснити переважну більшість даних, отриманих для будь-яких клітин.

Перші роботи [269] з цього приводу на початку 60-х років 20-го сторіччя продемонстрували наявність трьох фаз в інтерфазі та показали, що іонізуюче опромінення викликає в пресинтетичній фазі (G1) хромосомні аберації, в синетичній (S) (переважно) та постсинтетичній (G2) (виключно) хроматидні аберації.

Щодо хімічних речовин, що використовувались (і використовуються) в якості мутагенів, встановлено що так звані «радіоміметики» індують ті ж самі типи та частоти аберацій, що й іонізуюче опромінення. Але хімічні мутагени, які не індують зміни направлено ( залежно від структури ділянки ланцюга ДНК), є причиною лише хроматичних перебудов, не зважаючи на фазу синтезу ДНК. Переривання фази синтезу є необхідною умовою для візуалізації таких змін [214]. УФ-опромінення спричинює схожі з такими мутагенами порушення. Отже, була проведена класифікація мутагенів як залежних від даної фази та незалежних [297, 298]. Алкілюючі речовини є найбільш важливою частиною хімічних мутагенів, які широко досліджувались для експериментального мутагенезу в 70–80-ті роки 20 сторіччя. Більшість ранніх досліджень отримані при експериментах з рослинними клітинами [322]. Одним з найбільш істотних спостережень стало встановлення, що перебудови, що викликані цими речовинами, були не випадкові. Гетерохроматин був набагато більш залучений до змін ніж еухроматин [367]. Ці данні дали можливість зробити висновки щодо залежності між складом ділянки хромосоми та частотою аберацій при дії хімічних агентів. Ця закономірність була підтверджена для усіх об'єктів.

Серед алкілюючих агентів речовини з двома функціональними групами більш ефективні в індукції хромосомних аберацій ніж з однією (для будь яких клітин) [42]. Функціональна здатність залежить від спорідненості до відповідної ділянки ДНК. N-7 гуанін більш споріднений до ДНК структури ніж O-6 атом гуаніна чи фосфатної групи. Отже, речовини з першим варіантом функціональної групи більш активні в якості мутагенів – так діметилсульфат чи метилметансульфонат більш ефективні в індукції хромосомних аберацій ніж етилметансульфонат чи ізопропилметансульфонат для рослинних клітин [442]. Крім того, існують декілька типів хімічних мутагенів серед ал-

килюючих агентів з різними типами дії, які здатні ефективно індукувати хромосомні аберації. Це, наприклад, інгібітори синтезу дезоксирибонуклеотидів, денатурації та деградації ДНК, призводячи до нестабільності ДНК через хімічні реакції та/або специфічно впливаючи на окремі мінорні послідовності [297]. Дія цих мутагенів дуже різноманітна, в залежності від конкретних модифікацій та стадії клітинного циклу.

Всі ці теоретичні дослідження, які було наведено вище, призвели до розробки ряду практичних методик. *In vitro* тест хромосомних аберацій та *in vivo* аналіз мікроядер були введені як тест-системи для мутагенів до національних та міжнародних інструкцій та регуляторних актів. Декілька міжлабораторних дослідницьких програм з цієї тематики було започатковано в 70–80-ті роки 20-го сторіччя для стандартизації лабораторних протоколів в даній сфері [277, 394].

Для моніторингу популяцій, вразливих до мутагенної дії, використовують як аналіз хромосомних аберацій, так і мікроядерний аналіз. Подальші дослідження зі спонтанних перебудов в хромосомах призвели до встановлення шкодочинності ряду речовин [262]. Встановлено, що хромосомні аберації є найбільш чутливим показником забруднення довкілля [426]. Наразі відповідні методики рекомендовані до застосування ВОЗ [176]. Стабільне виникнення перебудов на окремих ділянках хромосом є показником наявності відповідних генів та генних комплексів, потенційно більш вразливих до мутагенної дії [339]. Також, ці показники враховують при визначенні оптимальних та порогових доз при роботі з радіаційним опроміненням. Така техніка моніторингу є тривіальною для місцевостей, де існує підвищена небезпека радіаційного забруднення або висока ймовірність випадкового його виникнення [169].

Визначається напрямок ретроспективної дозиметрії, коли при оцінюванні рівню транслокацій в хромосомному наборі клітини визначаються колишні ризики, пов'язані з мутагенними чинниками та можливість прогнозування таких випадків в подальшому [223]. Такі техніки досить широко використовуються для територій типу ЧАЕС [350], зокрема FISH-аналіз. У випадках, коли рівень забруднення низький (<20 сГр), дуже складно оцінити небезпечну дозу, коли дуже високий (більше за 2 Гр.) – частота транслокацій зменшується з часом [350]. Найбільш оптимально проводити оцінку цими методами в діапазоні доз 0,5 – 1,5 Гр. Зважаючи на високу ціну та не завжди чі-

тку інтерпретацію результату, дана методика використовується досить обмежено для ретроспективної дозиметрії і тільки у випадках крайньої необхідності.

Два явища безпосередньо пов'язані з індукцією хромосомних аберацій – так звана адаптивна відповідь та нестабільність геному. Адаптивна відповідь вперше була продемонстрована на прикладі мутацій у бактерій [389], пізніше те ж явище було ідентифіковано й у інших об'єктів [374]. Особливо воно властиве для радіаційного мутагенезу. Хоча є гіпотези щодо механізму цього явища, остаточного обґрунтування цього ефекту немає [390]. Щодо нестабільності геному, то тут спостерігається явище безпосередньо пов'язане з характером генотипу конкретної особини, вочевидь з наявністю мутабельних локусів. Механізм явища не зовсім зрозумілий, оскільки він не пояснюється жодним базовим принципом радіобіології, таким як залежність від дози, типу елементарних часток чи залежності частоти від дози [283].

### **1.3. Використання нових отриманих форм у поліпшенні культурних рослин та отриманні нових господарсько-цінних сортів та ліній**

Використання експериментального мутагенезу дозволяє досить ефективно змінити культурну рослину, як для поліпшення окремих ознак, так і для отримання нових ознак, що не мають аналогів серед вже існуючого селекційного матеріалу, або мають додаткові негативні якості [150, 174, 326, 327, 386]. Усі ознаки, отримані при індукованому мутагенезі, здебільше мають природні аналоги, але досить часто використання цих аналогів неможливе або надзвичайно складне [61, 151]. Крім того, треба зауважити, що цінні для господарського процесу властивості мають переважно рецесивний характер [336].

Можливості використання експериментального мутагенезу в цій сфері можна розділити на декілька основних напрямків [336]:

- створення нових форм з кращого вихідного матеріалу за однією або декількома (до трьох) ознаками, що вимагають поліпшення у цієї форми в рамках постійного селекційного процесу [323];
- створення позитивних форм як побічний результат програми з дослідження генетичних систем контролю окремих ознак (переваж-

но за стійкістю до окремих збудників хвороб та абіотичних стресів) [332, 398];

– використання мутагенів в селекції *in vitro* (особливо при селекції так званих вегетативних мутантів) та дигаметоїдній селекції [381];

– використання мутагенезу для поліпшення харчової цінності вже існуючих сортів та гібридів культурних рослин [383];

– використання спонтанних мутантів, особливо добраних в місцевостях, забруднених мутагенними чинниками (переважно, радіоізотопами) [26, 386, 390].

Лише перший та останній напрямки можна віднести до традиційних з точки зору парадигми розвитку мутаційної селекції до геномної ери. Напрями в даному випадку розташовані за їх значимістю та частотністю використання протягом розвитку практичних програм з експериментального мутагенезу рослин. Якщо брати сучасну картину, то другий та третій напрямки значно випередили перший (більш традиційний для 70–80-х років 20-го сторіччя). Найстарішим є, звичайно, останній напрямки [398].

Протягом декількох тисячоліть стихійна селекція базувалась на доборі спонтанних мутацій. Переважна більшість вирощуваних рослин набула культурних ознак внаслідок спонтанних мутацій на тлі постійного пошуку людиною корисних для отримання харчової продукції форм. Така постійна взаємодія природи та людини спричинила отримання форм з суттєвими кількісними та якісними змінами мутаційної природи [144, 147].

Використання спонтанних мутацій у народній селекції не було самотнім явищем. Перші уявлення про стрибкоподібні зміни спадкових ознак розкрив російський ботанік С. І. Коржинський (1899), свої спостереження він виклав у праці «Гетерогенезис и еволюция» [147]. Перші наукові обґрунтування цього явища дав Гюго Де Фріз у своїй праці «Мутаційна теорія» (1901–1903). Голландський генетик протягом ряду років вивчав різні види рослини енотери (*Oenothera lamarckiana*) і виявив екземпляри, що відрізняються різкими змінами, які виявились спадковими. В результаті своїх спостережень Г. Де Фріз створив мутаційну теорію, згідно з якою єдиними джерелами нових змін організмів служать мутації, тобто раптові якісні спадкові зміни організму [155]. Звичайно, ці уявлення були досить примітивними, за сучасними поглядами мутаційних процес набагато менш обумовлений випадковими діями, ніж вважалося в ті часи [317].

Зазначені відкриття призвели до можливості становлення та розвитку першого напрямку експериментального мутагенезу – класичної мутаційної селекції, результатом роботи якої є створення на наш час (згідно баз даних ФАО/МАГАТЕ) більш ніж 3 500 сортів культурних рослин [399]. З точки зору практики, Л. М. Делоне і А. О. Сапегін (1928, 1930, 1934) вперше застосували індукований мутагенез для отримання короткостеблових та холодостійких форм пшениці, що започаткувало новий напрямок в селекції – мутаційну селекцію. Вони ж продемонстрували можливості іонізуючої радіації та хімічних мутагенів у викликанні спадкових змін пшениці в залежності від дози [30–32, 131–133].

В 50–60-ті роки дослідження з індукованого мутагенезу набули нові напрямки на тлі початку активного використання хімічного мутагенезу і почали активно розвиватися в США, Італії, Франції, СРСР, Нідерландах, Японії. В першу чергу треба відзначити праці Рапопорта, як винахідника хімічних супермутагенів та новатора їх практичного застосування. На наш час вже створено 117 мутантних сортів, які, переважно, були побічним продуктом теоретичних досліджень. Цей період вважається періодом становлення мутаційної селекції і переходом від теоретичних досліджень до практичного індукування мутантів для потреб селекціонерів, що відбувався до кінця 80-х років [38, 39, 74].

Незважаючи на те, що цей напрямок останнім часом частково втратив свої позиції, він ще залишається досить актуальним. Так, у світі існують дві програми з координації досліджень у галузі мутаційної селекції: проект з координації дослідницьких програм (CRP) та проект з технічної кооперації. В рамках цих програм проводяться такі напрямки досліджень, як вивчення відмінностей механізму дії хімічних мутагенів, особливості мутагенезу *in vitro*, дослідження з мутагенезу рідкісних та маловикористовуваних культур. Існує також окремий проект з поліпшення фруктових та злакових культур у Південно-Східній Азії. В рамках цих проектів виділені найбільш широко вживані та ефективні мутагени. Це нітрозоетилсечовина (НЕС), нітрозометилсечовина (НМС), етилметансульфонат (ЕМС), гамма-проміння, рентгенівське проміння, швидкі нейтрони, ультрафіолет та лазер. Визнано, що найбільш вдалим для мутагенезу плодів є використання хронічного опромінення гамма-радіацією на окремих етапах морфогенезу у дозі 0,05–0,15 Гр [327]. В рамках двох координаційних



проектів ІАЕА – CPR і TSP в Південно-Східній Азії, Африці та Середньому Сході розробляються методики мутагенезу *in vitro* для плодових культур для більш швидкого отримання практично-цінних мутацій. на наш час провідною проблемою цього напрямку є ідентифікація господарчо-цінних ознак на рівні культури тканин [55, 327].

Наразі основною стратегією експериментального мутагенезу є створення вихідного матеріалу для селекції з поліпшеними агрономічно-цінними ознаками, до яких відносять висоту рослин, скоростиглість, форму насіння, стійкість до хвороб, підвищення продуктивності та якості (модифікація хімічного складу та вмісту олії, хлібопекарські якості, якість та розмір гранул крохмалю. Фактично, це четвертий напрямок досліджень з практичного використання мутагенезу. В деяких випадках такі поліпшення мають синергічний характер: так, створення ранньостиглого сорту хлопку підняло врожайність пшениці в Пакистані, створення форм рису з термосенситивною фертильністю [347] дало новий напрям у створенні гібридів рису та використанні гетерозису [174]. Другим напрямом є усунення негативної кореляції між господарсько-цінними ознаками [13, 174, 327].

Метою індукованих мутацій є збільшення частоти появи рослин з поліпшеними ознаками та створення на їх базі нових перспективних сортів. Такі зміни та поліпшення можуть з'явитися через пряме або непряме використання фізичного та хімічного мутагенезу і використання мутантної лінії чи гібриду в якості батьківської форми у схрещуваннях. Такий метод є успішним для створення напівкарликових та високоврожайних сортів [164, 166].

За останній час селекція з використанням високих доз гамма-променів досягла успіхів у створенні продуктивних, стійких до хвороб та абіотичних стресів мутантів [14, 125, 183, 199, 210, 215, 259, 324, 364, 416, 417, 424].

Створення хімічним мутагенезом сортів Soghat 90, Kiran 95, та, за допомогою швидких нейтронів, сорту Jauhar 78 дало економіці Пакистану 87 мільйонів доларів протягом 1991–1997 років. Сорт Kiran 95 вирощувався на 30 % загальної площі під пшеницею і характеризувався високою врожайністю [174, 327] .

За допомогою схрещування сорту Капеллі з продуктивним мутантом СрВ 144 створено високопродуктивний сорт Крезю в Італії, який в 1993 році займав площу до 430 000 га та давав підвищення врожай-

ності на 0,9 тонн з гектару. Зараз цей сорт активно використовується в селекційних програмах [174].

Створено 434 мутантні сорти рису – напівкарликові, ранньостиглі, високопродуктивні, хворобо- та холодостійкі, високоякісні. 225 (56 %) отримано дією гамма-променів, 16 – рентгенівським опроміненням, 7 – швидкими нейтронами, 12 – іншими фізичними агентами [295, 369].

В результаті використання експериментального мутагенезу в Кореї створено більш ніж 30 сортів. Серед них рису – 17, кунжуту – 6, ячменю – 1, сої – 3, гібіскусу – 5. Основні досягнення пов'язані з використанням фізичних мутагенів – гамма-проміння та рентгенівського проміння [285].

Високопродуктивні сорти Giza 176 та Amagoo – займають 60–70 % посівної площі рису в Австралії і дають врожаї до 8,9 т/га. У В'єтнамі – до 45 % посівної площі сої знаходиться під сортами з мутантним походженням, такими як PT84, DT90, DT95, M103, V48, A5. Це високопродуктивні сорти з підвищеним виходом олії. В Китаї високопродуктивний мутант сої Heinong 35 в 1994 році зайняв площу більш ніж 700000 га. [434]. В США районовані мутантні сорти сої з високим виходом цінної за біохімічним складом олії IA 2025, IA 2027, IA 2028, IA 2029, IA 2030, IA 2032, IA 2033 (штат Айова) [278].

З 1991 по 2004 роки в Китаї створено 77 мутантних сортів рису, як прямим добором мутантів, так і поєднанням мутагенезу та рекомбінації. Суттєвою є тенденція використання гібридів рису, у яких одна з батьківських форм – стерильна чи фертильна мутація [205].

За останні 20 років 6 мутантних сортів твердої пшениці отримані в Болгарії [456].

Низькорослий мутант був виділений у сорту рису NP 200, доза 200 Гр. Продемонстрував стійкість до жовтої іржі та борошнистої роси. Висота 71 см при вихідній формі 110 см, з високою озерненістю та темним кольором зерна. Новий сорт отримав назву HW 1095. Показано ріст продуктивності на 5–18 % в порівнянні зі стандартом MACS 2496 [364].

Видатним досягненням було створення напівкарликового мутанта рису Carlos 76 – першого в США. При подальшому його поліпшенні до 2005 року отримали 25 напівкарликових сортів: 13 – в Каліфорнії, 10 – в Австралії, та 2 в Єгипті. З 1993 р. розвивається напрямок мутагенезу японського тропічного типу рису, в результаті мутагенезу яко-

го виділено 4 нових ранньостиглих форми з низьким вмістом фітинової кислоти [387].

Створено 4 мутантних сорту рису в Бірмі, з них 2 високоякісні та стійкі до патогенів були зареєстровані у 2005 році. Два сорти: Manawathukha – високоврожайний, високоадаптивний, пізньостиглий та Lone Thwe Hmwe – високоякісний, були опромінені (гамма-проміння 200, 250, 300 Гр) та отримали відповідно два нових сорти MNTK–M4–10 та LTH–M4–14, в яких усунена низька стійкість до хвороб та підвищена врожайність [294].

В Малайзії як мутагенний фактор використовували ЕМС та гамма-проміння. Створено 12 сортів рису, стійких до загушення, більш високоврожайних, високостійких до хвороб і ранньостиглих [340].

Згідно з дослідженнями пакистанських вчених, більш ніж дві третини посівної площі рису в Пакистані зайнято мутантами, що створені дією радіації у різних дозах на місцеві сорти. Провідними параметрами, за якими вдалося досягти успіхів в мутаційній селекції рису, були ранньостиглість, напівкарликовість, продуктивність, поліпшення окремих компонентів продуктивності. Наразі районовані 6 мутантних сортів рису [187].

Нещодавно отримані нові мутанти рису – з великими зародками, збільшеним вмістом амілози та підвищеним вмістом білку. Один з основних напрямків – стійкість до загушення посіву, що є проблемою для деяких цінних сортів рису [178].

В Індонезії з 1984 по 2004 рік отримано 14 мутантних сортів рису, це більше 10 % усіх сортів, створених за цей період. Основні напрямки мутаційної селекції – солестійкість, стійкість до хвороб, додаткові – ранньостиглість та висока врожайність. Значимими успіхами є створення сорту ароматичного рису Pandanwangi, ультраранньостиглого сорту Pandonputri. Пріоритет – використання виключно фізичних мутагенів (гамма-промені) [276].

За країнами світу досягнення наступні: в Японії 18 створених сортів рису приносять в рік 937 млн дол., в Індії – сорти PNR-102 та PNR-381 – 1,784 млрд дол., Коста-Ріка – сорт рису Samago 8 займає 30 % від площі вирощування, В'єтнам – сорти рису TNDB 100, THDB вирощуються на 220 тис. га. Виведення мутантних високопродуктивних та короткостеблових сортів ячменю істотно вплинуло на пивоваріння в Європі. Сорт ячменю Golden Promise прініс Шотландії 417 млн дол. [326].

Істотним недоліком є те, що досі нема загально визнаної математичної моделі мутаційного процесу, що давала б змогу правильно оцінити вплив окремих факторів і спрогнозувати рівень мутабільності та можливість утворення селекційно-цінного генотипу. На відміну від комбінаційної мінливості, де це питання досить глибоко розроблено [62, 138], з мутаційної мінливості є лише окремі праці [64, 314, 382].

Опромінення насіння гібридів призводить не тільки до розширення формотворчого процесу, але й до появи форм з новими ознаками, зменшення або збільшення появи тих чи інших морфотипів, тобто діє на рекомбіногенез. Вихід селекційно-цінних форм з оброблених мутагенами гібридів майже вдвічі вищий [109]. Нашадки гібридів більш мутабільні, ніж вихідні сорти [16, 145, 325].

Завдяки поєднанню мутагенезу з рекомбінацією створено нові високопродуктивні, стійкі до хвороб та специфічних умов середовища форми пшениці (наприклад, лінії ІАС-24, L9-N1, L-1, отримані в Інституті агрономії (Португалія)). При цьому порівняльним аналізом доведено, що застосування варіантів мутагенез + рекомбінація більш ефективне [371, 372].

При створенні мутантно-рекомбінантних ліній пшениці найбільшу ефективність в індукції корисних мутацій проявили наступні мутагенні фактори – гамма-промені 100 Гр та НЕС 0,01 %. Встановлено, що комбінації з високим виходом корисних мутацій мали найвищий рівень депресії висоти рослин та елементів продуктивності. Як результат такого підходу створено сорт Калинова [146].

Досліджено ефект гетерозису при схрещуванні між мутантами та вихідними сортами у напівкарликових мутантів ячменя сортів *Agami*, *Radzik*, *Moresi*, *Dena*. Встановлено, що ефект гетерозису далеко не завжди пов'язаний з врожайністю вихідних форм. Більш того, іноді значимий ефект гетерозису проявляють мутанти з нижчою потенційною продуктивністю. Особливо значимий ефект гетерозису при використанні дігаплоїдних ліній мутантів. Припускається, що дігаплоїдні системи дають можливість фіксувати мутантні зміни та запобігати багатьох перешкод в виробництві гібридного насіння (наприклад, чоловіча стерильність) [184].

В результаті добору в мутантно-рекомбінантній популяції озимої пшениці в Китаї створений новий солестійкий сорт пшениці Н6756, що демонструє високу врожайність в умовах засолення [319, 320].

Значне практичне значення має використання хлорофільних мутацій. Мутація за типом ханта (жовта рослина) була індукована гамма-промінням у ЦМС лінії 32 В рису. Створена нова гібридна лінія, що несе цю мутацію. Нова лінія Huangyu A (B) також є ЦЧМ лінією, має вищий рівень фотосинтетичної активності, демонструє більш високу комбінаційну здатність. Маркерна мутація дозволить зберігати високу насінневу чистоту [458].

Серія хлорофільних мутацій листя була індукована у сорту Реї'аї 64 s при дозі гама-проміння 300 Гр. В результаті була створена термо/фото-чуттєва чоловічостерильна лінія, яка може застосовуватись при створенні гібридів рису. Новий гібрид рису Lianguou Reijiю продемонстрував врожайність 13,6 т/га [461].

Особливе значення має пошук нових мутагенів зі зниженою ушкоджувальною здатністю від таких факторів. Такими новими мутагенними факторами є космос та іонно-променева радіація [167, 170, 260, 282, 291, 309, 312, 369]. При вивченні ефективності використання космосу як мутагену встановили, що в порівнянні з гамма-променями космос індукує більше практично-цінних мутацій [292, 293].

Сухе насіння рису сорту Hitomebore опромінювали іонами вуглецю з енергією 121 eВ в дозі 10–60 Гр та гама-промінням 100–450 Гр. При дозах, що зіставляються за виживанням, більшу частоту мутацій індукувало опромінення іонами (8,5–9 %). Оптимальні дози – 20 Гр вуглець-іонного та 200 Гр гамма-проміння [311, 312].

Опроміненням низькоенергетичними іонами N з енергією 10 keV,  $2.6 \times 10^{14} \sim 1.56 \times 10^{15}$  іон/см<sup>2</sup> створено мікромутант N212 (з вихідної форми A3 *Aspergillus niger*) з високим вмістом ксілонази. Концентрація ксілонази зросла з 320 мМ/мл до 610 мМ/мл [310].

Опромінення іонами вуглецю (рівень енергії 220 MeВ) підвищує частоту отримання життєздатних регенератів гвоздики в чотири рази, отримана вища частота та більш широкий спектр мутацій. Зареєстровано 3 нових сорти [369].

Проводилися дослідження за ефективністю опромінення іонами вуглецю та азоту, енергія 135 MeВ, лінійна енергія від 22,7 до 64,2 keВ) в порівнянні з гамма-променями. Нові мутагени значно краще індукують делеції. Виявили велику кількість мутацій за типом albino, pale-green та інших. Найвища частота (7,2 %) була при опроміненні в дозі 40 Гр для іонів вуглецю, вищу частоту у 11,6 % дало опромінення іонами азоту в дозі 20 Гр [170].

Опромінювали сухе насіння пшениці іонами літію у дозі 10, 30, 50, 100, 150 Гр. з енергією 43 МеВ. Встановили, що оптимальна доза 50 Гр. При порівнянні пошкоджувальної здатності та формотворчого процесу іони літію більш ефективні ніж інші різновиди [260].

В результаті опромінення низькоенергетичними іонами у пшениці отримали 60 мутантних ліній. Виділили мутанти за комплексом гліадинів (7D субдодиниця була змінена або відсутня) і, таким чином, отримали мікромутацію за якістю [281].

Дві мутантні лінії з підвищеною стійкістю до жовтої іржі виділено в  $M_2 - M_7$  озимої пшениці (мутагенний фактор – швидкі нейтрони). Показали також комплексну стійкість до бурої іржі та борошнистої роси [182, 371]. Знайдено мутант M 65 більш стійкий та більш високопродуктивний, ніж вихідний сорт Guardian [300].

В результаті селекції на солестійкість був створений мікромутант Golden Promise, що використовувався як вихідна форма в створенні більшості сучасних напівкарликових сортів ячменю [238].

Толерантні до високого вмісту NaCl (1,5 %) мутанти рису були створені шляхом обробки гамма-промінням у дозах 30, 50, 70, 90 Гр. Отримали 11 нових солестійких ліній (гамма-промені у дозах 260 та 310 Гр) [365].

Тепловий стрес – один з факторів, обмежуючих врожайність пшениці (знижка врожайності до 20 %). При індукції мутацій за стійкістю до теплового стресу використовували як мутаген азід натрію (5 мМ, експозиція 6 годин) та ЕМС (0,4 мМ, 8 годин). Мутантна лінія tht 3 проявила здатність витримувати тепловий стрес в широкому діапазоні умов [344].

Виконувалася селекція на ранньостиглість у толерантного до засолення пізньостиглого сорту пшениці KTDH 19. Три мутанти показали значимий ріст продуктивності та були відібрані для розмноження та подальшого вивчення. У цих форм вегетаційний період скорочений на 3 тижні [324].

Створили на основі високопродуктивного сорту Indus-66 посухостійкий мутант, який за продуктивністю перевершував вихідну форму [439].

При дослідженні мутантів твердої пшениці (вихідний сорт Trinakria, оброблено азідом соди, мета – отримання посухостійких мутантів) були виділені три мутантні лінії з гарними сорбційними

властивостями в умовах посухи та низькими – в умовах оптимальної зволоженості [381].

Вивчалися мутанти пшениці з крупним зерном та сфероїдною формою зерна. Показано, що сфероїдна форма оптимальна для зернівки і рекомендується проводити добір за цією ознакою [188].

Отримали новий мутантний, більш низькорослий сорт рису Shua-92, який демонстрував підвищену озерненість волоті, ВТЗ, врожайність з рослини та ділянки в порівнянні навіть із солестійкими сортами вища на 39–46 % [184, 185].

Прикладом роботи з встановлення ефекту оптимізації взаємодії складових в системі мутагенний чинник – концентрація мутагену – об'єкт мутагенною дії є підвищення до 40 % частоти в індукції корисних мутантів, створених методом хімічного мутагенезу в колекції лабораторії мутаційної селекції ІБФ РАН. Мутанти, отримані хімічним мутагенезом, більш адаптивні до умов середовища [163, 225, 226].

Підібрано оптимальне поєднання комплексу мутаген – діапазон доз – вихідний сорт (етиленімін – 0,01 % – 0,04 % (експозиція 24 години) – ППГ 186). Частота родин з мутаціями більше 50 %. [104]. Зроблений висновок про більшу перспективність мутантів з комплексом мутацій, включаючи полігенні [161, 163].

Єдиною згадкою в літературних джерелах із дослідження тематики, спорідненої з нашою, є проведення дослідження з індукції мутацій хімічними чинниками у радіомутантів. Встановлено, що мутагенна дія на мутантні сорти озимої пшениці дає більш високу кількість корисних мутацій [204]. Можливе пояснення цього процесу – генетична нестабільність мутантних форм [12, 162] або особливості взаємодії мутагену з генетичними системами еукаріот [50].

Виявлена залежність формотворчої дії хімічних мутагенів від концентрації. Більш низькі концентрації при однаковому відсотковому співвідношенні змін підвищують рівень мінливості ознак в 2 – 2,5 рази [7, 10, 64, 126].

Добір макромутантів М<sub>3</sub> озимої пшениці (мутаген – азід соди) за морфологічними змінами, пов'язаними з накопиченням K<sup>+</sup> в органах рослин, і, в зв'язку з цим, зміні солестійкості, призвів лише до часткового успіху – виділенню лінії М 422, частково стійкої до засолення [379].

Створено два нових солестійких мікромутанта озимої пшениці (гамма-промінням у дозі 200 Гр). Ідентифіковані зміни (делеції) у мутантних форм, які викликали підвищення стійкості [228].

Основні напрямки сучасної мутаційної селекції при прямому використанні мутацій – створення ефективних методик їх ідентифікації, дослідження мутацій за якістю (зміни в білковому спектрі, механізмах біохімічного синтезу, вмісту та складу деяких цінних або шкідливих речовин), пошук нових типів мутацій та встановлення їх генетичного контролю, прояснення еволюційної ролі типів мутацій, створення нових методик та використання нових мутагенних чинників в експериментальній генетиці, ретельне дослідження окремих мутацій на протязі багатьох поколінь (до  $M_{11}$  –  $M_{12}$ ), скрінінг пізніх поколінь мутантів для виявлення прихованих мутацій, проблема ранньої ідентифікації генетично- та селекційно-цінних мутацій [42, 43, 50, 279, 286, 287, 395, 418, 419, 428].

Особливу увагу викликає пошук мутацій за розмірами насіння, біохімічним складом репродуктивних та генеративних органів, створення маркерних мутантів в гібридній селекції, створення мутагенів із специфічним характером дії на біосинтез, зниженим вмістом негативних речовин, пошук нових мутагенів зі зниженою ушкоджувальною здатністю при тому ж рівні мутабільності, пошук модифікуючих факторів, що здатні знижувати депресивні наслідки обробки мутагенами, нові математико-статистичні методи для ідентифікації змін та їх передбачення, відтворення мутаційного процесу в великих популяціях та моделювання цього процесу (особливо плейотропних мутацій) [186, 254, 302, 406, 407].

Спонтанні мутації використовують переважно розмноженням випадково отриманих мутантних форм. У пшениці м'якої виявлені і вперше описані в 1904 р. природні спельтоїдні мутанти на Свальофській селекційній станції Н. Г. Нільсоном-Еле. Кількома роками пізніше в літературі описуються випадки появи природних мутантів пшениці: остистих форм із безостистих, а також спельтоїдних, карликових та інших [32, 70].

При порівнянні індукованої та спонтанної мутабільності слід зазначити, що, хоча індукована мінливість дозволяє в короткі терміни створювати необхідні ознаки у культурних рослин, спонтанна вважається більш генетично стабільною і характеризується більш високою позитивною кореляцією між досить суперечливими ознаками [145, 396].



Найзначнішим випадком використання такої мутації в історії генетичного поліпшення культурних рослин є уведення генів низькорослості для пшениці м'якої у вітчизняній (Краснодарський карлик) та світовій (Норін 10) селекції [6, 22, 25].

Але й по наш час вникає можливість отримати нові форми. Так, китайські вчені знайшли нову спонтанну мутацію – квітку з трьома маточками у пшениці. Потенційно ця мутація може істотно підвищити зернову продуктивність, оскільки шляхи підвищення врожаю змінами морфології та морфометрії колосу можна вважати вичерпаними. Усі три маточки здатні до запилення, отримано зерно неправильної форми [377].

Особливе значення мають мутанти, отримані скрінінгом в місцях високого забруднення радіоактивними речовинами (не слід їх плутати з мутантами, отриманими на штучних гамма-полях або посівом на сховищах радіоактивних відходів, хоча за механізмом виникнення суттєвої різниці нема). Так, ефективно працює з мутантами, отриманими в зоні ЧАЕС, Л. А. Бурденюк-Тарасевич [37], яка з співавторами створила ряд перспективних сортів пшениці озимої [67].

Д. М. Гродзинським із співавторами було досліджено за господарсько цінними ознаками колекцію мутантів пшениці озимої, отриманих із чотирьох сортів, які були вирощені в зоні відчуження ЧАЕС і зазнали впливу комбінованого радіонуклідного забруднення [26].

В результаті досліджень генетично-нестабільних мутантів пшениці доведено, що добір у нестабільних мутантів дає можливість досягти позитивного зрушення продуктивності і підвищення озерненості [17, 154].

Отже, не заважаючи на те, що цей напрям є найстарішим, він і досі має практичне значення.

Мутагенез ефективний у створенні мутацій з корисними біохімічними змінами. Так, дослідження ваху-мутантів гексаплоїдної та тетраплоїдної пшениці за електрофоретичними спектрами білків дозволило встановити, що з 4 мутантних форм м'якої пшениці у двох змін у синтезі білка Wx-B1, у інших – у білку Wx-D1; у чотирьох мутантів твердої пшениці в одному випадку – в синтезі Wx-A1 білку, а в інших – в синтезі Wx-B1 протеїну [302, 336, 341, 342].

За допомогою мутагенезу в селекції ячменю індуковано мутанти з підвищеним вмістом білку і лізину в зерні, зокрема, з більш випов-

ним зерном високолізиновий мутант Нудум 73-80-1 ВЛ з високолізинового зразка Хайпролі [170].

Проведено дослідження мутантів за змінами в гранулах крохмалю у вівса (*Avena strigosa* Schreb.) Виділено три мутантних форми за якістю крохмалю: lam-1 и lam-2. Перші дві мали нижчий вміст гранул і більш низьку синтетазну активність, а також високий вміст вільної амілози в ендоспермі. Вони були класифіковані, як мутації за типом waxy. Розчинний компонент в ендоспермі третьої форми був дуже схожий з фітоглікогеном, що зазвичай знаходять в ендоспермі sugary-1 мутантів злаків, але всі такі форми мають знижену ізомілазну активність, що в даному випадку не спостерігалось [304, 440].

Дослідження 4 мутантні форми соняшнику встановило за допомогою молекулярного аналізу, що висока харчова якість та специфічний набір жирних кислот пов'язаний з мутацією в FAD2-1 локусі. Створено ДНК-маркер для ідентифікації подібних змін в цьому локусі [393].

В результаті обробки ЕМС виділено карликовий мутант кукурудзи an1-4736 з мутантним геном an1 (відноситься до групи чуттєвих до гіберелінів), встановлено, що при вирощуванні в темноті ознака карликовості втрачалась, тобто проявлялися морфологічні зміни, властиві для високорослих рослин. При подальшому вирощуванні на світлі спостерігався частковий зворот до морфології властивої карлику [309].

Створено новий мутант рапсу зі змінами аміноацидної складової у С-терміналі (Vruga1-d мутація). Як показують дослідження, ця мутація більш функціонально оптимальна [344].

Ідентифіковано мутацію «stay green» у твердої пшениці (мутаген – ЕМС). Мутація була виділена за часом пожовтіння листя при досягненні, тобто рослина довше залишалася зеленою і при цьому ефективно фотосинтезувала, причому на пізніх стадіях росту та розвитку ефективність фотосинтезу перевищувала на 50 % вихідну форму, а врожайність на 10–20 % [409].

Наявність 1Ax1 та 1Vx14 + 1Vy15 субодиниць глютеніну впливає на якість пшениці. Обробкою колосся сорту Xianjiquan 45 НМС (доза 1 – 1,5 мМ) через 12–18 годин після цвітіння було отримано мутант NT-19 без субодиниць 1Vx14 [462].

За рахунок використання дії нітрозоетилсечовини на зерно отримано мікромутантні форми пшениці із змінами в глютеніновому комплексі. Ідентифіковано зміни в локусі Glu-B1. Замість субодиниць 7 та 9 у спектрі з'явилася субодиниця 6. Вважається, що генотип над-

сильних пшениць визначається поєднанням субодиниць 5+10 (Glu D1) глютенинів з відсутністю субодиниці 20 (Glu B1) [280]. Мутантна лінія характеризувалась наступними змінами – більш сильним стеблом, широким листям, більшим колосом та більш високою твердозерністю [410, 462].

Дослідження з якості протеїнів пшениці у мікромутантів проводяться не лише за гліадіновими та глютеїновими складовими, але й за пурандолінами. В результаті дослідження нового сорту пшениці озимої Jingdong 11 виділили 18 мутацій за окремим нуклеотидом в локусі Pin b та одну Pin a нульову мутацію. Встановлено, що це нова Pin b мутантна алель, названа Pin b-D1q. Алель може використовуватись при селекції на якість та високий вміст лізину [202].

При вивченні двох мікромутантів (RSD16-1 and RSD32) сорту Норін 61 (отримані під дією азиду натрію), виявилося, що їх більш висока морозостійкість пов'язана з високою чутливістю до абсцизової кислоти (її вміст у фазі 1–7 днів збільшений у 2–2,5 рази) і, як наслідок, з відмінностями в циклі розвитку на перших стадіях [305].

Запропонована нова методика виділення селекційно-цінних мутантних форм (image analysis). Починаючи з  $M_2$  оцінювали довжину та ширину зернівки пшениці та виводили коефіцієнт співвідношення між ними. У  $M_6$  проводили повторний аналіз. Завдяки цьому методу отримали форми з мікрозмiнами довжини і ширини, з більш оптимальною формою зернівки. У сорту пшениці PBND-1625 створили мікромутанти з оптимальною формою насіння [182, 189].

Новий мікромутант gaMS-2 було знайдено у кукурудзи. Мікромутація проявляється у високому вмісті стерильного пилку. Загальний вміст білків в пилку знижений. Мутація проявилась у зменшенні вмісту ізоформи m1 глікопротеїну [450].

В результаті мутаційної селекції рапсу створили 31 високопродуктивний сорт. Завдяки використанню в селекційних програмах мутантів з жовтим насінням поліпшили якість олії. Особливу роль зіграло використання в якості мутагену EMS. Більшість успіхів у селекції рапсу пов'язані із змінами морфотипу [281].

Внаслідок обробки мутагенами насіння двох сортів рапсу Nap-3 та Oro виявилися найбільш вдалі дози за індукуванням частоти та спектру мутацій 700 до 900 Гр. Два мутанти були відібрані як високопродуктивні мікромутації. Виявлено поліпшення у вмісті та якості олії.

Створені форми достигали відповідно на три та два тижні раніше і запропоновані до районування в Бангладеш [212].

В результаті ретельного аналізу мутантів маніоки виділено мутант з високим вмістом вільної амілози та низьким вмістом амілози в крохмалю. Змін в морфотипі не зафіксовано. Планується більш ретельне дослідження генетичних змін, можливе використання цього мутанта як технічної культури [201].

Прикладом мікромутації із заміною нуклеотидної основи може служити мутант сої з низьким вмістом ліноленової кислоти DMS100 із заміною гуаніну на аденін у гені *fad3c*, що призвів до зміни формули кислоти, що синтезується, з C18:3 на C18:2. Природа мутації була ідентифікована завдяки PCR-аналізу. Вдалося довести, що такі мутації *fad3c* типу ведуть до істотного зниження (з 7 % до 3 %) ліноленової кислоти [270].

Обробка гамма-променями у дозах 150 – 500 Гр та ЕМС у дозах 0,01–0,1 % насіння продемонструвало, що найкориснішими були мутації, що не торкнулись морфотипу рослини. Так мутант S-5 показав вміст даванону в 64,22 % проти 54,64 % у контролю (гамма-промені у дозі 250 Гр). У мутанта E-6 перевищення вмісту олії склало 0,36 % (0,05 % ЕМС) [383].

В результаті обробки гамма-промінням в дозах 150, 250 та 350 Гр сорту арахісу TAG 24 отримано 71 макромутацію. За твердженням авторів добір за мікромутаціями не проводився за недоцільністю. Найбільш ефективним виявилась доза 250 Гр. В результаті вдалося створити декілька перспективних за продуктивністю та вмістом олії  $M_8$  ліній [183].

Отже, доведена ефективність використання мутагенів в індукції поліпшених форм за біохімічними складовими [252, 436, 460].

При використанні мутагенів в селекції *in vitro* особливе значення має поєднання клітинної селекції з дією мутагенів для підвищення виходу цінних форм. Це має значення при мутаційній селекції овочевих та плодових культур, широкого використання секторних вегетативних мутацій та химер [218, 221].

Зазвичай використовують хімічні мутагени в концентрацій в десятки разів нижчі ніж при обробці насіння. Обробляють калусні або суспензійні культури до введення селективного агента з наступним негативним добором клітинного матеріалу. Таким чином можна створити досить швидко багато різноманітного матеріалу за конкретною

ознакою (особливо використовують для індукції форм зі стійкістю до абіотичних стресів, зокрема – окремих типів ґрунтового засолення, стійкості до хвороб) [217, 230].

Суттєвою проблемою цього напрямку є стадія регенерації з калусних культур до зеленої рослини нормальної за морфо типом. Частково проблема вже вирішена доведенням до 20 відсотків виходу таких рослин навіть для таких складних об'єктів як дикі різновиди злакових культур. По-друге, проблемою є стійкість отриманих форм в успадкуванні індукованої ознаки. Дуже часто ці ознаки втрачаються при вирощування в 3-4 покоління [247].

Альтернативою мутагенезу при створенні стійких до хвороб форм вважають соматоклональну мінливість. Порівняння двох популяцій пшениці, (створених індукованим мутагенезом та соматоклонального походження) при дії мутагенного фактору рентгенівського проміння у дозі 200 Гр дозволило виділити лінії з повною стійкістю до борошнистої роси (2 мутантні форми та 1 соматоклональна). При подальшому вивченні соматоклональна лінія втратила стійкість. Для отримання мутантів, стійких до борошнистої роси можна використовувати невеликі популяції оброблених мутагенами рослин (в досліді 66), оскільки, згідно з даними, частота корисних мутацій (за стійкістю до хвороб) в невеликих популяціях може досягати 8–10 % [171, 300].

Генетична робота з пшеницею ускладнена через її гексаплоїдний геном. Однією з можливостей вирішення проблеми є індукція мутацій у носіїв лише одного з цих геномів та уведення в геном гексаплоїдної пшениці здійснювати створенням синтетичного AADD амфідіплоїда [207, 222, 229, 235, 398].

Дігаплоїди мають особливу здатність проявляти та фіксувати мутації. Саме завдяки здатності фіксації рецесивних мутацій стає можливим швидке отримання гомозиготних мутантних ліній [431].

Використання дігаплоїдних технік дало 280 сортів. Однак, вони можливі в мутаційній селекції лише при наявності ефективних протоколів (наприклад, ізольованих культур пиляків). Принципова схема протоколу наступна: мутагенна обробка  $M_0 \rightarrow M_1$  донори (химери, частково гетерозиготні)  $\rightarrow$  ДН-системи (макроспорні культури пиляків, віддалена гібридизація, культури пиляків та партенокарпіки)  $\rightarrow$  ДН-мутанти  $\rightarrow$  ДН<sub>2</sub> мутантні лінії  $\rightarrow$  включення в селекційні програми. Ключовий момент методики – якість  $M_1$  донорів [186].

Декілька схрещувань були проведені між посухостійким сортами та сортами з високою продуктивністю (Пакистан). 5 з цих комбінацій були оброблені гамма-променями у дозі 150 Гр. Культури пиляків використовували для створення ДН-ліній. Найбільший вихід зелених регенератів спостерігався в комбінації Lyl-73/Vees. У результаті отримали 25 ДН-мутантів та 9 ліній включили в випробування на продуктивність. Створено 2 лінії DHML-50 та DHML-9, які мають значимо вищу продуктивність, вагу тисячі зерен, ранньостиглість, стійкість до хвороб (жовтої та листової іржі) та посухостійкість [335].

Останнім напрямком є використання мутацій у функціональній геноміці [268, 328, 451]. Використання нових методик ідентифікації послідовностей ДНК, що відповідають за виникнення нової ознаки, стало досить легкою та рутинною процедурою, що вже доступна навіть країнам третього світу. Завдяки створеним колекціям мутантів модельних об'єктів виникають нові можливості у застосуванні PCR методів для ідентифікації та аналізу отриманих мутантів культурних рослин [241, 441]. Є можливість розробляти нові протоколи ідентифікації мутантних змін на рівні ДНК, використовуючи гібридну ДНК [290, 378, 389].

Провідним завданням нової дисципліни – зворотної генетики, є встановлення біологічної функції гена за змінами в її проявленні. При цьому активно використовується експериментальний мутагенез для створення колекції мутантів, завдяки яким і виконується ідентифікація змін в геномі та встановлюється функція гена. Ця методика широко використовується в генетичному картуванні таких культур, як арабідопсис, пшениця, ячмінь, рис, кукурудза, томати. Особливо широко при створенні колекцій мутантів використовується ЕМС, також використовують мобільні генетичні елементи, а отримання делецій виконується за допомогою швидких нейтронів [392, 430, 454].

До недавнього часу TILLING програми були пов'язані з використанням лише хімічних мутагенів, але зараз починають застосовувати і гамма-промені.

Новим напрямком в експериментальній генетиці є скрінінг генетичного контролю ознаки за допомогою мутацій (виявлені механізми контролю синтезу цитокінінів, ауксинів, гіберелінів у арабідопсису (*Arabidopsis thaliana*); гіберелінів у кукурудзи, гороху, пшениці, риса; абсцизової кислоти, етилену у арабідопсису та *Nicotiana glauca*), мутації, що змінюють якості крохмалю (*waxy* мутан-

ти кукурудзи, пшениці, риса, гороху), мутації за твердозерністю у пшениці (пурандолінів А і В)) [384, 400, 403, 433, 437].

Застосування функціональної геноміки (скрінінгу геному за допомогою мутацій) йде по наступній схемі: арабідопсис → ячмінь → пшениця-однозернянка. Принципова схема процесу:  $M_0$  насіння →  $M_1$  насіння →  $M_1$  рослини →  $M_2$  насіння →  $M_2$  рослини →  $M_3$  насіння → аналіз сібсів → ідентифікація мутацій; паралельно  $M_2$  рослини → екстракція ДНК → встановлення змін → ідентифікація мутацій. Ідентифікація проводиться шляхом виділення специфічних маркерів та аналізу фенотипових змін [130, 197].

В результаті генетичного аналізу 4 чоловічостерильних мутантів рису встановлено генетичний маркер для цієї ознаки [454].

З використанням мутагенезу проводилося картування генів, що контролювали ріст і розвиток, арабідопсису, гороху, ячменю, рису, томатів метаболічні та сигнальні функції, реакції на біотичний та абіотичний стрес. Широко застосовувались TILLING методики на ячменю, кукурудзі, пшениці [192, 234].

Ключовим моментом в отриманні великої кількості корисних мутантних ліній є створення колекцій мутантів за окремими ознаками. Взагалі, при таких дослідженнях не ставиться за мету отримання саме господарсько-цінних мутацій, але вони використовуються як додатковий результат [210, 249, 250]. Переважно можливе використання як джерела ознак, пряме отримання майбутнього сорту малоймовірно (враховуючі, що в таких програмах використовують високі, критичні або сублетальні дози або концентрації мутагенів, переважно хімічних) [126, 179].

Внаслідок програм дослідження з генетичного контролю фотосинтезу, мінерального живлення за окремими речовинами, біохімічних перетворень, посухостійкості, холодостійкості, стійкості до хвороб, жаростійкості, особливості будови окремих органів рослин отримано численні джерела цих ознак [195, 209, 210, 216, 237].

## Методологія досліджень депресивної та формотворчої дії

### 2.1. Характеристика об'єкта досліджень

Об'єкт досліджень – перше покоління ( $M_1$ ) мутантних рослин при визначенні мутагенної депресії, друге – сьоме покоління мутантів ( $M_2$ – $M_6$ ) при визначенні частоти та спектра видимих мутацій сортів Фаворитка, Ласуня, Хуртовина, Колос Миронівщини, Волошкова, Сонечко, Калинова, лінія 418.

Принципом добору сортів як вихідного матеріалу було охопити провідні методи, що використовуються в українській селекції сортів пшениці м'якої озимої – гібридизація, хімічний мутагенез, радіаційний мутагенез, термомутагенез. Так, сорти Фаворитка, Ласуня, Хуртовина – створені при використанні гамма-променів, Колос Миронівщини та лінія 418 за допомогою традиційної гібридизації, Сонечко, Калинова отримані використанням різних хімічних мутагенів, Волошкова – за допомогою термомутагенезу, тобто при дії низьких позитивних температур в стадії яровизації. Докладна характеристика сортів наведена нижче [45, 73, 142].

**Фаворитка.** Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла. У Держреєстрі з 2005 року.

Сорт створений методом індивідуального добору мутантних рослин із гібридної популяції Ростовчанка/Миронівська 61, насіння якої оброблено гама-променями у дозі 100 Гр. (мутантно-рекомбінантний сорт згідно класифікації МАГАТЕ).

Високоврожайний, зимостійкість вище середньої, посухостійкість висока, середньостійкий до вилягання, середньостиглий, стійкість до обсіпання висока, стійкість до проростання зерна висока, середньо-



стійкий до ураження борошнистою росою та бурою листовою іржею. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі, цінна пшениця.

Різновидність лютесценс, колос циліндричний, середньої довжини та щільності, зернівка яйцеподібна, червона, крупна.

**Ласуня.** Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла. У Держреєстрі з 2007 року.

Сорт створений багаторазовим добром на якість зерна мутантних рослин із гібридної популяції Ук 4/Поліська 90, насіння якої оброблено гама-променями у дозі 100 Гр. (мутантно-рекомбінантний сорт згідно класифікації МАГАТЕ).

Високоврожайний, зимостійкий та морозостійкий висока, стійкий до посухи, середньостійкий до вилягання, середньостиглий, стійкість до обсипання, проростання, стікання висока, стійкий до ураження борошнистою росою, середньо стійкий до бурої іржі. Борошномельні та хлібопекарські показники відмінні, надсильна пшениця.

Різновидність еритроспермум, колос циліндричний, за щільністю проміжний, зернівка крупна, видовжена. Кущ прямостоячий, низькорослий.

**Хуртовина.** Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла. У Держреєстрі з 2007 року.

Сорт створений шляхом індивідуального добору мутантних рослин, одержаних в результаті дії гама-променями у дозі 100 Гр. на сухе насіння сорту Одеська 161. (мутантний сорт згідно класифікації МАГАТЕ).

Високоврожайний, високозимостійкий, висока посухостійкість, середньостійкий до вилягання, середньостиглий, стійкість до обсипання висока, борошнистою росою та бурою іржею уражується помірно. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі та відмінні, сильна пшениця.

Різновидність суберитроспермум, колос циліндричний, довгий, щільний, зернівка крупна, червона, яйцеподібна. Кущ напівпрямостоячий, середньорослий.

**Колос Миронівщини.** Сорт селекції Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла, Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2008 року.

Сорт створений методом індивідуального елітної рослини з F3 популяції Донецька 39/Еритроспермум 26561.

Високоврожайний, високозимостійкий (8 – 9 балів), посухостійкий, середньостиглий, стійкий до вилягання, стійкий до обсипання зерна. Період післязбирального дозрівання короткий. Стійкість до хвороб вища середньої. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі, цінна пшениця.

Різновидність лютесценс, низькорослий, колос циліндричний, середньої довжини та щільності, зернівка яйцеподібна, середня.

**Волошкова.** Сорт селекції Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла, Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2008 року.

Сорт створений методом багаторазового індивідуального добору з популяції рослин, отриманої шляхом зміни ярої пшениці сорту Flambar (Франція) в озиму.

Високоврожайний, високозимостійкий, посухостійкий, середньостиглий, стійкий до обсипання зерна, Стійкість проти ураження борошнистою рососою – 7 балів, бурою іржею – 5, септоріозом листа 5. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі, цінна пшениця.

Різновидність лютесценс, колос циліндричний, середньої щільності, має остеподібні відростки, зернівка червона, видовжена.

**Сонечко.** Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла. У Держреєстрі з 2007 року.

Сорт створений шляхом індивідуального добору мутантних рослин, одержаних в результаті дії НДМС на насіння сорту Донецька 46 (мутантний сорт згідно класифікації МАГАТЕ).

Високоврожайний, зимостійкість вище середньої, посухостійкий, стійкий до вилягання, середньоранній, стійкість до обсипання висока, борошнистою рососою та бурою іржею уражується помірно. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі та відмінні, сильна пшениця.

Різновидність еритроспермум, колос циліндричний, середньої довжини, зернівка середня, червона, яйцеподібна. Середньорослий.

**Калинова.** Сорт селекції Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла, Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2008 року.

Сорт створений методом індивідуального добору колосу у популяції F4M4 в потомстві гібридо-мутантної комбінації Київська 7/Альбатрос Одеський з обробкою ДАБ 0,1 %.

Високоврожайний, зимостійкість вище середньої, посухостійкий, середньостиглий, стійкий до обсіпання та проростання зерна. Висока регенеративна здатність до відростання. Стійкий проти ураження борошнистою россою, ВЖКЯ, середньостійкий проти ураження бурою листовою іржею, септаріозом. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі, цінна пшениця.

Різновидність лютесценс, сереньорослий, колос циліндричний, середньої довжини та щільності, зернівка червона, середня, овально-йцеподібна.

**Лінія 418.** Лінія селекції лабораторії генетики пшениці Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла.

Сорт створений методом індивідуально віддаленої гібридизації.

Високоврожайний, висока зимостійкість та посухостійкість, стійкий до вилягання, пізньостиглий, стійкість до обсіпання висока, стійкість до проростання зерна висока, стійкий до ураження борошнистою россою, септаріозом та бурою листовою іржею. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі, цінна пшениця.

Різновидність ерітроспермум, колос циліндричний, середньої довжини та щільності, зернівка овальна, червона, середня.

## **2.2. Фактори формотворчої дії, їх особливості в застосуванні та функціональні відмінності**

У дослідах використовувались сухе насіння сортів Фаворитка, Ласуня, Хуртовина, лінія 418, Колос Миронівщини, Сонечко, Калинова, Волошкова. Насіння обробляли хімічними мутагенами у концентраціях: НЕС (нітрузоетилсечовина) – 0,01 %, 0,025 %, НМС (нітрузометилсечовина) – 0,0125 %, 0,025 %, ДАБ (1,4-бисдіазацетилбутан) – 0,1 і 0,2 % і ДМС (діметилсульфат) – 0,0125, 0,025 і 0,05 % та опро-

мінювали гамма-променями в дозах 100, 150, 200, 250 Гр. Експозиція хімічних мутагенів склала 18 годин за загальноприйнятою методикою [41]. Дози гамма-променів – загальнозживані для відповідних досліджень з мутаційної селекції.

Принципом добору сортів як вихідного матеріалу було охопити основні методи, що використовуються в українській селекції сортів пшениці м'якої озимої – гібридизація, хімічний мутагенез, радіаційний мутагенез, термомутагенез. Так сорти Фаворитка, Ласуня, Хуртовина – створені при використанні гамма-променів, Колос Миронівщини та лінія 418 за допомогою традиційної гібридизації, Сонечко, Калинова отримані використанням різних хімічних мутагенів, Волошкова – за допомогою термомутагенезу, тобто при дії низьких позитивних температур на стадії яровизації.

Опромінення насіння здійснювали на гамма-установці центра з ядерних досліджень та тренувань турецької агенції з ядерної енергетики (Sarayköy Nuclear Research and Training Center), сільськогосподарський відділ, гамма-променями радіоактивного ізотопу  $Co^{60}$ , потужність установки 0,048 Гр/с.

Хімічними мутагенами на сухе насіння пшениці діяли у водному розчині. Мутагени розчиняли в дистильованій воді при температурі 20° С безпосередньо перед обробкою насіння [4].

Кількість розчину в десять разів перевищувала масу насіння, Експозиція мутагенів складала 18 годин, що є оптимальним. Обробку насіння проводили в скляному просторому посуді. Насіння поміщали в марлеві мішечки таким чином, щоб вони були наповнені насінням лише на 2/3, з розрахунку на подальше набубнявіння в розчині.

Потім насіння промивали під проточною водою від мутагенів протягом 30 хв і відразу висівали в добре зволожений ґрунт, частина насіння залишалася для цитологічного аналізу.

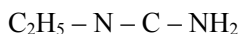
Застосовані хімічні мутагени НМС та НЕС відносяться до класу алкілюючих агентів, група нітрозосполук. Функціональна особливість – вплив переважно на послідовності 5'-GNC-3', де N – будь-яке з 4 основ ДНК. Переважно алкілюючої дії піддані центри з низькою нуклеофільністю. Сайт, що найбільш пошкоджується, N7 гуаніна, для НЕС – цукрофосфатний остов ДНК з цілями на фосфатних групах [52, 349].

Диметилсульфат викликає специфічні розщеплення гуаніну в ДНК шляхом порушення імідазольного циклу, що може бути використа-

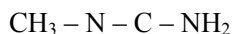
ним для визначення послідовностей в ДНК, зокрема, для картування одноланцюгових фрагментів ДНК. Метод полягає в різниці швидкості метилювання фрагментів цитозину в складі одно- й двухланцюгових нуклеїнових кислот.

1,4-бисдіазаоцетилбутан також відноситься до класу алкілюючих агентів, група діазосполук. Вважається, що на відміну від попередніх мутагенних чинників, ця речовина, як і фізичні мутагени, викликає більше хромосомні перебудови ніж точкові мутації.

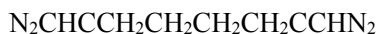
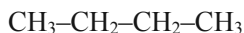
Високі та оптимальні концентрації цих мутагенів здатні індукувати високу частоту видимих мутацій, а низькі дози – збільшувати вихід корисних мутацій [58, 70, 119]. Нижче наведені хімічні формули використаних нами хімічних мутагенів:



(нітрозоетилсечовина)



(нітрозометилсечовина)



(1,4-бисдіазаоцетилбутан)



(діметилсульфат)

### 2.3. Умови проведення досліджень

Посів розсаднику мутагенезу проводився на спеціально виділеній ділянці поля сівозміні лабораторії генетики пшениці, відділу біотехнології (Миронівський інститут пшениці ім. В. М. Ремесла НААН України, смт Центральне, Київська обл., М<sub>1</sub>–М<sub>2</sub> покоління, 2009–2011 рр.), сівозміні кафедри селекції і насінництва (Навчально-науковий центр Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету, с. Олександрівка, Дніпропетровська обл.,

М<sub>3</sub>–М<sub>7</sub> покоління, 2011–2016 рр.). Система основного і передпосівного обробітку ґрунту загальноприйнята для зон.

Територія дослідного поля МПП знаходиться в лівобережній частині Лісостепової зони України. Кліматичні умови сприятливі для формування високих врожаїв озимої пшениці. Ґрунти дослідного поля світло-сірі і сірі опідзолені супіщані та їх глеюваті відміни на лесових породах. Вміст гумусу 2,02–2,5 % (за Тюрінім). Середній показник рН ґрунтів 5,2–5,3 (слабо кислі ґрунти). Вміст обмінного калію (K<sub>2</sub>O) за методом Кірсанова 132 мг/кг ґрунту (підвищений). Забезпеченість азотом за Корнфільдом 111–116 мг/кг ґрунту (середнє). Вміст рухомого фосфору за Корнфільдом 55–74 мг/кг ґрунту.

Клімат області формується під впливом переважно континентального повітря помірних широт і окремих вторгнень холодного арктичного, теплого та вологого морського повітря, характеризується досить високими літніми температурами, достатнім зволоженням. Клімат помірно-континентальний. Середня температура повітря 8,3 °С з відносною вологістю 77 %.

Атмосферні опади на Київщині, зокрема у Миронівському районі, проходять в помірних кількостях. Середня багаторічна сума опадів за рік складала 611,9 мм. Агрометеорологічні умови у 2009–2011 р. були рівномірними, значних перепадів температури не спостерігалось, випала достатня кількість опадів.

Дослідні ділянки навчально-дослідного поля науково-дослідного поля ДДАЕУ мають однорідний покрив, представлений чорноземом звичайним малогумусним вилугуваним середньо-суглинковим на суглинковому лесі. Гумусовий горизонт однорідного забарвлення, глибиною 40–45 см, перехідний – 45–80 см. Вміст гумусу в орному шарі від 2,6 до 3,6 % (за Тюрінім). Гідролітична кислотність 0,84–1,40 мг-екв. на 100 г ґрунту (за Капенем). Сума увібраних основ коливається від 21,4 до 29,5 мг-екв. на 100 г ґрунту (за Гедройцем). Глибина залягання ґрунтових вод – від 8 до 11 м. Ґрунти в різній мірі забезпечені рухомими формами азоту, фосфору та калію. Вміст азоту (за Тюрінім) за роки досліджень не перевищує 3–5 мг, рухомого фосфору (за Чириковим) – 20–30 мг, обмінного калію (за Чириковим) – 20–35 мг на 100 г сухого ґрунту.

В орному шарі 0–30 см гранична польова вологість складає 22,6 %, в шарі ґрунту 0–60 см – 21,9 %. При збільшенні глибини вона зменшується і на глибині 100 см складає 19,1 %. З півночі на південь

по межі господарства протікає ріка Самара. Тому падіння схилу господарства направлено з півдня на північ.

Начально-дослідне поле Науково-дослідного центру ДДАЕУ знаходиться в Дніпропетровському районі Дніпропетровської області, який відноситься до північного недостатньо вологого теплого району.

Його кліматичні ресурси характеризуються наступними показниками: 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  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  близько  $2\ 900\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Термін періоду з температурою вище  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  складає 165 днів, а безморозного періоду – в середньому 150–175 днів. Останні весняні заморозки в середньому припиняються в третій декаді березня, а перші осінні починаються в другій декаді жовтня. Середня з максимальних декадних висот снігового покриву 12–13 см.

## 2.4. Методика цитогенетичного аналізу

Облік мутацій у рослин проводять на клітинному рівні та рівні організму. Одним із показників мутагенної активності речовин є хромосомні перебудови. Вивчення їх в перших мітозах, за думкою ряду вчених, дає найбільш повну інформацію про процеси, що проходять безпосередньо після фізичної або хімічної дії на клітинному рівні [109, 348–350]. Тому на першому етапі досліджень використовували цитологічне вивчення хромосомних перебудов. Цитологічне вивчення хромосомних аберацій (перебудов) проводилось в мітозах первинних корінців пшениці під час проходження пізньої метафази і ранньої анафази за типами фрагменти і мости в лабораторних умовах.

Після обробки мутагенами насіння (сухе та попередньо замочене протягом 13 годин) пророщували в чашках Петрі на зволоженому дистильованою водою фільтрувальному папері в термостаті при температурі  $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$  [109, 110, 113].

Потім центральні корінці довжиною 0,8–1,0 см фіксували в фіксаторі Карнуа, який складається з 3 частин 96 % спирту і 1 частини оцтової кислоти, протягом 24 годин. Фіксований матеріал зберігали в 70 % спирті при температурі  $+2\text{ }^{\circ}\text{C}$  в холодильнику. За кожним варіантом фіксувалося 25–30 корінців.

Цитологічні аналізи проводили на тимчасових давлених препаратах, пофарбованих ацетокарміном. Якщо корінці давилися погано проводили мацерацію тканин 45 % розчином оцтової кислоти, Препарати готували згідно методики [109, 269]. Решту корінців зберігали в 70 % спирту в холодильнику.

Хромосомні перебудови можна вивчати в анафазі або метафазі мітозу. На думку В. В. Моргуна і В. Ф. Логвиненко [70, 72] анафазний метод випереджає метафазний своєю простотою виконання та можливістю обробити більшу кількість матеріалу. При цьому отримуємо дані про інтенсивність мутаційного процесу і частково про характер виникаючих хромосомних мутацій. За допомогою цього методу можна фіксувати поодинокі й парні фрагменти, діцентричні хромосоми, мікроядра та відстаючі хромосоми [109].

Препарати, збільшенні у 900 разів, розглядали в світловий мікроскоп «JNAVAL». Вибірка складала не менше 1 000 клітин за кожним дослідженим варіантом.

## **2.5. Методики виявлення та обліків нових форм**

Перше покоління  $M_1$  сортів, що отримали мутагенну дію, висіяли вручну на 10-рядкових ділянках 1,5 м довжиною, в кожному варіанті 1 000 зерен на ділянку. Контролем було сухе насіння сортів, висіяне через кожні 10 рядків.

Посів у поколінні  $M_2$  також проводили вручну в 1,5-метрові рядки з шириною міжрядь 15 см за сім'ями. Сім'єю вважалось потомство одного колоса. Виділені в  $M_2$  змінені форми висівали вручну також в 1,5-метрові рядки з шириною міжрядь 0,15 м. Протягом періоду вегетації 2010–2013 років були проведені обліки з виживання рослин і облік домінуючих мутантних рослин, також в  $M_1$  вивчався вплив мутагенів на висоту рослин та елементи структури урожаю (дібрано 50 рослин на структурний аналіз [165, 174]). В кожному варіанті дібрано по 500 змінених чи незмінених колосків  $M_1$  пшениці. В варіантах з високими дозами та концентраціями мутагенів добирали матеріал за наявністю. Всього зібрано та посіяно – 53 450 колосків.

В  $M_1$  здійснювали облік польової схожості та виживання рослин. Польову схожість визначали через три тижні після посіву, коли ви-



ключалась ймовірність появи додаткових сходів із насіння з сильним гальмуванням проростання, методом суцільного підрахунку рослин у варіанті.

Виживання рослин в  $M_1$  визначали у відсотках кількості зібраних рослин від кількості рослин, що зійшли. Такими, що вижили, вважали рослини, що дали хоча б один колос.

Стерильність пилку визначали фарбуванням та спостереженням інтенсивності його в світловий мікроскоп. Всього проглядали не менше 25 препаратів.

Визначали наступні параметри структури врожайності – висота рослини, загальна та продуктивна кущистість, довжина головного колосу, кількість колосків в колосі, кількість зерна з головного колосу, вага зерна з колосу, вага зерна з рослини, маса тисячі зерен (далі – МТЗ).

Візуальні мутації виділяли шляхом старанного огляду рослин всіх сімей під час проходження ними основних фаз росту і розвитку у поколіннях  $M_{1-7}$  [5, 74, 75]. Основну частину мутацій виділяли в  $M_2$  та перевіряли успадкування в наступних поколіннях.

У фазу повних сходів враховували хлорофільні та інші мутації. На стадії колосіння спостерігали за видимими змінами стебла, листя і колоса, відмічали рослини з інтенсивною восковою поволокою і без неї, враховували відставання чи випередження масового колосіння в сім'ях у порівнянні з контролем та ранньостиглим сортом (Донська напівкарликова). Під час цвітіння продовжували спостереження за ранніми і пізніми формами, а також вели облік змін за колосом. На стадії дозрівання пшениці продовжували облік змінених форм за будовою колоса. Протягом всієї вегетації відмічали форми, стійкі до хвороб, вилягання, продуктивні та змінені за висотою рослини. Змінені форми відмічали етикетками з польовим номером, зміненою ознакою та поміткою варіанту досліджу. Всі дані занотовувалися у польовому журналі.

