МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

ДІДЕНКО ВАЛЕРІЙ ВІКТОРОВИЧ

УДК 631.95:633.11:575.21:575.22:574.24

ДИСЕРТАЦІЯ

СТВОРЕННЯ НОВИХ ФОРМ У ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ДІЇ ХІМІЧНИХ ЧИННИКІВ НА БАЗІ АДАПТОВАНОГО МІСЦЕВОГО МАТЕРІАЛУ

Спеціальність - 201 Агрономія
Галузь знань - 20 Аграрні науки та продовольство

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії (PhD)

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

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

Дніпро – 2026

АНОТАЦІЯ

Діденко В. В. Створення нових форм у пшениці озимої за дії хімічних чинників на базі адаптованого місцевого матеріалу. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 201 – Агрономія. – Дніпровський державний аграрно-економічний університет, Дніпро, 2026.

У дисертаційній роботі показано реальні можливості формування високопродуктивних агроценозів озимої пшениці з поліпшеними показниками якості зерна за рахунок використання високоактивних хімічних супермутагенів — азиду натрію (АН) та етилметансульфонату (ЕМС). Наголошено на актуальності пошуку нових підходів до індукції штучного біорізноманіття в сучасних сортів озимої пшениці.

Метою дослідження було з'ясувати особливості дії високоактивних хімічних супермутагенів і визначити оптимальні умови їхнього застосування для отримання стабільних, продуктивних та якісних агроценозів озимої пшениці з прогнозованими параметрами зернової якості.

Озима пшениця залишається стратегічною культурою для регіонів із контрастними й нестійкими агрокліматичними умовами. Використання мутагенів щодо різноманітного еколого-географічного матеріалу створює підґрунтя для формування цінних малих спадкових змін у конкретних генотипах. Такі модифікації здатні спричиняти приховані комплексні зрушення, що підвищують біохімічну цінність зерна без небажаних кореляцій між ознаками. У цьому контексті перспективним напрямом є поглиблене вивчення індукторів спадкової мінливості, насамперед високоактивних хімічних супермутагенів.

Для обох хімічних мутагенів дія в першому поколінні супроводжувалася вираженою мутагенною депресією, що проявлялася вже на ранніх етапах онтогенезу як зниження польової схожості та подальше зменшення частки рослин, які доживали до формування продуктивних стебел.

Азид натрію виявився більш жорстким за дією, ніж ЕМС, оскільки за порівнюваних рівнів концентрацій показав сильніший спад як схожості, так і виживання. Найвищі концентрації, особливо азиду натрію, фактично наближали режими обробки до напівлетальних, втрати рослин ставали визначальним обмеженням обсягу популяції, доступної для дослідження. Загальна тенденція однакова в обох сортів, але Ігриста реагувала чутливіше, тоді як Вежа загалом зберігала вищу польову витривалість на відповідних концентраціях (особливо помітно на верхніх дозових рівнях).

Фертильність пилку була надійним інтегральним індикатором мутагенної депресії. В обох сортів вона статистично значуще знижувалася вже на мінімальних концентраціях і послідовно зменшувалася зі зростанням концентрації як за дії ЕМС, так і за азиду натрію.

Серед елементів структури врожайності найбільш чутливими до мутагенної депресії виявилися показники, пов’язані з реальним виходом зерна: маса зерна з колоса, маса зерна з рослини та маса 1000 зерен. Вони реагували узгоджено, зі зростанням концентрації спостерігалося послідовне зниження показників, причому азид натрію формував глибший спад і раніше переводив популяцію в зону критичних втрат продуктивності.

Оптимальний діапазон концентрацій для формування численної, репрезентативної популяції в межах наведених варіантів найбільш логічно пов’язувати з нижчими та середніми концентраціями: для ЕМС — 0,025–0,05%, для АН — 0,01–0,025%. Вищі концентрації (ЕМС 0,1% та АН 0,05–0,1%) доцільні лише тоді, коли свідомо приймаються втрати заради варіативності добору та максимальної контрастності матеріалу.

Фоновий рівень цитогенетичної мінливості в контролі був мінімальним і стабільним, що підтверджує коректність тест-системи й придатність обох сортів (Вежа та Ігриста) для порівняльної оцінки мутагенної дії. Відповідно, зареєстровані зрушення у варіантах обробки можна інтерпретувати саме як наслідок впливу мутагенів.

Етилметансульфонат формував чітку дозозалежну реакцію: зі зростанням концентрації послідовно збільшувалися загальна частота хромосомних порушень і частота основних типів аберацій. Для ЕМС характерний ефект насичення на верхній дозі (плато для утворення фрагментів), підвищення концентрації до 0,1% збільшувало загальний рівень ушкоджень, але вже не давало пропорційного приросту деяких маркерних ушкоджень хромосомного апарату (насамперед, фрагментів).

Азид натрію загалом проявив себе як більш активний чинник: у робочому діапазоні концентрацій він забезпечував високий рівень цитогенетичної активності, проте на максимальній дозі проявлялися ознаки цитотоксичності (у Вежі — тенденція до зниження частоти аберацій на рівні 0,1% як типова реакція на летальні наслідки для частини клітин із важкими ушкодженнями). За дії ЕМС різниця між сортами була помірною: Ігриста зазвичай демонструвала дещо більшу чутливість, але загальний тренд залишався подібним у обох генотипів. За АН генотиповий компонент проявлявся виразніше, а також була статистично значущою взаємодія генотип−концентрація, тобто сортова реакція на зростання концентрації була неоднаковою.

Рідкісні аберації (мікроядра, відстаючі хромосоми) загалом підтвердили характер індукції від концентрації, однак генотиповий внесок для них був менш вираженим, ніж для фрагментів. Пік таких порушень формувався переважно за підвищених концентрацій. Комплексні перебудови (клітини з двома і більше аберраціями) різко зростали зі збільшенням концентрації, що є індикатором переходу від робочої мутагенної дії до зони підвищеної геномної нестабільності. Дискримінантний аналіз підтвердив, що найбільш інформативними індикаторами мутагенної дії є: загальна частота хромосомних перебудов, кількість фрагментів (і подвійних фрагментів).

Загальна частота мутацій у M_2–M_3 є чітко дозозалежною для обох мутагенів. За ЕМС частота мутантних сімей зростала зі збільшенням концентрації в обох сортів. Азид натрію в середньому індукував вищий вихід мутантних сімей, ніж ЕМС. Максимальна концентрація АН 0,1% у Ігристої

супроводжувалася зменшенням обсягу матеріалу (450 сімей), що вказує на наближення до межі практичної доцільності.

Генотип є значущим фактором, що зумовлює частоту мутацій. Виявлено достовірний вплив концентрації та сорту на загальну частоту мутацій: Вежа загалом формувала вищий вихід мутантних сімей, ніж Ігриста, за однакових концентрацій. Інтегративний показник «рівень мінливості» є інформативнішим за просту частоту мутацій, бо враховує ще й різноманіття спектра змінених ознак. Найбільш чутливими (і частотними) виявилися ознаки першої (архітектура пагона) та четвертої групи (ознаки росту та розвитку). Для ЕМС максимальні частоти часто знаходимо в сорту Вежі за вищої концентрації (висота, восковість), а для дії АН характерні зміни більше для першої групи ознак. Оптимальним діапазоном є АН 0,025–0,05% та ЕМС 0,05%. Сорт Вежа — більш придатний об’єкт для отримання широкого пулу спадкових змін у помірних концентраціях. Сорт Ігриста може потребувати обережнішого підбору режимів за високих доз. Загалом місцеві форми цілком придатні як вихідний матеріал для мутаційного процесу.

Азид натрію в помірних дозах є ефективним інструментом для поліпшення біохімічної якості зерна пшениці озимої за вмістом та якістю білка, наявністю корисних мікроелементів. За вдалого підбору вихідної форми (сорт Ігриста) можливе отримання порівняно високої кількості таких форм. Лінії 41 і 44 поєднують відмінні показники технологічної якості (підвищений уміст білка, сильна клейковина, високий рівень високомолекулярних глютенінів за помірного рівня низькомолекулярних) із високою врожайністю, що робить їх реальними кандидатами для районування як сортів. Лінії 32, 35 теж оптимальні за якістю та вищі за стандарт за врожайністю переважно більше заслуговують на увагу як донори для генетичного поліпшення пшениці озимої.

Ключові слова: озима пшениця, екологічна генетика, злаки, етилметансульфонат, азид натрію, спадкова варіабельність, мутагенез.

ABSTRACT

Didenko V. V. Creation of new forms in winter wheat under the action of chemical factors based on adapted local material. – Qualification scientific work (manuscript).

Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy by specialty 210 – Agronomy. – Dnipro State Agrarian and Economic university, Dnipro, 2026.

The dissertation demonstrates the practical feasibility of forming highly productive winter wheat agrocenoses with improved grain quality traits through the use of highly active chemical supermutagens—sodium azide and ethyl methanesulfonate (EMS). The work emphasizes the relevance of developing new approaches to induce artificial biodiversity in modern winter wheat varieties.

The aim of the study was to clarify the specific effects of highly active chemical supermutagens and to determine optimal application conditions for obtaining stable, productive, high-quality winter wheat agrocenoses with predictable grain-quality parameters.

Winter wheat remains a strategic crop for regions with contrasting and unstable agroclimatic conditions. Applying mutagens to diverse eco-geographical material provides a basis for generating valuable minor heritable changes in specific genotypes. Such modifications may cause hidden, complex shifts that increase the biochemical value of grain without undesirable trait correlations. In this context, an in-depth study of inducers of heritable variability—primarily highly active chemical supermutagens—is a promising direction.

For both chemical mutagens, the first generation was characterized by pronounced mutagenic depression, manifested at early ontogenetic stages as reduced field germination and a further decrease in the proportion of plants surviving to produce productive stems.

Sodium azide proved to be harsher in action than EMS: at comparable concentration ranges it caused stronger declines in both germination and survival. The highest concentrations—especially for sodium azide—brought the treatment regimes close to semi-lethal levels, where plant losses became the key limitation for the size of

the population available for analysis. The general trend was similar in both varieties, but Igrysta responded more sensitively, whereas Vezha generally retained higher field endurance at the corresponding concentrations (most clearly at the upper dose levels).

Pollen fertility served as a reliable integral indicator of mutagenic depression. In both varieties, it decreased significantly already at the lowest concentrations and declined consistently with increasing concentration under both EMS and sodium azide.

Among yield-structure elements, the most sensitive to mutagenic depression were traits directly determining grain output—grain weight per spike, grain weight per plant, and thousand-kernel weight. These traits responded coherently: increasing concentrations led to a stepwise reduction, and sodium azide produced a deeper decline and earlier shifted the population into a zone of critical productivity losses.

Within the tested variants, the most reasonable concentration range for maintaining a numerous, representative population is associated with lower and medium concentrations of EMS (0.025–0.05%) and SA (0.01–0.025%). Higher concentrations (EMS 0.1% and SA 0.05–0.1%) are justified only when losses are deliberately accepted in exchange for stronger contrast and broader selection variability.

The background level of cytogenetic variability in the control was minimal and stable, confirming the adequacy of the test system and the suitability of both varieties (Vezha and Igrysta) for comparative assessment of mutagenic effects. Accordingly, the shifts recorded in treated variants can be interpreted as consequences of mutagen action.

EMS produced a clear dose-dependent response: increasing concentration consistently increased the overall frequency of chromosomal abnormalities and the frequencies of the main aberration types. For EMS, a saturation effect at the highest dose was observed (a plateau for fragment formation): raising concentration to 0.1% increased the overall damage level but did not yield a proportional increase in some marker lesions of the chromosomal apparatus, especially fragments.

Sodium azide (SA) generally behaved as the more active factor: within the working concentration range it provided high cytogenetic activity, but at the maximum

dose signs of cytotoxicity appeared (in Vezha, a tendency toward decreased aberration frequency at 0.1%, typical of lethal effects on a portion of cells carrying severe damage). Under EMS, varietal differences were moderate: Igrysta usually showed slightly higher sensitivity, while the overall trend remained similar for both genotypes. Under SA, the genotype component was more pronounced, and the genotype × concentration interaction was statistically significant, indicating that varietal responses to increasing concentration were not identical.

Rare aberrations (micronuclei, lagging chromosomes) generally confirmed concentration-dependent induction, but genotype effects were weaker than for fragments. Peaks for these lesions were mainly formed at elevated concentrations. Complex rearrangements (cells with two or more aberrations) increased sharply with concentration, indicating a transition from a working mutagenic regime to a zone of elevated genomic instability. Discriminant analysis confirmed that the most informative indicators of mutagenic action are the overall frequency of chromosomal rearrangements and the number of fragments (including double fragments).

The overall mutation frequency in M_2–M_3 is clearly dose-dependent for both mutagens. Under EMS, the frequency of mutant families increased with concentration in both varieties. On average, sodium azide induced a higher output of mutant families than EMS. For Igrysta, the maximum concentration SA 0.1% was accompanied by a reduced material volume (450 families), indicating approach to the limit of practical feasibility.

Genotype is a significant factor determining mutation frequency. A reliable effect of concentration and variety on the total mutation frequency was found; Vezha generally produced a higher output of mutant families than Igrysta at the same concentrations. The integrative indicator “variability level” is more informative than simple mutation frequency because it also reflects the diversity of the spectrum of altered traits. The most sensitive (and frequent) were traits of the first (shoot architecture) and fourth (growth and development traits) groups. For EMS, maximum frequencies were often observed in Vezha at the higher concentration (height, waxiness), whereas for SA, changes were more typical for the first trait group. The

optimal range is SA 0.025–0.05% and EMS 0.05%. Vezha is a more suitable object for obtaining a broad pool of heritable changes at moderate concentrations. Igrysta may require more cautious selection of regimes at high doses. Overall, local forms are suitable as starting material for mutation breeding.

Sodium azide at moderate doses is an effective tool for improving the biochemical quality of winter wheat grain in terms of protein content and quality and the presence of beneficial microelements. With a well-chosen initial form (Igrysta), a comparatively high number of such forms can be obtained. Lines 41 and 44 combine excellent technological quality traits (increased protein content, strong gluten, high levels of high-molecular-weight glutenins with moderate levels of low-molecular-weight fractions) with high yield, making them realistic candidates for regional release as varieties. Lines 32 and 35 are also optimal in quality and exceed the standard in yield, but are primarily of interest as donors for genetic improvement of winter wheat.

Key words: winter wheat, ecological genetics, cereals, ethyl methanesulfonate, sodium azide, heritable variability, mutagenesis.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в наукових фахових виданнях України:

1. **Діденко В. В.**, Назаренко М. М. Депресія вихідного матеріалу пшениці озимої в залежності від сорту та типу чинника. *Таврійський науковий вісник*. 2023. Вип. 132. С. 47–53. Режим доступу: *https://doi.org/*10.32782/2226-0099.2023.132.6 *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

2. **Didenko V.**, Nazarenko M. Impact of ecogenetic factors on cytogenetic variability of winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 1. P. 16–24. DOI: 10.32819/202503. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

3. **Діденко В. В.**, Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій у пшениці озимої степового екотипу. *Аграрні інновації*. 2025. Вип. 31. С. 167–111. Режим доступу: *https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2025.31.26 (Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

4. **Didenko V.**, Nazarenko M. Advantageous of chemical high genetic active mutagens action on well local-adapted bread wheat germplasm. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 4. P. 209–215. DOI: 10.32819/202524. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

Тези наукових доповідей:

5. **Didenko V.**, Nazarenko M. Mutagen depression effects on the first stages of winter wheat plants development. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали IV Всеукр. науково-практ. конф., присвяченої пам’яті вченого-селекціонера в галузі баштанництва І. І. Колесника (29 листопада 2022 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна). Дніпро, 2022. С. 92-95. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті).*

6. **Didenko V.**, Nazarenko M., Izhboldin O. Mutagen depression effects on the winter wheat varieties depending on the type of variety and interaction with mutagen

factor. *Матеріали VII Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 21–22 листопада 2023 р.). Дніпро: ДДАЕУ, 2023. С. 48-49. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті).*

7. **Didenko V.**, Nazarenko M. Cytologycal variabiliyt under EMS and AN action. *Матеріали VIII Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 19–20 листопада 2024 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2024. С. 109-110. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).*

8. **Didenko V.**, Nazarenko M. Influence of ecogenetic factors on cytogenetic variability of winter wheat. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали V Всеукр. науково-практ. конф. (10 квітня 2025 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна). С. 105–110. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).*

9. **Didenko V.**, Nazarenko M. Generating useful variation in winter wheat via sodium azide. *Матеріали IX Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 19–20 листопада 2025 р.). Дніпро: ДДАЕУ, 2025. С. 99-102. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).*

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ..... 14

ВСТУП..... 15

РОЗДІЛ 1. ВИКОРИСТАННЯ НОВИХ ХІМІЧНИХ ФОРМОТВОРЧИХ ЧИННИКІВ ДЛЯ АКТИВАЦІЇ ПРОЦЕСУ СТВОРЕННЯ НОВИХ ФОРМ КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН 21

1.1. Розвиток уявлень про використання зовнішніх чинників у генетичному поліпшенні 21

1.2. Дослідження та використання нових агентів у формотворчому процесі 25

1.3. Сайт-специфічний мутагенез: сучасний розвиток та шляхи вдосконалення 31

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ..... 38

2.1. Характеристика об'єкта досліджень..... 38

2.2. Задіяні мутагени: особливості застосування та функціональні відмінності 39

2.3. Умови виконання дослідів 41

2.4. Методика цитогенетичного аналізу 47

2.5. Методики виявлення та обліків змін 48

РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ ОБРАНИХ ЕКОГЕНЕТИЧНИХ ЧИННИКІВ НА ОНТОГЕНЕТИЧНІ ПАРАМЕТРИ РОСЛИН ПЕРШОГО ПОКОЛІННЯ 56

РОЗДІЛ 4. ЦИТОГЕНЕТИЧНІ НАСЛІДКИ ДІЇ САЙТ-СПЕЦИФІЧНИХ АГЕНТІВ 81

РОЗДІЛ 5. ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ЗМІН У СІМ'ЯХ ТА ЛІНІЯХ ЗА ДІЇ ЕКОГЕНЕТИЧНИХ ЧИННИКІВ 106

5.1. Рівень мінливості сімей у поколіннях M_2 — M_3..... 106

5.2. Спектр спадкових змін у поколіннях M_2 — M_3 116

5.3. Формотворчий процес у отриманні нових господарсько-цінних форм за досліджуваними типами мінливості..... 124

ВИСНОВКИ……. 156
РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ…… 158
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ…….…….. 159
ДОДАТКИ……. 182

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ

ГТК – гідротермічний коефіцієнт

ДДАЕУ – Дніпровський державний аграрно-економічний університет

ННЦ – навчально-науковий центр

АН – азид натрію

ЕМС – етилметансульфонат

МТЗ – маса тисячі зерен

ВСТУП

Актуальність теми. Зміни агрокліматичних умов у поєднанні з динамікою ринкових запитів скорочують період актуальності новостворених сортів пшениці, тому зростає потреба в широкому залученні різноманітної зародкової плазми з комплексом господарсько-цінних ознак. Одним з провідних напрямів добору й надалі залишається підвищення маси зерна з колоса. Потенційний рівень урожайності м'якої пшениці оцінюють у межах до 12 тонн, а подальший приріст очікують насамперед завдяки створенню високоінтенсивних сортів, здатних максимально ефективно реалізовувати агротехнічні ресурси.

Продуктивність сорту визначається сукупністю взаємопов'язаних ознак, серед яких ключовими є продуктивна кущистість, озерненість колоса та маса зерна. Результативна селекція потребує наявності генетично охарактеризованого різноманітного матеріалу й використання підходів, що розширюють спадкову мінливість. Попри те що базовим джерелом залишається світова колекція, важливого значення набувають методи індукції стабільних спадкових зрушень, зокрема застосування хімічних агентів з високою генетичною активністю (наприклад, азиду натрію), які здатні формувати успадковувані зміни морфо-фізіологічних характеристик.

Індукована мінливість може виникати під впливом різних чинників — температурних і водних стресів, а також змін у режимі живлення, що вказує на існування механізмів адаптивної відповіді організмів на зовнішні виклики. Морфологічні прояви таких реакцій нерідко супроводжуються геномними перебудовами епігенетичного та структурного рівня.

Перспективним є напрям, пов'язаний з вивченням дії індукторів високої активності, насамперед азиду натрію (АН) та етилметансульфонату (ЕМС), які відносять до хімічних супермутагенів. Для м'якої пшениці їх застосування може забезпечувати високий рівень генетичної варіабельності, що актуалізує подальше вдосконалення підходів до аналізу ДНК окремих генів і з'ясування молекулярних основ індукованої мінливості.

Озима пшениця залишається пріоритетною культурою для територій з нестабільними агрокліматичними умовами. Нерівномірність зволоження та коливання температурного режиму спричиняють істотні річні відмінності у врожайності, тому формування нової зародкової плазми для генетичного вдосконалення культури набуває особливої актуальності.

Застосування мутагенів до різноманітного еколого-географічного матеріалу відкриває можливості отримання цінних «малих» мутацій у конкретних генотипах. Такі зміни можуть мати прихований комплексний характер і підвищувати біохімічну цінність. Це є важливим для поліпшення харчової якості пшениці, яка нерідко залишається недостатньо узгодженою з потребами населення та сучасними вимогами до продуктів.

Мутагенний вплив з подальшим спадковим закріпленням змін привертає увагу завдяки вираженій генотип-специфічності та здатності індукувати полігенні малі мутації, часто з біохімічною спрямованістю. Саме ця властивість створює додаткові можливості генетичного поліпшення пшениці, які в багатьох інших селекційних підходах проявляються менш виразно.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана на кафедрі селекції і насінництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету в рамках наукових тем: «Використання індукованого біорізноманіття та формотворчого процесу» (номер державної реєстрації 0120U104321), грантової тематики «Winter wheat variability by grain productivity and quality under local conditions of Ukrainian North Steppe», «Evaluation and improvement of cereal grain quality by nutrient value» AgriSciences Platform (Czech University of Life Sciences Prague – CZU).

Мета і завдання дослідження. *Метою* дисертаційної роботи є з'ясувати особливості дії високоактивних хімічних супермутагенів і визначити оптимальні умови їхнього застосування.

Для досягнення цієї мети вирішували такі *завдання*:

- з'ясувати, як проявляється мутагенна депресія залежно від

генотипу, природи мутагену та рівня мутагенного навантаження;

- охарактеризувати дію мутагенних чинників на клітинному рівні та встановити її зв'язок з ефектами, що проявляються на рівні рослини;
- визначити частоту й спектр індукованих мутацій та описати закономірності їх виникнення залежно від об'єкта мутагенної дії, природи чинника та його концентрації;
- виявити закономірності формування позитивних змін за продуктивністю та іншими селекційно цінними ознаками;
- оцінити результативність мутагенів і різних концентрацій у індукції спадкових змін з урахуванням генотипу вихідного матеріалу;
- розробити й апробувати підходи до оцінювання мутантного матеріалу за показниками якості продукції.

Об'єкт дослідження – мутаційний процес у рослин пшениці озимої місцевих сортів.

Предмет дослідження – параметри мутагенної депресії; частота хромосомних аберацій у M_1 після мутагенної обробки; частота та спектр індукованих мутацій у M_2 і наступних поколіннях; формування нових константних селекційно- та генетично цінних мутантних ліній; варіативність сортів і ознак залежно від природи мутагену та його дози/концентрації.

Методи дослідження – обробка сухого стиглого насіння водними розчинами мутагенів; визначення частоти й спектра мутацій у поколіннях M_2–M_4; польовий облік і структурний аналіз елементів урожайності; визначення вмісту білка в M_3–M_4 із добором перспективних мутантних ліній; цитогенетичний аналіз анафазним методом; статистична обробка даних (перевірка достовірності різниці середніх за t- і F-критеріями, дисперсійний та кластерний аналіз); оцінювання фотосинтетичної активності, посухостійкості та показників якості білка у відібраних мутантних ліній.