Під час збирання всі змінені сім'ї відбирали окремо за варіантами досліджу і окремо проводили обмолот кожного колоса [48, 51].

Мутаціями вважали змінені рослини після перевірки успадкування зміненої ознаки в  $M_3$ . Облік мутацій проводили за кількістю змінених сімей від загальної кількості вивчених сімей в  $M_2$ . В поколінні  $M_3$  проводили фенологічні спостереження і описували всі змінені сім'ї. Рецесивні мутації в  $M_3$  успадковувалися без розщеплення, а в сім'ях

з доміантними мутаціями спостерігалось вищеплення вихідного фенотипу. В М<sub>3</sub> також були виявлені нові мутації. Третє покоління висівали за сім'ями – кожна сім'я окремо в 2-х рядкову ділянку, довжина рядка 1,5 м, міжряддя 0,15 м, контроль – вихідний сорт через кожні 20 номерів.

У М<sub>3</sub> відібрано мутанти з практично цінними ознаками для подальшого їх вивчення та випробування на продуктивність. Всього виділено як мутантні 5 862 сім'ї.

Аналіз лише за частотою мутацій не дає повністю коректну картину мутаційних змін. Необхідно враховувати також кількість типів мутацій у кожному варіанті. Це, по-перше, допомагає оцінити динаміку мутаційних змін за варіантами, по-друге, на нашу думку, коректніше оцінити рівень мутаційної активності в варіантах з обробкою мутагенами в порівнянні з контролем (при наявності ретельного посемейного добору в контролі (джерело мінливості – внутрішньолінійна мінливість, модифікації та можливі спонтанні мутації)). Рівень мінливості вираховувався за формулою :

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

де  $P_v$  – рівень мінливості варіанта;  
 $\alpha$  – відношення кількості мутацій до загальної кількості сімей у варіанті [1].

Проведено вивчення мутантів (М<sub>4</sub>–М<sub>6</sub>) старших поколінь і опис мутантів. Для повної характеристики мутантів виконали структурний аналіз кращих мутантних ліній (30 рослин з кожної лінії). Площа ділянок – 2–10 м<sup>2</sup> залежно від року випробування, повторність 1–3-кратна, стандарт через кожні 10 номерів. Висівали два стандарти – вихідний сорт та національний стандарт сорт Подолянка [329].

У М<sub>4</sub> провели класифікацію на мутації та зміни. Проводили аналіз продуктивності та якості мутантів М<sub>4</sub>–М<sub>7</sub>. Якість визначали за аналізом вмісту білку для діляночних посівів та методом рідинної хроматографії гліадинів та глютенінів перспективних та оригінальних форм. Вміст білку в зерні пшениці визначали за методом Кейдала CNS Model Flash EA 1112 серія Thermo Logiciel Eager 300 за аналогом методу Кейдала). Методом рідинної хроматографії на приладі гліадинів та глютенінів RP-HPLS згідно протоколів екстракції MO-BIG- 001 та MO-BIG- 003, протокол безпосередньо аналізу MO-BIG-006. Розчини для екстракції розчин I - Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 2H<sub>2</sub>O 50 mM, NaCl

0,1 М, рН 7,8 (екстракція альбумінів/глобулінів); розчин ІІ – 70-% етанол (екстракція гліадинів); розчин ІІІ – Na<sub>2</sub>B<sub>4</sub>O<sub>7</sub>, 10 Н<sub>2</sub>O, рН 9,8, розчин пропанолу 30 %, DTT 0,1 % (дітіотрейтол) (екстракція гліадинів). Аналізи проведено згідно стандартних внутрішніх протоколів, GDES INRA, Клермон-Ферран, Франція) [79, 80, 152].



Рис. 2.1. Загальна схема проведення досліджень

Сорти та лінії оброблялись в період наливу зерна речовинами, здатними змінювати стан систем синтезуючих білок (хлористий натрій в концентрації 5 г/л). Визначали якість складових компонентів білку [108].

Досліджували рослини пшениці озимої різних ліній. Фотосинтез рослин визначали на газометричному приладі, який розроблено в лабораторії генетичного біорізноманіття та екофізіології злаків (GDES INRA, Клермон-Ферран, Франція) на основі манометричного методу Варбурга [6, 7]. Як інгібітор ФС-II використовували симазин (Сим) 10-4(М), що різко інгібує процеси виділення кисню у фотосистемі. Передбаченим центром дії симазину є ланка ЕТЛ між первинним акцептором ФС-II (Q) і включенням пластохінону [84]. Визначали посухостійкість ліній за перевагами в активності окремих фотосистем.

Лінії М<sub>4</sub> були посіяні в М<sub>5</sub> в 3-кратній повторності, облікова площа ділянки – 10 м<sup>2</sup>.

Концентрація азоту та фосфору визначалася у рослинах за допомогою методу Кейдаля. Загальний вміст фосфору був визначений дією сірчаної кислоти. Калій визначали на фотоколориметрі. Міграції елементів визначали за допомогою атомно-сорбційної спектрометрії.

Був проведений аналіз ДНК-маркерів (CAPS) за наявністю гена Stb 16 q (хромосома 3D, є перспективним джерелом генетично обумовленої стійкості до септоріозу) у 29 перспективних мутантних ліній та 8 вихідних форм згідно протоколу MO-CAPS- 001 за таким протоколом:

Реакційний розчин - 4μL ДНК в концентрації 20ng/μL

+ 0,11μL "Assay Mix" (12μL 100μM праймера алелі 1 + 12μL 100 μM праймера алелі 2 + 30μL 100 μM загального праймера + 46μL води)

+ 4μL Master Mix Kaspar LowRox 2X (LGC Genomics, KBS-1016-017).

PCR протокол для qPCR machine (LightCycler480):

94°C 15min

10 циклів Touch Down:

94°C 20s

65°C 1 хвилина -0,8°C/цикл

30 циклів:

94°C 20 с.

57°C 1 хвилина

Математичну обробку одержаних результатів проводили за методикою дисперсійного аналізу [24], достовірність різниці між середніми дослідних варіантів і контролем оцінювали за критерієм Стьюдента і Фішера, кореляційні зв'язки розраховували за критерієм Пірсона ( $r$ ) [56]. Достовірність різниці між одержаними середніми дослідних варіантів і контролем оцінювали за критерієм Стьюдента. Нормальність розподілу визначали за критерієм Колмогорова–Смірнова та за коефіцієнтами асиметрії ( $As$ ) та ексцесу ( $Ex$ ) [143]. Дискримінантний та кластерний аналіз проводився за загально визнаною методикою [175, 198]. Виконувались такі граничні для дискримінантного аналізу умови:

1. Закон розподілу для кожного класу об'єктів є багатовимірною нормальним – перевірено з використанням критерію Колмогорова–Смірнова для даних цитологічного аналізу та коефіцієнтів асиметрії та ексцесу – для даних структурного аналізу. Розподіл відповідав нормальному в усіх випадках.

2. Жодна змінна не може бути лінійною комбінацією інших параметрів.

3. Коваріаційні матриці для різних класів рівні між собою – проводилася перевірка за допомогою засобів Statistic 8.0, модуль – описова статистика, пакет багатовимірного дискримінантного аналізу.

4. У моделі повинно бути два чи більше класів – використовували п'ять класів.

5. Не менше двох об'єктів в кожному класі – кількість об'єктів 50 – для аналізу структури та 25–30 для цитологічного аналізу.

6. Вимірювання дискримінантних змінних за інтервальною шкалою [220, 274].

Кластерний аналіз проводився за стандартною методикою. Досліджувалась вихідна кореляційна матриця для ознак структури врожайності та частоти та спектру хромосомних аберацій. При аналізі даних використовували пакет багатовимірної статистики Statistica 8.0. Виконані наступні операції: вираховані матриці кореляції та коваріації, виявлені модельні та немодельні ознаки, обраховані дискримінантні функції та проведено групування за ними, обраховані коефіцієнти канонічної кореляції, проведена оцінка функцій за значимістю, проведена оцінка груп за відстанню об'єктів від центру групи, побудовані двокоординатні графіки [46, 447].

## **Оцінка адаптивності росту та розвитку вихідного матеріалу в різних екологічних умовах**

Як ми вже зазначали, одним з дискусійних питань, котрим приділяється незміна увага є необхідність урахування при використанні формотворчих агентів особливостей вихідних форм. Існує думка, що поліпшити гірші форми набагато ефективніше, але при тому результат не вдовольняє сучасним стандартам по основним агрономічним вимогам. Особливо це проявляється при використанні форм, що за загальними адаптивними здібностями досить різко поступаються іншим. Але, по-перше, саме ті властивості, що обумовлюють недоліки таких форм, потенційно здатні бути вже перевагами в інших умовах, по-друге, нездатність більш максимально використати оптимальні умови може поєднуватись зі здатність формувати цінні властивості в більш широкому спектрі умов і демонструвати високий рівень стабільності та пластичності. Друге може бути перевагою, оскільки існує висока нерівномірність розподілу чинників аграрного ландшафтно-ресурсного потенціалу сільськогосподарських територій України, що диктує не лише диференційоване використання угідь, але й необхідність розробки сортової специфіки окремих культур в аспекті здатності їх до використання умов середовища [190].

Високий рівень нерівномірності розподілу мінеральних елементів живлення, складний рельєф, фактичне недотримання сортової агротехніки, наявність специфічних несприятливих чинників – все це фактично не ураховується. Як наслідок – деградація та руйнація навіть відносно стабільності агроєкосистем, порушення складної взаємодії як природних, так і антропогенних чинників, що призводить до зниження продуктивності, відсутності у можливостях до реалізації потенціалу, заяложеного генетично, підвищення дотацій [192, 296].

Серед природних чинників впливають на формування агрономічно-цінних ознак основними є рельєф місцевості, котрий визначає кліматичні і гідрометеорологічні умови, межі надходження мінеральних речовин, розміри та інтенсивність поверхневого стоку талих і зливових вод. Інтенсивність цих процесів залежить від особливостей схилів, їх крутизни, форми, довжини, експозиції [51, 214].

При щорічному виробництві близько 757 млн тон (у 2017 році) (USDA, 2018) [458] коливання в загальній врожайності становлять до 15–20 відсотків навіть в світових масштабах. Вважається, що це переважно пов'язано саме з недорахунками впливу екологічних чинників, переважно помилками у регіональних, зональних особливостях формування зернової продуктивності [401]. Пшениця м'яка займає 48 % площі під зернові та 38 % загального виробництва зерна, тому будь-які коливання негайно відображаються на загальному харчовому балансі. Слід також зауважити на зональну специфіку, оскільки за деякими світовими регіонами стан з такою нестабільністю ще більш погіршується внаслідок історично та об'єктивних обставин у пріоритетах вирощування окремих культур. До кінця XIX століття сорти були в основному ландрасами, які добре підходять для місцевих умов, тому ця проблема не мала особливого значення. З початку XX століття, в зв'язку з розвитком методів селекції, ландраси використовувалися як джерело мінливості при створенні сучасних сортів класичними методами селекції [39, 195]. За останні 60 років інтенсивні програми селекції рослин призвели до повної заміни в землеробстві сучасними напівкарликовими та високопродуктивними сортами, але ці зміни корелювали з зменшенням генетичної різноманітності пшениці та потребами в особливих вимогах до реалізації їх потенціалу високої продуктивності та якості білків [409]. Це, можливо, спричинило зміни в агроєкосистемах що зробило не тільки їх набагато більш продуктивними, алей й менш стабільними у відтворенні цієї здатності. Така революція суттєво вплинула на пристосованість та особливості у взаємодії з середовищем цієї основної зернової культури [400, 434].

У більшості досліджень з екологічного випробування пшениці фокус уваги полягав в визначенні врожайності та якості, але, як правило, вони проводились при стандартних наборах умов, що призводило до ігнорування важливості умов росту та розвитку на різних рельєфах. Під різними умовами ми в нашому дослідженні розуміли

перш різні експозиції схилених земель, що призводило до різно впливу екологічних чинників на формування рівеню врожайності пшениці та якості зерна [16, 294, 296]. Ці сільськогосподарсько-цінні ознаки в процесі взаємодії фактично визначаються особливостями сортів пшениці, їх екстенсивністю або інтенсивністю для сільського господарства [341]. Агроекологічні особливості це найбільш важливий і складний компонент, що безпосередньо або опосередковано впливає на продуктивність озимої пшениці, що пов'язаний з структурою рослини [409], а також взаємодією її із середовищем [294, 431]. Реалізація сортового потенціалу є адекватною відповіддю на тиск зростаючих потреб, викликаних постійним зростанням населення у світі в цілому [341]. Тому екологічна оцінка нових сортів пшениці з високопродуктивним генетичним потенціалом при різних умовах, її складових та якості [392, 437] стала постійною метою у наукових програмах [335, 350].

Рівень нерівномірності при впливі різних природно-сільськогосподарських факторів та їх взаємодії регіону визначає відмінність у використанні природних ландшафтів. Одними з основних факторів процесу оцінки є земельний рельєф, вміст макро- та мікроелементів в ґрунтах, взаємодії рослин та ґрунтів, кліматичні та гідрометеорологічні умови, взаємовплив між рослинами пшениці та типом рельєфу. Вони визначали водний режим, характер росту та розвитку озимої пшениці, відмінності сезонних умов, інтенсивність водної ерозії [340, 382, 386, 408].

Ефективність виробництва продовольчого зерна характеризується не тільки його врожайністю, але й рівнем його якості. Серед показників якості зерна важливим є дослідження фракційного складу білків [296, 311, 325]. Підвищення вмісту білка в зерні відбувається переважно за рахунок синтезу гліадинів і глютенінів, які мають найбільшу питому вагу серед білкових фракцій [294, 296]. Важливим заходом покращання якості зерна є забезпечення рослин у відповідних етапах органогенезу достатньою кількістю поживних елементів, особливо в період інтенсивного синтезу білків, тобто від колосіння до наливу зерна [51; 325].

Завдання цієї частини наших досліджень - описати фенотипічну варіацію сортів озимої пшениці, що ми використовували для впливу екогенетичними чинниками в аспекті їх взаємодії з умовами навколишнього середовища.



Першою метою нашого дослідження було описати фенотипічну варіацію основних груп сучасних сортів озимої пшениці завдяки їх взаємодії з умовами навколишнього середовища. Найбільш цільовими рисами розвитку цих відносин є ті, які визначають якість та продуктивність пшениці. Друга наша мета - адаптивні властивості озимої пшениці та виявити різноманіття за реакціями на середовища у порівнянні різних сучасних сортів [52, 85, 127]. Щоб можливості сортів пшениці в залежності від широких умов середовища та для більш повної оцінки адаптивної здатності, ми порівняли широкий спектр напрямків в селекції озимої пшениці в Україні з різних регіонів країни у відповідності до різних природних умов та напрямів використання в сільському господарстві. Всі сорти пшениці озимої, що використовувались в нашому дослідженні рекомендовані Держсортослужбою для регіону Північного Степу України. Визначено та проаналізовано основні агрономічно-цінні ознаки [76, 193].

Територія дослідних полів відрізняється типовою геоморфологічною будовою, характерною для долин степових річок. Площа його землекористування розміщується в межах надзаплавної тераси р. Самари, середня височина якої над рівнем моря складає у середньому 55–65 м. Тераса чітко переходить в розчленовану водороздільну степову рівнину. Найвища відмітка приходиться на околицю села Васильівка Дніпропетровського району (140–148 м над рівнем моря). Тут на водороздільній рівнині зустрічаються схили різних експозицій з крутизною до 7°–15°.

Ось чому і було виділене поле (екологічний науково-дослідний полігон-стаціонар) для проведення постійного агроекологічного моніторингу реакцій сортів с.-г. культур на особливості пересіченого рельєфу.

На першому етапі досліджень була виконана детальна геодезична зйомка та ґрунтово-агрохімічне обстеження території екологічного полігону. Отже, згідно з проведеною тахеометричною зйомкою було складено ландшафтну карту екологічного полігону. Мінімальна висотна позначка (80 м) зафіксована у нижній частині западини, максимальна – 100 м – характерна для плакора. Таким чином висотні перепади по всій протяжності полігону становлять 15–20 м. Для проведення агроекологічного моніторингу у подальших дослідженнях більша увага була приділена правій частині полігону (балці), яка вміщує

схил південної експозиції, улоговину, схил північної експозиції і потім переходить в рівнинну місцевість (плакор).

Як ми бачимо з таблиці 3.1, сорти озимої пшениці зі статистичною достовірністю за показниками врожайності та вимогами до живлення відреагували на умови вирощування (рельєф території сільськогосподарського виробництва), що виявлено при обліку врожайності та використанні основних елементів харчових речовин з ґрунту. Ефективність утилізації мінеральних макроелементів залежить від наступних факторів, таких як генотип ( $F = 41,17$ ;  $F_{\text{critical}} = 3,94$ ;  $p$ -рівень 0,01); тип ландшафту ( $F = 53,17$ ;  $F_{\text{critical}} = 4,40$ ;  $p$ -рівень 0,01) та наявність необхідних макроелементів для живлення ( $F = 18,82$ ;  $F_{\text{critical}} = 3,43$ ;  $p$ -рівень 0,02). Що стосується даних по таблиці 3.1, то на схилі північної експозиції рекомендується вирощування озимої пшениці з потенційно високою врожайністю, особливо для сортів Колос Миронівщини, Сонечко, Фаворитка, Калинова. Всі ці сорти відповідають інтенсивному типу, що потребувало більш високого рівня азотного живлення, ніж екстенсивний тип (наприклад, стандарт Подолянка, Волошкова в наших дослідженнях).

Після аналізу особливостей використання макроелементів рослинами озимої пшениці та кількості речовин, котрі необхідні для одержання 1 тони зерна, було встановлено, що потреба в основних поживних елементах безпосередньо залежить від генотипово обумовлених особливостей сортів озимої пшениці, що формують високу врожайність. Утилізація азоту рослинами озимої пшениці на рівнині варіювала від 259,5 до 334,1 кг/га, фосфору 80,0–110,1 кг / га, калію 188,8–249,0 кг / га в середньому протягом трьох років. Ми бачимо різні потреби у різних елементах, що базуються на особливостях сортів озимої пшениці, тобто різні сорти могли показати максимум або мінімум за потребами до різних елементів. Деякі потребують відносно більше усіх поживних елементів (Колос Миронівщини, Сонечко, Фаворитка, частково Калинова), але для деяких (відносно) потрібні більшою мірою інші елементи для утворення зерна, хоча загальна кореляція з врожайністю зберігається. На північній експозиції різниця в врожайності серед сортів не настільки висока та достовірна, як на плакорі, на південній експозиції на перший план за адаптивністю до специфічних умов висунулися інші сорти і вже різниця іноді в межах похибки. Втрати азоту з ґрунту з врожаєм склали 252,0–382,3 кг/га, фосфору 75,6–118,8 кг/га, калію 201,5–260,1 кг/га. Мінеральні елеме-

нти, що втрачаються з ґрунту, на південій експозицію були значно меншими: азот становив 215,8–255,8 кг/га, фосфор складав 66,0–77,3 кг/га, калій – 161,0–188,3 кг/га. Як видно з таблиці, у більш сприятливих умовах високоврожайні сорти (Колос Миронівщини, Сонечко, Фаворитка) зберігають свої переваги, але вони відносно нівелюються, в той час як в несприятливих умовах їх врожайність різко падає (навіть нижча за стандарт), отримують переваги більш екстенсивні сорти. Більше-менш стабільним можна назвати сорт Калинова.

Більш цікавими є дані щодо витрат на формування 1 тони зерна. Як ми бачимо з таблиці 3.1, пшениця потребує значної кількості азоту – 30,7–35,7 кг. Ця різноманітність пояснюється різницею у сортових реакціях. Так, сорт Сонечко потребував 35,7 кг азоту, а сорт Ласуня – 30,7 кг, причому, як мипокажемо далі, обидва сорти показали високу якість зерна. З іншого боку, усі сорти, що дали високий врожай, потребували високої кількості азоту та фосфору та різко цим відрізнялися від інших, менш продуктивних сортів, але щодо потреб в калію – не завжди. Втрати фосфору на зростання пшениці варіювали від 9,2 до 10,9 кг на плакорі. Найменше було для сорту Волошкова та найбільше знов для сорту Сонечко. Поглинання калію коливалося в межах 22,8–25,7 кг і менш варіювала. В умовах схилів північної та південної експозиції спостерігалися ті ж самі закономірності. Найбільше використання було характерне для інтенсивних сортів Колос Миронівщини, Сонечко, Фаворитка, Калинова.

Дані з табл. 3.1 показують, що більш продуктивні сорти в будь-яких випадках брали на формування врожаю відносно більшу кількість азоту та фосфору, але не в усіх умовах вони його використовували більш ефективно. На нашу думку, це залежить від особливостей генотипу в утилізації азоту, більш ефективними в більш жорстких умовах були напівінтенсивні сорти, подібні до стандарту Подолянка. Схил північної експозиції був більш вигідним за умовами росту і давав можливість отримувати більшу врожайність. Продуктивність зерна інтенсивних генотипів більшою мірою залежить від умов рельєфу, для екстенсивних сортів в умовах південного схилу різниця іноді не була статистично значимою.

Таблиця 3.1

**Врожай та використання основних макроелементів для рослин пшениці озимої в різних агроєкологічних умовах**

Сорт	Врожайність, т/га	Надходження з ґрунту кг/га			На 1 тону зерна, кг		
		N	P	K	N	P	K
<b>Плакор</b>							
Подолянка	8,8	273,7	83,6	213,0	31,1	9,5	24,2
Колос Миронівщини	9,6	334,1	101,8	246,5	34,8	10,6	25,7
Калинова	9,4	322,4	101,6	236,8	34,3	10,8	25,2
Волошкова	8,9	275,9	81,5	207,0	31,5	9,2	23,3
Сонечко	10,1	360,5	110,1	249,0	35,7	10,9	24,7
Фаворитка	9,5	332,5	100,7	242,0	35,0	10,6	25,5
Хуртовина	8,3	259,4	80,0	188,8	31,3	9,6	22,8
Ласуня	9,1	279,2	85,3	217,2	30,7	9,4	23,9
Лінія 418	8,2	262,7	80,3	204,4	32,0	9,8	24,9
Середнє	9,1	300,0	91,7	222,7	32,9	10,0	24,5
<b>Північна експозиція</b>							
Подолянка	8,4	252,0	75,6	201,6	30,0	9,0	24,0
Колос Миронівщини	10,2	356,0	111,2	260,1	34,9	10,9	25,5
Калинова	9,6	324,5	102,7	243,8	33,8	10,7	25,4
Волошкова	8,8	262,2	79,2	206,8	29,8	9,0	23,5
Сонечко	10,4	373,4	116,5	255,8	35,9	11,2	24,6
Фаворитка	10,8	382,3	118,8	272,2	35,4	11,0	25,2
Хуртовина	8,8	279,8	86,2	201,5	31,8	9,8	22,9
Ласуня	9,3	293,9	89,3	216,7	31,6	9,6	23,3
Лінія 418	8,8	291,3	87,1	216,5	33,1	9,9	24,6
Середнє	9,5	312,8	96,3	230,6	32,9	10,1	24,3

Сорт	Врожайність, т/га	Надходження з ґрунту кг/га			На 1 тону зерна, кг		
		N	P	K	N	P	K
Південна експозиція							
Подолянка	7,2	222,5	66,2	172,8	30,9	9,2	24
Колос Миронівщини	7,1	244,9	72,4	181,1	34,5	10,2	25,5
Калинова	7,5	255,8	77,3	188,3	34,1	10,3	25,1
Волошкова	7,8	241,8	70,2	177,5	31,0	9,0	22,8
Сонечко	6,9	242,2	73,1	169,1	35,1	10,6	24,5
Фаворитка	6,4	225,3	66,6	161,9	35,2	10,4	25,3
Хуртовина	7	220,5	67,9	161,0	31,5	9,7	23
Ласуня	7,1	215,8	66,0	168,3	30,4	9,3	23,7
Лінія 418	6,9	218,0	64,86	168,4	31,6	9,4	24,4
Середнє	7,1	231,9	69,4	172,1	32,7	9,8	24,3

Оцінюючи середнє поглинання поживних речовин з ґрунту, ми можемо зробити висновок про спільний вплив на цей параметр, як з боку експозиції схилу, так і сортових особливостей (таблиця 3.2). Можна констатувати більше використання елементів поживних речовин на схилі південної експозиції озимої пшениці. Тобто в більш жорстких умовах ми можемо розраховувати на деяке збільшення можливостей пшениці у використанні речовин з ґрунту, але. Як ми знову бачимо, ефективність більш продуктивних сортів нижча щодо використання азоту, але не завжди по фосфору.

Результати загального розрахунку мікроелементів наведені в таблицях 3.3 та 3.4. Таким чином, ми бачимо, що зерно пшениці містить більше мікроелементів, ніж солома. У той же час свинцю та нікелю було більше в зразках соломки. Це один із природних механізмів для уникнення концентрації важких металів у репродуктивних органах рослин. Ми не спостерігали статистично достовірний вплив рельєфу на мікроелементи та вміст важких металів. Дані були суперечливими.

**Коефіцієнти використання поживних речовин з ґрунту  
в різних умовах рельєфу, %**

Сорт	Плакор			Схил північної експозиції			Схил південної експозиції		
	N	P	K	N	P	K	N	P	K
Поділька	62,9	57,0	17,0	69,1	89,5	20,3	74,7	87,9	23,0
Колос Миронівщини	54,5	55,9	16,1	60,5	78,6	17,9	62,3	72,0	18,4
Калинова	60,4	54,9	16,1	67,5	91,0	17,9	68,0	81,9	19,0
Волошкова	62,0	46,1	14,2	66,7	78,4	17,4	75,8	88,4	20,5
Сонечко	54,2	51,5	16,9	62,7	70,6	17,9	60,5	74,0	20,3
Фаворитка	53,0	48,2	15,1	62,1	75,6	17,7	61,8	70,0	21,4
Хуртовина	59,7	54,4	15,2	66,2	86,3	17,3	65,6	84,1	22,7
Ласуня	59,5	52,9	14,9	66,0	82,3	17,2	64,9	80,5	21,7
Лінія 418	58,5	51,8	16,0	65,1	79,1	17,1	62,7	76,2	21,5
Середнє	58,3	52,5	15,7	65,1	81,3	17,9	66,3	79,4	20,9

З іншого боку, ми повинні розглянути зменшення деяких мікроелементів (Zn, Mn, Fe) у солоні на схилах та плакорі. Коли ми визначили поглинання мікроелементів із ґрунту (таблиця 3.4) з врожаєм озимої пшениці, ми помітили, що значна кількість заліза (2 016,6–6 659,9 г/га), цинку (1 036,7–1 395,3 г/га), марганцю (1 170,2–2 555,0 г/га) виноситься із зерном озимої пшениці і витрачається з поля з дуже широкими межами варіації в різних умовах.

Поглинання міді становило 256,6–433,2 г/га, свинця 201,9–265,0 г/га, нікелю 141,9–346,9 г/га. Втрати мікроелементів на схилах південної експозиції були значно меншими, ніж на плакорах і на схилі північної експозиції, але максимум майже завжди припадав на плакор на відміну від макроелементів.

Одним із головних напрямів у поліпшенні зернових культур є покращення якості зерна, яка визначається вмістом білків, сирої клейковини та тісно пов'язана з такими ознаками, як продуктивність, тривалість вегетаційного періоду, стійкість до хвороб і шкідників [211, 215]. Останнім часом попит на продовольчу пшеницю у світі зростає.

Таблиця 3.3

**Кількість мікроелементів та важких металів у зерні та соломі пшениці озимої в різних умовах рельєфу мг/кг**

Рельєф	Zn	Mn	Cu	Pb	Ni	Fe
<b>Зерно</b>						
Плакор	22,1	22,2	3,8	2,1	3,0	43,1
Схил північної експозиції	20,6	28,3	4,8	2,1	1,4	41,3
Схил південної експозиції	23,9	23,4	4,1	2,1	2,4	31,2
<b>Солома</b>						
Плакор	4,2	17,3	3,2	2,8	3,1	72,0
Схил північної експозиції	2,7	15,3	2,7	2,7	1,8	19,1
Схил південної експозиції	1,8	5,3	2,3	2,5	1,0	16,1

Таблиця 3.4

**Наявність мікроелементів та важких металів в різних умовах, г/га**

Рельєф	Fe	Zn	Mn	Cu	Ni	Pb
Плакор	6 659,9	1 395,3	2 555,0	433,2	346,9	265,0
Схил північної експозиції	3 438,2	1 293,3	1 549,9	388,0	187,1	292,3
Схил південної експозиції	2 016,6	1 036,7	1 170,2	256,6	141,9	201,9
Середня	4 038,2	1 241,7	1 758,4	359,3	225,4	253,1
Cv, %	58,9	14,9	40,7	25,5	47,8	18,3

В Україні виробляють лише 10–12 % продовольчої пшениці, решта – кормова. Підвищення виробництва високоякісної пшениці – завдання державного рівня. Якість зерна пшениці є однією з найскладніших генетично обумовлених селекційних ознак, які досліджують учені багатьох країн світу [2, 201]. Підвищення вмісту та якості білку,

хлібопекарських властивостей борошна безпосередньо залежить від вмісту гліадинів та глютенінів, що безпосередньо відповідають за реологічні властивості тіста та якість хлібопекарської продукції. Значення має не лише відносний вміст цих білкових компонентів, але й співвідношення серед запасних білків зерна [111, 209, 379].

Для правильного формування білкового комплексу необхідна наявність в ґрунті азоту та сірки, що сильно впливає на якісні та кількісні характеристики. Азотне живлення впливає швидкість і тривалість накопичення білка і, таким чином, збільшує частку S-бідних апасних білків зерна у зрілому зерні [437]. З цієї причини одним з пріоритетів для озимої пшениці є збільшення врожайності зерна зі зниженням вимог до добрив, особливо азоту. Існує сильна негативна кореляція між показниками врожайності зерна та концентрацією білка зерна, тому збільшення врожайності зерна зазвичай негативно впливає на вміст білка зерна, а отже, на якість зерна [251, 281, 392].

Найважливішим показником якості зерна є хлібопекарські властивості виготовленого з нього борошна. Провідна роль у визначенні хлібопекарської якості борошна належить білкам, вміст яких у зерні пшениці залежить від сорту та умов вирощування культури і становить у середньому 9,0–15,0 %. Серед білків пшениці розрізняють альбуміни, глобуліни, гліадини, глютеніни залежно від їх здатності розчинятись у воді, сольових розчинах, спирті та лугах. До альбумінів і глобулінів входять ферменти, структурні білки, білки клітинних стінок і мембран, клітинних органел тощо. Гліадини і глютеніни належать до класу запасних або клейковинних білків. Вміст альбумінів і глобулінів становить 15–20, гліадинів – 40–50, глютенінів – 35–40 % загального вмісту білка [409, 431]. Близько 80–85 % загального вмісту білка в зерні – це білки клейковини. Гліадини впливають на такі важливі якості тіста, як в'язкість і розтяжність, глютеніни – на еластичність і пружність [130, 152, 402].

Запасні білки з ферментативною функцією визначають якість та генетично обумовлений рівень хлібопекарських і технологічних властивостей пшеничного борошна. Для фракціонування білків використовують електрофоретичні методи, за допомогою яких виявлено надзвичайно високу біохімічну гетерогенність білків пшениці. Аналізом електрофоретичного складу гліадинів і глютенінів показано, що основою генетичного різноманіття сортів пшениці є явище множинного алелізму генних локусів, які контролюють біосинтез цих клейковин-



них білків [225, 392]. Біохімічним аналізом фракцію гліадинів було, w, j. Гени, що їх кодують, локалізовані в  $\beta$ ,  $\alpha$  поділено на 4 субфракції коротких плечах хромосом гомеологічних груп 1 і 6. Методами двовимірного електрофорезу білки зерна пшениці розділено більш як на 200 окремих субодиниць і поліпептидів [112, 126, 285]. Із використанням анеуплоїдних ліній сорту Чайніз Спринг доведено, що фракція високомолекулярних глютенінів, яка найбільшою мірою визначає якість зерна, контролюється генами, локалізованими в довгих плечах, а низькомолекулярних — у коротких плечах хромосом гомологічної групи 1 [275, 439].

Високі хлібопекарські якості пшениці визначаються вмістом окремих компонентів глютенінів. Початок формування однакових компонентів у різних сортів пшениці різний. Через 20 діб після запилення починається стрімке накопичення глютенінів, яке досягає піку на 28–31-шу добу після запилення, причому накопичення високомолекулярних глютенінів суттєво впередує накопичення гліадинів [214, 334, 377].

Високий вміст білка виявлено в зернах чотирьох сортів Колос Миронівщини, Фаворитка, Сонечко, Ласуня. Ми не можемо виявити значної різниці між умовами вирощування і повинні зробити висновок, що ця ознака залежить тільки від генотипу сорту, а не від умов вирощування в наших дослідженнях. Усі сорти мали хороший вміст білку за будь-яких умов (і хорошу якість білку). Сорт Ласуня відзначився за ознака вмісту гліадинів та глютенінів та сорти Сонечко та Фаворитка за вмістом глютенів. Як ми бачимо, вони показують хороший загальний вміст білку та їх компонентів при будь-яких умовах, це теж не залежить від агроекологічних умов в нашому дослідженні.

Дослідження на продуктивності та якості зерна пшениці озимої, як правило, обмежуються, кількома видами агроценозів та обмеженою кількістю сортів (без будь-якої класифікації сортів за особливими вимогами до реалізації потенційної продуктивності). Тут представлено різноманіття семи важливими показниками продуктивності та якості зерна пшениці (вміст білка та основних білкових компонентів), що пов'язане зі зміною умов, зумовлено, як різноманітністю сучасних українських сортів, їх екоадаптивністю так і типами агроценозів.

**Вміст білку та білкових компонентів в зерні пшениці залежно від рельєфу та сорту, %**

Сорт	Плакор			Схил північної експозиції			Схил південної експозиції		
	Білок	Гліадин	Глютенін	Білок	Гліадин	Глютенін	Білок	Гліадин	Глютенін
Подолянка	13,5	0,024	0,61	13,7	0,020	0,62	13,8	0,021	0,63
Колос Миронівщини	14,4	0,021	0,64	14,3	0,020	0,63	14,3	0,022	0,64
Калинова	14,0	0,023	0,67	14,0	0,024	0,66	14,1	0,022	0,66
Волошкова	13,8	0,022	0,67	14,0	0,023	0,68	13,9	0,022	0,67
Сонечко	14,6	0,028	0,78	14,5	0,028	0,77	14,5	0,027	0,77
Фаворитка	14,5	0,030	0,71	14,5	0,031	0,73	14,3	0,029	0,72
Хуртовина	13,8	0,023	0,57	13,9	0,024	0,56	13,7	0,025	0,57
Ласуня	14,7	0,032	0,77	14,6	0,031	0,76	14,5	0,030	0,77
Лінія 418	14,0	0,025	0,71	14,0	0,022	0,72	13,9	0,024	0,70
Середнє	14,12	0,03	0,68	14,17	0,02	0,68	14,10	0,02	0,68
Cv, %	2,8	15,0	10,2	2,2	17,2	10,3	2,1	13,4	9,7

Подальші дослідження необхідні проводити для забезпечення оцінки за більшою кількістю типів агроecosystem та різними кліматичними умовами з більш широким числом сортів, які охоплювали б всі напрями селекційної практики. Одним з найважливіших моментів подальшого вивчення є також визначення вмісту сірки в ґрунті для різних рельєфів, оскільки наявність сірки в ґрунті сильно впливає на запасні білки зерна (гліадини та глютеніни в наших дослідженнях) у складі зерна озимої пшениці. Широка фенотипова мінливість для більшості досліджуваних сільськогосподарсько-цінних ознак свідчить про велику різноманітність сортів та взаємодії генотипа з середовищем, взаємовпливу агроecological умов та особливостей генотипу.

Таким чином, наші дослідження підтвердили виявлення зв'язку між концентрацією поживних речовин у рослинах, їх виносом з ґрунту та особливостями агроecosystem, генотипом сортів та межами

адаптації. Озима пшениця є посередньою культурою за своїми вимогами до умов росту. Як правило, північна експозиція дає озимій пшениці більш сприятливі умови для росту та розвитку. Для вирощування в цих умовах за високою зерною продуктивності рекомендовані сорти Колос Миронівщини, Сонечко, Фаворитка, Калинова, за вмістом та якістю білка Сонечко, Ласуня, Колос Мироніщини, Калинова (за будь-яких умов). Тільки сорт Ласуня відзначився стабільним гарним вмістом обох білкових компонентів за будь-яких умов. Усі генотипи по врожайності залежать від умов вирощування на високому рівні, проте вміст і склад білка залежить тільки від генотипу. Широку варіативність для агрономічно-важливих ознак у сучасних українських сортах озимої пшениці можна знайти в різних реакціях на вплив умов навколишнього середовища, що показує необхідність проведення таких досліджень для поліпшення деяких компонентів сортових агротехнологій для різних умов рельєфу, які досі не враховуються. Інтенсивні різновиди більш енергетично доцільні в оптимальних умовах вирощування ніж екстенсивні.

Ми встановили, що зерно пшениці містять більше мікроелементів, ніж солома. У той же час свинцю та нікелю було більше в зразках соломи. Таким чином, рослина озимої пшениці має можливості для уникнення важких металів у процесі формування зерна. Вплив зміни агроєкологічних умов на мікроелементи та вміст важких металів у зерні озимої пшениці та соломи не є значним, а от наявність різко варіює. Це показує, що в наших умовах мікроедементи не були лімітуючими факторами, їх вистачало при будь-яких умовах.

Таким чином ми встановили, що північна експозиція дає озимій пшениці більш сприятливі умови для формування стабільної високопродуктивної агроєкосистеми пшениці озимої. Для вирощування в цих умовах за високою зерною продуктивності рекомендовані сорти Колос Миронівщини, Фаворитка, Сонечко, Калинова, але вони мають значно вужчі межі адаптаційних реакцій. Тільки сорт Ласуня відзначився стабільним гарним вмістом обох білкових компонентів за будь-яких умов.

Врожайність залежить з високим рівнем достовірності від умов рельєфу та сорту, вміст білку та гліадинів, глютенінів – від сорту. Рослини озимої пшениці при рості та розвитку нагромаджують важкі метали у стебловій частини, в той же час транспортуючи мікроелементи до зерна.

## **Вплив гамма-променів на показники росту та розвитку рослин у першому поколінні**

Як відомо, вплив гамма-променів на ріст та розвиток рослин зазвичай негативний та виражається у пригніченні нормальних процесів життєдіяльності, сповільнення темпів розвитку, більш пізньому настанні фаз розвитку у порівнянні з контролем (іноді до 7–10 днів за окремими фазами), зниження схожості, виживання рослин, фертильності, прояв різних морфозів. Можлива навіть наявність невеликої кількості домінантних мутацій, але у пшениці озимої через складний геном та багатократне дублювання генетичного контролю окремих ознак частота таких мутацій незначна (або вони зовсім відсутні). Навіть незначна однократно дія мутагенними чинниками на насіння суттєво корегує продуктивність та життєздатність рослинного організму [27; 36, 76, 459].

Загалом це явище отримало назву мутагенної депресії. Є досить значна кількість показників, за якими можна визначити її ступінь, але найбільш широко вживаними є схожість та виживання (особливо для озимих культур), стерильність – фертильність пилку, вага 10-денних проростків, показники структури врожайності, загальна біологічна та господарська продуктивність рослин. Ці параметри частково дублюються, а окремі показники в залежності від об'єкту мутагенної дії та особливостей росту, варіативності ознаки не є надійними для повної оцінки [29, 357].

Ступінь мутагенної депресії безпосередньо залежить, по-перше, від об'єкту дії та його фізіологічного стану. Так, при використанні в якості об'єкту сухого насіння ушкоджувальна дія найнижча, а при використанні замоченого, пророслого насіння, пилку – більш висока. На це треба зважати при виборі дози опромінення. По-друге, від природи мутагену – гамма-радіація, як і більшість фізичних чинників, за своїми наслідками відноситься до мутагенних факторів з високими ступенем мутагенної депресії – з цього суттєве значення й природи

мутагенного чинника [21, 359]. В наших дослідженнях гамма-промені завжди призводили до найбільш поганих наслідків за всіма показниками.

Мутагенна дія в  $M_1$  у фенотипі проявляється перш за все у зниженні життєздатності, фертильності, різних морфологічних та фізіологічних ушкодженнях. Як правило, фізіологічні пошкодження викликають загибель рослини і фактично визначають практичні обмеження величини доз мутагенів. Вплив дози мутагену визначається за життєздатністю рослин  $M_1$  в польових умовах. Вважається, що добір химерних форм  $M_1$  суттєво збільшує в  $M_2$  частоту мутацій [177, 405, 459], але до сьогоднішнього часу не вдалося це визначити остаточно, до того ж такі форми дають обмежену кількість матеріалу для подальшої роботи. Кількість морфозів може досягати значної величини лише при високих дозах гама-опромінення, при дозах 100–150 Гр. ми не спостерігали суттєвої кількості ушкоджених форм [68].

При обробці насіння пшениці мутагени впливають в першу чергу на ті ознаки, які починають формуватися в момент обробки. Особливо це проявляється на показниках схожості та виживання, росту та розвитку, елементах структури продуктивності рослин  $M_1$ . В залежності від дози, мутагени можуть виявляти депресивну або стимулюючу дію на процеси росту та розвитку у рослин  $M_1$ . У більшості випадків мутагени проявляють депресивну дію на ці показники, особливо при високих концентраціях [136, 137].

Дослідження  $M_1$  сортів є актуальними, оскільки саме депресія в  $M_1$  визначає кількість отриманого матеріалу для вивчення змін в наступних поколіннях, ідентифікує дію мутагену, пов'язана з частотою та спектром мутацій в наступних поколіннях та дає можливість добору домінантних мутацій [5, 8, 11, 23].

Вивчення впливу мутагенних чинників в  $M_1$  є надзвичайно необхідним. По-перше, для ідентифікації факту мутагенної дії, по-друге, для класифікації доз, по-третє, саме в першому поколінні закладаються основні спрямування для мутаційних процесів, які будуть проявлятися в наступних поколіннях. Тобто частоту та спектр мутацій в наступних поколіннях можна прогнозувати за досліджуваними в  $M_1$  ефектами [156, 157].

Є дані про результативність добору на ранньостиглість, що почався з  $M_1$  [324]. Але при проведенні наших досліджень це положення не підтвердилось [101, 102, 105, 107].

Існують дві методики класифікації дослідного матеріалу в  $M_1$  – перша поділяє дослідний матеріал на чотири групи – високе виживання рослин і висока фертильність, високе виживання і низька фертильність, погане виживання і низька стерильність, погане виживання і висока стерильність [272, 312]; друга, яка використовувалась для визначення ефективності мутагенних чинників в індукуванні макрота мутацій, – на три типи за стерильністю та розміром пилку – тип 1 (виявляє тільки стерильність пилку), тип 2 (варіативність тільки за розміром пилку), тип 3 (проявляє як стерильність пилку, так і варіативність його розмірів) [324]. У наших дослідах матеріал класифіковано за виживанням за дозами [196, 324].

Проблема зняття депресивних наслідків дії мутагенів при збереженні мутабільності організму на тому ж рівні є досить актуальною [272, 312], до того ж деякі дослідники вважають, що нема прямої залежності між депресією рослин в  $M_1$  та мутаційною мінливістю в наступних поколіннях [414]. Є два напрямки досліджень: пошук нових мутагенів (лазер, опромінення іонами азоту вуглецю, використання умов космічного простору), що викликають той самий рівень мінливості при суттєво нижчому рівні депресії [272, 312], або використання сенсibiliзуючих речовин, що знижують шкідливу дію мутагенів [196, 272]. Але при використанні таких речовин досить часто наслідком є небажане зниження частоти мутацій.

Результати по дослідженню росту та розвитку рослин в  $M_1$  представлені в табл. 4.1. Норма висіву в усіх варіантів була однакова (1000 шт.). При дії гамма-променів відбувалося зниження схожості та виживання, що коригувало в більшості випадків з підвищенням дози опромінення, але у деяких сортів (Колос Миронівщини, Сонечко, Хуртовина) дози 150 та 200 Гр. за наслідками майже не відрізняються. У інших сортів спостерігається пряма залежність між підвищенням дози та зниженням схожості та виживання з більш високим ступенем кореляції. Загалом коефіцієнт кореляції становив – 0,88. За цими показниками вищий рівень депресії завжди викликала доза 250 Гр. Для більшості сортів доза 200 Гр. вже була на рівні напівлетальної, для сорту Сонечко доза 250 Гр. виявилася критичною. За впливом гамма-променів можна зробити наступний висновок – рівень депресії для сорту Волошкава при дії гамма-променів був аномально низьким, для цього сорту ці показники були майже однакові при дії доз 200 та 250 Гр. Сорт Сонечко показав високу вразливість до дії цього мутагенного чинника. Усі інші сорти реагували майже однаково.

Схожість та виживання M<sub>1</sub> рослин, що отримали мутагенну дію

Варіант	Схожість, шт.	Схожість, %	При відновленні вегетації, шт.	При відновленні вегетації, %.
Колос Миронівщини, вода	980±11	98±0,57	910±15	91±0,93
Колос Миронівщини, 100 Гр	666±14	66±0,76*	619±16	62±1,01*
Колос Миронівщини, 150 Гр	692±17	69±1,09*	660±17	66±1,13*
Колос Миронівщини, 200 Гр.	588±17	58±1,48*	542±14	54±1,71*
Колос Миронівщини, 250 Гр.	390±17	38±1,26*	352±14	36±1,34*
Калинова, вода	940±15	94±0,94	940±16	94±0,98
Калинова, 100 Гр	752±16	75±1,07*	552±17	55±1,11*
Калинова, 150 Гр	714±17	71±1,15*	714±17	71±1,18*
Калинова, 200 Гр.	470±17	47±1,24*	370±17	37±1,43*
Калинова, 250 Гр.	376±14	37±0,83*	367±17	37±1,10*
Волошкова, вода	920±11	92±0,57	920±15	92±0,93
Волошкова, 100 Гр	736±14	74±0,76*	736±16	74±1,01*
Волошкова, 150 Гр	644±17	64±1,09*	634±17	63±1,13*
Волошкова, 200 Гр.	544±17	55±1,26*	532±14	53±1,34*
Волошкова, 250 Гр.	552±17	55±1,48	539±14	54±1,71
Сонечко, вода	940±15	94±0,94	940±16	94±0,98
Сонечко, 100 Гр	658±11	65±0,57*	658±15	66±0,93*
Сонечко, 150 Гр	432±11	43±0,57*	432±15	43±0,93*
Сонечко, 200 Гр.	310±17	31±1,14*	292±14	29±1,72*
Сонечко, 250 Гр.	56±16	5,6±1,07*	37±17	4,0±1,39*
Фаворитка, вода	980±11	98±0,57	910±15	91±0,93
Фаворитка, 100 Гр	823±14	82±0,76*	764±16	76±1,01*
Фаворитка, 150 Гр	588±17	58±1,09*	546±17	55±1,13*
Фаворитка, 200 Гр.	490±17	49±1,26*	455±14	46±1,34*

Варіант	Схожість, шт.	Схожість, %	При відновлені вегетації, шт.	При відновлені вегетації, %.
Фаворитка, 250 Гр.	392±17	39±1,48*	364±14	36±1,71*
Хуртовина, вода	920±15	92±0,94	840±16	84±0,98
Хуртовина, 100 Гр	736±16	73±1,07*	672±17	67±1,11*
Хуртовина, 150 Гр	526±17	52±1,15*	480±17	48±1,18*
Хуртовина, 200 Гр.	552±14	55±0,83*	504±17	50±1,10*
Хуртовина, 250 Гр.	368±17	36±1,24*	336±17	34±1,43*
Ласуня, вода	980±11	98±0,57	940±15	94±0,93
Ласуня, 100 Гр	543±14	54±0,76*	521±16	52±1,01*
Ласуня, 150 Гр	484±17	48±1,09*	464±17	46±1,13*
Ласуня, 200 Гр.	427±17	42±1,26*	410±14	41±1,34*
Ласуня, 250 Гр.	373±17	37±1,48*	357±14	36±1,71*
Лінія 418, вода	930±15	93±0,94	918±16	92±0,98
Лінія 418, 100 Гр	742±16	74±1,07*	673±17	67±1,11*
Лінія 418, 150 Гр	704±17	70±1,15*	548±17	55±1,18*
Лінія 418, 200 Гр.	475±17	48±1,24*	362±17	36±1,43*
Лінія 418, 250 Гр.	386±14	39±0,83*	347±17	35±1,10

\*Різниця статистично достовірна при  $P_{0,05}$

У показника «фертильність пилку» (рис. 4.1) (представлений у таблиці 4.2) кореляція між дозою гамма-променів та падінням фертильності на рівні – 0,93, тобто при підвищенні дози фертильність лінійно падала.



Рівень фертильності у M<sub>1</sub> рослин, що отримали мутагенну дію

Варіант	Колос Миронівщини	Калинова	Волошкова	Сонечко	Фаворитка	Хуртовина	Ласуня	лінія 418
Контроль, вода	93,1	95,0	89,7	96,7	95,7	98,6	96,8	93,0
Гамма-промені, 100 Гр.	82,9*	91,2*	81,3*	84,5*	79,9*	82,3*	84,8*	89,1*
Гамма-промені, 150 Гр.	74,6*	82,7*	74,5*	70,9*	64,7*	67,8*	71,2*	81,6*
Гамма-промені, 200 Гр.	69,8*	71,2*	69,2*	64,5*	50,7*	59,9*	61,3*	73,4*
Гамма-промені, 250 Гр.	52,5*	64,6*	61,6*	42,3*	42,5*	47,9*	43,8*	66,1*

\*Різниця статистично достовірна при  $P_{0,05}$

Треба відзначити, що за цими показниками найбільше постраждали сорти, що були отримані при використанні гамма-променів (Хуртовина, Фаворитка, Ласуня), а також сорт Сонечко. Лише у цих сортів спостерігається критичне падіння фертильності пилку при дозі 250 Гр. Але у випадку сорту Сонечко це можна пояснити загальною низькою стійкістю сорту до цього фактора, що не спостерігається у трьох інших сортів. Чоловіча стерильність буде низькою у сортів Калинова, Волошкова та лінії 418. Причому у сорту Волошкова ця більш висока стійкість спостерігалась лише при дії критичної дози, Калинова та лінія 418 демонстрували високу стійкість при дії будь-якої дози. У сорту Сонечка більш висока стерильність спостерігалась лише при дії 250 Гр. Рівень стерильності при дії інших доз суттєво від інших сортів не відрізняється.

Щодо показників структури врожаю та як вони змінювались за проявом мутагенної депресії в залежності від дози – в жодному випадку не спостерігалось стимулюючого ефекту, показник був або на рівні контролю, або істотно знижувався.

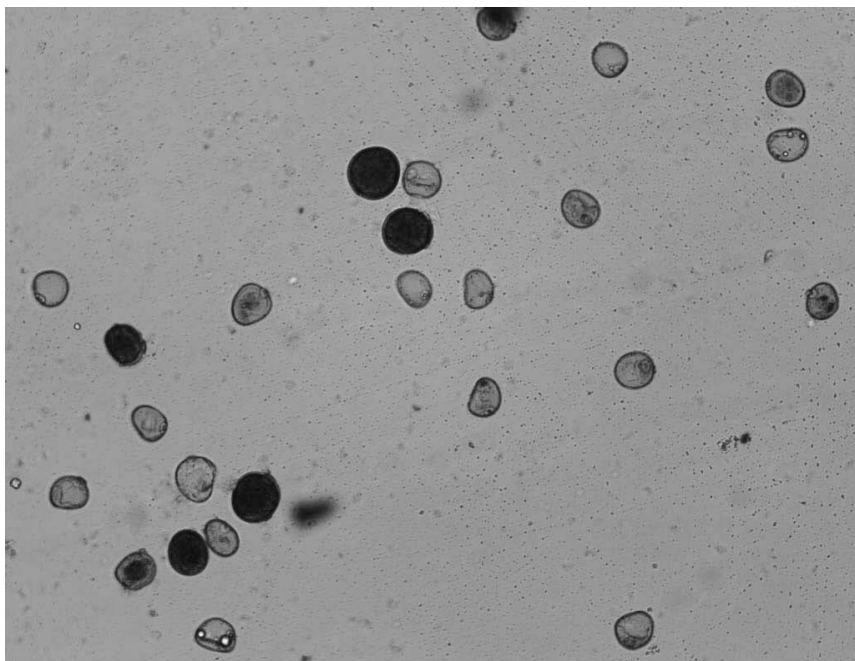


Рис. 4.1. Стерильність пилку під дією гамма-променів, сорт Ласуны 200 Гр.

Структура врожайності досліджена за 9 стандартними показниками, представленими в таблиці 4.3. Показники загальна куцистість, продуктивна куцистість, довжина головного колосу, кількість колосків з колосу як правило не знижувались із статистичною достовірністю при зміні дози. Звичайно, мутагенна депресія вплинула й на них та значення будь-якого з цих показників при дії критичної або напівлетальної дози значно відрізнялась від контролю, при цьому потрібно орієнтуватися на ознаки, які змінюються з кожної змінної дози, між тим як за цими ознаками дози 100 та 150 Гр., 150 та 200 Гр. не будуть відрізнятися одне від одного.

Ознаки кількості зерна з колосу та вага зерна з рослини як правило непогано змінювались при дії напівлегальних та критичних доз (200–250 Гр.), але вплив депресії досить часто не був достатньо значимим на рівні помірних доз 100 та 150 Гр. Ці ознаки при дії 100 Гр. майже

завжди не відрізнялися від контролю, а, частково, дія 100 Гр. від впливу на ці ознаки 150 Гр.

За інформативністю з варіювання щодо поступової зміни ознаки при зростанні дози мутагену, можна виділити за дискримінантним аналізом (табл. 4.4) такі показники як висота рослини, вага зерна з головного колосу, маса тисячі зерен. Менш інформативні показники: кількість зерна з головного колосу, вага зерна з рослини. Інші ознаки мало варіативні та зміни за ними відбуваються лише при використанні критичних доз, або не відбуваються зовсім.

Показник висота рослин корелює з показником доза із значенням -0,89, тобто спостерігається висока зворотна кореляція. Цей показник досить чітко варіює, зменшуючись при зростанні дози, хоча іноді різниця між показниками при поступовому зниженні не ймовірна, але все одно відбувається поступове зниження. Ми не спостерігали жодної специфіки при аналізі цієї ознаки крім як у сорту Сонечко – депресія там виявляється у найвищому ступені.

Показник вага зерна з головного колосу більш інформативний, вага знижується із статистичною достовірністю з кожним зростанням дози. Спостерігається та ж сама картина за сортовою специфікою, що й в попередньому випадку. Знов виділився лише сорт Сонечко за найвищим ступенем депресії. Коефіцієнт кореляції -0,92.

Показник маса тисячі зерен найкращий за інформативністю, депресії з кожною окремою дозою можна виявити навіть у більш чіткій мірі, ніж у попереднього показника, але в цьому випадку сорт Сонечко не є найгіршим. Коефіцієнт кореляції -0,96.

За результатами двофакторного дисперсійного аналізу доведено, що з мав місце вплив фактора доза мутагену ( $F=201,30$ ;  $F_{\text{критичне}}=4,04$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ) на ознаки структури  $M_1$  сортів – висота рослин, кількість зерен з головного колосу, вага зерна з колосу, вага зерен з рослини, маса тисячі зерен.

За результатами аналізу за фактором генотип сорту він вплинув ( $F=79,81$ ;  $F_{\text{критичне}}=4,04$ ;  $p\text{-level } 0,02$ ) на наступні показники – висота рослин, вага зерна з колосу, вага зерен з рослини, маса тисячі зерен.

Отже, на депресію сорту доза мутагену впливає більше, ніж генотип сорту, показник висота рослини чітко демонструє мутагенну депресію. Як показники мутагенної дії варто використовувати висоту рослин, масу зерна з рослини, масу тисячі зерен.

Основні показники структури врожайності М<sub>1</sub> соргів

Варіант	Висота, см	Загальна кущистість	Продуктивна кущистість	Довжина головної колосу, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головної колосу, шт.	Вага зерна з головної колосу, г	Вага зерна з росянки, г	МТЗ, г
Колос Миронівщини, вода	88,1±2,4	4,7±0,3	3,4±0,2	8,6±0,8	17,4±2,1	28,0±2,0	2,0±0,2	4,7±1,0	43,7±0,9
Колос Миронівщини, 100 Гр	84,7±1,4*	4,6±0,4	3,2±0,3	8,4±1,2	16,9±1,7	29,0±3,2	1,8±0,3	4,2±1,0	40,0±1,1*
Колос Миронівщини, 150 Гр	82,1±1,6*	4,7±0,7	3,2±0,2	8,7±1,1	17,0±1,2	29,0±2,1	1,4±0,1*	3,6±0,8*	37,0±1,1*
Колос Миронівщини, 200 Гр.	76,7±1,7*	4,2±0,5	2,5±0,4	8,2±0,9	15,3±1,8	16,0±2,3*	0,9±0,2*	2,2±0,7*	29,0±0,5*
Колос Миронівщини, 250 Гр.	75,2±1,2*	4,0±0,2	2,4±0,3	8,0±0,7	15,5±1,4	14,0±4,3*	0,7±0,2*	1,5±0,6*	27,0±0,4*
Калинова, вода	88,3±2,1	4,1±0,3	3,9±0,2	9,8±0,3	19,8±2,1	22,0±2,6	1,9±0,1	3,7±0,7	43,7±0,9
Калинова, 100 Гр	84,2±2,3*	3,8±0,2	3,6±0,3	9,8±1,1	19,2±1,5	22,0±3,2	1,4±0,2*	3,2±0,7	40,2±0,8*
Калинова, 150 Гр	80,0±1,7*	3,5±0,4*	3,2±0,4	9,4±1,2	18,8±1,5	24,0±4,5	1,1±0,1*	2,8±0,6*	38,1±1,1*
Калинова, 200 Гр.	72,3±1,5*	2,4±0,5	2,0±0,3	8,0±0,9*	16,1±1,4	14,0±2,1*	0,7±0,1*	1,4±0,8*	32,0±1,1*
Калинова, 250 Гр.	70,2±1,9*	2,2±0,3	2,0±0,4	8,1±0,7*	15,8±1,4*	14,0±1,6*	0,7±0,2*	1,3±1,1*	29,2±0,8*
Волошкава, вода	89,6±1,2	5,4±0,4	4,8±0,2	7,8±0,9	16,8±1,7	26,0±1,7	1,2±0,3	3,7±1,1	49,5±0,4
Волошкава, 150 Гр	81,3±1,4*	5,0±0,3	4,0±0,2	7,9±1,1	15,9±1,0	20,0±3,4*	0,9±0,3*	3,0±0,9	38,0±0,6*
Волошкава, 250 Гр.	71,2±2,8*	3,1±0,5	2,7±0,5	7,6±1,2	14,9±2,2*	14,0±2,3*	0,7±0,3*	2,0±0,3*	32,1±0,5*
Сонечко, вода	89,9±1,4	5,7±0,4	5,0±0,3	8,9±0,4	18,4±1,5	28,0±1,2	1,2±0,3	4,4±0,5	43,4±0,6
Сонечко, 100 Гр	82,1±1,1*	5,1±0,3	4,6±0,4	8,0±0,7	18,0±1,6	22,0±2,3*	1,0±0,3	3,5±0,5	41,1±1,1*

Продовження табл. 4.3

Варіант	Висота, см	Загальна кущистість	Продуктивна кущистість	Довжина головного колосу, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головного колосу, шт.	Вага зерна з головного колосу, г	Вага зерна з рослин, г	МТЗ, г
Сонечко, 150 Гр	79,0±0,9*	5,0±0,4	4,0±0,5	8,2±0,7	18,0±1,4	20,0±2,2*	0,7±0,3*	3,1±0,5*	38,9±1,2*
Сонечко, 200 Гр.	73,0±2,2*	3,0±0,2	3,0±0,2	7,7±0,8	16,9±1,3	17,0±1,7*	0,6±0,1*	2,1±0,6*	32,2±0,8*
Сонечко, 250 Гр.	68,2±3,4*	3,2±0,2	2,6±0,3	5,6±1,2*	10,3±1,3*	11,0±1,8*	0,4±0,3*	1,0±0,4*	27,1±0,9*
Фаворитка, вода	84,7±0,9	3,9±0,4	3,3±0,3	8,1±0,6	18,6±1,9	22,0±1,9	1,1±0,2	3,9±0,7	43,4±0,9
Фаворитка, 100 Гр	80,3±1,1*	3,7±0,3	3,2±0,3	8,0±0,4	18,0±1,2	20,0±2,0	0,9±0,2*	3,0±0,7*	40,9±1,1*
Фаворитка, 150 Гр	78,2±0,7*	3,2±0,3	3,0±0,4	8,0±0,7	18,2±1,0	20,0±3,2	0,8±0,2*	2,8±0,3*	39,1±1,2*
Фаворитка, 200 Гр.	75,3±1,3*	2,2±0,3	2,0±0,3	6,5±0,6*	16,0±0,9	15,0±2,0*	0,6±0,3*	2,0±0,8*	36,4±1,4*
Фаворитка, 250 Гр.	75,6±1,2*	1,8±0,2	1,5±0,3	6,5±0,8*	16,0±0,9	13,0±1,9*	0,4±0,1*	0,7±0,9*	34,2±0,9*
Хуртовина, вода	86,0±0,8	5,3±0,4	4,3±0,4	7,2±0,7	14,7±1,2	25,0±1,9	1,1±0,2	4,2±0,3	44,1±0,6
Хуртовина, 100 Гр	84,1±1,4	5,2±0,3	4,1±0,2	7,0±0,8	15,2±1,4	22,0±1,6*	0,9±0,1*	3,4±0,9*	42,0±0,8*
Хуртовина, 150 Гр	80,9±1,1*	4,4±0,3	4,1±0,3	7,0±1,2	15,0±1,5	20,0±2,1*	0,9±0,2*	3,1±1,2*	39,9±0,9*
Хуртовина, 250 Гр.	76,5±2,1*	2,9±0,3	2,0±0,3	6,5±1,3	13,5±1,3	14,0±1,6*	0,5±0,3*	1,1±0,5*	32,2±1,1*
Ласуна, вода	78,6±0,9	4,8±0,4	4,6±0,4	8,6±0,9	19,6±1,7	29,0±2,2	1,2±0,2	4,5±0,9	45,1±0,7
Ласуна, 100 Гр	77,1±1,3	4,5±0,5	4,2±0,3	8,4±1,2	19,2±1,7	25,0±1,2*	1,0±0,1*	3,7±1,2	40,8±0,8*
Ласуна, 150 Гр	76,0±1,1*	4,1±0,3	3,4±0,3	8,4±0,8	19,2±1,0	26,0±1,2*	1,1±0,1*	3,4±1,0*	38,2±0,7*
Ласуна, 200 Гр.	74,0±1,0*	3,2±0,4	2,9±0,4	7,0±0,7*	17,0±1,5*	20,0±3,2*	0,8±0,2*	2,6±0,6*	36,1±1,1*
Ласуна, 250 Гр.	73,2±2,4*	2,7±0,2	2,2±0,3	6,5±0,4*	16,5±0,9*	13,0±3,4*	0,5±0,2*	1,3±0,7*	34,9±0,6*

Закінчення табл. 4.3

Варіант	Висота, см	Загальна кущистість	Продуктивна кущистість	Довжина головної кущисті, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головної кущисті, шт.	Вага зерна з головної кущисті, г	Вага зростає, г	МТЗ, г
Лінія 418, вода	78,3±2,1	3,1±0,3	3,9±0,2	8,8±0,3	18,8±2,1	20,0±2,6	1,8±0,1	3,4±0,7	40,7±0,9
Лінія 418, 100 Гр	74,2±2,3*	3,8±0,2	3,6±0,3	8,8±1,1	18,2±1,5	20,0±3,2	1,2±0,2*	3,0±0,7	37,2±0,8*
Лінія 418, 150 Гр	70,0±1,7*	3,0±0,4*	3,2±0,4	8,4±1,2	17,8±1,5	21,0±4,5	1,0±0,1*	2,3±0,6*	34,1±1,1*
Лінія 418, 200 Гр.	68,3±1,5*	3,4±0,5	3,0±0,3	7,0±0,9*	17,1±1,4	16,0±2,1*	0,8±0,1*	1,2±0,8*	32,6±1,1*
Лінія 418, 250 Гр.	66,2±1,9*	3,2±0,3	3,0±0,4	7,1±0,7*	16,1±1,2*	16,0±1,6*	0,8±0,2*	1,1±1,1*	29,7±0,8*

\*Різниця з контролем статистично достовірна при  $t_{0,05}$

**Результати дискримінантного аналізу за даними структури врожайності сортів, що отримали мутагенну дію**

Змінні в моделі	Коефіцієнт Уїлкса $\lambda$	F-remove (4,02)	p-level
Висота, см	0,52	9,82	0,00
Загальна кущистість	0,01	0,90	0,61
Продуктивна кущистість	0,02	0,78	0,23
Довжина головного колосу, см	0,01	0,64	0,31
Кількість колосків, шт.	0,02	0,62	0,23
Зерна з головного колосу, шт.	0,19	3,45	0,01
Вага зерна з головного колосу, г	0,29	5,02	0,00
Вага зерна з рослини, г	0,19	3,43	0,01
МТЗ, г	0,49	8,88	0,00

Показник вага зерна з головного колосу більш інформативний, вага знижується із статистичною достовірністю з кожним зростанням дози. Спостерігається та ж сама картина за сортовою специфікою, що й в попередньому випадку. Знов виділився лише сорт Сонечко за найвищим ступенем депресії. Коефіцієнт кореляції -0,92.

Показник маса тисячі зерен найкращий за інформативністю, депресії з кожною окремою дозою можна виявити навіть у більш чіткій мірі, ніж у попереднього показника, але в цьому випадку сорт Сонечко не є найгіршим. Коефіцієнт кореляції -0,96.

За результатами двофакторного дисперсійного аналізу доведено, що з мав місце вплив фактора доза мутагену ( $F= 201,30$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,04$ ; p-level 0,01) на ознаки структури  $M_1$  сортів – висота рослин, кількість зерен з головного колосу, вага зерна з колосу, вага зерен з рослини, маса тисячі зерен.

За результатами аналізу за фактором генотип сорту він вплинув ( $F= 79,81$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,04$ ; p-level 0,02) на наступні показники – висота рослин, вага зерна з колосу, вага зерен з рослини, маса тисячі зерен.

Отже, на депресію сорту доза мутагену впливає більше, ніж генотип сорту, показник висота рослини чітко демонструє мутагенну депресію. Як показники мутагенної дії варто використовувати висоту рослин, масу зерна з рослини, масу тисячі зерен.

При дії гамма-променів також спостерігалися затримки у розвитку рослин (особливо для доз 200–250 Гр., доза 100 Гр. статистично достовірно не впливала). У сортів Хуртовина, Фаворитка, Ласуня фаза колосіння настала на 3-4 дні пізніше, повна стиглість – на 6 днів. У сорту Сонечко при дозі 200 Гр. – на 5 днів, при дозі 250 Гр. – на 8 днів. Фаза повної стиглості відповідно майже на тиждень та декаду. Багато рослин було недорозвинених, з численними морфозами, особливо при дозі 250 Гр. Але більш-менш ймовірні домінантні мутації, що були виділені для цих сортів, не показали успадкування, в той час як для інших сортів вдалося виділити 21 домінантну мутацію.

Сорти, що були створенні при використанні гамма-променів були вразливі до дії цього ж чинника в плані різкого падіння фертильності пилку та високого рівня затримки фаз розвитку. Аномально високий рівень мутагенної депресії показав сорт Сонечко, якого вкрай небажано вирощувати при будь-якій можливості впливу цього чинника.

Отже, найвища депресія за всіма дослідженими ознаками проявилась у сорту Сонечко (єдине виключення – показник структури урожайності «маса тисячі зерен» у сортів Сонечко та Колос Миронівщини на одному рівні).

Найбільш інформативними показниками щодо мутагенної депресії у М<sub>1</sub> поколінні рослин сортів пшениці озимої м'якої були схожість та виживання рослин, фертильність пилку та такі показники структури врожайності як висота рослин, вага зерна з головного колосу, вага тисячі зерен. Усі ці показники з високим рівнем значимості мали зв'язок з показником доза мутагену.

Сорти, що були створенні при використанні гамма-променів, проявили свою специфіку у мутагенній депресії лише за показником фертильності пилку, але цей показник з такими ж значеннями був властивий і для взагалі нестійкого до радіації сорту Сонечко.

Дисперсійний аналіз показав, що перш за все на формування показників структури врожайності впливав фактор доза мутагену, потім генотип вихідного сорту.



## **Вплив хімічних чинників на ріст та розвиток рослин пшениці м'якої озимої в першому поколінні після отримання рекурентної та нерекурентної дії**

Суттєвою відмінністю в дії хімічних мутагенів від фізичних вважається не лише сайт-специфічність (або направленість мутагенної дії лише на спорідненні за будовою ділянки ДНК), але й така характеристика ризику, як частота індукування мутацій в десятки разів вища за фізичні мутагени при тому ж рівні мутагенної депресії. Через цю властивість даний тип хімічних мутагенів отримав назву супермутагенів, які об'єднують шість класів хімічних сполук, що кардинально відрізняються одне від одного як за механізмом дії (обумовленою різною хімічною структурою та реакційною здатністю), так і за наслідками цієї дії (співвідношення в типах індукованих мутацій) [9, 122].

Слід зауважити, що ця специфічність також властива й для фізичних мутагенів, які вважаються мутагенами суцільної дії лише формально, але також переважно (але не виключно) діють на окремі ділянки ДНК, майже не змінюючи інші послідовності. Ділянки ДНК не так вразливі до їх дії, але для них специфічність мутагену проявляється переважно в утворенні індукованих типів хромосомних перебудов (наприклад, для швидких нейтронів характерна індукція делецій) [159]. У світовій практиці вважається, що хімічні мутагени індукують більш широкий спектр мутацій та схожу частоту мутацій при суттєво більш низькій мутагенній депресії [158, 358, 362]. Найпоширенішим типом мутагенів в селекційній практиці є нітрузоалкільні сполуки, переважно, нітрузоалкілсечовини [253].

За дією хімічні мутагени суттєво відрізняються від гамма-променів перш за все більш низьким рівнем викликаного депресії. НЕС в деяких випадках не лише не викликали жодних негативних наслідків (перш за все за параметром структури врожайності «висота рос-

лин»), але й проявили в низьких концентраціях стимулюючий ефект (НЕС, 0,01 %). За депресивними наслідками дія НЕС була набагато менш ушкоджувальною ніж у НМС [93, 96].

Зниження схожості та виживання (табл. 5.1) коригувало в більшості випадків з підвищенням концентрації мутагену, але іноді ця залежність порушувалась. Зокрема, у сорту Хуртовина при дії НЕС 0,01 % схожість та виживання були навіть вищими (незначно) ніж у контролі. У інших сортів спостерігається пряма залежність між підвищенням концентрації і зниженням схожості та виживання. Але частково все ж спостерігається зворотна залежність між підвищенням концентрації та зниженням схожості та виживання (0,7–0,8 в залежності від концентрації) (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

**Основні показники росту та розвитку М<sub>1</sub> рослин при дії нітрузоалкілсечовин**

Варіант	Схожість, шт.	Схожість, %	При відновленні вегетації, шт.	При відновленні вегетації, %
Колос Миронівщини, вода	980	98±0,57	910	91±0,93
Колос Миронівщини, НМС 0,0125%	796	80±1,05*	783	78±1,01*
Колос Миронівщини, НМС 0,025%	660	66±1,01*	652	65±0,87*
Колос Миронівщини, НЕС 0,01 %	811	81±0,94*	811	81±0,94*
Колос Миронівщини, НЕС 0,025 %	742	74±0,70*	731	73±0,67*
Калинова, вода	940	94±0,94	880	88±0,98
Калинова, НМС 0,0125%	744	74±0,61*	735	73±0,56*
Калинова, НМС 0,025%	689	69±0,49*	681	68±0,48*
Калинова, НЕС 0,01 %	822	82±0,92*	822	82±0,92*
Калинова, НЕС 0,025 %	763	76±0,80*	760	76±0,78*
Волошкава, вода	920	92±0,57	920	87±0,93
Волошкава, НМС 0,0125%	784	78±0,90*	782	78±0,81*

Варіант	Схожість, шт.	Схожість, %	При відновленні вегетації, шт.	При відновленні вегетації, %
Волошкова, НМС 0,025%	688	69±0,70*	673	67±0,69*
Волошкова, НЕС 0,01 %	899	90±0,81	877	88±0,74
Волошкова, НЕС 0,025 %	823	82±0,78*	803	80±0,68*
Сонечко, вода	940	94±0,94	893	89±0,98
Сонечко, НМС 0,0125%	793	79±1,02*	780	78±0,82*
Сонечко, НМС 0,025%	689	69±1,04*	672	67±0,94*
Сонечко, НЕС 0,01 %	874	87±1,10*	868	87±1,0
Сонечко, НЕС 0,025 %	790	79±1,40*	781	78±1,25*
Фаворитка, вода	980	98±0,57	910	91±0,93
Фаворитка, НМС 0,0125%	792	79±0,93*	783	78±0,87*
Фаворитка, НМС 0,025%	700	70±1,30*	692	69±1,0*
Фаворитка, НЕС 0,01 %	880	88±0,82*	873	87±0,74*
Фаворитка, НЕС 0,025 %	821	82±1,04*	804	80±0,98*
Хуртовина, вода	920	92±0,94	840	84±0,98
Хуртовина, НМС 0,0125%	783	78±1,01*	769	77±0,93*
Хуртовина, НМС 0,025%	684	68±0,76*	682	68±0,74*
Хуртовина, НЕС 0,01 %	859	86±0,90*	851	85±0,36
Хуртовина, НЕС 0,025 %	814	81±1,02*	793	79±0,99*
Ласуня, вода	980	98±0,57	940	94±0,93
Ласуня, НМС 0,0125%	762	76±1,20*	752	75±1,0*
Ласуня, НМС 0,025%	643	64±1,50*	631	63±1,1*
Ласуня, НЕС 0,01 %	878	88±1,10*	852	85±0,88*
Ласуня, НЕС 0,025 %	811	81±1,30*	791	79±1,1*
Лінія 418, вода	930	93±0,94	918	92±0,98
Лінія 418, НМС 0,0125%	822	82±1,40*	800	80±1,2*
Лінія 418, НМС 0,025%	729	73±0,81*	690	69±0,34*
Лінія 418, НЕС 0,01 %	880	88±1,12*	853	85±1,02*
Лінія 418, НЕС 0,025 %	783	78±1,50*	779	78±1,04*

\*Різниця з контролем статистично достовірна при  $P_{0,05}$

За цими показниками приблизно усі сорти постраждали від мутагенної депресії однаково, особливо при дії НМС.

Суттєва затримка у рості та розвитку спостерігалась лише при НМС 0,025 %, але навіть в цьому випадку вона становила 1 -2 дні, в фазі повної стиглості – 2 дні.

Показник «фертильність пилку» (таблиця 5.2) був значно більш репрезентативним, кореляція між концентрацією мутагену та зниженням фертильності на рівні -0,8. Також треба відзначити, що за останнім показником більше постраждав сорт Сонечко при дії НМС та НЕС, що був отриманий при використанні нітритоалкільного мутагену (НДМС) (рис. 5.1).

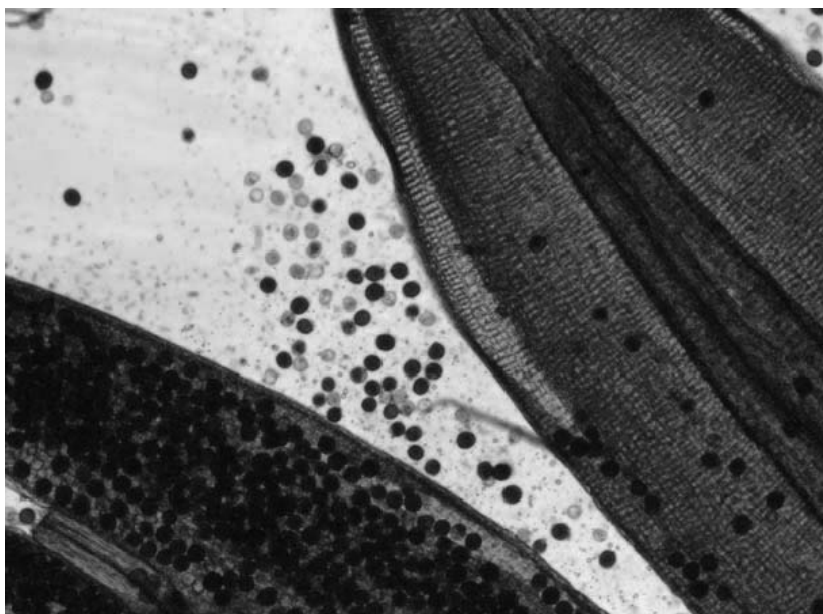


Рис. 5.1. Стерильність пилку пшениці під дією хімічних мутагенів

Фертильність пилку при дії нітрозозалкілсечовин у рослин М<sub>1</sub>

Варіант	Колос Миронівщини	Калинова	Волошкова	Сонечко	Фаворитка	Хуртовина	Ласуна	Лінія 418
Контроль, вода	93,1	95,0	89,7	96,7	95,7	98,6	96,8	93,0
НМС 0,0125%	89,1*	84,3*	87,6*	79,8*	90,1*	88,5*	89,2*	89,6*
НМС 0,025%	85,2*	72,3*	84,3*	64,2*	85,4*	84,4*	86,6*	85,4*
НЕС 0,01 %	90,2*	88,0*	88,9	84,6*	93,0*	95,4*	93,2*	90,1*
НЕС 0,025 %	88,4*	84,2*	87,0*	80,1*	90,6*	88,7*	90,8*	88,3*

\*Різниця з контролем статистично достовірна при  $P_{0,05}$

Показники структури врожайності досліджувалися ті ж самі, що й для гамма-променів (таблиця 5.3). На відміну від дії гамма-променів спостерігався стимулюючий ефект при дії НЕС у концентрації 0,01 %, зокрема, у сортів Сонечко та Калинова, що були отримані при використанні хімічного мутагенезу, за показником висота рослин.

Показники загальна та продуктивна кущистість, довжина головного колосу та кількість колосків на ньому знов виявилися мало варіативними для відображення ступеня мутагенної депресії. Показники кількість зерна з головного колосу залежить від сорту – у сортів Калинова та Фаворитка він досить слабо змінюється. Те саме стосується показника вага зерна з рослини – знов слабка мінливість у сорту Калинова та при дії НЕС у деяких сортів. Але для дії НМС показник можна використовувати як ймовірний параметр мутагенної депресії (згідно результатів дискримінантного аналізу, табл. 5.4).

Основні показники структури врожайності М<sub>1</sub> сортів

Варіант	Висота, см	Загальна кущистість	Продуктивна кущистість	Довжина головної кущі, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головної колосі, шт.	Вага зерна з головної колосу, г	Вага зерна з родини з родини, г	МТЗ, г
Колос Миронівщини, вода	88,1±2,4	4,7±0,3	3,4±0,2	8,6±0,8	17,4±2,1	28,0±2,0	2,0±0,2	4,7±1,0	43,7±0,9
Колос Миронівщини, НМС 0,0125%	81,2±1,1*	4,5±0,5	3,2±0,3	8,5±0,9	17,9±1,2	20,0±2,2*	1,6±0,3	4,5±1,0	38,1±1,0*
Колос Миронівщини, НМС 0,025%	76,3±1,1*	4,6±0,8	3,2±0,2	8,3±0,9	17,0±1,2	16,0±2,1*	1,2±0,1*	3,5±0,8*	35,1±1,1*
Колос Миронівщини, НЕС 0,01 %	84,7±1,5*	4,4±0,6	3,5±0,4	8,3±0,7	17,3±1,2	22,0±2,2*	1,7±0,2*	4,0±0,5*	40,0±0,5*
Колос Миронівщини, НЕС 0,025 %	80,2±1,1*	4,5±0,52	3,4±0,3	8,4±0,7	17,5±1,2	21,0±2,3*	1,5±0,2*	3,8±0,6*	37,0±0,4*
Калинова, вода	88,3±2,1	4,1±0,3	3,9±0,3	9,8±0,3	19,8±2,1	22,0±2,6	1,9±0,1	3,7±0,7	43,7±0,9
Калинова, НМС 0,0125%	83,2±1,1*	3,9±0,2	3,9±0,3	9,8±1,1	19,2±1,0	22,0±3,2	1,7±0,2*	3,5±0,7	43,2±0,8
Калинова, НМС 0,025%	82,0±1,1*	3,9±0,4	3,9±0,3	9,7±1,2	19,8±1,1	24,0±4,5	1,5±0,1*	3,5±0,7	41,1±1,1*
Калинова, НЕС 0,01 %	91,3±1,2*	4,0±0,5	3,8±0,3	9,9±0,9	19,8±1,1	24,0±2,1	2,2±0,1*	3,4±0,8	42,0±1,1*
Калинова, НЕС 0,025 %	88,2±1,2	4,2±0,3	3,9±0,3	9,8±0,7	19,1±1,1*	25,0±1,6*	2,3±0,2*	3,3±0,8	41,2±0,8*
Волошка, вода	89,6±1,2	5,4±0,4	4,8±0,2	7,8±0,9	16,8±1,7	26,0±1,7	1,2±0,3	3,7±1,1	49,5±0,4
Волошка, НМС 0,0125%	78,1±1,3*	5,2±0,6	4,2±0,3	7,5±0,6	16,2±1,4	17,0±3,3*	0,9±0,2	2,9±0,6	40,1±1,0*

Продовження табл. 5.3

Варіант	Висота, см	Загальна кушисність	Продуктивна кушисність	Довжина головної колосу, су, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головної колосу, су, шт.	Вага зерна з головної колосу, гр.	Вага зерна з рослини, гр.	МТЗ, гр.
Волошка, НМС 0,025%	72,3±1,1*	4,0±0,3*	4,0±0,2	7,7±0,5	15,9±1,0	15,0±3,2*	0,7±0,2*	3,0±0,6	36,0±0,6*
Волошка, НЕС 0,01 %	80,3±1,3*	5,4±0,2	4,1±0,2	7,6±0,4	16,0±0,9	21,0±4,1*	1,0±0,2*	3,0±0,4*	44,2±0,7*
Волошка, НЕС 0,025 %	77,2±1,8*	5,1±0,5	4,0±0,3	7,4±0,5	15,9±2,2	19,0±2,3*	0,9±0,2*	2,9±0,5*	40,1±0,5*
Сонечко, вода	89,9±1,4	5,7±0,4	5,0±0,3	8,9±0,4	18,4±1,0	28,0±1,2	1,2±0,3	4,4±0,3	43,4±0,6
Сонечко, НМС 0,0125%	85,1±1,2*	5,1±0,3	4,98±0,4	8,0±0,7	18,0±1,1	26,0±1,1*	1,3±0,3	3,7±0,3	41,5±1,0*
Сонечко, НМС 0,025%	84,0±0,8*	5,0±0,4	4,76±0,5	8,2±0,7	18,0±1,1	24,0±1,2*	1,0±0,1*	3,5±0,4*	39,9±0,9*
Сонечко, НЕС 0,01 %	91,9±2,2*	5,2±0,3	5,0±0,2	8,8±0,4	18,0±1,1	26,0±1,2*	1,0±0,1*	3,9±0,7*	42,2±0,5*
Сонечко, НЕС 0,025 %	88,1±3,4	5,2±0,3	5,0±0,3	8,8±0,4	17,9±1,1*	26,0±1,2*	1,0±0,1*	3,8±0,4*	40,1±0,4*
Фаворитка, вода	84,7±0,9	3,9±0,4	3,3±0,3	8,1±0,6	18,6±1,9	22,0±1,9	1,1±0,2	3,9±0,7	43,4±0,9
Фаворитка, НМС 0,0125%	80,3±1,0*	3,7±0,3	3,2±0,5	8,0±0,4	18,0±1,2	15,0±2,0	0,7±0,2*	2,5±0,7*	36,9±1,1*
Фаворитка, НМС 0,025%	76,2±0,7*	3,7±0,6	3,0±0,4	8,0±0,7	18,2±1,0	13,0±3,2	0,4±0,2*	2,0±0,3*	33,1±1,2*
Фаворитка, НЕС 0,01 %	82,3±1,1*	3,3±0,6	3,0±0,5	7,9±0,6	18,0±0,9	20,0±1,0*	0,9±0,2*	3,0±0,8*	40,4±1,4*
Фаворитка, НЕС 0,025 %	79,6±1,1*	3,2±0,6	3,1±0,5	7,9±0,8	18,0±0,9	18,0±1,9*	0,8±0,1*	2,7±0,9*	38,2±0,9*
Хуртовина, вода	86,0±0,8	5,3±0,4	4,3±0,4	7,2±0,7	14,7±1,2	25,0±1,9	1,1±0,2	4,2±0,3	44,1±0,6
Хуртовина, НМС 0,0125%	79,1±1,4	5,2±0,3	4,1±0,2	7,0±0,8	14,2±1,4	20,0±1,4*	0,6±0,1*	2,4±0,9*	40,0±0,7*
Хуртовина, НМС 0,025%	72,9±1,1*	5,4±0,3	4,1±0,3	7,0±1,2	14,0±1,5	15,0±1,1*	0,4±0,2*	2,1±1,0*	33,9±1,3*
Хуртовина, НЕС 0,01 %	84,4±1,0*	5,2±0,4	4,4±0,3	7,7±1,1	14,0±1,4	20,0±1,1*	0,9±0,1*	3,1±1,1*	42,4±1,0*

Закінчення табл. 5.3

Варіант	Висота, см	Загальна куцність	Продуктивна куцність	Довжина головної колосу, су, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головної колосу, су, шт.	Вага зерна з головної колосу, гр.	Вага зерна з рослини, гр.	МТЗ, гр.
Хуртовина, НЕС 0,025 %	80,5±2,1*	4,9±0,3	4,0±0,3	7,5±1,3	14,5±1,3	18,0±1,0*	0,9±0,3*	3,1±0,5*	41,2±1,0*
Ласуня, вода	78,6±0,9	4,8±0,4	4,6±0,4	8,6±0,9	19,6±1,7	29,0±2,2	1,2±0,2	4,5±0,9	45,1±0,7
Ласуня, НМС 0,0125%	74,1±1,3	4,5±0,5	4,2±0,3	8,4±1,2	19,2±1,7	24,0±1,2*	0,8±0,1*	3,7±1,1	38,6±0,5*
Ласуня,, НМС 0,025%	73,0±1,1*	4,3±0,3	3,9±0,3	8,4±0,8	19,2±1,0	20,0±1,2*	0,6±0,2*	2,9±0,9*	36,1±0,5*
Ласуня, НЕС 0,01 %	76,0±1,0*	4,2±0,4	3,9±0,4	8,0±0,7*	19,0±1,5*	20,0±3,2*	1,0±0,1*	3,6±0,6*	42,3±0,9*
Ласуня, НЕС 0,025 %	75,2±2,4*	3,7±0,2*	3,2±0,3	8,5±0,4*	18,5±0,9*	17,0±3,4*	0,9±0,2*	3,3±0,8*	40,8±0,9*
Лінія 418, вода	78,3±2,1	3,1±0,3	3,0±0,2	8,8±0,3	18,8±2,1	20,0±2,6	1,8±0,1	3,4±0,7	40,7±0,9
Лінія 418, НМС 0,0125%	70,2±1,3*	3,3±0,2	3,0±0,3	7,8±1,1	18,2±1,0	16,0±1,2*	1,0±0,2*	3,0±0,7	35,2±0,8*
Лінія 418, НМС 0,025%	67,0±1,3*	3,3±0,4	3,0±0,4	7,4±1,2	18,3±1,5	14,0±4,5*	0,8±0,1*	2,6±0,6*	30,1±1,0*
Лінія 418, НЕС 0,01 %	77,3±1,0*	3,4±0,5	3,0±0,3	8,0±0,9*	18,1±1,0	19,0±2,1	1,4±0,1*	3,2±0,8	38,6±1,0*
Лінія 418, НЕС 0,025 %	74,2±1,0*	3,2±0,3	3,4±0,4	8,1±0,7*	18,1±1,2	18,0±1,6*	1,2±0,2*	2,7±1,1*	36,7±0,9*

\*Різниця з контролем статистично достовірна при  $t_{0,05}$



**Результати дискримінантного аналізу за даними структури врожайності сортів, що отримали мутагенну дію (НЕС, НМС)**

Змінні в моделі	Коефіцієнт Уїлкса $\lambda$	F-remove (4,02)	p-level
Висота, см	0,42	5,71	0,00
Загальна кущистість	0,01	0,41	0,59
Продуктивна кущистість	0,01	0,22	0,32
Довжина головного колосу, см	0,01	0,31	0,43
Кількість колосків, шт.	0,01	0,19	0,62
Зерна з головного колосу, шт.	0,09	2,14	0,01
Вага зерна з головного колосу, г	0,18	4,93	0,00
Вага зерна з рослини, г	0,11	2,99	0,01
МТЗ, г	0,36	4,67	0,00

За інформативністю за варіюванням можна виділити такі показники, як висота рослини, вага зерна з головного колосу, маса тисячі зерен. Менш інформативні показники кількість зерна з головного колосу, вага зерна з рослини. Слід зауважити, що хоча інформативних показників більше, їх ступень зв'язку з підвищенням концентрації мутагену значно нижча ніж при використанні гамма-променів.

Показник висота рослин корелює з показником концентрація -0,82, тобто висока зворотна кореляція. Він досить чітко варіює, зменшуючись при зростанні концентрації, але ця закономірність досить часто порушується при дії НЕС. Спостерігається сортова специфіка при використанні цієї ознаки у сортів Сонечко та Калинова – там навіть проявляється стимулюючий ефект.

Показник вага зерна з головного колосу більш інформативний, але й там іноді окремі концентрації не відрізняються одне від одного. Коефіцієнт кореляції -0,80.

Показник маса тисячі зерен найкращий за інформативністю. Коефіцієнт кореляції -0,89. Лише для сорту Калинова одна з концентрацій (НМС 0,0125 %), не викликала депресії.

За результатами дисперсійного аналізу за фактором генотип сорту на 5% рівні значимості вплинув на показники – висота рослин, вага

зерна з колосу, маса тисячі зерен ( $F= 14,22$ ;  $F_{\text{критичне}}=5,01$ ;  $p\text{-level } 0,04$ ).

За результатами дисперсійного аналізу доведено, що з 5 % рівнем значимості мав місце вплив факторів концентрація ( $F= 21,19$ ;  $F_{\text{критичне}}=5,01$ ;  $p\text{-level } 0,04$ ) та природа мутагену ( $F= 5,14$ ;  $F_{\text{критичне}}= 5,01$ ;  $p\text{-level } 0,05$ ) на ознаки структури  $M_1$  сортів – висота рослин, вага зерна з колосу, маса тисячі зерен.

Отже, на мутабільність сорту генотип впливає більше, ніж природа та концентрація мутагену, показник висота рослини чітко демонструє мутагенну депресію. Як показники мутагенної дії варто використовувати висоту рослин, масу зерна з колосу, масу тисячі зерен.

Сортова специфіка при генотип-мутагенній взаємодії проявилась у вигляді суттєво більшого зниження фертильності у сорту Сонечко (при дії НДМС), стимуляції за показником висота рослини у сортів Сонечко та Калинова, стимуляції у сорту Калинова за показником ваги зерна з головного колосу та відсутності депресії у сорту Калинова за показником маса тисячі зерен при дії НМС 0,0125 %.

Найбільш інформативними показниками щодо мутагенної депресії у  $M_1$  поколінні рослин сортів пшениці озимої м'якої були показники схожості та виживання рослин, фертильності пилку, такі показники структури врожайності як висота рослин, вага зерна з головного колосу, маса тисячі зерен. Зазначені показники з високим рівнем значимості мали зв'язок з показником концентрація мутагену.

Сорти, що були створенні при використанні хімічних мутагенів, проявили свою специфіку у мутагенній депресії за показником фертильності пилку та за стимулюючим ефектом, або відсутність депресії за окремими показниками структури врожайності.

На відміну від нітрузоалкілсечовин, ДМС використовується (як і подібні за реакційною здатністю речовини) майже виключно в дослідженнях з генетичного контролю для індукції окремих типів мутацій. Що стосується ДАБ, то вживання цього мутагену дуже обмежено як в практичній селекції, так і в функціональній геноміці. За характером дії його вважають аналогом низької дози гамма-променів, але, як ми показали в своїх дослідженнях, це твердження є необґрунтованим [353, 356, 357].

Падіння схожості та виживання в першому поколінні коригувало з підвищенням концентрації мутагенів, якщо це стосується ДМС, щодо ДАБ – то зростання концентрації не давало таких наслідків та не

мало жодної лінійної залежності, хоча й суттєво відрізнялося від контролю (таблиця 5.5). Найгірше проявили себе під дією цих мутагенів сорти Сонечко, Ласуня, Колос Миронівщини та лінія 418.

Таблиця 5.5

**Основні показники росту та розвитку М<sub>1</sub> рослин**

Варіант	Схожість		При відновленні вегетації	
	шт.	%	шт.	%
Колос Миронівщини, вода	980	98±0,57	910	91±0,93
Колос Миронівщини, ДАБ, 0,1 %	852	85±1,03*	843	84±0,96*
Колос Миронівщини, ДАБ, 0,2 %	818	82±0,63*	801	80±1,01*
Колос Миронівщини, ДМС 0,0125 %	757	76±0,88*	759	76±0,96*
Колос Миронівщини, ДМС 0,025 %	653	65±0,72*	648	65±0,64*
Колос Миронівщини, ДМС 0,05 %	411	41±0,47*	403	40±0,43*
Калинова, вода	940	94±0,94	880	88±0,98
Калинова, ДАБ, 0,1 %	844	84±0,51*	831	83±0,68*
Калинова, ДАБ, 0,2 %	812	81±0,79*	810	81±0,78*
Калинова, ДМС 0,0125 %	773	77±0,99*	747	75±1,10*
Калинова, ДМС 0,025 %	669	67±1,82*	639	64±1,23*
Калинова, ДМС 0,05 %	450	45±1,10*	417	42±0,98*
Волошкова, вода	920	92±0,57	920	87±0,93
Волошкова, ДАБ, 0,1 %	844	84±0,96*	844	84±1,10*
Волошкова, ДАБ, 0,2 %	800	80±0,74*	793	79±0,90*

Варіант	Схожість		При відновленні вегетації	
	шт.	%	шт.	%
Волошкава, ДМС 0,0125 %	771	77±1,03*	761	76±0,85*
Волошкава, ДМС 0,025 %	642	64±0,88*	630	63±1,20*
Волошкава, ДМС 0,05 %	403	40±1,12*	385	39±1,17*
Сонечко, вода	940	94±0,94	893	89±0,98
Сонечко, ДАБ, 0,1 %	842	84±1,02*	839	84±1,10*
Сонечко, ДАБ, 0,2 %	840	84±1,06	831	83±1,10
Сонечко, ДМС 0,0125 %	752	75±1,11*	743	74±0,98*
Сонечко, ДМС 0,025 %	683	68±0,43*	662	66±0,63*
Сонечко, ДМС 0,05 %	404	40±0,34*	399	40±0,82*
Фаворитка, вода	980	98±0,57	910	91±0,93
Фаворитка, ДАБ, 0,1 %	843	84±0,92*	840	84±0,98*
Фаворитка, ДАБ, 0,2 %	860	86±0,98*	853	85±1,11
Фаворитка, ДМС 0,0125 %	732	73±0,84*	732	73±1,13*
Фаворитка, ДМС 0,025 %	683	68±0,92*	671	67±1,26*
Фаворитка, ДМС 0,05 %	449	45±0,67*	444	44±2,13*
Хуртовина, вода	920	92±0,94	840	84±0,98
Хуртовина, ДАБ, 0,1 %	852	85±0,71*	842	84±1,10
Хуртовина, ДАБ, 0,2 %	810	81±0,86*	800	80±1,10*
Хуртовина, ДМС 0,0125 %	743	74±0,93*	733	73±0,73*
Хуртовина, ДМС 0,025 %	611	61±1,07*	597	60±0,97*
Хуртовина, ДМС 0,05 %	472	47±0,65*	448	45±1,08*
Ласуня, вода	980	98±0,57	940	94±0,93
Ласуня, ДАБ, 0,1 %	863	86±1,11*	861	86±0,90*
Ласуня, ДАБ, 0,2 %	844	84±1,70*	829	83±1,16*
Ласуня, ДМС 0,0125 %	752	75±0,80*	739	74±1,16*
Ласуня, ДМС 0,025 %	683	68±1,00*	672	67±0,95*

Варіант	Схожість		При відновленні вегетації	
	шт.	%	шт.	%
Ласуня, ДМС 0,05 %	412	41±1,36*	385	39±0,34*
Лінія 418, вода	930	93±0,94	918	92±0,98
Лінія 418, ДАБ, 0,1 %	892	89±1,14*	878	88±1,10*
Лінія 418, ДАБ, 0,2 %	853	85±0,61*	838	84±1,09*
Лінія 418, ДМС 0,0125 %	764	76±1,02*	738	74±0,67*
Лінія 418, ДМС 0,025 %	643	64±1,12*	621	62±0,33*
Лінія 418, ДМС 0,05 %	394	39±1,13*	384	38±0,92*

\*Різниця з контролем статистично достовірна при  $P_{0,05}$

ДМС викликало східний рівень депресії. Що стосується показника рівень фертильності пилку, то у випадку ДАБ не завжди спостерігається різниця з контролем при концентрації 0,1 %, а іноді вона відсутня у концентрацій 0,1 та 0,2 % між собою. У цілому найбільше зниження фертильності відбулося у лінії 418 та сорту Ласуня, у той час як сорт Сонечко відреагував істотно краще.

Дані таблиць 5.4–5.6 свідчать про те, що порівнянні за мутагенною дією концентрації ДМС значно сильніше вплинули на ці показники ніж, ДАБ. Ряд хімічних мутагенів за ступенем депресії можна скласти наступним чином (по зростанню) НЕС, ДАБ → НМС → ДМС. У сорту Сонечко дія ДАБ 0,2 % була ідентична дії ДАБ 0,1 %. Але все ж частково спостерігається зворотна залежність між підвищенням концентрації та зниженням схожості та виживання (0,6–0,8 % залежно від концентрації). ДАБ досить слабо вплинуло на зниження цих показників, ДМС на рівні гамма-променів, причому, на відміну від них, на всі сорти більш-менш рівномірно (на рівні 40–45 %). Суттєва затримка у рості та розвитку спостерігалась лише при дії високої концентрації ДМС. Так, при дії ДМС 0,05 % спостерігалась затримка на 3-4 дні окремих фаз (колосіння, повної стиглості), особливо у лінії 418, сорту Сонечко.

Від дії цих мутагенів постраждали водночас сорти, що отримані хімічним мутагенезом (Сонечко), гамма-опроміненням (Ласуня) та рекомбінаційною селекцією (Колос Миронівщини, лінія 418). Не можна відзначити хоч яку-небудь специфічність мутагенної дії залежно від методу отримання сорту.

Таблиця 5.6

**Фертильність пилку в M<sub>1</sub> сортів рослин при дії ДМС та ДАБ**

Варіант	Колос Миронівщини	Калинова	Волошкавова	Сонечко	Фаворитка	Хуртовина	Ласуня	Лінія 418
Контроль, вода	93,1	95,0	89,7	96,7	95,7	98,6	96,8	93,0
ДАБ, 0,1 %	95,4	90,0*	73,4*	90,5*	93,1*	95,9*	94,2*	89,7*
ДАБ, 0,2 %	88,3*	88,7*	70,0*	88,8*	89,4*	90,8*	91,5*	88,1*
ДМС 0,0125 %	93,8	89,8*	82,3*	83,0*	80,0*	85,3*	83,1*	83,6*
ДМС 0,025 %	92,0*	83,7*	77,3*	78,6*	75,7*	78,6*	70,9*	70,2*
ДМС 0,05 %	88,7*	78,0*	69,1*	71,2*	65,2*	64,7*	62,6*	58,3*

\*Різниця з контролем статистично достовірна при P<sub>0,05</sub>

У табл. 5.7 знаходимо показники структури врожайності, на які вплинув той чи інший мутаген відповідної концентрації. Значного ефекту, що стимулює, немає, але для ДАБ характерна наявність параметрів структури на рівні стандарту, швидше для концентрації 0,1 %, хоча іноді те ж саме, зокрема, за менш варіативними показниками, зустрічаємо при концентрації 0,2 %.

За інформативністю з варіювання можна виділити такі показники, як висота рослини, маса зерна з головного колосу, маса тисячі зерен. Менш інформативними показниками є маса зерна з рослини, але у випадку ДМС цей показник можна використовувати для визначення рівня мутагенної депресії. Спостерігається та сама картина, що і для показників схожості та виживання, – ДМС впливає набагато сильніше за ДАБ (результати дискримінантного аналізу, табл. 5.8).

Таблиця 5.7

Основні показники структури врожайності М<sub>1</sub> соргів

Варіант	Висота, см	Загальна кущистість	Продуктивна кущистість	Довжина головної колоси, см	Кількість колосків, шт.	Середня з головної колоси, шт.	Вага зерна, г		Маса тисячі зерен, г
							з головної колоси	з рослинни	
Колос Миронівщини, вода	88,1±2,4	4,7±0,3	3,4±0,2	8,6±0,8	17,4±2,1	28,0±2,0	2,0±0,2	4,7±1,0	43,7±0,9
Колос Миронівщини, ДАБ, 0,1 %	85,3±0,9*	4,4±0,4	3,1±0,3	8,0±1,0	16,5±1,2	24,1±1,8*	1,8±0,2	4,0±0,9	40,1±1,0*
Колос Миронівщини, ДАБ, 0,2 %	83,1±1,2*	4,0±0,9	3,1±0,2	8,2±1,0	15,9±1,2*	22,9±2,2*	1,4±0,3*	3,8±0,7*	38,2±1,0*
Колос Миронівщини, ДМС 0,0125%	80,6±1,3*	4,0±0,7	3,0±0,4	7,8±0,8	15,8±1,2*	23,4±1,6*	1,5±0,2*	3,9±0,6*	39,0±0,7*
Колос Миронівщини, ДМС 0,025%	76,2±1,0*	3,8±0,8	2,8±0,3*	7,2±0,5*	15,5±1,2*	16,3±3,3*	1,0±0,3*	2,3±1,8*	28,9±2,6*
Колос Миронівщини, ДМС 0,05 %	70,3±0,9*	3,4±1,9	2,7±0,5*	6,5±0,9*	15,0±1,3*	8,2±5,4*	0,2±1,1*	0,8±2,1*	19,6±3,1
Калинова, вода	88,3±2,1	4,1±0,3	3,9±0,3	9,8±0,3	19,8±2,1	22,0±2,6	1,9±0,1	3,7±0,7	43,7±0,9
Калинова, ДАБ, 0,1 %	89,2±1,1	4,3±0,1	4,0±0,2	9,6±1,1	19,0±1,0	21,0±2,2	1,8±0,2	3,4±0,7	43,2±0,8
Калинова, ДАБ, 0,2 %	88,0±1,1	4,1±0,4	3,8±0,2	9,3±1,2	19,0±1,1	21,0±1,5	1,7±0,2	3,5±0,7	42,0±1,0*
Калинова, ДМС 0,0125 %	84,3±1,2*	3,7±0,5	3,4±0,4*	9,0±0,9	18,6±1,0	20,0±2,1*	1,2±0,1*	2,8±0,8*	39,2±1,3*

Продовження табл. 5.7

Варіант	Висота, см	Загальна кущис- ність	Продуктивна кущистість	Довжина голов- ного колосу, см	Кількість колос- ків, шт.	Зерна з головно- го колосу, шт.	Вага зерна, г		Маса тисячі зерен, г
							з головного колосу	з рослинні	
Калинова, ДМС 0,025 %	78,2±0,8*	3,2±0,3*	3,0±0,5*	8,4±0,7	17,1±0,9*	18,0±1,3*	0,8±0,4*	2,0±0,8*	34,3±1,1*
Калинова, ДМС 0,05 %	74,3±0,9	2,6±0,7*	2,4±0,7*	6,5±0,9*	16,2±1,2*	14,5±1,0*	0,2±0,3*	0,8±1,1*	25,8±2,1*
Волошкова, вода	89,6±1,2	5,4±0,4	4,8±0,2	7,8±0,9	16,8±1,7	26,0±1,7	1,2±0,3	3,7±1,1	49,5±0,4
Волошкова, ДАБ, 0,1 %	87,6±1,3*	5,0±0,6	4,4±0,4	7,6±0,5	16,1±1,4	22,0±2,3*	1,1±0,2	3,9±0,5	46,2±1,1*
Волошкова, ДАБ, 0,2 %	85,2±0,9*	5,0±0,7	4,5±0,4	7,5±0,4	15,8±1,0	21,8±2,0*	1,0±0,2*	3,4±0,6	45,9±1,1*
Волошкова, ДМС 0,0125 %	84,2±1,1*	4,9±0,2*	4,0±0,2*	7,0±0,4	15,8±0,9*	20,0±3,1*	0,9±0,2*	2,9±0,5*	42,1±1,7*
Волошкова, ДМС 0,025 %	75,1±0,9*	4,0±0,8*	3,1±0,3*	6,3±0,7*	15,0±1,0*	17,2±3,3*	0,6±0,1*	2,4±0,9*	34,2±2,5*
Волошкова, ДМС 0,05 %	72,0±1,3*	3,2±1,2*	2,4±0,18*	5,8±0,9*	12,9±2,2*	11,0±4,4*	0,1±0,4*	1,5±1,3*	19,8±3,2*
Сонечко, вода	89,9±1,4	5,7±0,4	5,0±0,3	8,9±0,4	18,4±1,0	28,0±1,2	1,2±0,3	4,4±0,3	43,4±0,6
Сонечко, ДАБ, 0,1 %	87,1±1,0*	5,6±0,4	4,6±0,4	8,4±0,8	18,1±1,2	26,1±1,5	1,1±0,3	3,9±0,5	42,5±0,4*
Сонечко, ДАБ, 0,2 %	86,7±0,9*	5,5±0,5	4,6±0,5	8,5±0,6	18,1±1,2	26,0±1,3*	1,0±0,1*	3,9±0,4	40,9±1,2*
Сонечко, ДМС 0,0125 %	82,9±2,3*	4,3±0,9*	3,2±0,9*	8,0±0,7	17,0±0,9*	24,0±3,2*	0,9±0,2*	3,1±0,6*	39,2±0,9*
Сонечко, ДМС 0,025 %	76,1±4,5*	3,5±1,3*	3,0±1,1*	7,1±0,6*	15,8±1,1*	20,0±4,2*	0,7±0,2*	2,7±0,9*	35,1±1,8*
Сонечко, ДМС 0,05 %	71,0±5,2*	2,9±1,1*	1,8±2,3*	5,6±1,7*	12,4±2,1	13,2±5,4	0,3±0,4*	1,7±1,1*	28,7±3,1*
Фаворитка, вода	84,7±0,9	3,9±0,4	3,3±0,3	8,1±0,6	18,6±1,9	22,0±1,9	1,1±0,2	3,9±0,7	43,4±0,9
Фаворитка, ДАБ, 0,1 %	83,3±1,0*	3,8±0,2	3,3±0,7	8,0±0,4	18,2±1,0	20,0±2,0	0,8±0,2*	3,2±0,8	41,9±1,1*



Продовження табл. 5.7

Варіант	Висота, см	Затягнута кушниця	Продуктивна кушниця	Довжина головної колосу, см	Кількість колосків, шт.	Зерна з головної колосу, шт.	Вага зерна, г		Маса тисячі зерен, г
							з головної колосу	з рослинні	
Фаворитка, ДАБ, 0,2 %	83,2±0,9*	3,9±0,4	3,2±0,5	8,0±0,7	18,3±0,9	19,6±2,0*	0,8±0,2*	3,1±0,5*	40,9±1,1*
Фаворитка, ДМС 0,0125 %	80,1±1,3*	3,0±0,6*	2,7±0,6	7,2±0,6*	17,0±1,1*	19,4±1,0*	0,8±0,1*	3,1±0,4*	40,3±1,1*
Фаворитка, ДМС 0,025 %	75,3±1,0*	2,8±0,6*	2,0±0,7*	6,8±1,1*	16,5±1,3*	16,2±2,3*	0,6±0,1*	2,0±1,1*	32,4±1,9*
Фаворитка, ДМС 0,05 %	70,3±2,2*	2,0±0,7*	1,8±1,1*	5,9±2,0*	12,3±2,3*	9,2±1,7*	0,1±0,6*	1,5±1,2*	24,5±2,3*
Хуртовина, вода	86,0±0,8	5,3±0,4	4,3±0,4	7,2±0,7	14,7±1,2	25,0±1,9	1,1±0,2	4,2±0,3	44,1±0,6
Хуртовина, ДАБ, 0,1 %	85,1±0,5*	5,3±0,3	4,2±0,2	7,1±0,8	14,1±1,0	23,0±1,4*	1,2±0,1	4,0±0,9	43,0±0,9*
Хуртовина, ДАБ, 0,2 %	83,7±1,3*	5,1±0,3	4,2±0,3	7,1±1,2	14,2±1,0	22,9±1,0*	1,0±0,1*	3,4±1,0	42,8±1,0*
Хуртовина, ДМС 0,0125 %	80,1±1,4*	4,2±0,4*	3,5±0,4*	6,5±0,9	12,0±1,2*	19,2±1,0*	0,8±0,1*	3,0±0,8*	40,4±1,0*
Хуртовина, ДМС 0,025 %	76,5±2,2*	3,0±0,7*	2,4±1,1*	6,0±1,0*	11,5±1,3*	14,7±3,0*	0,5±0,3*	2,2±0,7*	30,2±4,0*
Хуртовина, ДМС 0,05 %	73,4±3,2*	2,8±1,3*	1,8±1,9*	5,3±1,6*	10,2±2,1*	9,3±4,2*	0,1±0,6*	1,6±0,8*	27,1±2,3*
Ласуня, вода	78,6±0,9	4,8±0,4	4,6±0,4	8,6±0,9	19,6±1,7	29,0±2,2	1,2±0,2	4,5±0,9	45,1±0,7
Ласуня, ДАБ, 0,1 %	76,1±1,3*	4,6±0,5	4,4±0,3	8,5±1,2	19,3±1,5	26,0±1,2*	1,0±0,1*	3,9±1,0	43,6±1,5*
Ласуня, ДАБ, 0,2 %	75,6±1,1*	4,5±0,5	4,0±0,7	8,0±0,8	19,4±1,4	26,0±1,2*	0,9±0,2*	3,9±0,7	43,2±1,1*
Ласуня, ДМС 0,0125 %	72,1±1,2*	3,9±0,8	3,0±1,5*	7,7±0,8*	18,0±1,0*	24,1±2,0*	0,7±0,4*	3,0±0,8*	40,1±1,9*
Ласуня, ДМС 0,025 %	69,2±3,4*	3,0±0,9*	2,5±2,1*	7,0±0,9*	16,7±1,2*	15,2±4,4*	0,5±0,6*	2,3±0,9*	33,7±1,4*
Ласуня, ДМС 0,05 %	65,7±4,1*	2,5±1,1*	1,9±2,4*	6,7±1,6*	13,3±2,5*	11,7±6,2*	0,2±1,0*	1,6±1,1*	22,9±2,3*

Закінчення табл. 5.7

Варіант	Висота, см	Загальна кушце- ність	Продуктивна кушність	Довжина голов- ного колосу, см	Кількість колос- ків, шт.	Зерна з головно- го колосу, шт.	Вага зерна, г		Маса тисячі зерен, г
							з головного колосу	з рослини	
Лінія 418, вода	78,3±2,1	3,1±0,3	3,0±0,2	8,8±0,3	18,8±2,1	20,0±2,6	1,8±0,1	3,4±0,7	40,7±0,9
Лінія 418, ДАБ, 0,1 %	77,2±1,0*	3,1±0,2	3,0±0,3	8,6±1,0	18,6±1,0	18,9±1,0*	1,4±0,2*	3,2±0,5	38,2±0,7*
Лінія 418, ДАБ, 0,2 %	77,0±0,8*	3,2±0,2	3,0±0,4	8,4±1,4	18,4±1,0	18,3±1,5*	1,3±0,2*	3,4±0,6	36,1±1,0*
Лінія 418, ДМС 0,0125 %	73,5±1,4*	2,8±0,3*	2,5±0,4*	8,0±0,4*	17,5±1,0*	18,1±1,6*	1,2±0,3*	2,5±0,8*	35,5±1,9*
Лінія 418, ДМС 0,025 %	69,9±3,0*	2,5±0,5*	2,0±0,3*	7,1±1,2*	14,3±1,2*	15,1±2,1*	0,8±0,8*	2,1±0,9	30,2±3,0*
Лінія 418, ДМС 0,05 %	65,4±5,2*	2,2±0,6*	1,9±0,2*	6,7±1,3*	12,5±1,9*	10,4±3,2	0,4±0,6*	1,7±1,1*	25,4±3,2

\*Різниця з контролем статистично достовірна при  $t_{0,05}$

**Результати дискримінантного аналізу за даними структури врожайності сортів, що отримали мутагенну дію (ДАБ, ДМС)**

Змінні в моделі	Коефіцієнт Уїлкса $\lambda$	F-remove (4,02)	p-level
Висота, см	0,68	23,66	0,00
Загальна кущистість	0,04	0,33	0,43
Продуктивна кущистість	0,06	0,19	0,29
Довжина головного колосу, см	0,03	1,31	0,49
Кількість колосків, шт.	0,02	0,82	0,44
Зерна з головного колосу, шт.	0,09	1,98	0,00
Вага зерна з головного колосу, г	0,29	6,04	0,00
Вага зерна з рослини, г	0,21	8,25	0,00
МТЗ, г	0,52	24,70	0,00

Показник висота рослин корелює з показником концентрація  $-0,74$ , тобто досить висока зворотна кореляція. У випадку ДАБ зв'язок набагато більш слабкий, ніж при використанні ДМС як мутагену. Те ж саме стосується й інших показників. Висота рослин досить чітко варіює, зменшуючись при зростанні дози, хоча іноді різниця між показниками за поступового зниження не ймовірна (ДАБ), але поступове зниження все рівно відбувається. Не спостерігалася жодна сортова специфіка при використанні цієї ознаки, крім як у сорту Калинова – депресія при дії ДАБ зовсім не проявлялася. Найбільше відносне зниження у цього показника відбулося у сорту Колос Миронівщини.

Показник маса зерна з головного колосу більш інформативний; вона знижується із статистичною достовірністю з кожним зростанням дози за дії ДМС. У разі дії ДАБ показник менш варіативний, при концентрації  $0,1\%$  депресія може не проявлятися. Спостерігається та ж сама картина за сортовою специфікою, що й в попередньому випадку. Майже у всіх сортів дія ДМС у дозі  $0,05\%$  призвела до крайніх проявів депресії. Коефіцієнт кореляції  $-0,82$ .

Показник маса тисячі зерен є найкращим за інформативністю і варіює майже в усіх випадках, окрім варіанту із сортом Калинова, ДАБ

0,1 %. Коефіцієнт кореляції -0,88. Знов концентрація ДМС 0,05 % призводить до глибокої депресії за цією ознакою.

Результатами дисперсійного аналізу за трьома факторами доведено, що з 5%-вим рівнем значимості мав місце вплив фактора концентрація мутагену ( $F_{\text{критичне}} = 7,02$ ; p-level 0,02) на ознаки структури  $M_1$  сортів – висота рослин, кількість зерен з головного колосу, вага зерна з колосу, вага зерна з рослини, маса тисячі зерен.

Фактор генотип сорту на 5%-вому рівні значимості вплинув ( $F_{\text{критичне}} = 8,64$ ; p-level 0,01) на висоту рослин, кількість зерен з головного колосу, масу зерна з колосу, масу зерен з рослини, масу тисячі зерен. Фактор природа мутагену ( $F_{\text{критичне}} = 5,1482$ ; p-level 0,04) – на висоту рослин, кількість зерен з головного колосу, масу зерна з колосу, масу зерен з рослини, масу тисячі зерен.

На рівень прояву депресії фактор генотип сорту впливає більше, ніж концентрація мутагену. Як показники мутагенної дії варто використовувати висоту рослин, масу зерна з головного колосу, масу тисячі зерен.

ДМС як мутаген викликає набагато вищий рівень депресії, ніж ДАБ, при використанні концентрацій, що відповідають за однаковий рівень мутабільності.

У разі дії на показники схожості, виживання, фертильності не виявлено жодної специфіки: вплив мутагенів істотно не відрізнявся залежно від методу отримання сорту.

Щодо мутагенної депресії у  $M_1$  поколінні рослин сортів пшениці озимої м'якої найбільш інформативними були показники схожості та виживання рослин, фертильності пилку і показники структури врожайності: висота рослин, маса зерна з головного колосу, маса тисячі зерен. З високим рівнем значимості вони мали зв'язок з показником концентрація мутагену, але при використанні ДАБ депресія може не проявлятися навіть за цими показниками.

При виявленні ступеня мутагенної депресії за показниками структурного аналізу встановлено, що за дії ДАБ сорт Калинова (створений завдяки цьому мутагену) не проявляє жодного випадку депресії при концентрації 0,1 %, а у показника висота рослини з інформативних – і у концентрації 0,2 %.

Дисперсійний аналіз показав, що перш за все на формування показників структури врожайності впливав фактор генотип, потім концентрація мутагену, природа мутагену.

Отже, радіомутанти менш чутливі до гамма-променів, мутанти, отримані в результаті хімічного мутагенезу до повторної дії тим самим хімічним мутагеном.

Надійними показниками рівню мутагенної депресії є схожість та виживання рослин, фертильність пилку, висота рослин, вага зерна з колосу, вага зерна з рослини (тільки для хімічних мутагенів, зокрема ДМС та НМС, для НЕС та ДАБ – в залежності від генотипу), маса тисячі зерен.

При дії мутагенних чинників, їх шкодочинність за окремими параметрами може бути мінімізована або може спостерігатися стимулюючий ефект при використанні в якості об'єкта мутантного сорту, отриманого при дії того ж мутагенного чинника. Гамма-промені обумовлюють суттєво вищий рівень депресії, ніж хімічні мутагени.

Для сортів, створених без використання мутагену, характерний приблизно однаковий рівень мутагенної депресії без залежності від природи мутагену.

Рівень мутагенної депресії зростає із зростанням кількості мутагенного чинника з високою кореляцією, але при критичних дозах мутагенів можливе порушення цієї закономірності.

Дисперсійний аналіз показав, що перш за все на формування показників структури врожайності у хімічних мутагенів впливає фактор генотип, потім концентрація мутагену, природа мутагену, у гамма-променів на першому місці був фактор доза.

За рівнем мутагенної депресії застосовані чинники можна поставити наступним чином (з зростанням ефекту дії) – ДАБ → НЕС → НМС → ДМС гамма-промені, причому за наслідками ДМС та гамма-промені були приблизно на одному рівні, крім одного сорту (Сонечко).

До напівлетальних доз можна віднести гамма-промені 200, 250 Гр., ДМС 0,05 %. В окремих випадках доза 250 Гр. була критичною. Усі інші дози та концентрації можна віднести до помірних та низьких (відсутня мутагенна депресія або наявна стимуляція).

В окремих випадках за деякими показниками структури врожайності мутаген НЕС у низьких концентраціях може викликати не депресію, а стимуляцію, для мутагенів НЕС, НМС та ДАБ навіть за показниками, що були виділені нами як інформативні, депресія може не спостерігатися, для перших двох – при низьких концентраціях, для третього – також і при помірній. Особливо це властиво для сортів, отриманих при використанні хімічних мутагенів.

## **Частота та спектр хромосомних аберацій під дією гамма-променів**

Цитологічний аналіз хромосомних аберацій є однією з найбільш достовірних методик оцінки й ідентифікації факту мутагенної дії. Враховуючи, що сучасний період розвитку експериментальної генетики ознаменувався використанням ряду нових мутагенів [172, 190, 453], дослідженнями в області дії надмалих доз мутагенів [23, 36, 153], а також механізмів мутагенезу і антимутагенезу [51, 136, 137], вивченням на цитогенетичному рівні якісно нових мутагенів [453], аналіз і інтерпретація даних цитологічного аналізу має особливе значення [17, 77, 351, 360].

Слід зазначити, що цитологічний аналіз також широко використовується у встановленні переходу з області радіаційної стимуляції до області лінійної індукції хромосомних порушень [458], визначення забрудненості і радіоактивності ґрунту [23], виявленні механізмів адаптивної відповіді як наслідку підвищення репараційної активності при різних режимах обробки мутагенами [19, 130, 136, 458].

Хромосомні перебудови є надійним показником ушкоджувальної дії мутагенів і генетичної мінливості організмів [23, 443, 458].

Встановлено, що частота хромосомних аберацій при опромінуванні іонами азоту залежить від інтенсивності опромінювання при одній і тій же дозі. Таке опромінювання індукує і мости, і фрагменти [86, 88, 453].

Нам на основі даних цитологічного аналізу досліджені частоти і спектри хромосомних аберацій після дії мутагенних чинників.

Під дією гамма-променів хромосомні перебудови виникали з частотою від 7,1 % (Фаворитка, гамма-промені 100 Гр.) до 47,5 % (Волошкова, гамма-промені 200 Гр.) від загальної кількості клітинних поділів. Загалом, частота хромосомних аберацій зростала при зростанні дози мутагену, крім випадку переходу з 200 до 250 Гр. Результати за частотою хромосомних аберацій показані в таблиці 6.1. Ура-

ховувалася загальна кількість мітозів (у відповідній фазі), знайдена у препаратів (20–25 препаратів за кожним варіантом), кількість клітин з хромосомними порушеннями та відсоток таких клітин (від кількості мітотичних). Як ми бачимо, усі варіанти із статистичною достовірністю відрізнялись одне від одного та від контролю. Тобто цей показник є завжди значимим для оцінки мутагенного впливу.

Таблиця 6.1

**Частота хромосомних аберацій M<sub>1</sub> пшениці м'якої озимої при дії гамма-променів**

Варіант	Мітозів	Всього аберацій		Мітозів	Всього аберацій	
		шт.	%		шт.	%
Фаворитка				418		
Контроль, вода	984	19	1,93±0,31	962	11	1,14±0,11
Гамма-промені, 100 Гр.	1 006	71	7,06±0,74*	992	161	16,23±1,14*
Гамма-промені, 150 Гр.	1 004	139	13,85±1,09*	1 056	245	23,20±1,19*
Гамма-промені, 200 Гр.	943	230	24,43±1,53*	747	228	30,52±1,57*
Гамма-промені, 250 Гр.	466	126	27,06±1,48*	586	247	42,15±1,89*
Ласуня				Хуртовина		
Контроль, вода	1 056	15	1,42±0,19	1 034	12	1,16±0,11
Гамма-промені, 100 Гр.	979	88	8,99±0,78*	1 012	100	9,88±0,89*
Гамма-промені, 150 Гр.	1 012	158	15,62±1,0*6	981	147	14,99±1,03*
Гамма-промені, 200 Гр.	810	198	24,45±1,53*	1 011	228	22,56±1,45*
Гамма-промені, 250 Гр.	399	98	24,56±1,54	742	193	26,01±1,63*

Варіант	Мітозів	Всього аберацій		Мітозів	Всього аберацій	
		шт.	%		шт.	%
		Сонечко		Волошкава		
Контроль, вода	1 026	8	0,78±0,04	1 003	31	3,09±0,34
Гамма-промені, 100 Гр.	1 010	194	19,20±1,14*	1 000	213	21,30±1,24*
Гамма-промені, 150 Гр.	1 003	288	28,70±1,31*	1 007	332	32,97±1,39*
Гамма-промені, 200 Гр.	888	342	38,51±1,85*	560	266	47,5±1,98*
Гамма-промені, 250 Гр.	411	190	46,23±2,04*	478	198	41,43±1,81*
		Калинова		Колос Миронівщини		
Контроль, вода	1047	9	0,86±0,11	909	10	1,10±0,13
Гамма-промені, 100 Гр.	1000	192	19,20±1,14*	1019	179	17,56±1,04*
Гамма-промені, 150 Гр.	937	269	28,70±1,31*	890	215	24,16±1,23*
Гамма-промені, 200 Гр.	817	315	38,51±1,85*	738	243	32,93±1,65*
Гамма-промені, 250 Гр.	459	212	46,19±2,04*	510	196	38,43±1,84*

\*Статистично достовірно при  $P_{0,05}$

Зафіксовано високий рівень хромосомних аберацій у сорту, отриманого при використанні термомутагенезу (Волошкава) в контролі, без опромінення (в 2-3 рази вищий за інші сорти) та значне підвищення в контролі у сорту Ласуня (на нашу думку це пов'язано з продемонстрованою в попередній частині високою чутливістю до фізичних мутагенних чинників цього сорту, отже обумовлено особливостями генотипу).

Більш висока частота аберацій спостерігалась при дії на сорти, отримані при використанні хімічних мутагенів (Сонечко, Калинова), що дає можливість для таких сортів прогнозувати більш високу частоту мутацій при дії цього чинника. Найвищі частоти отримані при



дії дози 200 Гр., при досягненні 250 Гр. вони або знижувались, або залишалися на тому ж рівні. Це пов'язано частково із загибеллю клітин при великій кількості ушкоджень та з тим, що більшої кількості порушень на одній ділянці, відповідає менша загальна кількість аберацій (це підтверджує зростання кількості клітин з множинними перебудовами).

Частота перебудов було більш низькою (зі статистичною значущістю) коли ми використовували в якості об'єктів радіомутантів (Фаворитка, Ласуня, Хуртовина). Таким чином, ці сорти менш чутливі до гамма-опромінення. Тобто, більш висока частота хромосомних аберацій завжди властива тим сортам, що були отримані без використання гамма-променів, незважаючи на особливості їх отримання.

Визначено наступні типи хромосомних аберацій (таблиця 6.2): хромосомні мости та подвійні мости, фрагменти і подвійні фрагменти, мікроядра, відстаючі хромосоми. Також було окремо підраховано кількість клітин з двома або більшою кількістю аберацій одночасно та співвідношення фрагментів та мостів (комплексні або множинні аберації). Кількість будь-якого типу хромосомних перебудов зростає зі зростанням дози гамма-променів з загальним коефіцієнтами кореляції на рівні 0,8–0,9 (особливо тісний зв'язок у випадку комплексних аберацій). Встановлено, що гамма-промені індукують суттєво більшу кількість мостів ніж фрагментів (особливо це стосується випадків подвійної аберації за цими типами) та співвідношення фрагменти/мости значно нижче 1. Але для сортів Хуртовина та Ласуня ця закономірність порушується при дозі 250 Гр. При інших дозах перевага мостів над фрагментами мінімальна, хоча й статистично достовірна. Треба відзначити, що обидва сорти отримані при дії гамма-променів. Співвідношення в контролі має випадковий характер. За результатами дискримінантного аналізу встановлена вагомість окремих показників аналізу хромосомних перебудов (табл. 6.3).

Зміна частоти інших аберацій не зв'язана зі змінами дози гамма-променів. Жодних закономірностей не визначається. Збільшення частоти клітин з двома та більшою кількістю перебудов лінійно залежить від зростання дози. При переході від 200 до 250 Гр. лінійна залежність порушується та відбувається падіння частоти окремих перебудов, іноді до нижчого рівня ніж при попередній дозі (це властиво для сорту Волошкава).

## Спектр хромосомних аберацій

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости		Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше		
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	
Сорт Фаворитка											
Контроль, вода	4	21,05	14	73,68	0,29	1	5,26	1	5,26	1	5,26
Гамма-промені, 100 Гр.	17	23,94	51	71,83	0,33	3	4,23	3	4,23	5	7,04
Гамма-промені, 150 Гр.	28	20,14	101	72,66	0,28	10	7,19	10	7,19	21	15,11
Гамма-промені, 200 Гр.	67	29,13	152	66,09	0,44	11	4,78	11	4,78	38	16,52
Гамма-промені, 250 Гр.	52	41,27	71	56,35	0,73	3	2,38	3	2,38	34	26,98
Лінія 418											
Контроль, вода	6	54,55	5	45,45	1,20	0	0,00	0	0,00	2	18,18
Гамма-промені, 100 Гр.	58	36,02	101	62,73	0,57	2	1,24	2	1,24	6	3,73

Продовження табл. 6.2

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більш	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Гамма-промені, 150 Гр.	81	33,06	143	58,37	0,57	21	8,57	31	12,65
Гамма-промені, 200 Гр.	64	28,07	132	57,89	0,48	32	14,04	38	16,67
Гамма-промені, 250 Гр.	101	40,89	132	53,44	0,77	14	5,67	52	21,05
Сорт Ласуна									
Контроль, вода	4	26,67	11	73,33	0,36	0	0,00	0	0,00
Гамма-промені, 100 Гр.	42	47,73	46	52,27	0,91	0	0,00	8	9,09
Гамма-промені, 150 Гр.	71	44,94	79	50,00	0,90	8	5,06	22	13,92
Гамма-промені, 200 Гр.	82	41,41	104	52,53	0,79	12	6,06	31	15,66
Гамма-промені, 250 Гр.	43	43,88	38	38,78	1,13	17	17,35	41	41,84

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
<b>Сорт Хуртовина</b>									
Контроль, вода	7	58,33	5	41,67	1,40	0	0,00	0	0,00
Гамма-промені, 100 Гр.	43	43,00	52	52,00	0,83	5	5,00	7	7,00
Гамма-промені, 150 Гр.	69	46,94	74	50,34	0,93	4	2,72	14	9,52
Гамма-промені, 200 Гр.	112	49,12	114	50,00	0,98	2	0,88	29	12,72
Гамма-промені, 250 Гр.	101	52,33	89	46,11	1,13	3	1,55	41	21,24
<b>Сорт Сонечко</b>									
Контроль, вода	6	75,00	2	25,00	3,00	0	0,00	0	0,00
Гамма-промені, 100 Гр.	53	27,32	135	69,59	0,39	6	3,09	6	3,09
Гамма-промені, 150 Гр.	50	17,36	209	72,57	0,24	29	10,07	28	9,72

Продовження табл. 6.2

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше		
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%	
Гамма-промені, 200 Гр.	58	16,96	243	71,05	0,24		41	11,99	43	12,57
Гамма-промені, 250 Гр.	48	25,26	116	61,05	0,41		26	13,68	64	33,68
Сорт Волошкова										
Контроль, вода	16	51,61	13	41,94	1,23		2	6,45	5	16,13
Гамма-промені, 100 Гр.	101	47,42	108	50,70	0,94		4	1,88	18	8,45
Гамма-промені, 150 Гр.	142	42,77	174	52,41	0,82		16	4,82	35	10,54
Гамма-промені, 200 Гр.	108	40,60	143	53,76	0,76		15	5,64	67	25,19
Гамма-промені, 250 Гр.	47	23,74	136	68,69	0,35		15	7,58	43	21,72
Сорт Калинова										
Контроль, вода	2	22,22	7	77,78	0,29		0	0,00	0	0,00

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Гамма-промені, 100 Гр.	80	41,67	112	58,33	0,71	0	0,00	29	15,10
Гамма-промені, 150 Гр.	100	37,17	164	60,97	0,61	5	1,86	42	15,61
Гамма-промені, 200 Гр.	112	35,56	193	61,27	0,58	10	3,17	64	20,32
Гамма-промені, 250 Гр.	81	38,21	127	59,91	0,64	4	1,89	37	17,45
Сорт Колос Миронівщини									
Контроль, вода	5	50,00	5	50,00	1,00	0	0,00	0	0,00
Гамма-промені, 100 Гр.	73	40,78	101	56,42	0,72	5	2,79	12	6,70
Гамма-промені, 150 Гр.	81	37,67	122	56,74	0,66	12	5,58	18	8,37
Гамма-промені, 200 Гр.	92	37,86	138	56,79	0,67	13	5,35	32	13,17
Гамма-промені, 250 Гр.	78	39,80	116	59,18	0,67	2	1,02	28	14,29

За результатами дисперсійного аналізу встановлено, що на мінливість рівня хромосомних перебудов переважно впливає фактор доза ( $F= 21,06$ ;  $F_{\text{критичне}}= 5,70$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ), потім – генотип ( $F= 11,12$ ;  $F_{\text{критичне}}=5,70$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ). Встановлено, що повторне використання гамма-променів на об'єктах, що створені при гамма-опроміненні, менш ефективне, частота хромосомних аберацій суттєво нижча, при цьому особливе зниження відбувається за рахунок аберацій за типом мостів. Тобто радіомутанти менш чутливі до гамма-опромінення. Більш високу чутливість показали сорти, що створені при використанні хімічного мутагенезу (Сонечко, Калинова). Враховуючи залежність між частотою хромосомних аберацій та наступною частотою мутацій більш доцільно залучення цих сортів до програм з мутаційної селекції при використанні гамма-променів.