Наукова новизна одержаних результатів. За результатами наукових досліджень на аутекологічному та ценотичному рівнях *вперше*:

- обґрунтовано результативність використання азиду натрію та етилметансульфонату як чинників, що забезпечують формування вираженої спадкової мінливості;
- виокремлено прогностичні маркери характеру мутагенної дії, які дають змогу прогнозувати її наслідки з позицій спадкової мінливості;
- кількісно охарактеризовано частоту виникнення нових спадкових змін у системі «генотип – чинник»;
- встановлено, що за зіставного рівня екогенетичної мінливості можливий ширший спектр і амплітуда варіювання ознак, ніж вважалося раніше;
- окреслено практично значущі межі екогенетичної та фізіологічної токсичності цих мутагенів у програмах генетичного поліпшення пшениці з урахуванням рівня індукованої мінливості.

удосконалено:

- підходи до виявлення цитогенетичної варіабельності за мутагенної дії та підвищено їхню прогностичність;
- уявлення про модельність депресивних ефектів супермутагенів шляхом розширення аналізу на додаткові параметри онтогенезу;
- практичні прийоми керування формотворчим процесом через застосування високоактивних хімічних мутагенів.

набули подальшого розвитку:

- підходи до оптимізації концентрацій екогенетичних чинників для забезпечення стабільно високого рівня формоутворення;
- методики оцінювання ефективності мутагенних чинників у межах експериментального мутагенезу за стандартними протоколами — із підвищенням прогностичності та «модельності» окремих типів змін.

Практичне значення здобутих результатів. Встановлено закономірності дії хімічних супермутагенів як екогенетичних чинників у популяціях озимої пшениці першого покоління, зокрема їхній вплив на ключові параметри онтогенезу та специфіку прояву депресивних і стимулювальних ефектів.

Визначено комплекс показників цитогенетичної активності, придатних для оцінювання концентраційної залежності, охарактеризовано їхню відносну інформативність, модельність для вихідного матеріалу. Показано, що досліджувані супермутагени забезпечують інтенсивнішу індукцію мутацій у місцевому сортовому матеріалі, причому ефект відзначається ширшим спектром змін і тенденцією до формування масштабніших зрушень. Найбільш раціональними для отримання високого рівня мінливості з переважно позитивним характером змін є помірні концентрації: для ЕМС — 0,05%, для АН — 0,025–0,05%. Використання АН 0,1% доцільне переважно у випадках, коли необхідно максимально розширити різноманіття індукованих змін. З огляду на формування селекційно цінного матеріалу найперспективнішою комбінацією визначено Ігриста, АН 0,025%. Також підтверджено вищий потенціал АН щодо індукції корисних біохімічних зрушень.

Показано, що на основі ліній 41 (Ігриста, АН 0,025%) і 44 (Ігриста, АН 0,025%), які поєднують задовільну врожайність із формуванням білка високої якості, є можливість створення стабільних продуктивних агроценозів озимої пшениці з підвищеними показниками зернової якості.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційне дослідження виконано здобувачем як самостійна наукова робота. У процесі його реалізації автор особисто визначив концепцію та послідовність досліджень, сформулював нульову гіпотезу, спроєктував ключові етапи експериментальної програми, розробив схему польового досліду й обґрунтував добір методів для розв’язання поставлених завдань. Польові та лабораторні дослідження, математико-статистичну обробку результатів, а також їхнє узагальнення й інтерпретацію здобувач здійснював самостійно або у співпраці з працівниками Дніпровського державного аграрно-економічного університету (ДДАЕУ).

Апробація результатів дисертації. Основні положення та результати дисертаційного дослідження обговорювалися на VII Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування

сільськогосподарських культур» (Дніпро, 21–22 листопада 2023 р.); V Всеукраїнській науково-практичній конференції «Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі» (10 квітня 2025 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна); VIII Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур» (Дніпро, 19–20 листопада 2024 р.); VI Всеукраїнській науково-практичній конференції, присвяченій пам'яті вченого-селекціонера в галузі баштанництва І. І. Колесника «Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі» (29 листопада 2022 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна); IX Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур» (Дніпро, 19–20 листопада 2025 р).

Матеріали дисертаційного дослідження пройшли апробацію та були представлені для обговорення на щорічних наукових конференціях професорсько-викладацького складу кафедри селекції і насінництва й агрономічного факультету ДДАЕУ. Отримані результати регулярно заслуховували під час піврічних і річних звітів згідно з індивідуальним планом здобувача на засіданнях кафедри селекції і насінництва ДДАЕУ.

Публікації. Результати дисертаційного дослідження опубліковано у 9 наукових працях, зокрема 4 статті в наукових фахових виданнях України, 5 тез доповідей конференцій.

Структура дисертації. Загальний обсяг дисертаційної роботи – 190 сторінок, зокрема основного тексту – 144 с. Робота ілюстрована 25 таблицями, 28 рисунками і складається зі вступу, 5 розділів, висновків, рекомендацій виробництву, списку використаних джерел, який налічує 187 найменувань, з них 132 – латиницею та 2 додатків.

РОЗДІЛ 1
ВИКОРИСТАННЯ НОВИХ ХІМІЧНИХ ФОРМОТВОРЧИХ ЧИННИКІВ ДЛЯ АКТИВАЦІЇ ПРОЦЕСУ СТВОРЕННЯ НОВИХ ФОРМ КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН

1.1. Розвиток уявлень про використання зовнішніх чинників у генетичному поліпшенні

Інтердисциплінарні підходи до вивчення агроекосистем, що спираються на пізнання генетично детермінованих процесів (зокрема, індукції біорізноманіття та підтримання його на рівні, достатньому для підвищення потенціалу агроценозів культурних рослин), відкривають можливість переходу до якісно нового рівня керування продуктивністю й формуванням якості. Такий перехід ґрунтується на глибшому розумінні генетичних аспектів взаємодії організмів і змін організму під впливом екогенетичних чинників, тобто на інтегрованому аналізі взаємозв'язків генетичних процесів та екологічних відносин [33, 45].

Необхідність повнішої реалізації генетичного потенціалу сучасних сільськогосподарських культур зумовила посилення уваги до функціонування рослини в системі «генотип – середовище». Важливими стають контекст і складність цієї взаємодії, а також генетично зумовлені механізми адаптивної відповіді. Саме з урахуванням цих чинників нині можна результативно підвищувати загальну продуктивність і технологічні якості продукції агроценозів, не знижуючи їхньої відносної стабільності, а в окремих випадках — навіть посилюючи її [7, 12, 172].

Мутагенна дія екогенетичного чинника забезпечує необхідний рівень спадкової мінливості, завдяки чому на демекологічному рівні відбувається поступовий розвиток ценозів через зміну їхньої генетичної компоненти. Це передбачає дослідження ефектів на різних рівнях організації — від рослинної клітини до мутантної популяції та агроценозу загалом [5, 27, 136].

Застосування інструментарію екологічної генетики дає змогу виокремлювати генетично активні чинники середовища, розкривати механізми

зростання мутаційної мінливості та оцінювати можливості їх регуляції. Окрім цього, стає можливим деталізувати специфіку формування адаптивної відповіді на різних рівнях організації агроценозу конкретної сільськогосподарської культури [44, 164, 165].

Водночас актуальним є пошук шляхів адаптації класичних методик використання мутагенної дії до сучасних обмежень: мінімізація або повноцінне врахування депресивних наслідків мутагенезу в програмах генетичного поліпшення озимої пшениці, коректна регуляція взаємодій у межах конкретних антропогенних систем, а також максимальне залучення місцевих ресурсів для підвищення стабільності кінцевого результату [67, 70].

Така стратегія інтенсифікації біорізноманіття злакових культур через керований мутаційний процес є релевантною для агроекології, генетики та селекції, оскільки дає змогу управляти варіативністю агроценозів і їхніх компонентів на різних рівнях організації живого.

Еволюція підходів до використання мутагенів як джерела корисної мінливості має чітко окреслені історичні етапи. На початку ХХ ст. Гуго де Фріз запропонував ідею застосування опромінення для індукції мутацій у господарсько цінних рослин і заклав теоретичні основи напряму [68, 186].

У 1927 р. були отримані перші мутації під дією радіації, а експерименти з модельними об’єктами підтвердили мутагенну активність рентгенівського опромінення як першого регулярно застосовуваного джерела [34, 41].

Уже в 1928 р. з’явилися перші приклади практичного використання радіомутантів культурних рослин (зокрема, люпин з великим насінням) [36, 103].

У 1930-х роках радіаційний мутагенез почали широко впроваджувати в селекційній практиці; водночас стартували й вітчизняні програми застосування фізичних мутагенів (зокрема, в Одесі). У 1936 р. відбулася перша реєстрація сорту тютюну, отриманого під впливом рентгенівських променів, а в 1942 р. у США створили перший радіомутант серед злакових культур (ячмінь) [6, 38].

З 1949 р. набули розвитку досліди з гамма-опроміненням, де джерелом слугував ізотоп Co^{60}, що дало поштовх регулярним вітчизняним програмам радіомутагенезу [39].

Важливою віхою став 1964 р., коли було створено міжнародний підрозділ ФАО–МАГАТЕ з мутагенезу, що сприяло системному використанню «атомних» технологій у генетиці, селекції та харчовому виробництві, а також запуску глобальних програм мутаційної селекції основних культур [106, 107, 157].

На початку 2000-х років (2000–2009) гамма-промені активно інтегрували в генетичне дослідження мутаційного процесу через ДНК-ідентифікаційні підходи (зокрема, TILLING) і програми реверсивної генетики. Паралельно було сформовано міжнародні бази реєстрації ліній і сортів, отриманих експериментальним мутагенезом [185, 187].

Еколого-генетичний підхід у межах експериментального мутагенезу еволюціонував до комплексної схеми: від реєстрації радіобіологічних ефектів дії чинника до ідентифікації конкретних порушень ДНК, встановлення зв'язку між фенологічною варіативністю та молекулярними змінами, аналізу варіантів прояву ознаки й визначення меж її варіювання (або меж варіювання групи ознак). Саме цей напрям значною мірою визначив сучасний розвиток екологічної генетики як дисципліни [14, 15, 35].

Максимальна інтенсивність класичної мутаційної селекції припала на 1960-ті — початок 1990-х років XX століття, коли було створено найбільшу кількість мутантних сортів, широко залучених у виробництво. Надалі, у зв'язку зі стрімким розвитком генетичної трансформації та методів прямої маніпуляції геномом, мутагенез тимчасово відійшов на другий план, а підходи, що базувалися переважно на фенотиповій оцінці або обмежених біохімічних аналізах, стали сприйматися як менш сучасні та не завжди достатньо обґрунтовані [37, 40].

На початку XXI століття відбулося фактичне перезавантаження напряму: мутаційний процес був інтегрований у програми поліпшення рослин через методи зворотної генетики, які потребують великих популяцій з високою

індукованою мінливістю для накопичення достатньої кількості молекулярних варіантів змін та асоціацій у ДНК. Усвідомлення молекулярних механізмів мутацій (як результату спадкових змін у ДНК) трансформувало індукцію біорізноманіття з «випадкового пошуку» на методику з елементами точного керування [8, 9].

Показовим прикладом селекційної значущості мутагенезу стала короткостебловість — ключова ознака «зеленої революції», що мала мутаційне походження (зокрема, сорти Норін 10, Краснодарський карлик). Саме вона сприяла формуванню нового сортотипу з іншою архітектурою пагона та перерозподілом біомаси на користь зерна [42, 43].

Надалі практичне застосування отримали й інші часті високоймовірні зміни — хлорофільні мутації (зміни забарвлення листків) і цитоплазматично зумовлена чоловіча стерильність, що стали базою для гібридного насінництва широкого спектра зернових культур. Натомість для ознак з низькою потенційною мінливістю ефективнішими часто залишаються прямі молекулярно-генетичні втручання або інсерційний мутагенез (особливо за невеликих розмірів геному) [10, 11, 13].

Сучасні можливості молекулярного інструментарію на рівні геному культурної рослини дали змогу істотно інтенсифікувати еколого-генетичні дослідження. Розкриття екологічних закономірностей на молекулярному рівні сприяло відродженню мутаційного процесу як практичного й наукового інструмента. Зокрема, ідентифікація локусів кількісних ознак, відповідних біохімічних продуктів та їхніх асоціацій створює умови для точного генотипування матеріалу природного або штучного походження, а ДНК-картування та встановлення контролю ознак на молекулярно-генетичному рівні допомагають прогнозувати фенотипову мінливість популяцій на основі «елементарних» змін [161 – 163].

Водночас серйозним обмеженням для надійного впровадження геномної селекції залишається дефіцит повних даних про різноманіття зародкової плазми навіть у межах окремих генетичних колекцій, а також недостатня кількість

фенологічних спостережень для коректного опису прояву ознак на рівні феному [80, 152, 156].

Для екологічної генетики, що використовує штучно індукований мутаційний процес, визначальним є полігенний комплекс господарсько-цінних ознак зі стабільним фенотиповим проявом: продуктивність зерна, технологічні показники якості, стійкість до несприятливих біотичних та абіотичних чинників і здатність ефективно використовувати антропогенні енергетичні та ресурсні дотації. У контексті глобальних кліматичних змін такі експерименти набувають особливої ваги, а встановлення зв'язків між генетичним контролем ознаки та її фенотиповим проявом залишається однією з ключових методологічних проблем [53, 104].

1.2. Дослідження та використання нових агентів у формотворчому процесі

Розвиток стабільних високопродуктивних агроценозів зернових культур ґрунтується на інтеграції екологічної та генетичної мінливості. Екологічна складова відображає здатність одержаних форм і угруповань адаптуватися до конкретних умов середовища та охоплює прояв нових ознак і властивостей за різних екологічних режимів. Еколого-географічний підхід є ключовим для добору вихідного матеріалу, оптимально пристосованого до формування нових форм у межах визначених екологічних ніш [52, 105].

Генетична складова визначає амплітуду варіювання, задаючи межі змін як на рівні окремих генів, так і їхніх асоціацій. Вона відіграє провідну роль у тому, як нові ознаки проявляються та закріплюються в до- і післямутаційних станах. Генетична мінливість також передбачає складну взаємодію модифікованих генів із незміненими компонентами вихідного дикого типу генотипу [1-4].

Критично важливим є успішне закріплення нововведених властивостей — їх відтворюваність і функціональність у низці поколінь. Саме поєднання екологічної придатності та генетичного потенціалу зумовлює створення сортів зернових культур, здатних забезпечувати високу продуктивність у різних

середовищах. Баланс цих компонентів формує підґрунтя сталих агросистем, які можуть відповідати на зміну абіотичних і біотичних тисків та підтримувати поступ у селекції [16, 140, 141].

Така інтегрована концепція підкреслює необхідність поєднання екологічних підходів із генетичними інструментами для підвищення продуктивності й резильєнтності агроценозів [24, 25, 145].

Нестабільність сучасних сортів пшениці значною мірою зумовлена суперселективністю їхньої зародкової плазми, що часто призводить до зниження адаптивності. Це особливо важливо в контексті пошуку компромісу між пластичністю та продуктивністю в різних екологічних і виробничих умовах. Високоселективні програми створення сучасних сортів формують генотипи, які демонструють переваги в специфічних, відносно контрольованих середовищах, але мають обмежену широту адаптації [31, 32, 170].

У результаті такі сорти нерідко втрачають ефективність за відхилень від оптимуму, стаючи вразливими до мінливості погодних умов і стресорів. Натомість багато місцевих форм належать до напівінтенсивних екотипів: вони формувалися під впливом локальних чинників і характеризуються високою пристосувальною здатністю [26]. Саме тому вони часто стабільніші там, де інтенсивні сучасні генотипи «провалюються». Однак місцеві форми зазвичай менш придатні для високої інтенсивності технологій через генетично обмежений потенціал економічно важливих ознак [30]. Перспективним підходом є поєднання адаптивності локальних форм із продуктивним потенціалом сучасних сортів. Розширення меж ознак місцевих генотипів із застосуванням генетичних інструментів може забезпечити їхню інтеграцію в інтенсивні технології без втрати адаптивності [28, 29, 184].

Інтенсивні екотипи можна цілеспрямовано «налаштовувати» до локальних умов, використовуючи низькі дози та концентрації мутагенів для поступової трансформації без істотного порушення балансу ознак [151]. Для ландрас і локальних сортів акцент зміщується на інтенсифікацію — поліпшення окремих економічно чи агрономічно важливих параметрів зі збереженням генетичної

ідентичності. Індуковані мутагенезом генетичні зрушення за своєю природою складні й часто не є нейтральними. Поряд із позитивними змінами можливі небажані або шкідливі ефекти [17, 23, 120].

Використання широкої генетичної бази підвищує ймовірність виявлення сприятливих варіантів і знижує ризики, а робота з великими вибірками дає змогу надійніше відокремлювати нейтрально-позитивні зрушення від небажаних. Отже, критичною є ретельна калібрування доз з урахуванням генотипової мінливості, що підтверджується низкою досліджень із розроблення нових стійких форм [21, 22, 69].

Другим ключовим аспектом застосування екогенетичних чинників є роль генетично зумовлених механізмів стійкості як до окремих мутагенів, так і до сумарного мутаційного тиску. Ці механізми визначають результативність мутагенної обробки [150]. Показано, що хімічні супермутагени здатні ефективно долати первинні бар’єри резистентності, обминаючи внутрішні системи захисту ДНК і забезпечуючи підвищений рівень мутаційного процесу [94, 95]. Дані підтверджують, що такі агенти можуть порушувати базові механізми захисту, відкриваючи можливості індукції нових варіантів мінливості. Водночас сайт-специфічність дії хімічних супермутагенів формує окремі виклики: на відміну від мутагенів суцільної дії, вони взаємодіють із ДНК точніше, що може призводити до непередбачуваних результатів через складні локальні взаємодії «мутаген – послідовність». Унаслідок цього мутації можуть зосереджуватися в певних ділянках, не забезпечуючи бажаної рівномірної мінливості за геномом. Реакції різних генотипів на сайт-специфічні агенти можуть істотно відрізнятися через відмінності архітектури ДНК та систем репарації [158 – 160, 166].

Дослідження підкреслює важливість ідентифікації генотипів у межах місцевого різноманіття, які є більш «відгукливими» до сайт-специфічної дії певних хімічних агентів, особливо за помірних концентрацій. Раніше вже було надійно виявлено форми з підвищеною чутливістю до сайт-специфічної дії окремих мутагенів (наприклад, диметилсульфат) [149]. Такі форми характеризуються особливою геномною архітектурою, що забезпечує ефективну

реакцію за правильно підібраних концентрацій. Поєднання чутливих генотипів з оптимальним режимом дії мутагенів може суттєво підвищувати вихід цінних форм — у деяких випадках до 80%, що пояснюється взаємодією архітектури геному та спеціально підібраних умов мутагенезу [18 – 20].

Помірні концентрації є особливо придатними, оскільки забезпечують сайт-специфічний ефект без надмірного ушкодження геному. Для максимізації практичної віддачі вихідний матеріал доцільно добирати серед високопродуктивних інтенсивних сортів. У менш інтенсивному місцевому матеріалі індуковані мікромутації можуть бути недостатніми, щоб подолати розрив продуктивності порівняно із західноєвропейськими екотипами [46, 71].

Речовини належать до групи високоефективних хімічних мутагенів, які у практиці експериментального мутагенезу часто відносять до так званих «супермутагенів». Їхня принципова перевага полягає в тому, що вони здатні індукувати високу частоту спадкових змін за відносно помірних втрат життєздатності, тоді як застосування фізичних мутагенів у дозах, що забезпечують порівнянний рівень генетичних ушкоджень, зазвичай супроводжується істотнішим зниженням виживання і продуктивності оброблених рослин [121 – 123, 183].

Для речовин характерний специфічний механізм реалізації мутагенної активності, пов’язаний з хімічним перетворенням у клітині та вибірковою взаємодією з окремими ділянками ДНК, що в підсумку проявляється у фенотипі як підвищена частота певних категорій змін, зокрема морфологічно помітних варіантів. Саме це робить азид натрію корисним інструментом для отримання інтенсивних форм із господарсько-цінними ознаками й створення селекційного матеріалу, придатного для подальшого добору та випробувань [64, 116].

Сучасні дослідження переконливо демонструють, що ефективність мутаційної селекції визначається не стільки самим фактом застосування мутагену, скільки точністю підбору режиму впливу. Зокрема, за умови оптимізації системи «природа мутагену — доза (концентрація) — генотип» вихід цінних мутацій здатний істотно зростати, а в окремих випадках — на 60–80 %,

що особливо характерно саме для хімічних мутагенів із вираженою специфічністю [6, 7]. У практичному сенсі це означає, що правильно підібрана концентрація часто підвищує не лише «загальну» частоту змін, а й частку таких варіантів, які реально можуть бути конвертовані в перспективні лінії [142, 167].

Однією з ключових характеристик азиду натрію є висока сайт-специфічність, тобто нерівномірність мутаційного ефекту стосовно різних ділянок геному [148]. На рівні фенотипу це проявляється як зміщення спектра мутацій у бік певних типів змін — порівняно з менш специфічними чинниками, які викликають більш розсіяний набір відхилень. Така властивість важлива, тому що дає змогу не лише фіксувати факт мутагенезу, а й певною мірою керувати спрямованістю процесу, підвищуючи шанс появи потрібних селекційних варіантів за конкретними групами ознак [84, 88].

Водночас мутагенний ефект ніколи не є однаковим для всього матеріалу: відповідь на дію азиду натрію суттєво залежить від генотипу. Встановлено, що окремі сорти та лінії, особливо локальні форми з власними адаптивними особливостями, можуть демонструвати підвищену реактивність за ключовими показниками мутагенезу (частота змін, спектр, вихід перспективних форм). Водночас механізми, які визначають толерантність або підвищену чутливість до мутагенного навантаження (особливості репарації ДНК, антиоксидантні системи, бар’єри метаболічної активації/детоксикації тощо), залишаються описаними неповністю, що робить емпіричний добір режимів і генотипів об’єктивно необхідним [96, 146, 171].

Отже, для практичної селекції принципово важливим є цілеспрямований добір вихідного матеріалу під конкретний мутаген, а також розширення спектра оцінюваної зародкової плазми, щоб точніше встановлювати межі генетичної пластичності й відповіді матеріалу на індуковані впливи. Саме поглиблене вивчення різноманітних генотипів дає змогу підвищити ймовірність отримання корисних змін, а не лише збільшити загальну частоту відхилень [47]. У цьому контексті азид натрію може розглядатися як інструмент не стільки для

максимізації мутацій, скільки для формування контрольованого набору варіантів, придатних для добору в наступних поколіннях [54, 55, 131].

Генетичні зміни беруть початок із мутації: кожен новий алель, який зрештою поширюється в генетичному пулі популяції, спочатку виникає як мутаційна подія — спонтанна або індукована [50, 113]. Без цього постійного притоку нової варіації ні природний, ні цілеспрямований штучний добір не змогли б зміщувати розподіл ознак. У селекції рослин цей базовий принцип перетворюється на практичний інструмент: викликаючи спадкові зміни, селекціонери розширюють палітру фенотипів, доступних для поліпшення, зокрема таких їхніх поєднань, які звичайне схрещування формують вкрай рідко [56, 57, 132].

Багаторічний досвід роботи із зерновими, бобовими та технічними культурами показав, що ретельно контрольований хімічний мутагенез здатний генерувати стійкі, успадковувані зміни, які відразу придатні для добору за врожайністю, адаптацією до стресів і якістю продукції. Показово, що навіть короткочасний вплив у помірних дозах може запускати довготривалі онтогенетичні й спадкові зміни, забезпечуючи селекціонерів значним обсягом вихідного матеріалу для прогресу [147, 168, 178].