Таблиця 6.3

**Результати дискримінантного аналізу за даними частоти та спектру хромосомних перебудов**

Змінні в моделі	Коефіцієнт Уїлкса $\lambda$	F-remove (4,72)	p-level
Загальна частота перебудов	0,56	8,22	0,00
Фрагменти (одинарні +подвійні)	0,21	4,98	0,03
Мости (хромосомні + хроматидні)	0,42	7,63	0,01
Мікроядра, відстаючі хромосоми	0,08	0,96	0,37
Комплексні перебудови	0,23	5,67	0,04

Специфіка генотипу проявляється в різній частоті хромосомних перебудов при однакових дозах гамма-променів та в різному співвідношенні мостів та фрагментів. Ймовірно, випадок більш низької частоти при дозі 250 Гр. у сорту Волошкова пов'язаний з генотип-специфічною підвищеною елімінацією клітин з пошкодженим хромосомним апаратом (що частково підтверджується даними з виживання по цьому сорту при польових дослідженнях).

Отже, при дії гамма-променів частота та, частково, спектр хромосомних аберацій залежить від особливостей отримання генотипу об'єкту мутагенної дії та природи мутагенного чинника. У випадку отримання вихідного сорту методом опромінення повторна обробка

даного генотипу гамма-променями неефективна за частотою перебудов. Ця частота безпосередньо пов'язана за майбутньою частотою мутацій (що більш докладно буде показано в наступних розділах). Також при цьому відбувається порушення специфічності дії цього мутагенного чиннику в спектрі перебудови (співвідношення мостів та фрагментів на користь мостів). Загалом, частота також лінійно залежить від дози мутагенів, що співпадає з попередніми дослідженнями.

Для гамма-променів більша характерна перебудова за типом мостів (співвідношення фрагменти/мости значно нижче 1).

При використанні дисперсійного аналізу встановлено, що пріоритет за факторами наступний – фактор доза, потім фактор генотип. Але обидва фактори значимо вплинули на параметр частота хромосомних перебудов.



## **Частота та спектр хромосомних аберацій під дією хімічних чинників**

Розглянута дія декілька груп хімічних супермутагенів, по-перше, нітрозозалкілсполук (нітрозометил- та нітрозоетилсечовина в концентраціях, загальноприйнятних для селекційної практики) [87, 94, 288]. Для функціональної геноміки переважно використовують напівлетальні та сублетальні дози мутагенів, але приклади їх використання для цього типу досліджень досить обмежені [306].

Частота хромосомних аберацій варіювала від 4,44 % (Сонечко під дією НЕС 0,01%) до 22,69 % (Волошкова, НМС, 0,025 %). Взагалі, сорти Хуртовина, Волошкова та Колос Миронівщини (сорт Волошкова показав найвищу мутабільність навіть в контролі) показали найвищу частоту хромосомних аберацій, а сорти Сонечко та Калинова (створені при використанні хімічних мутагенів) – значно нижчу (табл. 7.1). Усі варіанти із статистичною достовірністю відрізнялися за частотою хромосомних аберацій один від одного і від контролю.

Стосовно спектру отриманих хромосомних перебудов встановлено, що нітрозозалкільні мутагени викликають переважно аберації за типом фрагментів. Не виявлено жодної специфіки у співвідношенні мостів та фрагментів при дії НЕС та НМС в залежності від методу створення вихідного генотипу (на відміну від раніше поміченої часткової такої залежності при дії гама-променів на ті ж самі сорти) – специфіка дії більшої кількості індукованих фрагментів спостерігалась для усіх сортів. Співвідношення фрагменти/мости значно нижче 1 [103, 354].

Інші показники спектру перебудов не несуть будь-якої інформації про специфічність дії мутагенів, крім росту кількості клітин з двома та більшою кількістю аберацій при зростанні концентрації відповідного мутагену (крім сорту Сонечко під дією НМС, що ще раз доводить суттєві порушення звичайного стану справ при використанні генотипу, створеного при дії мутагену тої ж самої природи).

Частота хромосомних аберацій M<sub>1</sub> озимої пшениці

Варіант	Мітозів в стадії анафази	Всього аберацій		Мітозів в стадії анафази	Всього аберацій	
		шт.	%		шт.	%
Фаворитка				418		
Контроль	984	19	1,93±0,31	962	11	1,14±0,11
НММ 0,0125%	1 048	139	13,26±1,29*	906	106	11,70±1,12*
НММ 0,025%	934	179	19,17±1,48*	983	188	19,12±1,57*
НЕМ 0,01 %	1 020	91	8,92±0,89*	1 021	93	9,11±0,84*
НЕМ 0,025 %	940	141	15,00±1,39*	900	156	17,33±1,22*
Ласуня				Хуртовина		
Контроль	1 056	15	1,42±0,19	1 034	12	1,16±0,11
НММ 0,0125%	1 019	121	11,89±1,28*	1 005	143	14,22±1,37*
НММ 0,025%	844	161	19,09±1,43*	1 022	223	21,83±1,59*
НЕМ 0,01 %	1 003	97	9,67±0,92*	1 018	103	10,12±0,99*
НЕМ 0,025 %	1 015	159	15,67±1,33*	1 024	184	17,97±1,42*
Сонечко				Волошкова		
Контроль	1 026	8	0,78±0,04	1 003	31	3,09±0,34
НММ 0,0125%	1 027	56	5,45±0,34*	1 002	142	14,17±1,17*
НММ 0,025%	981	108	11,01±0,99*	912	207	22,69±1,64*
НЕМ 0,01 %	1 013	45	4,44±0,44*	1 005	116	11,54±1,02*
НЕМ 0,025 %	972	97	9,98±0,98*	976	169	17,32±1,44*
Калинова				Колос Миронівщини		
Контроль	1 047	9	0,86±0,11	909	10	1,10±0,13
НММ 0,0125%	1 009	106	10,51±1,07*	1 016	129	12,70±1,22*
НММ 0,025%	851	133	15,63±1,27*	917	190	20,72±1,61*
НЕМ 0,01 %	984	78	7,93±0,64*	1 014	89	8,78±0,82*
НЕМ 0,025 %	846	135	15,96±1,33*	951	155	16,30±1,34*

\*Статистично достовірно при P<sub>0,05</sub>

Але хоч кількість і зростає, відсоткове співвідношення на користь випадків з двома та більшою кількістю аберацій зростає не завжди і може навіть зменшуватись. Можливо, причиною цього є часткова елімінація клітин при комплексних порушеннях.

Отже, дія нітрозозалкільних сполук має специфічний характер при взаємодії з хромосомним апаратом цих генотипів в залежності від того, чи відносився мутаген, при дії якого отримали сорт, до групи нітрозозалкільних речовин.

Можна вважати доведеним, що дія хімічним мутагеном на матеріал, генотип якого вже був змінений під цією дією, буде менш активно та призведе до меншою кількості перебудов. Але падіння кількості аберацій також буде залежати від того, чи відповідає природа цього хімічного мутагену групі вже задіяних мутагенів. У разі невідповідності кількість перебудов буде значимо вищою, але нижчою, ніж при використанні матеріалу, створеного при дії фізичними мутагенами або рекомбінантними методами.

В результаті трьохфакторного аналізу («генотип», «концентрація» та «природа мутагену») встановлено, що частота хромосомних перебудов залежить перш за все від фактору «концентрація», потім «генотип», потім «природа мутагену» (відповідно -  $F= 16,24$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,24$ ;  $p\text{-level } 0,00$ ;  $F= 10,08$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,24$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ;  $F= 8,16$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,24$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ). Але другий та третій фактори у сукупності характеризують більш високу долю дисперсії ніж перший фактор. Між частотою хромосомних аберацій та концентрацією мутагену була відзначена залежність на рівні 0,7–0,8.

Спостерігалось різке падіння частоти хромосомних аберацій у сорту Сонечко, отриманого дією мутагену тої ж групи. Також падіння частоти (але не таке значне) спостерігалось у сорту Калинова (ДАБ).

Суттєвої різниці у сортів гібридного походження та отриманих під впливом гамма-променів не виявлено. Однократна дія нітрозозалкільних мутагенів призводить до значного падіння мутаційної активності при подальших спробах впливати чинником тої ж природи та менш значного – якщо механізм дії нового хімічного мутагену суттєво відрізняється.

Стосовно спектру хромосомних аберацій (табл. 7.2), можна відзначити, що нітрозозалкільні мутагени викликають переважно аберації за типом фрагментів. Не виявлено жодної специфіки у співвідно-

шенні мостів та фрагментів при дії НЕС та НМС в залежності від сорту – специфіка наявності більшої кількості індукованих фрагментів спостерігалась для усіх сортів.

Крім того, повторне використання того ж самого мутагену може призвести до суттєвої зміни звичайного зв'язку між концентрацією мутагену та частотою хромосомних аберацій, хоча цей факт вимагає більш ретельного дослідження. ДМС та ДАБ як мутагени менш широко вживані для селекційної практики, але останнім часом набули більш важливе значення для досліджень із зворотної генетики, особливо ДМС.

На відміну від літературних джерел, де неодноразово згадували, що за дією ДАБ більш схожі на фізичні мутагени, ніж на хімічні супермутагени, наші дослідження цього не підтвердили – ані за частотою, ані за спектром хромосомних перебудов жодних зв'язків виявлено не було. Більш спорідненим до дії гамма-променів був на цьому рівні вплив ДМС, що є новим (хоча цей мутаген досить широко використовувався при дослідженні за адаптацією протоколів з функціональної геноміки щодо використання гамма-променів, але функціональна подібність при цьому прямо не зазначалася та речовина до «радіоміметиків» не відносилася).

Частота хромосомних аберацій варіювала від 3,3 % (сорт Калинова, ДАБ 0,1 %) до 29,98 % (лінія 418, ДМС 0,05 %) (табл. 7.3). Якщо побудувати ряд за ефективністю мутагенних чинників в індукції частоти хромосомних аберацій, то він буде мати наступний вигляд ДАБ → НЕС → НМС → ДМС. Встановлено, що для сорту Калинова частота аберацій була знижена у порівнянні з іншими сортами при дії ДАБ та менш значна при дії нітрузоалкілсечовин (цей сорт створений завдяки використанню ДАБ). У сорту Сонечко була найнижча частота перебудов при дії нітрузоалкілсечовин і статистично достовірно нижча при дії ДАБ. При дії ДМС жодних закономірностей не спостерігалось, на усі сорти за цим показником мутаген діяв більш-менш однаково.

Таблиця 7.2

## Спектр хромосомних аберацій

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости		Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше		
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	
<b>Сорт Фаворитка</b>											
Контроль	4	21,05	14	73,68	0,29	1	5,26	1	5,26	1	5,26
HMC 0,0125%	81	58,27	50	35,97	1,62	8	5,76	8	5,76	6	4,32
HMC 0,025%	123	68,72	51	28,49	2,41	5	2,79	5	2,79	17	9,50
HEC 0,01 %	51	56,04	40	43,96	1,28	0	0,00	0	0,00	4	4,40
HEC 0,025 %	92	65,25	49	34,75	1,88	0	0,00	0	0,00	8	5,67
<b>Сорт 418</b>											
Контроль	6	54,55	5	45,45	1,20		0,00		0,00	2	18,18
HMC 0,0125%	71	66,98	32	30,19	2,22	3	2,83	3	2,83	8	7,55
HMC 0,025%	122	64,89	56	29,79	2,18	10	5,32	10	5,32	24	12,77
HEC 0,01 %	53	56,99	40	43,01	1,33	0	0,00	0	0,00	4	4,30
HEC 0,025 %	87	55,77	54	34,62	1,61	15	9,62	15	9,62	26	16,67

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Ласуна									
Контроль	4	26,67	11	73,33	0,36	0	0,00	0	0,00
НМС 0,0125%	76	62,81	40	33,06	1,90	5	4,13	11	9,09
НМС 0,025%	103	63,98	58	36,02	1,78	0	0,00	18	11,18
НЕС 0,01 %	56	57,73	39	40,21	1,44	2	2,06	6	6,19
НЕС 0,025 %	84	52,83	69	43,40	1,22	6	3,77	13	8,18
Хуртовина									
Контроль	7	58,33	5	41,67	1,40	0	0,00	0	0,00
НМС 0,0125%	94	65,73	40	27,97	2,35	9	6,29	9	6,29
НМС 0,025%	171	76,68	39	17,49	4,38	13	5,83	25	11,21
НЕС 0,01 %	70	67,96	32	31,07	2,19	1	0,97	14	13,59
НЕС 0,025 %	106	57,61	71	38,59	1,49	7	3,80	18	9,78
Сонечко									
Контроль	6	75,00	2	25,00	3,00	0	0,00	0	0,00
НМС 0,0125%	32	57,14	24	42,86	1,33	0	0,00	4	7,14

Продовження табл. 7.2

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости		Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
НМС 0,025%	51	47,22	46	42,59	1,11	10,19	11	10,19	4	3,70
НЕС 0,01 %	23	51,11	21	46,67	1,10	2,22	1	2,22	2	4,44
НЕС 0,025 %	51	52,58	34	35,05	1,50	12,37	12	12,37	21	21,65
Волошкава										
Контроль	16	51,61	13	41,94	1,23	6,45	2	6,45	5	16,13
НМС 0,0125%	101	71,63	39	27,66	2,59	0,71	1	0,71	11	7,80
НМС 0,025%	142	68,60	54	26,09	2,63	5,31	11	5,31	28	13,53
НЕС 0,01 %	78	67,24	38	32,76	2,05	0,00	0	0,00	16	13,79
НЕС 0,025 %	91	53,85	72	42,60	1,26	3,55	6	3,55	28	16,57
Сорт Калинова										
Контроль	2	22,22	7	77,78	0,29	0,00	0,00	0,00	0	0,00
НМС 0,0125%	56	52,83	43	40,57	1,30	6,60	7,00	6,60	14	13,21
НМС 0,025%	64	48,12	59	44,36	1,08	7,52	10,00	7,52	22	16,54
НЕС 0,01 %	39	50,00	35	44,87	1,11	5,13	4,00	5,13	17	21,79
НЕС 0,025 %	63	46,67	61	45,19	1,03	8,15	11,00	8,15	23	17,04

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
<b>Колос Миронівщини</b>									
Контроль	5	50,00	5	50,00	1,00	0	0,00	0	0,00
HMC 0,0125%	81	62,79	40	31,01	2,03	8	6,20	6	4,65
HMC 0,025%	116	61,05	70	36,84	1,66	4	2,11	18	9,47
HEC 0,01 %	43	48,31	35	39,33	1,23	11	12,36	9	10,11
HEC 0,025 %	82	52,90	59	38,06	1,39	14	9,03	17	10,97



Частота хромосомних аберацій M<sub>1</sub> озимої пшениці

Варіант	Мітозів у стадії анафази	Всього аберацій		Мітозів у стадії анафази	Всього аберацій	
		шт.	%		шт.	%
Фаворитка				418		
Контроль	984	19	1,93±0,31	962	11	1,14±0,11
ДАБ, 0,1%	912	54	5,92±0,69*	1024	41	4,01±0,64*
ДАБ, 0,2%	1007	102	10,13±1,03*	984	88	8,99±0,88*
ДМС 0,0125%	1001	127	12,69±1,14*	850	85	10,00±0,98*
ДМС 0,025%	911	174	19,09±1,33*	939	178	18,96±1,38*
ДМС 0,05 %	564	147	26,06±1,64*	1009	302	29,98±1,87*
Ласуня				Хуртовина		
Контроль	1056	15	1,42±0,19	1034	12	1,16±0,11
ДАБ, 0,1%	1033	57	5,52±0,69*	1017	61	6,00±0,74*
ДАБ, 0,2%	1020	104	10,19±1,06*	994	111	11,17±1,05*
ДМС 0,0125%	1004	100	9,96±0,92*	1010	110	10,89±1,02*
ДМС 0,025%	1017	163	16,02±1,28*	895	161	17,99±1,39*
ДМС 0,05 %	717	166	23,14±1,49*	581	142	24,44±1,59*
Сонечко				Волошкова		
Контроль	1026	8	0,78±0,04	1003	31	3,09±0,34
ДАБ, 0,1%	1003	58	5,78±0,33*	1014	81	7,99±0,80*
ДАБ, 0,2%	984	85	8,64±0,51*	979	139	14,20±1,11*
ДМС 0,0125%	1014	101	9,96±0,98*	1016	104	10,23±1,01*
ДМС 0,025%	985	145	14,72±1,14*	892	153	17,16±1,30*
ДМС 0,05 %	509	99	19,45±1,31*	511	129	25,25±1,49*
Калинова				Колос Миронівщини		
Контроль	1047	9	0,86±0,11	909	10	1,10±0,13
ДАБ, 0,1%	1003	33	3,30±0,14*	1003	58	5,78±0,73*
ДАБ, 0,2%	1013	77	7,60±0,43*	1014	104	10,26±1,02*
ДМС 0,0125%	1010	101	10,00±1,01*	1040	124	11,92±1,08*
ДМС 0,025%	917	157	17,12±1,24*	892	173	19,40±1,46*
ДМС 0,05 %	649	137	21,11±1,41*	639	177	27,70±1,74*

\*Статистично достовірно при P<sub>0,05</sub>

Частота хромосомних аберацій збільшувалася при збільшенні концентрації хімічних мутагенів, але з нижчим коефіцієнтом кореляції ніж у випадку гамма-променів (на рівні 0,6–0,8, найнижча у ДАБ, найсильніша у ДМС). Взагалі, ДМС як мутаген єдиний забезпечував частоту на рівні той, що індукували гамма-промені, інші мутагени були менш ефективні.

При дослідженні спектру хромосомних аберацій після дії хімічних мутагенів (табл. 7.5) знайдені ті ж самі типи змін, як і для гамма-променів, але їх кількість та співвідношення суттєво відрізнялося, лише один мутаген (ДМС) мав частково схожий з гамма-променями спектр дії.

Так, хімічні мутагени (крім ДМС у високих концентраціях) призводили переважно до виникнення аберацій за типом фрагментів та подвійних фрагментів, співвідношення фрагментів та мостів було на користь фрагментів (крім високих концентрацій ДМС) і більше 1. Тобто підтверджено той факт, що відрізнити хімічні мутагени за їх дією від гамма-променів можна в цілому саме за таким співвідношенням. Хімічні мутагени значно частіше індукують випадки, коли в клітини спостерігаються комплексні аберації та мікроядра.

Дисперсійний аналіз показав для ДАБ та ДМС ту ж саму картину, що й для нітрозолоалкілсечовин (відповідно, для факторів «концентрація», «генотип», «природа мутагену» -  $F = 18,92$ ;  $F_{\text{критичне}} = 4,92$ ;  $p\text{-level } 0,00$ ;  $F = 12,64$ ;  $F_{\text{критичне}} = 4,92$ ;  $p\text{-level } 0,00$ ,  $F = 10,20$ ;  $F_{\text{критичне}} = 4,92$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ).

Дискримінантний аналіз (для усіх хімічних мутагенів) показав приблизно ту ж картину, лише змінилась вагомість показників частоти фрагментів та мостів.

Таблиця 7.4

**Результати дискримінантного аналізу за даними частоти та спектру хромосомних перебудов**

Змінні в моделі	Коефіцієнт Уїлкса $\lambda$	F-remove (4,51)	p-level
Загальна частота перебудов	0,61	9,01	0,00
Фрагменти (одинарні + подвійні)	0,44	7,12	0,01
Мости (хромосомні + хроматидні)	0,31	6,03	0,02
Мікроядра, відстаючі хромосоми	0,07	0,89	0,35
Комплексні перебудови	0,22	5,83	0,04

Таблиця 7.5

## Спектр хромосомних аберацій

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосоми + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
<b>Сорт Фаворитка</b>									
Контроль	4	21,05	14	73,68	0,29	1	5,26	1	5,26
ДАБ, 0,1%	41	75,93	13	24,07	3,15	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,2%	69	67,65	30	29,41	2,30	3	2,94	0	0,00
ДМС 0,0125%	65	51,18	60	47,24	1,08	2	1,57	8	6,30
ДМС 0,025%	74	42,53	81	46,55	0,91	19	10,92	19	10,92
ДМС 0,05 %	72	48,98	63	42,86	1,14	12	8,16	41	27,89
<b>Лінія 418</b>									
Контроль	6	54,55	5	45,45	1,20	0	0,00	2	18,18
ДАБ, 0,1%	29	70,73	11	26,83	2,64	1	2,44	0	0,00
ДАБ, 0,2%	58	65,91	27	30,68	2,15	3	3,41	0	0,00
ДМС 0,0125%	49	57,65	30	35,29	1,63	6	7,06	8	9,41
ДМС 0,025%	89	50,00	76	42,70	1,17	13	7,30	21	11,80
ДМС 0,05 %	137	45,36	141	46,69	0,97	24	7,95	43	14,24

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хромагидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
<b>Сорт Ласуна</b>									
Контроль	4	26,67	11	73,33	0,36	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,1%	37	64,91	17	29,82	2,18	3	5,26	0	0,00
ДАБ, 0,2%	68	65,38	36	34,62	1,89	0	0,00	2	1,92
ДМС 0,0125%	47	47,00	51	51,00	0,92	2	2,00	8	8,00
ДМС 0,025%	84	51,53	73	44,79	1,15	6	3,68	17	10,43
ДМС 0,05 %	88	53,01	76	45,78	1,16	2	1,20	21	12,65
<b>Сорт Хурговина</b>									
Контроль	7	58,33	5	41,67	1,40	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,1%	34	55,74	27	44,26	1,26	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,2%	59	53,15	52	46,85	1,13	0	0,00	4	3,60
ДМС 0,0125%	53	48,18	55	50,00	0,96	2	1,82	9	8,18
ДМС 0,025%	78	48,45	74	45,96	1,05	9	5,59	27	16,77
ДМС 0,05 %	71	50,00	60	42,25	1,18	11	7,75	38	26,76

Продовження табл. 7.5

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хромагидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
<b>Сорт Сонечко</b>									
Контроль	6	75,00	2	25,00	3,00	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,1%	41	70,69	17	29,31	2,41	0	0,00	4	6,90
ДАБ, 0,2%	63	74,12	22	25,88	2,86	0	0,00	8	9,41
ДМС 0,0125%	56	55,45	43	42,57	1,30	2	1,98	12	11,88
ДМС 0,025%	60	41,38	66	45,52	0,91	19	13,10	34	23,45
ДМС 0,05 %	41	41,41	35	35,35	1,17	23	23,23	54	54,55
<b>Сорт Волошка</b>									
Контроль	16	51,61	13	41,94	1,23	2	6,45	5	16,13
ДАБ, 0,1%	51	62,96	30	37,04	1,70	0	0,00	3	3,70
ДАБ, 0,2%	86	61,87	52	37,41	1,65	1	0,72	7	5,04
ДМС 0,0125%	50	48,08	48	46,15	1,04	6	5,77	14	13,46
ДМС 0,025%	65	42,48	64	41,83	1,02	24	15,69	41	26,80
ДМС 0,05 %	59	45,74	60	46,51	0,98	10	7,75	40	31,01

Варіант	Фрагменти (одинарні +подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві і більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
<b>Калинова</b>									
Контроль	2	22,22	7	77,78	0,29	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,1%	18	54,55	15	45,45	1,20	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,2%	34	50,75	33	49,25	1,03	0	0,00	0	0,00
ДМС 0,0125%	59	58,42	40	39,60	1,48	2	1,98	12	11,88
ДМС 0,025%	88	56,77	64	41,29	1,38	3	1,94	26	16,77
ДМС 0,05 %	80	58,39	46	33,58	1,74	11	8,03	38	27,74
<b>Сорт Колос Миронівщини</b>									
Контроль	5	50,00	5	50,00	1,00	0	0,00	0	0,00
ДАБ, 0,1%	38	65,52	20	34,48	1,90	0	0,00	2	3,45
ДАБ, 0,2%	61	58,65	37	35,58	1,65	6	5,77	14	13,46
ДМС 0,0125%	61	49,19	59	47,58	1,03	4	3,23	17	13,71
ДМС 0,025%	80	46,24	85	49,13	0,94	8	4,62	22	12,72
ДМС 0,05 %	87	49,15	83	46,89	1,05	7	3,95	19	10,73

Кластерний аналіз за частотою хромосомних аберацій, включаючи варіанти з обробкою гамма-променями. (рис. 7.1), показав, що за цим показником сорти групуються наступним чином: перша група – сорти Фаворитка, Ласуня, Хуртовина (усі сорти були отримані при використанні гамма-променів), друга – сорти Калинова, Сонечко (отримані хімічним мутагенозом), третя – сорт Колос Миронівщини та лінія 418 (отримані методом гібридизації, без застосування мутагенів) та четверта група – сорт Волошкова (термомутагенез).

Отже, окремі дослідники описували перевагу в індукції мостів над фрагментами після гамма-променів, окремі – зазначали більшу частоту фрагментів ніж мостів при дії деяких хімічних мутагенів (ЕМС), але нами вперше визначена чітка закономірність прояву вищезазначеного для досить широкого кола мутагенних чинників.

Окремі дослідники відмічали не лише специфічність дії окремих типів мутагенів на локуси хромосом, але й стверджували зниження ефективності такої дії при повторному використанні для тих же самих локусів – особливо для хімічних мутагенів, і вважали ці явища спорідненими. Нами вперше проведено дослідження з індукції хромосомних перебудов в залежності від методу отримання суб'єкту такої дії і встановлена чітка закономірність в частотах виникнення аберацій в залежності від методу отримання генотипу та природи використаних мутагенів.

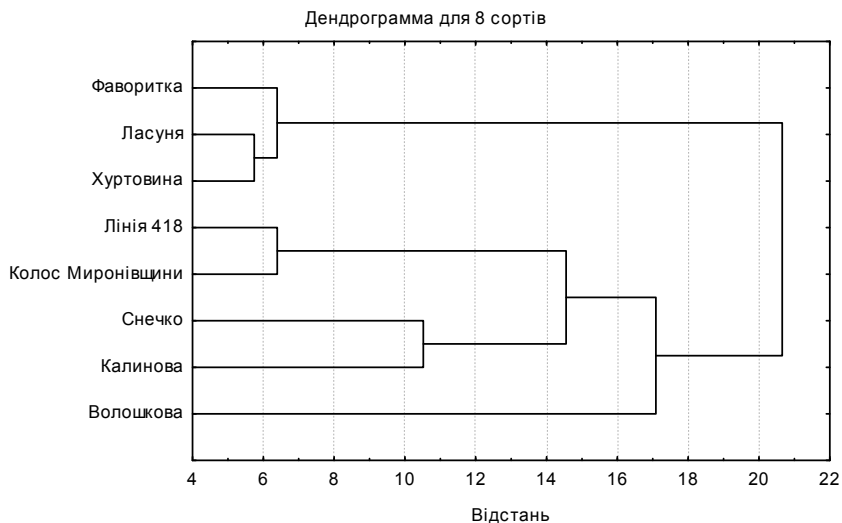


Рис.7.1. Результати кластерного аналізу по показники частоти хромосомних перебудов

Окремі аспекти генотип-мутагенної взаємодії добре відомі, але, як правило вони доладжуються або безпосередньо на рівні ДНК (зворотна генетика), або вже на рівні виникнення мутацій в рослинній системі. Нами досліджені приклади, коли такі ефекти відзначалися на рівні саме хромосомних перебудов і такий рівень є більше легким для спостереження та швидким в часі.

За частотою хромосомних аберацій сорти розділилися на чотири окремі групи: перша – усі сорти, отримані при використанні гамма-променів, друга – хімічним мутагенезом, третя – методом гібридизації, без застосування мутагенів та четверта група – термомутагенез.



## **Загальна мінливість пшениці м'якої озимої при дії формотворчих чинників різної природи**

Гамма-промені найпопулярнішим чинником з тих, що використовуються як для мутаційної селекції, так і для досліджень з екологічної генетики (впливу мутагенів на рослинні системи (в тому числі й на модельні об'єкти). Останнім часом цей мутаген також активно використовується в геномних дослідженнях замість хімічних мутагенів. Як ми вже відзначали, переважна кількість успіхів в мутаційній селекції пов'язана з використанням саме цього екогенетичного чинника[44] і він, зважаючи на обсяг досліджень у 70–80-ті роки 20-го сторіччя, досить широко продовжує використовуватись в традиційній селекції, попри спад зацікавленості в цьому методі. Так, з 1991 р. опроміненням створено 326 сортів – Китай – 117, США – 28, Росія і Ірак – 23, Індія – 19, Бангладеш і Пакистан – 14, В'єтнам – 11, Польща – 10, Японія і Корея – 9. 68,4 % сортів створено в Азії (224), 14,7 % – в Європі (48), в Америці 12,9 % (42), в Африці 3,7 % [173, 174].

Деякі дослідники вважають, що краще використовувати напівлетальні та сублетальні дози опромінювання (гамма-промені 200–300 Гр). Існуюча статистика ФАО-МАГАТЕ [393] підтверджує цю точку зору. За останній час добір форм, отриманих з використанням високих доз гамма-променів досяг успіхів у створенні продуктивних, стійких до хвороб та абіотичних стресів сортів. Такі дози частіше призводять до різких морфологічних змін у рослинах. Вважають, що саме у мутантів, що мають різкі зміни у фенотипі, потрібно чекати суттєвих позитивних змін за кількістю та якістю білку [47, 59, 66].

На відміну від інших мутагенів, для гамма-променів характерний різкий характер мутацій, висока кількість морфозів та генокопій

[69, 139]. Опромінення сухого насіння гамма-променями хоч і не є оптимальним з точки зору підвищення мутабельності об'єкту мутагенної дії (інші об'єкти, такі як пилок, набубнявіле насіння та інші суттєво більш варіабельні), але суттєво більш ефективно з огляду на подальший протокол дій, схожість та виживання насіння, що й встановлено світовою практикою. Крім того, збільшення частоти та спектру у випадку інших об'єктів через подальші проблеми є незначним [35, 123].

Деякі дослідники висловлюють думку щодо безперспективності використання хімічних мутагенів. Багаторічні дослідження з мутагенезу в Південно-Східні Азії, згідно міжнародних програм з наукової кооперації, призвели до створення більш ніж 30 сортів культурних рослин при застосуванні фізичних мутагенів (гамма-проміння), в той час як застосування хімічних мутагенів не дало жодного результату і було скорочено через непрактичність та низьку ефективність. Взагалі, фізичні мутагени застосовуються більш часто та більш ефективно [404].

Але є також вчені, що вважають більш ефективним застосування помірних доз мутагенів. Оптимальними є дози, за яких схожість насіння становить 70–80 %, а виживання рослин 80–90 %. Оптимальні дози опромінення – 100, 150 Гр. Низькі дози більш ефективно змінюють кореляції ознак у сільськогосподарських рослин та підвищують адаптивний потенціал [111, 112]. Результатом є створення продуктивних та з цінними біохімічними змінами мутантів. Підхід з використанням крупних мутацій при високих напівлетальних дозах вважають невиправданим. Тільки при використанні малих доз радіації в окремі періоди онтогенезу в умовах становлення ознаки і модифікуючої дії факторів довкілля мутація проходить як процес формотворення і веде до виникнення константних корисних ознак [57, 58].

Всього нами було досліджено 18 100 сімей в  $M_2$ – $M_4$ . Кількість за варіантами складала від 500 до 100 сімей та залежала від кількості матеріалу, отриманого в першому поколінні. Переважна більшість варіантів мала 500 сімей. Найменше матеріалу було отримано при дії гамма-променів у найвищих дозах. Найбільш чутливим до дії гамма-променів виявився сорт Сонечко.

Індивідуальний посів за типом колос-ряд використовується як основна методика для чіткого, ретельного та досить легкого добору змінених рослин та сімей в  $M_2$ . Переваги цього методу посіву насту-

пні – полегшене виділення мутантів, можливість виділення змінених сімей (і, як наслідок, більш високі темпи селекційного процесу), висока ймовірність отримання гомозиготного матеріалу, менша ймовірність використання ідентичних мутантів в селекції (як наслідок, зменшення на цьому етапі обсягів роботи), менша можливість засмічення. До негативних – суттєво більш складний добір в  $M_1$  та більш складний посів в  $M_2$  у порівнянні з популяцією  $M_2$  [159].

Частота нових форм досягала 30 % (Колос Миронівщини, 250 Гр.). Разом з тим, для багатьох сортів більшу ефективність в індукуванні загальної частоти показала доза 200 Гр (табл. 8.1). Особливо це стосувалося радіомутантів. Більш високою частота була у сортів, отриманих за допомогою гібридизації, суттєво меншою вона була у сортів, отриманих при застосуванні гамма-променів. Частота мутацій лінійно зростала при підвищенні доз з високим коефіцієнтом кореляції (на рівні 0,9) до 200 Гр., але у частини сортів вона не тільки не зростала при переході від дози 200 Гр. до дози 250 Гр., але й зменшувалась (сорта Калинова, Сонечко, лінія 418 – статистично достовірно знижувалась, Фаворитка – залишалась на тому ж рівні).

Нижча частота характерна для сортів Фаворитка, Ласуня, Хуртовина (на рівні 11–12 % максимальне значення при дозі 250 Гр.). Приблизно та ж сама частота 14,3 % при дозі 250 Гр. характерна для сорту Калинова, але для цього сорту відбувається стрімке падіння при досягненні цієї дози. Для інших доз частота мутацій суттєво вища, ніж для вищенаведених сортів. При інших дозах частота мутацій у цього сорту не поступається іншим сортам.

Також падіння частоти при дозі 250 Гр. спостерігається у сорту Сонечко. Як ми вважаємо, це сталося через високу елімінацію мутацій завдяки високій чутливості до гамма-променів у цього сорту, дуже обмежена популяція рослин, що вижили в першому поколінні.

В наших дослідженнях оцінювалася не лише загальна частота мутацій, але й рівень мінливості, який був розрахований як множення загальної частоти мутацій на кількість типів змінених ознак у даному варіанті. Аналіз лише за частотою мутацій не дає повністю коректну картину мутаційних змін. Необхідно враховувати також кількість типів мутацій у кожному варіанті. Це, по-перше, допомагає оцінити динаміку мутаційних змін за варіантами, по-друге, на нашу думку, коректніше оцінити рівень мутаційної активності в варіантах з обробкою мутагенами в порівнянні з контролем (при наявності ретельного посімейного добору в контролі (джерело мінливості – внутрішньолінійна мінливість, модифікації та можливі спонтанні мутації)).

Таблиця 8.1

## Частота та рівень мінливості під дією гамма-променів

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Колос Миронівщини, вода	500	2	0,4±0,2	0,01
Колос Миронівщини, 100 Гр	500	46	9,2±1,1*	1,22*
Колос Миронівщини, 150 Гр	500	67	13,4±1,4*	3,60*
Колос Миронівщини, 200 Гр	500	83	16,6±1,6*	5,18*
Колос Миронівщини, 250 Гр	300	90	30,0±2,2*	8,58*
Калинова, вода	500	6	1,2±0,4	0,06
Калинова, 100 Гр	500	39	7,8±1,0*	1,04*
Калинова, 150 Гр	500	84	16,8±1,4*	3,70*
Калинова, 200 Гр	350	83	23,7±1,6*	4,80*
Калинова, 250 Гр	350	50	14,3±1,3*	2,84*
Волошкова, вода	500	9	1,8±0,4	0,07
Волошкова, 100 Гр	500	32	6,4±1,0*	1,01*
Волошкова, 150 Гр	500	51	10,2±1,2*	2,90*
Волошкова, 200 Гр	500	79	15,8±1,4*	3,96*
Волошкова, 250 Гр	500	104	20,8±1,6*	5,52*
Сонечко, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Сонечко, 100 Гр	500	59	11,8±1,1*	1,95*
Сонечко, 150 Гр	400	90	22,5±1,8*	4,80*
Сонечко, 200 Гр	250	84	33,6±2,0*	7,30*
Сонечко, 250 Гр	100	23	23,0±1,7*	6,72
Фаворитка, вода	500	3	0,6±0,1	0,01
Фаворитка, 100 Гр	500	28	5,6±1,0*	0,52*

Закінчення табл. 8.1

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Фаворитка, 150 Гр	500	38	7,6±1,0	1,04*
Фаворитка, 200 Гр	450	43	9,6±1,2*	1,86*
Фаворитка, 250 Гр	400	45	11,3±1,4	2,61*
Хуртовина, вода	500	4	0,8±0,1	0,02
Хуртовина, 100 Гр	500	34	6,8±0,8*	1,18*
Хуртовина, 150 Гр	500	40	8,0±0,9	1,66
Хуртовина, 200 Гр	500	51	10,2±1,1*	2,35*
Хуртовина, 250 Гр	400	50	12,5±1,3*	2,85*
Ласуня, вода	500	7	1,4±0,6	0,07
Ласуня, 100 Гр	500	26	5,2±0,8*	0,68*
Ласуня, 150 Гр	500	27	5,4±0,9	1,12*
Ласуня, 200 Гр	450	43	9,6±0,9*	1,96*
Ласуня, 250 Гр	350	40	11,4±1,0*	2,28
Лінія 418, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Лінія 418, 100 Гр	500	57	11,4±1,1*	2,38*
Лінія 418, 150 Гр	500	78	15,6±1,1*	3,53*
Лінія 418, 200 Гр	400	102	25,5±1,6*	4,95*
Лінія 418, 250 Гр	400	84	21,0±1,4*	4,65

\*Статистично достовірно при  $P_{0,05}$

Встановлено, що більш високий рівень мінливості, характерний для дози 200 Гр., з підвищенням дози до 250 Гр. значимо зменшується у більшості сортів. Найвищий рівень мінливості був характерний для сорту Колос Миронівщини (і це єдиний сорт, у якого рівень мінливості не лише не знизився, але, навпаки, набагато збільшився при зростанні дози гамма-променів до 250 Гр.).

На відміну від частоти, цей показник більш чітко відтворює сортову специфіку – так, наприклад, у сорту Сонечко відбувається дуже значний спад частоти видимих мутацій при дозі 250 Гр., але мінли-

вість залишається майже на тому рівні, оскільки кількість типів мутацій не тільки не зменшилася, але й зростає.

Низький рівень мінливості характерний для сортів Хуртовина, Фаворитка, Ласуня (до 2,85), у інших сортів рівень мінливості суттєво вищий (не нижче 4,8 у сорту Калинова). Високий рівень мінливості спостерігається у сортів Колос Миронівщини, Сонечко.

Вважається, що мінливість при дії гамма-променів повинна суттєво знизитись у порівнянні з хімічними супермутагенами, завдяки зниженню кількості типів змінених ознак, але, як ми побачимо в подальшому, хоча і є сортова специфіка в цьому явищі, все ж таки в середньому за цим показником гамма-промені не лише не поступаються, але й суттєво переважають хімічні мутагени і лише один з них досягає схожого рівня мінливості. Вочевидь, таке судження виникло через високу частоту видимих мутацій за окремими ознаками (в подальших розділах щодо спектру видимих мутацій це буде показано).

Треба зауважити, що найвищий рівень мутабільності в контролі показав сорт Волошкова. Але при дії гамма-променів його результати за цими показниками були посередні. Для сорту Калинова характерний спад рівня мінливості зі статистичною достовірністю. Для лінії 418, сортів Ласуня, Сонечко рівень мінливості залишається приблизно на тому ж рівні.

Отже, низька частота та рівень мінливості при дії гамма-променів характерний для сортів, отриманих при їх дії.

Застосовані хімічні мутагени НМС, НЕС, ДАБ та ДМС відносяться до широко поширених як в селекційній практиці (перші два), так і в практичній генетиці (особливо ДМС при дослідженнях із зворотної генетики). Усі мутагени відносяться до групи так званих супермутагенів.

До супермутагенів відносяться хімічні речовини, які здатні індукувати мутації з тою ж частотою, що й фізичні мутагени, але без такого зниження життєздатності вихідного матеріалу. Характерною рисою хімічних мутагенів є специфічність (або сайт-специфічність) їхньої дії, тобто їм властивий переважний вплив на окремі ділянки ДНК і, як наслідок, індукція окремих типів мутацій з більш високою частотою, ніж для гамма-променів, які мають більш загальний характер дії та індукують усі типи мутацій більш рівномірно (хоча, звичайно, деяка специфічність властива і всім фізичним мутагенам,

більш того, ряд хімічних речовин за своїми властивостями в плані специфічності наближені до фізичних мутагенів).

Нові форми, отримані хімічним мутагенезом, більш адаптивні до умов середовища [103]. Найбільш перспективні хемомутанти з комплексом мутацій, включаючи полігенні [103, 104]. Вважається, що цей тип мутагенезу найбільш генотип специфічний, тобто підібране оптимальне поєднання комплексу мутаген – діапазон доз – вихідний сорт підвищує частоту мутацій до 50 та більше відсотків. Зміна хоча б однієї зі складових знижує частоту та спектр мутацій. Найбільшу цінність представляють знайдені в  $M_2$  цілком змінені сім'ї (константні), коли зміна відбувається за господарсько-цінною ознакою [104]. Крім того, для хімічного мутагенезу характерні менш різкі, поступові зміни, тому цей спосіб більш вдалий для поліпшення вдалих, вже отриманих іншими способами, сортів.

Вибрані нами мутагени є широко вживаними для екологічної генетики та селекції. Те ж саме стосується й обраних концентрацій – вони є тривіальними і дослідження з уведення якихось нових не планувалося, оскільки в цьому аспекті проблема використання хімічних мутагенів вже багаторазово вивчена протягом останніх 50–60 років.

Це ж саме стосується і методів обробки мутагенів. Деякі методичні аспекти залишаються лише в плані суб'єкта мутагенної дії (в нашому випадку – насіння), але й тут ми маємо численні приклади попередніх досліджень з будь-якими типами об'єктів (проростки, набувнявіле насіння, пилок, рослини на окремих стадіях розвитку), що навряд чи можна щось зробити нове та суттєво поліпшити існуючі методики.

Виявлена залежність формотворчої дії хімічних мутагенів від концентрації. Більш низькі концентрації при однаковому відсотковому співвідношенні змін підвищують рівень мінливості ознак в 2–2,5 рази. Найбільш перспективними вважають мутанти з комплексом мутацій, включаючи полігенні. Хімічні мутагени індукують переважно низькостеблові форми (але, на відміну від гамма-променів – більш широко вживані в практичних цілях) та стійкі до хвороб (особливо ДМС).

Але, як ми побачимо далі, при дії хімічних мутагенів не виявлено таких типів змін, що не були б в наявності при дії гамма-променів, тобто суттєвою відмінністю може бути частота змін окремої ознаки, а не сама наявність змін.

Всього було досліджено 35350 сімей в  $M_2 - M_4$  при використанні усіх хімічних мутагенів (враховуючі контроль, що був спільним з гамма-променями, тому дані в контролі повністю ідентичні). Результати за загальною частотою мутацій та рівнем мінливості представлені у таблицях 8.2–8.4.

Таблиця 8.2

**Частота та рівень мінливості під дією нітрозозалкільних речовин**

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Колос Миронівщини, вода	500	2	0,4±0,2	0,01
Колос Миронівщини, НМС 0,0125 %	500	48	9,6±1,1*	1,9*
Колос Миронівщини, НМС 0,025 %	500	67	13,4±1,2*	3,1*
Колос Миронівщини, НЕС 0,01 %	500	44	8,8±1,0*	1,3*
Колос Миронівщини, НЕС 0,025 %	500	68	13,6±1,2*	2,8*
Калинова, вода	500	6	1,2±0,4	0,06
Калинова, НМС 0,0125 %	500	32	6,4±0,9*	0,9*
Калинова, НМС 0,025 %	500	54	10,8±1,1*	2,0*
Калинова, НЕС 0,01 %	500	25	5,0±0,7*	0,5*
Калинова, НЕС 0,025 %	500	35	7,0±0,8*	0,9*
Волошкова, вода	500	9	1,8±0,4	0,07
Волошкова, НМС 0,0125 %	500	44	8,8±1,0*	1,7*
Волошкова, НМС 0,025 %	500	75	15,0±1,2*	3,2*
Волошкова, НЕС 0,01 %	500	39	7,8±1,0*	1,4*
Волошкова, НЕС 0,025 %	500	79	15,8±1,3*	4,2*
Сонечко, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Сонечко, НМС 0,0125 %	500	21	4,2±0,5*	0,5*



Закінчення табл. 8.2

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Сонечко, НМС 0,025 %	500	39	7,8±0,7*	1,3*
Сонечко, НЕС 0,01 %	500	18	3,6±0,4*	0,7*
Сонечко, НЕС 0,025 %	500	24	4,8±0,5*	0,8
Фаворитка, вода	500	3	0,6±0,1	0,01
Фаворитка, НМС 0,0125%	500	44	8,8±0,8*	1,2*
Фаворитка, НМС 0,025 %	500	62	12,4±1,1*	2,6*
Фаворитка, НЕС 0,01 %	500	38	7,6±0,8*	0,9*
Фаворитка, НЕС 0,025 %	500	60	12,0±1,1*	1,7*
Хуртовина, вода	500	4	0,8±0,1	0,02
Хуртовина, НМС 0,0125 %	500	35	7,0±1,0*	1,0*
Хуртовина, НМС 0,025 %	500	56	11,2±1,4*	2,3*
Хуртовина, НЕС 0,01 %	500	40	8,0±1,2*	1,4*
Хуртовина, НЕС 0,025 %	500	51	10,2±1,3*	2,0*
Ласуня, вода	500	7	1,4±0,6	0,07
Ласуня, НМС 0,0125 %	500	42	8,4±1,0*	1,2*
Ласуня, НМС 0,025%	500	69	13,8±1,4*	3,8*
Ласуня, НЕС 0,01 %	500	40	8,0±1,0*	1,2*
Ласуня, НЕС 0,025 %	500	60	12,0±1,3*	2,8*
Лінія 418, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Лінія 418, НМС 0,0125 %	500	47	9,4±1,0*	1,3*
Лінія 418, НМС 0,025 %	500	60	12,0±1,4*	3,1*
Лінія 418, НЕС 0,01 %	500	38	7,6±0,9*	1,1*
Лінія 418, НЕС 0,025 %	500	71	14,2±1,4*	2,6*

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

Дія НЕС та НМС була значно менш ефективною в індукції загальної частоти мутацій, ніж гамма-променів. НМС індукував більшу кількість мутацій, ніж НЕС, хоча тут частота мутацій більш суттєво за-

лежала від сорту, ніж у гамма-променів. Єдине виключення – лінія 418, де більша частота індукувалася НЕС.

При дії НЕС вища частота мутацій виявлена у лінії 418 (14,2 %, при НЕС 0,025 %). При дії НМС вища частота мутацій виявлена у сорту Волошкова (15 %, при НМС 0,025 %). Слід зауважити, що висока частота у цих генотипів виявлена лише при дії даних мутагенних чинників. Як ми могли побачити вище, при дії гамма-променів високим рівнем мутабільності відзначилися інші сорти. Найменша частота мутацій при дії НЕС відмічена у сорту Сонечко – 3,6%, при дії НЕС 0,01 %, 4,2 % у сорту Сонечко при дії НМС 0,0125 %. Частота мутацій, як і рівень мінливості, лінійно зростали при підвищенні концентрації. Жодних порушень цієї закономірності не відбувалося, крім як у сорту Сонечко, де при зростанні концентрації НМС рівень мінливості залишився приблизно на тому ж рівні, але частота мутацій ймовірно збільшилась. Сорт Сонечко, створений при дії НДМС, значно відрізнявся суттєво меншою загальною частотою мутацій, ніж у інших сортів. Також відносно меншою була й варіативність у сорту Калинова, але не настільки. Різниця з іншими сортами і в цьому випадку була достовірною.

Що стосується рівня мінливості, то він був досить високим до 3,2 у сорту Волошкова при дії НЕС та 4,2 при дії НМС у того ж сорту. Тобто при дії нітрозосечовин виділився сорт Волошкова (що показав середній рівень мінливості при дії гамма-променів). У лінії 418 індукувалася більша кількість мутацій, але різноманітність біла суттєво нижчою.

Отже, можна вважати встановленим, що в відповідності з об'єктом мутагенної дії дія нітрозосечовин суттєво відрізнялась від дії гамма-променів і мутабільність сортів була різною. Крім того, сорти, створені при використанні хімічних мутагенів, продемонстрували суттєво нижчу частоту мутацій та рівень мінливості, особливо це стосувалося сорту Сонечко, що був отриманий при дії мутагену той же самої групи. Але й сорт Калинова, що був створений при дії ДАБ (мутагену того ж типу алкільних сполук) показав суттєво нижчий рівень мінливості (хоча й не такий низький).

Більший рівень мінливості показали інші сорти, ніж при дії гамма-променів (Волошкова та лінія 418). Нітрозосечовини продемонстрували, таким чином, більш високий рівень залежності від об'єкту дії, навіть до порушень для деяких сортів загальних закономірностей та індивідуальних реакцій на окремі типи та концентрації мутагенів.

За дисперсійним аналізом при дії цих мутагенів перше місце за значимістю посідав генотип ( $F= 42,09$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,17$ ;  $p\text{-level } 0,02$ ), потім природа мутагену ( $F= 28,60$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,17$ ;  $p\text{-level } 0,03$ ), а лише потім – концентрація мутагену ( $F= 17,03$ ;  $F_{\text{критичне}}= 4,17$ ;  $p\text{-level } 0,04$ ), що також дуже відрізнялось від випадку гамма-променів.

Частота мутацій значно поступалася дії високих доз гамма-променів, але треба зауважити, що за схожістю та виживанням це фактично аналог 100 Гр., тобто більша формотворча здатність при такому порівнянні все ж таки доведена.

Набагато менш шкідливим (але й менш генотоксичним) виявився мутаген ДАБ. Як нам відомо з літератури, цей мутаген за нанесеними ушкодженнями більш подібний до гамма-променів, ніж усі інші досліджені хімічні мутагени. Враховуючі індивідуальні особливості цього мутагену та механізм індукції мутацій на ДНК-рівні ми виділили цей мутаген (як і ДМС) при дослідженні частоти окремо. Частота мутацій та рівень мінливості представлений в таблиці 7.3.

ДАБ за ефективність в якості мутагену значно поступився іншим хімічним мутагенам. Як ми побачимо, він поступився не лише ДМС, але в середньому й нітрозосечовинам.

В результаті проведених досліджень найбільша частота мутацій була виявлена у сорту Сонечко (14,0 %, при ДАБ 0,2 %), також найвищу мутабельність демонстрував цей сорт і при концентрації 0,1 %. Найнижча частота мутацій у сорту Калинова (2,8 % при ДАБ 0,1 % та 5,8 % при ДАБ 0,2%). Тобто найменш чутливим до цього мутагену виявився сорт, створений при дії цього ж самого мутагену.

Треба відзначити, що сорт Сонечко ще при дослідженнях за впливом мутагенів на ріст та розвиток рослин в першому поколінні показав свою вразливість навіть до обмеженого мутагенного впливу. Але, як ми бачимо, це не призвело до високої частоти мутацій в випадку жодного застосованих мутагенних чинників. В цьому випадку сорт, створений при дії спорідненого за типом, але іншої групи мутагенів навпаки, проявив значно вищу мутабельність. Можливо, причиною цьому була специфічність в дії ДАБ, що вважається менш сайт-специфічним ніж інші хімічні мутагени.

Інші сорти за впливом цього мутагену ніяк не відрізнялись, єдине, на що можна зауважити, це приблизно однакова кількість мутацій при дії ДАБ в обох концентраціях для сорту Хуртовина.

## Частота та рівень мінливості під дією ДАБ

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Колос Миронівщини, вода	500	2	0,4±0,2	0,01
Колос Миронівщини, ДАБ, 0,1 %	500	28	5,6±0,7*	0,50*
Колос Миронівщини, ДАБ, 0,2 %	500	44	8,8±0,5*	1,67*
Калинова, вода	500	6	1,2±0,4	0,05
Калинова, ДАБ, 0,1 %	500	14	2,8±0,5*	0,20
Калинова, ДАБ, 0,2 %	500	29	5,8±1,1*	0,81*
Волошкова, вода	500	9	1,8±0,4	0,07
Волошкова, ДАБ, 0,1 %	500	39	7,8±*1,1	1,01*
Волошкова, ДАБ, 0,2 %	500	43	8,6±1,1*	1,38*
Сонечко, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Сонечко, ДАБ, 0,1 %	500	49	9,8±1,2*	1,86*
Сонечко, ДАБ, 0,2 %	500	70	14,0±1,4*	3,08*
Фаворитка, вода	500	3	0,6±0,1	0,08
Фаворитка, ДАБ, 0,1 %	500	31	6,2±0,8*	0,12
Фаворитка, ДАБ, 0,2 %	500	39	7,8±0,7*	0,94*
Хуртовина, вода	500	4	0,8±0,1	0,15
Хуртовина, ДАБ, 0,1 %	500	29	5,8±0,3*	0,12
Хуртовина, ДАБ, 0,2 %	500	34	6,8±0,8	0,75*
Ласуня, вода	500	7	1,4±0,6	0,29
Ласуня, ДАБ, 0,1 %	500	29	5,8±1,1*	0,29
Ласуня, ДАБ, 0,2 %	500	48	9,6±1,3*	0,96*
Лінія 418, вода	500	4	0,8±0,2	0,18
Лінія 418, ДАБ, 0,1 %	500	19	3,8±1,1*	0,11
Лінія 418, ДАБ, 0,2 %	500	38	7,6±1,1*	0,84*

\*Статистично достовірно при  $P_{0,05}$

Рівень мінливості теж значно знизився і становив в більшості варіантів біля одиниці (лише у сорту Сонечко – 3,08, у сортів Колос Миронівщини та Волошкова більше 1 при концентрації ДАБ 0,2). Слід відзначити, що сорт Сонечко досить різко виділився при дії саме цього мутагену та значно випередив за обома показниками інші сорти, що знов вказує на специфічність дії хімічних мутагенів – коли якісь особливості характерні лише для поодиноких сортів та вони досить різко виділяються від усіх інших. В той час як при дії гамма-променів, не враховуючі особливостей сортів, створених при дії гамма-променів, рівень мінливості сортів не відрізнявся настільки явно та безперечно.

При дисперсійному аналізі встановлено, що першим є фактор генотип, потім концентрація мутагену ( $F= 26,47$ ;  $F_{\text{критичне}}= 5,56$ ;  $p\text{-level } 0,02$ ,  $F= 22,17$ ;  $F_{\text{критичне}}= 5,56$ ;  $p\text{-level } 0,02$ ).

Отже, ДАБ як мутаген значно слабше вплинув на сорт Калинова, що був створений при використанні цього мутагену. При дії ДАБ була знов підтверджена висока сайт-специфічність хімічних мутагенів. Частота мутацій та рівень мінливості значно поступався іншим мутагенам.

На відміну від інших хімічних мутагенів ДМС зазвичай використовується при дослідженнях із встановлення генетичного контролю. До того ж на практиці не доведено за відношенням до цього мутагену використання лише помірних концентрацій, для ДМС та ЕМС використання високих концентрацій є досить звичайним явищем.

При дії ДМС вища частота мутацій виявлена у сортів Волошкова (28,3 %, при ДМС 0,05 %) та Колос Миронівщини (27,8 % таж концентрація) (таблиця 8.4). Обидва сорти більш мутабільні й при нижчих концентраціях. Найменша частота мутацій при даній концентрації відмічена у сорту Фаворитка (17,4 %). Частота мутацій лінійно зростала при підвищенні концентрації, як і рівень мінливості. Жодних порушень цієї закономірності не відбувалося, крім сорту Фаворитка в одному випадку. Частота мутацій відносно схожа з відповідною при дії гамма-променів, але все ж таки поступається.

Таблиця 8.4

## Частота та рівень мінливості під дією ДМС

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Колос Миронівщини, вода	500	2	0,4±0,2	0,01
Колос Миронівщини, ДМС 0,0125%	500	63	12,6±1,3*	2,90*
Колос Миронівщини, ДМС 0,025 %	500	82	16,4±1,5*	3,91*
Колос Миронівщини, ДМС 0,05 %	400	111	27,8±2,1*	6,40*
Калинова, вода	500	6	1,2±0,4	0,06
Калинова, ДМС 0,0125 %	500	61	12,2±1,0*	3,26*
Калинова, ДМС 0,025 %	500	70	14,0±1,1*	3,70*
Калинова, ДМС 0,05 %	400	95	23,8±1,7*	5,35*
Волошкова, вода	500	9	1,8±0,4	0,07
Волошкова, ДМС 0,0125 %	500	58	11,6±1,1*	2,27*
Волошкова, ДМС 0,025 %	500	80	16,0±1,7*	3,65*
Волошкова, ДМС 0,05 %	350	99	28,3±2,1*	6,85*
Сонечко, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Сонечко, ДМС 0,0125 %	500	73	14,6±1,4*	2,10*
Сонечко, ДМС 0,025 %	500	112	22,4±1,7*	3,65*
Сонечко, ДМС 0,05 %	400	94	23,5±1,7	3,32
Фаворитка, вода	500	3	0,6±0,1	0,01
Фаворитка, ДМС 0,0125 %	500	59	11,8±1,0*	2,60*
Фаворитка, ДМС 0,025%	500	79	15,8±1,5*	3,36*
Фаворитка, ДМС 0,05 %	500	87	17,4±1,6	3,57
Хуртовина, вода	500	4	0,8±0,1	0,02
Хуртовина, ДМС 0,0125 %	500	47	9,4±1,1*	2,01*
Хуртовина, ДМС 0,025 %	500	69	13,8±1,4*	3,00*

Варіант	Загальна кількість сімей, шт.	Кількість мутантних сімей, шт.	Відсоток мутантних сімей	Рівень мінливості
Хуртовина, ДМС 0,05 %	500	90	18,0±1,6*	4,37*
Ласуня, вода	500	7	1,4±0,6	0,07
Ласуня, ДМС 0,0125 %	500	48	9,6±1,1*	1,63*
Ласуня, ДМС 0,025 %	500	68	13,6±1,4*	4,06*
Ласуня, ДМС 0,05 %	400	92	23,0±2,0*	5,83*
Лінія 418, вода	500	4	0,8±0,2	0,02
Лінія 418, ДМС 0,0125 %	500	52	10,4±1,0*	3,54*
Лінія 418, ДМС 0,025 %	500	79	15,8±1,4*	3,86
Лінія 418, ДМС 0,05 %	400	97	24,3±1,8*	6,48*

\*Статистично достовірно при  $P_{0,05}$

Ми знову спостерігаємо варіабельність за низьким відсотком мутацій, коли два сорти Хуртовина та Фаворитка різко виділилися за цим показником.

Що стосується рівня мінливості, то він був найвищим серед усіх хімічних мутагенів і поступався лише гамма-променям – до 6,85 у сорту Волошкова при концентрації ДМС 0,05 %. Схожий рівень мінливості у лінії 418. Отже, рівень мінливості в ДМС більш відповідає цьому показнику у гамма-променів. Самий низький рівень мінливості також у сорту Фаворитка та Хуртовина (хоча, як ми бачимо з таблиці 18 при приблизно однаковій частоті мутацій формотворчий процес у Хуртовини проходив більш активно).

За результатами дисперсійного аналізу встановлено пріоритет фактору концентрація, потім – генотип ( $F= 24,92$ ;  $F_{\text{критичне}}= 5,92$ ;  $p\text{-level } 0,02$ ;  $F= 24,03$ ;  $F_{\text{критичне}}= 5,92$ ;  $p\text{-level } 0,02$ ).

Отже, при дисперсійному аналізі за факторами «генотип», «концентрація», «природа мутагену» встановлено, що всі три фактори були значимі, але першочергове значення мав фактор «генотип», потім «концентрація», потім «природа мутагену».

Кореляція між зростанням концентрації мутагенів становила від 0,7 (ДАБ) до 0,8 (при дії ДМС), але при хімічному мутагенезі спосте-

рігаються порушення для окремих сортів цієї закономірності та, як правило, таке порушення безпосередньо залежить від генотип-мутагенної взаємодії.

При використанні того ж хімічного мутагену, що був використаний при створенні сорту відбувається суттєве зниження частоти мутацій та формотворчої здатності. Мутагени за ефективністю в індукції частоти нових форм та рівня мінливості можна представити в такій формі (від високої до низької) гамма-промені → ДМС → НМС → НЕС → ДАБ.

Рівень мінливості більш повно відтворює картину дії екогенетичних чинників, оскільки іноді при приблизно однаковій частоті мутацій за рахунок більшої кількості типів змінених ознак встановлюється достовірна різниця між сортами або варіантами.



## **Спектр спадкових змін під дією гамма-променів**

Попередньо до аналізу була проведена класифікація виділених нових форм на декілька груп за загально визнаною для озимої пшениці методикою (за Моргун В. В., Логвиненко В. Ф. [70]). При цьому було враховано візуально виділені продуктивні та кущисті форми, оскільки, саме такі змінені сім'ї більш цінні для наступного селекційного процесу, ніж потомства змінених рослин.

Взагалі ідентифіковано 38 типів змінених ознак, що були класифіковані за такими групами:

**I. Мутації по структурі 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.
9. Відсутність воскової поволоки.

**II. Мутації кольору та структури зерна.**

10. Діжкоподібне зерно.
11. Крупне зерно.
12. Дрібне зерно

**III. Мутації кольору та структури колосу.**

13. Остистий колос.
14. Безостий колос.
15. Довгий колос.
16. Рихлий колос.

17. Циліндричний колос.
18. Веретеноподібний колос.
19. Щільний колос.
20. Крупний колос.
21. Дрібний колос.
22. Напівостистий колос.
23. Ригідний колос.
24. Булавоподібний колос.
25. Загострений колос.
26. Подвійний колос.
27. Антоціанові ості.

#### **IV. Змінені фізіологічні ознаки росту та розвитку.**

28. Стерильність.
29. Ранньостиглість.
30. Пізньостиглість.
31. Стійкість до захворювань.

**V. Системні мутації** – мутації за межі систематичних ознак характерний для пшениці м'якої озимої та більш властивих спорідненим формам.

32. Скверхедний колос.
33. Спельтоїдний колос.
34. Субкомпактоїд.
35. Компактоїд.
36. Сферококкеїд.

#### **VI Мутації по продуктивності та якості зерна.**

37. Продуктивні.
38. Кущисті форми.

В таблицях 9.1–9.8 представлені дані щодо частот виникнення мутацій за окремими ознаками. Мутації попередньо виявляли в  $M_2$ , підтверджували успадкування (або виключали) у  $M_3$  –  $M_4$  поколіннях.

При аналізі знаходимо, що значення має не лише частота виникнення ознак в варіанті, але й кількість варіантів, в яких виникають такі мутації. Ми віднесли мутації, що виникають в 50 % та більше варіантів до високо ймовірних, мутанти що виникли в 25 % та менше варіантів – до рідких, інші – до мутацій з середньою ймовірністю.

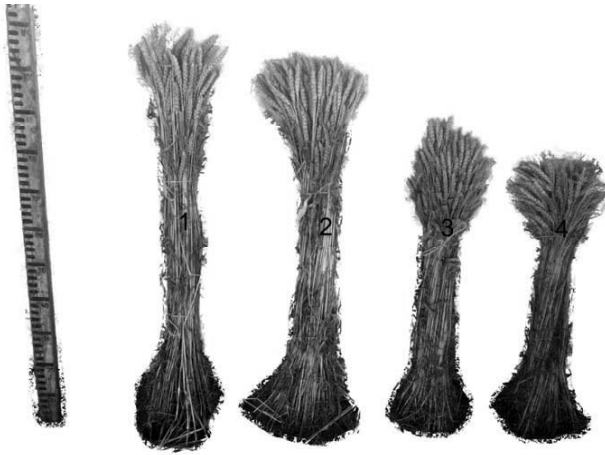


Рис. 9.1. Мутанти сорту Ласуна:

1 – високорослий, 2 – контроль, 3 – низькорослий, 4 – напівкарлик.

У першій групі – мутанти з товстим стеблом – частота виникнення від 0 до 0,4 %, ймовірність виникнення – низька (лише в 3-х варіантах), закономірностей у виникненні за дозами та сортами не виявлено; тонке стебло від 0 до 0,2 %, низькоїмовірні, виникають переважно в тих же варіантах (та виключно в тих же сортах), що й попередня мутація; високостеблові мутації – частота виникнення в середньому за варіантами 0,9 %, високочастотна мутація, що виникає в будь-яких варіантах; низькостеблові – висока ймовірність виникнення, але більш рідка ніж високостеблові, в середньому 0,7 %, частота в окремих варіантах до 3 %; напівкарлик теж високоїмовірна, але менше від попередньої, до 1 %, в середньому – 0,3 %, характерні для до 150 – 200 Гр.; карлик – теж високоїмовірна мутація, але менш від попередньої, до 1,3 %, в середньому 0,2 %, переважно при дії 200–250 Гр. (рис. 9.1); інтенсивна воскова поволока – низькоїмовірна, лише в 3-х варіантах, 0–0,4 %; слаба воскова поволока – високоїмовірна, до 2,4 %, в середньому 0,4 %; відсутність воскової поволоки – високоїмовірна, до 3,6 %, в середньому 0,4 %.

За другою групою (усі мутації низькоїмовірні) – мутанти з діжкоподібним зерном від 0 до 0,2 %; крупне зерно від 0 до 0,6 %; дрібне зерно – поодинокі випадки (рис. 9.2).