У арсеналі методів мутагенезу особливе місце посідає група агентів, які часто позначають як хімічні супермутагени. Ці сполуки цінують за здатність забезпечувати ефективний баланс: вони індукують мутації з істотною частотою, водночас стримуючи екстремальні побічні ефекти — летальність, виражені морфологічні вади або репродуктивний колапс [48, 51, 169].

Завдяки такому поєднанню супермутагени застосовують як у рутинних селекційних програмах, так і у фундаментальних генетичних дослідженнях, спрямованих на з’ясування механізмів дії мутагенезу на молекулярному та хромосомному рівнях [49]. Значна частка сучасних сортів дає змогу простежити ключові алелі до їхнього мутаційного походження, що підкреслює довготривалий вплив цього підходу на сільське господарство [92, 93, 133].

У сучасних програмах хімічний мутагенез виконує дві взаємодоповнювальні ролі. По-перше, він створює батьківські форми, що несуть бажані точкові зміни або невеликі перебудови, які згодом можуть рекомбінуватися та накопичуватися внаслідок схрещування. По-друге, він дає змогу виявляти або порушувати генні системи, що контролюють складні ознаки, наприклад біохімічні механізми, які визначають хлібопекарські якості, тим самим відкриваючи шлях до цільового добору та модельно-орієнтованого пошуку генів [153-155].

1.3. Сайт-специфічний мутагенез: сучасний розвиток та шляхи вдосконалення

У поєднанні з продуманим добором індукований мутагенез забезпечує відносно швидкий і економічно виправданий шлях до отримання прогресу як за кількісними, так і за якісними ознаками. Обробка насіння або тканин технічно нескладна, потребує помірних витрат, а відчутні переваги можуть проявлятися вже в межах кількох поколінь. Ці властивості особливо важливі для ознак, за якими вихідна (природна) мінливість обмежена або має складну полігенну природу (стійкість до хвороб, толерантність до спеки чи посухи, продуктивність на бідних ґрунтах) [54, 55, 131].

Широкий масив літературних даних свідчить про те, що проміжні добре контрольовані дози зазвичай забезпечують найкращий баланс між масштабом змін і життєздатністю, формуючи зручні для добору фенотипи та водночас уникаючи тяжких плейотропних навантажень, які нерідко супроводжують надмірні ушкодження ДНК [124, 143, 144].

Втім, питання вибору доз і надалі залишається предметом активної дискусії. Прихильники високих концентрацій наголошують на широті мутаційного спектра: більша кількість ушкоджень може означати вищу ймовірність комплексних мультигенних змін у межах одного генетичного фону. Аналіз даних справді фіксує успіхи за підвищених доз у окремих видів і для певних груп ознак [180-182].

Однак паралельний масив результатів свідчить про те, що середньо-низькі рівні часто цілком достатні для отримання ліній із високою стійкістю до абіотичних/біотичних стресів і сприятливим агрономічним профілем без тих втрат життєздатності, які є типовими для надмірних обробок. Нові морфотипи виникають уже за помірних доз: змінена архітектура рослин, зсуви в морфології колоса, укрупнення зерна та поліпшення складових характеристик, безпосередньо пов’язаних із харчовою і технологічною цінністю [59, 72].

Важливо також усвідомлювати «подвійний» характер результатів мутагенезу: хімічні обробки регулярно призводять як до появи яскраво виражених варіантів, які легко обліковувати в польових умовах (карлики, напівкарлики, рослини з посиленим восковим нальотом, довгоколосі форми), так і до більш тонких біохімічних і регуляторних змін, що виявляються лише лабораторними методами. Поява помітних мутантів, морфозів і генокопій свідчить про суттєві зрушення в ключових шляхах розвитку [134, 139].

Хоча окремі фізичні методи можуть забезпечувати вищий загальний рівень мутацій, хімічна обробка насіння залишається винятково ефективним способом отримання мінливості, вже придатної для селекції та легко інтегрованої в селекційний конвеєр. Натомість прагнення максимізувати загальну кількість мутацій за рахунок альтернативних підходів часто наштовхується на практичні обмеження: зниження фертильності, нестабільне успадкування та погіршення господарської цінності, які нівелюють початкові здобутки [60, 63, 85].

Сільськогосподарське значення індукованого мутагенезу вже є дуже вагомим: тисячі зареєстрованих сортів — як продовольчих, так і технічних культур — містять алелі мутаційного походження, що лежать в основі їхньої врожайності, стійкості та якості. Зернові культури, зокрема пшениця, рис і ячмінь, а також волокнисті культури, передусім бавовник, посідають у цьому аспекті особливе місце, демонструючи, що мутагенез є зрілим і надійним інструментом генетичного поліпшення [135, 137, 138].

З методологічної позиції мутагени часто об’єднують у дві великі групи. До хімічних агентів відносять алкілувальні сполуки, такі як етилметансульфонат,

який переважно спричиняє точкові заміни; азид натрію, що після метаболічної активації індукує зміни азотистих основ; а також діепоксибутан, здатний формувати як точкові мутації, так і невеликі делеції [81, 91, 108].

До фізичних агентів відносять іонізувальне та неіонізувальне випромінювання (рентгенівські й гамма-промені, швидкі нейтрони, ультрафіолет), кожне з яких має характерний спектр ушкоджень. Обидві групи зробили істотний внесок у розвиток методу, однак хімічні агенти нерідко вирізняються генотип-залежною та зміщеною за послідовністю ДНК взаємодією з хромосомним матеріалом [112]. Цю відносну сайт-специфічність можна використати для спрямованого зміщення мінливості в бік напрямів, що цікавлять дослідника, забезпечуючи більш передбачувані зсуви розподілу ознак порівняно з грубішими, неспецифічно ушкоджувальними видами опромінення [61, 117, 130].

Ці можливості є особливо актуальними для озимої пшениці — ключової зернової культури в регіонах із посиленням кліматичної нестабільності, зокрема на значній частині території України. У міру того як потепління зміщує термічні зони на північ, селекційні завдання потребують поєднання високої зимостійкості з пластичністю в умовах нестійкої весни, для якої характерні періоди посухи, настання спеки та пізні заморозки. Потреба в інструментах, що прискорюють адаптацію за одночасного збереження або поліпшення хлібопекарських і технологічних властивостей зерна, ще ніколи не була такою гострою [89, 119, 178].

Наше дослідження було спрямоване на вивчення спадкової мінливості, сформованої в наборі місцевих та інтродукованих генотипів озимої пшениці, з акцентом на широту й практичну цінність індукованих змін, що охоплюють морфологічні, фізіологічні та біохімічні ознаки [111]. Ми зосередилися на класичних хімічних супермутагенах, оцінюючи їхню здатність викликати спадкові, потенційно сайт-зміщені зміни, які підвищують селекційну цінність матеріалу. Оскільки результати мутагенезу спільно визначаються дозою, умовами впливу та генотипом-реципієнтом, ми спеціально аналізували

взаємодію «генотип − мутаген»: як кожне генетичне тло реагує не лише за частотою змін, а й за спектром залучених ознак [62, 90, 118].

Отримані дані свідчать про дві взаємодоповнювальні селекційні стратегії. Перша — пряме використання: відібрати мутанти, які досягають або перевищують задані порогові рівні за врожайністю, стабільністю та якістю, і передати їх у випробування як сорти-кандидати. Друга — використання як батьківських форм: залучати лінії мутаційного походження як донорів у рекомбінаційних схемах для інтрогресії сприятливих алелей або епіалелей в елітні генотипи, накопичуючи позитивні ефекти й водночас розриваючи небажані зчеплення [110]. Можливість цілеспрямовано керувати біохімічною якістю — наприклад, зміщувати глютеніновий профіль у бік більшої частки високомолекулярних (HMW) субодиниць без надмірного зростання частки низькомолекулярних фракцій або підвищувати вміст мікроелементів, дефіцит яких є типовим для зерна пшениці, — є реальним кроком уперед порівняно з переважно випадковими результатами попередніх підходів до мутагенезу [86, 154, 173, 177].

Сорти й гібриди культурних рослин нерідко реагують на мутагенні чинники чутливіше, ніж їхні дикорослі родичі. Це зазвичай пов’язують із відносно вузьким генетичним базисом, сформованим тривалим добором на окремі господарсько важливі ознаки (продуктивність, розмір органів урожаю, темпи росту), що може супроводжуватися зниженням загальної стійкості до стресів і, відповідно, до мутагенних впливів [74, 129].

Вагомий внесок у генетичне поліпшення зумовлюють і особливості організації геному [109]. Поліплоїдія часто надає переваги щодо толерантності до біотичних і абіотичних стресорів, полегшує адаптацію до нових умов і сприяє розширенню ареалів; для багатьох поліплоїдних форм характерні також збільшені розміри плодів і насіння, що підвищує їх конкурентоспроможність. За узагальненими оцінками, близько третини видів судинних рослин є поліплоїдами [73, 174].

Поряд із ядерним геномом важливе значення мають позаядерні геноми хлоропластів і мітохондрій. Пластидні мутації можуть виникати спонтанно або індукуватися мутагенами чи трансформацією, передаються переважно через материнську цитоплазму й не підпорядковуються класичним менделівським співвідношенням [114]. Їх використовують для формування нових декоративних ознак, підвищення стійкості до грибних хвороб, толерантності до гербіцидів і для отримання цитоплазматичної чоловічої стерильності; при цьому фенотипічний прояв часто визначається складною взаємодією ядерної та цитоплазматичної спадковості [87, 125]. Отже, як геномні, так і позаядерні мутації залишаються важливим ресурсом розширення генетичної різноманітності та поліпшення культурних рослин [82, 175].

Загальне виживання оброблених популяцій є одним з ключових критеріїв результативності мутагенезу, проте воно істотно залежить від умов проведення досліду. У контрольованих системах (теплиці, спеціалізовані дослідні ділянки) середовище зазвичай оптимізують для зменшення стресового навантаження, що підвищує виживаність матеріалу після обробки мутагенами [176]. Натомість у полі на рослини одночасно діє комплекс додаткових чинників — дефіцит вологи, шкідники, хвороби, температурні коливання, неоднорідність ґрунту, — і все це здатне суттєво змінювати як виживання, так і продуктивність [100, 126].

Зіставлення результатів, отриманих у контрольованих та польових умовах, дає змогу об’єктивніше оцінити реальну адаптивність генотипів, зокрема через аналіз середовищної дисперсії та добір форм із підвищеною стійкістю [78, 79, 83]. Практично доцільними є комбіновані схеми тестування (контроль + поле), стресове моделювання в теплицях, а також генетичний аналіз пластичності й адаптивного потенціалу [127, 128].

Варіабельність реакції рослин на епімутагенез є закономірною навіть за однакових концентрацій чинника. Її зумовлюють відмінності генотипової чутливості, неоднакова сприйнятливість тканин і клітин, стадія органогенезу (меристеми, як правило, реагують інтенсивніше), а також нерівномірність проявів стерильності й інші супутні ефекти [77, 98, 102, 115].

Для підвищення достовірності висновків важливі достатні вибірки репродуктивних органів, порівняльний аналіз генотипів і залучення молекулярних епігенетичних маркерів (зокрема, оцінювання рівнів метилювання ДНК), що дає змогу точніше інтерпретувати механізми дії чинника [75, 97, 101]. Урахування зазначених детермінант та застосування мультидисциплінарних підходів є необхідними для коректного аналізу епімутагенезу й для створення генотипів з підвищеною стійкістю до стресів [76, 99].

Висновки до розділу 1

1. Опрацювання й узагальнення наукових джерел у межах розділу засвідчує високу актуальність досліджень мутагенних впливів і їхню ключову роль у генетичному поліпшенні культурних рослин. Прояви, зафіксовані вже в першому поколінні, демонструють, що індуковані зміни здатні ініціювати тривалі ланцюги спадкових модифікацій. Це підкреслює перспективність аналізу взаємодії «генотип–мутаген» як визначального чинника формування нових форм, зокрема з підвищеною стійкістю до стресорів.

2. Важливо, що індуковані ефекти можуть бути як відносно передбачуваними в рамках класичних екогенетичних підходів, так і принципово новими за характером прояву. Саме такі нетипові зміни становлять особливу наукову й практичну цінність, адже в частині робіт із поліпшення озимої пшениці та інших культур вони залишалися недостатньо висвітленими. Це обґрунтовує необхідність розширення теоретичної та прикладної бази досліджень із залученням сучасних інструментів — секвенування, геноміки та технологій геномного редагування.

3. Узагальнені літературні дані підтверджують, що генетико-епігенетичний напрям має значний потенціал для створення інноваційних селекційних рішень: отримання форм з вищою продуктивністю, кращою адаптивністю до абіотичних і біотичних чинників, а також із комплексом інших господарсько-цінних ознак.

4. Водночас аналіз показує, що в низці досліджень недостатньо враховано можливі негативні наслідки дії екогенетичних чинників, здатні знижувати результативність отримання цінних змін у вихідному матеріалі. Неповною мірою обґрунтований добір концентрацій під час вивчення механізмів епігенетичного контролю може спричиняти викривлення оцінки сили та спрямованості дії факторів. У підсумку це підвищує ризик недооцінки взаємодії чинника з генотипом і обмежує розроблення більш точних, гнучких і відтворюваних протоколів застосування.

РОЗДІЛ 2
МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Характеристика об'єкта досліджень

Об'єктами дослідження були мутантні рослини першого покоління (M_1), які використовували для виявлення можливих депресивних наслідків дії мутагенів, а також рослини другого–п'ятого поколінь (M_2–M_5) — для визначення частоти та спектра спадкових змін у сортів Вежа й Ігриста. Крім того, до роботи залучали проростки першого покоління з метою оцінювання потенційного рівня цитогенетичної мінливості.

Вихідний матеріал для вивчення екогенетичної дії добирали за принципом максимально повного залучення місцевого еколого-географічного різноманіття форм, придатних для господарського використання в умовах регіону. Такий підхід зумовив необхідність формування вибірок чисельністю у кількасот рослин для кожного варіанта впливу в межах традиційної схеми оцінювання мінливості. Сорти Вежа та Ігриста належать до місцевого напівінтенсивного екотипу, адаптованого до вирощування в зонах нестійкого зволоження, і характеризуються вираженою спеціалізацією за перебігом онтогенезу, високою екологічною стабільністю та достатньою пластичністю залежно від умов середовища. Детальнішу характеристику сортів наведено нижче.

Вежа. Сорт селекції Донецької державної сільськогосподарської дослідної станції Національної академії аграрних наук України, внесений до Державного реєстру з 2018 року. Сорт м'якої озимої пшениці Вежа є середньостиглим і середньорослим, із високою стійкістю до вилягання, що забезпечує стабільне отримання високих урожаїв зерна. Цей сорт вирізняється зимостійкістю та посухостійкістю, завдяки чому є надійним варіантом для вирощування в різних кліматичних умовах. Маса 1000 зерен коливається в межах 36–46 г, а зерно характеризується високою натурою — 814 г/л. Вежа стійка до осипання, що сприяє зменшенню втрат під час збирання врожаю. Сорт також демонструє високу стійкість до основних хвороб пшениці — бурої іржі, борошнистої роси,

кореневих гнилей, септоріозу листя та фузаріозу колоса, що істотно знижує ризики втрат урожаю.

Вежа відзначається високою продуктивністю: за даними оригінатора потенційна врожайність перевищує 110 ц/га (11 т/га), а в різних регіонах України фактична врожайність становить 6,9–9,5 т/га. Зерно сорту містить 14,0–14,9 % сирого протеїну та 26,2–30,4 % сирої клейковини, що робить його цінним для виробництва високоякісного борошна.

Ігриста. Сорт селекції Донецької державної сільськогосподарської дослідної станції Національної академії аграрних наук України, зареєстрований у Державному реєстрі з 2014 року. Упродовж п’яти попередніх років середня врожайність сорту становила 53,3–62,3 ц/га, а за даними випробувань урожайність коливалася в межах 51,4–61,4 ц/га. Тривалість вегетаційного періоду становить 259–274 доби, висота рослин — 77,8–80,7 см.

Сорт характеризується високою стійкістю до вилягання (8,6–8,9 бала) та обсипання (8,4–9,0 бала), а також доброю посухостійкістю (8,4–8,6 бала) і зимостійкістю/холодостійкістю (8,5–8,8 бала). Рівень стійкості до основних хвороб є високим: до борошнистої роси — 8,0–8,6 бала, до бурої іржі — 8,4–9,0 бала, до фузаріозу колоса — 8,8–9,0 бала. Якість зерна відповідає групі цінних: уміст білка становить 13,2–13,5%, клейковини — 27,2–28,1%. За результатами зонального випробування врожайність у Степу досягала 57,8 ц/га, у Лісостепу — 61,4 ц/га, на Поліссі — 51,4 ц/га; рекомендованою зоною вирощування є Степ, напрям використання — зерновий, сорт отримано методом самозапилення.

2.2. Задіяні мутагени: особливості застосування та функціональні відмінності

Насіння двох сортів озимої пшениці —Вежа та Ігриста — обробляли водними розчинами хімічних мутагенів: азидом натрію в концентраціях 0,01%; 0,025%; 0,05% і 0,1% та етилметансульфонатом у концентраціях 0,025%; 0,05% і 0,1%. Для кожного варіанта використовували по 1000 зерен, тривалість

експозиції становила 24 год. Контроль формували з насіння вихідних сортів, яке замочували у воді без додавання мутагенів.

Добір об’єктів для оцінювання екогенетичної дії на етапі формування ініціального матеріалу ґрунтувався на принципі максимально можливого залучення місцевого еколого-географічного різноманіття форм, придатних для господарського використання в умовах регіону. З огляду на традиційну схему аналізу мінливості під впливом чинника це зумовлювало необхідність застосування вибірок чисельністю кількасот рослин у кожному варіанті, що забезпечувало репрезентативність матеріалу та коректність порівнянь [84].

Мутагенні агенти обирали як такі, що широко застосовуються в практиці генетичного поліпшення споріднених культур і для яких підтверджено наявність спадкового ефекту. У досліді сухе насіння озимої пшениці обробляли водними розчинами мутагенів. Робочі розчини готували безпосередньо перед використанням, розчиняючи речовини в дистильованій воді за температури близько 20 °C, щоб уникнути тривалого зберігання та можливого зниження активності. Співвідношення маси насіння й об’єму розчину підтримували на рівні 1:10, а тривалість експозиції (24 год) відповідала загальноприйнятим підходам до таких процедур [81, 82].

Насіння розміщували в марлевих мішечках, заповнюючи їх приблизно на дві третини з урахуванням набубнявіння, а замочування здійснювали в скляному лабораторному посуді. Після завершення обробки насіння промивали у проточній воді щонайменше 30 хв для повного видалення залишків речовин. Далі його висівали у вологий ґрунт дослідних ділянок не пізніше ніж через 2 год після промивання. Частину обробленого насіння залишали для подальшого аналізу цитогенетичної активності.

Азид натрію (NaN_3) є неорганічною сполукою — безбарвною сіллю азотистоводневої кислоти — з високою цитогенетичною активністю та вираженою «модельністю» дії; індуковані зміни переважно пов’язують із впливом на азотовмісні циклічні основи нуклеотидів. Етилметансульфонат ($C_3H_8SO_3$) — органічний алкілувальний агент із групи супермутагенів, для якого

характерні тератогенні та частково канцерогенні властивості. Його дія реалізується здебільшого через індукцію випадкових нуклеотидних заміщень, тобто переважно точкових мутацій: при взаємодії з ДНК відбувається алкілування гуаніну з утворенням О6-етилгуаніну, що під час реплікації може спричиняти помилкове включення тиміну замість цитозину та, як наслідок, транзицію пари G–C в A–T.

Діапазони концентрацій мутагенів визначали з урахуванням результатів попередніх досліджень, у яких показано ефективність подібних чинників на різних сільськогосподарських і декоративних культурах [112]. Нижче наведено хімічні формули супермутагенів, використаних у роботі:

Na^+

$N^- – N^+ – N^-$

(азид натрію)

O

$H_3C–S–O — CH_3$

O

(етилметансульфонат)

2.3. Умови виконання дослідів

Дослідження мутантної популяції, добір стабільних ліній і перевірку спадкування ознак виконували у 2022–2024 рр. на дослідному полі Навчально-наукового центру Дніпровського державного аграрно-економічного університету (кафедра селекції і насінництва, с. Олександрівка, Дніпропетровська обл.), охоплюючи покоління M_1–M_2. Починаючи з M_3 (2023 р.) було розгорнуто контрольні випробування відібраних ліній, а з M_4 (2024–2025 рр.) програму досліджень доповнили оцінюванням показників якості зерна та забезпеченості біологічно цінними елементами живлення. Агротехнічні заходи виконували за загальноприйнятими для зони протоколами, адаптуючи їх до специфіки розсадників експериментального мутагенезу та умов відповідного агроекологічного району.

Дослідні ділянки ННЦ ДДАЕУ характеризуються відносно однорідним ґрунтовим покривом: чорноземи звичайні малогумусні вилугувані

середньосуглинкові, сформовані на суглинковому лесі. Потужність гумусового горизонту становить 40–45 см, перехідного — 45–80 см. Уміст гумусу в орному шарі коливається в межах 2,4–3,4% (за Тюріним), гідролітична кислотність — 0,80–1,41 мг-екв./100 г ґрунту (за Капеном), сума увібраних основ — 21,0–29,0 мг-екв./100 г ґрунту (за Гедройцем). Рівень ґрунтових вод залягає на глибині 8–11 м.

Забезпеченість ґрунту елементами мінерального живлення оцінювали як задовільну або добру: вміст азоту (за Тюріним) становив 4–5 мг/100 г ґрунту, рухомого фосфору (за Чиріковим) — 22–32 мг/100 г, рухомого калію (за Чиріковим) — 22–33 мг/100 г. Для орного шару (0–30 см) гранична вологість дорівнювала 22,5%, для шару 0–60 см — 21,5%; у міру заглиблення профілю цей показник поступово знижувався, досягаючи близько 19,0% у нижчих горизонтах.

Дослідне поле розміщене на схилі з експозицією з півночі на південь у межах с. Олександрівка Дніпровського району Дніпропетровської області та належить до північного нестабільно-вологого теплого агроекологічного району. Таке поєднання ґрунтових і кліматичних характеристик забезпечує виконання експериментів у типових для регіону умовах і є придатним для агроекологічної оцінки досліджуваного матеріалу.

Клімат території за багаторічними даними характеризується такими показниками: гідротермічний коефіцієнт (ГТК) перевищує 0,8; сума опадів за вегетаційний період ярих культур становить 260–270 мм, річна сума опадів — 460–500 мм; сума активних температур — близько 2950 °С; тривалість періоду активних температур — орієнтовно 170 днів; безморозний період у середньому становить 150–170 днів. Завершення весняних заморозків зазвичай припадає на третю декаду березня, а початок осінніх — на другу декаду жовтня; висота снігового покриву здебільшого не перевищує 12 см у межах декади.

Наведені параметри загалом формують достатньо стабільні умови для вирощування сільськогосподарських культур і виконання польових досліджень. Гідротермічний коефіцієнт обчислювали за формулою Г. Т. Селянинова:

$$ГТК = \Sigma r / 0{,}1 \Sigma t°C,$$

де Σr – кількість опадів за період онтогенезу, мм;

0,1 –коефіцієнт обрахунку;

$\Sigma t°C$ – сума активних температур під час вегетації пшениці озимої.

З огляду на співвідношення температури та зволоження гідротермічні умови оцінювали за значенням ГТК і поділяли на такі категорії: 0,4–0,7 — зона сильної посухи; 0,8–1,0 — помірно посушливий режим; 1,1–1,5 — умови, загалом сприятливі для нормального перебігу онтогенезу; понад 1,6 — надмірне зволоження (у роки досліджень не фіксували) [84].