Рис. 9.2. Мутанти за розмірами зерна під дією гамма-променів:  
 1 – контроль, сорт Колос Миронівщини, 2 – дрібне зерно, 3 – крупне зерно,  
 4 – бочонковидне зерно

Третя група – остистий колос – високоймовірно (враховуючі остисті/безості сорти), частота до 1,8 %, в середньому за варіантами 0,5 %; безостий колос – теж високоймовірні до 1,5%, в середньому 0,3 % (тобто ймовірність менша, ніж для першого випадку); довгий колос – частота за варіантами до 2,4%, в середньому 0,6 %, трапляється майже в усіх варіантах; рихлий колос – ймовірність виникнення середня, до 1,2 % у варіанті, в середньому 0,2%; циліндричний колос – низькоймовірна, лише у сорті Волошкава при дії 200 – 250 Гр., але частота до 2,6 %; веретеноподібний колос – низькоймовірна, до 1 % в окремих варіантах; щільний колос – середня ймовірність виникнення, до 1,2%, в середньому 0,2 %; крупний колос – виникає з високою ймовірністю 1,2 %, 0,3 % в середньому за варіантами; дрібний колос – високоймовірний, в окремих варіантах до 5 %, в середньому за варіантами 0,8 % (сама високочастотна мутація); напівостистий колос – майже в усіх варіантах, до 4 %, середня 0,7 %; ригідний колос – дуже рідка мутація, не більше 0,2 % в окремих варіантах; булавоподібний колос – мутація відбувається часто, частота за варіантами до 2 %, в середньому у варіантах 0,5 %; загострений колос – виникає з середньою частотою, до 0,7 %, в середньому на варіант припадає до 0,1 %; подвійний колос – дуже рідка мутація, лише в сорту Калинова (тобто, обумовлена генотипом сорту) до 0,4 % при дозі гамма-променів 150–250 Гр. приблизно рівномірно, антоціанові ості – теж рідка мутація, до 0,4 %, але більш ймовірна ніж в попередньому випадку та виникає в будь-якого сорту (рис. 9.3).

Таблиця 9.1

## Спектр форм під дією гамма-променів, сорт Колос Миронівщини

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, 100 Гр.		Колос Миронівщини, 150 Гр.		Колос Миронівщини, 200 Гр.		Колос Миронівщини, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0	0	2	0,4	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
3	Високостеблова	1	0,2	6	1,2	11	2,2	8	1,6	3	1,0
4	Низькостеблова	1	0,2	9	1,8	4	0,8	4	0,8	9	3,0
5	Напівкарлик	0	0	0	0	2	0,4	3	0,6	3	1,0
6	Карлик	0	0	0	0	0	0	3	0,6	4	1,3
8	Слаба воскова поволока	0	0	0	0	1	0,2	4	0,8	5	1,7
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	4	0,8	8	1,6	9	3,0
11	Остистий колос	0	0	2	0,4	4	0,8	4	0,8	5	1,7
12	Довгий колос	0	0	2	0,4	1	0,2	8	1,6	3	1,0
13	Рихлий колос	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,7
14	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	5	1	6	2,0
15	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6	5	1,7
17	Веретеноподібний колос	0	0	2	0,4	1	0,2	0	0	3	1,0
18	Щільний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	3	1,0

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, 100 Гр.		Колос Миронівщини, 150 Гр.		Колос Миронівщини, 200 Гр.		Колос Миронівщини, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
19	Крулий колос	0	0	0	0	5	1	2	0,4	0	0
20	Дрібний колос	0	0	2	0,4	3	0,6	2	0,4	5	1,7
21	Крупне зерно	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
22	Дрібне зерно	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
23	Стерильність	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6	6	2,0
24	Пізностиглість	0	0	4	0,8	1	0,2	1	0,2	3	1,0
25	Ранньостиглість	0	0	10	2	7	1,4	5	1	2	0,7
26	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	3	1,0
27	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	2	0,4	1	0,3
28	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,7
29	Куцисті	0	0	6	1,2	11	2,2	4	0,8	3	1,0
30	Продуктивні	0	0	3	0,6	2	0,4	4	0,8	0	0
31	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
32	Напівостиглі	0	0	0	0	3	0,6	8	1,6	9	3,0
33	Булавоподібний колос	0	0	2	0,4	1	0,2	3	0,6	6	2,0
35	Загострений колос	0	0	1	0,2	2	0,4	3	0,6	2	0,7
37	Стійкість до хвороб	0	0	2	0,4	4	0,8	1	0,2	1	0,3

Таблиця 9.2

## Спектр форм під дією гамма-променів, сорт Калинова

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, 100 Гр.		Калинова, 150 Гр.		Калинова, 200 Гр.		Калинова, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
3	Високостеблова	4	0,8	4	0,8	6	1,2	6	1,2	0	0
4	Низькостеблова	1	0,2	5	1	13	2,6	13	2,6	4	0,8
5	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6	4	0,8
6	Карлик	0	0	0	0	0	0	1	0,2	5	1
7	Слаба воскова по- волока	0	0	0	0	7	1,4	5	1	0	0
8	Відсутність вос- кової поволоки	0	0	1	0,2	5	1	3	0,6	0	0
9	Безостий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	Остистий колос	0	0	3	0,6	1	0,2	4	0,8	4	0,8
11	Довгий колос	0	0	1	0,2	7	1,4	7	1,4	1	0,2
12	Рихлий колос	0	0	0	0	3	0,6	0	0	1	0,2
13	Скверхедний ко- лос	0	0	2	0,4	5	1	6	1,2	4	0,8
14	Спельтоїдний ко- лос	0	0	2	0,4	3	0,6	7	1,4	2	0,4
15	Веретенподібний колос	0	0	0	0	3	0,6	0	0	0	0

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, 100 Гр.		Калинова, 150 Гр.		Калинова, 200 Гр.		Калинова, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
16	Щільний колос	0	0	0	0	2	0,4	1	0,2	0	0
17	Дрібний колос	0	0	0	0	5	1	3	0,6	2	0,4
18	Крупне зерно	0	0	3	0,6	1	0,2	0	0	0	0
19	Стерильність	1	0,2	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6
20	Пізнюстигілість	0	0	4	0,8	6	1,2	6	1,2	6	1,2
21	Раннюстигілість	0	0	5	1	4	0,8	4	0,8	3	0,6
22	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
23	Субкомпактоїд	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4
24	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
25	Кущисті	0	0	5	1	5	1	5	1	0	0
26	Продуктивні	0	0	2	0,4	5	1	6	1,2	0	0
27	Напівстигі	1	0,2	0	0	0	0	5	1	3	0,6
28	Антоціанові ості	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
29	Ригідний колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
30	Булавоподібний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4	0	0
31	Загострений колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
32	Подвійний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
33	Стійкість до хвороб	0	0	2	0,4	2	0,4	1	0,2	0	0



Таблиця 9.3

## Спектр форм під дією гама-променів, сорт Волошка

№	Ознака	Волошка вода		Волошка, 100 Гр.		Волошка, 150 Гр.		Волошка, 200 Гр.		Волошка, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
3	Тонке стебло	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2
4	Високостеблова	3	0,6	1	0,2	4	0,8	1	0,2	0	0
5	Низькостеблова	4	0,8	4	0,8	3	0,6	8	1,6	4	0,8
6	Напівкарлик	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	3	0,6
7	Слаба воскова по-волока	0	0	0	0	0	0	5	1	5	1
8	Відсутність воскової поволоки	1	0,2	3	0,6	3	0,6	4	0,8	8	1,6
9	Остистий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0	0	0
10	Довгий колос	0	0	4	0,8	5	1	3	0,6	6	1,2
11	Рихлий колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	0	0
12	Скверхедний колос	0	0	0	0	2	0,4	0	0	8	1,6
13	Спельтоїдний колос	0	0	1	0,2	7	1,4	6	1,2	0	0
14	Циліндричний колос	0	0	0	0	0	0	10	2	12	2,4

№	Ознака	Волошка вода		Волошка, 100 Гр.		Волошка, 150 Гр.		Волошка, 200 Гр.		Волошка, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
15	Щільний колос	0	0	2	0,4	3	0,6	0	0	4	0,8
16	Крупний колос	0	0	0	0	2	0,4	0	0	2	0,4
17	Дрібний колос	0	0	2	0,4	6	1,2	7	1,4	4	0,8
18	Стерильність	0	0	0	0	2	0,4	6	1,2	12	2,4
19	Пізнюстигілість	0	0	4	0,8	4	0,8	0	0	9	1,8
20	Раннюстигілість	1	0,2	1	0,2	2	0,4	8	1,6	2	0,4
21	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	3	0,6	1	0,2
22	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	2	0,4	4	0,8
23	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4
24	Куцисті	0	0	4	0,8	9	1,8	2	0,4	2	0,4
25	Продуктивні	0	0	2	0,4	4	0,8	1	0,2	3	0,6
26	Напівостигі	0	0	3	0,6	3	0,6	5	1	11	2,2
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
28	Ригідний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2
29	Булавоподібний колос	0	0	0	0	3	0,6	5	1	7	1,4
30	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
31	Стійкість до хвороб	0	0	3	0	2	0	1	0,2	1	0,2

Таблиця 9.4

## Спектр форм під дією гамма-променів, сорт Сонечко

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, 100 Гр.		Сонечко, 150 Гр.		Сонечко, 200 Гр.		Сонечко, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Товсте стебло	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
3	Високостеблова	0	0	7	1,4	8	2	17	6,8	0	0
4	Низькостеблова	0	0	4	0,8	6	1,5	4	1,6	1	1
5	Напівкарлик	0	0	0	0	4	1	2	0,8	1	1
6	Карлик	0	0	0	0	1	0,25	1	0,4	1	1
7	Слаба воскова по- волока	1	0,2	0	0	8	2	6	2,4	2	2
8	Відсутність воско- вої поволоки	0	0	0	0	9	2,25	9	3,6	2	2
9	Безостий колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
10	Довгий колос	0	0	4	0,8	3	0,75	6	2,4	0	0
11	Рихлий колос	0	0	0	0	0	0	3	1,2	0	0
12	Скверхедний ко- лос	0	0	3	0,6	5	1,25	9	3,6	2	2
13	Спельтоїдний ко- лос	0	0	4	0,8	8	2	7	2,8	2	2

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, 100 Гр.		Сонечко, 150 Гр.		Сонечко, 200 Гр.		Сонечко, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
14	Щільний колос	0	0	1	0,2	3	0,75	0	0	0	0
15	Крупний колос	0	0	5	1	4	1	3	1,2	0	0
16	Дрібний колос	0	0	1	0,2	8	2	5	2	5	5
17	Крупне зерно	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Стерильність	0	0	0	0	3	0,75	3	1,2	6	6
19	Пізньостиглість	0	0	3	0,6	6	1,5	0	0	1	1
20	Ранньостиглість	0	0	6	1,2	4	1	5	2	3	3
21	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
22	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,4	3	3
23	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
24	Кущисті	0	0	8	1,6	9	2,25	4	1,6	0	0
25	Продуктивні	3	0,6	7	1,4	2	0,5	4	1,6	0	0
26	Напівостисті	0	0	0	0	4	1	4	1,6	4	4
27	Булавоподібний колос	0	0	4	0,8	4	1	2	0,8	2	2
28	Стійкість до хвороб	0	0	1	0,2	2	0,5	1	0,4	4	4

Таблиця 9.5

## Спектр форм під дією гамма-променів, сорт Фаворитка

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, 100 Гр.		Фаворитка, 150 Гр.		Фаворитка, 200 Гр.		Фаворитка, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	0	0	2	0,4	3	0,6	4	0,9	4	1
2	Низькостеблова	1	0,2	2	0,4	2	0,4	2	0,4	3	0,75
3	Напівкарлик	0	0	0	0	0	0	2	0,4	1	0,25
4	Карлик	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,25
5	Слаба воскова по-волока	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	5	1,25
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,5
7	Безостий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	Остистий колос	0	0	4	0,8	4	0,8	5	1,1	7	1,75
9	Довгий колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,5
10	Рихлий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	3	0,75
12	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	4	1
13	Щільний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, 100 Гр.		Фаворитка, 150 Гр.		Фаворитка, 200 Гр.		Фаворитка, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
14	Крупний колос	0	0	0	0	0	0,2	1	0,2	0	0
15	Дрібний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0
16	Крупне зерно	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	Стерильність	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2	5	1,25
18	Пізньостиглість	0	0	5	1	6	1,2	5	1,1	8	1,5
19	Ранньостиглість	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	1	0,25
20	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,25
21	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,25
22	Кущисті	0	0	4	0,8	4	0,8	1	0,2	0	0
23	Продуктивні	0	0	5	1	2	0,4	0	0	0	2
24	Напівостисті	2	0,4	5	1	8	1,6	7	1,6	6	1,5
25	Булавоподібний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4	3	0,75
6	Стійкість до хво-роб	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0

Таблиця 9.6

## Спектр форм під дією гамма-променів, сорг Хуртовина

№	Ознака	Хуртовина, вода		Хуртовина, 100 Гр.		Хуртовина, 150 Гр.		Хуртовина, 200 Гр.		Хуртовина, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	0	0	5	1	5	1	4	0,8	3	0,8
2	Низькостеблова	0	0	3	0,6	3	0,6	4	0,8	2	0,5
3	Напівкарлик	0	0	0	0	0	0	2	0,4	1	0,3
4	Карлик	0	0	0	0	0	0	2	0,4	1	0,3
5	Інтенсивна воскова ва поволока	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4	1	0,3
6	Слаба воскова по- волока	0	0	1	0,2	2	0,4	3	0,6	3	0,8
7	Безостий колос	0	0	1	0,2	0	0	4	0,8	3	0,8
8	Довгий колос	0	0	3	0,6	5	1	2	0,4	0	0
9	Рихлий колос	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6	2	0,5
10	Скверхедний ко- лос	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6	4	1,0
11	Спельтоїдний ко- лос	0	0	0	0	2	0,4	4	0,8	7	1,8
12	Веретенноподібний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0

Закінчення табл. 9,6

№	Ознака	Хуртовина, вода		Хуртовина, 100 Гр.		Хуртовина, 150 Гр.		Хуртовина, 200 Гр.		Хуртовина, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
13	Щільний колос	0	0	1	0,2	2	0,4	0	0	5	1,3
14	Крупний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	0	0	0	0
15	Дрібний колос	0	0	2	0,4	2	0,4	5	1	8	2,0
16	Крупне зерно	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
17	Стерильність	0	0	0	0	0	0	4	0,8	4	1,0
18	Пізнюстигілість	0	0	5	1	4	0,8	2	0,4	3	0,8
19	Раннюстигілість	0	0	4	0,8	3	0,6	2	0,4	1	0,3
20	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,5
21	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,3
22	Кущисті	1	0,2	2	0,4	3	0,6	1	0,2	0	0
23	Продуктивні	3	0,6	2	0,4	3	0,6	0	0	0	0
24	Напівостиглі	0	0	1	0,2	3	0,6	3	0,6	4	1,0
25	Булавоподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6	5	1,3
26	Стійкість до хвороб	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2	0	0



## Спектр форм під дією гамма-променів, сорт Ласуня

№	Ознака	Ласуня, вода		Ласуня, 100 Гр.		Ласуня, 150 Гр.		Ласуня, 200 Гр.		Ласуня, 250 Гр.	
		лній	%	лній	%	лній	%	лній	%	лній	%
1	Високостеблова	2	0,4	1	0,2	2	0,4	3	0,7	1	0,3
2	Низькостеблова	2	0,4	4	0,8	2	0,4	3	0,7	3	0,9
3	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,6
4	Карлик	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,6
5	Слаба воскова пово- лока	1	0,2	1	0,2	2	0,4	2	0,4	2	0,6
6	Відсутність воскової пволоки	1	0,2	0	0	2	0,4	3	0,7	2	0,6
7	Безостий колос	1	0,2	3	0,6	3	0,6	2	0,4	1	0,3
8	Довгий колос	0	0	5	1	2	0,4	3	0,7	2	0,6
9	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	8	1,8	7	2,0
10	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4	4	1,1
11	Крупний колос	0	0	4	0,8	3	0,6	1	0,2	1	0,3
12	Дрібний колос	0	0	1	0,2	3	0,6	5	1,1	5	1,4
13	Пізнюстигілість	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,7	2	0,6
14	Ранньюстигілість	0	0	2	0,4	2	0,4	1	0,2	0	0,0

№	Ознака	Ласуна, вода		Ласуна, 100 Гр.		Ласуна, 150 Гр.		Ласуна, 200 Гр.		Ласуна, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
15	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,3
16	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,6
17	Кушети	0	0	2	0,4	2	0,4	0	0	0	0
18	Продуктивні	0	0	5	1	3	0,6	0	0	0	0
19	Напвостисті	0	0	0	0	3	0,6	4	0,9	5	1,4
20	Булавоподібний колос	0	0	0	0	2	0,4	4	0,9	5	1,4
21	Стійкість до хвороб	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0

Таблиця 9.8

## Спектр форм під дією гамма-променів, лінія 418

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, 100 Гр.		Лінія 418, 150 Гр.		Лінія 418, 200 Гр.		Лінія 418, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	8	1,6	6	1,2	4	1	1	0,3
2	Низькостеблова	0	0	4	0,8	5	1	11	2,75	4	1,0
3	Напівкарлик	0	0	1	0,2	2	0,4	4	1	1	0,3
4	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	3	0,75	1	0,3
5	Слаба воскова по-волок	2	0,4	2	0,4	4	0,8	6	1,5	3	0,8

Продовження табл. 9,8

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, 100 Гр.		Лінія 418, 150 Гр.		Лінія 418, 200 Гр.		Лінія 418, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	1	0,2	3	0,6	7	1,75	3	0,8
7	Безостий колос	0	0	1	0,2	3	0,6	8	2	4	1,0
8	Довгий колос	0	0	4	0,8	6	1,2	8	2	4	1,0
9	Скверхедний колос	0	0	0	0	3	0,6	11	2,75	14	3,5
10	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	4	0,8	8	2	11	2,8
11	Щільний колос	0	0	1	0,2		0	0	0	0	0
12	Крулий колос	0	0	5	1	3	0,6	1	0,25	2	0,5
13	Дрібний колос	0	0	3	0,6	6	1,2	7	1,75	5	1,3
14	Крупне зерно	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0,0
15	Стерильність	0	0	0	0	3	0,6	5	1,25	11	2,8
16	Пізньостиглість	0	0	11	2,2	14	2,8	10	2,5	8	2,0
17	Ранньостиглість	0	0	8	1,6	3	0,6	1	0,25	4	1,0
18	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
19	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
20	Кущисті	0	0	4	0,8	5	1	2	0,5	0	0
21	Продуктивні	1	0,2	5	1	0	0	0	0	0	0

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, 100 Гр.		Лінія 418, 150 Гр.		Лінія 418, 200 Гр.		Лінія 418, 250 Гр.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
22	Діжкоподібне зерно	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
23	Напвостисті	0	0	2	0,4	4	0,8	6	1,5	7	1,8
24	Антоціанові ості	0	0	2	0,4		0	0	0	0	0
25	Ригідний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
26	Булавоподіб- ний колос	0	0	0	0	4	0,8	6	1,5	7	1,8
27	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,3
28	Стійкість до хвороб	0	0	2	0,4	3	0,6	2	0,5	0	0



Рис. 9.3. Мутанти по структурі колосу та системні мутанти. Сорт Ласуня:  
Ст. – контроль, вихідна форма, 1 – веретеновидний колос, 2 – спельтоїд,  
3 – скверхеда, 4 – спельтоїд

Четверта група включає наступні типи мутантних ознак – стерильність (рис. 9.4) – відбувається часто, але при дозах 200–250 Гр. (в цих дозах до 6 відсотків у варіанті), при дозах 100–150 Гр. доволі рідкісне явище; ранньостиглість (рис. 9.5) – теж часта мутація, до 3 %, в середньому 0,7%, але вже більш характерна для доз 100–150 Гр. ; пізньостиглість – дуже часта мутація, до 2,8 %, в середньому 0,8 %, менш залежить від дози, але частота таких мутацій звичайно підвищується при зростанні дози; стійкість до захворювань – доволі часта мутація, до 4 %, в середньому 0,4 %, але переважно індукується більш низька стійкість.

П'ята група – для всієї групи характерна висока частота при дозах 200 – 250 Гр. та майже відсутні або нечисленні при нижчих дозах – скверхедний колос – високоймовірні, до 3,6 %, в середньому до 0,8 %; спельтоїдний колос – високоймовірні, до 2,8 %, в середньому 0,7 %, тільки цей тип та попередній виникають при дозах 100–

150 Гр.; субкомпактоїд – середньомовірний, лише для високих доз, але до 3 % в окремих випадках; компактоїд – до 2 % при високих дозах; сферококкоїд – рідкісна мутація, до 1 %, але зазвичай не трапляється.



Рис. 9.4. Стерильні мутанти, що виникли після дії гамма-променів

Для останньої групи характерне різке зростання при підвищенні доз, тобто мутації можуть бути індикаторами високих доз. Продуктивні та кущисті форми – частота за варіантами на рівні 0,4–0,6 %, як правило характерні для доз 100–150 Гр. В  $M_4$ – $M_6$  було проведено ділянкове випробування отриманих продуктивних сімей, в результаті встановили, що продуктивних ліній були отримані при дії лише дози 100 Гр.



Рис. 9.5. Ранньостиглий мутант сорту Фаворитка (гамма-промені, 150 Гр.) в порівнянні з контролем

До селекційно-цінних відносяться перш за все продуктивні форми (частота мутацій складала від 0 до 0,2 % в залежності від варіанта), до генетично-цінних – лінії з корисними ознаками, що можна використати як батьківські компоненти в схрещуваннях (частота таких мутацій складала 0,2–0,6 % в залежності від варіанта, але більшість таких ліній становить дуже обмежений інтерес внаслідок додаткових негативних характеристик – низької зимостійкості, врожайності, посухостійкості, стійкості до хвороб).

Всього було виділено випробуванням в  $M_4$  –  $M_6$  чотири продуктивних лінії (в порівнянні з національним стандартом сортом Подолянка). Три у сорту Сонечко, одна у сорту Калинова (усі отримані при використанні дози 100 Гр.). Одна з них, лінія 133, до того ж більш ранньостигла. Усі лінії мають більш високу МТЗ та більш високу вагу зерна з рослини або колосу. Три лінії з чотирьох віднесено до низькорослих.

До корисних ознак відносяться наступні мутанти – короткостеблові форми, напівкарликові, карликові, форми з товстим стеблом, крупним колосом, крупним зерном, ранньостиглі, стійкі до захворювань. Всього було відібрано до колекції для наступних схрещувань – короткостеблових форм 35 (особливо багато у сорту Волошкова, напівкарликових 35 (індукувалися переважно високими дозами гамма-променів), карликів 4 (виключно сорти Сонечко та Ласуня, при 200–

250 Гр.), з крупним колосом 14 (переважно при дозі 100 Гр.), з крупним зерном 14 (те ж саме), ранньостиглих 40 (переважно при дозах 100–150 Гр., але більшість форм з низькою зерновою продуктивністю).

Отже, сорти Фаворитка, Ласуня, Хуртовина, отримані при дії гамма-променів, показали саму низьку мутабільність під дією того ж чинника. До того ж використання їх в якості вихідного матеріалу не дало жодної продуктивної лінії.

Доза 200 Гр. оптимальна для отримання генетично-цінних ліній для подальшого формування колекцій. Найбільшу частоту мутацій в контролі показав сорт Волошкова, який взагалі характеризується невисокою стабільністю (наслідок використання для створення методу термомутагенезу).

Певні мутації виникають лише у окремих генотипів (хоча взагалі гамма-промені не вважаються мутагеном, що мають специфічний характер дії в цьому аспекті). Також більш поширеними є мутанти які викликають нерізкі зміни в фенотипі, особливо при низьких дозах гамма-променів. Різкі мутації в морфотипі менш розповсюджені. Також наявні форми з двома та більше змінами, але їх небагато і вони виникають майже виключно при високих дозах та, як правило, це поєднанні між собою ознаки.

Певні мутації здатні виникати з більшою ймовірністю (або, в деяких випадках, виключно виникати) лише в деяких генотипах (об'єктах мутагенної дії).

Найбільш оптимальною для індукції селекційно-цінних мутацій є доза 100 Гр. Повторна дія гамма променями на матеріал, що був створений при дії гамма-променів, недоцільна та призводить до збіднення спектру.



## Межі мінливості під дією хімічних чинників

Вважається, що специфіка хімічних мутагенів проявляється в двох основних напрямках дії. По-перше, індукція з більшою ймовірністю окремих ознак з меншою загальною кількістю ознак за якими проходять мутації. Це пов'язано з дією на молекулярному рівні лише на окремі спорідненні ДНК-послідовності (сайт-специфічності) [316, 339]. По-друге, індукція переважно нерізких, поступових змін. Тобто, чим більш віддалена морфологічно, біохімічно чи онтогенетично отримана ознака від «дикої» алелі, тим менш вона ймовірна для даного типу мутагенів (таких зв'язок існує і для фізичних мутагенів, але там він не так тісний) [373, 375, 397, 432].

В наших дослідженнях виявлялися ті типи ознак за якими ті чи інші хімічні чинники (супермутагени) більш ефективні, або навіть такі, які вони завжди викликають при своїй дії. Крім того, перевірявся високий зв'язок між генотипом та мутагеном, що на нього діє, оскільки для хімічних мутагенів він повинен бути набагато більш тісним, ніж для гамма-променів [284, 289].

На відміну від гамма-променів НЕС та НМС викликали суттєво більш вузький спектр – кількість типів змінених ознак знизилась (а не лише загальна частота). При цьому деякі нові форми, що були навіть високо ймовірними для гамма-променів, або зникли зовсім, або характерні лише для поодиноких варіантів. Це стосується перш за все системних мутацій та деяких мутацій за морфологією рослини.

Загалом, в спектрі було ідентифіковано 31 тип змінених ознак для НЕС та 33 типа для НМС, для простоти викладення наведені лише відсутні ознаки у відповідних групах:

### **I. Мутації за структурою стебла та листя.**

1. Товсте стебло (для НЕС).

### **II. Мутації кольору та структурі зерна.**

10. Діжкоподібне зерно.

11. Крупне зерно (для НМС).

### III. Мутації кольору та структури колосу.

16. Циліндричний колос .

25. Подвійний колос.

26. Антоціанові ості (для НЕС).

### V. Системні мутації.

34. Компактоїд (для НЕС).

Навіть на рівні класифікації видно, що дія обох мутагенів суттєво відрізнялася за індукуванням ознак і цю різницю не можливо пояснити лише рівнем мутагенної активності окремих чинників. Хоча НМС індукує загальну частоту змінених форм в середньому більш високу, але, на відміну від НЕС, не з'являється мутантів з крупним зерном. В той же час, на відміну від гамма-променів, обидва мутагени не індукують окремі мутанти за структурою колосу та зерна. Хоча, у випадку подвійного колосу, це можна пояснити не тільки особливостями мутагену, а особливостями взаємодії конкретного мутагену з конкретним генотипом (сорт Калинова), тобто витоки такого явища мають бути ще більш специфічними.

В таблицях 10.1–10.8 представлені дані щодо частот виникнення мутацій за окремими ознаками. Мутації попередньо виявляли в  $M_2$ , підтверджували успадкування (або виключали) у  $M_3$ – $M_4$  поколіннях.

При аналізі ймовірність виникнення зміни ознаки або набуття нової ознаки класифікували як і для гамма-променів. Представлений аналіз зроблений окремо для НЕС та НМС з наступним узагальненням особливостей кожного мутагену.

Для НЕС за першою групою – за товстим стеблом мутацій зовсім не відмічено; за малоюмовірні, виникли з дуже високою частотою у сорту Колос Миронівщини – частота виникнення досягала 0,8 % та один випадок у сорту Ласуня, тобто мутація доволі специфічна; високостеблові мутанти в середньому за варіантами 0,8 %, високочастотна мутація, що виникає в будь-яких варіантах з частотою від 0,2 до 1,8 %, але переважно у сортів Фаворитка, Ласуня, лінії 418; низькостеблові – висока ймовірність виникнення, але більш рідка ніж високостеблові, в середньому 0,5 %, частота в окремих варіантах до 1,6 %, що значно нижче, ніж у випадку гамма-променів, ця мутація зовсім відсутня у сорту Калинова, та малоюмовірна у сортів Сонечко та Колос Миронівщини; напівкарлик – мутація середня за ймовірністю, значно менш частотна ніж у гамма-променів, до 0,6 %, в середньому – 0,1 %, характерна для більш високих концентрацій НЕС, майже від-

сутні при НЕС 0,01 % (крім сорту Сонечко) та відсутні у сорту Калинова; карлик – для НЕС, на відміну від гамма-променів майже відсутня, лише поодинокі випадки у сортів Волошкова та Сонечко; інтенсивна воскова поволока – як і у гамма-променів, лише поодинокі випадки (для НЕС – у сорту Хуртовина), ймовірність виникнення мінімальна (рис. 10.1).

Слаба воскова поволока – високо ймовірна, як і у гамма-променів, але відсутня у сортів Сонечко та Колос Миронівщини та майже відсутня у сорту Калинова, у інших ймовірність досить висока, до 1,2 %, в середньому 0,3 %; відсутність воскової поволоки – ймовірна середньо, до 1,4 %, але дуже залежить від генотипу об'єкту мутагенної дії – так у сортів Сонечко, Хуртовина, Калинова, Колос Миронівщини відсутня, зате дуже вірогідна у лінії 418.

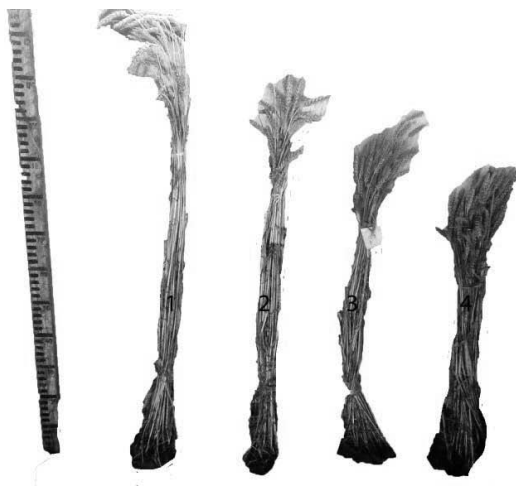


Рис 10.1. Мутанти за висотою рослин. Сорт Сонечко:

1 – високорослий, 2 – вихідна форма, 3 – низькорослий, 4 – напівкарлик

За другою групою (усі мутації малоімовірні або відсутні)– мутанти з діжкоподібним зерном відсутні; крупне зерно від 0 до 0,8 %, є лише в сортів Волошкова та Колос Миронівщини.

Третя група – остистий колос – середньоїмовірно (враховуючі остисті/безості сорти), частота до 0,6 %, в середньому за варіантами 0,2 %, такий тип мутацій теж має сортову специфіку; безостий колос

– теж середньоїмовірні до 1,6%, в середньому 0,6 % (тобто ймовірність суттєво більша, ніж для першого випадку, що повністю протилежно до використання гамма-променів); довгий колос (рис. 10.2) – частота за варіантами до 1,6 %, в середньому – 0,9 %, трапляється майже в усіх варіантах; рихлий колос – дуже рідка мутація під дією НЕС, єдиний випадок у сорту Волошково; веретеноподібний колос – малоїмовірна, до 0,2 % в окремих варіантах; щільний колос – теж саме, але по варіантах до 0,8 %; крупний колос – виникає з високою ймовірністю 1,4 %, 0,4 % в середньому за варіантами; дрібний колос – високоїмовірний, в окремих варіантах до 1,4 %, в середньому за варіантами 0,7 %; напівостистий колос – майже в усіх варіантах, до 1,8 %, середня 0,8 %; ригідний колос – лише один випадок у сорту Хуртовина; булавоподібний колос – мутація відбувається доволі часто, але в деяких сортах відсутня, частота за варіантами до 0,6 %, в середньому у варіантах 0,3 %; загострений колос – рідкісна мутація, відсутня у більшості сортів, до 0,4 %.



Рис 10.2. Мутанти за довжиною колосу при дії НЕС:  
Ст. – вихідна форма, 1 -3 – мутанти з довгим колосом



Рис. 10.3. Пізньостиглий мутант сорту Ласуня в порівнянні з вихідною формою

Четверта група включає наступні типи мутантних ознак – стерильність – ймовірність нижча за середню, в середньому 0,2 %, в окремих варіантах до 0,6 %, зовсім відсутня при НЕС 0,01%; ранньостиглість – дуже часта мутація, від 0,2 до 1,4 %, в середньому 0,6 % (тобто, нижче ніж у гамма-променів), частота в середньому підвищується при підвищенні концентрації; пізньостиглість (рис. 10.3) – дуже часта мутація, до 1,2 %, в середньому 1,0 %, не залежить від концентрації екогенетичного чинника або суб'єкту мутагенної дії; стійкість до захворювань – доволі часта мутація, від 0,2 до 0,8 %, в середньому 0,5 %, доволі часто при дії мутагенна стійкість підвищується, особливо до борошнистою роси.

Спектр форм під дією нігрозозалкільсечовин, сорт Колос Миронівщини

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, НЕС 0,01 %		Колос Миронівщини, НЕС 0,025 %		Колос Миронівщини, НМС 0,0125 %		Колос Миронівщини, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Тонке стебло	0	0	0	0	4	0,8	1	0,2	1	0,2
2	Високостеблова	1	0,2	4	0,8	3	0,6	4	0,8	3	0,6
3	Низькостеблова	1	0,2	1	0,2	1	0,2	2	0,4	5	1
4	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
5	Слаба воскова поволока	0	0	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6
7	Остистий колос	0	0	3	0,6	2	0,4	2	0,4	2	0,4
8	Довгий колос	0	0	4	0,8	6	1,2	0	0	0	0
9	Рихлий колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6
10	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	3	0,6	1	0,2	2	0,4
11	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0	0	0
12	Щільний колос	0	0	0	0	3	0,6	1	0,2	1	0,2
13	Крупний колос	0	0	0	0	1	0,2	5	1	5	1
14	Дрібний колос	0	0	5	1	4	0,8	3	0,6	5	1
15	Крупне зерно	0	0	2	0,4	4	0,8	0	0	0	0
16	Стерильність	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4	4	0,8

Закінчення табл. 10.1

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, НЕС 0,01 %		Колос Миронівщини, НЕС 0,025 %		Колос Миронівщини, НМС 0,0125 %		Колос Миронівщини, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
17	Пізньостиглість	0	0	6	1,2	8	1,6	4	0,8	8	1,6
18	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6	4	0,8
19	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
20	Кушисті	0	0	8	1,6	11	2,2	11	2,2	9	1,8
21	Продуктивні	0	0	4	0,8	1	0,2	3	0,6	1	0,2
22	Напівостисті	0	0	3	0,6	5	1	1	0,2	3	0,6
23	Булавоподібний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	1	0,2	2	0,4
24	Загострений колос	0	0	0	0	2	0,4	1	0,2	2	0,4
25	Стійкість до хвороб	0	0	3	0,6	3	0,6	2	0,4	5	1

Таблиця 10.2

## Спектр форм під дією нітрозоалкілселечовин, сорт Калинова

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, НЕС 0,01 %		Калинова, НЕС 0,025 %		Калинова, НМС 0,0125 %		Калинова, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	4	0,8	3	0,6	3	0,6	3	0,6	5	1
2	Низькостеблова	1	0,2	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, НЕС 0,01 %		Калинова, НЕС 0,025 %		Калинова, НМС 0,0125 %		Калинова, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
3	Напівкарлик	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
4	Слаба воскова поволока	0	0	1	0,2	0	0	0	0,2	2	0,4
5	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6
6	Довгий колос	0	0	4	0,8	6	1,2	3	0,6	0	0
7	Рихлий колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6
8	Спельтодний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	2	0,4
9	Щільний колос	0	0	0	0	3	0,6	3	0,6	4	0,8
10	Крупний колос	0	0	0	0	1	0,2	5	1	3	0,6
11	Дрібний колос	0	0	5	1	4	0,8	6	1,2	5	1
12	Крупне зерно	0	0	0	0	4	0,8	0	0	0	0
13	Стерильність	1	0,2	1	0,2	2	0,4	0	0	4	0,8
14	Пізьостиглість	0	0	2	0,4	6	1,2	2	0,4	3	0,6
15	Ранньостиглість	0	0	1	0,2	2	0,4	1	0,2	6	1,2
16	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
17	Кушцсті	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6	3	0,6
18	Продуктивні	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
19	Напівостигі	1	0,2	3	0,6	0	0	0	0	3	0,6
20	Загострений колос	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
21	Стійкість до хвороб	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0



Таблиця 10.3

## Спектр форм під дією нігрозалкілсечовин, сорт Волошкова

№	Ознака	Волошкова, вода		Волошка, НЕС 0,01 %		Волошка, НЕС 0,025 %		Волошка, НМС 0,0125 %		Волошка, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	3	0,6	2	0,4	1	0,2	4	0,8	2	0,4
2	Низькостеблова	4	0,8	5	1	8	1,6	4	0,8	8	1,6
3	Напівкарлик	0	0	0	0	3	0,6	0	0	0	0
4	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
5	Слаба воскова поволока	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	3	0,6
6	Відсутність воскової поволоки	1	0,2	1	0,2	1	0,2	2	0,4	4	0,8
7	Остистий колос	0	0	1	0,2	3	0,6	3	0,6	1	0,2
8	Довгий колос	0	0	5	1	8	1,6	0	0	4	0,8
9	Рихлий колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
10	Скверхедний колос	0	0	0	0	3	0,6	0	0	0	0
11	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	5	1	0	0	3	0,6
12	Щільний колос	0	0	0	0	4	0,8	2	0,4	3	0,6
13	Крупний колос	0	0	2	0,4	3	0,6	4	0,8	3	0,6
14	Дрібний колос	0	0	7	1,4	3	0,6	4	0,8	7	1,4
15	Крупне зерно	0	0	3	0,6	1	0,2	0	0	0	0
16	Стерильність	0	0	0	0	4	0,8	1	0,2	5	1

Закінчення табл. 10.3

№	Ознака	Волошка, вода		Волошка, НЕС 0,01 %		Волошка, НЕС 0,025 %		Волошка, НМС 0,0125 %		Волошка, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
17	Пізньостиглість	0	0	7	1,4	11	2,2	6	1,2	11	2,2
18	Ранньостиглість	1	0,2	1	0,2	1	0,2	2	0,4	3	0,6
19	Сферококкум	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
20	Кущисті	0	0	5	1	11	2,2	6	1,2	3	0,6
21	Продуктивні	0	0	1	0,2	0	0	6	1,2	2	0,4
22	Напівостиглі	0	0	2	0,4	5	1	2	0,4	5	1
23	Булавоподібний колос	0	0	1	0,2	3	0,6	1	0,2	2	0,4
24	Загострений колос	0	0	0	0	2	0,4	1	0,2	0	0
25	Стійкість до хвороб	0	0	3	0,6	4	0,8	2	0,4	3	0,6

## Спектр форм під дією нігрозоалкілсечовин, сорт Сонечко

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, НЕС 0,01 %		Сонечко, НЕС 0,025 %		Сонечко, НМС 0,0125 %		Сонечко, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	0	0	3	0,6	1	0,2	2	0,4	5	1
2	Низькостеблова	0	0	2	0,4	1	0,2	1	0,2	2	0,4
3	Напівкарлик	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0	2	0,4
4	Карлик	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
5	Слаба воскова поволока	1	0,2	0	0	0	0	1	0,2	4	0,8
6	Відсутність поволоки воскової	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
7	Безостий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0	1	0,2
8	Довгий колос	0	0	3	0,6	4	0,8	0	0	0	0
9	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	5	1	2	0,4	3	0,6
10	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
11	Щільний колос	0	0	0	0	2	0,4	0	0	0	0
12	Крупний колос	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2	2	0,4
13	Дрібний колос	0	0	3	0,6	0	0	1	0,2	2	0,4
14	Стерильність	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
15	Пізнюстигість	0	0	3	0,6	3	0,6	1	0,2	1	0,2



Продовження табл. 10.5

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, НЕС 0,01 %		Фаворитка, НЕС 0,025 %		Фаворитка, НМС 0,0125 %		Фаворитка, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	2	0,4	5	1	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0	2	0,4	1	0,2	3	0,6	6	1,2
9	Відсутність поволоки воскової	0	0	0	0	0	0	3	0,6	3	0,6
10	Безостий колос	0	0	0	0,6	2	0,4	0	0	0	0
11	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	3	0,6	5	1
12	Довгий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0,6
13	Скверхедний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
14	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
15	Щільний колос	0	0	3	0,6	7	1,4	0	0	1	0,2
16	Крупний колос	0	0	3	0,6	4	0,8	2	0,4	1	0,2
17	Дрібний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4	3	0,6
18	Стерильність	0	0	5	1	7	1,4	0	0	0	0
19	Пізнюстигілість	0	0	2	0,4	3	0,6	4	0,8	5	1
20	Ранньюстигілість	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
21	Сферококкум	0	0	3	0,6	8	1,6	0	0	0	0
22	Кущисті	0	0	2	0,4	2	0,4	8	1,6	5	1
23	Продуктивні	0	0	2	0,4	3	0,6	5	1	2	0,4

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, НЕС 0,01 %		Фаворитка, НЕС 0,025 %		Фаворитка, НМС 0,0125 %		Фаворитка, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
24	Діжкоподібне зерно	0	0	4	0,8	5	1	0	0	0	0
25	Напівостиглі	2	0,4	0	0	0	0	3	0,6	5	1
26	Ригідний колос	0	0	0	0	3	0,6	0	0	0	0
27	Булавоподібний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0,6
28	Стійкість до хвороб	0	0	0	0	0	0	3	0,6	2	0,4

Таблиця 10.6

## Спектр форм під дією нітрозалкілсечовин, сорт Хуртовина

№	Ознака	Хуртовина, вода		Хуртовина, НЕС 0,01 %		Хуртовина, НЕС 0,025 %		Хуртовина, НМС 0,0125 %		Хуртовина, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Тонке стебло	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
2	Високостеблова	0	0	2	0,4	3	0,6	5	1	6	1,2
3	Низькостеблова	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6	3	0,6
4	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2	0	0	2	0,4
5	Інтенсивна воскова поволока	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0	2	0,4
6	Слаба воскова поволока	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	2	0,4
7	Безостий колос	0	0	3	0,6	5	1	1	0,2	3	0,6

Закінчення табл. 10.6

№	Ознака	Хуртовина, вода		Хуртовина, НЕС 0,01 %		Хуртовина, НЕС 0,025 %		Хуртовина, НМС 0,0125 %		Хуртовина, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
8	Довгий колос	0	0	4	0,8	6	1,2	1	0,2	4	0,8
9	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
10	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
11	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
12	Щільний колос	0	0	1	0,2	2	0,4	0	0	3	0,6
13	Круллий колос	0	0	4	0,8	2	0,4	4	0,8	3	0,6
14	Дрібний колос	0	0	3	0,6	5	1	4	0,8	4	0,8
15	Стерильність	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0,8
16	Пізнюстигілість	0	0	3	0,6	3	0,6	3	0,6	4	0,8
17	Ранньюстигілість	0	0	3	0,6	3	0,6	2	0,4	2	0,4
18	Кущисті	1	0,2	5	1	7	1,4	8	1,6	5	1
19	Продуктивні	3	0,6	1	0,2	0	0	1	0,2	1	0,2
20	Напівостисті	0	0	4	0,8	5	1	1	0,2	3	0,6
21	Антоціанові ості	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
22	Ригідний колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0	1	0,2
23	Булавоподібний колос	0	0	2	0,4	2	0,4	1	0,2	2	0,4
24	Загострений колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0	0	0
25	Стойкість до хвороб	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4	1	0,2

Спектр форм під дією нітрозоксиісечовин, сорт Ласуна

№	Ознака	Ласуна, вода		Ласуна, НЕС 0,01 %		Ласуна, НЕС 0,025 %		Ласуна, НМС 0,0125 %		Ласуна, НМС 0,025 %	
		лній	%	лній	%	лній	%	лній	%	лній	%
1	Тонке стебло	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0
2	Високостеблова	2	0,4	5	1	8	1,6	2	0,4	2	0,4
3	Низькостеблова	2	0,4	4	0,8	3	0,6	3	0,6	4	0,8
4	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6
5	Карлик	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
6	Слаба воскова поволока	1	0,2	2	0,4	1	0,2	3	0,6	4	0,8
7	Відсутність поволоки воскової	1	0,2	2	0,4	3	0,6	3	0,6	4	0,8
8	Безостий колос	1	0,2	3	0,6	8	1,6	2	0,4	3	0,6
9	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	Довгий колос	0	0	3	0,6	4	0,8	5	1	6	1,2
11	Скверхедний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
12	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	7	1,4	0	0	8	1,6
13	Веретенноподібний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,4
14	Крупний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	3	0,6	1	0,2
15	Дрібний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	2	0,4	6	1,2



Закінчення табл. 10.7

№	Ознака	Ласуна, вода		Ласуна, НЕС 0,01 %		Ласуна, НЕС 0,025 %		Ласуна, НМС 0,0125 %		Ласуна, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
16	Стерильність	0	0	0	0	2	0,4	0	0	0	0
17	Пізнюстиглість	0	0	5	1	4	0,8	3	0,6	8	1,6
18	Раннюстиглість	0	0	3	0,6	6	1,2	5	1	7	1,4
19	Субкомпактоїд	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
20	Сферококкум	0	0	0	0	1	0,2	0	0	2	0,4
21	Куциті	0	0	4	0,8	5	1	8	1,6	6	1,2
22	Продуктивні	0	0	3	0,6	2	0,4	2	0,4	1	0,2
23	Напівостиглі	0	0	4	0,8	6	1,2	1	0,2	5	1
24	Антоціанові ості	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
25	Ригідний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
26	Булавоподібний колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0	3	0,6
27	Стійкість до хвороб	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4	1	0,2



Закінчення табл. 10.8

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, НЕС 0,01.		Лінія 418, НЕС 0,025.		Лінія 418, НМС 0,0125 %.		Лінія 418, НМС 0,025 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
16	Пізньостиглість	0	0	1	0,2	2	0,4	6	1,2	8	1,6
17	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	7	1,4	2	0,4	1	0,2
18	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
19	Кущисті	0	0	2	0,4	4	0,8	3	0,6	3	0,6
20	Продуктивні	1	0,2	4	0,8	0	0	3	0,6	0	0
21	Напівостисті	0	0	1	0,2	9	1,8	4	0,8	6	1,2
22	Антоціанові ості	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
24	Загострений колос	0	0	0	0	2	0,4	0	0	1	0,2
25	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	2	0,4	5	1	3	0,6

П'ята група – для всієї групи характерна низька частота при дії НЕС, особливо при концентрації 0,01%, але й при 0,025 – мутації досить рідкісні – скверхедний колос – рідкісна мутація, до 0,6 % в одному варіанті Волошкова, НЕС 0,025 %, та один випадок для сорту Хуртовина та ж концентрація НЕС; спельтоїдний колос – середньомовірні, але у варіантах, де трапляється, виникає з високою частотою, до 2,2 %, переважно при дії НЕС 0,025 %, дуже висока сортова специфічність; субкомпактоїд – майже відсутня, лише один випадок у сорту Ласуня, НЕС 0,025 %; компактоїд – відсутні; сферококкоїд – рідкісна мутація, лише двічі на весь дослід.

Частота куцистих форм досить висока, до 2,2 %, в середньому за варіантами 1 %, частота продуктивних сімей невисока, до 0,8 %, після випробувань була виділена лише одна лінія.

Отже, в експерименті багато типів мутантних ознак не виникає, або суттєво знижується ймовірність їх виникнення в окремих варіантах, особливо це стосується сортів Сонечко, Калинова, Колос Миронівщини. Також відбувається посилення мутагенної активності, яка також залежить від генотипу об'єкту мутагенної дії (Хуртовина, лінія 418). На відміну від гамма-променів НЕС не індукує великої системних мутантів, мутантів з редукцією росту, окремих типів мутантів за структурою колосу та зерна.

Разом з тим, мутаген досить активний в індукції ранньостиглості та стійкості до хвороб (позитивної). Тобто для НЕС як для мутагену генотип-мутагенна взаємодія має більш суттєве значення.

Для НМС за першою групою – за товщиною стебла відмічені лише один випадок мутанту з товстим стеблом (сорт Фаворитка, НМС 0,025 %); тонке стебло – дуже рідкісна мутація. частота виникнення від 0 до 0,2 %, виникла лише в трьох варіантах; високостеблові мутанти в середньому за варіантами 0,7 %, високочастотна мутація, що виникає в будь-яких варіантах з частотою від 0,4 до 1,2 %, більш-менш рівномірно у всіх сортів, чим суттєво відрізняється від НЕС; низькостеблові – висока ймовірність виникнення, за всіма варіантами, в середньому 0,7 %, частота в окремих варіантах до 1,6 %, що значно нижче, ніж у випадку гамма-променів, приблизно рівномірно та в середньому більша частотна ніж у НЕС; напівкарлик – мутація теж є високо ймовірною, порівняно частотна за відношенням до частоти при гамма-променях, до 0,6 %, в середньому – 0,2 %, характерні для більш високої концентрації НМС, в сорту Волошкова ця мутація відсутня, що ча-

стково співпадає з НЕС; карлики виникають лише в трьох випадках – у сорту Волошкова НМС 0,025 %, сорту Фаворитка та сорту Ласуня, тобто, на відміну від НЕС, поодинокі випадки відбуваються; інтенсивна воскова поволока – як і у гамма-променів та НЕС, лише два випадки у сорту Хуртовина, ймовірність виникнення мінімальна; слаба воскова поволока – високоймовірна, як і у гамма-променів, від 0,2 до 1,2 %, в середньому 0,6 %; відсутність воскової поволоки – середньоїмовірна, до 0,8 %, але залежить від генотипу об'єкту мутагенної дії – відсутнє у сорту Хуртовина (доволі відрізняється від дії НЕС та гамма-променів), в середньому за варіантами 0,4 %.

За другою групою (усі мутації низькоймовірні або відсутні) – мутанти з діжкоподібним зерном відсутні (як і у НЕС); мутантні форми з крупним зерном теж відсутні, що вже є характерним саме для цього мутагену.

Третя група – остистий колос – середньоїмовірна (враховуючи остисті/безості сорти), частота до 1,0 %, в середньому за варіантами 0,2 %, взагалі, виникнення остистості в безостих форм, як ми бачимо на прикладі вже третього мутагенного чинника, менш ймовірно ніж навпаки; безостий колос – також середньоїмовірна до 0,8 %, в середньому 0,2 % (суттєво нижче ніж у НЕС та більш подібне до дії гамма-променів); довгий колос – частота за варіантами до 1,2 %, в середньому 0,4 %, не відбувається у сорту Сонечко та Колос Миронівщини; рихлий колос – середня ймовірність, на відміну від дії НЕС, не виникає у сортів Сонечко, Фаворитка, Хуртовина, Ласуня; веретеноподібний колос – дуже рідка мутація, виникла лише у сорту Ласуня та лінії 418; щільний колос – виникає з середньою частотою, за варіантами до 0,8 %, в середньому 0,2 %; крупний колос – виникає з високою ймовірністю 1,2 %, 0,6 % в середньому за варіантами; дрібний колос – високоймовірний, в окремих варіантах до 1,4 %, в середньому за варіантами 0,8 %; напівостистий колос – майже в усіх варіантах, до 1,2 %, середня 0,6 % (тобто нижче, ніж при дії НЕС); ригідний колос – поодинокі випадки у сортів Хуртовина, Ласуня та лінії 418; булавоподібний колос – мутація відбувається доволі часто, але в деяких сортах відсутня (Калинова, лінія 418), частота за варіантами до 0,6 %, в середньому за варіантами 0,2 %; загострений колос – середня за ймовірністю мутація, відсутня у частини сортів, до 0,4 % (але більш частотна ніж у НЕС); антоціанове забарвлення у остей – три випадки, рідка мутація, але на відміну від НЕС, відбувається.



Рис. 10.4. Пізньостиглий мутант. Лінія 418 при дії НМС 0,025 %

Четверта група включає наступні типи мутантних ознак – стерильність – ймовірність на рівні середньої, в середньому за варіантами 0,3 %, в окремих варіантах до 1,0 %, зовсім відсутня у сортів Ласуня та Фаворитка; ранньостиглість – часта мутація, від 0,2 до 1,4 %, в середньому 0,6% (нижче, ніж у гамма-променів та не відрізняється від дії НЕС), частота більш-менш рівномірна; пізньостиглість (рис. 10.4) – є в усіх варіантах, до 2,2 %, в середньому 1,0%, доволі близько до дії гамма-променів, не залежить від концентрації мутагену або об'єкту мутагенної дії; стійкість до захворювань – доволі часта мутація, від 0,2 до 1,0 %, в середньому 0,5 %, але на відміну від НЕС, досить мало позитивних зрушень.

П'ята група – скверхедний колос – рідка мутація, є у сортів Фаворитка, Ласуня, лінії 418, до 0,4 % в одному варіанті, лише при дії НМС 0,025 %; спельтоїдний колос – середньоїмовірна, до 1,6 %, в середньому 0,4 (тобто, зі зниженою частотою у порівнянні з НЕС); субкомпактоїд – майже відсутня, у сортів Волошкова, Ласуня, лінії 418 при НМС 0,025 %; компактоїд – один випадок у сорту Волошко-

ва; сферококкоїд – рідкісна мутація, відбувається лише в трьох варіантах у різних сортів при НМС 0,025 %.

Форми з високою кущистістю в усіх варіантах, до 2,2 %, в середньому 1%. Продуктивні сім'ї в середньому зустрічалися з частотою 0,5 %, але всього після випробування отримано дві продуктивні лінії при дії НМС.

Отже, певні мутантні ознаки не виникають, але менше ніж у випадку з НЕС, доволі багато особливостей виникнення мутацій у сортів Сонечко, Хуртовина, Волошкова, Ласуня, лінії 418. Також відбувається і посилення мутагенної активності, але воно переважно залежить від того, за якою ознакою відбуваються мутації.

На відміну від гамма-променів, НМС не індукує великої кількості системних мутантів, окремих типів мутантів за структурою колосу та зерна, але таких мутацій істотно більше, ніж у випадку НЕС та зціляються деякі типи мутацій, яких при дії НЕС не відбувалося, в той час як зникла в порівнянні з цим мутагеном лише одна ознака. Разом з тим, мутаген досить активний в індукції ранньостиглості та низькорослості. Застосування НМС перш за все ефективно в отриманні цих ознак.

В спектрі до генетично- (можливо використання при схрещуванні як джерело цінної ознаки) і селекційно-цінних мутацій віднесли при дії НЕС та НМС наступні – низькостебельність, напівкарликовість, крупний колос, крупне зерно, ранньостиглість, продуктивні та кущисті рослини. Всього отримано низькостеблових – 11 (особливо багато у сорту Сонечко), напівкарликів – 5, карликів – 3, з крупним колосом – 8, ранньостиглих – 4. Треба зазначити, НЕС та НМС індукують доволі багато мутацій за колосом та системних мутацій, але суттєвого значення мутації таких типів не становлять. Раніше перспективним здавалося отримання скверхедних мутантів з огляду на підвищення вмісту білка в такому типі мутантів, зараз від цього відмовились, оскільки практичне використання цього ефекту неможливе.

В результаті випробувань вдалося виділити три продуктивні мутантні лінії у варіантах з концентраціями мутагенів НМС 0,0125 % (2) та НЕС 0,01 %.

ДАБ як мутаген був суттєво менш ефективним в індукції загальної частоти мутацій та, як наслідок, спектр дії на ознаки цього мутагену теж звужений.

Всього виявили 31 тип мутантних ознак. Відсутніми були наступні ознаки за групами (спектр мутацій за ДАБ представлений в таблицях 9.9 – 9.16):

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

6. Карлик.

**II. Мутації кольору та структурі зерна.**

10. Діжкоподібне зерно.

**III. Мутації кольору та структури колосу.**

16. Циліндричний колос.

25. Подвійний колос.

**V. Системні мутації** – мутації за межі систематичних ознак характерні для пшениці м'якої озимої та більш властивих спорідненим формам.

33. Субкомпактоїд.

34. Компактоїд.

35. Сферококкоїд.

Отже, переважно відсутні системні мутації, але треба мати на увазі й суттєве зниження частоти за окремими типами мутантних ознак.

Для ДАБ за першою групою характерні наступні частоти змін окремих ознак – за товщиною стебла відмічені лише один випадок мутанту з товстим стеблом (сорт Колос Миронівщини, ДАБ 0,2 %); тонке стебло – теж лише один випадок в тому ж самому варіанті, тобто мутації за товщиною стебла виникають лише для одного сорту; високостеблові мутанти ДАБ індукує у відносно великій кількості (рис. 10.5) та за всіма варіантами, це дуже властива для цього мутагену зміна ознаки, частота від 0,4 до 1,8 %, в середньому за варіантами 0,9 %, більш-менш рівномірно у всіх сортів, але з істотною перевагою у сортів Колос Миронівщини та Сонечко, чим відрізняється від нітрозоалкілсечовин; низькостеблові – висока ймовірність виникнення, але не за всіма варіантами, в середньому 0,5 %, частота в окремих варіантах до 1,0 %, що значно нижче, ніж у випадку гамма-променів та нижче ніж у НМС, схоже з дією НЕС; напівкарлик – мутація рідкісна, приблизно на рівні НЕС та значно поступається НМС та гамма-променям, не більше 0,2 % у сортів Фаворитка, Хуртовина, Ласуня, лінії 418; карлики не виникають зовсім, як і при дії НЕС; інтенсивна воскова поволока – як і у гамма-променів, НЕС, НМС лише два випадки у сорту Хуртовина, ймовірність виникнення мінімальна, тобто усі



досі досліджені мутагенні чинники неефективні в індукції цієї ознаки, далі буде показано, чому саме це досить важлива риса в наших умовах; слаба воскова поволока – високоймовірна, як і у гамма-променів, НМС, але відсутня у сорту Фаворитка, до 1,4 %, в середньому 0,3 %, тобто менш частотна ніж для усіх попередніх мутагенних чинників; відсутність воскової поволоки – середньоїмовірна, до 1,2 %, тобто більш частотна в окремих варіантах ніж при дії НМС та НЕС, але залежить від генотипу об'єкту мутагенної дії і виникає переважно у сортів Сонечко та, частково, Волошкова, зовсім відсутня у сортів Фаворитка, Хуртовина, Ласуня, в середньому за варіантами 0,2 %, тобто вже поступається НМС та гамма-променям.

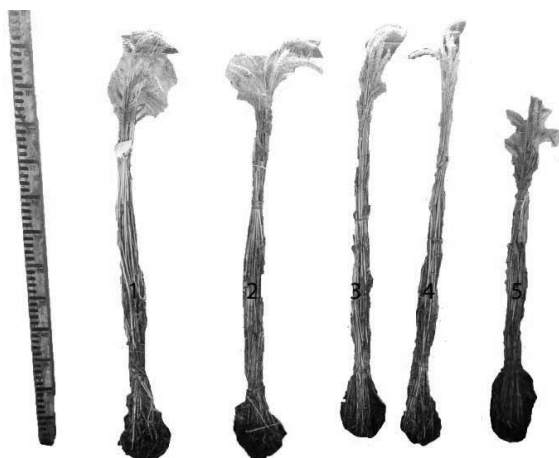


Рис. 10.5. Високостеблові мутанти, індуквані ДАБ:  
1, 2, 3, 4 – високорослі форми, 5 – вихідна форма

За другою групою (усі мутації низькоймовірні або відсутні) – мутанти з діжкоподібним зерном відсутні (як і у НЕС, НМС); мутантні форми з крупним зерном навпаки, середньоїмовірні, частота до 0,8 %, виникають переважно у сорту Сонечко, також в невеликій кількості у лінії 418, сортів Калинова, Колос Миронівщини. Тобто мутації за цією ознакою є притаманними для ДАБ, але залежать від особливостей об'єкту мутагенної дії.

Третя група – остистий колос – виникає лише у сорту Фаворитка, частота до 0,6 %, виникнення остистих форм знов низьке за ймовірністю; безостий колос – ймовірність мала, у варіантах лише поодинокі випадки, у сортів Сонечко, Хуртовина, Ласуня, лінії 418 (суттєво нижче ніж у всіх мутагенів), тобто мутації за наявністю/відсутністю остей у колосі взагалі нехарактерні для дії цього мутагену; довгий колос – частота за варіантами до 1,0%, в середньому 0,5 %, виникає в усіх варіантах, крім Сонечко, ДАБ, 0,1 %; рихлий колос – низька ймовірність, до 0,4 %, виникає лише у сортів Сонечко, Ласуня; веретеноподібний колос – поодинокі випадки у сортів Колос Миронівщини та Волошкова, як і у нітрузоалкілсечовин, але вже у інших сортів; щільний колос – виникає із середньою частотою, за варіантами до 0,8 % (як і у НМС), в середньому 0,2 %, не виникає в лінії 418, сорту Хуртовина; крупний колос – виникає із середньою ймовірністю 1,0 %, 0,3 % в середньому за варіантами, не виникає у сорту Хуртовина; дрібний колос – високоймовірний, в окремих варіантах до 1,4 %, в середньому за варіантами 0,7 % та знов не виникає у сорту Хуртовина; напівостистий колос – виникає з середньою ймовірністю, до 1,2 %, середня 0,3 % (тобто нижче ніж при дії НЕС та НМС, гамма-променів), не виникає у лінії 418, сортів Хуртовина, Фаворитка; ригідний колос – поодинокі випадки у сортів Сонечко, Ласуня та лінії 418 (тобто на відміну від НМС та НЕС сорт Сонечко замінив сорт Хуртовина); булавоподібний колос – мутація відбувається з середньою ймовірністю на відміну від попередніх мутагенів, в деяких сортах відсутня (Калинова, Хуртовина, Ласуня), частота по варіантах до 0,4 %, в середньому за варіантами 0,1 %; загострений колос – середня за ймовірністю мутація, відсутня у частини сортів, до 0,6 % (але більш частотна ніж у НЕС); антоціанове забарвлення у остей – на відміну від попередніх мутагенів середньоймовірна мутація, відбувається у сортів Сонечко, Фаворитка, Ласуня, лінії 418 з частотою до 0,4%.

Четверта група включає наступні типи мутантних ознак: стерильність – на відміну від попередніх досліджень цього мутагену, що відмічали високий рівень виникнення цієї ознаки при дії ДАБ, майже не виявлена (чим мутаген істотно відрізнявся від усіх інших), зафіксовано лише один випадок, у лінії 418; ранньостиглість – часта мутація, від 0 до 1,0 %, в середньому 0,5% (тобто, приблизно на тому ж рівні, що й у нітрузоалкілсечовин); пізньостиглість – є в усіх варіантах, від

0,2 до 1,8 %, в середньому 0,8%, доволі близько до дії вже досліджених мутагенів, зростає при підвищенні концентрації мутагену, не залежить від об'єкту мутагенної дії; стійкість до захворювань – відбувається в усіх варіантах, від 0,4 до 1,2 %, в середньому 0,7 %, тобто більш ймовірна ніж при дії НЕС та НМС.

П'ята група – скверхедний колос – рідка мутація, є у сортів Хуртовина, Фаворитка, Сонечко, до 0,4 % в одному варіанті, переважно при дії ДАБ 0,2 %; спельтоїдний колос (рис. 10.6) – середньоїмовірні, до 0,6 %, в середньому 0,1 (частоти найнижчі із досліджуваних мутагенів), у сорту Ласуня зовсім відсутні; субкомпактоїд, компактоїд, сферококоїд мутації відсутні. В цілому мутації за цією групою вкрай нехарактерні для даного мутагену.



Рис. 10.6. Спельтоїди, індуковані дією ДАБ:

Ст. – вихідна форма, 1 -4 – спельтоїди

Форми з високою кущистістю є майже в усіх варіантах, до 2,0 %, в середньому 0,9 %, відсутні у лінії 418. Продуктивні сім'ї в середньому зустрічалися з частотою до 0,4 %, але взагалі після випробування отримано лише одну продуктивну лінію при дії ДАБ.