У сезоні вирощування озимої пшениці 2022–2023 рр. середньорічна температура повітря становила 11,0 °С, що було помітно вище за багаторічну норму 8,4 °С (за 40-річним рядом спостережень). Протягом сезону температурний режим коливався в межах від –0,7 °С до 23,3 °С (табл. 2.1), а максимальні значення фіксували в липні, коли температура досягала 23,3 °С.

Сума опадів за вегетаційний період у 2022–2023 рр. становила 510,2 мм, тобто лише незначно поступалася середньому багаторічному рівню (516,4 мм). Найбільша кількість опадів припала на червень (59,4 мм). Середньомісячний показник становив 42,5 мм і практично збігався з багаторічною нормою (42,6 мм).

У цілому водозабезпечення впродовж вегетації було достатнім для потреб озимої пшениці. Значення ГТК, які відповідали умовам, сприятливим для перебігу онтогенезу, фіксували у квітні, травні, червні та серпні. У липні проявлялися періоди підвищеної зволоженості, тоді як наприкінці літа намічалися тенденції до дефіциту вологи. Однак ці відхилення мали короткочасний характер і не спричинили помітного негативного впливу на перебіг вегетації та підсумкові результати досліджень, оскільки загальний гідротермічний режим залишався переважно близьким до оптимального.

Таблиця 2.1

Середньомісячні значення основних метеорологічних показників за 2022–2023 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	23,1	20,2	2,9	31,1	35,0	-3,9	0,75
IX	19,1	15,3	3,8	15,1	36,0	-20,9	0,61
X	6,1	8,3	-2,2	31,7	30,0	1,7	-
XI	6,1	2,6	3,3	43,4	40,0	3,4	-
XII	3,8	-2,0	5,8	69,8	50,0	19,8	-
I	-0,7	-5,5	4,8	46,3	46,0	0,3	-
II	1,1	-4,2	4,9	34,2	35,0	-0,8	-
III	5,8	0,6	5,0	41,2	35,0	6,2	-
IV	8,5	9,3	-0,8	37,4	37,0	0,4	0,82
V	13,1	16,1	-3,0	48,2	45,0	3,2	0,91
VI	22,1	19,5	2,2	59,4	58,0	1,4	1,10
VII	23,3	21,4	1,9	52,4	57,0	-4,6	1,21
Середнє	11,0	8,5	2,3	42,5	42,6	0,1	0,90
				510,2	516,4	-6,2	

У 2023/24 рр. середньорічна температура повітря становила 9,3 °С, що було вищим за середній багаторічний рівень (8,5 °С за 40-річним рядом спостережень). Упродовж року температурний фон коливався від –2,5 °С до 22,0 °С (табл. 2.2), причому максимум у весняно-літній період припав на липень (22,0 °С).

Річна сума опадів дорівнювала 554,0 мм і перевищувала багаторічну норму (516,4 мм); найбільша кількість опадів була зафіксована в червні (124,2 мм). У середньому за місяць випадало 46,6 мм опадів, що також було вище

за багаторічне значення (42,6 мм). Загалом зволоження протягом року можна вважати достатнім, зокрема в критичні фази розвитку культури. Найближчі до оптимальних значення ГТК відмічали у травні, серпні та вересні, тоді як упродовж більшості відрізків сезону спостерігалося підвищене зволоження. У цілому метеорологічні умови 2023/24 рр. були сприятливими для нормального перебігу онтогенезу озимої пшениці.

Таблиця 2.2

Середньомісячні значення основних метеорологічних показників за 2023–2024 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	22,0	20,2	1,8	44,6	35,0	9,6	1,20
IX	19,9	15,3	4,6	43,7	36,0	7,7	1,51
X	7,2	8,3	-1,1	21,7	30,0	-8,3	0,20
XI	4,3	2,6	2,3	48,8	40,0	8,8	-
XII	-2,5	-2,0	0,5	11,4	50,0	-38,6	-
I	-4,8	-5,5	-1,3	66,9	46,0	20,9	-
II	-1,3	-4,2	-2,9	28,1	35,0	-6,9	-
III	1,7	0,6	1,1	22,7	35,0	-12,3	-
IV	11,1	9,3	1,8	34,1	37,0	-2,9	1,00
V	13,6	16,1	-3,5	46,6	45,0	1,6	4,31
VI	19,1	19,5	-0,4	124,2	58,0	66,2	4,62
VII	21,3	21,4	-0,1	61,2	57,0	4,2	1,70
Середнє	9,3	8,5	0,7	46,6	42,6	4	2,67
E				554	516,4	37,6	

У сезоні 2024–2025 рр. середня температура повітря досягала 10,4 °С, що

також перевищувало середній багаторічний показник 8,5 °С. Межі температурних коливань становили від –4,3 °С до 23,7 °С (табл. 2.3), а найвищу температуру відзначено в липні (23,7 °С). Сума опадів за період вегетації становила 577,8 мм, тобто була більшою за багаторічну норму на 61,4 мм; максимум опадів припав на лютий (75,2 мм).

Таблиця 2.3

Середньомісячні значення основних метеорологічних показників за 2024–2025 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	22,1	20,2	1,9	51,1	35,0	16,1	1,38
IX	18,5	15,3	3,2	34,8	36,0	-1,2	0,787
X	6,5	8,3	-1,8	38,4	30,0	8,4	-
XI	5,3	2,6	2,7	67,9	40,0	27,9	-
XII	2,1	-2,0	4,1	50,1	50,0	0,1	-
I	-4,3	-5,5	1,2	34,3	46,0	-11,7	-
II	-3,7	-4,2	0,5	75,2	35,0	40,2	-
III	2,9	0,6	2,3	57,3	35,0	22,3	-
IV	11,7	9,3	2,4	53,7	37,0	16,7	1,70
V	16,1	16,1	0	39,5	45,0	-5,5	0,81
VI	23,1	19,5	3,6	29,7	58,0	-28,3	0,71
VII	23,7	21,4	2,3	45,8	57,0	-11,2	0,88
Середнє	10,4	8,5	1,9	48,2	42,6	5,6	1,03
Сума				577,8	516,4	61,4	

Середньомісячна кількість опадів у цей період дорівнювала 48,2 мм, що перевищувало норму (42,6 мм) і загалом забезпечувало потреби озимої пшениці

у волозі. За значеннями ГТК умови року характеризувалися як задовільні у травні та липні, надмірно вологі — у квітні та серпні, а недостатньо зволожені — у червні та вересні. Загальна оцінка погодних умов сезону — задовільні або умовно задовільні; епізоди перезволоження та короткочасного дефіциту вологи не мали вираженого негативного впливу на перебіг вегетації та результати досліджень.

У цілому впродовж 2022–2025 рр. ґрунтово-кліматичні умови були переважно задовільними й місцями сприятливими для росту та розвитку епімутантних популяцій і ліній озимої пшениці. Погодні чинники здебільшого формували близький до оптимального режим вегетації, а забезпеченість ґрунту елементами живлення відповідала потребам культури. Абіотичних стресів, які могли б істотно вплинути на перебіг досліджень і викривити отримані результати, у дослідний період не зафіксовано.

2.4. Методика цитогенетичного аналізу

Виявлення індукованих змін здійснювали на двох рівнях: хромосомного апарату (цитогенетичний контроль) і цілого організму (візуальні та біохімічні оцінки). Провідним раннім маркером мутагенної дії екогенетичного чинника розглядали наявність і вираженість хромосомних аберацій, оскільки аналіз перших мітотичних поділів дає змогу зафіксувати первинні ушкодження ДНК та уточнити специфіку дії агентів з різними механізмами мутагенезу [42, 43].

Стартовою ланкою експериментального мутагенезу було оцінювання цитогенетичної мінливості в первинних клітинних системах. У пшениці її традиційно визначають у клітинах кореневої меристеми під час перших регулярних поділів, зосереджуючись на стадіях пізньої метафази та ранньої анафази. У контрольованих лабораторних умовах реєстрували типові перебудови, насамперед фрагменти та містки, які є найбільш інформативними й відтворюваними показниками пошкодження хромосомного апарату.

Цитогенетичний блок дослідження виконували за таким протоколом. Сухе насіння та насіння після 24-годинного замочування пророщували в чашках Петрі

на зволоженому фільтрувальному папері в термостаті за температури +25 °С. Кінчики корінців довжиною 0,9–1,1 см відрізали та фіксували у розчині Карнуа (96% етанол : оцтова кислота = 3:1) протягом 24 год, після чого матеріал зберігали у 70% етанолі за температури не вище +2 °С. Для забарвлення використовували ацетокармін; за потреби (у разі недостатньої якості препаратів) виконували мацерацію тканин у 45% оцтовій кислоті. Аналіз здійснювали на тимчасових препаратах відповідно до загальноприйнятих методик.

Облік аберацій здійснювали переважно у 2-й та 3-й фазах мітозу, оцінюючи частоту й структуру цитогенетичних порушень. Реєстрували одинарні та подвійні фрагменти, хромосомні й хроматидні містки, а також інші типи порушень — мікроядра, відстаючі хромосоми тощо.

Препарати переглядали при збільшенні 600× на мікроскопі Micromed XS-3330, фотофіксацію виконували камерою 5M. Для кожного варіанта дії чинника та контролю аналізували не менше 500 клітин (за можливості — до 1000), що забезпечувало достатню репрезентативність і надійність оцінки цитогенетичних ефектів.

2.5. Методики виявлення та обліків змін

У першому поколінні формували мутантну популяцію шляхом індукції екогенетичних ефектів сайт-специфічних хімічних чинників. На дослідних ділянках (10 рядків завдовжки 1,5 м) вручну висівали по 1000 попередньо замочених зернин кожного варіанта; контроль становили вихідні форми, замочені у воді.

У другому поколінні матеріал висівали родинами (сім’ями), розміщуючи кожну сім’ю окремо на ділянках із тими самими параметрами (довжина рядка 1,5 м; міжряддя 0,15 м). Сім’ю трактували як сукупність рослин, отриманих з одного колоса. Форми зі змінами, виявлені у M_2, у третьому поколінні висівали на дворядкових ділянках аналогічного розміру.

Упродовж онтогенезу першого покоління (2022–2023 рр.) оцінювали схожість і виживаність рослин, а також реєстрували поодинокі домінантні

мутації у фазах їх прояву. Окремим блоком аналізували мутагенну депресію, спричинену хімічними чинниками, та її вплив на елементи структури продуктивності; для цього відбирали 50 типових рослин кожного варіанта з урахуванням крайового ефекту. Щоб сформувати сім'ї наступного покоління, з кожного варіанта дії чинника відбирали не менше 500 колосків першого покоління (рис. 2.1).



Рис. 2.1. Загальна схема виконання досліду

У M_1 у польових умовах визначали схожість і зимову виживаність. Схожість обліковували через три тижні після сівби, щоб мінімізувати вплив можливого пригнічення проростання мутагеном або фізіологічних особливостей насіння; застосовували підрахунок рослин на кожній ділянці. Виживання

обчислювали у відсотках як співвідношення кількості рослин, що сформували продуктивний колос, до загальної кількості висіяних рослин. Стерильність пилку оцінювали методом ацетокармінового фарбування під світловим мікроскопом на вибірці 20–25 зразків.

Комплекс продуктивних ознак містив: висоту рослини, загальну й продуктивну кущистість, довжину головного колоса, кількість колосків у головному колосі, кількість зерен, масу зерна та масу 1000 зерен. Візуально-діагностичні зміни аналізували в поколіннях M_1–M_3 за стандартним протоколом: у M_2 фіксували переважну більшість змін, а у M_3 перевіряли їх успадковуваність.

На фазі повних сходів реєстрували хлорофільні та інші помітні відхилення; у фазі колосіння — зміни будови стебла, колоса й листків, а також інтенсивність воскового нальоту. Додатково фіксували строки проходження фенофаз, прояви мутагенної депресії та зсуви термінів дозрівання. Як стандарт ранньостиглості використовували сорт Корисна; потенційно ранні та пізні форми додатково контролювали у фазі цвітіння. У ті самі періоди ідентифікували системні мутації й морфоструктурні зміни колоса, підтверджуючи їх фенологічними даними та порівнянням із контролем.

Упродовж усього онтогенезу озимої пшениці здійснювали добір форм, стійких до хвороб і вилягання, продуктивних ліній, а також варіантів зі змінами кущистості й висоти. Рослини та сім’ї зі зміненими ознаками маркували етикетками із зазначенням характеру зміни, польового номера, варіанта мутагенного впливу, концентрації речовини та сорту. Усі спостереження систематично заносили до журналів польових досліджень [14].

Під час збирання врожаю у M_2 сім’ї зі змінами відбирали індивідуально для кожного варіанта впливу; кожен сніп або окрему рослину (залежно від поширення ознаки) обмолочували окремо. У M_3 процедуру повторювали, роблячи акцент на виокремленні матеріалу як потенційних продуктивних ліній для подальшої селекційної роботи [15]. Зміни вважали підтвердженими після перевірки їх успадкування в наступному поколінні (як правило, у третьому).

Частоту мутантних випадків визначали як відношення кількості сімей або рослин зі змінами до загальної кількості сімей, оцінених у M_2.

У третьому поколінні виконували повний цикл фенологічних спостережень із детальним описом усіх зафіксованих, зокрема новоутворених, змін. Рецесивні ознаки у M_3 зазвичай успадковувалися без розщеплення, тоді як за домінантних змін у межах сімей можливе відщеплення вихідного фенотипу. Окрім цього, у M_3 реєстрували появу нових спадкових змін.

Посів M_3 здійснювали за принципом потенційних ліній: кожну лінію розміщували окремо на дворядковій ділянці (рядок 1,5 м; міжряддя 0,15 м). Контрольну вихідну форму висівали через кожні 20 ділянок за схемою, наближеною до порівняльних випробувань. За результатами M_3 відібрали мутанти з практично цінними поліпшеними ознаками для подальших досліджень, контрольних випробувань на продуктивність і якість та потенційного впровадження. Додатково виокремили генетично важливі форми з рідкісними або перспективними змінами, придатні для використання як компоненти майбутніх схрещувань.

Показано, що оцінювання лише частоти мутацій не дає вичерпної характеристики генетичної активності чинника, особливо за умов сайт-специфічного механізму дії. Тому принципово важливим стало врахування ширини спектра змін, тобто кількості ознак, за якими виникають успадковувані модифікації в межах кожного варіанта впливу.

Запропонований підхід має дві ключові переваги: по-перше, дає змогу відстежувати динаміку мутаційного процесу та оцінювати, як концентрація діючої речовини змінює характер і частоту зрушень; по-друге, забезпечує інтегральну оцінку «кількості та якості» індукованих змін, зменшуючи вплив випадкових коливань і підвищуючи надійність математико-статистичної інтерпретації. У підсумку така система оцінювання робить характеристику мутаційного процесу більш обґрунтованою та інформативною для з’ясування механізмів дії чинників і встановлення їх ефективності у формуванні генетично цінного матеріалу.

Рівень мінливості отриманих форм визначали за показником Pν, який обчислювали за формулою:

$$P_\nu = \alpha \cdot \gamma,$$

де P_ν – інтегральний рівень мінливості для кожного варіанта;

α – частка мутантних випадків, тобто відношення кількості сімей із виявленими мутаціями до загальної кількості сімей у відповідному варіанті;

γ – кількість ознак, за якими у межах варіанта зафіксовано хоча б одну успадковувану зміну.

Для оцінювання змін продуктивності аналізували елементи структури врожайності досліджуваних зразків, відбираючи по 25 рослин із кожного повторення. Площа облікової ділянки змінювалася залежно від етапу дослідження й становила 2–10 м². Досліди закладали з одно- або дворазовою повторністю. Контрольні зразки (стандарт і вихідна форма) розміщували систематично — через кожні десять випробуваних зразків. Як стандарт при оцінюванні продуктивних форм використовували найкращу вихідну форму.

Технологічні показники зерна визначали за вмістом білка та клейковини (у %), а також за складом запасних білків — гліадинів і високо- та низькомолекулярних фракцій глютенінів у перспективних господарсько-цінних формах і системних мутаціях. Вміст білка встановлювали за аналогом методу К’єдаля відповідно до протоколу CNS Model Flash EA 1112 (Thermo, Logiciel Eager 300). Гліадини та глютеніни визначали методом рідинної хроматографії RP-HPLC за внутрішніми протоколами: MO-BIG-001 і MO-BIG-003 (екстракція) та MO-BIG-006 (аналітичне визначення).

Для екстракції білкових фракцій застосовували такі розчини:

Розчин I: $Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$ (50 mM), NaCl (0,1 M), pH 7,8 — для виділення альбумінів і глобулінів.

Розчин II: 70% етанол — для екстракції гліадинів.

Розчин III: $Na_2B_4O_7 \cdot 10H_2O$ (pH 9,8), пропанол 30%, DTT 0,1% — для екстракції білкових компонентів згідно зі стандартними внутрішніми протоколами GDES INRA.

Такий підхід забезпечував повноцінну характеристику біохімічних і структурних змін зерна, індукованих мутагенезом, та давав змогу обґрунтовано виділяти перспективні форми в процесі добору.

Окремо визначали вміст органогенних елементів у зерні, вимірюючи концентрації макро- та мікроелементів: Ca, P, S, Mg, K (г/кг), а також Zn, Cu, Mo, Co, Mn (мг/кг). Лабораторні аналізи виконували на базі кафедри фізіології рослин та інтродукції ДНУ.

Перед вимірюваннями зразки піддавали мінералізації із застосуванням системи мікрохвильового розкладання Multiwave GO Plus (Anton Paar, Австрія). До наважки зерна 0,5 г додавали 10 мл 65% HNO_3 та 1 мл концентрованої HCl (Sigma-Aldrich). Повний цикл мінералізації разом із охолодженням тривав щонайменше 45 хв за температури 185 °C. Мінеральний склад визначали за допомогою атомно-емісійного спектрометра з індуктивно-зв’язаною плазмою Agilent 5110, реєструючи інтенсивність випромінювання на характерних довжинах хвиль; як калібрувальний стандарт використовували мультиелементний розчин Agilent.

Статистичну обробку результатів виконували із застосуванням факторного аналізу та попарних порівнянь за тестом Тьюкі. Достовірність відмінностей між варіантами та контролем перевіряли за критерієм Фішера, а post hoc процедури використовували для оцінювання однорідності дисперсій у групах. Нормальність розподілу оцінювали за критерієм Краскела–Воллеса, а показники асиметрії (As) та ексцесу (Ex) обчислювали за базовими статистиками. Дискримінантний і кластерний аналіз виконували за загальноприйнятими підходами.

Кластеризацію здійснювали на основі евклідових відстаней (за припущенням нормальності розподілу). Формували первинну кореляційну матрицю для показників продуктивності, цитогенетичної мінливості та спектра мутацій з урахуванням генотип-мутагенної взаємодії.

Для багатовимірної статистики застосовували пакет Statistica 10.0, що передбачало розрахунок кореляційних і коваріаційних матриць, визначення

модельних/немодельних параметрів, побудову дискримінантних функцій і класифікаційне групування, оцінку канонічних кореляцій, аналіз статистичних характеристик функцій, дослідження центроїдів виділених груп, класифікацію об’єктів за відстанями в межах кластерів та побудову двовимірних графіків для наочного подання результатів.

Висновки до розділу 2

1. Ґрунтово-кліматичні умови виконання робіт узгоджуються з параметрами закладеного польового досліду та відображають типові для регіону характеристики. Це забезпечує коректну агроекологічну оцінку придатності сортів озимої пшениці й рівня їхньої мінливості з позицій подальшого виробничого використання. Водночас наявна контрастність погодних і ґрунтових умов є достатньою, щоб виявляти ефекти взаємодії «генотип – середовище» та окреслювати межі варіювання господарсько-цінних ознак.

2. Методичні протоколи відповідають загальновизнаним підходам експериментального мутагенезу та оцінювання активності екогенетичних чинників. Їх застосування дає змогу простежити вплив факторів на різних рівнях організації — від клітинного до рівня організму — з урахуванням сайт-специфічності дії. Методичний комплекс охоплює як аналіз мутагенної депресії на етапі формування популяцій, так і ідентифікацію індукованих змін із подальшим підтвердженням їх успадкування в наступних поколіннях.

3. Математико-статистичний інструментарій забезпечує об’єктивне оцінювання мінливості показників і дає змогу надійно встановлювати статистично значущі відмінності між варіантами. Він також дає змогу виокремлювати найбільш інформативні ознаки, оцінювати внесок окремих факторів і здійснювати класифікацію дослідного матеріалу. Таким чином, статистичні процедури формують єдину аналітичну основу для узгодженого трактування польових і лабораторних результатів.

4. Загальна схема польових і лабораторних досліджень відповідає вимогам провідних міжнародних рекомендацій та вітчизняної практики у сфері експериментального мутагенезу й екологічної генетики злакових культур. Вона передбачає повний цикл етапів — від підготовки зразків (зокрема, процедур мікрохвильової мінералізації) до комплексних фенологічних спостережень, цитогенетичного та біохімічного аналізу й фіксації мутаційних змін. Такий підхід забезпечує науково обґрунтовану оцінку генетичних, фізіологічних і біохімічних зрушень у популяціях та створює підґрунтя для виділення перспективних форм, придатних для подальших досліджень і практичного використання.

РОЗДІЛ 3
ВПЛИВ ОБРАНИХ ЕКОГЕНЕТИЧНИХ ЧИННИКІВ НА ОНТОГЕНЕТИЧНІ ПАРАМЕТРИ РОСЛИН ПЕРШОГО ПОКОЛІННЯ

Застосування мутагенних чинників, насамперед хімічних, у програмах генетичного поліпшення рослин дає змогу відносно швидко отримувати нові спадкові варіанти з практично цінними ознаками та формувати вихідний матеріал із якісно новими властивостями. Водночас ефективність такого підходу істотно обмежується явищем мутагенної депресії у першому поколінні, яке проявляється пригніченням росту й розвитку, зниженням життєздатності, порушеннями репродуктивної функції та частковою загибеллю рослин. Саме депресивні наслідки післядії генетично активного чинника часто визначають реальний «вихід» матеріалу для наступних етапів селекційної роботи і нерідко стають ключовим фактором, що звужує популяцію до обсягів, недостатніх для коректної оцінки частоти та спектра спадкових змін.

Мутагенно-індукована депресія в M_1 має подвійне значення. З одного боку, вона є непрямим індикатором інтенсивності ушкоджувального впливу чинника й може відображати «силу» обробки; з іншого — вона безпосередньо зменшує кількість рослин, придатних для подальшого аналізу, і тим самим знижує ймовірність виявлення рідкісних, але селекційно цінних змін у поколіннях M_2–M_3. Таким чином, для практики важливо не стільки максимізувати загальну частоту індукованих порушень, скільки знайти оптимум «мінливість–життєздатність», коли популяція зберігає достатню чисельність і водночас демонструє підвищений рівень спадкової варіації.

У цілому хімічні супермутагени як генетично активні агенти нерідко характеризуються відносно «м’якшим» ушкоджувальним профілем порівняно з деякими фізичними факторами, однак зі збільшенням концентрації їх дія швидко переходить у зону надмірного стресу. У таких умовах зростає не лише частота потенційно корисних полігенних (зокрема, дрібних, біохімічних) змін, а й частка небажаних наслідків: стерильності, різкого ослаблення рослин, зниження

продуктивності та загибелі. Окремим напрямом, який інколи розглядають для пом'якшення депресивних ефектів, є використання антимутагенних речовин. Проте на практиці це часто супроводжується одночасним зниженням інтенсивності мутаційного процесу та, відповідно, зменшенням «виходу» цінних форм, що суперечить основній меті застосування мутагенів як інструмента розширення спадкової мінливості.