## Спектр форм під дією ДАБ, сорт Колос Миронівщини

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, ДАБ 0,1.		Колос Миронівщини, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Товсте стебло	0	0	0	0	1	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0	0	1	0,2
3	Високостеблова	1	0,2	7	1,4	7	1,4
4	Низькостеблова	1	0,2	0	0	1	0,2
5	Слаба воскова поволока	0	0	0	0	1	0,2
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	1	0,2
7	Довгий колос	0	0	3	0,6	3	0,6
8	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2
9	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2
10	Щільний колос	0	0	0	0	2	0,4
11	Крупний колос	0	0	0	0	1	0,2
12	Дрібний колос	0	0	5	1	5	1
13	Крупне зерно	0	0	2	0,4	2	0,4
14	Стерильність	0	0	0	0	0	0
15	Пізньостиглість	0	0	3	0,6	5	1
16	Ранньостиглість	0	0	1	0,2	3	0,6

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, ДАБ 0,1.		Колос Миронівщини, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
17	Кушисті	0	0	3	0,6	2	0,4
18	Напівостисті	0	0	0	0	3	0,6
19	Булавоподібний колос	0	0	0	0	1	0,2
20	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2
21	Стійкість до хвороб	0	0	3	0,6	2	0,4

Таблиця 10.10

## Спектр форм під дією ДАБ, сорт Калинова

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, ДАБ 0,1.		Калинова, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	2	0,4	5	1
2	Низькостеблова	1	0,2	0	0	1	0,2
3	Слаба воскова поволока	0	0	0	0	1	0,2
4	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	1	0,2
5	Довгий колос	0	0	3	0,6	3	0,6
6	Спельотідий колос	0	0	0	0	1	0,2
7	Щільний колос	0	0	0	0	1	0,2

Закінчення табл. 10.10

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, ДАБ 0,1.		Калинова, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
8	Крупний колос	0	0	0	0	2	0,4
9	Дрібний колос	0	0	3	0,6	4	0,8
10	Круле зерно	0	0	0	0	1	0,2
11	Пізньостиглість	0	0	2	0,4	5	1
12	Ранньостиглість	0	0	1	0,2	1	0,2
13	Кущисті	0	0	1	0,2	2	0,4
14	Напівостисті	0	0	0	0	1	0,2
15	Стійкість до хвороб	0	0	5	1	2	0,4

## Спектр форм під дією ДАБ, сорт Калинова

№	Ознака	Волошка, вода		Волошка, ДАБ 0,1.		Волошка, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	2	0,4	2	0,4
2	Низькостеблова	1	0,2	5	1	5	1
3	Слаба воскова поволока	0	0	3	0,6	3	0,6
4	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	3	0,6
5	Довгий колос	0	0	5	1	3	0,6
6	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2
7	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	1	0,2
8	Щільний колос	0	0	1	0,2	0	0
9	Крупний колос	0	0	0	0	2	0,4
10	Дрібний колос	0	0	3	0,6	4	0,8
11	Пізньостиглість	0	0	5	1	6	1,2
12	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4
13	Кущисті	0	0	4	0,8	5	1
14	Напівостиглі	0	0	2	0,4	4	0,8
15	Булавоподібний колос	0	0	0	0	1	0,2
16	Загострений колос	0	0	1	0,2	3	0,6
17	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	2	0,4

## Спектр форм під дією ДАБ, сорт Сонечко

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, ДАБ 0,1.		Сонечко, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	5	1	9	1,8
2	Низькостеблова	1	0,2	2	0,4	2	0,4
3	Слаба воскова поволока	0	0	4	0,8	7	1,4
4	Відсутність воскової поволоки	0	0	4	0,8	6	1,2
5	Безостий колос	0	0	0	0	1	0,2
6	Довгий колос	0	0	0	0	2	0,4
7	Рихлий колос	0	0	1	0,2	2	0,4
8	Скверхедний колос	0	0	1	0,2	2	0,4
9	Спельтоїдний колос	0	0	1	0,2	1	0,2
10	Щільний колос	0	0	0	0	4	0,8
11	Крупний колос	0	0	2	0,4	5	1
12	Дрібний колос	0	0	2	0,4	3	0,6
13	Крупне зерно	0	0	2	0,4	4	0,8
14	Пізнюстигілість	0	0	2	0,4	5	1
15	Раннюстигілість	0	0	5	1	3	0,6
16	Кущисті	0	0	10	2	7	1,4



Закінчення табл. 10.12

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, ДАБ 0,1.		Сонечко, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
17	Продуктивні	0	0	1	0,2	1	0,2
18	Напівостисті	0	0	1	0,2	2	0,4
19	Ангоціанові ості	0	0	1	0,2	1	0,2
20	Ригідний колос	0	0	1	0,2	1	0,2
21	Булавоподібний колос	0	0	1	0,2	2	0,4
22	Загострений колос	0	0	1	0,2	1	0,2
23	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	2	0,4

Таблиця 10.13

## Спектр форм під дією ДАБ, сорг Фаворитка

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, ДАБ 0,1.		Фаворитка, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	5	1	4	0,8
2	Низькостеблова	1	0,2	1	0,2	2	0,4
3	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2
4	Остистий колос	0	0	1	0,2	3	0,6
5	Довгий колос	0	0	2	0,4	1	0,2

Закінчення табл. 10.13

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, ДАБ 0,1.		Фаворитка, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
6	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2
7	Спельтоїдний колос	0	0	1	0,2	3	0,6
8	Щільний колос	0	0	1	0,2	2	0,4
9	Крулний колос	0	0	1	0,2	2	0,4
10	Дрібний колос	0	0	5	1	7	1,4
11	Пізнюстигілість	0	0	4	0,8	3	0,6
12	Раннюстигілість	0	0	0	0	1	0,2
13	Кущисті	0	0	5	1	9	1,8
14	Ангоціанові ості	0	0	0	0	1	0,2
15	Булавоподібний колос	0	0	1	0,2	2	0,4
16	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	3	0,6

## Спектр форм під дією ДАБ, сорт Хурговина

№	Ознака	Хурговина, вода		Хурговина, ДАБ 0,1.		Хурговина, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	4	0,8	4	0,8
2	Низькостеблова	1	0,2	3	0,6	3	0,6
3	Напівкарлик	0	0	1	0,2	0	0
4	Інтенсивна воскова поволока	0	0	1	0,2	2	0,4
5	Слаба воскова поволока	0	0	1	0,2	2	0,4
6	Безостий колос	0	0	1	0,2	1	0,2
7	Довгий колос	0	0	2	0,4	4	0,8
8	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2
9	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2
10	Циліндричний колос	0	0	0	0	0	0
11	Пізнюстигілість	0	0	2	0,4	4	0,8
12	Ранньюстигілість	0	0	2	0,4	3	0,6
13	Кушніті	0	0	5	1	6	1,2
14	Продуктивні	0	0	2	0,4	2	0,4
15	Стійкість до хвороб	0	0	5	1	3	0,6

## Спектр форм під дією ДАБ, сорт Ласуна

№	Ознака	Ласуна, вода		Ласуна, ДАБ 0,1.		Ласуна, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	2	0,4	3	0,6
2	Низькостеблова	1	0,2	3	0,6	2	0,4
3	Напівкарлик	0	0	1	0,2	0	0
4	Безостий колос	0	0	0	0	1	0,2
5	Довгий колос	0	0	2	0,4	5	1
6	Рихлий колос	0	0	0	0	2	0,4
7	Щільний колос	0	0	0	0	2	0,4
8	Крупний колос	0	0	2	0,4	1	0,2
9	Дрібний колос	0	0	0	0	4	0,8
10	Пізньостиглість	0	0	4	0,8	9	1,8
11	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	5	1
12	Кущисті	0	0	5	1	6	1,2
13	Продуктивні	0	0	1	0,2	1	0,2
14	Напівості	0	0	2	0,4	6	1,2
15	Антоціанові ості	0	0	0	0	1	0,2
16	Ригідний колос	0	0	0	0	1	0,2
17	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2
18	Стійкість до хвороб	0	0	5	1	3	0,6

## Спектр форм під дією ДАБ, лінія 418

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, ДАБ 0,1.		Лінія 418, ДАБ 0,2.	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	2	0,4	5	1
2	Низькостеблова	1	0,2	1	0,2	5	1
3	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2
4	Слаба воскова поволока	0	0	1	0,2	2	0,4
5	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	2	0,4
6	Безостий колос	0	0	0	0	1	0,2
7	Довгий колос	0	0	1	0,2	3	0,6
8	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2
9	Крулий колос	0	0	4	0,8	1	0,2
10	Дрібний колос	0	0	3	0,6	6	1,2
11	Крупне зерно	0	0	0	0	1	0,2
12	Стерильність	0	0	0	0	1	0,2
13	Пізньостиглість	0	0	1	0,2	2	0,4
14	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4
15	Антоціанові ості	0	0	1	0,2	2	0,4
16	Ригідний колос	0	0	0	0	1	0,2
17	Булавоподібний колос	0	0	0	0	1	0,2
18	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2
19	Стійкість до хвороб	0	0	6	1,2	2	0,4

Отже, за дією цього мутагену багато мутантних ознак не виникає і їх кількість менша, ніж у будь-якого іншого мутагену. Це пояснюється частково особливостями дії мутагенного чинника, частково – загальною низькою частотою мутацій. Виникнення окремих мутаційних випадків дуже залежить від окремих сортів, може відбуватися як різке суттєве збагачення, так і звуження спектру. Так, за нітрозозалкілсечовиною сорт Хуртовина вже маломутабельний. Також відбувається і посилення мутагенної активності з окремих типів, таких як високостебловість, антоціанове забарвлення остей, стійкість до хвороб.

Відбувається особливе збіднення спектру за рахунок таких мутацій, як стерильність, системні мутації та мутації за структурою колосу. Також переважно знижуються частоти за іншими типами мутацій, лише за невеликою кількістю ознак мутації індуються на рівні нітрозосечовин. Але за співвідношенням в спектрі окремі вищенаведені типи мутацій відрізняються в більшу сторону.

В спектрі до цінних мутацій віднесли наступні – низькостеблові, напівкарликові, крупний колос, крупне зерно, ранньостиглі, продуктивні рослини. Всього отримано – низькостеблових 5, напівкарликів 2, з крупним колосом 2, крупним зерном 1, ранньостиглих 3. Мутантні лінії з підвищеною зерновою продуктивністю виникали при концентрації ДАБ 0,1%. Кількість їх варіювала від 0 до 0,2 % в варіанті. При подальшому випробуванні фактично всі ці форми були вибракувані. Єдине виключення – мутант сорту Ласуня, ДАБ 0,1 % (лінія 174 при подальшому випробуванні), який показав високу вагу зерна з рослини та в окремі роки перевищив стандарт за врожайністю, до того ж ця лінія мала більш високу комплексну стійкість до хвороб.

Всього в спектрі мутацій виділили 36 типів мутантних ознак (відсутня ознака циліндричний колос). Для аналізу вони були класифіковані за тим самим принципом, що й для попередніх мутагенів (таблиці 10.17–10.24).

Характерною рисою даного мутагену була велика кількість системних мутацій, висока частота стерильних рослин та низькорослих і напівкарликових мутантів. Також, як у ДАБ, відмічена чимала кількість високорослих форм й інших типів мутацій за висотою рослини (рис. 10.7 та рис. 10.8).

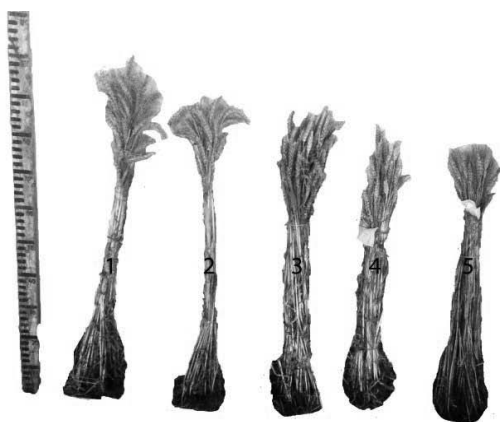


Рис. 10.7. Мутанти сорту Ласуня за висотою рослин під дією ДМС:  
1 – високорослий, 2 – вихідна форма, 3, 4, 5 – низькостеблові мутанти

Для ДМС за першою групою характерні наступні частоти змін окремих ознак – за товщиною стебла відмічені чотири випадки, три у сорту Волошкова та один у сорту Ласуня (при помірних концентраціях ДМС); тонке стебло – малоймовірне у тих же сортів та Хуртовини, але вже при будь-яких концентраціях, особливо багато у сорту Волошкова ДМС 0,05 % (навіть аномально – до 0,9%); високостеблові мутанти ДМС індукує в дуже великій кількості та за більшістю варіантів, це дуже властива для цього мутагену зміна ознаки, частота від 0 до 4,5 %, в середньому за варіантами 0,9 %, у всіх сортів крім, при деяких концентраціях ДМС у сортів Калинова та Колос Миронівщини.

Низькостеблові – висока ймовірність виникнення за всіма варіантами, в середньому 1,4 %, частота в окремих варіантах від 0,2 до 2,9 %, що значно вище ніж в усіх інших мутагенів; напівкарлик – мутація виникає з високою ймовірністю, майже для усіх варіантів, навіть перевершує гамма-промені, до 1,0 % у сорту Колос Миронівщини при ДМС 0,05 %, в середньому на рівні 0,5 %, що пов'язано із специфікою дії мутагенного чинника; карлики, на відміну від попередніх хімічних мутагенів, виникають теж з дуже високою ймовірністю, до 1,2 % у варіанті Сонечко, ДМС 0,05 %, середня частота 0,4 %, частота карликів та

напівкарликів ймовірно зростає із зростанням концентрації мутагенного чинника; інтенсивна воскова поволока – як і у гамма-променів, НЕС, НМС знов рідкісна мутація, лише в трьох варіантах (всі у сорту Хуртовина), але максимальна частота становила 0,6 %, що вище за інші мутагени; слабка воскова поволока – високоймовірна, як і у інших мутагенів, в усіх варіантах, від 0,4 до 4,0 %, в середньому 1,6 %, тобто сама частотна серед усіх мутагенних чинників; відсутність воскової поволоки – середньоїмовірна, до 2,3 %, залежить від генотипу об'єкту мутагенної дії, відсутня у сорту Хуртовина.

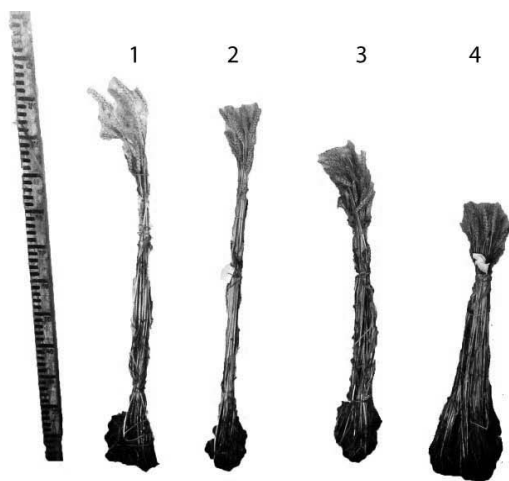


Рис. 10.8. Мутанти сорту Хуртовина за висотою рослин під дією ДМС:  
1, 2 – високорослі, 3 – вихідна форма, 4 – напівкарликових мутант

За другою групою (усі мутації низькоймовірні або відсутні): мутанти з діжкоподібним зерном – всього три мутації в різних варіантах при ДМС 0,0125 % (рис. 10.9); мутантні форми з крупним зерном зовсім відсутні, на відміну від ДАБ та гамма-променів.

Третя група: остистий колос – виникає з високою частотою у всіх безостих сортів (до 2,3 %, в середньому 0,9 %), чим різко відрізняється дія ДМС від дії всіх інших мутагенів; безостий колос – теж у всіх остистих сортів, частота за варіантами до 1,5 %, в середньому – 0,7 %, тобто мутації за наявністю/відсутністю остей у колосу характерні саме для цього мутагену з досліджуваних хімічних; довгий ко-



лос – частота за варіантами до 2,0%, в середньому 0,7 %, виникає в усіх сортів переважно при ДМС 0,25 та 0,5 %; рихлий колос – середня ймовірність, до 1,2 %, не виникає у сортів Сонечко, Ласуня, Хуртовина; веретеноподібний колос – поодинокі випадки у сортів Калинова, Фаворитка при помірних концентраціях мутагену; щільний колос – виникає з середньою частотою, не виникає у сорту Хуртовина, до 1,0 %, переважно виникає при дії ДМС 0,025 та 0,05 %; крупний колос – виникає з середньою ймовірністю, до 0,8 %, 0,2 % в середньому за варіантами, не виникає у сорту Сонечко; дрібний колос – високоймовірний, в окремих варіантах від 0,4 до 2,3 %, в середньому за варіантами 1,3 %, виникає за всіма варіантами; напівостистий колос – виникає в усіх варіантах, до 3,5 %, середня 1,2 % (тобто вищий ніж при дії НЕС та НМС, гамма-променів), частота поступово зростає при збільшенні концентрації; ригідний колос – поодинокі випадки у сортів Сонечко, Ласуня та лінії 418 (тобто на відміну від НМС та НЕС сорт Сонечко замінив сорт Хуртовина); булавоподібний колос – мутація відбувається з середньою ймовірністю, як у ДАБ, але з суттєво вищою частотою, в деяких сортах відсутня (Хуртовина), частота за варіантами до 1,7 %, в середньому – 0,5 %; загострений колос – малоймовірна мутація, відсутня у частини сортів (Хуртовини, Сонечко, Фаворитки), до 0,4 % (нижча за інші мутагени); антоціанове забарвлення у остей – як і у ДАБ відбувається лише у частини сортів (Волошкова, Фаворитка) з частотою до 0,5%; подвійний колос – три випадки у сорту Калинова при дії ДМС 0,0125 та 0,025 %; циліндричний колос – мутація відсутня.

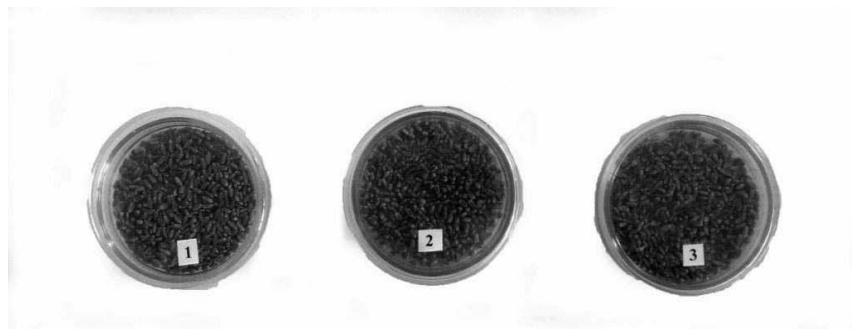


Рис. 10.9. Мутанти за формою та розмірами зерна:

1 – вихідна форма, 2 – крупне зерно, Сонечко ДАБ 0,1 %, 3 – діжкоподібне зерно, Сонечко, ДМС 0,0125 %.

Четверта група включає наступні типи мутантних ознак: стерильність (рис. 10.10) – дуже високий рівень виникнення до 3,8 %, виникає майже у всіх варіантах, в середньому 1,4 %; ранньостиглість – досить часта мутація до 1,0 %, в середньому 0,4 % (тобто, приблизно на тому ж рівні, що й у нітрозозалкілсечовин та ДАБ); пізньостиглість – є в усіх варіантах, від 0,3 до 4,0 %, в середньому 1,4 %, зростає при підвищенні концентрації мутагену, не залежить від об'єкту мутагенної дії, частота найвища серед хімічних мутагенів; стійкість до захворювань – відбувається в усіх варіантах, від 0,2 до 3,0 %, у середньому 0,7 %, тобто на тому ж рівні, що й ДАБ.



Рис. 10.10. Стерильний мутант, викликаний дією ДМС 0,25 %

## Спектр мутацій під дією ДМС, сорт Колос Миронівщини

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, ДМС 0,0125		Колос Миронівщини, ДМС 0,025%		Колос Миронівщини, ДМС 0,05 %	
		лній	%	лній	%	лній	%	лній	%
1	Високостеблова	1	0,2	2	0,4	0	0	0	0
2	Низькостеблова	1	0,2	6	1,2	4	0,8	11	2,75
3	Напівкарлик	0	0	2	0,4	3	0,6	4	1
4	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	3	0,75
5	Слаба воскова поволока	0	0	8	1,6	6	1,2	12	3
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	3	0,6	4	0,8	8	2
7	Остистий колос	0	0	4	0,8	8	1,6	9	2,25
8	Довгий колос	0	0	0	0	5	1	2	0,5
9	Рихлий колос	0	0	1	0,2	6	1,2	4	1
10	Скверхедний колос	0	0	0	0	8	1,6	10	2,5
11	Спельтоїдний колос	0	0	1	0,2	8	1,6	11	2,75
12	Щільний колос	0	0	1	0,2	3	0,6	4	1
13	Крупний колос	0	0	4	0,8	2	0,4	0	0
14	Дрібний колос	0	0	4	0,8	5	1	7	1,75
15	Стерильність	0	0	2	0,4	8	1,6	13	3,25
16	Пізньостиглість	0	0	7	1,4	6	1,2	9	2,25

№	Ознака	Колос Миронівщини, вода		Колос Миронівщини, ДМС 0,0125		Колос Миронівщини, ДМС 0,025%		Колос Миронівщини, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
17	Ранньостиглість	0	0	3	0,6	1	0,2	0	0
18	Компактоїд	0	0	0	0	2	0,4	4	1
19	Субкомпактоїд	0	0	1	0,2	2	0,4	4	1
20	Сферококкум	0	0	0	0	1	0,2	3	0,75
21	Кушисті	0	0	3	0,6	0	0	0	0
22	Продуктивні	0	0	1	0,2	0	0	0	0
23	Діжкоподібне зерно	0	0	1	0,2	0	0	0	0
24	Напвостисті	0	0	4	0,8	3	0,6	3	0,75
25	Антоціанові ості	0	0	1	0,2	0	0	1	0,25
26	Булавоподібний колос	0	0	2	0,4	3	0,6	2	0,5
27	Загострений колос	0	0	2	0,4	0	0	0	0
28	Стійкість до хвороб	0	0	3	0,6	3	0,6	4	1

## Спектр мутацій під дією ДМС, Калинова

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, ДМС 0,0125		Калинова, ДМС 0,025		Калинова, ДМС 0,05	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	4	0,8	3	0,6	0	0	0	0
2	Низькостеблова	1	0,2	4	0,8	4	0,8	7	1,75
3	Напівкарлик	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,75
4	Карлик	0	0	1	0,2	3	0,6	3	0,75
5	Слаба воскова поволока	0	0	7	1,4	6	1,2	10	2,5
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	5	1	8	1,6	8	2
7	Остистий колос	0	0	5	1	7	1,4	8	2
8	Довгий колос	0	0	0	0	7	1,4	0	0
9	Рихлий колос	0	0	1	0,2	4	0,8	4	1
10	Скверхедний колос	0	0	1	0,2	3	0,6	8	2
11	Спельодійний колос	0	0	1	0,2	8	1,6	11	2,75
12	Веретенподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0
13	Щільний колос	0	0	1	0,2	4	0,8	4	1
14	Крупний колос	0	0	3	0,6	0	0	0	0
15	Дрібний колос	0	0	7	1,4	2	0,4	7	1,75
16	Стерильність	1	0,2	3	0,6	9	1,8	11	2,75
17	Пізньостиглість	0	0	4	0,8	2	0,4	1	0,25

№	Ознака	Калинова, вода		Калинова, ДМС 0,0125		Калинова, ДМС 0,025%		Калинова, ДМС 0,05	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
18	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	0	0	0	0
19	Компактоїд	0	0	0	0	1	0,2	3	0,75
20	Субкомпактоїд	0	0	0	0	2	0,4	3	0,75
21	Сферококкум	0	0	0	0	2	0,4	3	0,75
22	Кушисті	0	0	1	0,2	0	0	0	0
23	Продуктивні	0	0	1	0,2	0	0	0	0
24	Напівості	1	0,2	3	0,6	1	0,2	4	1
25	Антоцанові ості	0	0	0	0	0	0	2	0,5
26	Ригідний колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0
27	Булавоподібний колос	0	0	3	0,6	2	0,4	3	0,75
28	Загострений колос	0	0	2	0,4	0	0	0	0
29	Подвійний колос	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0
30	Стійкість до хвороб	0	0	3	0,6	4	0,8	4	1

## Спектр мутацій під дією ДМС, Волошкава

№	Ознака	Волошкава, вода		Волошкава, ДМС 0,0125		Волошкава, ДМС 0,025%		Волошкава, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Товсте стебло	0	0	1	0,2	2	0,4	0	0
2	Тонке стебло	0	0	1	0,2	2	0,4	3	0,9
3	Високостеблова	3	0,6	3	0,6	3	0,6	0	0
4	Низькостеблова	4	0,8	8	1,6	11	2,2	10	2,9
5	Напівкарлик	0	0	1	0,2	3	0,6	3	0,9
6	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	2	0,6
7	Слаба воскова поволока	0	0	9	1,8	8	1,6	9	2,6
8	Відсутність воскової поволоки	1	0,2	3	0,6	7	1,4	5	1,4
9	Остистий колос	0	0	3	0,6	6	1,2	7	2,0
10	Довгий колос	0	0	0	0	2	0,4	3	0,9
11	Рихлий колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,6
12	Скверхедний колос	0	0	0	0	2	0,4	4	1,1
13	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	2	0,4	4	1,1
14	Щільний колос	0	0	0	0	0	0	3	0,9
15	Крупний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	0	0
16	Дрібний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	7	2,0
17	Стерильність	0	0	4	0,8	4	0,8	9	2,8

Закінчення табл. 10.19

№	Ознака	Волошка, вода		Волошка, ДМС 0,0125		Волошка, ДМС 0,025%		Волошка, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
18	Пізностиглість	0	0	6	1,2	8	1,6	14	4,0
19	Ранньостиглість	1	0,2	1	0,2	3	0,6	3	0,9
20	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,3
21	Субкомпактоїд	0	0	0	0	1	0,2	3	0,9
22	Кушисті	0	0	5	1	0	0	1	0,3
23	Продуктивні	0	0	1	0,2	0	0	1	0,3
24	Напівостиглі	0	0	3	0,6	4	0,8	6	1,7
25	Булавоподібний колос	0	0	2	0,4	2	0,4	6	1,7
26	Загострений колос	0	0	2	0,4	2	0,4	0	0
27	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	3	0,6	3	0,9



## Спектр мутацій під дією ДМС, Сонечко

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, ДМС 0,0125		Сонечко, ДМС 0,025%		Сонечко, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	0	0	11	2,2	14	2,8	18	4,5
2	Низькостеблова	0	0	4	0,8	6	1,2	4	1,0
3	Напівкарлик	0	0	1	0,2	4	0,8	3	0,8
4	Карлик	0	0	0	0	5	1	5	1,3
5	Слаба воскова поволока	1	0,2	11	2,2	14	2,8	16	4,0
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	11	2,2	7	1,4	9	2,3
7	Безостий колос	0	0	0	0	4	0,8	0	0,0
8	Довгий колос	0	0	0	0	9	1,8	6	1,5
9	Скверхедний колос	0	0	0	0	2	0,4	0	0,0
10	Спельтоїдний колос	0	0	6	1,2	9	1,8	13	3,3
11	Щільний колос	0	0	3	0,6	0	0	0	0,0
12	Дрібний колос	0	0	7	1,4	8	1,6	4	1,0
13	Крупне зерно	0	0	0	0	0	0	0	0,0
14	Стерильність	0	0	0	0	9	1,8	6	1,5
15	Пізньостиглість	0	0	6	1,2	8	1,6	4	1,0
16	Ранньостиглість	0	0	0	0	1	0,2	0	0,0

№	Ознака	Сонечко, вода		Сонечко, ДМС 0,0125		Сонечко, ДМС 0,025%		Сонечко, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
17	Кущисті	0	0	2	0,4	0	0	0	0,0
18	Продуктивні	3	0,6	0	0	0	0	0	0,0
19	Діжкоподібне зерно	0	0	1	0,2	0	0	0	0,0
20	Напівостиглі	0	0	3	0,6	5	1	5	1,3
21	Антоціанові ості	0	0	2	0,4	0	0	0	0,0
22	Булавоподібний колос	0	0	3	0,6	5	1	6	1,5
23	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	4	0,8	3	0,8

Таблиця 10.21

## Спектр мутацій під дією ДМС, Фаворитка

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, ДМС 0,0125		Фаворитка, ДМС 0,025%		Фаворитка, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
2	Високостеблова	0	0	4	0,8	7	1,4	5	1
3	Низькостеблова	1	0,2	5	1	7	1,4	8	1,6
4	Напівкарлик	0	0	1	0,2	3	0,6	4	0,8
5	Карлик	0	0	1	0,2	2	0,4	4	0,8
6	Слаба воскова поволока	0	0	5	1	7	1,4	8	1,6
7	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	1	0,2	5	1

Закінчення табл. 10.21

№	Ознака	Фаворитка, вода		Фаворитка, ДМС 0,0125		Фаворитка, ДМС 0,025%		Фаворитка, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
8	Остистий колос	0	0	6	1,2	7	1,4	11	2,2
9	Довгий колос	0	0	0	0	3	0,6	2	0,4
10	Рихлий колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0
11	Скверхедний колос	0	0	1	0,2	3	0,6	5	1
12	Спельтоїдний колос	0	0	2	0,4	2	0,4	5	1
13	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0
14	Щільний колос	0	0	3	0,6	4	0,8	4	0,8
15	Крупний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	0	0
16	Дрібний колос	0	0	7	1,4	6	1,2	5	1
17	Стерильність	0	0	2	0,4	4	0,8	3	0,6
18	Пізньостиглість	0	0	5	1	7	1,4	3	0,6
19	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	1	0,2	2	0,4
20	Кущисті	0	0	5	1	6	1,2	4	0,8
21	Продуктивні	0	0	1	0,2	0	0	0	0
22	Джекподібне зерно	0	0	0	0	0	0	0	0
23	Напівостисті	2	0,4	5	1	4	0,8	6	1,2
24	Ригідний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2
25	Булавоподібний колос	0	0	3	0,6	5	1	6	1,2
26	Загострений колос	0	0	0	0	0	0	0	0
27	Стійкість до хвороб	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6

## Спектр мутацій під дією ДМС, Фаворигка

№	Ознака	Хуртовина, вода		Хуртовина, ДМС 0,0125		Хуртовина, ДМС 0,025%		Хуртовина, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Тонке стебло	0	0	0	0	0	0	1	0,2
2	Високостеблова	0	0	2	0,4	3	0,6	4	0,8
3	Низькостеблова	0	0	1	0,2	3	0,6	6	1,2
4	Напівкарлик	0	0	1	0,2	2	0,4	1	0,2
5	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2
6	Інтенсивна воскова поволока	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6
7	Слаба воскова поволока	0	0	5	1	2	0,4	4	0,8
8	Безостий колос	0	0	2	0,4	6	1,2	7	1,4
9	Довгий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	4	0,8
10	Скверхедний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4
11	Спельтоїдний колос	0	0	3	0,6	3	0,6	8	1,6
12	Крупний колос	0	0	2	0,4	2	0,4	0	0
13	Дрібний колос	0	0	9	1,8	9	1,8	9	1,8
14	Стерильність	0	0	2	0,4	11	2,2	19	3,8
15	Пізньостиглість	0	0	5	1	7	1,4	12	2,4
16	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	5	1	3	0,6
17	Компактоїд	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4

№	Ознака	Хурговина, вода		Хурговина, ДМС 0,0125		Хурговина, ДМС 0,025%		Хурговина, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
18	Субкомпактоїд	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4
19	Сфероккокум	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
20	Куцисті	1	0,2	4	0,8	4	0,8	1	0,2
21	Продуктивні	3	0,6	1	0,2	2	0,4	1	0,2
22	Джжкоподібне зерно	0	0	1	0,2	0	0	0	0
23	Напвостисті	0	0	4	0,8	6	1,2	8	1,6
24	Ангоцанові ості	0	0	1	0,2	0	0	0	0
25	Стійкість до хвороб	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6

## Спектр мутацій під дією ДМС, Ласуня

№	Ознака	Ласуня, вода		Ласуня, ДМС 0,0125		Ласуня, ДМС 0,025%		Ласуня, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Товсте стебло	0	0	0	0	1	0,2	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0	0	1	0,2	0	0
3	Високостеблова	2	0,4	3	0,6	2	0,4	4	1
4	Низькостеблова	2	0,4	4	0,8	5	1	11	2,75

№	Ознака	Ласуна, вода		Ласуна, ДМС 0,0125		Ласуна, ДМС 0,025%		Ласуна, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
5	Напівкарлик	0	0	0	0	1	0,2	3	0,75
6	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	2	0,5
7	Слаба воскова поволока	1	0,2	3	0,6	2	0,4	4	1
8	Відсутність воскової поволоки	1	0,2	2	0,4	4	0,8	6	1,5
9	Безостий колос	1	0,2	2	0,4	4	0,8	6	1,5
10	Довгий колос	0	0	1	0,2	4	0,8	8	2
11	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	3	0,75
12	Спельтоїдний колос	0	0	2	0,4	5	1	11	2,75
13	Щільний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,25
14	Крупний колос	0	0	2	0,4	1	0,2	1	0,25
15	Дрібний колос	0	0	3	0,6	7	1,4	7	1,75
16	Стерильність	0	0	3	0,6	6	1,2	9	2,25
17	Пізньостиглість	0	0	5	1	8	1,6	6	1,5
18	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	2	0,4	0	0
19	Компактоїд	0	0	0	0	2	0,4	3	0,75
20	Субкомпактоїд	0	0	1	0,2	2	0,4	1	0,25
21	Сферококкум	0	0	0	0	2	0,4	3	0,75
22	Кушети	0	0	6	1,2	2	0,4	0	0

№	Ознака	Ласуна, вода		Ласуна, ДМС 0,0125		Ласуна, ДМС 0,025%		Ласуна, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
23	Продуктивні	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0
24	Напівості	0	0	5	1	8	1,6	10	2,5
25	Антоанові ості	0	0	0	0	0	0	1	0,25
26	Ригідний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,25
27	Булавоподібний колос	0	0	0	0	2	0,4	2	0,5
28	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2	0	0
29	Стійкість до хвороб	0	0	4	0,8	2	0,4	3	3

## Спектр мутацій під дією ДМС, лінія 418

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, ДМС 0,0125		Лінія 418, ДМС 0,025%		Лінія 418, ДМС 0,05 %	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
1	Високостеблова	1	0,2	5	1	3	0,6	3	0,75
2	Низькостеблова	0	0	6	1,2	7	1,4	7	1,75
3	Напівкарлик	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,75
4	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	1	0,25
5	Слаба воскова поволока	2	0,4	4	0,8	6	1,2	6	1,5
6	Відсутність воскової поволоки	0	0	5	1	4	0,8	4	1
7	Безостий колос	0	0	6	1,2	5	1	5	1,25

№	Ознака	Лінія 418, вода		Лінія 418, ДМС 0,0125		Лінія 418, ДМС 0,025%		Лінія 418, ДМС 0,05	
		ліній	%	ліній	%	ліній	%	ліній	%
8	Довгий колос	0	0	6	1,2	8	1,6	8	2
9	Рихлий колос	0	0	1	0,2	0	0	1	0,25
10	Скверхедний колос	0	0	1	0,2	0	0	1	0,25
11	Спельтоїдний колос	0	0	3	0,6	8	1,6	12	3
12	Щільний колос	0	0	1	0,2	2	0,4	4	1
13	Крупний колос	0	0	3	0,6	2	0,4	1	0,25
14	Дрібний колос	0	0	5	1	7	1,4	9	2,25
15	Стерильність	0	0	1	0,2	6	1,2	9	2,25
16	Пізньостиглість	0	0	7	1,4	6	1,2	9	2,25
17	Ранньостиглість	0	0	3	0,6	3	0,6	2	0,5
18	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,25
19	Субкомпактоїд	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,5
20	Сферококкум	0	0	0	0	0	0	1	0,25
21	Кущисті	0	0	5	1	1	0,2	0	0
22	Продуктивні	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,25
23	Наповистисті	0	0	5	1	11	2,2	14	3,5
24	Антощанові ості	0	0	1	0,2	2	0,4	0	0
25	Ригідний колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0
26	Булавоподібний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,25
27	Загострений колос	0	0	1	0,2	2	0,4	0	0
28	Стійкість до хвороб	0	0	3	0,6	3	0,6	3	0,75



П'ята група – скверхедний колос – високоймовірна мутація, до 2,5 % в одному варіанті, в середньому 0,5 %, майже відсутня у сорту Хуртовина; спельтоїдний колос (рис. 10.11) – високоймовірні, до 3,3 %, в середньому 1,3 (частоти самі високі з досліджуваних мутагенів); субкомпактоїд – часта мутація, до 1 %, в середньому 0,3 %, відсутній у сортів Фаворитка та Сонечко; компактоїд – середній за ймовірністю виникнення, до 1 %, в середньому 0,2 %, відсутній у сортів Фаворитка та Сонечко; сферококоїд (рис. 9.12) – мутації середні за ймовірністю виникнення, до 0,8 %, в середньому 0,2 %, відсутній у сортів Фаворитка, Волошкова та Сонечко. В цілому мутації за цією групою характерні для даного мутагену, індукує найбільше серед хімічних.

Форми з високою куцистістю є у більшості варіантів, до 1,2 %, в середньому 0,4 %. Продуктивні сім'ї в середньому зустрічалися з частотою до 0,4 %, але всього після випробування отримано лише одну продуктивну лінію при дії ДМС 0,0125 %.

Отже, ДМС як мутаген ефективний в індукції мутацій за висотою рослин (усього спектру можливих змін), мутацій у наявності остей (на відміну від інших мутагенів), стерильних, пізньостиглих форм, системних мутацій (індукує надзвичайно високу кількість). Специфічність проявляється в меншій мутабільності деяких сортів (Хуртовина, Сонечко).

В спектрі до генетично- (можливо використання при схрещуванні як джерело цінної ознаки) і селекційно-цінних мутацій віднесли наступні – низькостебельність, напівкарликовість, крупний колос, крупне зерно, ранньостиглість, продуктивні та куцисті рослини. В цілому, частота мутацій за цими ознаками була незначною (0,2–0,6 % на варіант).

Всього отримано низькостеблових – 24 (особливо багато у сорту Сонечко), напівкарликів – 18, карликів – 18, с крупним колосом – 5, ранньостиглих – 5. Треба зазначити, що ДМС індукує дуже багато карликів, на відміну від раніше застосованих мутагенів, в той час як позитивних мутацій за колосом суттєво менше. Але дані форми в цілому малоперспективні, оскільки мають низьку врожайність (особливо карликові).



Рис. 10.11. Спельтоїди, індуковані дією ДМС:  
Ст. – вихідна форма, 1-4 – спельтоїди



Рис. 10.12. Мутанти по колосу, сорт Волошкава при дії ДМС:  
Ст. – вихідна форма, 1 – скверхеда, 2 – сферококкоїд

Мутантні лінії з більш високою зерною продуктивністю переважно виникали при концентрації ДМС 0,0125 %. Число їх варіювало від 0 до 0,2 % у варіанті. Але практично всі такі мутанти були водночас високостебловими та/або пізньостиглими, тому не становили практичного сенсу.

Єдине виключення – мутант сорту Хуртовина, ДМС 0,0125 % (лінія 179 при подальших дослідженнях), який показав високу продуктивність, обумовлену більш високою масою тисячі зерен. На жаль, він теж значимо переважає вихідну форму за висотою.

На перший погляд, більша частина мутацій, що виникають з більшою частотою під дією хімічних мутагенів, не становлять жодного практичного інтересу, але не слід забувати, що останній час деякі мутації, що дуже довго вважалися ні на що не здатними, отримали практичне значення. Так, хлорофільні мутації почали досить активно використовувати в якості феномаркерів, системні мутації – в дослідженнях із встановлення генконтролю якісних ознак.

Отже, при трьохфакторному аналізі за факторами «генотип», «концентрація», «природа мутагену» встановлено, що всі три фактори були значимі, але першочергове значення мав фактор «генотип», потім «концентрація», потім «природа мутагену». При включенні до схеми факторного аналізу варіантів з гамма-променями результат не змінився (відповідно –  $F = 22,07$ ;  $F_{\text{критичне}} = 3,90$ ;  $p\text{-level } 0,00$ ;  $F = 16,30$ ;  $F_{\text{критичне}} = 3,90$ ;  $p\text{-level } 0,00$ ;  $F = 9,11$ ;  $F_{\text{критичне}} = 3,90$ ;  $p\text{-level } 0,01$ ).

Для НЕС, НМС та ДАБ багато типів мутантних ознак не виникає, або суттєво змінюється ймовірність їх виникнення в окремих варіантах, зокрема, це стосується сортів Сонечко, Калинова, Колос Миронівщини (для НЕС), Сонечко, Хуртовина, Волошкова, Ласуня, лінії 418 (для НМС). Також відбувається і посилення мутагенної активності, але воно теж залежить від генотипу об'єкту мутагенної дії. НЕС, на відміну від гамма-променів, не індукує великої кількості системних мутантів, мутантів з редукцією росту, окремих типів мутантів за структурою колосу та зерна. Разом з тим, мутаген досить активний в індукції ранньостиглості та стійкості до хвороб (позитивної). Тобто для НЕС як для мутагену генотип-мутагенна взаємодія має більш суттєве значення. НМС, на відміну від гамма-променів, не індукує великої кількості системних мутантів, окремих типів мутантів за структурою колосу та зерна, але таких мутацій істотно більше, ніж у випадку НЕС, та з'являються деякі типи мутацій, яких при дії НЕС

не відбувалося, в той час як зникла у порівнянні з цим мутагеном лише одна ознака. Разом з тим, мутаген досить активний в індукції ранньостиглості та низькорослості. Застосування НМС перш за все ефективно для отримання цих ознак.

Встановлена специфічність дії окремих мутагенів за частотами окремих ознак в спектрі та мутабельність окремих сортів. Так, виникнення окремих мутаційних випадків значимо залежить від сорту і може відбуватися як різке суттєве збагачення, так і звуження спектру. Так, на відміну від нітрозозалкілсечовин сорт Хуртовина для ДАБ вже маломутабельний. Відбувається і посилення мутагенної активності для ДАБ з окремих типів, таких як високостебловість, антоціанове забарвлення остей, стійкість до хвороб, для ДМС мутацій за висотою рослин (усього спектру можливих змін), змін у наявності остей (на відміну від інших мутагенів), стерильних, пізньостиглих форм, системних мутацій (індукує надзвичайно високу кількість). Специфічність для ДМС проявляється в меншій мутабельності деяких сортів (Хуртовина, Сонечко).

Для ДАБ відбувається особливе збіднення спектру за рахунок таких мутацій, як стерильність, системні мутації, мутації за структурою колосу. Також переважно знижуються частоти за іншими типами мутацій, лише за невеликою кількістю ознак мутації індуються на рівні нітрозосечовин. Але за співвідношенням в спектрі окремі вищенаведені типи мутацій відрізняються у більшу сторону.

Часто більш характерним є послаблення прояву якоїсь ознаки, ніж її посилення і немає особливого значення, яку роль відіграє ця ознака в життєдіяльності рослини. Ймовірність виникнення нової ознаки, якої не було у батьківської форми, ще менш ймовірна.

Для індукції ранньостиглих форм варто використовувати НЕС, стерильності – ДМС, низькостеблових форм – НМС та ДМС, мутантів з крупним зерном – ДАБ, форм, стійких до хвороб НЕС та ДАБ. Для індукції системних мутацій, мутацій за структурою колосу та взагалі при генетичних дослідженнях для максимальної варіативності отриманих форм варто вживати ДМС. Для створення нових продуктивних форм серед хімічних мутагенів за низькими концентраціями більш ефективні нітрозосечовини.

Серед хімічних мутагенів лише ДМС продемонстрував дію, порівняну з дією гамма-променів за спектром та частотою змін окремої ознаки в середньому за спектром. Але інші хімічні мутагени є більш ефективними, ніж гамма-промені, коли є необхідно високою ймовірністю отримати мутацію за окремою ознакою.

## **Створення нових ліній з високою зерною продуктивністю та якістю зерна в різних еколого-географічних умовах вирощування**

Наведені вище дані та їх аналіз безпосередньо використовуються при розробці протоколів для мутаційної селекції. Кінцевим етапом будь-якого методичного дослідження є оцінка можливості застосовувати отриманих результатів на практиці [20, 42, 60, 124, 127]. В нашому випадку такою попередньою оцінкою було проведення випробування отриманих ліній на можливість застосування їх в майбутньому як нових сортів (direct mutation varieties за термінологією ФАО – МАГАТЕ) [78, 81, 83]. Хоча переважна більшість сучасних досліджень в мутагенезі направлена на розробку протоколів використання мутагенів при генетичних дослідженнях з використанням ДНК-маркерів [399], традиційні напрямки роботи залишаються актуальними, тим більше, що, згідно з твердженням провідних фахівців, експериментальний мутагенез залишається надійним джерелом для отримання нової зародкової плазми для селекційного процесу [85, 104, 114, 116]. Суттєво обмежують можливості даного методу проблеми раннього виділення необхідних форм, але, як показали практика, спроби провести суцільний скрінінг за продуктивністю в другому-третьому поколінні за, наприклад, структурним аналізом, аналізом вмісту білку, електрофорезом білків чи ДНК, показали, що ці методи дуже трудомісткі та не дають необхідного результату для виправдання затрат на проведення досліджень. Тому залишається проводити стандартне випробування, прийняте в традиційній селекції [255–257].

Виділені як продуктивні мутантні лінії не лише проходили випробування стандартними методами. Для визначення врожайних якостей також використовували визначення активності фотосистем під час вегетації та співвідношення між двома фотосистемами, проводили

оцінку якості за вмістом білку (усі відібрані лінії мали якість на рівні вимог до сильних пшениць), проводилася оцінка стану білок-синтезуючих систем (обробляли із оббризкувача в період наливу зерна розчинами речовин, здатних змінювати стан білок-синтезуючих систем) [129, 140, 141, 258].

В М<sub>4</sub>–М<sub>6</sub> поколіннях проведено випробування 1 482 потенційно більш високопродуктивних ліній у порівнянні з національним стандартом. Після попереднього випробування залишилося 13 ліній, які були поділені на дві групи (табл. 11.1).

Перша група: (лінії 133 (Сонечко, 100 Гр.), 142-1 (Сонечко, НЕС 0,01 %), 156 (Колос Миронівщини, НМС, 0,0125 %), 172 (Хуртовина, НЕС 0,01 %), 174 (Ласуня, ДАБ, 0,1 %), 179 (Хуртовина, ДМС, 0,0125 %), 186 (Колос Миронівщини, НЕС, 0,01 %), продуктивність яких в середньому за три роки випробувань дорівнювала стандарту, але в окремі роки – перевищувала.

Таблиця 11.1

**Врожайність мутантних ліній пшениці м'якої озимої при випробуванні, т/га**

Лінія	2015	2016	2017	Середня	+/- до стандарту
Подольнка, ст.	5,77	10,88	9,76	8,80	
130	8,44	11,77	11,39	10,53*	1,73
133	5,20	11,03	10,71	8,98*	0,18
142-1	7,53	9,08	10,50	9,04*	0,23
156	4,46	11,03	11,88	9,13*	0,32
157	6,08	17,32	10,27	11,22*	2,42
157-1	6,08	11,50	11,12	9,57*	0,76
172	4,14	10,52	12,17	8,94*	0,14
174	5,13	10,99	10,39	8,84	0,03
179	5,75	9,97	10,79	8,83	0,03
185	4,14	12,06	11,56	9,25*	0,45
186	2,76	12,81	10,99	8,85*	0,05
211	8,13	12,17	10,15	10,15*	1,35
213	7,81	15,05	11,54	11,47*	2,66
НСР <sub>0,05</sub>				0,15	

\*Різниця статично достовірна при  $t_{0,05}$

Друга група: лінії 130 (Калинова, 100 Гр.), 157 (Сонечко, 100 Гр.), 157-1 (Сонечко, 100 Гр.), 185 (Колос Миронівщини, НЕС, 0,01 %), 211 (Колос Миронівщини, НМС, 0,0125%), 213 (Фаворитка, НМС, 0,0125 %) з врожайністю, вищою за стандарт при трьохрічному випробуванні. Врожайність зростає від 0,24 (лінія 185) до 0,66 (лінія 213) тон з гектару (у виробничому випробуванні в господарствах Дніпропетровської області від 0,18 до 0,62 т/га).

Нами був проведений також аналіз зернової продуктивності та виводу поживних речовин в різних агроекологічних умовах у відповідності до оцінки вихідного матеріалу в розділі 3 та по тій ж самій методиці. До екологічного випробування були залучені лише лінії з продуктивністю вищою за національний стандарт сорт Подолянка. Як ми бачимо з таблиці 11.2 спостерігалась та ж сама картина, що й для вихідних форм – інтенсивних сортів.

Тобто – в умовах плакору та північної експозиції, як більш сприятливих потенціал нових ліній був реалізований повністю і вони набагато перекрили стандарт за врожайністю, за більше несприятливих агроекологічних умов південної експозиції навпроти, майже всі (крім лінії 213) були за врожайністю на рівні стандарту (але не поступились). Але, реакція по виводу поживних речовин на формування однієї тони зерна була більш різноманітною. Так, у лінії 213 споживання на тону в несприятливих умовах значно зменшилося, як по азоту, так і по фосфору і калію, в той час як у інших ліній спостерігалось або споживання на тому ж рівні, або незначне зниження.

На формування врожаю в умовах плакору було витрачено від 273,7 (Подолянка) до 402,6 (лінія 213) кг. азоту (на 1 тону – від 31,1 (Подолянка) до 35,1 (лінія 213), від 83,6 (Подолянка) до 111,6 (лінія 130) кг. фосфору (на 1 тону – від 9,5 (Подолянка) до 10,8 (лінія 156), від 213,0 (Подолянка) до 281,0 (лінія 213) кг. калію (на 1 тону – від 23,5 (лінія 130) до 24,5 (лінія 213). З цих даних ми можемо зробити висновок, по перше про різноманітність потреб у різних поживних речовинах в залежності від генотипу, по друге – в більшості випадків високо адаптивний стандарт показав значно менші потреби. Найменша мінливість спостерігалась по вимогам до калію, специфічність в зниженій потребі показала лише лінія 130.

Таблиця 11.2

**Врожай та використання основних макроелементів  
для рослин пшениці озимої**

Сорт, лінія	Врожайність, т/га	Надходження з ґрунту, кг/га			На 1 тону зерна, кг		
		N	P	K	N	P	K
<b>Плакор</b>							
Подолянка	8,8	273,7	83,6	213,0	31,1	9,5	24,2
130	10,5*	342,2	111,6	247,5	32,5	10,6	23,5
156	9,1*	299,5	98,6	220,9	32,8	10,8	24,2
157	11,2*	380,4	103,2	272,6	33,9	9,2	24,3
211	10,2*	352,2	98,5	246,6	34,7	9,7	24,3
213	11,5*	402,6	110,1	281,0	35,1	9,6	24,5
Середнє	10,2	341,8	100,9	246,9	33,4	9,9	24,2
<b>Північна експозиція</b>							
Подолянка	8,4	261,2	79,8	200,8	31,1	9,5	23,9
130	10,4*	317,2	103,0	249,6	30,5	9,9	24,0
156	9,8*	301,8	97,0	235,2	30,8	9,9	24,0
157	11,9*	389,1	103,5	285,6	32,7	8,7	24,0
211	11,5*	389,9	108,1	273,7	33,9	9,4	23,8
213	11,7*	402,5	107,6	279,6	34,4	9,2	23,9
Середнє	10,6	343,6	99,8	254,1	32,2	9,4	23,9
<b>Південна експозиція</b>							
Подолянка	7,2	201,6	64,8	146,2	28,0	9,0	20,3
130	8,1	251,1	76,1	190,4	31,0	9,4	23,5
156	8,3	257,3	80,5	200,9	31,0	9,7	24,2
157	7,2	234,0	64,1	175,0	32,5	8,9	24,3
211	6,9	224,3	60,7	167,7	32,5	8,8	24,3
213	8,5*	255,9	72,3	173,4	30,1	8,5	20,4
Середнє	7,7	237,4	69,8	175,6	30,9	9,1	22,8

\*Різниця статично достовірна при  $t_{0,05}$



На формування врожаю в більш сприятливих агроекологічних умовах північної експозиції, з деяким підвищенням врожайності було витрачено від 261,2 (Подолянка) до 402,5 (лінія 213) кг. азоту (на 1 тону – від 31,1 (Подолянка) до 34,4 (лінія 213) – тобто фактично та ж сама картина, витрати навіть незначно знизились, від 79,8 (Подолянка) до 108,1 (лінія 211) кг. фосфору (на 1 тону – від 8,7 (лінія 157) до 9,9 (лінії 130, 156) – у тут ми вже спостерігаємо суттєву різницю за генотип-середовищною взаємодією, виділилася специфічна лінія з мінімальними потребами до фосфору в цих умовах, від 200,8 (Подолянка) до 285,6 (лінія 157) кг. калію (на 1 тону – на рівні 23,9–24,0 – тобто варіативності зовсім не спостерігалось. Ми вже спостерігаємо деякі зміни в реакція по надходженню поживних речовин, особливо по фосфору. По калію на відміну від попередніх умов варіативність повністю залежала від врожайності, по азоту – фактично та ж сама картина.

Чим більш несприятливі екологічні умови, тим, як вважається, вищу ступінь диференціюючої здатності проявляють генотипи сортів. В умовах південної експозиції разом зі значним падінням врожайності спостерігали наступне від 201,6 (Подолянка) до 257,3 (лінія 156) кг. азоту (на 1 тону – від 28,0 (Подолянка) до 32,5 (лінії 157, 211) – картина досить різко змінилася, фактично ті лінії що більше витрачають і показали найбільше падіння врожайності, навіть до незначного зниження до стандарту, від 64,1 (лінія 157) до 80,5 (лінія 156) кг. фосфору (на 1 тону – від 8,5 (лінія 213) до 9,7 (лінія 156) – тут різниця ще більша, фактично аутсайдерами виявилися сорти, що не здатні економити як азот так і фосфор, в той же час як кращою – лінія 213, що більш здатна до економії фосфору за стандарт, від 146,2 (Подолянка) до 200,9 (лінія 156) кг. калію (на 1 тону – на рівні 20,3 (Подолянка) – 24,3 (лінії 157, 211) – тобто варіативності суттєво підвищилася, хоча й не була такою значною, як за іншими елементами, але як ми бачимо високоврожайна в цих умовах лінія 213 показала потреби в калії на рівні фактично стандарту.

Таким чином, ми бачимо, що перевагу мала та лінія (213), що була здатна водночас як ефективно використати сприятливі агроекологічні умови, так і підвищити ефективність використання поживних речовин в несприятливих умовах. Наші дослідження довели можливість отримання при формотворчому процесі таких генотипів з високою

екоадаптивністю, але, як ми бачимо, з досить великої за обсягами вибори ми отримали лише одну таку лінію.

В таблиці 11.3 наведені дані щодо коефіцієнта використання поживних речовин в різних умовах новими лініями. Як ми бачимо, тут дані досить суперечливі і важко виділити якісь лінії за цими показниками, але в цілому до зниження зернової продуктивності в несприятливих умовах менша ефективність у використанні поживних речовин. Лінія 213 та сорт Подолянка демонструють досить високі коефіцієнти за будь-яких умов. В цілому також ці коефіцієнти зростають в несприятливих агроекологічних умовах та більш-менш стабільні в сприятливих.

Таблиця 11.3

**Коефіцієнти використання поживних речовин з ґрунту  
в різних умовах рельєфу, %**

Сорт	Плакор			Схил північної експозиції			Схил південної експозиції		
	N	P	K	N	P	K	N	P	K
Подолянка	62,9	57,0	17,0	69,1	89,5	20,3	74,7	87,9	23,0
130	53,3	61,6	15,7	59,1	86,8	17,5	60,9	85,4	18,0
156	59,0	60,7	15,7	60,0	89,0	17,5	60,5	85,1	18,6
157	60,6	45,1	13,9	65,2	76,6	17,0	74,1	80,4	20,0
211	63,0	50,3	16,5	64,3	69,0	17,5	71,1	72,3	19,8
213	64,8	57,1	15,8	69,7	83,9	17,3	78,4	88,4	23,9
Середнє	59,8	54,9	15,8	63,5	82,2	18,0	68,3	82,2	19,9

Для визначення, за рахунок чого відбувається зростання врожайності, проведено її структурний аналіз (табл. 11.4) за такими показниками: висота рослин, загальна та продуктивна куцистість, довжина та кількість колосків з головного колосу, кількість зерен та вага зерна з головного колосу, вага зерна з рослини, маса тисячі зерен (МТЗ). В результаті встановлено, що у всіх продуктивних ліній на підвищення врожаю впливало насамперед підвищення МТЗ та вага зерна з рослини. Це характерно для ліній 130, 157, 157-1, 185, 211, 213 – тобто для всіх ліній з продуктивністю вищою за стандарт. На нашу думку, при селекції на врожайність достатньо враховувати саме ці

ознаки, що суттєво спростить аналіз. Кореляція в наших дослідженнях між цими двома ознаками та врожайністю була на рівні 0,88; 0,95. Такі параметри, як продуктивна кущистість, вага та кількість зерна з головного колосу, не такі інформативні та не оказали значимого впливу. Навіть у тих випадках, коли будь-який з цих параметрів значно перевищував відповідну ознаку стандарту, це не призводило до значимого підвищення врожайності.

Чотири лінії були виділені як більш короткостеблові (табл. 11.5) у порівнянні із стандартом, дві з них (185-та та 211-та) належать до групи ліній з врожайністю вищою за стандарт. Дві інші лінії можуть бути використані в якості компонентів при схрещуванні для поліпшення цієї ознаки (оскільки для короткостеблових, напівкарликових та карликових форм, отриманих методом мутагенезу, зазвичай властива більш низька зернова продуктивність, то вони використовуються обмежено).

Було отримано врожайні лінії з наступних вихідних сортів – Сонечко (2 лінії), Колос Миронівщини (2), Калинова (1), Фаворитка (1).

Високоврожайні лінії були отримані при використанні гамма-променів у дозі 100 Гр. (3 лінії), хімічних мутагенів НМС 0,0125 % (2) та НЕС 0,01 % (1). Мутагени за ефективністю можна представити в такій формі (від високої до низької) гамма-промені → НМС → НЕС → ДМС, ДАБ. Отже, помірні дози та концентрації мутагенів більш успішні у індукуванні мутантних форм з високою зерною продуктивністю [91, 97, 98 – 100, 352, 355].

Тільки одна з отриманих ліній не мала воскової поволоки. На нашу думку, наявність воскової поволоки безпосередньо пов'язана з посухостійкістю, яка вкрай важлива в кліматичних умовах Степу України. Тому лінії, які не мають цієї ознаки, навіть при високій генетично обумовленій врожайності, не мають нагоди проявити цю ознаку в повній мірі і перевищити стандарт. Також були отримані одна короткостеблова та одна напівкарликова форми, які можуть бути використані не лише як безпосередньо мутантні сорти, але й як донори цієї ознаки та дві ранньостиглі мутантні лінії (одна з них перевищувала стандарт).

У випадку хімічних мутагенів значного протиріччя результатів наших експериментів із визначеними попередніми дослідниками закономірностями немає. Існує загальний висновок щодо необхідності використовувати помірні концентрації, високі концентрації придатні

лише для теоретичних досліджень з генетичного контролю (зворотна генетика) або для індукції генетично-цінних форм (формування колекцій донорів деяких ознак, таких як карликовість та ультраранньостиглість).

Таблиця 11.4

**Основні показники структури врожайності мутантних ліній пшениці м'якої озимої**

Лінія, сорт	Висота рослини	Продуктивність на кущистість	Кількість зерен в головному колосі	Вага зерна з головного колосу	Вага зерна з рослини	Маса тисячі зерен
	см		шт.		г	
Подольанка	106,2±4,3	4,0±0,1	29,6±4,2	1,3±0,4	4,4±0,4	44,6±1,3
130	101,8±4,3*	4,8±0,4*	47,4±6,8*	2,3±0,1*	5,9±0,4*	47,8±0,9*
133	99,0±2,7*	4,0±0,7	31,8±2,4	1,3±0,2	4,2±0,2	44,2±1,0
142-1	108,0±4,8	3,8±0,4	37,2±9,0*	2,4±0,2*	4,4±0,3	44,7±1,0
156	105,8±4,0	3,8±0,4	36,4±2,3*	1,6±0,2	4,9±0,3*	46,2±1,1*
157	103,4±3,0	4,9±0,4*	46,4±2,1*	2,3±0,1*	5,8±0,2*	51,7±1,6*
157-1	111,0±3,7*	4,6±0,7*	34,4±8,3*	1,2±0,3	5,2±0,4*	47,8±1,0*
172	109,4±3,5	3,8±0,6	30,4±5,8	1,4±0,3	4,2±0,4	43,9±0,9
174	98,8±3,4*	3,8±0,6	30,2±5,8	1,3±0,2	3,7±0,3*	45,1±0,7
179	115,2±3,7*	4,4±0,5	29,2±5,0	1,4±0,2	3,9±0,5	39,6±1,4*
185	101,2±3,0*	4,5±0,5	34,6±3,2*	1,7±0,4	5,4±0,5*	48,3±0,9*
186	78,7±3,7*	3,9±0,3	30,3±4,0	1,3±0,3	4,0±0,4	45,0±1,0
211	88,2±3,2*	4,9±0,7*	39,7±4,8*	2,1±0,2*	5,7±0,3*	48,8±1,1*
213	103,0±4,1	5,2±0,6*	49,2±7,0*	2,4±0,2*	5,5±0,2*	54,8±1,5*

\* Різниця статистично достовірна при  $t_{0.05}$

## Походження та основні ознаки ліній

Лінія	Вихідна форма	Мутагенний чинник	Наявність воскової powолоки	Остистість	Висота рослини	Додаткові позитивні якості
Подольянка	--	--	+	Безоста	Середньоросла	
<u>130</u>	Калинова	100 Гр.	+	Остиста	Середньоросла	
133	Сонечко	100 Гр.	+	Безоста	Середньоросла	
142-1	Сонечко	НЕС 0,01 %	+	Безоста	Середньоросла	Ранньостигла
156	Колос Миронівщини	НМС 0,0125%	+	Остиста	Середньоросла	
<u>157</u>	Сонечко	100 Гр.	+	Остиста	Середньоросла	
<u>157-1</u>	Сонечко	100 Гр.	+	Безоста	Середньоросла	
172	Хуртовина	НЕС 0,01%	+	Остиста	Середньоросла	
174	Ласуня	ДАБ 0,1 %	+	Безоста	Середньоросла	Стійка до хвороб
179	Хуртовина	ДМС 0,0125%	+	Остиста	Середньоросла	
<u>185</u>	Колос Миронівщини	НЕС 0,01%	+	Остиста	Середньоросла	
186	Колос Миронівщини	НЕС 0,01%	+	Безоста	Напівкарлик	
<u>211</u>	Колос Миронівщини	НМС 0,0125%	-	Безоста	Короткостеблова	
<u>213</u>	Фаворитка	НМС 0,0125%	+	Безоста	Середньоросла	Ранньостигла

Стосовно використання гамма-променів існують дві протилежні думки, одна з яких наполягає на використанні високих та критичних доз опромінення (від 200 до 300, інколи навіть 350 Гр.). Перша точка зору на перший погляд підтримується статистичними даними відділу мутаційної селекції ФАО-МАГАТЕ, але при більш детальному аналізі ми знаходимо, що переважна більшість таких сортів отримана ще в 50-ті – 70-ті роки як побічні наслідки з радіобіологічних досліджень впливу високих доз на рослинні системи та визначення критичних для виживання доз [266, 267, 275]. Тобто помірні дози там зовсім не застосовувались, або застосовувались обмежено. До того ж використовували в цей період вихідний матеріал, який покращити було набагато легше, ніж відселектовану зародкову плазму так званих суперсортів (які з'явилися саме в цей період, частково, як наслідок добору мутантів). Зараз можливість отримання за традиційними підходами такого прориву вичерпана, тому запропонована стратегія поступового покращення існуючих форм за однією-двома критичними ознаками. В цьому випадку критичні дози, що призводять до різких та численних одномиттєвих змін в фенотипі не настільки придатні до використання. Тому перше твердження було слухне, але лише для того періоду в розвитку мутаційної селекції і зараз треба орієнтуватися на використання малих змін, роботу з помірними дозами та концентраціями мутагенів.

Друга думка, яку підтверджують результати наших досліджень, полягає в том, що в індукції селекційно-цінних форм ефективні саме помірні дози (на рівні 100 Гр.).

Збільшення валових зборів зерна, безумовно, є одним з пріоритетів, але вони повинно бути також й високої якості. Зерно пшениці є основним джерелом протеїну та мінеральних речовин, в нього оптимальне співвідношення між білком та крохмалем. Тобто якість зерна в поєднанні з іншими господарсько-цінними ознаками є необхідною рисою [13].

Полігенність ознаки якості зерна та властива їй висока модифікаційна мінливість створюють додаткові складності при доборі за якістю створених мутантних ліній. В наших попередніх дослідження запропоновано для оцінки мутантів старших поколінь за цією ознакою (та взагалі за цінними мікрозмінами) використовувати гліадинові маркери з проведенням необхідної розвідки з дослідження 221 мутантної лінії М<sub>4</sub>–М<sub>5</sub> поколінь мутантів сортів Панни та Смуглянки.

Також ускладнює добір за ознакою якість зерна висока залежність технологічних властивостей від умов вирощування, що стає істотною проблемою при створенні сорту з поєднанням високої якості та врожайності [307].

В утворенні зерна високої якості приймають участь переважно білки складно розчинних білкових фракцій (глобуліни, проламіни). Білки цих фракцій синтезуються мембранозалежними рибосомами. Гідрофобні умови мембран сприяють синтезу білків з підвищеною гідрофобністю, тобто з високою якістю. Зниження температури та обробка хлоридом натрію призводить до порушення гідрофобних зв'язків та синтезу легкорозчинних білків низької якості. Сорти, які характеризуються стабільним станом білоксинтезуючих систем, при будь-яких умовах синтезують переважно важкорозчинні білкові фракції [307, 376].

Метою цього етапу дослідження було провести оцінку стану спочатку добре відомих сортів пшениці м'якої озимої, а потім нових мутантних ліній речовинами, які здатні руйнувати гідрофобні зв'язки. Нами проведена оцінка білоксинтезуючих систем 13 ліній та 1 сорту (серед них сорт-стандарт Подолянка). Вміст сирової клейковини визначали методом Кейдала на апаратах CNS (GDES INRA).

Сорти та лінії оброблялись в період наливу зерна речовинами, здатними змінювати стан білоксинтезуючих систем (хлористий натрій в концентрації 5 г/л). Також проводили оцінку хлібопекарських властивостей стандартними методами.

Нашими попередніми дослідженням було показане зменшення загального вмісту білку у високоякісних сортів після обприскування колосу під час наливу зерна розчинами речовин, які зменшують кількість мембрано залежних рибосом.

Після обприскування рослин пшениці м'якої озимої на X-XI етапах органогенезу речовинами, що порушують гідрофобні зв'язки, спостерігалось підвищення вмісту білку у рослин пшениці озимої сорту Подолянка, ліній 157, 213 в порівнянні з контролем (таблиця 11.6). Це вказує на погану якість зерна. Інші лінії на обробку фактично не зреагували, оскільки у них білки зв'язуються вільними рибосомами та на дії порушувачів іонних зв'язків реакція практично відсутня, що вказує на стабільність ліній за якістю зерна. Особливо треба виділити лінії 130, 156, 174, які мають до того ж відмінні технологічні показники борошна.

Розрахунок коефіцієнтів кореляції показав, що вміст клейковини більше пов'язаний з седиментацією борошна (0,51) та відсотком білку в зерні, що було отримане з ділянки, обробленої речовинами, які порушують гідрофобні зв'язки (0,57), а об'єм хлібу корелює із загальною бальною оцінкою хлібу та складає 0,7.