Більш перспективним шляхом зниження депресії без різкого спаду мутаційної віддачі є добір вихідних генотипів, які мають генетично зумовлені механізми відносної стійкості до мутагенної дії. У таких форм депресивні наслідки можуть проявлятися слабше, тоді як частка життєздатних рослин і можливість отримання спадково закріплених змін у наступних поколіннях залишаються вищими. Тому оцінка депресивних ефектів у M_1 є необхідною не лише як характеристика токсичності концентрації, а і як інструмент відбору оптимальних комбінацій «генотип – мутаген – доза» для подальшої роботи.

Метою цього етапу дослідження було встановити наслідки дії мутагенів із високою ушкоджувальною здатністю на параметри мутантної популяції у першому поколінні та визначити концентрації, що є найбільш доцільними для практичного застосування в програмах генетичного поліпшення озимої пшениці. Для цього насіння двох сортів озимої пшениці Вежа та Ігриста обробляли водними розчинами двох хімічних мутагенів: азиду натрію у концентраціях 0,01%, 0,025%, 0,05% і 0,1% та етилметансульфонату в концентраціях 0,025%, 0,05% і 0,1%. Для кожного варіанта використовували по 1000 зерен; тривалість експозиції становила 24 години. Контрольні варіанти формували з насіння відповідних сортів, замоченого у воді без додавання мутагенів.

У першому поколінні (M_1) для рослин, отриманих після мутагенної обробки, оцінювали комплекс онтогенетичних показників, що найбільш чутливо відображають депресивні ефекти: схожість, виживання після перезимівлі, фертильність/стерильність пилку, а також елементи структури продуктивності. Посів виконували вручну: по 1000 життєздатних насінин висівали в рядки

довжиною 1,5 м (міжряддя 0,15 м) на ділянках із 10 рядків; для кожного сорту контроль розміщували на початку схеми як базовий еталон порівняння. Стерильність пилку визначали методом світлової мікроскопії на ацетокармін-фарбованих препаратах (20–25 препаратів на варіант), а структурний аналіз продуктивності проводили на вибірці 25–30 типових рослин.

Польові досліди виконували на дослідному полі Дніпровського державного аграрно-економічного університету (с. Олександрівка, Дніпровський район, Дніпропетровська область, Україна). Математико-статистичну обробку результатів здійснювали з використанням дисперсійного аналізу (ANOVA) для оцінки впливу факторів і перевірки достовірності різниць, а також дискримінантного аналізу – для виділення найбільш «модельних» (інформативних) параметрів мутагенної депресії та їх ранжування за внеском у загальний відгук популяції. Усі розрахунки виконували стандартними засобами програми Statistica 10.0.

Загалом було висіяно 16 варіантів (комбінації «сорт – мутаген – концентрація» разом із контролями). Узагальнені дані щодо онтогенетичних параметрів рослин озимої пшениці в M_1 наведено в таблиці 3.1, яка є базою для подальшого порівняльного аналізу депресивних ефектів та обґрунтування оптимальних концентрацій для наступних етапів оцінювання спадкової мінливості у поколіннях M_2–M_5.

У контрольному варіанті сорту Ігриста схожість становила 97,3%, що є хорошим показником для цього генотипу. Після обробки ЕМС відмічено послідовне зниження схожості залежно від концентрації: ЕМС 0,025% — 89,0%, 0,05% — 77,0%, 0,1% — 64,0%. Найвища концентрація ЕМС за силою впливу на проростання наближалася до напівлетальної; при цьому зі збільшенням концентрації фіксували статистично достовірне зменшення схожості на кожному наступному рівні дози ($F= 19,62$; $F_{0,05} = 2,88$; $P = 0,001$).

За дії азиду натрію в концентраціях 0,01 %, 0,025 %, 0,05 % і 0,1 % схожість становила відповідно 87,3 %, 75,0 %, 63,3 % і 55,3 %. Порівняно з ЕМС азид

натрію проявляв помітно сильнішу депресивну дію; за максимальної дози цього чинника ефект для сорту Ігриста фактично досягав напівлетального рівня. Зі зростанням концентрації азиду натрію схожість знижувалася статистично достовірно (F= 17,36; $F_{0,05}$ = 3,16; P = 0,001).

Таблиця 3.1

Схожість та виживання першого покоління пшениці озимої, що отримала мутагенну дію

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт	%	шт	%
Вежа, контроль	976	97,6 ± 1,1	972	97,2 ± 0,5[a]
Вежа, ЕМС 0,025 %	900	90,0 ± 1,3	858	85,8 ± 1,1[b]
Вежа, ЕМС 0,05 %	807	80,6 ± 2,1	746	74,6 ± 1,2[c]
Вежа, ЕМС 0,1 %	700	70,3 ± 2,1	653	65,3 ± 1,2[d]
Вежа, азид натрію 0,01 %	870	87,0 ± 1,3	833	83,3 ± 1,3[b]
Вежа, азид натрію 0,025 %	777	77,6 ± 2,2	745	74,5 ± 1,5[c]
Вежа, азид натрію 0,05 %	707	70,6 ± 1,0	645	64,5 ± 1,3[d]
Вежа, азид натрію 0,1 %	613	61,3 ± 2,0	555	55,5 ± 1,2[e]
Ігриста, контроль	973	97,3 ± 1,2	943	94,3 ± 1,0[a]
Ігриста, ЕМС 0,025 %	890	89,0 ± 2,6	866	86,6 ± 1,1[b]
Ігриста, ЕМС 0,05 %	770	77,0 ± 1,5	742	74,2 ± 1,2[c]
Ігриста, ЕМС 0,1 %	640	64,0 ± 2,2	588	58,8 ± 1,2[d]
Ігриста, азид натрію 0,01 %	873	87,3 ± 2,2	833	83,3 ± 1,3[b]
Ігриста, азид натрію 0,025 %	750	75,0 ± 2,3	702	70,2 ± 1,3[c]
Ігриста, азид натрію 0,05 %	633	63,3 ± 1,1	595	59,5 ± 1,5[d]
Ігриста, азид натрію 0,1 %	553	55,3 ± 1,5	488	48,8 ± 1,3[e]

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості P < 0,05.

У контролі сорту Вежа схожість дорівнювала 97,7%. Після обробки ЕМС вона зменшувалася таким чином: ЕМС 0,025% — 90,0%, 0,05% — 80,7%, 0,1% — 70,3%. Важливо, що найвища концентрація ЕМС за ефектом пригнічення схожості суттєво відрізнялася від аналогічного варіанта у попереднього сорту: генотип Вежа виявився більш стійким до дії ЕМС. Водночас зниження схожості було статистично значущим з кожним підвищенням концентрації (F= 20,32; $F_{0,05}$ = 2,88; P = 0,0001). Загалом мутагенна депресія в цього сорту проявлялася

слабше, ніж у сорту Ігриста, що може бути пов’язано з нижчою чутливістю генотипу за однакових умов вирощування.

За обробки азидом натрію в концентраціях 0,01 %, 0,025 %, 0,05 % і 0,1 % схожість у сорту Вежа становила відповідно 87,0 %, 77,7 %, 70,7 % і 61,3 %. Як і в попередньому випадку, азид натрію проявив себе як мутаген із помітно сильнішою депресивною дією: максимальна концентрація цього чинника виявилася наближеною до напівлетальної також і для сорту Вежа. При цьому зі збільшенням концентрації відмічали статистично достовірне зниження схожості озимої пшениці ($F= 23,14$; $F_{0,05}= 3,16$; $P = 0,0001$). Отже, мутагенна депресія для цього сорту зберігалася на високому рівні, причому саме за дії азиду натрію вона була значно виразнішою (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Прояв мутагенної депресії за дії ЕМС

Для схожості в обох сортів чітко проявляється одна й та сама закономірність: зі зростанням концентрації будь-якого мутагену показник знижується, причому спад є послідовним і підтвердженим дисперсійним аналізом. Водночас азид натрію діє жорсткіше, ніж ЕМС, тобто за однакової «сходинки» дозування він частіше дає глибшу депресію (рис. 3.2).

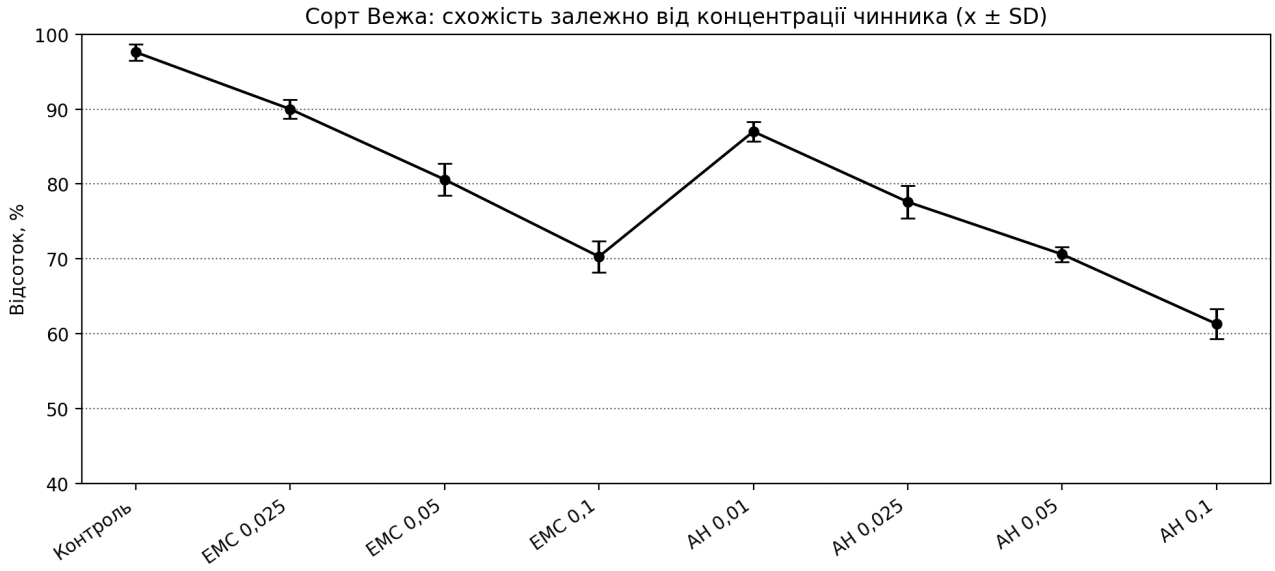

Рис. 3.2. Залежність схожості від концентрації. Сорт Вежа

У сорту Вежа контроль характеризується майже повною польовою схожістю, після чого в разі застосування ЕМС спостерігається рівномірне «ступінчасте» зниження зі збільшенням дози: найменша концентрація дає помірний спад, середня — відчутніший, максимальна — найбільший. За азиду натрію картина аналогічна за напрямком, але амплітуда зниження більша: уже на нижчих концентраціях помітна сильніша депресія, а найвища доза наближається до напівлетального рівня за проявом у полі. Якщо порівнювати мутагени всередині сорту, то Вежа краще тримає ЕМС, ніж азид натрію, і це видно за більш плавним зниженням та вищим збереженням сходів на відповідних дозових рівнях (рис. 3.3).

У сорту Ігриста стартові значення контролю також високі, але подальша реакція на мутагени загалом різкіша. За ЕМС зі збільшенням концентрації схожість знижується послідовно і більш виразно, ніж у Вежі, особливо на

максимальній дозі. За азиду натрію депресія ще сильніша: зі зростанням концентрації схожість знижується швидше, а найвища концентрація формує найбільш критичний варіант серед усіх обробок для цього сорту.

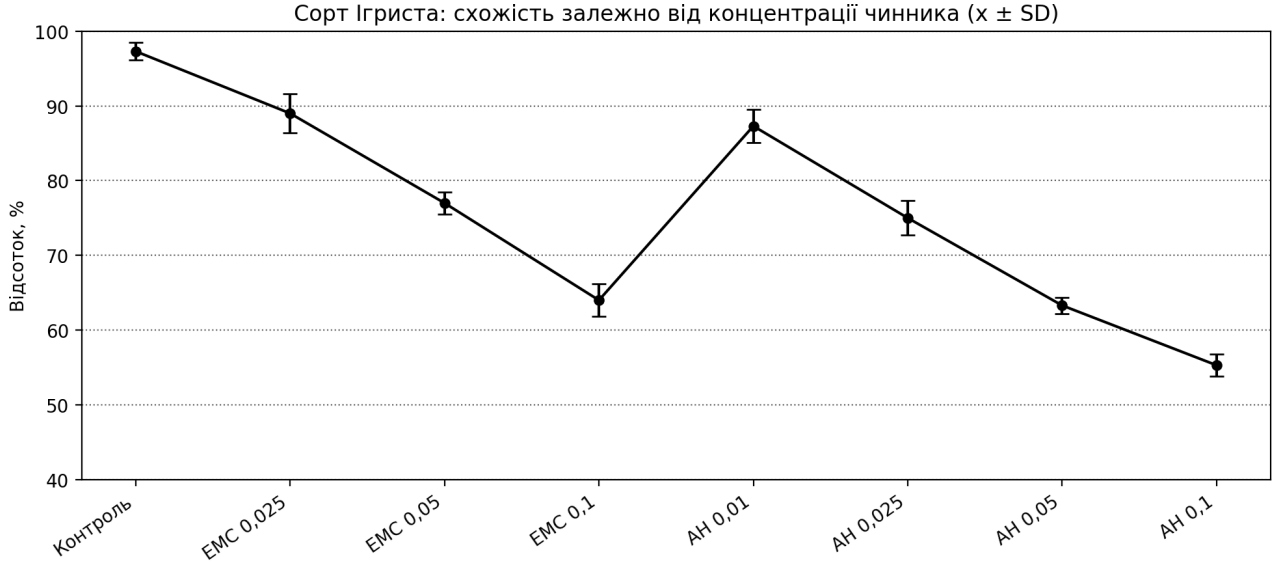

Рис. 3.3. Залежність схожості від концентрації. Сорт Ігриста

У прямому порівнянні сортів можна узагальнити так: Вежа демонструє вищу толерантність до депресивної дії мутагенів на етапі проростання, тоді як Ігриста чутливіша, і різниця особливо помітна на високих концентраціях та при використанні азиду натрію (рис. 3.4).

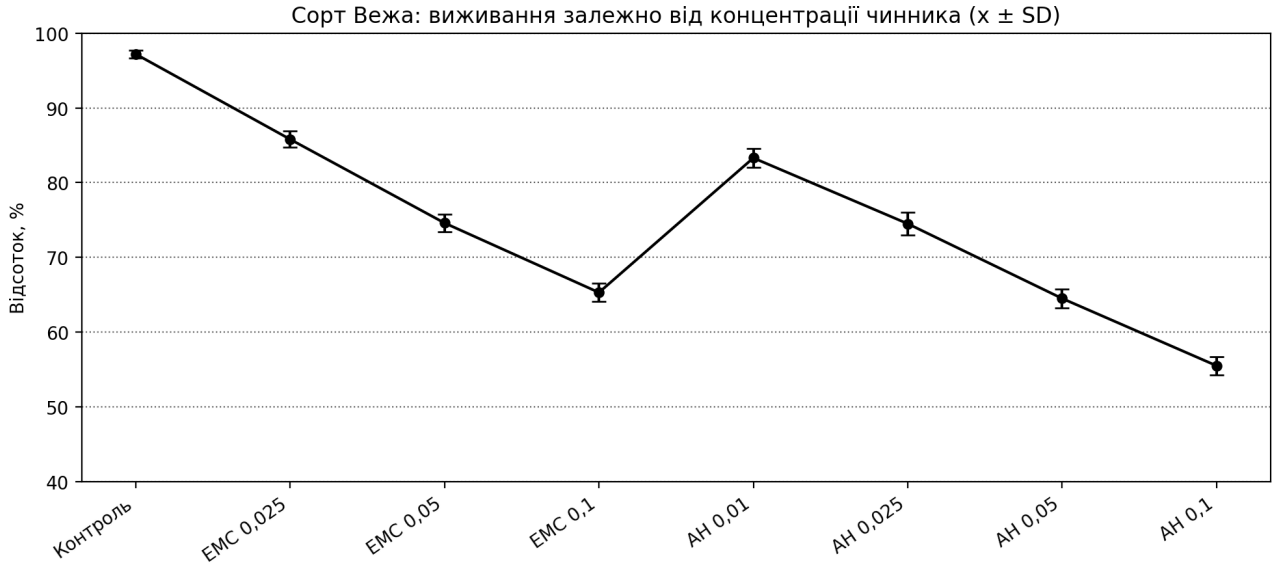

Рис. 3.4. Залежність виживання від концентрації. Сорт Вежа

Для виживання (після перезимівлі/до формування продуктивних рослин) закономірність ще більш «показова» з практичного погляду: кожне підвищення концентрації супроводжується додатковими втратами, і тут знову азид натрію виявляється більш ушкоджувальним агентом, ніж ЕМС. Важливо, що зниження виживання загалом повторює тренд схожості, але зазвичай має «другу хвилю» депресії: частина рослин, які зійшли, не реалізують повноцінний онтогенез і вибувають із популяції (рис. 3.5).

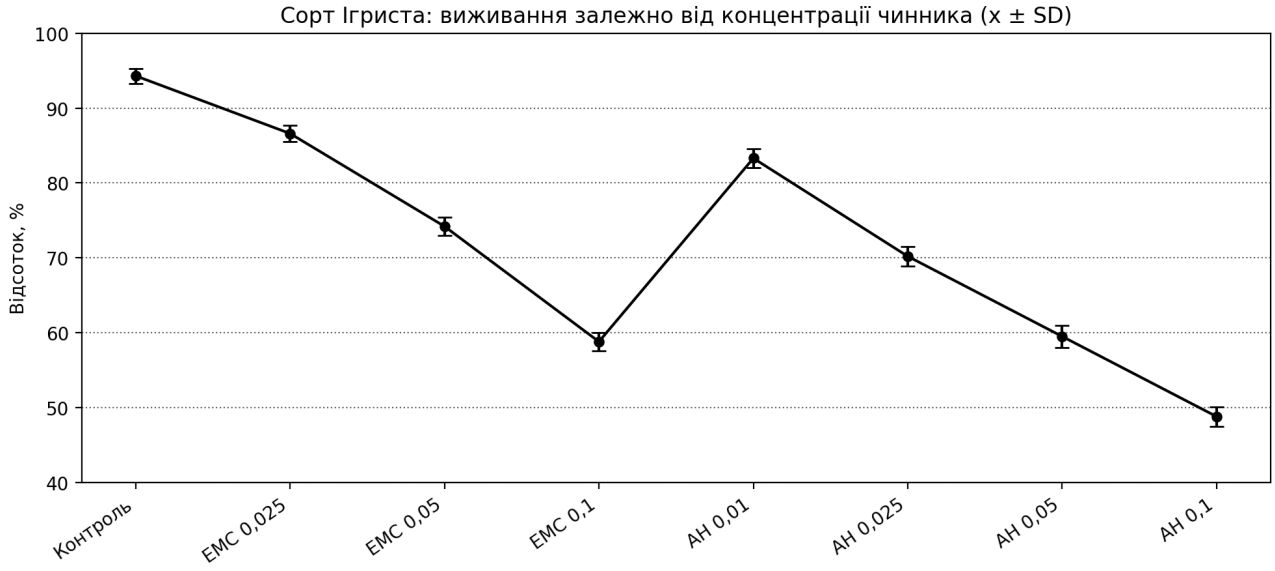

Рис. 3.5. Залежність виживання від концентрації. Сорт Ігриста

У Вежі контроль зберігає майже повну виживаність, а за ЕМС із підвищенням концентрації послідовно зростає частка втрат. На найнижчій дозі втрати відносно невеликі, далі вони збільшуються, і найбільший спад припадає на максимальну концентрацію. За азиду натрію зниження виживання відбувається більш різко: навіть нижча концентрація вже помітно «просаджує» показник, а високі концентрації переводять популяцію в режим суттєвого вибракування рослин. Отже, для Вежі ключовий висновок такий: ЕМС дає м’якший і більш керований рівень депресії, тоді як азид натрію швидше підводить систему до критичних втрат, особливо на верхньому рівні дози.

Узагальнюючи отримані результати, можна стверджувати, що сорт Вежа виявився істотно стійкішим до депресивних проявів у першому поколінні, ніж сорт Ігриста. Водночас азид натрію як мутаген демонстрував значно сильніший вплив у порівнянних концентраціях, ніж ЕМС. Використаний діапазон концентрацій практично досяг напівлетальних рівнів, що забезпечує достатню контрастність за інтенсивністю дії й дає підстави очікувати отримання матеріалу з вираженою генетичною різнорідністю для подальшого аналізу частоти та спектра спадкових змін.

У Ігристої контрольний варіант теж має високу виживаність, але під мутагенним навантаженням сорт втрачає рослини інтенсивніше. За ЕМС зростання дози послідовно погіршує виживання, і максимальна концентрація формує вже «жорсткий» режим добору. За азиду натрію тенденція аналогічна, але більш різка: збільшення концентрації швидше переводить популяцію до стану, коли втрати стають визначальним фактором формування вибірки. Порівняння двох сортів знову показує, що Ігриста загалом чутливіша, а Вежа — стійкіша, причому ця різниця проявляється не лише на етапі сходів, а й на етапі проходження несприятливого періоду та формування життєздатних продуктивних рослин.

За результатами факторного аналізу встановлено, що в усіх варіантах досліду достовірно впливали як генотип (сорт) ($F= 10,5$; $F_{0,05}= 5,59$; $P = 0,01$), так і підвищення концентрації мутагенів ($F= 80,90$; $F_{0,05}= 3,78$; $P <0,01$) .

Узагальнюючи порівняння за двома ознаками одночасно, можна сказати так: обидва показники демонструють узгоджену дозову реакцію, а головні «розділювачі» варіантів — це тип мутагену (азид натрію сильніший за депресією) і генотип (Вежа загалом витриваліша за Ігристу). Практично це означає, що отриманий набір концентрацій справді є контрастним: нижчі рівні дають ще прийнятний вихід матеріалу, тоді як верхні — формують різко виражену депресію й можуть використовуватися як «жорсткий режим», якщо мета — максимальна генетична активність ціною істотних втрат популяції.

Додатково варто наголосити, що проходження фенофаз у матеріалу, обробленого мутагенами за найвищої концентрації, затримувалося на 5–7 днів порівняно з контролем, що є суттєвим. Відповідно, застосовані агенти доцільно віднести до високоактивних за характером дії (рис. 3.6).



Рис. 3.6. Затримка розвитку за дії високих концентрацій

За даними табл. 3.2–3.3 фертильність пилку в обох сортів знижується закономірно й послідовно зі зростанням концентрації мутагену, причому для всіх варіантів вона є нижчою за контроль, а відмінності між концентраціями підтверджені ANOVA ($P < 0,05$). Загальна картина однозначна: чим вища доза — тим сильніша мутагенна депресія репродуктивної сфери.

Таблиця 3.2

Фертильність пилку в першого покоління пшениці озимої за дії ЕМС

Сорт	Контроль	ЕМС 0,025 %	ЕМС 0,05 %	ЕМС 0,1 %
Вежа	$98,0 \pm 0,7^{a}$	$88,1 \pm 1,1^{b}$	$78,4 \pm 1,0^{c}$	$71,1 \pm 1,3^{d}$
Ігриста	$98,7 \pm 0,6^{a}$	$86,2 \pm 1,1^{b}$	$76,0 \pm 0,9^{c}$	$67,1 \pm 1,2^{d}$

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

Таблиця 3.3

Фертильність пилку в першого покоління пшениці озимої за дії азиду натрію

Сорт	Контроль	Азид натрію 0,01%	Азид натрію 0,025%	Азид натрію 0,05%	Азид натрію 0,1%
Вежа	$98,0 \pm 0,6^{a}$	$89,6 \pm 1,0^{b}$	$82,1 \pm 1,1^{c}$	$73,1 \pm 1,1^{d}$	$66,2 \pm 1,1^{e}$
Ігриста	$98,7 \pm 0,7^{a}$	$86,6 \pm 1,2^{b}$	$79,8 \pm 0,7^{c}$	$68,1 \pm 1,1^{d}$	$60,2 \pm 1,2^{e}$

Примітка різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

Для ЕМС обидва сорти стартують із дуже високої фертильності на контролі й далі демонструють чітку дозову відповідь: перехід від найнижчої до найвищої концентрації супроводжується поступовим спадом показника без «плато» або компенсацій (рис. 3.7).