Таблиця 11.6

**Вплив речовин, що руйнують гідрофобні зв'язки на показники ліній пшениці м'якої озимої**

Лінія	Вміст білку, %		Технологічні показники якості		
	Контроль	Обробка	Седиментація, мл	Клейковина, %	Об'єм хлібу зі 100 гр. борошна
Подольнка	13,3±0,04	14,0±0,06	71	30,3	620
130	13,6±0,08	11,6±0,08	49	23,3	660
133	13,5±0,03	13,2±0,05	54	25,1	590
142-1	13,2±0,09	13,6±0,1	36	22,2	470
156	13,3±0,04	12,8±0,09	49	30,2	560
157	14,3±0,03	14,5±0,08	59	30,5	520
157-1	13,5±0,08	13,4±0,04	55	29	620
172	13,7±0,07	13,9 ±0,03	61	30,4	560
174	14,2±0,05	11,3±0,05	51	27	620
179	13,0±0,06	13,2±0,07	53	26,8	640
185	13,2±0,02	13,4±0,03	76	27	610
186	14,2±0,07	13,8±0,04	68,5	31	630
211	13,9±0,01	13,5±0,5	64	24,5	570
213	14,0±0,10	13,6±0,01	60	27,1	630

Аналіз зерна отриманих ліній протягом двох років підтвердив ці дані. Врожайність зерна має пряму залежність з седиментацією борошна і складає – 0,71 та приростом відсотку білку по відношенню до контролю – 0,73 та від'ємну кореляцію до седиментації муки -0,72.



Приріст відсотку білку за відношенням до контролю також має позитивну кореляцію з набуханням зерна у воді за 24 години (0,77) та від'ємну кореляцію з прибавкою о врожаю -0,67.

Отримані дані доводять, що в клітинах зернівок існує регуляція гідрофобних зв'язків рибосом з мембранами, але повна картина, яким чином здійснюється ця регуляція, не прояснена. Нашими дослідженнями було показано, що вміст білку у лінії з високою потенційною якістю знижується при обробці колоса в період наливу зерна розчинами речовин, що знижують кількість мембранозалежних рибосом.

Отже, охарактеризовано стан білоксинтезуючого апарату клітин рослин 14 мутантних ліній  $M_4$ – $M_6$  та сорту-стандарту пшениці м'якої озимої. Встановлена залежність між активністю гідрофобних зв'язків та формування якості білку. Виділено три високоякісні мутантні лінії пшениці м'якої озимої (130, 156, 174), в свою чергу, дві лінії 157 та 213 мають низьку якість білку.

При аналізі за гліадинами та глютенінами (всього 37 ліній та вихідні форми) отримали наступні результати (наведено для 5 ліній, що виділилися за якістю позитивно та негативно) (рис. 11.1, 11.2).

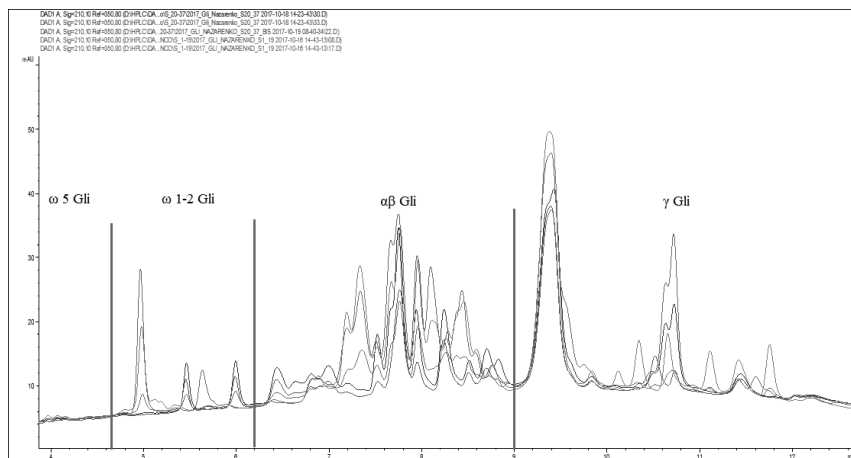


Рис. 11.1. Мутантні лінії, спектри за гліадинами. За легендою спектру відповідно (згори донизу) 130, 157, 213, 156, 174

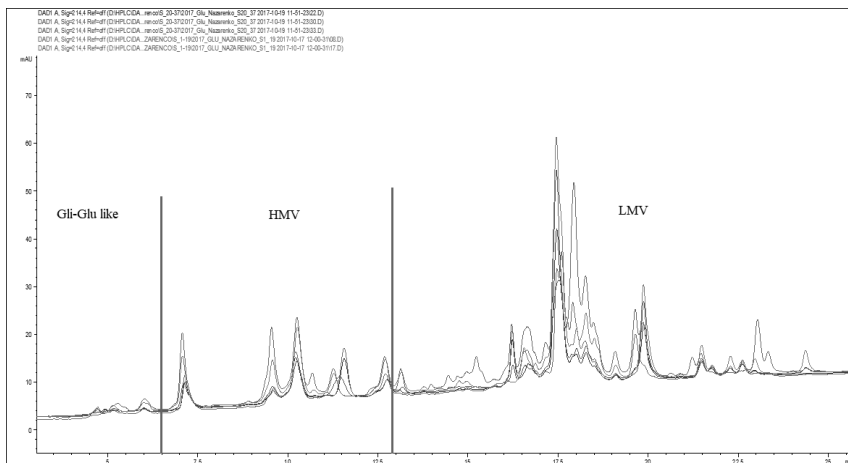


Рис. 11.2. Мутантні лінії, спектри за глютенінами. За легендою спектру відповідно (згори донизу)130, 157, 213, 156, 174

Як ми бачимо за спектрами на якість білку позитивно вплинув більш високий вміст  $\alpha\beta$  та  $\gamma$  гліадинів у ліній 130, 156, 174, окремих компонентів високомолекулярних глютенінів у ліній 156, 174, та деякий компонентів низькомолекулярних глютенінів в усіх високоякісних ліній. Переваги за вмістом у лінії 157 за деякими компонентами високомолекулярних глютенінів не дали позитивного ефекту, отже такий параметр має комплексний характер.

Таким чином лише наявність комплексу позитивних зрушень серед  $\alpha\beta$  та  $\gamma$  гліадинів, високо- та низькомолекулярних глютенінів призводить до високої якості білку, можлива відсутність значимих переваг за одним з показників над сортами з низькою якістю білка (високомолекулярні глютеніни у лінії 130).

Як ми вже побачили з врожайністю, досліджено господарчо-цінних ознак повинно базуватися на виявлені особливостей їх проявлення в різних агроекологічних умовах, за дією як сприятливих так і несприятливих чинників. В таблиці 11.7 наводимо дані щодо якісних показників зерна пшениці озимої в залежності від лінії/сорту та експозиції.

**Вміст білку та білкових компонентів в зерні пшениці  
залежно від рельєфу та сорту**

Сорт	Плакор			Схил північної експозиції			Схил південної експозиції		
	Білок, %	Гліадин, гр.	Глютенін, гр.	Білок, %	Гліадин, гр.	Глютенін, гр.	Білок, %	Гліадин, гр.	Глютенін, гр.
Подільнка	13,5	0,024	0,61	13,6	0,020	0,62	13,5	0,021	0,63
130	13,3	0,031	0,72	13,5	0,033	0,73	13,3	0,033	0,75
156	13,6	0,033	0,74	13,7	0,034	0,76	13,5	0,032	0,75
157	14,3*	0,025	0,65	14,5*	0,023	0,64	14,1*	0,024	0,62
211	13,5	0,024	0,66	13,7	0,024	0,65	13,4	0,023	0,66
213	13,9*	0,023	0,67	14,1*	0,024	0,63	14,0*	0,024	0,65
середнє	13,7	0,027	0,68	13,9	0,026	0,67	13,6	0,026	0,68
Cv, %	2,6	15,9	7,1	2,6	21,8	8,7	1,9	19,2	8,7

\*Різниця статично достовірна при  $t_{0,05}$

На відміну від врожайності ці показники залежать лише від генотипу і від умов середовища варіювали незначимо. Згідно коефіцієнту варіації найбільш варіативною ознакою був вміст гліадину, найменш – відсоток білку. (що й зрозуміло, оскільки за цією ознакою лінії відбирались як і за врожайністю, в той час як компоненти білку визначались лише на фінальній стадії і не були ознаками добору).

За вмістом білку виділилися такі лінії як 157 та 213, що зберігали значимо вищий відсоток білку в зерні ніж стандарт за будь-якими умовами. За вмістом гліадинів виділилися лінії 130 та 156 – теж за будь-якими умовами, вони ж показали і високий рівень глютенінів. Таким чином вони зберігали високий потенціал якості білку в будь-яких умовах. Ці ж лінії були виділені в попередніх дослідженнях при вивченні якості за окремими компонентами цих типів білків, перш за все лінії 156 за поєднанням високоякісних компонентів гліадинів та глютенінів. Таким чином за кількістю білка варто виділити (в будь-яких умовах) лінії 157 та 213 (остання також демонструє і стабільно вищу за стандарт врожайність). Кращу постійну якість білкових ком-

понентів забезпечила лінія 156 за будь-яким аналізом та, частково, лінія 130.

Був проведений аналіз ДНК-маркерів (CAPS) за наявністю гена *Stb 16 q* (хромосома 3D, є перспективним джерелом генетично обумовленої стійкості до септоріозу) у 29 перспективних мутантних ліній та 8 вихідних форм (рис. 11.3). В зразках відповідного гену не виявлено.

Однією з головних задач при отриманні нових ліній пшениці м'якої озимої, у зв'язку зі зміною клімату і загостренням екологічної ситуації у світі, є вирішення проблеми адаптації та стійкості, вивчення впливу на рослинні організми екологічних стресів [84].

Дослідження посухостійкості становить одне з фундаментальних завдань фізіології рослин. Посухи, різні за характером і тривалістю, відбуваються щорічно в усіх регіонах України. Стресовий вплив посухи індукує суттєве зниження врожайності та якості зерна озимих культур. Потенційний вплив стресів на рослини постійно зростає, що викликано гострою нестачею води, підвищенням температури атмосфери і забрудненням навколишнього середовища токсичними хімічними речовинами [181].

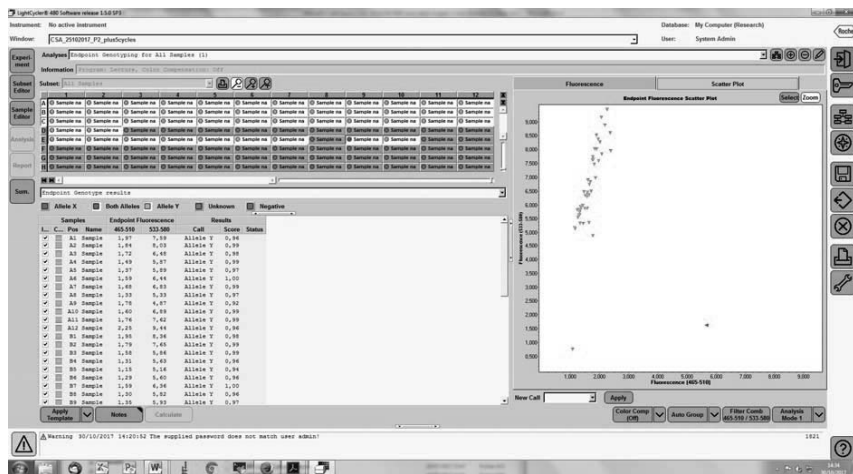


Рис. 11.3. Результати ДНК-аналізу мутантних ліній та вихідних форм пшениці озимої (зеленим – форми з відсутністю відповідного гену, синім – з наявністю, червоним – маркер)

Адаптація можлива лише тоді, коли організм здатний проявити стійкість на будь-якому рівні (від клітинного до популяційного) та пристосуватися до нових умов життєдіяльності [331].

Удосконалення методів оцінки селекційного матеріалу пшениці озимої на посухостійкість, виявлення здатності рослин зберігати можливість забезпечення асимілятами акцепторів у рамках системи донорно-акцепторних відносин та здатності до самопідтримування клітин в умовах зростання водного дефіциту або підвищеної температури дають можливість об'єктивно характеризувати рівень посухостійкості нових ліній та сортів і прогнозувати їх поведінку у відповідних екологічних умовах.

Нами пропонується один із способів оцінки селекційного матеріалу на посухостійкість за активністю фотосистем (ФС).

У формуванні врожаю польових культур визначна роль належить фотосинтезу. Це єдиний процес у природі, що веде до збільшення вільної енергії біосфери за рахунок зовнішнього джерела (Сонця) і забезпечує існування як рослин, так і всіх гетеротрофних організмів, у тому числі й людини. Фотосинтетичний процес – біологічна основа врожайності сільськогосподарських культур, під час якого утворюється до 95 % сухої біомаси рослин [26].

Вважається, що найбільше потерпає від посухи саме фотосинтез: зменшується синтез АТФ і збільшується синтез відновлювача – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату відновленого (НАДФ-Н<sub>2</sub>), що спричиняє перевідновлення електрон-транспортного ланцюга (ЕТЛ) і розпад пігмент-білкового комплексу хлоропластів.

Відомо, що у процесі формування клітин хлоропласти можуть бути двох типів за співвідношенням вмісту ФС-I і ФС-II – відповідно 1:3 та 1:2, ФС-II менш терmostійка, ніж ФС-I, що може призвести до змін ЕТЛ. Надмірний вміст ФС-II підвищує фотохімічну активність (ФХА) хлоропластів, а за умови посухи спричиняє їхню деструкцію компонентів ФС-II з наступним вигоранням хлорофілу. Функціональні порушення в рослинах у подальшому призводять і до зниження врожайності.

Неоднакова стійкість окремих складових фотосинтетичного апарату дає змогу припустити, що реакція фотосинтезу загалом може визначатися інгібуванням найчутливішої ланки в ЕТЛ. Відомими нині специфічними інгібіторами реакції ФС-II є монодіурони, гідроксил амін та інші ферментні отрути [181].

Оцінка енергетичного стану фотосинтетичного апарату є важливою для розробки способів діагностики посухостійкості рослин. Метою наших досліджень було оцінити фотосинтетичний апарат шляхом аналізу фотосистем з використанням інгібіторного методу для визначення посухостійкості рослин пшениці озимої.

Досліджували рослини різних ліній. Фотосинтез визначали на газометричному приладі, який розроблено в лабораторії генетичного біорізноманіття та екофізіології злаків GDES INRA, Клермон-Ферран, Франція, на основі манометричного методу Варбурга. Як інгібітор ФС-II використовували симазин (Сим) 10-4(М), що різко інгібує процеси виділення кисню у фотосистемі. Передбаченим центром дії симазину є ланка ЕТЛ між первинним акцептором ФС-II (Q) і включенням пластохінону [7]. Для розвідки ми навмисно відібрали сорти з низькою посухостійкістю в умовах нашого регіону.

Додавання інгібітора викликало різке зниження інтенсивності фотосинтезу. Всі рослини мали переважну активність ФС-II (таблиця 11.8) в умовах посушливого 2017 року.

Таблиця 11.8

**Фотосинтез рослин пшениці озимої після обробки їх інгібітором ФС-II**

№	Дата	Температура повітря, °С	Кисень, мкл/год							
			Панна				Мадярка			
			20.11		8.12		20.11		8.12	
			Контроль	Обробка	Контроль	Обробка	Контроль	Обробка	Контроль	Обробка
1	29.11	15	3014,4	20,5	4270,4	2888,8	1884	85,5	1758,4	758,4
2	5.12	16	706,5	549,5	1036,2	1507,2	392,5	349,5	1978,2	942
3	14.04	20,5	468,7	20,2	425,5	210	409,6	69	12,6	10,6
4	13.05	21	817,2	50,8	616,6	70	634,3	20,5	272,4	30,5

У листопаді-грудні 2017 року, коли формувався фотосинтетичний апарат, температура повітря різко коливалася. З літературних джерел відомо, що в умовах значних добових коливань температури повітря

в листках формується фотосинтетичний апарат з переважаючим вмістом ФС-I [181].

Визначення інтенсивності фотосинтезу рослин пшениці озимої різних ліній екологічного випробування показало, що посіви врожаю 2016–2017 рр., мали майже в однаковій мірі кількість сортів з переважаючою активністю як ФС-II, так і ФС-I. Дані переконують у тому, що в електрон-транспортному ланцюзі від співвідношення фотосистем прямо пропорційно залежить здатність рослин протистояти посухам.

За активністю фотосинтезу у рослин пшениці озимої попереднього випробування в усіх ліній працювали як ФС-I, так і ФС-II, тому що їх відношення становило близько одиниці, за винятком ліній 130, 157, 185, 213 (табл. 11.9) де воно було значно менше одиниці. Такі лінії віднесли до екологічно-пластичних у яких за осінньо-весняний вегетаційний період у незначній мірі переважає активність ФС-II.

Таблиця 11.9

**Якість фотосинтезу рослин пшениці озимої у випробуванні мутантних ліній**

Лінія	Інтенсивність фотосинтезу, мкл/год		ФС I : ФС II	Фотосистема
	Контроль	Обробка		
Подольанка	6003	4793	1,25	II
130	985	2867	0,34	I
133	4553	4002	1,14	II
142-1	3017	2906	1,04	II
156	1217	1045	1,16	II
157	2715	4114	0,66	I
157-1	2334	2550	0,92	I
172	3508	3400	1,03	II
174	3300	2940	1,12	II
179	2452	1856	1,32	II
185	1234	1896	0,65	I
186	1214	1059	1,15	II
211	627	627	1,00	I
213	947	1888	0,50	I

Оскільки ФС-II є більш енерговитратною і для її активної роботи безпосередньо необхідна вода, то можна зробити висновок, що в умовах посухи перевага її активності у фотосинтетичному апараті небажана.

Як зазначено, лінії 130, 157, 157-1, 185, 213 показали досить добрі результати за врожайністю, а співвідношення ФС-II до ФС-I було на користь ФС-I, отже, ці лінії є досить посухостійкі.

У наслідок збільшення біокліматичного потенціалу економічно вигідним буде заміна сучасних сортів на сорти, фотосинтезуюча система яких працює більш тривалий час, без деструктивних порушень за різних кліматичних умов.

Отже, більш посухостійкі лінії демонструють перевагу в активності ФС-I над ФС-II.

Зазначений метод нами пропонується як експрес-метод оцінки посухостійкості сортів та ліній озимої пшениці за співвідношенням активності фотосистем, що дає можливість швидко і надійно визначити вихідний матеріал для селекції на посухостійкість.

Встановлено, що кращими за посухостійкістю виявилися лінії пшениці 130, 157, 157-1, 185, 213, тобто за меншою співвідношенням ФС-II та ФС-I лінії пшениці м'якої озимої характеризуються як більш посухостійкі.

Більш ефективними були такі мутагени як гамма-промені, нітрозоалкілсечовини. Ці мутагени є водночас і найбільш вживаними за світовою практикою для мутаційної селекції. ДАБ та ДМС дали лише по одній продуктивній лінії, які не перевищили стандарт за врожайністю та не показали додаткових позитивних якостей. Фактично, ДАБ застосовується для селекційних цілей доволі обмежено. ДМС переважно застосовували для генетичних досліджень. Серед поширених мутагенів не включили в схему досліджень лише рентгенівське опромінення, але воно було популярне лише в перші роки розвитку мутаційної селекції і зараз не належить до широко вживаних (якщо брати статистику останніх років, а не всього періоду).

В усіх випадках до отримання врожайних ліній призводило поєднання мутагену та сорту тільки в тих випадках, коли використовували мутаген інший, ніж був застосований при створенні цього сорту (в випадках сортів Сонечко та Фаворитка), або використовували сорт, отриманий в результаті рекомбінаційної селекції, без використання жодного мутагенного чинника.



Хімічний мутагенез ефективний для радіомутантів, гамма-промені для хемомутантів, для сортів, отриманих методом польової гібридації ці мутагени не дають різниці. Для мутагенезу варто використовувати кращий вихідний матеріал. Так, лінія 418 не дала нам ніякого результату в цьому плані.

Високоврожайні лінії були отримані при використанні гамма-променів у дозі 100 Гр. (3 лінії), хімічних мутагенів НМС 0,0125 % (2) та НЕС 0,01 % (1). Мутагени за ефективністю можна представити в такій формі (від високої до низької) гамма-промені → НМС → НЕС → ДМС, ДАБ.

Була виділена по дослідженню реакції на зміну екологічних умов лінія 213, що була здатна водночас як ефективно використати сприятливі агроекологічні умови, так і здатна підвищити ефективність використання поживних речовин в несприятливих умовах. Інші лінії продемонстрували ефективність лише в більш сприятливих умовах.. Доведена можливість отримання ліній, що поєднують високу екологічну пластичність та здатні максимально реалізовувати наявний високий генетичний потенціал.

Виділено три високоякісні мутантні лінії пшениці м'якої озимої (130, 156, 174), в свою чергу, дві лінії 157 та 213 мають низьку якість білку. Лише наявність комплексу позитивних зрушень серед  $\alpha\beta$  та  $\gamma$  гліадинів, високо- та низькомолекулярних глютенінів призводить до високої якості білку, можлива відсутність значимих переваг за одним з показників над сортами з низькою якістю білка. За кількістю білка варто виділити (в будь-якій умові) лінії 157 та 213 (остання також демонструє і стабільно вищу за стандарт врожайність). Кращу постійну якість білкових компонентів забезпечила лінія 156 за будь-яким аналізом та, частково, лінія 130.

Встановлено, що кращими за посухостійкістю виявилися лінії пшениці 130, 157, 157-1, 185, 213, тобто за меншою співвідношення ФС-II та ФС-I лінії пшениці м'якої озимої характеризуються як більш посухостійкі.

## ВИСНОВКИ

Надійними показниками рівню депресії є схожість та виживання рослин, фертильність пилку, висота рослин, вага зерна з колосу, маса тисячі зерен, а для хімічних чинників також і вага зерна з рослини. Гамма-промені обумовлюють суттєво вищий рівень депресії, ніж хімічні чинники. Для сортів, створених без використання мутагену, характерний однаковий рівень депресії, незалежно від природи екогенетичного чинника. Рівень мутагенної депресії зростає зі зростанням кількості чинника з високою кореляцією, при критичних дозах можливе порушення цієї закономірності.

Шкодочинність за окремими параметрами може бути мінімізована. У випадку дії чинником на сорт, отриманий тим самим мутагеном, ймовірна проява стимулюючого ефекту.

Високі дози та концентрації екогенетичних чинників викликають високі частоти спадкових змін та підвищують рівень мінливості, але частота мутацій необов'язково зростає лінійно при збільшенні дози чи концентрації. При переході від високих до критичних (гамма-промені, від 200 до 250 Гр.) ймовірне зниження рівня мінливості та частоти виникнення нових форм.

Доведено, що досліджені сорти характеризуються набагато меншою чутливістю до рекурентної дії тим же мутагеном, за допомогою якого ці сорти були отримані. Радіомутанти менш чутливі до гамма-променів, мутанти, отримані в результаті хімічного мутагенезу, – до повторної дії тим самим хімічним мутагеном. Врожайні лінії отримуються при поєднання екогенетичного чинника та сорту тільки в тих випадках, коли використовується мутаген інший, ніж був застосований при створенні сорту, або використовується сорт, отриманий в результаті рекомбінаційної селекції, без використання жодного мутагенного чинника.

Хімічний мутагенез ефективний для радіомутантів, гамма-промені – для хемомутантів, для сортів, отриманих методом польової гібридизації різниця за природою мутагену не спостерігається. При застосуванні мутагенного чинника, що не використовувався при створенні сорту не відбувається ніяких змін за будь-якими показниками на клітинному рівні. Усі параметри схожі з такими ж у сортів, отриманих без мутагенної дії.

Врожайні лінії отримуються при використанні гамма-променів у дозі 100 Гр., хімічних чинників НМС 0,0125 % та НЕС 0,01 %. Оптимальним для отримання ліній з високою зерною продуктивністю є використання помірних доз гамма-променів та хімічних чинників. Використання високих доз та концентрацій має значення для отримання лише системних мутацій, карликів, напівкарликів та ультра-ранньостиглих форм. Успіх в цьому напрямку не залежить від генотип-мутагенної взаємодії. За ефективністю мутагени розподіляються таким чином (від високої до низької): гамма-промені → НМС → НЕС → ДМС, ДАБ.

Частота хромосомних аберацій безпосередньо залежить від таких факторів як генотип, доза чи концентрація, природа чинника, при цьому суб'єкти мутагенної дії (вихідні сорти) чітко групуються за цими показниками, в залежності від методу їх отримання. Частота хромосомних аберацій суттєво знижується при дії того ж самого чинника, що був застосований при отриманні даного сорту, незалежно від природи.

Доведено наявність сильного зв'язку між рівнем депресії та частотою хромосомних аберацій в першому поколінні та мінливістю в наступних поколіннях. Майбутню успішність використання того чи іншого суб'єкту екогенетичної дії можна спрогнозувати уже в першому поколінні

Співвідношення в спектрі між фрагментами та мостами є надійним показником природи чинника і більше 1 при дії хімічних мутагенів та менше 1 – гамма-променів. В спектрі при дії хімічних чинників більш ймовірно виникнення комплексних змін (декількох хромосомних перебудов одночасно).

Гамма-промені індують видимі зміни з більшою частотою та будь-якого типу з найвищим рівнем мінливості.

Серед хімічних мутагенів вищий вплив на усі параметри від депресії до частоти та спектру мутації має ДМС, потім НМС, НЕС, ДАБ.

Хімічні чинники мають свої, властиві або частково властиві лише їм якості при індукції окремих типів мутацій. Для індукції ранньостиглих форм варто використовувати НЕС, стерильності – ДМС, низькостеблових форм – НМС та ДМС, мутантів з крупним зерном – ДАБ, форм, стійких до хвороб НЕС та ДАБ. Для індукції системних мутацій, мутацій за структурою колосу та взагалі при генетичних дослідженнях для максимальної варіативності отриманих форм варто вживати ДМС. Для створення нових продуктивних форм доведена перевага серед хімічних мутагенів нітрозосечовин низьких концентрацій.

При підвищенні дози чи концентрації чиннику кількість різких морфологічних мутацій зростає, та характерна більша ймовірність отримання комплексних мутацій (дві чи три змінені ознаки у однієї рослини чи лінії). Морфотип отриманих мутантів все менш схожий на вихідну форму.

Серед хімічних мутагенів лише дія ДМС схожа з дією гаммапроменів за спектром та частотою змін окремої ознаки в середньому за спектром. Хімічні мутагени є більш ефективними ніж гаммапромені, коли необхідна висока ймовірність отримання мутації за окремою ознакою.

Для дії мутагену характерним є послаблення прояву певної ознаки ніж її посилення, незалежно від того, яку роль відіграє ця ознака в життєдіяльності рослини. Ймовірність виникнення нової ознаки, якої не було у батьківської форми, мінімальна.

Доведена специфічність дії чинників за частотами певних ознак в спектрі та мутабільністю окремих сортів. Виникнення певних мутаційних випадків залежить від сорту. Може спостерігатися як різке суттєве збагачення, так і звуження спектру мутацій, особливо для хімічних чинників. Найбільш впливовим фактором при аналізі частоти мутацій є фактор «генотип», потім «доза» чи «концентрація» мутагену, потім – «природа» мутагену.

Для сучасних сортів пшениці м'якої озимої характерна невелика частка спонтанних мутацій, за виключенням сортів, отриманих методом термомутагенезу.

Встановлена залежність між активністю гідрофобних зв'язків та формування якості білку, вміст білку у лінії з високою потенційною якістю знижується при обробці колоса в період наливу зерна розчинами речовин, що знижують кількість мембранозалежних рибосом.

Запропоновано експрес-метод оцінки посухостійкості сортів та ліній озимої пшениці за співвідношенням активності фотосистем, що дає можливість швидко і надійно визначити вихідний матеріал для селекції на посухостійкість. Встановлено, що кращими за посухостійкістю виявилися лінії пшениці м'якої озимої за меншим співвідношенням ФС-II та ФС-I.

Чим більш досконалий вихідний сорт чи лінія тим більша ймовірність отримання кращої лінії з поліпшеними зміненими ознаками.

Сучасні сорти пшениці м'якої озимої здатні реалізовувати свій високий потенціал зернової продуктивності лише в вузьких межах адаптаційних реакцій і вкрай вибагливі до оптимальності значень еколого-географічних умов. Разом з тим, якщо врожайність залежить від умов рельєфу та генотипу, вміст білку та гліадинів, глютенінів – виключно від генотипу. Компенсація несприятливих умов відбувається перш за все за рахунок зернової продуктивності.

Доведена можливість отримання форм що поєднують високу екологічну пластичність та здатні максимально реалізовувати наявний високий генетичний потенціал агрономічно-цінних ознак, здатні ефективно використати як сприятливі агроєкологічні умови, так і підвищити ефективність використання чинників в несприятливих умовах.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абилев С. К. Основы мутагенеза и гентоксикологии / С. К. Абилев, В. М. Глазер, М. М. Асланян. – Москва: Нестор-История, 2012. – 148 с.
2. Агафонов В.С. Влияние селекции на микроэволюцию гиадинов пшеницы / В.С. Агафонов, М.Д. Велибеков // Материалы конф., посвященной 100-летию научной селекции в России (9–11 дек., 2003, Москва). – М., 2003. – С. 25–26.
3. Азовцев А. П. Способы учёта мутаций и количественных изменений, возникающих после действия химических мутагенов на изменчивость признаков овса / А. П. Азовцев // Сибирский вестник с.-х. наук. – 2005. – № 1. – С. 15–19.
4. Артемчук І. П. Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці / І. П. Артемчук, В. Ф. Логвиненко // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2003. – 35, № 3. – С. 222–228.
5. Ахундзаде В. И. Малые мутации и их использование в селекции / В. И. Ахундзаде // Теория химического мутагенеза. – М., 1971. – С. 94–108.
6. Баскаев Т. У. Использование мутантных форм озимой пшеницы в качестве исходного материала при селекции на корм в условиях РСО-Алания : автореф. дисс. канд. с.-х. наук : спец 06.01.05 «Селекция и семеноводство» / Т. У. Баскаев. – п. Рассвет (Ростовская обл.), ДЗНИИСХ, 2002. – 23 с.
7. Батыгин Н. Ф. О генетических процессах в онтогенезе высших растений / Н. Ф. Батыгин // Мутагенез под действием физических факторов. – М., 1980. – С. 130–147.
8. Богданова Е. Д. Морозоустойчивость мутантов пшеницы / Е. Д. Богданова, Э. И. Омарова, Г. К Хусаинова. – Алма-Ата : Наука, 1983. – 107 с.
9. Боме Н. А. Развитие озимой пшеницы под влиянием химического мутагена фосфемиды / Н. А. Боме, Л. И. Вайсфельд, С. В. Арсентьев // Международный научно-исследовательский журнал. – 11 (42). – 2014. – С. 83–90.
10. Бутенко Р. О. Вплив різних доз і концентрацій мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці / Р. О. Бутенко // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 4. – С. 326–333.

11. Бутенко Р. О. Доза мутагенів як фактор впливу на морфофізіологічні ознаки рослин першого покоління сортів озимої пшениці / Р. О. Бутенко // *Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біологія.* – 2006. – Вип. 18. – С. 37–41.
12. Валодзін У. Г. Мутагенез і генетична нестабільність у сільськогосподарських рослинах / У. Г. Валодзін // *Известия Академии Наук Беларуси. Сер. : биол. науки.* – 1996. – № 1. – С. 25–29.
13. Васильківський С. П. Формотворчий процес і добір у поколіннях генетично нестабільних мутантів озимої пшениці / С. П. Васильківський. // *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть.* – К. : Логос, 2001. – Т. 2. – С. 207–211.
14. Васильківський С. П. Особливості використання хімічного мутагенезу при створенні вихідного матеріалу для селекції пшениці : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція та насінництво» / С. П. Васильківський. – Одеса, 1999. – 40 с.
15. Васильківський С. П. Кореляційний зв'язок елементів продуктивності та структури головного колоса у мутантних ліній пшениці озимої / С. П. Васильківський, Т. М. Хоменко // *Вісник Білоцерківського державного аграрного університету.* – Біла Церква, 2009. – Вип. 59. – С. 22–26.
16. Ващенко В.В. Эффективность селекции пшеницы в системе комплексных исследований / В.В. Ващенко, Н. Н. Назаренко // *Вісник центру наукового забезпечення Харківської області, 2015.* - № 19. - С.131–135.
17. Власенко В. А. Вихідний матеріал гібридно-мутантного походження при створенні високопродуктивних сортів пшениці м'якої озимої / В. А. Власенко // *Індукований мутагенез в селекції рослин : Зб. наук. праць Ін. фізіології рослин і генетики НАНУ, Укр. т-во генет. і селекціонерів ім. М. І. Вавилова, Білоцерківський НАУ.* – Біла Церква, 2012. – С. 110–119.
18. Володин В. Г. Синтетические популяции мутантов растений / В. Г. Володин, Ж. Н. Фомина, Б. И. Авраменко. – Минск, 1990. – С. 19–20.
19. Волченко С. Г. Изучение возможностей прогнозирования эффективности мутагенных воздействий на примере озимой мягкой пшеницы / С. Г. Волченко, Н. С. Эйгес, Г. А. Волченко // *Фактори експериментальної еволюції організмів.* – Т. 18. – 2016. – С. 171–175.
20. Гайдук Т. Г. До характеристики зернового ринку України / Т. Г. Гайдук // *Вісник аграрної науки.* – 2001. – № 12. – С. 73–76.
21. Гауль Х. Индуцированные мутации в селекции растений / Х. Гауль // *Агробиология.* – 1965. – № 5. – С. 12–28.
22. Генетическое изучение мутантов мягкой пшеницы / Л. И. Лайкова, Н. П. Гончаров, О. М. Попова [и др.] // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* – СПб, 2009. – Т. 166. – С. 396–398.
23. Гераськин А. С. Влияние раздельного радиоактивного и химического заражения на выход цитогенетических нарушений в интеркалярной меристеме ярового ячменя / А. С. Гераськин, В. Г. Дикарев, Н. С. Дикарева // *Радиационная биология. Радиоэкология* – 2002. – 42, № 4. – С. 364–368.

24. Гланц С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – М. : Практика, 1998. – 459 с.
25. Головин В. П. Экспериментальный мутагенез в адаптивной селекции традиционных и новых культур / В. П. Головин, А. А. Корчинский, Л. Н. Серков // Фактори експериментальної еволюції організмів : Зб. наук. пр. / За ред. М. В. Роїка. – К. : Аграрна наука, 2003. – С. 46–49.
26. Гродзинський Д. М. Колекція чорнобильських мутантів озимої пшениці (Чорнобиль – Київ – Біла Церква, 1986–1999 рр.) / Д. М. Гродзинський, О. Д. Коломієць, Л. А. Бурденюк ; НАН України. Ін-т клітин. біології і генет. інженерії. – К., 1999. – 29 с.
27. Гудков І. М. Вплив мікроелементів та їх комплексонатів на продуктивність рослин і зниження накопичення радіонуклідів / В. В. Груша, І. М. Гудков // Физиология и биохимия культур. растений. – 2007. – 39, № 5. – С. 432–437.
28. Гудков І. М. Мікроелементи як блокувальники надходження радіонуклідів у рослини та як радіопротектори / І. М. Гудков, В. В. Груша // Физиология и биохимия культур. растений. – 2004. – 36, № 3. – С. 205–216.
29. Гулян А. А. Эффективность использования экспериментального мутагенеза в селекции озимой мягкой пшеницы : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора с.-г. наук / А. А. Гулян. – Єреван. – 1999. – 36 с.
30. Дем'яненко В. В. Вивчення цитогенетичної активності мутагенних чинників на прикладі озимої пшениці / В. В. Дем'яненко, В. Ф. Логвиненко, Т. Б. Семерунь // Физиология и биохимия культурных растений. – 2005. – 37, № 4. – С. 313–318.
31. Делоне Л. Н. Экспериментальное получение мутаций у пшеницы / Л. Н. Делоне. – Харьков : Держсільгоспвидав, 1934. – 55 с.
32. Делоне Л. Н. Опыты по рентгенизации культурных растений : Тр. науч. ин-та селекции / Л. Н. Делоне. – 1928. – №4. – С. 3–16.
33. Дубинин Н. П. Мутагенез и окружающая среда / Н. П. Дубинин, Ю. В. Пашин. – М. : Наука, 1978. – 126 с.
34. Дубовий В. І. Мутаційна мінливість та успадкування маркерних ознак у гібридо-мутантних популяцій F<sub>2</sub>M<sub>2</sub> озимої м'якої пшениці / В. І. Дубовий, С. О. Хоменко, Т. В. Чугункова // Цитологія і генетика. – 2004. – № 6. – С. 13–18.
35. Дудин Г. П. Индуцированный мутагенез и использование его в селекции растений : монография / Г. П. Дудин, В. Н. Лысиков. – Киров : Вятская ГСХА, 2009. – 208 с.
36. Егоров Е. В. Аналогия биологического действия сверхмалых химических и физических доз / Е. В. Егоров // Радиационная биология. Радиоэкология – 2003. – 43, № 3 – С. 261–264.
37. Журавель В. М. Господарська цінність індукованих етилметансульфонатом мутантів з морфологічними маркерними ознаками у сезонасінневих генотипів гірчиці сарептської / В. М. Журавель, В. О. Лях / Селекція і насінництво : Міжвідомчий тематичний науковий збірник. – Харків, 2006. – Вип. 92. – С. 103–110.



38. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы. Теория и практика / А. А. Жученко. – М., 2004. – Т. 1. – 690 с.
39. Жученко А. А. Адаптивная система селекции растений. Эколого-генетические основы / А. А. Жученко. – М., 2001. – Т.1. – 780 с.
40. Зайцева В. М. Цитоморфологическая характеристика мутантов озимой пшеницы / В. М. Зайцева // Индуцированный мутагенез и апомиксис. – Новосибирск, 1980. – С. 159–171.
41. Зоз Н. Н. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур / Н. Н. Зоз // Мутационная селекция. – М. : Наука, 1968. – С. 23–27.
42. Зубець М. В. Аграрна наука на сучасному етапі / М. В. Зубець // Вісник аграрної науки. – 2000. – № 9. – С. 5–12.
43. Ившин Г. И. О создании селекционных форм вики посевной с использованием облучения пыльцы / Г. И. Ившин // Селекция и семеноводство. – 2002. – № 1. – С. 22–25.
44. Калинин И. Г. О селекции и производстве зерна озимой пшеницы / И. Г. Калинин // Селекция и семеноводство. – 1989. – № 5. – С. 8–13.
45. Каталог сортів рослин Росії, придатних для поширення в Україні на 2004 рік (озимі культури). – Київ, 2003. – 124 с.
46. Клекка У. Р. Дискриминантный анализ. Факторный, дискриминантный, кластерный анализ / Клекка У. Р. – М. : Финансы, 1989. – 186 с.
47. Козаченко М. Р. Экспериментальный мутагенез в селекції ячменю / М. Р. Козаченко. – Харків, 2010. – 296 с.
48. Коновалов Ю. Б. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / Ю. Б. Коновалов, А. Н. Берёзкин, Л. И. Долгодворова. – М.: Агропромиздат, 1987. – 368 с.
49. Корогодина В. Л. Влияние мощности дозы гамма-облучения на митоз и адаптивный ответ клеток первичных корней проростков гороха / В. Л. Корогодина, А. Пантелеева, И. Ганичева // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1998. – 38, № 5 – С. 643–649.
50. Корочкин Н. А. Взаимосвязь между онтогенезом и филогенезом в свете генетики : Проблема макромутаций (морфологический и молекулярный аспекты) / Н. А. Корочкин // Генетика.– 2002. – Т. 38, № 6. – С. 727–738.
51. Кочмарський В. С. Напрями підвищення ефективності виробництва зерна в Україні / В. С.Кочмарський // Наук.-техн. бюл. Мирон. ін-ту пшен. – Миронівка: Мирон. друк., 2009. – Вип. 9.– С. 3-24.
52. Кочмарський В. С. Реалізація генетичного потенціалу пшениці озимої в Ліссостепу України / В. С. Кочмарський, Л. А. Коломієць, В. Т. Колочий, М. М. Назаренко, С. М. Маринка// Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2011. – Т. 9, № 1. – С.32–40.
53. Кротова Л. А. Получение скороспелых форм яровой мягкой пшеницы с помощью химических мутагенов / Л. А. Кротова // Вестник Алтайского ГАУ. – 2010. – № 2 (64). – С. 28–31.

54. Кужир Т. Д. Антимутагены и химический мутагенез в системах высших эукариот / Т. Д. Кужир. – Минск, 1999 – 267 с.
55. Куимова Е. В. Изменчивость ярового ячменя, индуцированная лазерным красным светом, гамма-лучами и этрелом / Е. В. Куимова, Г. П. Дудик // Вестн. Вят. пед. ун-та. – 2000. – № 3–4. – С. 19–22.
56. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
57. Ларченко К.А. Ефективність низьких доз мутагенів в індукції селекційно-цінних мутацій кукурудзи / К. А. Ларченко, В. В. Моргун, В. О. Хроменко // Физиология и биохимия культур. растений. – 2002. – 34, № 5. – С. 419–423.
58. Ларченко К. А. Спадкова мінливість рослин кукурудзи при дії наднизьких доз мутагенів / К. А. Ларченко, В. В. Моргун // Физиология и биохимия культур. растений. – 2002. – 34, № 2. – С. 102–107.
59. Лукьяненко П. П. Избранные труды / П. П. Лукьяненко. – М., 1990. – С. 279 – 284.
60. Лифенко С. П. Селекція і генетика пшениці в Україні / С. П. Лифенко, М. А. Литвиненко // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К. : Логос, 2001. – Т.2. – С. 319 – 336.
61. Лях В. А. Частота и спектр индуцированных гамма-лучами мутаций у различных генотипов льна масличного / В. А. Лях, Л. Ю. Мищенко, А. И. Сорока, И. А. Полякова // Физиология и биохимия культур. растений. – 2001. – 33, № 5. – С. 414–420.
62. Мазер К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Д. Джинкс. – М., 1985. – 463 с.
63. Мальченко В. В. Экспериментальный мутагенез озимой пшеницы. Действие химических мутагенов на М1 и частота мутаций в М2 / В. В. Мальченко, Г. В. Гуляев, Е. Б. Хотяновская // Генетика. – 1976. – № 2. – С. 25–35.
64. Мальченко В. В. О прогнозирование урожая при отборе на продуктивность в опытах по экспериментальному мутагенезу / В. В. Мальченко // Генетика. – 1973. – № 1. – С. 164–166.
65. Маринка С. М. Польова всхожість та довжина вегетаційного періоду F<sub>1</sub>M<sub>1</sub> озимой пшениці / С. М. Маринка, С. О. Хоменко, В. В. Шелепов, В. А. Власенко // Наук. техн. бюл. Миронівського інституту пшениці. – 2002. – Вип. 2. – С. 54–63.
66. Морфология, биология, хозяйственная ценность пшеницы / [В. В. Шелепов, В. М. Маласай, А. Ф. Пензев и др.]. – Мионовка, 2004. – 524 с.
67. Молоцький М. Я. Поняття про вихідний матеріал у селекції рослин / М. Я. Молоцький, С. П. Васильківський, В. І. Князюк, В. А. Власенко // Селекція і насінництво сільськогосподарських рослин. – К. : Вища освіта, 2006. – С. 66–70.
68. Молчан И. М. Перспективы использования радиационного мутагенеза в селекции растений / И. М. Молчан // Селекция и семеноводство. – 1991. – № 2. – С. 60–62.

69. Молчан И. М. Спорные вопросы в селекции растений / И. М. Молчан, Л. Г. Ильина, П. И. Кубарев // Селекция и семеноводство. – 1996. – № 1–2. – С. 36–51.
70. Моргун В. В. Мутационная селекция пшеницы / В. В. Моргун, В. Ф. Логвиненко. – Киев : Наук. думка, 1995. – 627 с.
71. Моргун В. В. Мутаційна селекція озимої пшениці / В. В. Моргун, В. Ф. Логвиненко // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К. : Логос, 2001. – Т.2. – С. 175–186.
72. Моргун В. В. Спонтанна та індукована мутаційна мінливість і її використання в селекції рослин / В. В. Моргун // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К. : Логос, 2001. – Т.2. – С. 144–174.
73. Моргун В. В. Клуб 100 центнерів. Сорти та оптимальні системи вирощування озимої пшениці / В. В. Моргун, Є. В. Санін, В. В. Швартау // Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України ; Компанія «Сингента», Швейцарія. – К. : Логос, 2012. – Вип. VII. – 131 с.
74. Моргун В. В. Экспериментальный мутагенез и его использование в генетическом совершенствовании культурных растений (итоги 30-летних исследований) / В. В. Моргун // Физиология и биохимия. культ. растений. – 1996. – Т. 28, № 1–2. – С. 53–72.
75. 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.
76. Набоков Г. Д. Селекция озимой мягкой пшеницы на морозостойкость и скороспелость / Г. Д. Набоков; Кубан. гос. аграр. ун-т. – Краснодар, 2006. – 26 с.
77. Назаренко М. М. Вживаність і структура врожайності як показники мутагенної депресії у першому поколінні мутантів сортів озимої пшениці / М. М. Назаренко // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2007. – № 5, 39 – С. 438–446.
78. Назаренко Н. Н. Частота и спектр хромосомных нарушений в клетках корневой меристемы проростков пшеницы под действием мутагенов / Н. Н. Назаренко // Вісник ХНАУ Сер.: Біол. – 2007. – №3. – С. 82–89.
79. Назаренко М. М. Мутагенез в індукції нових цінних форм озимої пшениці / М. М. Назаренко // Науково-технічний бюлетень МПП ім. В.М. Ремесла. – 2010. – Вип. 10. – С. 48–58.
80. Назаренко М. М. Визначення змін у мутантних ліній озимої пшениці за запасними білками / М. М. Назаренко // Вісник Львівського національного аграрного університету. Агрономія. – 2011. – 15 (1). – С. 295–299.
81. Назаренко Н. Н. Использование белковых маркеров для идентификации макро- и микромутаций у озимой пшеницы / Н. Н. Назаренко // Материалы Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества» ГНУ Ульяновский НИИСХ Россельхозакадемии, 2011. – С. 41–42.

82. Назаренко М. М. Використання макро- та мікромутацій для селекції озимої пшениці / М. М. Назаренко // Вісник ДДАУ. – 2011. – № 2 – С. 51–54.
83. Назаренко М. М. Особливості виникнення змін у гліадинах озимої пшениці, пов'язані з мікро- та макромутаціями / М. М. Назаренко // Індукований мутагенез в селекції рослин. Збірник наукових праць. – Біла Церква. – 2012. – С. 61–65.
84. Назаренко М. М. Виявлення генетичних джерел для селекції на посухостійкість пшениці озимої за функціонуванням фотосистем / М. М. Назаренко // Вісник ДДАУ. – 2012. – № 2. – С. 56–58.
85. Назаренко М. М. Розширення різноманіття вихідного матеріалу для селекції пшениці м'якої озимої / М. М. Назаренко // Генетичні ресурси рослин. – 2012. – Вип. 9. – С. 147–154.
86. Назаренко Н. Н. Частота та спектр хромосомних аберацій м'якої озимої пшениці під дією гамма-променів / М. М. Назаренко // Матеріали II міжнародної конференції «Молодь у вирішенні екологічних та соціально-економічних проблем сьогодення». – Одеса, 2013. – С. 69–71.
87. Назаренко Н. Н. Прояв генотип-мутагенної взаємодії нітрозозалкілсечовин на клітинному рівні на прикладі пшениці м'якої озимої / М. М. Назаренко // Матеріали IX міжнародної конференції «Біологія від молекули до біосфери». – Харків, 2014. – С. 53–54.
88. Назаренко Н. Н. Особенности воздействия гамма-лучей на хромосомный аппарат клетки на примере пшеницы мягкой озимой / Н. Н. Назаренко // Вестник Тамбовского государственного университета. Серия Естественные и технические науки. – Т. 20, 2015. – № 2. – С. 449–452.
89. Назаренко М. М. Особливості мутагенної депресії при дії гамма-променів на прикладі пшениці м'якої озимої / М. М. Назаренко // Таврійський науковий вісник. – 2015. – № 2 (91). – С. 56–62.
90. Назаренко Н. Н. Депресія під дією деяких хімічних мутагенів на прикладі пшениці м'якої озимої / Н. Н. Назаренко, В. В. Вашенко // Вісник ДДАЕУ. – 2015. – № 3 (37). – С. 17–24.
91. Назаренко М. М. Виникнення мутацій під дією гамма-променів / М. М. Назаренко // Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої пам'яті М.М. Чекаліна «Генофонд рослин та його використання в сучасній селекції». – Полтава, 2015. – С. 97–98.
92. Назаренко Н. Н. Негативные последствия мутагенного воздействия / Н. Н. Назаренко // Экологическая генетика. – 2015. – № 4. – С. 25–26.
93. Назаренко М. М. Мутагенна депресія під дією нітрозозалкільних агентів на прикладі пшениці озимої / М. М. Назаренко // Таврійський науковий вісник. – 2015. – 93. – С. 68–75.
94. Назаренко Н. Н. Спектр и частота хромосомных аберраций под действием некоторых химических мутагенов / Н. Н. Назаренко // Биоразнообразие : глобальные и региональные процессы Материалы Всероссийской конференции молодых ученых, Улан-Удэ (Россия), 23–27 июня 2016 г. – Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. – С. 35–36.
95. Назаренко М. М. Депресія під дією деяких хімічних мутагенів на прикладі пшениці озимої / М. М. Назаренко // Біологічні дослідження – 2016 : Збірник наукових праць. – Житомир : ПП «Рута», 2016. – С. 78–79.

96. Назаренко Н. Н. Особенности мутагенной депрессии под действием нитрозоалкильных агентов / Н. Н. Назаренко // Машиностроение и безопасность жизнедеятельности. – 2015. – № 4. – С. 62–65.
97. Назаренко Н. Н. Эффективность индукции мутаций по устойчивости к основным заболеваниям у пшеницы озимой мягкой / Н. Н. Назаренко // Вестник защиты растений. – 2016. – № 3. – С. 117–118.
98. Назаренко Н. Н. Зерновая продуктивность новых линий пшеницы мягкой озимой в условиях севера степи Украины / Н. Н. Назаренко // Сборник статей по материалам VII Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию профессора М. Е. Николаева «Технологические аспекты возделывания сельскохозяйственных культур». – Горки : БГСХА, 2016. – С. 141–145.
99. Назаренко М. М. Особливості отримання радіомутантів пшениці м'якої озимої / М. М. Назаренко // Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих вчених і спеціалістів «Роль наукових досліджень в забезпеченні процесів інноваційного розвитку аграрного виробництва України» (25–26 травня 2016 р., м. Дніпропетровськ, Україна). – Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – С. 30–31.
100. Назаренко Н. Н. Мутации под действием диметилсульфата у пшеницы мягкой озимой / Н. Н. Назаренко // Інноваційні напрями розвитку галузі рослинництва : матеріали міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених (Харків, 7– 8 липня 2016 р.). – Харків : Ін-т рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, 2016. – С. 60–62.
101. Назаренко М. М. Получение селекционно- и генетически-ценных мутаций у озимой пшеницы при химическом мутагенезе / М. М. Назаренко, С. М. Корж // Онтогенез – стан, проблеми та перспективи вивчення рослин в культурних та природних ценозах : Міжнар. конф., тези доп. : Присвячена 110 річчю від дня народження декана агрономічного факультету Ліпеса Веніаміна Єльєвича (10–11 червня 2016 р.). – Херсон : РВЦ «Колос», 2016. – С. 46–47.
102. Назаренко Н. Н. Селекционно-ценные мутации у озимой пшеницы под действием химического мутагенеза (ДАБ) / Н. Н. Назаренко // Сборник статей по материалам VIII Международной научно-практической конференции «Технологические аспекты возделывания сельскохозяйственных культур», Горки : БГСХА, 2016. – С. 79–83.
103. Назаренко Н. Н. Частота и спектр хромосомных aberrаций после воздействия некоторыми химическими мутагенами / Н. Н. Назаренко // Вестник Тамбовского государственного университета. Серия Естественные и технические науки. – Т. 21. – 2016. – № 5. – С. 1897–1901.
104. Назаренко М. М. Напрями розвитку сучасної селекції / М. М. Назаренко // Здоров'я рослин : Осимі зернові – пшениця, ячмінь, жито (довідник). – Київ, 2016. – Розд. 6. – С. 150–153.

105. Назаренко Н. Н. Спектр и частота мутаций у пшеницы озимой под действием нитрозоалкилмочевин / Н. Н. Назаренко // Материалы всероссийская конференция с международным участием «50 лет ВОГиС: успехи и перспективы» (Москва, 8–10 ноября 2016 р.), – ВОГиС, Москва, 2016. – С. 238.
106. Назаренко М. М. Вплив хімічних мутагенів на показники росту та розвитку пшениці озимої / М. М. Назаренко // Матеріали II міжнародної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми агроєкології». – Миколаїв: Миколаївська ДСДС ІЗЗ, 2016. – С. 8.
107. Назаренко М. М. Спектр та частота мутацій пшениці озимої, викликаних гамма-променями / М. М. Назаренко, О. О. Іжболдін // Таврійський науковий вісник. – 2017. – Вип. 97. – С. 89–95.
108. Назаренко Н. Н. Влияние особенностей белоксинтезирующего аппарата на качество зерна пшеницы озимой / Н. Н. Назаренко // Сборник статей по материалам IX Международной научно-практической конференции «Технологические аспекты возделывания сельскохозяйственных культур». – Горки : БГСХА, 2017. – С. 131–134.
109. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Агропромиздат, 1988. – 271 с.
110. Полякова И. А. Мутационная изменчивость при облучении гамма-лучами семян льна сорта Циан и радиомутантов, полученных на его основе / И. А. Полякова, В. А. Лях, Л. Ю. Мищенко // Физиология и биохимия культур. растений. – 2004. – 36, № 2. – С. 146–150.
111. Попереля Ф.А. Генетическая связь показателей качества муки мягкой пшеницы с различиями по компонентному составу глиадина, глютенина и консистенции эндосперма / Ф.А. Попереля // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1986. — Вып. 61. — С. 18—23. 11.
112. Попереля Ф. О. Стратегія вирощування української пшениці у ринкових умовах / Ф. О. Попереля, М. В. Червоніс, М. А. Литвиненко, В. М. Соколов, В. Волкодав, О. Гончар. // Збірник наукових праць Уманського державного аграрного університету. Випуск “Біологічні науки і проблеми рослинництва”. – Умань, 2003.
113. Поползухина Н. А. О генетической природе мутаций у растений яровой мягкой пшеницы / Н. А. Поползухина // С.-х. биол. Сер.: Биол. раст. – 2003. – № 3. – С. 108–111.
114. Прийлин О. Генетические особенности сортов и индуцированных мутантов мягкой пшеницы / О. Прийлин, Т. Шнайдер, М. Тойхвер. – Таллин, 1988. – С. 227–235; 281–282.
115. Проніна О. В. Методичні вказівки до спецпрактикуму «Експериментальний мутагенез» для студентів біологічного факультету / О. В. Проніна / Київський національний ун-т ім. Тараса Шевченка. – К. : Український фітосоціологічний центр, 2002. – 24 с.

116. Пучков Ю. М. Использование макромутаций в селекции пшеницы на качество и продуктивность / Ю. М. Пучков, В. А. Алфимов, А. Ф. Жогин // Вестник с.-х. науки. – 1984. – № 1. – С. 94–102.
117. Пыльнев В. М. Изменение зимостойкости озимой пшеницы под влиянием мутагенов / В. М. Пыльнев // Химический мутагенез и проблемы селекции. – М. : 1991. – С. 122–142.
118. Рапопорт И. А. Определение частоты неизвестных ранее мутаций при опытах по химическому мутагенезу в селекции / И. А. Рапопорт // Химический мутагенез и создание сортов интенсивного типа. – М., 1977. – С. 3–36.
119. Рапопорт И. А. Особенности и механизм действия супермутагенов / И. А. Рапопорт // Супермутагены. – М. : Наука, 1966. – С. 9–33.
120. Рапопорт И. А. Избранные труды. Гены, эволюция. – М. : Наука, 1996. – 250 с.
121. Рапопорт И. А. Химический мутагенез. Теория и практика. – М. : Наука, – [Репринт 1993, 87 с.].
122. Рапопорт И. А. Признаки и механизм действия супермутагенов. М. : Знание, 1966. – С. 19–23.
123. Рачовска Г. Обогащяване на генетичните ресурси за продуктивност и качество при зимна та обикновена пшеница через експериментален мутагенез / Г. Рачовска, М. Мнгова // Раст. науки – 2001. – 38 – С. 302–305.
124. Ремесло В. Н. Способ получения исходного материала для селекции озимых злаков // А.с. № 897176. – М., 1982.
125. Рутц Р. И. Селекционный центр СибНИИСХ – флагман сибирской селекции / Р. И. Рутц // Вестник ВОГиС. – 2005. – № 3. – С. 407–414.
126. Рыбалка А. И. Гибридологический и моносомный анализ компонентного состава глина у сортов мягкой пшеницы *T. aestivum*/ А. И. Рыбалка // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Одесса, 1975. – 26 с.
127. Рыбалка О. І. Генетичне поліпшення якості пшениці : Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – Одеса, 2009. – 44 с.
128. Рыскаль Г. В. Роль различных факторов в экспериментальном мутагенезе у пшеницы / Г. В. Рыскаль // Доклады ВАСХНИЛ. – 1989. – № 5. – С. 2–5.
129. Рыскаль Р. В. Роль макромутаций пшеницы в селекции / Г. В. Рыскаль // Химический мутагенез и задачи с.-х. производства. – М., 1993. – С. 40–42.
130. Рябчун В. К. Використання генетичних ресурсів рослин для селекції сільськогосподарських культур в Україні / В. К. Рябчун, Р. Л. Богуславський, М. В. Кір'ян // Вісник аграрної науки – 2000. – 12. – С. 12–14.
131. Сальникова Т. В. Содержание белка и аминокислотный состав зерна у индуцированных плотноколосых и сферококкоидных мутантов мягкой пшеницы / Т. В. Сальникова, А. В. Боброва, О.И. Досмайлова // Генетика. – 1985. – 21, № 5. – С. 828–838.
132. Сальникова Т. В. Исследование эффективности и механизма действия химических мутагенов в различных растительных системах / Т. В. Сальникова, Н. В. Григорова, В. И. Абрамов, Р. Г. Костяновский // Генетика. – 1994. – 30, № 5. – С. 657–665.

133. Сапегин А. А. Рентгеномутации как источник новых сортов сельскохозяйственных растений / А. А. Сапегин // *Природа*. – 1934. – № 9. – С. 28–32.
134. Сапегин А. А. Ход развития колоса пшеницы / А. А. Сапегин // *Доклады АН СССР*. – 1938. – № 3. – С. 241–244.
135. Сапегин А. А. Рентгеномутации твердой пшеницы / А. А. Сапегин // *Ботанический журнал СССР*. – 1935. – Т. 20. – № 1. – С. 21.
136. Серебряный А. М. Радиационный адаптивный ответ у пшеницы. Феноменология и вероятный механизм / А. М. Серебряный, Н. Н. Зоз // *Радиационная биология. Радиоэкология*. – 2001. – 41, № 5 – С. 589–598.
137. Серебряный А. М. К механизму антимуtagenеза у растений / А. М. Серебряный, Н. Н. Зоз, И. С. Морозова // *Генетика*. – 2005. – 41, № 5 – С. 676–679.
138. Симонов В. К. Биометрическая генетика / В. К. Симонов, В. С. Кильчевский. – М., 1995. – 256 с.
139. Сичкарь В. И. Изменчивость количественных признаков у озимой пшеницы, индуцированная химическими соединениями / В. И. Сичкарь, П. К. Шкварников, В. Ф. Марьюшкин // *Генетика*. – 1975. – Т. 11, № 2. – С. 5–13.
140. Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции / А. А. Созинов. – М. : Наука, 1985. – 272 с.
141. Созинов А. А. Сопряженность глиадиновых маркеров с хозяйственными признаками, выявляемая при анализе питомников сортоиспытания / А. А. Созинов, В. Т. Колочий, Л. А. Животков // *Агробиотехнология растений и животных : Тезисы докл. международной конференции*. – К., 1997. – С. 162–163.
142. Сорти та технології вирощування високих урожаїв озимої пшениці / Під ред. Моргун В. В. – Київ, 2010. – 135 с.
143. Терентьев П. В. Практикум по биометрии / П. В. Терентьев, Н. С. Ростова. – Л., 1978. – 152 с.
144. Тихончук П. В. Основные итоги и направления селекции сельскохозяйственных культур в Дальневосточном госагроуниверситете / П. В. Тихончук // *Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур – основа подъема сельского хозяйства дальневосточного региона : Сборник научных трудов*. – Новосибирск, 2000. – С. 90–101.
145. Ульяновко Л. Н. Продуктивность растений озимой пшеницы под влиянием ионизирующего излучения и климатических факторов / Л. Н. Ульяновко, С. В. Круглов, А. С. Филипас, Р. М. Алексахин // *С.-х. биол.* – 2001. – № 5. – С. 69–74.
146. Хоменко С. О. Створення вихідного матеріалу для селекції озимої м'якої пшениці шляхом обробки насіння гібридів мутагенами : автореф. дис. канд. с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція рослин» / С. О. Хоменко. – К., 2006. – 22 с.



147. Хоменко С. О. Ефективність обробки гібридів мутагенами для створення конкурентоспроможних сортів пшениці озимої м'якої / С. О. Хоменко // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – 2006. – № 4. – С. 25–31.
148. Хоменко С. О. Формообразовательный процесс у гибридомутантных популяций озимой пшеницы / С. О. Хоменко // Генетика в XXI веке : современное состояние и перспективы развития. Труды Международной конференции по генетике и селекции, Москва, 12 июня 2004 г., Т.1. – М., 2004. – С. 89.
149. Хоменко Т. М. Створення вихідного матеріалу в селекції озимої пшениці на базі індукованих мутацій : автореф. дис. канд. с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція рослин» / Т. М. Хоменко. – Одеса, 2006. – 23 с.
150. Цыганков В. И. Индуцированный мутагенез в селекции яровой мягкой пшеницы на продуктивность и адаптивность к условиям Западного Казахстана / В. И. Цыганков // Достижения науки и техники АПК. – 2001. – № 6. – С. 19–22.
151. Цыганков В. И. Использование индуцированного мутагенеза при создании сортов и линий яровой твердой пшеницы для сухостепных условий Казахстана / В. И. Цыганков // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2012. – № 3 (35). – С.45–48.
152. Червоніс М. В. Удосконалення системи методів визначення якості зерна озимої м'якої пшениці в процесі селекції : автореф. дис. канд. с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція рослин» / М.В. Червоніс. – Одеса, 2004. – 22 с.
153. Шамаль Н. В. Цитогенетические нарушения у проростков ячменя под действием гамма-облучения семян и засухи / Н. В. Шамаль // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук – 2006. – № 1. – С. 72–75.
154. Шевцов В. М. Селекционное использование индуцированных мутаций в свете идей Вавилова / В. М. Шевцов // Химический мутагенез и проблемы селекции. – М., 1991. – С. 146–154.
155. Шелепов В. В. Термический мутагенез как фактор создания высокозимостойких сортов пшеницы / В. В. Шелепов, Л. А. Коломиец // Селекция, семеноводство и возделывание полевых культур : мат. междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы аграрного производства Южного региона России (ландшафтная система земледелия, плодородие почв, селекция и семеноводство)», посв. 100-лет. юбилею Северо-Донецкой с.-х. опыт. станц. (1904–2004), (Ростов-на-Дону, 7–9 июня 2004 г.). – Р-н-Д, 2004. – С. 339–343.
156. Шкварников П. К. Современные задачи исследований по экспериментальному получению и практическому использованию мутаций у растений / П. К. Шкварников // Генетика. – 1966. – № 6. – С. 7–19.
157. Шкварников П. К. Исследования по экспериментальному мутагенезу и мутационной селекции растений в СССР / П. К. Шкварников // Экспериментальный мутагенез в селекции. – М. : Колос, 1972. – 361 с.

158. Шкварников П. К. Мутации и селекция / П. К. Шкварников // Земледелие. – 1965. – № 6. – С. 42–47.
159. Щербаков В. К. Мутации в эволюции и селекции растений / В. К. Щербаков. – М. : Колос, 1982. – 327 с.
160. Эйгес Н. С. Адаптивные свойства сортов и мутантов озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. / Н. С. Эйгес, Л. И. Вайсфельд, Г. А. Волченко // Материалы международной научно-практической конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения А.Р. Жебрака и 70-летию образованию кафедры генетики в Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева, Москва, 26–27 февр., 2002. – М., 2002. – С. 369–370.
161. Эйгес Н. С. Некоторые пути использования ценных признаков мутантов озимой пшеницы, полученных методом химического мутагенеза на сорте ППГ 186 / Н. С. Эйгес // Отдалённая гибридизация. Современное состояние и перспективы развития : Труды Международной конференции по отдалённой гибридизации, Москва, 16–17 дек., 2003. – М., 2003. – С. 312–316.
162. Эйгес Н. С. Особенности гетерозиса у хемомутантов озимой пшеницы / Н. С. Эйгес, Л. И. Вайсфельд, Г. А. Волченко // Генетика в XXI веке : современное состояние и перспективы развития. Труды Международной конференции по генетике и селекции, Москва, 12 июня 2004, Т.1. – М., 2004. – С. 101–102.
163. Эйгес Н. С. Адаптивные свойства мутантов озимой пшеницы, полученных методом химического мутагенеза / Н. С. Эйгес, Л. И. Вайсфельд, Г. А. Волченко // Цитология. – 2004. – № 10. – С. 889–890.
164. Эйгес Н. С. Коллекция мутантов озимой пшеницы, полученных методом химического мутагенеза / Н. С. Эйгес, Л. И. Вайсфельд, Г. А. Волченко // Цитология. – 2004. – № 10. – С. 891–892.
165. Эйгес Н. С. Генетическое разнообразие мутантов озимой пшеницы и создание высокоадаптивных форм с комплексом ценных признаков / Н. С. Эйгес // сб. Химический мутагенез и проблемы селекции. – М. : Наука, 1991. – С. 77–92.
166. Эйгес Н. С. Историческая роль Иосифа Абрамовича Рапопорта в генетике. Продолжение исследований с использованием метода химического мутагенеза/ Н. С. Эйгес // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – 13. – С. 162–172.
167. Эйгес Н. С. Химический мутагенез – эффективный метод И. А. Рапопорта в создании генетико-селекционного материала на озимой пшенице / Н. С. Эйгес, Г. А. Волченко, Н. Л. Кузнецова [и др.] // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Санкт-Петербург, 2009. – Т. 166. – С. 321–327.
168. Эйгес Н. С. Устойчивость к фитопатогенам полученная с использованием метода химического мутагенеза на озимой пшенице / Н. С. Эйгес, Г. А. Волченко, С. Г. Волченко // Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва. – 2013. – Вип. 83. – С. 135–145.