При цьому Ігриста реагує жорсткіше, ніж Вежа: на кожному рівні ЕМС вона втрачає фертильність сильніше, і розрив між сортами зберігається (та навіть посилюється) на високих концентраціях. Практично це означає, що за ЕМС у Ігристої швидше настає критичний рівень репродуктивних втрат, тоді як Вежа демонструє відносно кращу «стійкість» пилкової системи.

Для азиду натрію тенденція така сама, але градієнт спаду крутіший, тобто азид проявляє більш ушкоджувальну дію на фертильність порівняно з ЕМС у разі зіставлення за логікою від м’яких до жорстких режимів (рис. 3.8).

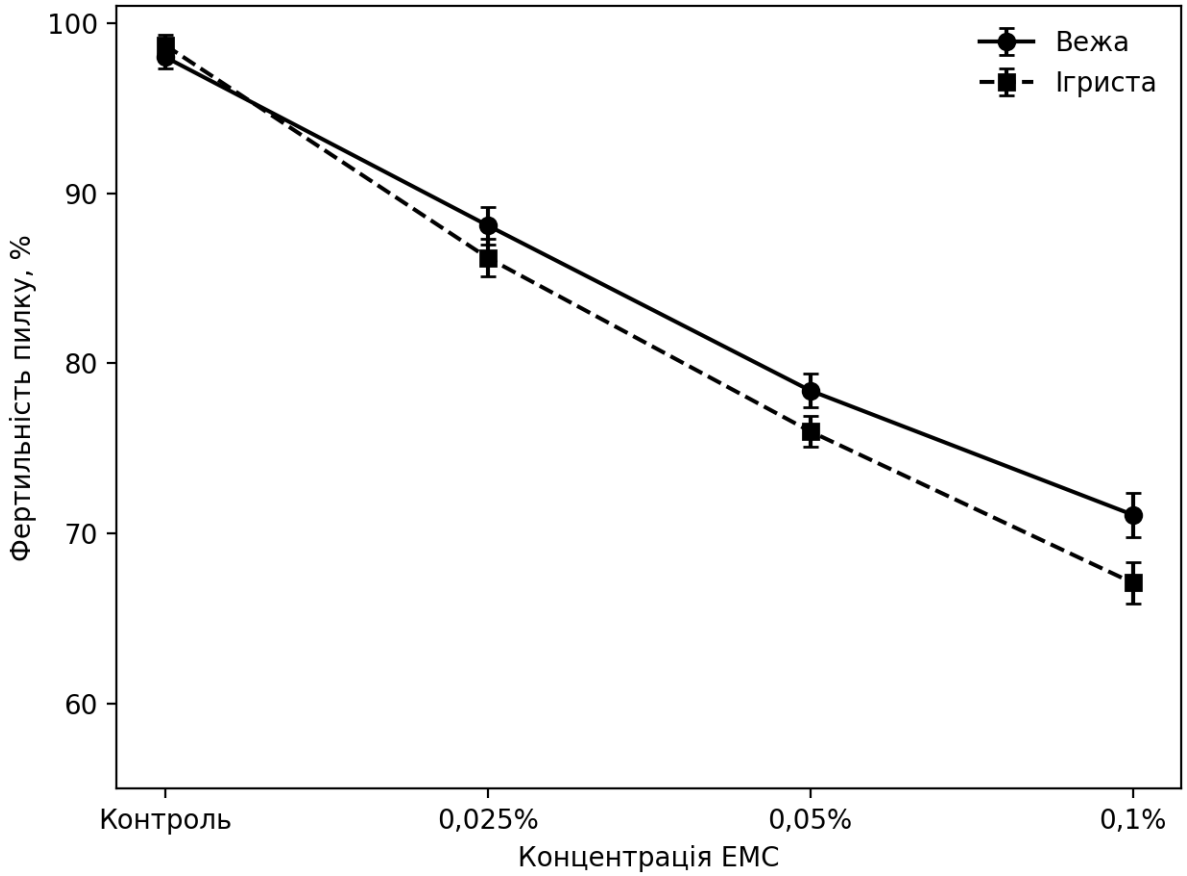

Рис. 3.7. Дія на фертильність ЕМС

Уже на помірних концентраціях видно, що репродуктивна система пригнічується сильніше, а на максимальній дозі формується найбільша різниця від контролю. І тут знову Ігриста більш чутлива, ніж Вежа: за однакових концентрацій у неї фертильність нижча, а спад — глибший. Отже, генотиповий компонент проявляється стабільно: Вежа загалом витримує мутагенне навантаження краще, Ігриста — більш «вразлива» і швидше втрачає репродуктивний потенціал.

Отриманий показник чітко відображає дозозалежну дію мутагенів: зі зростанням їх концентрації фертильність істотно зменшується, що підтверджено дисперсійним аналізом ($F = 114{,}17$; $F_{0,05} = 3{,}11$; $P < 0{,}01$). Окрім цього, зафіксовано й достовірні відмінності між двома генотипами, тобто сортовий чинник також впливає на рівень фертильності ($F = 14{,}19$; $F_{0,05} = 5{,}17$; $P = 0{,}01$).

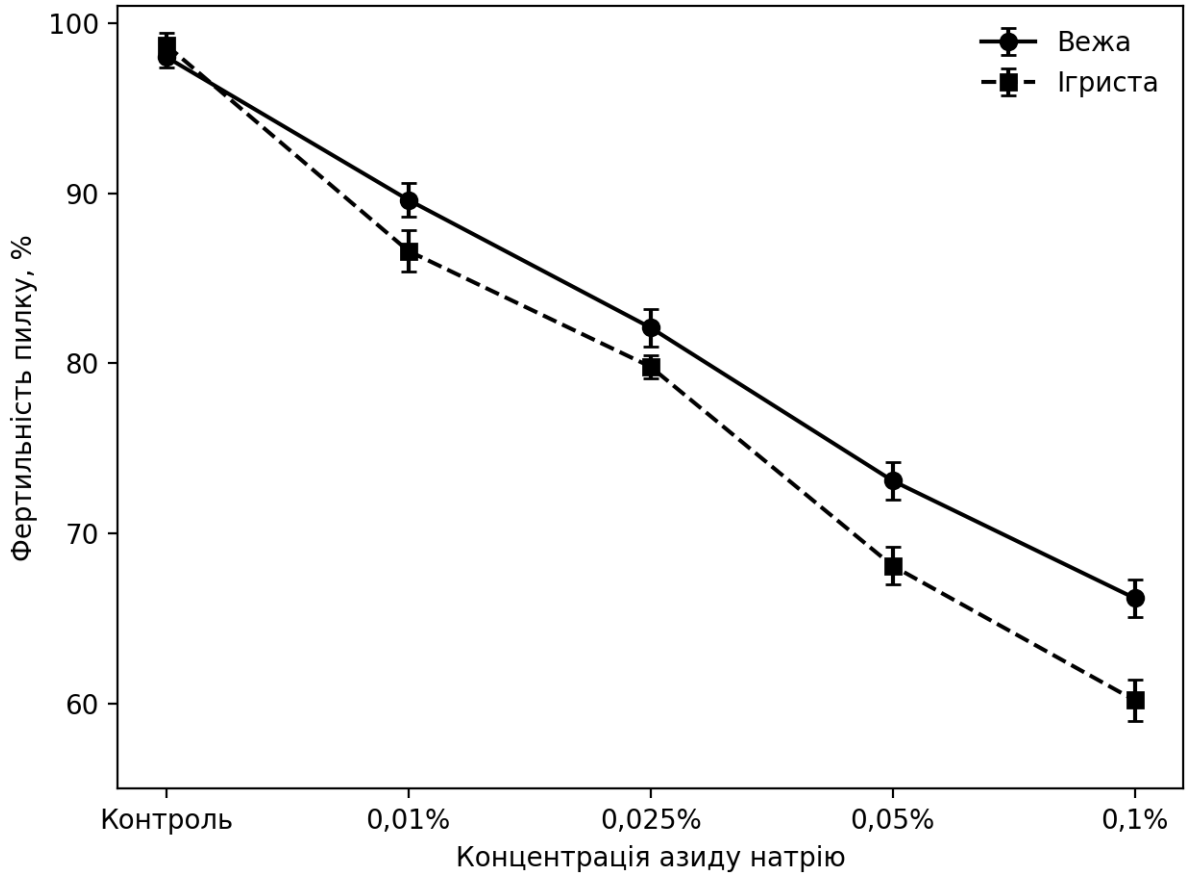

Рис. 3.8. Дія АН на фертильність пилку

У всіх варіантах досліду та для обох сортів фертильність пилку статистично значуще знижувалася під дією кожної з використаних концентрацій порівняно з контролем. Водночас генотипова мінливість проявлялася найвиразніше саме за високих доз мутагенів: із застосуванням підвищених концентрацій різниця між сортами ставала статистично достовірною ($F = 14,44$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,003$).

У підсумку обидва мутагени знижують фертильність дозозалежно; азид натрію діє жорсткіше, ніж ЕМС; Ігриста реагує сильніше, ніж Вежа, що важливо враховувати в ході вибору робочих концентрацій (особливо якщо мета — зберегти достатній вихід насіннєвого матеріалу в M_1 для наступних поколінь).

У таблиці 3.4 узагальнено результати оцінювання впливу мутагенних чинників на елементи структури врожайності в поколінні M_1. Загалом аналіз виконували за дев’ятьма ознаками, однак показники загальної та продуктивної

кущистості, довжини головного колоса і кількості колосків у ньому не наведено, оскільки їхня мінливість проявлялася переважно лише за найвищих рівнів мутагенного навантаження: вона ставала помітною здебільшого за четвертої (і нерідко за третьої) концентрації азиду натрію та за третьої концентрації ЕМС. Тому в таблиці наведено ті параметри, які демонстрували виражену, або щонайменше помірну варіативність, і мають більшу інформативність для характеристики мутагенної депресії: висоту рослин, показники озерненості та маси зерна (з головного колоса і з рослини), а також масу тисячі зерен.

Таблиця 3.4

Елементи структури врожайності. Прояв мутагенної депресії

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Вежа, контроль	99,7[a]	32,0[a]	1,24[a]	3,77[a]	41,2[a]
Вежа, ЕМС 0,025 %	92,1[b]	32,2[a]	1,11[b]	3,36[b]	38,2[b]
Вежа, ЕМС 0,05 %	85,4[c]	30,0[a]	1,01[c]	3,02[c]	34,4[c]
Вежа, ЕМС 0,1 %	79,4[d]	24,1[b]	0,89[d]	2,12[d]	29,8[d]
Вежа, азид натрію 0,01 %	93,0[b]	32,0[a]	1,10[b]	3,22[b]	37,7[b]
Вежа, азид натрію 0,025 %	86,1[c]	30,1[a]	0,96[c]	2,81[c]	33,1[c]
Вежа, азид натрію 0,05 %	78,0[d]	24,2[b]	0,80[d]	2,21[d]	28,1[d]
Вежа, азид натрію 0,1 %	74,0[e]	18,1[c]	0,68[e]	1,52[e]	23,0[e]
Ігриста, контроль	82,0[a]	34,2[a]	1,28[a]	3,44[a]	42,2[a]
Ігриста, ЕМС 0,025 %	79,0[b]	32,1[a]	1,12[b]	3,12[b]	39,0[b]
Ігриста, ЕМС 0,05 %	73,1[c]	31,2[a]	1,01[c]	2,87[c]	34,1[c]
Ігриста, ЕМС 0,1 %	68,1[d]	23,1[b]	0,85[d]	2,00[d]	28,1[d]
Ігриста, азид натрію 0,01 %	79,4[b]	33,1[a]	1,10[b]	3,11[b]	38,6[b]
Ігриста, азид натрію 0,025 %	71,8[c]	32,2[a]	0,98[c]	3,00[c]	34,1[c]
Ігриста, азид натрію 0,05 %	67,1[d]	26,1[b]	0,80[d]	2,32[d]	29,0[d]
Ігриста, азид натрію 0,1 %	63,0[e]	25,1[b]	0,61[e]	1,30[e]	21,1[e]

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

Висота є однією з найбільш чутливих до мутагенної депресії ознак: для обох сортів спостерігається чітке, майже “ступінчасте” зниження зі зростанням концентрації як ЕМС, так і азиду натрію. У сорту Вежа реакція більш виражена

в абсолютних значеннях, бо контрольний фон вищий, але сама закономірність така сама: від помірного зниження на нижчих дозах до сильного пригнічення на максимальних. Для Ігристої стартовий рівень нижчий, однак зі зростанням доз висота теж стабільно знижується. Порівняння мутагенів показує, що азид натрію загалом пригнічує рослини сильніше, особливо на верхніх концентраціях: максимальна доза дає найбільш депресивний ефект у кожного сорту. Важливо, що за висотою кожна наступна концентрація в межах одного мутагену фактично формує окремий рівень депресії, тобто ознака добре відображає градієнт мутагенного навантаження (рис. 3.9).

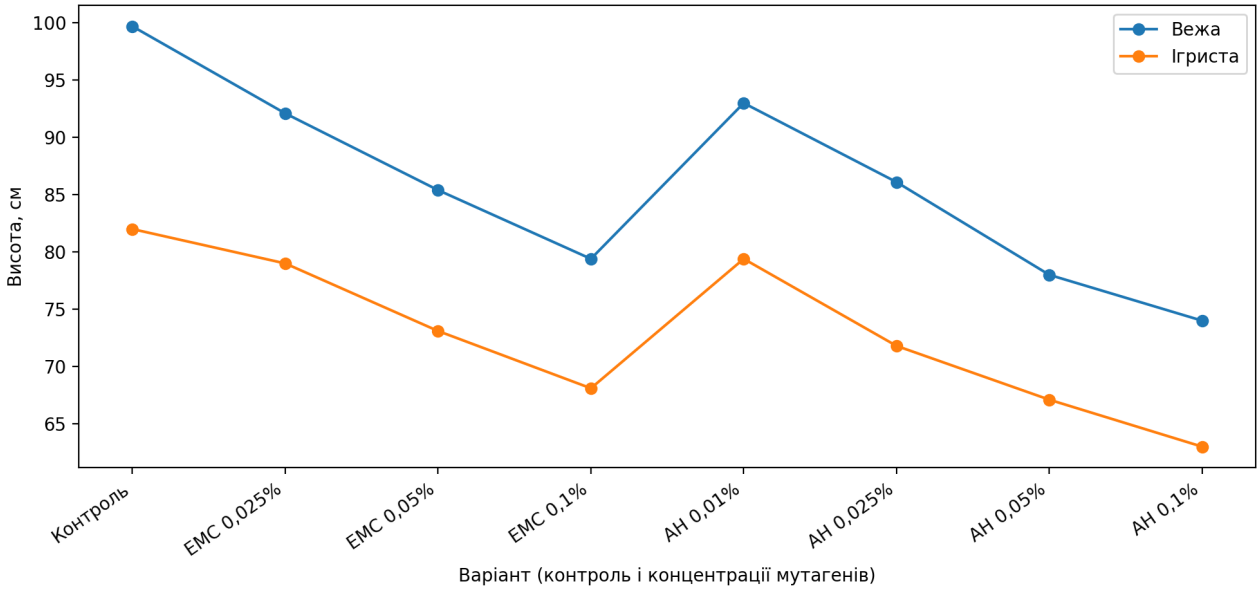

Рис. 3.9. Вплив мутагенних чинників на висоту рослин

Аналіз засвідчив, що для висоти рослин депресивний ефект є найбільш «модельним»: у межах кожного сорту й кожного мутагену всі варіанти за концентраціями достовірно відрізнялися між собою та від контролю. При цьому чітко фіксувалася виражена дія обох чинників — як азиду натрію ($F=69,92$; $F_{0,05}=2,89$; $P<0,01$), так і ЕМС ($F=41,17$; $F_{0,05}=3,21$; $P<0,01$). Вплив генотипу на висоту проявлявся не в кожній окремій концентрації однаково, однак у цілому залишався статистично значущим ($F=9,07$; $F_{0,05}=4,14$; $P=0,01$), що вказує на сортоспецифічну чутливість до депресії за цим морфометричним показником.

Кількість зерна з головного колоса поводиться інакше: на низьких і частині середніх доз вона відносно не змінювалася й часто залишалася близькою до контролю, а різке погіршення проявлялося вже на верхніх концентраціях. Для обох сортів критичною зоною стали високі дози, коли кількість зерен помітно зменшується. При цьому азид натрію виявляє жорсткіший ефект: у Вежі на максимальній дозі він дає найсильніше просідання (аж до рівня, який уже очевидно обмежує потенціал врожаю). У Ігристої тенденція така сама, хоча на найвищій дозі азиду зниження менш провальне, ніж у Вежі, що підкреслює генотипну специфіку реакції. Загалом, кількість зерен — помірно чутлива: вона не реагує так рано, як висота, але добре показує, де починається зона токсичності (рис. 3.10).

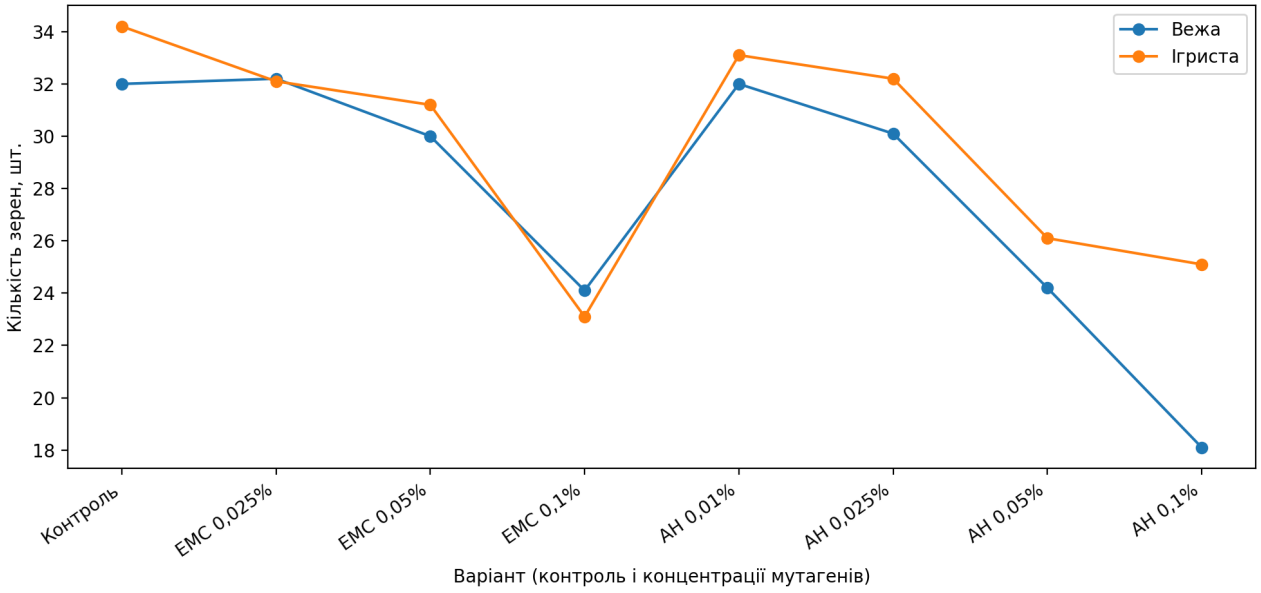

Рис. 3.10. Вплив мутагенних чинників на озерненість

Озерненість головного колоса не належала до найбільш мінливих параметрів, проте й для неї встановлено достовірні ефекти як сорту ($F=6,90$; $F_{0,05}=4,14$; $P=0,03$), так і підвищення концентрації чинника ($F=7,89$; $F_{0,05}=2,89$; $P=0,03$). За характером реакції простежувалося групування генотипів на дві умовні групи, причому чітка різниця між сортами проявлялася переважно за жорсткіших режимів обробки: для азиду натрію — у діапазоні 0,05–0,1%, а для

ЕМС — насамперед за концентрації 0,1%. Це означає, що озерненість колоса реагує на мутагенне навантаження порогово і краще відображає генотипові відмінності саме на верхніх рівнях дози.

Маса зерна з колоса реагує більш «плавно» і водночас більш жорстко, ніж просто кількість зерен: навіть коли озерненість ще не дуже просіла, маса вже зменшується. Для обох сортів видно послідовний спад із підвищенням доз, і він добре диференціює як ЕМС, так і азид натрію. На високих концентраціях азид натрію знову проявляє сильніший депресивний потенціал, особливо у Вежі, де на максимальній концентрації масу з колоса знижено найбільше серед усіх варіантів. Для Ігристої закономірність аналогічна: ЕМС дає значне зниження, але азид на верхніх дозах зазвичай гірший. У практичному сенсі ця ознака є дуже зручною як індикатор, бо вона інтегрує і кількість, і налив (рис. 3.11).

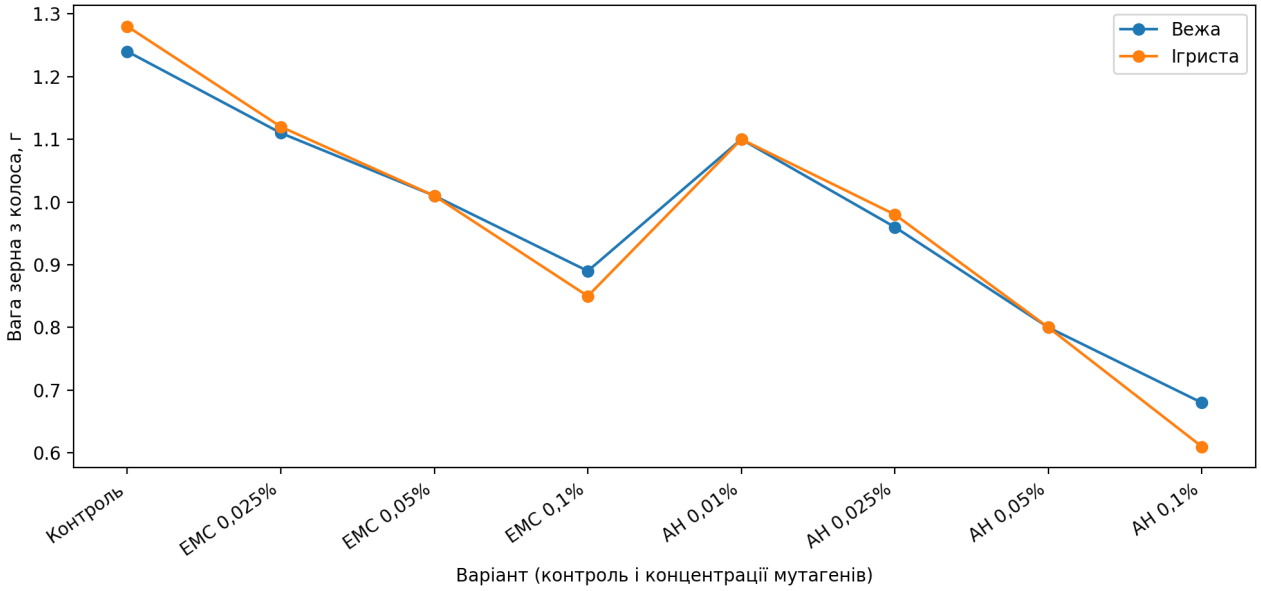

Рис. 3.11. Вплив мутагенних чинників на масу зерна з головного колоса

Показник маса зерна з рослини виявився одним із найбільш інформативних, бо він відразу підсумовує наслідки депресії для всієї продуктивності. У межах кожного сорту зі зростанням концентрацій видно чіткий рух від контрольного рівня до різкого спаду на високих дозах. Для Вежі різниця між помірними та високими дозами особливо контрастна: у верхньому

діапазоні з’являється явний поріг, після якого рослина вже не реалізує продуктивний потенціал навіть за наявності колоса. Для Ігристої картина подібна, але кінцева точка на максимальній дозі азиду ще жорсткіша — саме там спостерігається найглибше зниження. Загалом, якщо вибирати одну польову ознаку як практичний маркер депресії, то маса зерна з рослини — дуже вдалий кандидат, бо він найкраще відповідає на питання, скільки реально втрачено (рис. 3.12)

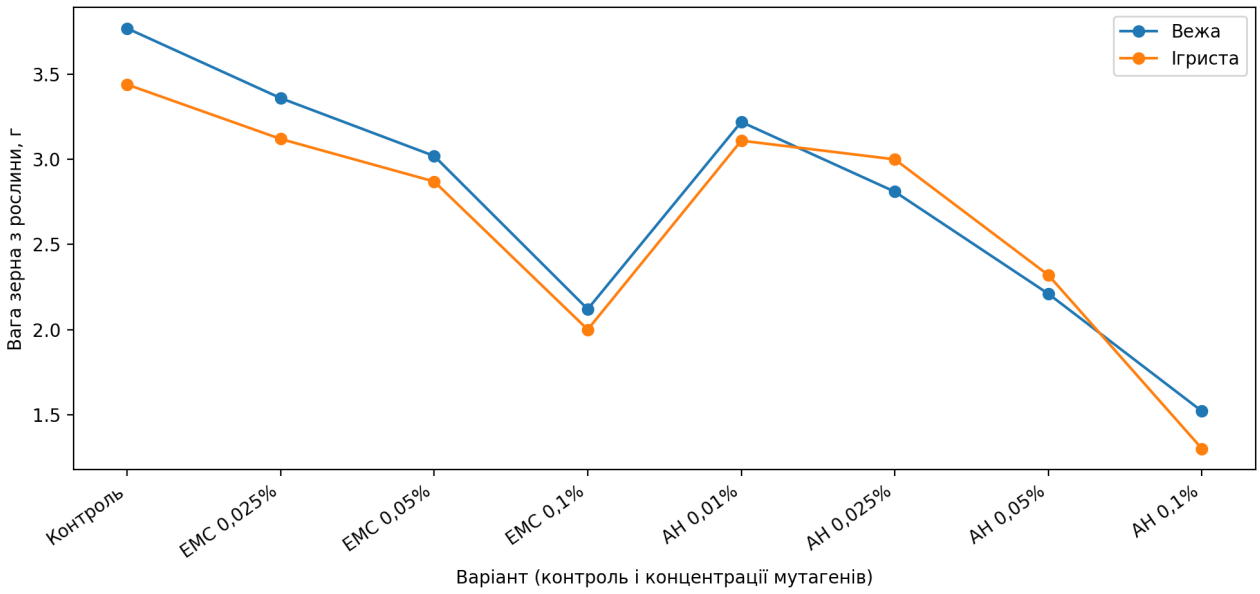

Рис. 3.12. Вплив мутагенних чинників на масу зерна з рослини

Найбільш вираженою мінливістю відзначалися показники маси зерна з головного колоса та маси зерна з рослини. Для цих ознак депресія проявлялася послідовно й різко: кожна концентрація достовірно відрізнялася від попередньої та від контролю, що підкреслює їх високу чутливість до інтенсивності мутагенної дії. Статистично значущими були як ефект сорту ($F=7,92$; $F_{0,05}=4,14$; $P=0,01$), так і ефект зростання концентрації ($F=66,22$; $F_{0,05}=2,89$; $P<0,01$). Отже, саме ці параметри найбільш наочно відбивають втрати продуктивності у М1 під впливом мутагенів і водночас дають змогу розрізняти генотипи за стійкістю до депресивних наслідків.

МТЗ — найчутливіший компонент, і це видно відразу: вона стабільно знижується з підвищенням концентрацій у всіх варіантах. На низьких дозах зниження ще помірне, але на верхніх — стає різким. Для обох сортів азид натрію дає найсильніший спад, причому максимальна концентрація формує мінімум у вибірці (у Ігристої МТЗ падає до рівня, який уже має вигляд ознаки майже граничної фізіологічної перевтоми/пошкодження). Для ЕМС спад також чіткий і послідовний, але загалом менш екстремальний, ніж у АН за тих самих верхніх режимів. Важливо, що саме МТЗ найбільш явно показує, як мутагенне навантаження б'є по наливу і якості формування зерна (рис. 3.13).

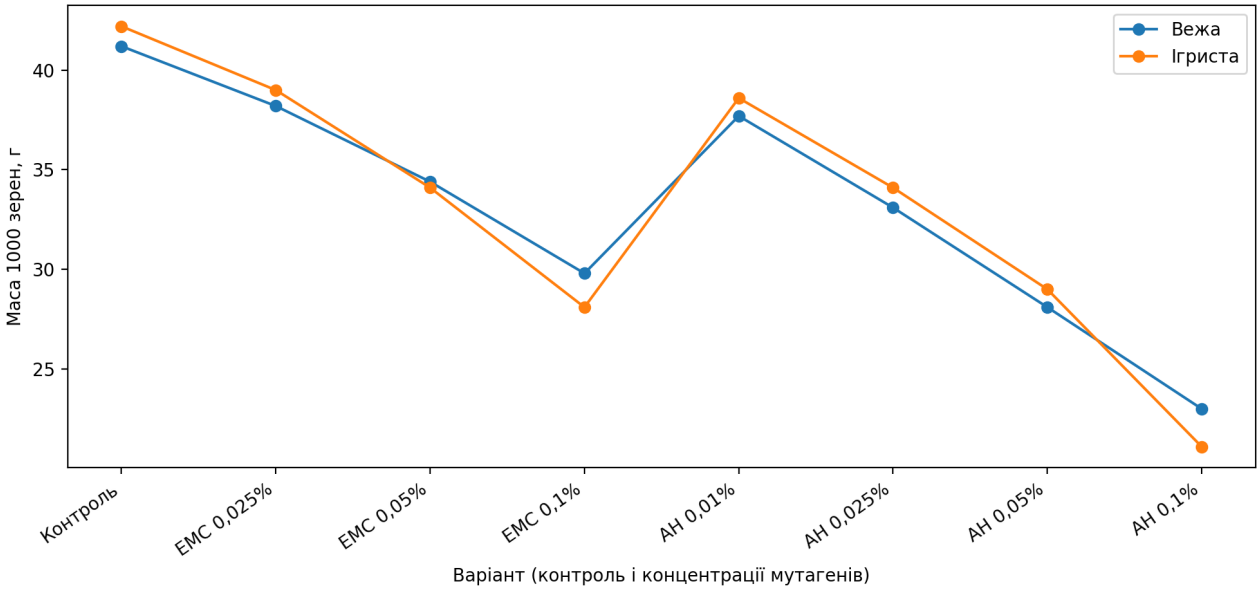

Рис. 3.13. Вплив мутагенних чинників на МТЗ

Маса тисячі зерен виявилася найбільш чутливим індикатором підвищення мутагенного навантаження серед поданих у таблиці показників: для неї зафіксовано максимально виражений дозовий ефект. Різниця була достовірною і за сортами ($F=8,90$; $F_{0,05}=4,14$; $P=0,02$), і за концентраціями ($F=167,42$; $F_{0,05}=2,89$; $P<0,01$). Така картина свідчить про те, що МТЗ є одним із найінформативніших маркерів мутагенної депресії в польових умовах, оскільки швидко й однозначно реагує на посилення дії чинника та водночас відбиває генотипові відмінності.

У підсумку, результати табл. 3.4 демонструють, що серед елементів структури врожайності найбільш придатними для ранньої оцінки сили депресивного ефекту є висота рослин, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини та особливо маса тисячі зерен. Озерненість головного колоса є менш чутливим показником, але вона залишається статистично інформативною й краще проявляє генотипові відмінності за високих концентрацій мутагенів.

Обидва сорти демонструють закономірну дозозалежну депресію, але Вежа загалом виглядає дещо стійкішою у сенсі м’якшого спаду в ряді показників (особливо на середніх дозах), тоді як Ігриста на найжорсткіших режимах частіше доходить до нижчих значень ключових продуктивних параметрів. Між мутагенами відмінність ще чіткіша: азид натрію системно сильніше пригнічує продуктивність, і на максимальній дозі в обох сортів проявляються ознаки наближення до критичного рівня депресії (особливо за МТЗ і масою зерна з рослини). ЕМС також ефективно знижує показники, але здається більш керованим у діапазоні низько-середніх концентрацій.

Для класифікації та підтвердження параметрів мінливості за кожною ознакою було виконано дискримінантний аналіз (табл. 3.5).

Виявлений у досліді характер мінливості ознак повністю узгоджується з результатами факторного аналізу й підтверджує, що найчутливіші показники найкраще відображають саме мутагенну депресію в M_1. До високоваріативних і водночас інформативних індикаторів належали схожість і виживання рослин, фертильність пилку, маса зерна з головного колоса та з рослини, а також маса тисячі зерен. Саме ці параметри реагували найбільш послідовно й «модельно» на посилення мутагенного навантаження, тобто давали чітку дозозалежну картину пригнічення життєздатності та продуктивності. Натомість низка інших структурних ознак (кущистість, довжина колоса, кількість колосків) проявляла помітну диференціацію лише за максимально жорстких режимів і тому є менш придатною для раннього моніторингу депресії у стандартних робочих концентраціях.

Таблиця 3.5

Результати дискримінантного аналізу за даними онтогенезу пшениці озимої в першому поколінні

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,19)	p-level
Схожість, шт	0,50	23,16	<0,01
Виживання, шт	0,66	27,43	<0,01
Фертильність, %	0,66	27,13	<0,01
Висота, см	0,52	19,03	<0,01
Загальна кущистість	0,02	1,11	0,16
Продуктивна кущистість	0,02	1,11	0,16
Довжина головного колоса, см	0,02	1,11	0,16
Кількість колосків, шт.	0,01	0,52	0,21
Зерна з головного колоса, шт	0,08	2,01	0,11
Маса зерна з головного колоса, г	0,36	15,34	<0,01
Маса зерна з рослини, г	0,37	15,34	<0,01
МТЗ, г	0,60	34,13	<0,01

Порівняння двох чинників свідчить про те, що азид натрію діє більш ушкоджувально вже на етапі першого покоління і формує суттєво глибшу депресію, ніж етилметансульфонат. Це проявляється не лише в більш різкому спаді схожості та виживання, а й у сильнішому зниженні фертильності й продуктивних компонентів (насамперед, маси зерна та МТЗ), тобто азид натрію швидше переводить популяцію в зону «передпорогового» стресу. Практично це означає, що за використання азиду натрію межа між робочими й критичними дозами є вужчою, а ризик втрат матеріалу в M_1–M_2 зростає значно швидше.

Генотиповий компонент також є принциповим. Сорт Ігриста виявився менш стійким до обох мутагенних чинників порівняно із сортом Вежа, що найімовірніше відображає відмінності генетично зумовлених механізмів толерантності (фізіологічної стійкості, ефективності репарації, загальної буферності онтогенезу). Водночас важливо, що сортові відмінності не завжди проявлялися різко на нижчих дозах: у «м’якому» діапазоні реакція обох сортів могла бути близькою, але зі зростанням концентрації контраст швидко наростав.

Тобто генотипова різниця має характер підсилення на верхніх концентраціях: саме в більш жорстких режимах стає очевидно, який сорт витримує навантаження краще і з меншими втратами переводить його у спадкову мінливість.

З прикладної позиції, режими з максимальною концентрацією ЕМС і підвищеними концентраціями азиду натрію слід розглядати як такі, що наближаються до небажаного порога: вони істотно підвищують як пряму, так і «віддалену» втрату матеріалу (через зниження зимового виживання, фертильності, різкий спад продуктивності та МТЗ). У таких умовах популяція стає менш репрезентативною для наступних поколінь, а ціна за збільшення частоти змін зростає за рахунок сильного вибраковування та звуження генетичної бази. Саме тому як робочі, більш збалансовані режими доцільніше розглядати помірні концентрації: для ЕМС — 0,025% і 0,05%, для азиду натрію — 0,01% і 0,025%. У цьому вікні депресивні ефекти залишаються вираженими й контрольованими, але не переходять у фазу масових втрат, що критично для формування достатньої кількості сімей у M_2 та подальшого аналізу спектра змін.

Окремо варто підкреслити практичну цінність набору індикаторних ознак. Схожість, виживання, фертильність пилку, маса зерна (з колоса та з рослини) і МТЗ можуть бути рекомендовані як базовий блок для оперативного контролю рівня мутагенної депресії в першому поколінні. Вони є одночасно чутливими (реагують уже на помірні дози), відтворюваними (дають модельну динаміку при наростанні концентрації) і практично значущими (безпосередньо пов’язані з життєздатністю та продуктивністю). Використання саме цих параметрів як скринінгових дає змогу швидко відсікати надмірно жорсткі режими та оптимізувати протокол ще до переходу до трудомісткого аналізу частоти й спектра спадкових змін у M_2–M_4.

У підсумку отримані результати формують логічну робочу схему: азид натрію є більш сильним чинником і потребує більш обережного підбору доз, тоді як ЕМС забезпечує м’якший, більш керований режим із нижчим ризиком критичної депресії. Вежа є більш толерантним генотипом і краще зберігає

життєздатність популяції за зростання мутагенного навантаження, тоді як Ігриста швидше входить у зону небажаних втрат. Наступним необхідним етапом для повної характеристики чинників є цитогенетичний скринінг їх активності на обох сортах, що дасть змогу зіставити фізіологічну депресію в M_1 із реальним рівнем хромосомних порушень і уточнити, які режими є оптимальними не лише за виживанням, а й за очікуваною спадковою результативністю у наступних поколіннях.

Висновки до розділу 3

1. Для обох хімічних мутагенів дія в першому поколінні супроводжувалася вираженою мутагенною депресією, що проявлялася вже на ранніх етапах онтогенезу як зниження польової схожості та подальше зменшення частки рослин, які доживали до формування продуктивних стебел. Ефект мав чітко дозозалежний характер і підтверджений як статистично значущий для фактора концентрації.

2. Азид натрію виявився більш жорстким за дією, ніж ЕМС, оскільки за порівнюваних рівнів концентрацій показав сильніше зниження як схожості, так і виживання. Найвищі концентрації, особливо для азиду натрію, фактично наближали режими обробки до напівлетальних, втрати рослин ставали визначальним обмеженням обсягу популяції, доступної для дослідження. Генотип (сорт) істотно модифікував рівень депресії. Загальна тенденція однакова в обох сортів, але Ігриста реагувала чутливіше, тоді як Вежа загалом зберігала вищу польову витривалість на відповідних концентраціях (особливо помітно на верхніх дозових рівнях). Це означає, що підбір робочих концентрацій не може бути універсальним, він має узгоджуватися з генотиповою толерантністю вихідного матеріалу.

3. Фертильність пилку стала надійним інтегральним індикатором мутагенної депресії. В обох сортів вона статистично значуще знижувалася вже на мінімальних концентраціях і послідовно спадала зі зростанням концентрації як за ЕМС, так і за азиду натрію. За азиду натрію градієнт зниження був

різкішим, а міжсортові відмінності проявлялися чіткіше на середніх і високих дозах.

4. Серед елементів структури врожайності найбільш чутливими до мутагенної депресії виявилися показники, пов'язані з реальним виходом зерна: маса зерна з колоса, маса зерна з рослини та маса 1000 зерен. Вони реагували узгоджено, зі зростанням концентрації спостерігалося послідовне зниження показників, причому азид натрію формував глибший спад і раніше переводив популяцію в зону критичних втрат продуктивності.

5. Оптимальний діапазон концентрацій для формування численної репрезентативної популяції в межах наведених варіантів найбільш логічно пов'язувати з нижчими та середніми концентраціями: для ЕМС — 0,025–0,05%, для АН — 0,01–0,025%. Вищі концентрації (ЕМС 0,1% та АН 0,05–0,1%) доцільні лише тоді, коли свідомо приймаються втрати заради варіативності добору та максимальної контрастності матеріалу.

6. Набір ознак, які можна рекомендувати як моніторингові для швидкої оцінки рівня мутагенної депресії у M_1, є стабільним і добре відтворює зростання концентрації: схожість, виживання, фертильність пилку, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини, МТЗ. Саме ці показники найкраще фіксують різницю між мутагенами, концентраціями та генотипами й дають змогу раціонально обирати робочі режими для подальших поколінь.

7. Враховуючи більш високу чутливість Ігристої, для цього генотипу не варто використовувати високі концентрації як основні робочі режими, ризик втрат матеріалу буде непропорційно високим порівняно з потенційним виграшем у мінливості.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Діденко В. В., Назаренко М. М. Депресія вихідного матеріалу пшениці озимої в залежності від сорту та типу чинника. *Таврійський науковий вісник*. 2023. Вип. 132. С. 47–53. Режим доступу: https:// ://doi.org/10.32782/2226-0099.2023.132.6

2. Didenko V., Nazarenko M. Mutagen depression effects on the first stages of winter wheat plants development. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали IV Всеукр. науково-практ. конф., присвяченої пам'яті вченого-селекціонера в галузі баштанництва І. І. Колесника (29 листопада 2022 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна). Дніпро, 2022. С. 92-95.

3. Didenko V., Nazarenko M., Izhboldin O. Mutagen depression effects on the winter wheat varieties depending on the type of variety and interaction with mutagen factor. *Матеріали VII Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 21–22 листопада 2023 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2023. С. 48-49.

РОЗДІЛ 4
ЦИТОГЕНЕТИЧНІ НАСЛІДКИ ДІЇ САЙТ-СПЕЦИФІЧНИХ АГЕНТІВ

Основною метою цього дослідження було вивчити мінливість та індуковане біорізноманіття сучасних генотипів пшениці озимої під впливом мутагену з високою ушкоджувальною здатністю. Завдання охоплювали: опис мінливості та біорізноманіття; оцінку генотипових ефектів; аналіз впливу типу мутагену й дози на сумарну частоту хромосомних аберацій та рівні мінливості за загальними і специфічними ознаками; визначення здатності мутагенів формувати нові форми з різноманітними проявами ознак у межах різних груп характеристик; перевірку впливу генотипу на результат мутагенної експозиції; встановлення міри, з якою генетичні фактори опосередковують реакції на мутагенні агенти.

Окремо визначали порогові концентрації експозиції, оцінювали можливі плато ефектів, коли збільшення концентрації не супроводжується пропорційним зростанням мінливості, а також досліджували взаємозв’язок «генотип – мутаген», тобто реакцію вихідного матеріалу на змінні мутагенні умови. Отримані результати є підґрунтям для оптимізації мутагенних режимів з метою підвищення біорізноманіття й селекційної ефективності в пшениці озимій, з акцентом на взаємодію «генотип – мутаген» та пошук оптимальних умов для формування перспективних ліній.

Розмір проби становив 1000 зернин на кожну концентрацію. Використовували етилметансульфонат у концентраціях 0,025%, 0,05% і 0,1%, а також азид натрію в концентраціях 0,01%, 0,025%, 0,05% і 0,1%. Обидві речовини виробництва Sigma-Aldrich (Німеччина). Контрольні варіанти формували з насіння, замоченого у воді без мутагенного впливу. Експозиція насіння в розчинах становила 24 години відповідно до стандартних протоколів, адаптованих до сортів. Концентрації обирали на основі попередніх даних щодо

ефективності мутагенів у злаків, щоб оптимізувати індукцію генетичної мінливості та водночас мінімізувати втрати життєздатності рослин.

Дослід включав 18 варіантів обробки із застосуванням двох сортів озимої пшениці — Вежа та Ігриста.

Цитогенетичну активність хімічних мутагенів оцінювали методом світлової мікроскопії на приладі Micromed XS-3330 (Micromed, Полтава, Україна) при збільшенні 600×. Мікроскоп був оснащений камерою 5 Мп для документування спостережень. Досліджували мітотичні клітини первинної кореневої системи проростків пшениці озимої на стадіях пізньої метафази — анафази, реєструючи фрагменти, подвійні фрагменти, хроматидні та хромосомні містки, мікроядра, відстаючі хромосоми; клітини зі складними перебудовами (дві і більше аномалій) обліковували окремо.

Набубнявіле насіння пророщували за температури 20–22°C до досягнення первинними корінцями довжини не більше 1,1 см. Верхівки корінців відрізали і фіксували протягом 24 год у фіксаторі Кларка (1 частина льодяної оцтової кислоти : 3 частини 96% медичного спирту). Після фіксації матеріал зберігали в 70% етанолі в холодильнику до подальшого аналізу. Для кожного варіанта готували щонайменше 25 тимчасових давлених препаратів. Кількість проаналізованих клітин становила до 1000 на концентрацію і контроль; на високих концентраціях її зменшували через цитотоксичний ефект. Препарати фарбували ацетокарміном; за надмірної жорсткості тканин кореневі верхівки попередньо розм’якшували у 45% розчині льодяної оцтової кислоти.

Аналіз частоти хромосомних перебудов за дії ЕМС (табл. 4.1) показав виразні ефекти окремих чинників і їх концентрацій та дав змогу окреслити порогові рівні цитогенетичних порушень. Факторний аналіз підтвердив статистично значущий вплив генотипу з достовірними відмінностями між сортами ($F = 6{,}17$; $F_{0,05} = 2{,}35$; $P = 0{,}01$). Підвищення концентрації ЕМС супроводжувалося послідовним зростанням частоти перебудов ($F = 123{,}12$; $F_{0,05} = 2{,}71$; $P = 3{,}17 \cdot 10^{-11}$), що свідчить про виражену дозозалежність. Взаємодія

«генотип – концентрація» не досягала достовірності (F = 2,79; $F_{0,05}$ = 3,15; P = 0,07), тобто дія мутагену за загальною тенденцією була відносно подібною для обох генотипів.

У контролі частота перебудов становила 0,4%. За концентрації ЕМС 0,025% вона зростала до 6,47% у Вежі та 7,86% у Ігристої. За ЕМС 0,05% діапазон збільшувався до 12,40% у Вежі та 13,25% у Ігристої, підкреслюючи відмінність між сортами. За ЕМС 0,1% частота перебудов досягала 17,08% у Вежі і 18,60% у Ігристої та наближалася до порога шкідливості, що супроводжувалося підвищеною загибеллю клітин. Отже, ЕМС 0,1% слід розглядати як концентрацію, близьку до токсичної межі.

Таблиця 4.1

Загальна частота хромосомних порушень за дії ЕМС

(x ± SD, n = 800 – 1000)

Сорт	Варіант	Мітози, шт	Хромосомні аберації	
			шт	%
Вежа	Вода	1004	4	$0,4 \pm 0,1^{a}$
Вежа	ЕМС 0,025 %	1005	65	$6,5 \pm 0,2^{b}$
Вежа	ЕМС 0,05 %	1008	125	$12,4 \pm 0,2^{c}$
Вежа	ЕМС 0,1 %	972	166	$17,1 \pm 0,3^{d}$
Ігриста	Вода	1001	4	$0,4 \pm 0,1^{a}$
Ігриста	ЕМС 0,025 %	1005	79	$7,8 \pm 0,2^{b}$
Ігриста	ЕМС 0,05 %	1004	133	$13,2 \pm 0,3^{c}$
Ігриста	ЕМС 0,1 %	903	168	$18,6 \pm 0,4^{d}$

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості P < 0,05.

Сорт Ігриста демонстрував дещо вищу вразливість, однак різниця не була настільки великою, щоб однозначно обмежувати використання генотипу в подальших поколіннях. Загалом обидва сорти залишаються придатними для подальших дослідів з мутагенезу, за умови обережного добору концентрацій, що забезпечують баланс між індукцією мінливості та збереженням життєздатності.