169. Abdel-Rahman W. M. Spectral karyotyping suggests additional subsets of colorectal cancers characterized by pattern of chromosome rearrangements / W. M. Abdel-Rahman // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2001. – 98. – P. 2538–2543.
170. Abe T. Chlorophyll-deficient Mutant of Rice demonstrated the deletion of DNA fragment by Heavy-ion irradiation / T. Abe, T. Matsuyama // *J. Radiat. Res.* – 2002. – Vol. 43. – P. 157–161.
171. Adams K. L. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing / K. L. Adams, R. Cronn, R. Percifeld // *Proc Natl Amer Soc USA.* –2003. – Vol. 100. – P. 4649–4654.
172. Adlera I. Gender differences in the induction of chromosomal aberrations and gene mutations in rodent germ cells / I. Adlera, A. Carereb, U. Eichenlaub-Ritterc // *Environmental Research.* – 2004. – Vol. 17. – P. 53–59.
173. Ahloowalia B. S. Renaissance in genetics and its impact on plant breeding / B. S. Ahloowalia // *Euphytica.* – 2001. – Vol. 118. – № 5. – P. 99–102.
174. Ahloowalia B. S. Global impact of mutation-derived varieties / B. S. Ahloowalia, M. Maluszynski // *Euphytica.* – 2004. – 135, № 2. – P. 187–204.
175. Aiyi L. Multistage evaluation of measurement error in a reliability study / L. Aiyi, F. Schisterman, W. Chengqing // *Biometrics.* – 2006. – Vol. 62. – P. 1190–1196.
176. Albertini R. J. IPCS guidelines for the monitoring of genotoxic effects of carcinogens in humans / R. J. Albertini // *Mutat. Res.* – 2000. – 463. – P. 111–172.
177. Al-Saeal Y. A. Indused mutation of Saudi Arabian local variety of bread wheat 1. Yield and yield components / Y. A. Al-Saeal, K. L. Gamil // *Cer. Res. Com.* – 1992. – 55. – C. 20–24.
178. Amano E. Use of induced mutants in rice breeding in Japan Myanmar / E. Amano // *Plant Mutation Reports.* – 2006. – Vol. 1, № 1. – P. 21–26.
179. An innovative way of developing and improved variety utilizing both gamma ray induced and recombinational variability in blackgram (Vinga 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.
180. Auerbach C. Production of mutations by allyl isothiocyanate / C. Auerbach, J. M. Robson // *Nature.* – 1944. – 154. – P. 81.
181. Asseng S. Rising temperatures reduce global wheat production / S. Asseng, F. Ewert, P. Martre et al. // *Nat. Clim. Change.* – 5. – 2015. – P. 143–147.
182. Badiganavar A. M. Image analysis in groundnut morphometric studies / A. M Badiganavar., D. M. Kale, S. G. Bhagwat, G. S Murty // *Proc. SCIAMAL-99*. Ed. C. Babu Rao, P. Kalyansundaram, K. K. Reddy, Baldev Raj. – Oxford and IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., 1999. –P. 178–183.
183. Badiganavar A. M. Genetic enhancement of groundnut through gamma rays mutagenesis / A. M. Badiganavar, M. S. Murty // *PMR.* – 2007. – Vol. 2, № 1. – P. 16–21.

184. Baloch A. W. Induction of salt tolerance in rice through mutation breeding / A. W. Baloch, A. M. Soomro, M. A. Javed // *Asian J. of Plant Sci.* – 2003. – Vol. 2, № 3. – P. 273–276.
185. Baloch A. W. Impact of reduced culm length on yield and yield parameters in rice / A. W. Baloch, A. M. Soomro, M. A. Javed // *Asian J. of Plant Sci.* – 2002. – Vol. 1, № 1. – P. 39–40.
186. Baruah J. Performanse comparison of macromutation selections of green gram in advanced mutation generation for Yield and physiological attributes / J. Baruah, P. Talukdar // *Indian J. of Genetics and Plant Breeding.* – 1994. – Vol. 53, № 4. – P. 445–447.
187. Bashir K. Indica rice varietal development in Pakistan : an overview / K. Bashir, N. Khan, S. Rasheed, M. Salim // *Paddy Water Environ.* – 2007. – Vol. 5. – P. 73–81.
188. Bhagwat S. G. A radiation-induced mutant in wheat / S. G. Bhagwat // *Annual Wheat Newsletter.* – 2005. – № 51. – P. 49.
189. Bhagwat S. G. Use of Image Analysis in Mutation Breeding for Changing Grain Shape in Durum Wheat / S. G. Bhagwat // *BARC Newsletter.* – 2007. – Vol. 1. – P. 173–176.
190. Bhutta W. M. Cause and effect relations of yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal conditions / W. M. Bhutta, J. Akhtar, M. Ibrahim. // *Bioline Int.* – 2005. – №17. – P. 7–12.
191. Blakeslee A. F. Hugo de Vries / A. F. Blakeslee // *Plant Breeding Review.* – 1935. – 81. – P. 1848–1935.
192. Bona L., Matuz J., Acs E. Correlation between screening methods and technological quality characteristics in bread wheat // *Cereal Res. Communic.* – 2003. – 31, N 1–2. – P. 201–204.
193. Bonnot T. Grain subproteome responses to nitrogen and sulfur supply in diploid wheat *Triticum monococcum* ssp. *Monococcum* / [T. Bonnot, E. Bance, D. Alvarez та ил.]. // *Plant Journal.* – 2017. – 91, 5. – P. 894–910.
194. Bottino P. J. Interrelation of exposure and exposure rate in germination seeds of barley and its concurrence with dose-rate theory / P. J. Bottino, A. H. Sparrow, S. S. Schwemmer et al. // *Radiation Botany.* – 1975. – 15. – P. 17–27.
195. Bordes J. Agronomic characteristics, grain quality and flour rheology of 372 bread wheats in a worldwide core collection composition / J. Bordes, G. Brandlard, F. Oury. // *J. of Cereal Sci.* – 2008. – 48, 3. – C. 569–579.
196. Boyd L. A. Mutants in wheat showing multipathogen resistance to biotrophic fungal pathogens / L. A. Boyd, P. H. Smith, N. Hart // *Plant Pathology.* – 2006. – Vol. 55. – P. 475–484.
197. Branch W. D. Variability among advanced gamma-irradiation induced large-seeded mutant breeding lines in the 'Georgia Browne' peanut cultivar / W. D. Branch // *Plant Breeding.* – 2002. – Vol. 121. – P. 275–277.
198. Brock R. D. New type of mutation / R. D. Brock, W. D. Andrew // *Australian J. Biol. Sci.* – 1965. – Vol. 18, № 6. – P. 1119–1129.

199. Brooks S. A. A natural mutation in *rc* reverts white-rice-pericarp to red and results in a new, dominant, wild-type allele : *Rc-g* / S. A. Brooks, W. G. Yan, A. K. Jackson et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – 117. – 575–580.
200. Brunner H. Radiosensitivity of a number of crop species to gamma and fast neutron radiation. Standards for laboratory operations involving chemical mutagens. A training manual / H. Brunner // *Plant Breeding Unit, FAO/IAEA Laboratories, Seibersdorf, Austria, 1985.* – 231 p.
201. Buchwalt L. Plant gene resources of Canada and the Canadian plant germplasm system / L. Buchwalt, K. W. Richards. // *Can. J. Plant Pathol.* – 2004. – 26, 1. – P. 48–51.
202. Caldwell D. G. A structure mutant population for forward and reverse genetics in Barley (*Hordeum vulgare* L.) / D. G. Caldwell, C. McCallum, P. Shaw // *The Plant Journal* – 2004. – Vol. 40. – P. 143–150.
203. Canet W. The analysis of frictional, displacement rate and sample dimension effects on fracture parameters from uniaxial compression of potato / W. Canet, M. Alvarez, M. Gil // *J. of Food Engineer.* – 2007. – 80. – P. 342–352.
204. Carlos E. Genetic control of aluminum tolerance in mutant lines of the wheat cultivar Anahuac / E. Carlos, C. de Oliveria // *Euphatica.* – 2000. – Vol. 114. – P. 47–53.
205. Ceballos H. Discovery of an Amylose-free Starch Mutant in Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) / H. Ceballos, T. Sanchez, N. Morante // *J. Agric. Food Chem.* – 2007. – Vol. 55, № 18. – P. 7469–7476.
206. Chen F. A new purandoline b mutation present in Chinese cultivar Jingdong 11 / F. Chen, Z. He, X. Xia // *J. of Cereal Sci.* – 2005. – Vol. 42. – P. 267–269.
207. Chen X. Recent progress of Rise mutation breeding and germplasm enhancement in China / X. Chen, X. Liu, D. Wu // *Plant Mutation Reports.* – 2006. – Vol. 1, № 1. – P. 4–6.
208. Cheng X. Identification and characterization of a high kernel weight mutant induced by gamma-radiation in wheat (*Triticum aestivum* L.) / X. Cheng, L. Chai, Z. Chen // *BMC Genetics.* – 17. – 2015. – P. 112–118.
209. Chenggen C. The transference of the traits large kernel and high seed protein content from *T. dicoccoides* into common wheat / C. Chenggen, F. Yigao, C. Peudi. // *J. Nanj. Agricult. Univ.* – 2001. – 24. – P. 16–19.
210. Chicaco S. Early heading mutants of *T. monococcum* and *Ae. squarrosa*, A- and D-genome ancestral species of hexaploid wheat / S. Chicaco, S. Tetsuo // *Bred. Sci.* – 2001. – Vol. 51. – P. 95–98.
211. Chope G. A. Effects of genotype, season, and nitrogen nutrition on gene expression and protein accumulation in wheat grain / [G. A. Chope, Y. Wan, S. P. Pen-son та ін.]. // *Journal of Agricultural Food Chemistry.* – 2014. – № 62. – C. 4399–4407.
212. Chopra V. L. Mutagenesis : investigating the process and processing the outcome for crop improvement / V. L. Chopra // *Current Science.* – 2005. – Vol. 89. – P. 353–359.

213. Collins N. C. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress : where do we stand? / N. C. Collins, F. Tardieu, R. Tuberosa // *Plant Physiol.* – 147 (2). – 2008. – P. 469–486.
214. Dai Z. Transcriptional and metabolic alternations rebalance wheat grain storage protein accumulation under variable nitrogen and sulfur supply / Z. Dai, A. Plessis, J. Vincent. // *Plant Journal.* – 2015. –83. – P. 326–343.
215. Dale P. G. Public-good plant breeding. What should be done next? / Dale. // *J. Commer. Technol.* – 2004. –10, 3. – P. 199–208.
216. Darlington C. D. The problem of chromosome breakage : an introduction / C. D. Darlington // *Heredity.* – 1953. – 6. – P. 3–8.
217. Das M. L. Two early maturing and high yielding rapeseed varieties developed through induced mutation / M. L. Das, A. Rahman, M. A. Malek // *Bangladesh J. of Botany.* – 1999. – Vol. 28, № 1. – P. 27–33.
218. Das M. L. Variability studies in the gamma irradiated population of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes / M. L. Das, A. Rahman, M. A. Malek // *Bangladesh J. of Botany.* – 2003. – Vol. 32, № 1. – P. 1–4.
219. Das M. L. Gamma-ray induced variability in quantitative characters of sunflower and their interrelationship / M. L. Das, M. K. Uddin // *Bangladesh J. of Botany.* – 2000. – Vol. 29, № 3. – P. 287–295.
220. Denver D. R. A genome-wide view of *Caenorhabditis elegans* base substitution mutation processes. / D. R. Denver // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 106. – 2009. – P. 16310–16314.
221. Development and characterization of a new TILLING population of common bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. Chen, L. Huang, D. Min [et al.] // [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0041570>.
222. Development and evaluation of mutant germplasm of *Amaranthus* / M. M. Slabbert, de K. 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.
223. Dewey D. L. An oxygen dependent X-ray dose rate effect in *Serratia marcescens* / D. L. Dewey // *Radiation Research.* – 1969. – 38. – P. 167–474.
224. Diaza R. Comparison of three algorithms in the classification of table olives by means of computer vision / R. Diaza, L. Gila, C. Serrano // *J. of Food Engineer.* – 2004. – 61. – P. 101–107.
225. Donini P. Temporal trends in the diversity of UK wheat / P. Donini, J. R. Law, R. M. Koebner. // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. –100, 6. – P. 912–917.
226. Drake J. W. Chaos and order in spontaneous mutation / J. W. Drake // *Genetics.* – 173. – 2006. – P. 1–8.
227. Dubcovsky J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication / J. Dubcovsky, J. Dvorak // *Science.* – 316. – 2007. – P. 1862–1866.

228. Edwards A. A. Fluorescence in situ hybridisation (FISH) in biological dosimetry / A. A. Edwards // *Radiation Protection Dosimetry* – 2000. – 88. – P. 112.
229. Eiges N. S. The historical role of Iosif Abramovch Rapoport in genetics. Further studies using chemical mutagenesis / N. S. Eiges // *Russ. J. of Genet. Appl. Research*. – 2013. – 3, № 4. – P. 316–324.
230. Eiges N. S. Role of Chemical Mutagenesis in Enhancement of Biological Diversity and Sources of Rare and New Characters of Wheat / N. S. Eiges, L. I. Weisfeld, G. A. Volchenko / *Biotechnology, Agriculture and the Food Industry*. Ed. G.E. Zaikov. New York : Nova Science Publishers, Inc., 2006. – P. 127–131.
231. Ellis M. «Perfect» markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat / M. Ellis, W. Spielmeyer, K. Gale, G. Rebetzke, R. Richards // *Theor Appl Genet*. – 2002. – 105 (6–7). – P. 1038–1042.
232. Eticha F. Species diversity in wheat landrace populations from two regions of Ethiopia / F. Eticha, G. Belay, E. Bekele // *Genetic Resources and Crop Evolution*. – 2006. – 53. – P. 387–393.
233. Evans L. T. Crop evolution, adaptation and yield / L. T. Evans // Cambridge University Press, 1996. – 341 p.
234. Evans H. J. The induction of chromosome aberrations by nitrogen mustard and its dependence on DNA synthesis / H. J. Evans, D. Scott // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 1969. – 173. – P. 419–512.
235. Evans M. Genetic dissection of grain yield in bread wheat : I. QTL analysis / M. Evans // *Theor Appl Genet*. – 2007. – 115 (8). – P. 1029–1041.
236. Feldman M. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes / M. Feldman, A. A. Levy // *Cytogenet Genome Res.* – 2005. – Vol. 109. – P. 250–258.
237. Feldman M. Origin of cultivated wheat / M. Feldman // In : Bonjean A. P., Angus W. J. editors. *The world wheat book : a history of wheat breeding*. Paris : rue Lavoisier, 2001. – P. 3–53.
238. Flintham J. E. Optimizing wheat grain yield : effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes / J. E. Flintham, A. Börner, A. J. Worland, M. D. Gale // *J. Agr Sci.* – 128 (01). – 1997. – P. 11–25.
239. Forster B. P. Mutation genetics of salt tolerance in barley : An assessment of Golden Promise and other semi-dwarf mutants / B. P. Forster // *Ephytica*. – 2001. – Vol. 120. – P. 317–328.
240. Freisleben R. A. Auffindung einer mehlauresistenten Mutante nach Röntgenbestrahlung einer anfälligen reinen Linie von Sommergerste / R. A. Freisleben, A. Lein // *Naturwissenschaften*. – 1942. – 30. – 608 p.
241. Freisleben R. A. Möglichkeiten und praktische Durchführung der Mutationszüchtung / R. A. Freisleben, A. Lein // *Kehn-Archiv*. – 1944. – 60. – P. 211–222.
242. Fu H. A revisit of mutation induction by gamma rays in rice (*Oryza sativa* L.) : implications of microsatellite markers for quality control / H. Fu, A. Li // *Mol. Breed.* – 2008. – 22. – P. 201–206.

243. Fujii T. Comparison of the effects of acute and chronic irradiations / T. Fujii // *Recent Advance of Plant Breeding*. – 1962. – 4. – P. 60–69.
244. Gabara B. Comparison of lethal and semilethal chlorophyll mutants characterized by different expression of genes responsible for colour of leaves in winter rye / B. Gabara, H. Kubicka // *Caryologia*. – 2000. – Vol. 53, № 3 – P. 227–224.
245. Gager C. S. Chromosome and gene mutations in *Datura* following exposure to radium rays / C. S. Gager, A. F. Blakeslee // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. – 1927. – 13. – P. 75–59.
246. Gager C. S. Mutations and polyploidy in plant breeding / A. Hagberg, E. Ekerberg // *Stockholm Bokförlaget Bonniers*, 1962. – 13. – 312 p.
247. Gajdosova A. Improvement of selected *Amaranthus* cultivars by means of mutation techniques and biotechnological approaches / A. Gajdosova, G. Libiakova, J. Huska // Genetic improvement of under-utilized and neglected crops in low income food deficit countries through irradiation and related techniques : Proc. final Research Coordination Meeting, Pretoria, South Africa, Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture IAEA Vienna, 2004. – P. 25–36.
248. Gaul H. Present aspects of induced mutations in a plant breeding / H. Gaul // *Euphytica*. – 1958. – Vol. 7. – P. 257–289.
249. Ge H. Genome selection sweep and association analysis shed light on future breeding by design in wheat / H. Ge, G. You, L. Wang et al. // *Crop Sci.* – 52 (3). – 2012. – P. 1218–1228.
250. Gegas V. C. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat / V. C. Gegas, A. Nazari // *Plant Cell*. – 2010. – 22 (4). – P. 1046–1056.
251. Gepts P. The future of plant breeding / P. Gepts, J. Hanckok. // *Crop Science*. – 2006. – 46. – P. 1630–1634.
252. Giles N. H. Spontaneous chromosome aberrations in triploid *Tradescantia* hybrids / N. H. Giles // *Mutation Research*. – 1941. – 26. – P. 632–649.
253. Goldsmith M. Potential role of phenotypic mutations in the evolution of protein expression and stability/ M. Goldsmith, D. S. Tawfik // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 2009. – 106. – P. 6197–6202.
254. Gomez L. Mejoramiento genetico de la Kiwicha (*Amaranthus caudatus*) empleando induccion de mutaciones / L. Gomez, E. Heros A. Eguiluz // *AGROENFOQUE* Ano XXI. – 2006. – No. 152. – P. 32–37.
255. Goswati P. K. Phenotypic stability of yield and its components in M-5 generation of greemgram / P. K. Goswati // *Indian J. of Agricultural Research*. – 1993. – Vol. 27, i. 2. – P. 103–109.
256. Gottschalk W. *Induced Mutations in Plant Breeding* / W. Gottschalk, G. Wolff. – Springer Science & Business Media, 2012. – 240 p.
257. Gramatikova M. Mutagenic specificity recording micro and macro mutans induction / M. Gramatikova, I. Todorov // *Barley Genetic Newsletter*. – 1996. – Vol. 27. – P. 68–72.
258. Gregory W. C. Mutation breeding of groundnuts / W. C. Gregory // *Mutation and plant breeding*. – 1961. – № 891. – P. 461–485.



259. Groos C. Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat / C. Groos, N. Robert, E. Bervas, G. Charmet // *Theor Appl Genet.* – 2003. – 106. – P. 1032–1040.
260. Gulsen O. Development of seedless and Mal Secco tolerant mutant lemons through budwood irradiation / O. Gulsen, A. Uzun, H. Pala // *Scientia Horticulturae.* – 2007. – Vol. 112. – P. 184–190.
261. Guo G. H. Biological effects of high energy 7 Li ion beams implantation of wheat / G. H. Guo, X. Z. Lu // *PMR.* – 2007. – Vol. 2, №1. – P. 31–35.
262. Hagmar L. Chromosomal aberrations in lymphocytes predict cancer : a report from the European Study Group on Cytogenetic Biomarkers and Health (ESCH) / L. Hagmar // *Cancer Res.* – 1998. – 58. – P. 4117–4121.
263. Hall E. J. On the population kinetics of the root meristem of *Vicia faba* exposed to continuous irradiation / E. J. Hall, R. Oliver, B. J. Shepstone et al. // *Radiation Research.* – 1966. – 27. – P. 597–603.
264. Hall E. J. A comparison of the effects of acute and protracted gamma-radiation on the growth of seedlings of *Vicia faba*. Part I. Experimental observations / E. J. Hall, J. S. Bedford // *Int. J. Rad. Biol.* – 1964. – 8. – P. 467–474.
265. van Harten A. M. Induced mutations in vegetatively propagated crops / van A. M. Harten, C. Broertjes // *Plant Breeding Review.* – 1989. – 6. – P. 55–91.
266. van Harten A.M. *Mutation Breeding, Theory and Practical Application* / A. M. van Harten. – Cambridge University Press, 1998. – P. 62–84.
267. Harun A. The effective use of physical and chemical mutagen in the induction of mutation for crop improvement in Malaysia / A. Harun // *JAERI Conf.* – 2001. – №003. – P. 111–122.
268. Haussmann B. I. Methodologies for generating variability / B. I. Haussmann, H. K. Parzies // *Plant Breeding and Farmer Participation. Part 1 : Use of genetic resources in plant breeding and farmer participation* / Ceccarelli, S., E. P. Guimarbes, and E. Weltzien (eds). Food and Agriculture Organization of The United Nations. – Rome, 2009. – P. 107–194.
269. Henikoff S. TILLING. Traditional Mutagenesis Meets Functional Genomics / S. Henikoff, B. J. Till, L. Comai // *Plant Physiology.* – 2004. – Vol. 135 – P. 146–157.
270. Howard A. Synthesis of nucleoprotein in beanroot cells / A. Howard, S. R. Pelc // *Nature.* – 1951. – 167. – P. 599.
271. Hu X. G-to-A mutation at a 5– splice site of *fad3c* caused impaired splicing in a low linolenic mutant of canola (*Brassica napus* L.) / X. Hu, M. Sullivan-Gilbert, M. Gupta, S. A. Thompson // *Plant Biotechnology.* – 2007. – Vol. 24, №3. – P. 397–400.
272. Huaili Q. Biological effect of the seeds of *Arabidopsis thaliana* irradiated by MeV protons / Q. Huaili, X. Lanming, H. Fei // *Radiation Effects & Defects in Solids.* – 2005. – Vol. 160. – P. 131–136.
273. Huang C. Plant breeding achievements in ancient China / C. Huang, J. Liang // *Agronomic History Research.* – 1980. – 1. – P. 1–10.

274. Iguchi K. 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 / K. Iguchi, G. Yamamoto, N. Matsubara // *Biological J. of the Linnean Society.* – 2003. – 79. – P. 351–357.
275. Ikeda T. M. Identification of new low-molecular-weight glutenin subunit genes in wheat / T. M. Ikeda, N. Nagamine, H. Fukuoka. // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – 104. – P. 680–687.
276. 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.
277. Ismachin M. A significant Contribution of mutation techniques to rice breeding in Indonesia Myanmar / M. Ismachin, E. Sobrisal // *Plant Mutation Reports.* – 2006. – Vol. 1, №1. – P. 18–21.
278. ISTA 2003. International Rules for seed testing, Edition 2003, International Seed Testing Association, Zuerich, Switzerland.
279. Jacobsen E. Cisgenesis strongly improves introgression breeding and induced translocation breeding of plants / E. Jacobsen, H. Schouten // *TRENDS in Biotechnology.* – 2007. – Vol. 25, № 5. – P. 219–223.
280. Jacson L. L. A macromutation in *tripsacum-dactyloides poacea* consequences for seed size germination and seedling establishment / L. L. Jacson, C. L. Dewald // *American J. of Botany.* – 1992. – Vol. 79, № 9. – P. 1031–1038.
281. Jackson E. Characterisation of high-molecular-weight gliadin and lowmolecular-weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromosomal location of their controlling genes / E. Jackson, L. Holt, P. Payne. // *Theor. Appl. Genet.* – 1983. – 66. – P. 29–37.
282. Jamali K. D. Breeding of bread wheat for semi-dwarf character and high yield / K. D. Jamali, M. A. Arain, M. A. Javed // *Wheat Inf. Serv.* – 2003. – № 96. – P. 11–14.
283. Jambhulkar S. J. Mutagenesis : Generation and Evaluation of Induced Mutations / S. J. Jambhulkar // *Advances in Botanical Research.* – 2007. – Vol. 45. – P. 417–434.
284. Ji L., Li Y. Studies on wheat mutants induced by nitrogen ion beam implantation / L. Ji, Y. Li, C. Wang // *Acta Genetica Sinica.*– 2006. – Vol. 32, №11. – P. 1176–1183.
285. Juhasz A. Identification, cloning and characterization of HMWglutenin gene from an old Hungarian wheat variety Bankuti 1201 / [A. Juhasz, L. Tamas, I. Karsai та ит.]. // *Euphytica.* – 2001. –119. – P. 75–79.
286. Kadhim M. A. Transmission of chromosomal instability after plutonium  $\alpha$ -particle irradiation / M. A. Kadhim // *Nature.* – 1992. – 355. – P. 738–740.
287. Kamlofski C. A. A lesion-mimic of wheat with enhanced resistance to leaf rust/ C. A. Kamlofski, E. Antonelli, C. Bender // *Plant Pathology.*– 2007. – Vol. 56. – P. 46–54.
288. Kang S. Y. Genetic improvement of crop plants by mutation techniques in Corea / S. Y. Kang, D. S. Kim // *PMR.* – 2007. – Vol. 2, №1. – P. 7–15.

289. Kar G. N. Induced micromutations in bread wheat / G. N. Kar, S. N. Chakrabarti // *Indian J. of Genetics and Plant Breeding*. – 1983. – Vol. 43, № 2. – P. 218–220.
290. Kar G. N. Induced variation for quantitative traits in bread wheat / G. N. Kar, S. P. Yadav // *Genetica Agraria*. – 1986. – Vol. 40, № 4. – P. 375–386.
291. Karthika R. Effect of Gamma Rays and EMS on Two varieties of Soybean / R. Karthika, B. Subba // *Asian J. of Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 5, №4. – P. 721–724.
292. Katengam S. Genetic Mapping of a Macromutation and Quantitative Trait Loci underlying Fatty Acid Composition Differences in Meadowfoam Oil / S. Katengam, J. M. Crane, M. B. Slabaugh // *Crop Sci.* – 2001. – Vol. 41. – P. 1927–1930.
293. Keightley P. D. Analysis of the genome sequences of three *Drosophila melanogaster* spontaneous mutation accumulation lines / P. D. Keightley // *Genome Res.* – 2009. – 19. – P. 1195–1201.
294. Kadar R. Achievement by breeding of winter wheat varieties with improved bread-making quality / R. Kadar, V. Moldovan. // *Cereal Res. Communic.* – 2003. – 31. – P. 89–95.
295. Khan A. J. Haploidy breeding and mutagenesis for drought tolerance in wheat / A. J. Khan, S. Hassan, M. Tariq // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 120. – P. 409–414.
296. Kharitonov M.M. Estimation of winter wheat varieties suitability for difference growth of landscape conditions / [M. M. Kharytonov, V. T. Pashova, O. O. Mitsik ra in.]. // *Annals of the Faculty of Engineering Hunedoara*. – 2017. – 15, 4. – P. 187–191.
297. Kharkwal M. C. Induced mutation in chickpea. Types of macromutations induced / M. C. Kharkwal // *Indian J. of Genetics and Plant Breeding*. – 2000. – Vol. 60, №3. – P. 305–320.
298. Kharkwal M. C. The Role of Induced Mutations in World Food Security / M. C. Kharkwal, Q. Y. Shu // *Induced Plant Mutations in the Genomics Era / Q. Y. Shu (ed.)*. – Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2009. – P. 33–38.
299. Kharkwal M. C. Mutation Breeding for Crop Improvement / M. C. Kharkwal, R. N. Pandey, S. E. Pawar // *Plant Breeding – Mendelian to Molecular Approaches / H. K. Jain, M. C. Khartoval // New Delhi, India : Narosa Publishing House, 2004. – P. 601–645.*
300. Khin T. N. Rice mutation breeding for varietal in Myanmar / T. N. Khin // *Plant Mutation Reports*. – 2006.– Vol. 1, № 1. – P. 34–36.
301. Kihlman B. A. Actions of Chemicals on Dividing Cells / B. A. Kihlman // *Prentice-Hall, Englewoods Cliffs, 1966. – P. 260.*
302. Kihlman B. A. Caffeine and Chromosomes / B. A. Kihlman // *Elsevier, Amsterdam, 1977. – P. 504.*
303. Kimura M. On the evolutionary adjustment of spontaneous mutation rates / M. Kimura // *Genet. Res.* – 2010. – 9. – P. 23–34.

304. Kinane J. T. Isolation of wheat mutants with increased resistance to powdery mildew from small induced variant populations / J. T. Kinane // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 117. – P. 251–260.
305. Kiramat K. Effect of Gamma Irradiation on Yield Components of Barley (*Hordeum vulgare* L.) / K. Kiramat, I. Muhammad, A. Abdul // *Pakistan Journal of Biological Sciences*. – 2003. – 19, № 6. – С. 1695–1697.
306. Kiribushi-Otober S. Genetic analysis of some and some properties of starch in waxy mutant wheat Tanikei A 6599-4 / S. Kiribushi-Otober, T. Yanagisava // *Breeding Sci.* – 2001. – Vol. 51. – P. 241–245.
307. Klindworth D. L. Chromosomal Location of Genetic Male Sterility Genes in Four Mutants of Hexaploid Wheat / D. L. Klindworth, N. D Williams., S. S. Maan // *Crop Sci.* – 2002. – Vol. 42. – P. 1447–1450.
308. Kobayashi F. ABA sensitivity in seedlings of two novel mutants with reduced dormancy of a common wheat cultivar ‘Norin 61’ / F. Kobayashi, K. Rikiishi, C. Nakamura // *Wheat Inf. Serv.* – 2006. – Vol. 101. – P. 4–7.
309. Kumar N. QTL analysis for grain weight in common wheat / N. Kumar, P. L. Kulwal, A. Gaur et al. // *Euphytica*. – 2006. – 151. – P. 135–144.
310. Kusaba M. Low glutelin content 1 : A dominant mutation that suppresses the glutelin multigene family via RNA silencing in rice / M. Kusaba, K. Miyahara, S. Iida // *Plant Cell*. – 2003. – 15. – P. 1455–1467.
311. Laghetti G. Collecting plant genetic resources in Italy / [G. Laghetti, P. Perrino, S. Cifarelli et al.]. // *Plant Genet. Res. Newslett.* – 2003. – 136. – P. 23–30.
312. Landoni M. The an1-4736 mutation of anther ear1 in maize alters scotomorphogenesis and the light response / M. Landoni, F. D. Vecchia, G. Gavazzi // *Plant Science*. – 2007. – Vol. 172. – P. 172–180.
313. Li X. Y. Studies on Mutation Breeding of High-Yielding Xylanase Strains by Low-Energy Ion Beam Implantation/ X. Y. Li // *Plasma Sci. Technol.* – 2007. – Vol. 9. – P. 248–251.
314. Lifang W. Radiobiological effects of a low-energy ion beam on wheat / W. Lifang, Y. Zengliang // *Radiat Environ Biophys.* – 2001. – 40 – P. 53–57.
315. Li-jun W. A comparative study on mutagenic effects of Space Flight and Irradiation of  $\gamma$ -rays on rice / W. Li-jun, X. Jiang-long, W. Jun-min // *Agricultural Sciences in China*. – 2006. – Vol. 5, №11. – P. 812–819.
316. Lynch M. The Origins of Genome Architecture/ M. Lynch // *Sinauer Associates Inc.*, 2007. – 24 p.
317. Lynch M. The origins of eukaryotic gene structure/ M. Lynch // *Mol. Biol. Evol.* – 2006. – 23. – P. 450–468.
318. Lynch M. The rate, molecular spectrum, and consequences of human mutation / M. Lynch // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 107. – 2010. – P. 961–968.
319. Lynch M. Evolution of the mutation rate / M. Lynch // *Trends Genet.* – 26 (8). – 2010. – P. 345–352.
320. Lynch M. A genome-wide view of the spectrum of spontaneous mutations in yeast / M. Lynch // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 2008. – 105. – P. 9272–9277.

321. Liu L. X. A salt tolerant mutant wheat cultivar 'H6756' / L. X. Liu, L. S. Zhao, H. J. Guo // PMR. – 2007. – Vol. 2, №1. – P. 50–51.
322. Liu L. Officially Released Mutant Varieties in China / L. Liu, L. Van Zanten, Q. Y. Shu // Mutation breeding review. – 2004. – №14. – P. 1–64.
323. Loveless A. Genetic and Allied Effects of Alkylating Agents / A. Loveless // Butterworths, London, 1966. – P. 270.
324. Luxiang L. Effective use of physical/chemical mutagenesis crop hybrid breeding in China / L. Luxiang, J. Wang // JAERI – Conf. – 2001. – № 003. – P. 39–44.
325. Mahar A. R. Selection for early heading and salt-tolerance in bread wheat / A. R. Mahar, P. A. Hollington, D. S. Virk, J. R. Witcombe // Cer. Res. Com. – 2003. – Vol.31, №1–2. – P. 81–88.
326. Maluszynski M. Heterosis in crop mutant crosses and production of high yielding lines using doubled haploid systems / M. Maluszynski, I. Szarejko, P. Barriaga, A. Balcerzyk // Euphytica. – 2001. – Vol. 120. – P. 387–398.
327. Maluszynski K. Officially released mutant varieties – The FAO/IAEA database / K. Maluszynski, K. Nichterlein, L. Van Zanten // Mutation breeding review. – 2000. – № 12. – P. 1–84; 20.
328. Maluszynski M. Major mutation-assisted plant breeding supported by FAO/IAEA. / M. Maluszynski // Euphytica. – 2001. – Vol. 119. – P. 81–92.
329. Mangova M. Technological characteristics of newly developed mutant common winter wheat lines / M. Mangova, G. Rachovska // Plant, Soil and Environ. – 2004. – 50/2. – P. 84–87.
330. Manual on mutation breeding. – IAEA, Vienna, 1977. – P. 87–105; 117–124.
331. Matsumura S. Relation between radiation effect and dose rates of X and gamma rays in cereals / S. Matsumura // Japan. J. Genetics Suppl. – 1965. – 40. – P. 1–11.
332. Martins A. F. Characterization of rice families for cold tolerance in the vegetative and reproductive phases / A. F. Martins, E. A. Vieira, M. M. Kopp // Bragantia. – 2007. – Vol. 66, № 2. – P. 227–233.
333. Marriage T. N. Direct estimation of the mutation rate at dinucleotide microsatellite loci in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) / T. N. Marriage // Heredity. – 103. – 2009. – P. 310–317.
334. Martynov S. P. Genealogical analysis of diversity of Russian winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) / S. P. Martynov, T. V. Dobrotvorskaya. // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2006. – 53. – P. 386–396.
335. Mba C. Re-orienting crop improvement for the changing climatic conditions of the 21st century / C. Mba, E. P. Guimaraes, K. Ghosh // Agriculture & Food Security. – 2012. – 7. – P. 1–17
336. McClintock B. The fusion of broken ends of chromosomes following nuclear fusion / B. McClintock // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 1942. – 28. – P. 458–463.
337. Mehmet A. S. Determining some yield and quality characteristics of mutants induced from a durum wheat cultivar. / A. S. Mehmet, A. Yildirim // Turk. J. Agric. For. – 2005. – № 29. – P. 61–67.

338. Meins F. Heritable variation in plant cell culture / Frederick Meins // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1983. – Vol. 34. – P. 327–346.
339. Methodologies for generating variability / M. Maluszynski, I. Szarejko, C. Bathia [et al.] // *Plant Breeding and Farmer Participation. Part 4 : Mutation techniques / - Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 2009.* – P. 159–194.
340. Mifflin B. Crop improvement in the 21th century / B. Mifflin // *J. Exp. Bot.* – 2000. – Vol. 342, №51. – P. 1–8.
341. Milyutenko T. B. Potential of varieties sources. Effectiveness of its using – firstly condition for grain productive stability / Milyutenko. // *Seedfarming.* – 2011. –2. – P. 1–6.
342. Mitelman F. A breakpoint map of recurrent chromosomal rearrangements in human neoplasia / F. Mitelman // *Nature (Genetics).* – 1997. – 15. – P. 317–474.
343. Mohumad O. Development of improve rice varieties through the use of induced mutations in Malaysia Myanmar / O. Mohumad, N. Mohd, I. Alias // *PMR.* – 2006. – Vol. 1, №1. – P. 27–33.
344. Monarti A. M. Molecular characterization of new waxy mutants identified in bread and durum wheat / A. M. Monarti, M. C. Simeone, M. Urbano // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – Vol. 110. – P. 1481–1489.
345. Morita R. Molecular characterization of mutations induced by gamma irradiation in rice / R. Morita, M. Kusaba, S. Iida // *Genes Genet Syst.* – 84 (5). – 2009. – P. 361–370.
346. Moshou C. Simultaneous identification of plant stresses and diseases in arable crops using proximal optical sensing and self-organising maps / C. Moshou, S. Bravo, D. Wahlen // *Precision Agric.* – 2006. – 7. – P. 149–164.
347. Muangprom A. A Novel Dwarfing Mutation in a Green Revolution Gene from Brassica rapa / A. Muangprom, S. G. Thomas, T. Sun // *Plant Physiology.* – 2005. – Vol. 137. – P. 931–938.
348. Muller H. J. Artificial transmutation of the gene / H. J. Muller // *Science.* – 1927. – Vol. 66. – P. 84–87.
349. Muralkey M. Isolation and analysis of termotolerance mutant of wheat / M. Muralkey, M. Jons // *J. Exp. Bot.* – 2000. – Vol. 342, №51 – P. 139–146.
350. Nagy L.G. Molecular cloning and characterization of low-molecular-weight glutenin sequences from an old Hungarian wheat variety Bankuti 1201 / L. J. Nagy, I. Takacs, L. Tamas, Z. Bedo. // *Cereal Res. Communic.* – 2003. –22. – P. 25–31.
351. Nass H. G. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat / H. G. Nass, B. Reiser // *Can J Plant Sci.* – 1975. – 55 (3). – P. 673–678.
352. Natarajan A. T. The time-intensity factor in dry seed irradiation / A. T. Natarajan, M. M. Maric // *Radiation Botany.* – 1961. – 1. – P. 1–9.
353. Natarajan A. T. Chromosome aberrations : past, present and future / A. T. Natarajan // *Mutation Research.* – 2002. – 504. – P. 3–16.

354. Natarajan A. T. 137 Cesium-induced chromosome aberrations analysed by fluorescence in situ hybridization : 8 years follow up of the Goiania radiation accident victims / A. T. Natarajan // *Mutat. Res.* – 1998. – 400. – P. 299–312.
355. Nazarenko M. Relationships between chromosomal aberrations frequency and initial material genotype after mutagen treatment / M. Nazarenko // *Revue Ecologie-Environnement.* – 2015. – № 11. – C. 40–43.
356. Nazarenko M. Rate and spectra of winter wheat mutations were induced with chemical and physical mutagenesis / M. Nazarenko // *Selection, seed production, technologies of cereals and other crops growing : progress and prospects : collection of scientific papers of Intern. scient.-pract. confer. April 25–26, 2016. (PSAEU, Kamianets-Podilskyi).* – Ternopil : Krok, 2016. – P. 137–139.
357. Nazarenko M. Chapter 1. Grows and development of winter wheat plants at first generation after mutagen action / M. Nazarenko, O. Okselenko // *Innovations in technical and natural sciences : Monograph, Volume 2 / Nazarenko M., Okselenko O., Abayeva N., Golovachyova V., Baidak Y., Muhamadeyeva R.; ed. by P. Busch; «East West» Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH.* – Vienna, 2016. – P. 3–15.
358. Nazarenko M. Specify of nitrosoalkylureas action on cell level in winter wheat / M. Nazarenko // *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.* – 2016. – Vol. 24, № 2. – P. 258–263.
359. Nazarenko M. Identification and characterization of mutants induced by gamma radiation in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) / M. Nazarenko // *Scientific Papers. Series A. Agronomy.* – 2016. – Vol. 59. – P. 350–353.
360. Nazarenko M. Characterization of wheat mutagen depression after gamma-rays irradiated / M. Nazarenko, M. Kharytonov // *Agriculture and Forestry.* – 2016. – Vol. 62, 4. – P. 267–276.
361. Nazarenko M. Parameters of winter wheat growing and development after mutagen action / M. Nazarenko // *Bulletin of Transilvania University of Brasov - series II – Forestry, Wood Industry, Agricultural, Food Engineering.* – 2016. – Vol. 9 (58). – № 2. – P. 109–116.
362. Nazarenko M. Depression of winter wheat mutations caused by nitrothoalcyureas / M. Nazarenko // *Current problems of biology and ecology : Materials of International Scientific and Practical Conference (October, 3–7, 2016),* – Vinitsa : DRUK, 2016. – P. 388–390.
363. Nazarenko N. N. Specific Features in the Negative Consequences of a Mutagenic Action/ N. N. Nazarenko// *Russian Journal of Genetics : Applied Research.* – 2017. – Vol. 7, 2. – P. 195–196.
364. Nazarenko M. M. Chromosomal rearrangements caused by gamma-irradiation in winter wheat cells / M. M. Nazarenko, O. O. Izhboldin // *Biosystems Diversity.* – 2017. – Vol. 25, 1. – P. 25–28.
365. Nazarenko M. Influence of nitrosoalkylureas on winter wheat plants at first generation after mutagen action / M. Nazarenko // *Agriculture and Forestry.* – 2017. – Vol. 63, 1. – P. 319–328.

366. Nageem K. A. Induced Pusa Dwarfing Genes in *Triticum turgidum* and their inheritance / K. A. Nageem, M. Sivasumg, S. Nagarajan // *Plant Mutation Reports*. – 2006. – Vol. 1, № 2. – P. 17–20.
367. Neto A. T. New wheat genotypes tolerant to aluminium toxicity obtained by mutation induction / A. T. Neto, M. C. Alves, C. E. Camargo // *Pesq. Agropec. Bras.* – 2001. – Vol. 36, № 1. – P. 61–70.
368. Nilan R. A. Effectiveness and efficiency of radiations for inducing genetic and cytogenetic changes / R. A. Nilan, C. F. Konzak, J. Wagner et al. // *Suppl. Rad. Bot.* – 1965. – 5. – P. 71–89.
369. Ockey C. H. Chromatid aberrations induced by ethylene-imines / C. H. Ockey // *Erwin-Bauer-Gedaechtnis Vorlesungen I, Abh. Dt. Akad. Wiss. Berl.* – 1960. – 1. – P. 47–53.
370. Okamoto Y. Identification of quantitative trait loci controlling grain size and shape in the D genome of synthetic hexaploid wheat lines / Y. Okamoto, A. T. Nguyen, M. Yoshioka // *Breed Sci.* – 2013. – 63 (4). – P. 423–429.
371. Okamura M. Wide variety of flower-color and -shape mutants regenerated from leaf cultures irradiated with ion beams / M. Okamura, N. Yasuno, M. Ohtsuka // *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*. – 2003. – № 206. – P. 574–578.
372. Oliveira de C. Evaluation of wheat inbred lines originated from hybridization with and without gamma irradiation / C. de Oliveira, F. Ferreira, T. Neto // *Bragantia*. – 2005. – Vol. 64, № 1. – P. 61–74.
373. Oliveira de C. Genetic control of aluminum tolerance in mutant lines of the wheat cultivar Anahuac / C. de Oliveira, A. Neto, A.W. Filho // *Euphytica* — 2000. – Vol. 114. – P. 47–53.
374. Oliveira de F. M. Mutation breeding in sunflower for disae resistance and oil content / F. M. de Oliveira, R. M. Villas, V. Castiglioni // in : *Improvement of new and traditional industrial crops by induced mutations and related Biotechnology*. – Vienna : IAEA, 2003. – P. 153–159.
375. Olivieri G. Adaptive response of human lymphocytes to low concentration of radioactive thymidine / G. Olivieri // *Science*. – 1984. – 223. – P. 594–597.
376. Ossowski S. The rate and molecular spectrum of spontaneous mutations in *Arabidopsis thaliana* / S. Ossowski // *Science*. – 2010. – 327. – P. 92–94.
377. Oury F. X. Yield and grain protein concentration in bread wheat: how to use the negative relationship between the two characters to identify favourable genotypes? / F. X. Oury, C. Godin. // *Euphytica*. – 2007. – 157. – P. 47–57.
378. Payne P. 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 / P. J. Payne, G. J. Lawrence // *Cereal Res. Commun.* – 1983. – Vol. 11 – P. 29–35.
379. Payne P. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding / [P. Payne, L. Holt, E. Jackson та ит.]. // *Soc. Lon.* – 1987. – № 157. – C. 47–57.



380. Peng Z. S. A new mutation in wheat producing three Pistils in a Floret / Z. S. Peng // *J. Agron. and Crop Sci.* – 2003. – Vol. 189. – P. 270–272.
381. Piganeau G. Evidence for variation in the effective population size of animal mitochondrial DNA / G. Piganeau, A. Eyre-Walker // *PLoS One* – 4. – 2009. – P. 4272–4277.
382. Rangare N. R. Character association and component analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.). / N. R. Rangare, A. Krupakar, A. Kumar, S. Singh. // *Electronic Journal of Plant Breeding.* – 2010. – №1. – P. 231–238.
383. Rascio A. Enhanced osmotolerance of a wheat mutant selected for potassium accumulation / A. Rascio, M. Russo, L. Mazzucco // *Plant Sci.* – 2001. – Vol. 160. – P. 441–448.
384. Rascio A. Mutants of durum wheat with alterations in tissue affinity for strongly bound water / A. Rascio, M. Russo, C. Platani // *Plant Sci.* – 1999. – Vol. 144, № 1. – P. 29–34.
385. Reinhard B. Mathematical properties of mutation-selection models / B. Reinhard // *Genetica.* – 1998. – 102/103. – P. 279–298.
386. Reif J. C. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding / J. C. Reif, P. Zhang, S. Dreisigacker, M. I. Warburton. // *Theoretical and Applied Genetic.* – 2005. – №110. – C. 859–864.
387. Rekha K. Induction and assessment of morpho-biochemical mutants in *Artemisia pallens* Bess. / K. Rekha, A. Langer // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2007. – Vol. 54. – P. 437–443.
388. Rnos G. Characterization of hemizygous deletions in Citrus using and microsatelity comparisons with the poplar genome / G. Rnos, M. A. Naranjo, D. J. Iglesias // *BMC Genomics.* – 2008. – 9. – P. 381–389.
389. Roberts M. A. Induction and characterization of Ph1 Wheat mutants / M. A. Roberts, S. M. Reader, C. Dalgliesh // *Genetics.* – 1999. – Vol. 153. – P. 1909–1918.
390. Rojas-Barros P. Isolation of a Natural Mutant in Castor with High Oleic / Low Ricinoleic Acid Content in the Oil / P. Rojas-Barros, A. de Haro, J. Munoz, J. M. Fernandez-Martinez // *Crop Sci.* – 2004. – Vol. 44, № 2. – P. 76–80.
391. Rutger J. N. Thirty years of induction, evaluation and integration of useful mutants in rice genetics and breeding / J. N. Rutger // *Plant Mutation Reports.* – 2006. – Vol. 1, №2. – P. 4–13.
392. Ru-yong G. Genetic model analysis on the content of glutenin macropolymer in wheat / G. Ru-yong, Y. Xue-ju, L. Gui-ru. // *J. Agr. Univ. Hebei.* – 2002. – 25. – P. 1–12.
393. Samson L. A new pathway for DNA repair in *Escherichia coli* / L. Samson // *Nature.* – 1977. – 400. – P. 281–283.
394. Sato U. Mutant selection from progeny Gamma-rate-irradiated rice by DNA heteroduplex cleavage using Brassics petiole extract / U. Sato, K. Shirosava // *Bred. Sci.* – 2006. – № 56. – P. 179–183.
395. Sasaki M. S. DNA damage response pathway in radioadaptive response / M. S. Sasaki // *Mutat. Res.* – 2002. – 223. – P. 294–297.

396. Sax K. The time factor in X-ray production of chromosome aberrations / K. Sax // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 1939. – 25. – P. 225–233.
397. Schneeberger K. Using next-generation sequencing to isolate mutant genes from forward genetic screens/ K. Schneeberger // Nature Reviews Genetics. – 2014. – V. 15. – P. 662–676.
398. Schuppert G. F. The sunflower high-oleic mutant Ol carries variable tandem repeats of FAD2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase / G. F. Schuppert, S. Tang, M. B. Slabaugh // Molecular Breeding. – 2006. – Vol. 17. – P. 241–256.
399. de Serres F. J. Evaluation of Short-Term Tests for Carcinogens Evaluation of Short-Term Tests for Carcinogens / F. J. de Serres, J. Ashby // Elsevier, Amsterdam, 1981. – P. 827.
400. Sharma S. Pattern of induced macromutations and micromutations with gamma-rays and nitroso-n-methylurea in lentil lens-culinaris / S. Sharma, N. Sharma // Environmental and Experimental Botany. – 1984. – Vol. 24, № 4. – P. 343–352.
401. Shewry P. R. Transgenic wheat : where do you stand after the first 12 years ? / P. R. Shewry, H. D. Jones // Ann. Appl. Biol. – 2005. – Vol. 147, № 4. – P. 1–14.
402. Shewry P. R. An integrated study of grain development of wheat (cv. Hereward) / P. R. Shewry, R. A. Mitchell, P. Tosi. // Journal of Cereal Science. – 2012. – 56. – P. 21–30.
403. N. K. Induced Mutations in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) CV. ‘Kharchia 65’ for Reduced Plant Height and Improve Grain Quality Traits / N. K. Shingh., H. S. Balyan // Advances in Biological Research. – 2009. – 3. – P. 215–221.
404. Shu Q. Y. Turning plant mutation breeding into a new era : molecular mutation breeding / Q. Y. Shu // Int. Symp. on Induced Mutations in Plants, 12–15 August 2008, Vienna, Austria. – Vienna, 2008 – IAEA-CN-167-413. – P. 188.
405. Shu Q. Y. Plant Mutation breeding and Biotechnology/ Q. Y. Shu, B. P. Forster, H. Nakagava // CABI publishing, Vienna, Austria, 2011. – 840 pp.
406. Simmonds J. Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). / J. Simmonds, P. Scott, M. Leverington-Waite, A. S. Turner et al. // BMC Plant Biol. – 14 (1). – 2014. – P. 191–199.
407. Singh S. S. Breaking yield Barriers in wheat – new plant type designed / S. S. Singh, J. B. Sharma, N. Chang, D. N. Sharma // Wheat Inf. Serv. – 2001. – № 93 – P. 22–26.
408. Sirpolay E. Phenotypic responses of wheat landraces, varietal associations and modern varieties when assessed in contrasting organic farming conditions in Western Europe / [E. Sirpolay, J. S. Dawson, V. Chable та ит.]. // Organic Agriculture. – 2011. –3. – P. 12–18.
409. Slafer G. A. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras / G. A. Slafer, F. H. Andrade. // Field Crops Research. – 1993. – 31. – P. 351–367.

410. Smith P. H. Mutations in Wheat Exhibiting Growth-Stage-Specific Resistance in Biotrophic Fungal Pathogens / P. H. Smith, J. A. Howie, A. J. Warland // *MPMI*. – 2004. – Vol. 17, №11. – P. 1242–1249.
411. Smith D. R. Rapid whole-genome mutational profiling using next-generation sequencing technologies / D. R. Smith, A. R. Quinlan, H. E. Peckham et al. // *Genome Research*. – 2008. – 18. – P. 1638–1642.
412. Soc L. Selection and characterization of radiation-induced soil-tolerant mutant of rice / L. Soc, S. Dong // *Bred. Sci.* – 2003. – Vol. 53 – P. 313–318.
413. Soeranto H. The use of Physical/chemical mutagens for crop improvements in Indonesia / H. Soeranto, S. Manurung, I. Maszirah // *JAERI Conf.* – 2001. – №003. – P. 90–101.
414. Solanki I. S. Significance and effectiveness of classifying the M1 material based on mutagenic damage for inducing macro- and micromutations in lentil / I. S. Solanki, B. Sharma // *Indian J. of Genetics and Plant Breeding*. – 2000. – Vol. 60, № 3. – P. 321–335.
415. Solanki I. S. Early generation selection of polygenic mutations in lentil / I. S. Solanki, B. Sharma // *J. of Genetics and Breeding*. – 2001. – Vol. 61, № 4. – P. 330–334.
416. Spano G. Physiological characterization of “stay green” mutants in durum wheat / G. Spano, N. Fonzo, C. Perrota // *J. of Exp. Bot.* – 2003. – Vol. 54, № 386. – P. 1415–1420.
417. Sparrow A. H. The use of radiocobalt as a source of gamma rays and some effects of chronic irradiation on growing plants / A. H. Sparrow, W. R. Singleton // *The American Naturalist*. – 1953. – 87. – P. 29–48.
418. Stadler L. J. Mutations in barley induced by X-rays and radium / L. J. Stadler. – *Science*. – 1928. – Vol. 68. – P. 186–187.
419. Stadler L. J. Genetic effects of X rays in maize / L. J. Stadler // *Academy of Sciences of the USA*. – 1928. – 14. – P. 69–75.
420. Stamo I. Induced Mutations for Improving Production on Bread and Durum Wheat / I. Stamo, A. Ylli, A. Dodbiba // *Proceeding of Sixth International Conference of the Balkan Physical Union, 2007*. – P. 747.
421. Srivastava H. K. Induction of mutations for enhanced essential oil in Palmarosa (*Cymbopogon martini*) / H. K. Srivastava, G. K. Satpute // *J. of Essential Oil Research*. – 2000. – Vol. 10, № 3. – P. 287–295.
422. Srivastava H. K. Chemical induced vigour for heterotic effects on yield and quality of essential oil in Palmarosa (*Cymbopogon martinii* Wats) / H. K. Srivastava, A. Misra, G. K. Satpute // *Journal of sustainable agriculture*. – 2001. – Vol. 17, № 2–3. – P. 5–15.
423. X. Y. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat / X. Y. Sun, K. Wu, Y. Zhao et al. // *Euphytica*. – 165 (3). – 2009. – P. 469–486.
424. Svec M. Induction of macromutations in hexaploid triticale after a treatment by chemical mutagens / M. Svec // *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Cominianaе*. – 1988. – Vol. 19. – P. 19–26.

425. Sveg M. Changes in expression of HMW glutenins of wheat induced by nitrosoethylurea / M. Sveg, E. Gregova, E. Miclovicova // *Plant Breeding* – 1999. – № 118. – P. 243–246.
426. Swaminathan M. S. Frequency of mutation induced by Radiations in Hexaploid species of Triticum / M. S. Swaminathan, M. V. Rao // *Science*. – 1960. – Vol. 132, №3442. – P. 1842.
427. Szarejko I. Doubled haploidy and induced mutation / I. Szarejko, B. P. Forster // *Euphytica*. – 2007. – Vol. 158. – P. 359–370.
428. Tah P. R. Induced macromutation in Mungbean [*Vigna radiate* L.] Wilczek / P. R. Tah // *Inter. J. of Bot.* – 2006. – Vol. 2, №3. – P. 219–228.
429. Takagi Y. The second type of gamma-ray sensitive gene RS2 in soybean *Glycine max* (L.) Merrill / Y. Takagi // *Gamma Field Symposia*. – 1969. – 8. – P. 83–94.
430. Tates A. D. Biological and chemical monitoring of occupational exposure to ethylene oxide / A. D. Tates // *Mutat. Res.* – 1991. – 250. – P. 483–497.
431. Tester M. Breeding technologies to increase crop production in a changing world / M. Tester, P. Langridge. // *Science*. – 2010. – 327. – P. 818–822.
432. Thakur H. L. Characterization and segregation pattern of some macromutations induced in black gram / H. L. Thakur, G. S. Sethi // *Indian J. of Genetics and Plant Breeding*. – 1994. – Vol. 53, № 2. – P. 168–173.
433. The IAEA/FAO mutant variety genetic stock database : [Электронный ресурс] // IAEA/FAO, Vienna. – 2018. – Режим доступа до ресурсу: <http://mvgs.iaea.org>
434. Thomas R. L. Comparison of conventional and automated procedures for nitrogen, phosphorus and potassium analysis of plant material using a single digestion / R. L. Thomas, R. W. Sheard, J. R. Mayer. // *Agronomy Journal*. – 1967. – 59. – P. 240–243.
435. Tomlekova N. B. Induced Mutagenesis for Crop Improvement in Bulgaria / N. B. Tomlekova // *Plant Mutation Reports*. – 2010. – Vol. 2, No. 2. – P. 4–27.
436. Tomlekova N. B. Development of improved varieties of native grains through radiation-induced mutagenesis / N. B. Tomlekova, M. I. Kozgar, M. R. Wani // *Mutagenesis : exploring novel genes and pathways*. – Wageningen Academic Publishers, 2014. – P 105–124.
437. Tribo E. Environmentally induced changes in protein composition in developing grains of wheat are related to changes in total protein content / E. Tribo, P. Martre, A. Tribo-Blondel. // *Journal of Experimental Botany*. – 2003. – 54. – P. 1731–1742.
438. Tsvetova M. I. Cytological investigation of male sterility in sorghum caused by a dominant mutation (Mstc) derived from tissue culture / M. I. Tsvetova, L. A. Elkonin // *Sex Plant Reprod.* – 2003. – Vol. 16. – P. 43–49.
439. Tuberosa R. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops / R. Tuberosa, S. Salvi. // *Trends in Plant Science*. – 2006. – 11. – P. 405–412.
440. Uauy C. A modified TILLING approach to detect induced mutations in tetraploid and hexaploid wheat / C. Uauy, F. Paraiso, P. Colasuonno [et al.] //

[Электронный ресурс] Режим доступа : BMC Plant Biology, 9:115 doi:10.1471-2229-9-115, 2009.

441. Ukai Y. Effectiveness and efficiency of mutagenic treatments / Y. Ukai // Gamma Field Symposia. – 2006. – 45. – P. 1–4.
442. Ukai Y. Development of various irradiation techniques for frequency enhancement of radiation breeding / Y. Ukai // Gamma Field Symposia. – 1986. – 25. – P. 55–70.
443. Upelniek V. P. Genetic variation at storage protein-coding loci of common wheat induced by nitrosoethylurea and by the cultivation immature embryos in vitro / V. P. Upelniek, A. Yu. Novoselskaya, J. Sutka // Theor. And Appl. Genet. – 1996. – Vol. 90. – P. 372–379.
444. Vasil V. Herbicide resistant fertile transgenic wheat plants obtained by microprojectile bombardment of regenerable embryonic callus / V. Vasil, A. M. Castillo, M. E. Fromm, I. K. Vasil // Biotechnology. – 1992. – Vol. 10. – P. 667–674.
445. Veesar N. F. Influence of water stress imposed at different stages on growth and yield attributes in bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) / N. F. Veesar, A. N. Channa, M. J. Rind // Wheat Inf. Serv. – 2007. – Vol. 104. – P. 15–19.
446. Verhoevena T. Isolation and characterisation of novel starch mutants of oats / T. Verhoevena, B. Fahya, M. Leggett // Journal of Cereal Science. – 2004. – Vol. 40. – P. 69–79.
447. Vigouroux Y. Rate and pattern of mutation at microsatellite loci in maize / Y. Vigouroux, J.S. Jaqueth, Y. Matsuoka et al. / Mol. Biol. Evol. – 19 (8). – 2002. – P. 1251–1260.
448. Vogel E. The relation between reaction kinetics and mutagenic action of monofunctional alkylating agents in higher eukaryotic systems : interspecies comparisons / E. Vogel, A. T. Natarajan // Chemical Mutagens. – 1982. – 7. – P. 295–336.
449. Vrana J. Flow sorting of mitotic chromosomes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / J. Vrana, M. Kubalaková, H. Simkova // Genetics. – 156 (4). – 2000. – P. 2033–2041.
450. de Vries H. The mutation theory : experiments and observations on the origin of species in the vegetable kingdom / Hugo de Vries / (Tr. by J. B. Farmer and A. D. Darbishire). – Darbishire, A. D. – Farmer, J. B. Publication info : Chicago, Open Court Pub. Co, 1909. – 10. – 626 p.
451. de Vries, H. Die Mutationstheorie I. / H. Vries. – Leipzig : Veit & Co, 1901. – 211 p.
452. de Vries, H. Die Mutationstheorie II. / H. Vries. — Leipzig : Veit & Co, 1903. – 211 p.
453. de Vries, H. Species and varieties : their origin by mutation / H. Vries. – Chicago : The open court publishing company, 1905. – 140 p.
454. Wang W. Male-sterile mutation alters Zea m 1 (b-expansin 1) accumulation in a maize mutant / W. Wang, M. Scali, R. Vignani // Sex Plant Reprod. – 2004. – Vol. 17. – P. 41–47.

455. Wang T. L. TILLING in extremis / T. L. Wang, C. Uauy, F. Robson, B. Till // *Plant Biotechnol J.* – 2012. – 10 (7). – P. 761–772.
456. Waugha R. Harvesting the potential of induced biological diversity / R. Waugha // *Trends in plant Science.* – 2006. – Vol. 11, № 2. – P. 71–79.
457. Weisfeld L. I. About cytogenetic mechanism of chemical mutagenesis // L. I. Weisfeld // *Ecological consequences of increasing crop productivity. Plant breeding and biotic diversity.* Toronto – New Jersey. Apple Academic Press. – 2015. – P. 249–269.
458. World Agricultural Supply and Demand Estimates [Электронный ресурс] // USDA, Washington. – 2018. – Режим доступа до ресурсу: <https://www.usda.gov/oce/commodity/wasde/latest.pdf>.
459. Wu D. A novel thermo/photoperiod-sensitive genic male-sterile rise mutant with green-revertible albino leaf color marker induced by gamma irradiation / D. Wu, S. Shen // *Field crop Res.* – 2003. – Vol. 18. – P. 141–147.
460. Xu X. The direction of microsatellite mutations is dependent upon allele length / X. Xu, M. F. Peng // *Mol. Biol. Evol.* – 2000. – 24 (4). – P. 396–399.
461. Yanev A. A. Mutant Durum wheat varieties developed in Bulgaria / A. A. Yanev // *Plant Mutation Reports.* – 2006. – Vol. 1, № 2. – P. 23–24.
462. Yang H. Discriminant analysis of edible oils and fats by FTIR, FT-NIR and FT-Raman spectroscopy / H. Yang, J. Irudayaraj, M. Paradkar // *Food Chemistry.* – 2005. – 93. – P. 25–32.
463. Yamaguchi H. Effect of Carbon-ion Beams irradiation on mutation induction in Rice / H. Yamaguchi, T. Morishita, K. Degi // *PMR.* – 2006. – Vol. 1, № 1. – P. 25–27.
464. Yilmaz A. The Effects of Cobalt-60 Applications on Yield and Yield Components of Cotton (*Gossipium barbadense* L.) / A. Yilmaz, B. Erkan // *Pakistan J. of Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 9, i.15 – P. 2761–2769.
465. Zhao X. L. Novel DNA variations to characterize low molecular weight glutenin *Glu-D3* genes and develop STS markers in common wheat / X. L. Zhao, X. A. Xia, Z. S. He // *Theor Appl Genet.* – 2007. – 114. – P. 451–460.
466. Zhou X. Introduction of a xantha mutation for testing and increasing varietal purity in hybrid rice / X. Zhou, S. Shen, D. Wu // *Field crop Res.* – 2006. – Vol. 96. – P. 71–79.
467. Zhu Y. F. Generation and characterization of high molecular weight glutenin 1Bx14-deficient mutant in common wheat / Y. F. Zhu, Y. W. Li, Y. Chen // *Plant Breeding.* – 2005. – Vol. 124. – P. 421–427.

ДЛЯ НОТАТОК

**Nazarenko M. M.**

Peculiarities of bread winter wheat adaptation on difference levels to ecogenetics factors action / M. M. Nazarenko. – 304 p.

**ISBN 978-617-627-115-4**

The monograph presents the results of research on the depression and form-forming agents effect, depending on the peculiarities of the genotypes of bread winter wheat. The possibilities of reducing the negative effects of depressive action regarding to the use of traits of varieties adaptation to direct and recurrent effects, remote ecogenetic effects of different types of action, peculiarities of rates and spectra of chromosomal aberrations, morphometric and hereditary changes are shown. The peculiarities of the formation process and the possibility of its use for agricultural practice are revealed. The peculiarities of yield formation depending on agroecological factors, possibility of obtaining forms with stable and high realization of these traits in wide limits of variation of these factors, especially in the influence of these factors depending on differences of genotypes of winter wheat, are investigated.

Наукове видання

**Назаренко Микола Миколайович**

ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ  
НА РІЗНИХ РІВНЯХ ОРГАНІЗАЦІЇ  
ДО ДІЇ ЕКОГЕНЕТИЧНИХ ЧИННИКІВ

Монографія

У авторській редакції  
Комп'ютерна верстка *Ю. М. Волошин*

Формат 60×84  $\frac{1}{16}$ . Ум. друк. арк. 15,81. Обл.-вид. арк. 15,87.  
Тираж 300 пр. Зам. № 805/4

Видавництво «Свідлер А.Л.»  
49041, м. Дніпро, а/с 2493, тел./факс +38 (056) 717-00-57  
Свідоцтво про внесення до Державного реєстру суб'єктів  
видавничої справи: Серія ДК № 3876 від 10.09.2010 р.  
Надруковано в типографії видавництва «Свідлер А.Л.»  
<http://www.garant-sv.com.ua>