За результатами цитогенетичного аналізу для обох сортів простежується чітка дозозалежна реакція на ЕМС: зі зростанням концентрації стабільно й статистично достовірно зростає частота хромосомних порушень.

У контролі (вода) рівень аберацій був дуже низьким і однаковим у Вежі та Ігристої (фонова величина), що підтверджує коректність тест-системи. Після обробки ЕМС 0,025% обидва сорти переходять у зону помірно підвищеної цитогенетичної активності, а за ЕМС 0,05% відмічається майже подвоєння рівня порушень порівняно з нижчою дозою — тобто мутагенний ефект уже явно робочий для індукції мінливості (рис. 4.1).

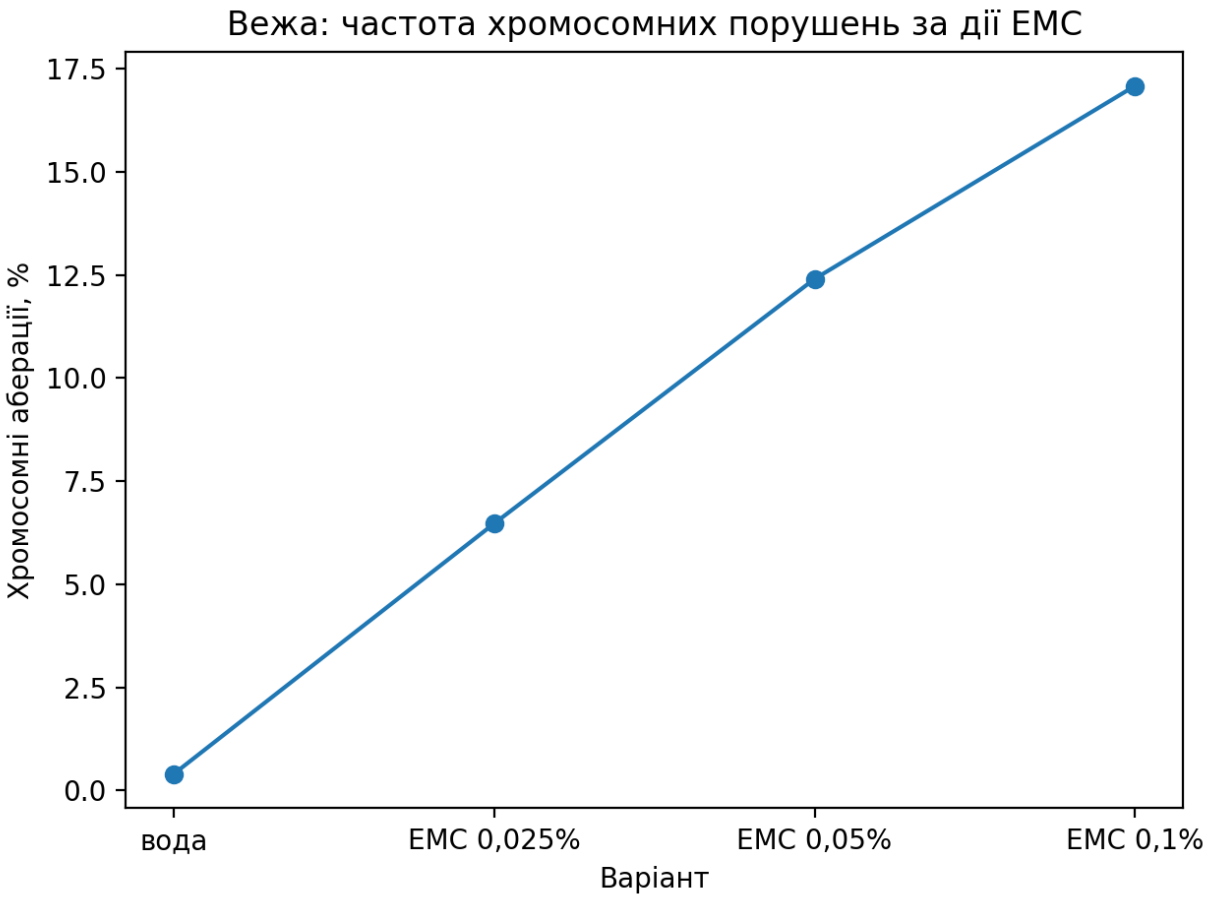

Рис. 4.1. Хромосомна мінливість у сорту Вежа за дії ЕМС

Найвищий рівень порушень фіксується за ЕМС 0,1%: у обох сортів це максимум у ряду концентрацій, що одночасно сигналізує про наближення до порога шкідливості (типово для високих доз — зростає частка клітин із ушкодженнями/втрата життєздатності тканин, і це може знижувати ефективний

вихід матеріалу для подальшого добору, навіть якщо формально аберацій більше) (рис. 4.2).

Порівняння сортів показує, що Ігриста в усіх варіантах ЕМС має дещо вищі значення аберацій, ніж Вежа. Тобто Ігриста загалом чутливіша до ЕМС на клітинному рівні, тоді як Вежа демонструє відносно нижчу цитогенетичну відповідь (більш стриману реакцію) за однакових доз.

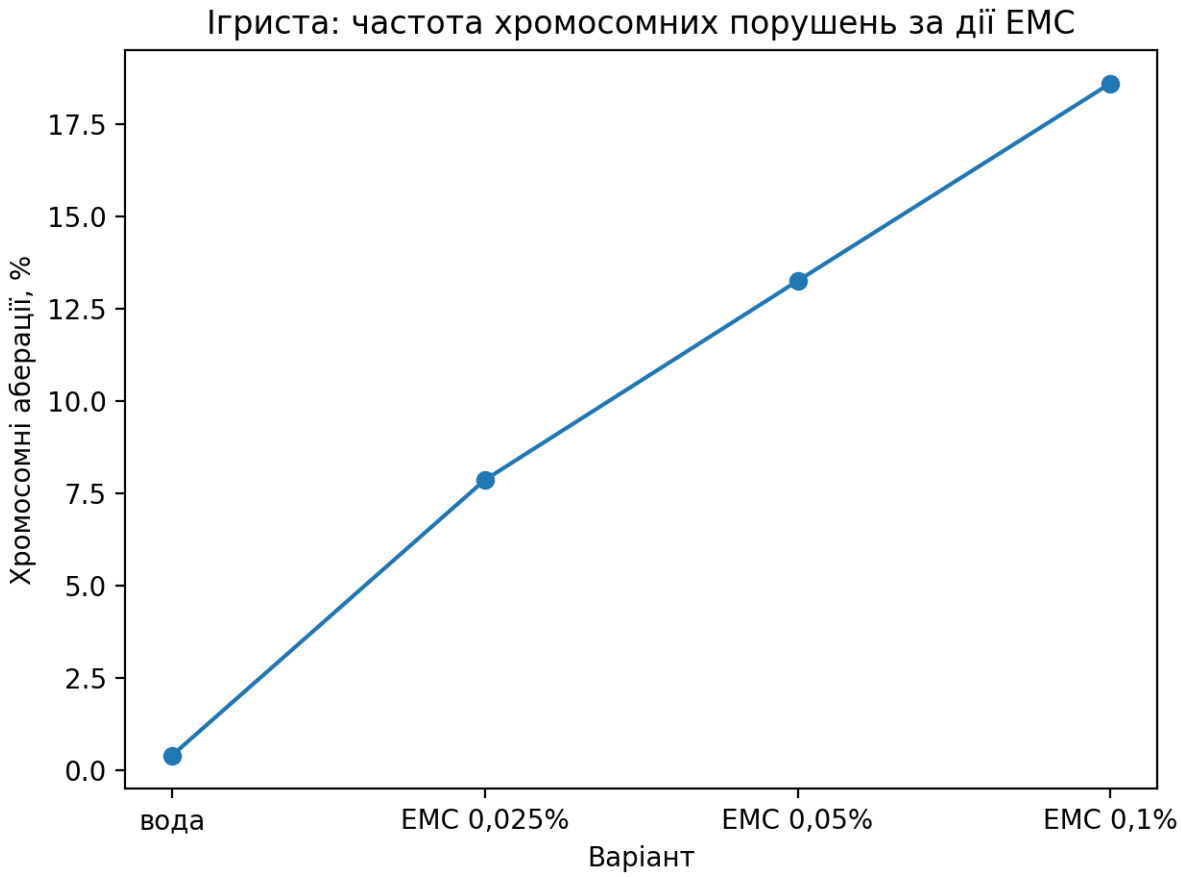

Рис. 4.2. Хромосомна мінливість у сорту Ігриста за дії ЕМС

Практично це означає: за однакових концентрацій ЕМС у Ігристої швидше настає зона, де мутагенна дія може переходити від корисної індукції мінливості до надлишкового ушкодження.

Дослідження частоти хромосомних перебудов за дії азиду натрію (табл. 4.2) виявило чіткі ефекти окремих чинників і концентрацій, а також порогові рівні прояву хромосомних порушень.

Факторний аналіз підтвердив, що генотип має статистично значущий вплив і між сортами встановлено достовірні відмінності ($F = 3,17$; $F_{0,05} = 2,35$;

P = 0,04). Концентрація АН 0,1% супроводжувалася істотною загибеллю клітин, що свідчить про наближення до порога шкідливості. Для сорту Вежа на цьому рівні концентрації відмічено зниження частоти хромосомних аберацій. Загалом підвищення концентрації АН корелювало зі зростанням частоти хромосомних перебудов, причому відмінності в межах кожного сорту були статистично достовірними ($F = 148,99$; $F_{0,05} = 2,71$; $P = 2,15 \cdot 10^{-15}$). Взаємодія «генотип – концентрація» також була значущою ($F = 4,09$; $F_{0,05} = 3,15$; $P = 0,03$), що підкреслює неоднакову реакцію різних генотипів на дію АН.

Таблиця 4.2

Загальна частота хромосомних порушень за дії АН

(x ± SD, n = 800 – 1000)

Сорт	Варіант	Мітози, шт	Хромосомні аберації	
			шт	%
Вежа	вода	1004	4	0,4 ± 0,1[a]
Вежа	АН 0,01%	1009	52	5,1 ± 0,1[b]
Вежа	АН 0,025%	1006	88	8,7 ± 0,2[c]
Вежа	АН 0,05%	1001	135	13,4 ± 0,3[d]
Вежа	АН 0,1%	946	119	12,5 ± 0,2[e]
Ігриста	вода	1001	4	0,4 ± 0,1[a]
Ігриста	АН 0,01%	1003	73	7,2 ± 0,1[b]
Ігриста	АН 0,025%	1007	109	10,8 ± 0,2[c]
Ігриста	АН 0,05%	1002	150	14,9 ± 0,3[d]
Ігриста	АН 0,1%	921	150	16,3 ± 0,2[e]

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

У контролі рівень хромосомних перебудов становив 0,4%. За впливу АН 0,001% частота перебудов коливалася від 5,15% (Вежа) до 7,28% (Ігриста); за 0,025% — від 8,75% (Вежа) до 10,82% (Ігриста); за 0,05% — від 13,49% (Вежа) до 14,97% (Ігриста), що відбивало істотну різницю між сортами. За 0,1% діапазон становив 12,58% (Вежа) та 16,29% (Ігриста), що вказує на високий рівень цитогенетичної активності, але водночас — на наближення до порога шкідливості, про що свідчить зростання клітинної смертності. Отримані

результати демонструють, що підвищені концентрації АН посилюють цитогенетичну активність, проте 0,1% АН наближається до критичного рівня ушкоджувальності. Сорт Ігриста виявився більш уразливим, що може означати сильніший негативний вплив на його життєздатність у наступних поколіннях.

За дії азиду натрію в обох сортів чітко проявляється концентраційна залежність: порівняно з контролем (фоновий рівень аберацій практично мінімальний) уже найнижча робоча концентрація викликає помітне зростання частоти хромосомних порушень, а середні концентрації посилюють ефект і формують основний робочий рівень цитогенетичної активності.

Сорт Вежа – реакція має характер зростання до середньо-високої дози, після чого на максимальній концентрації видно невелике зниження частоти аберацій. Такий злам на верхній дозі типово узгоджується з наближенням до цитотоксичного порога: частина клітин із важкими ушкодженнями може не доходити до стадій, на яких їх можна коректно врахувати. У підсумку для Вежі АН демонструє високу генетичну активність, але верхня доза є критичною з погляду якісного одержання матеріалу (рис. 4.3).

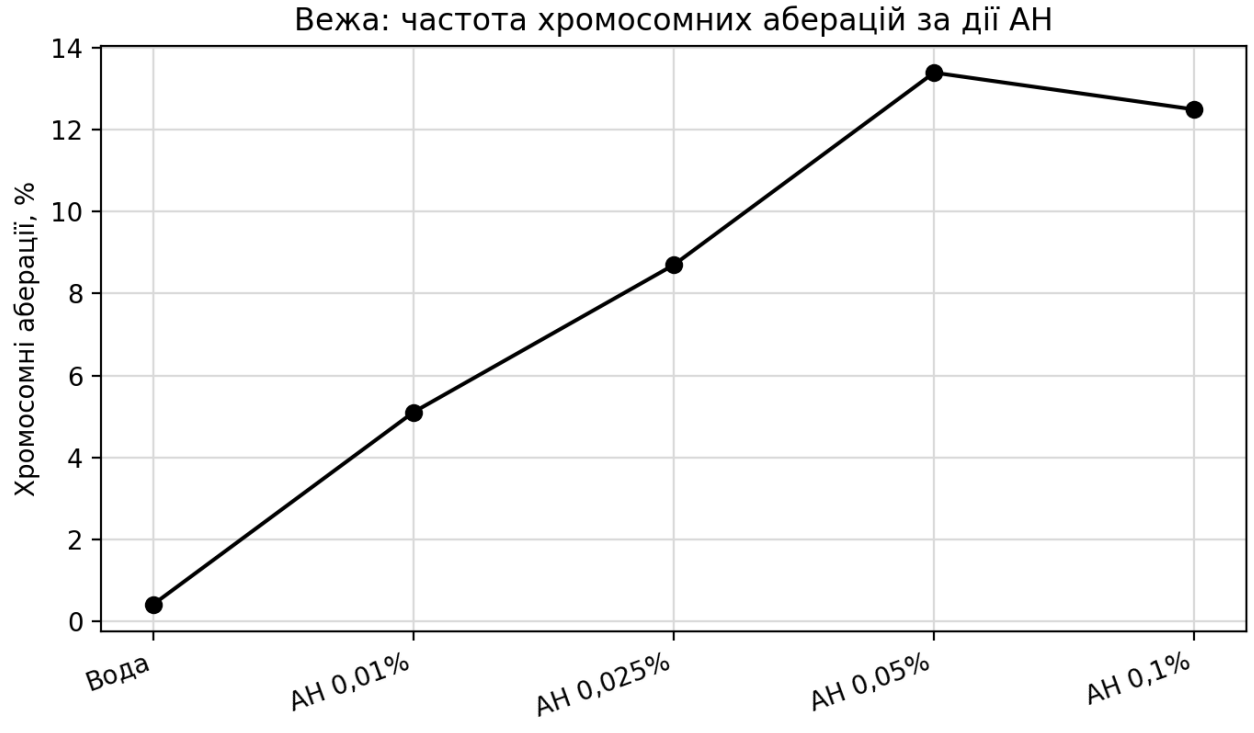

Рис. 4.3. Хромосомна мінливість у сорту Вежа за дії АН

На відміну від Вежі, відповідь сорту Ігриста є практично монотонною: зі зростанням концентрації АН частота аберацій постійно підвищується, і максимальна концентрація дає найвищий рівень порушень. Це свідчить про вищу чутливість генотипу та/або про те, що у Ігристої навіть на верхній дозі «провал реєстрації» (через випадіння клітин) ще не виникає настільки, щоб зменшити обліковану частоту. Одночасно із цим, саме така картина зазвичай вказує, що верхня концентрація наближається до межі шкідливості, тобто цінується як «сильна», але потенційно ризикова для формування повноцінної популяції (рис. 4.4).

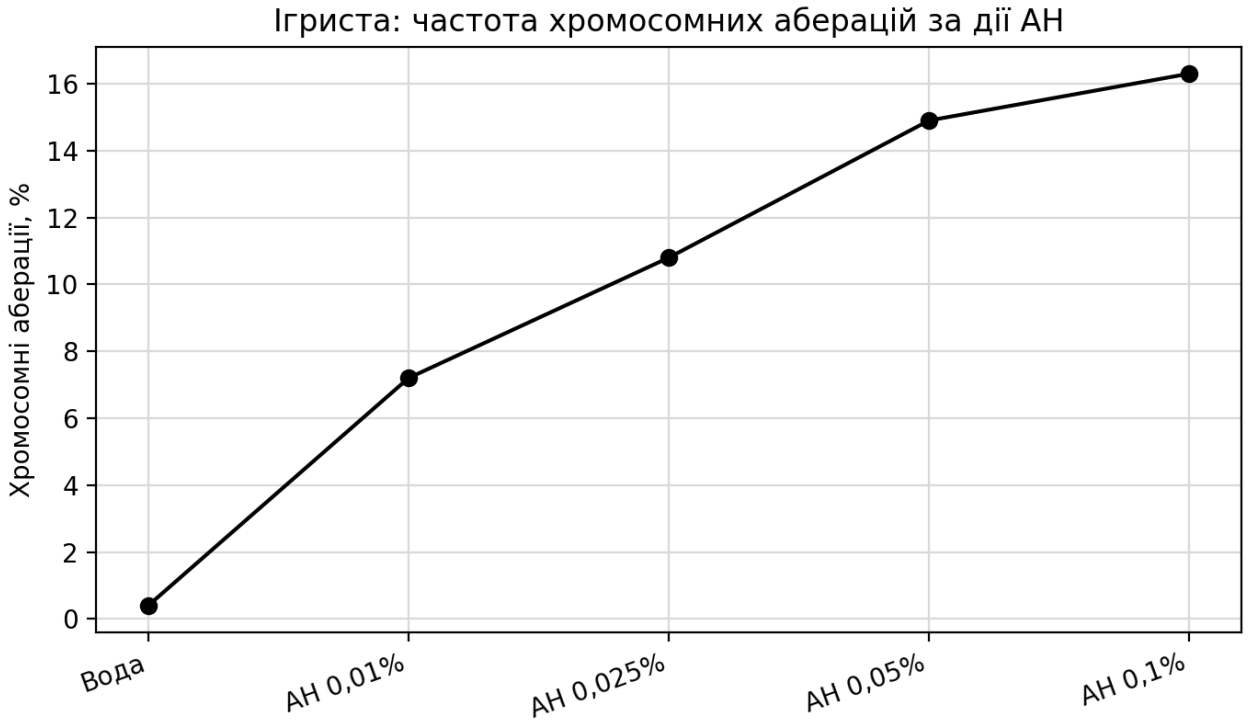

Рис. 4.4. Хромосомна мінливість у сорту Ігриста за дії АН

На однакових концентраціях Ігриста загалом демонструє вищі значення аберацій, тобто є більш уразливою до АН. Вежа є стабільнішою: ефект наростає, але на максимальній дозі проявляється ознака досягнення порога, коли зростає не лише мутагенність, а й ушкоджувальність, що вже впливає на перебіг мітозів і якість клітинного матеріалу для обліку.

Виявлені відмінності між дією азиду натрію (АН) та етилметансульфонату (ЕМС) передусім проявлялися у різній реакції двох сортів озимої пшениці. Для

Вежі АН мав більш виражений ушкоджувальний ефект порівняно з ЕМС, що вказує на вищу чутливість цього сорту до АН і можливе посилення ефекту за рахунок взаємодії генотип–мутаген. Для Ігристої обидва мутагени (АН і ЕМС) діяли загалом на подібному рівні: статистично значущих відмінностей між їх цитогенетичними ефектами або ступенем ушкодження не встановлено. Загалом АН продемонстрував сильніший вплив на обидва сорти, що підтверджує його вищу потужність як мутагену.

Дослідження хромосомних змін, індукованих мутагенами, дало змогу детально охарактеризувати типи та частоту перебудов, що реєстрували в мітотичних клітинах. Виявлено такі типи хромосомних аберацій: фрагменти та подвійні фрагменти — найпоширеніші й найзручніші для кількісного обліку маркери хромосомного ушкодження; мости, зафіксовані в різних формах, що вказують на порушення розходження хромосом у мітозі; мікроядра — індикатор відставання хромосомного матеріалу, який не включається до складу дочірніх ядер; відстаючі хромосоми, що відображають помилки переміщення хромосом під час поділу клітини.

Окремо виділяли комплексні зміни — клітини, у яких реєстрували дві або більше аберацій; їх класифікували окремо як прояви підвищеної цитогенетичної нестабільності (табл. 4.3 і 4.4). Для уточнення специфіки мутагенної дії додатково розраховували співвідношення фрагментів до містків, що давало змогу оцінити відмінності механізмів ушкодження хромосом під впливом різних чинників.

У контролі кількість фрагментів і подвійних фрагментів була мінімальною, але стабільно наявною, що слугувало вихідною точкою для оцінювання мутагенної дії. Уже за найнижчої концентрації ЕМС (0,025%) спостерігали чітке та статистично значуще зростання кількості хромосомних фрагментів, що свідчить про ранній прояв цитогенетичної активності.

За ЕМС 0,025% кількість фрагментів зростала в обох сортів і становила від 40,0 (Вежа) до 50,0 (Ігриста). За ЕМС 0,05% цей показник підвищувався ще більше — від 70,0 (Вежа) до 87,0 (Ігриста), що відображає посилення мутагенної

дії. За ЕМС 0,1% кількість фрагментів досягала плато і коливалася в межах 84,0–90,0 (відповідно для Вежі та Ігристої). Це вказує на наявність порогового ефекту: подальше збільшення концентрації вже не супроводжується пропорційним наростанням індукції фрагментації.

Таблиця 4.3

Загальний спектр хромосомних аберацій за дії ЕМС

(x ± SD, n = 900 – 1000)

Сорт	Варіант	Фрагменти		Мости		Відношення	Інші		Подвійні	
		шт	%	шт	%		шт	%	шт	%
Вежа	вода	3 ± 0,2[a]	75,0	1± 0,2[a]	25,0	3,0	0 ± 0[a]	0,0	0± 0,0[a]	0,0
Вежа	ЕМС 0,025 %	40 ± 0,6[b]	61,5	17 ± 1,1[b]	26,2	2,4	8 ± 1[b]	12,3	8± 1,0[b]	12,3
Вежа	ЕМС 0,05 %	70 ± 1,2[c]	56,0	42 ± 2,2[c]	33,6	1,7	13 ± 1,2[c]	10,4	20± 1,1[c]	16,0
Вежа	ЕМС 0,1 %	84 ± 1,4[d]	50,6	65 ± 2,5[d]	39,2	1,3	17 ± 1,4[c]	10,2	32± 1,5[d]	19,3
Ігриста	вода	3 ± 0,2[a]	75,0	1,± 0,3[a]	25,0	3,0	0 ± 0[a]	0,0	0 ± 0,0[a]	0,0
Ігриста	ЕМС 0,025 %	50 ± 1,3[b]	63,3	22,± 0,9[b]	27,9	2,3	7 ± 1[b]	8,9	11 ± 0,8[b]	13,9
Ігриста	ЕМС 0,05 %	87 ± 1,9[c]	65,4	34,± 1,1[c]	25,6	2,6	12± 1,1[c]	9,0	14 ± 1,2[b]	10,5
Ігриста	ЕМС 0,1 %	90 ± 1,9[c]	53,6	56,± 1,3[d]	33,3	1,6	22± 1,6[d]	13,1	26,0 ± 1,8[c]	15,5

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

Сорт Ігриста впродовж усіх варіантів, як правило, проявляв вищу чутливість до ЕМС-індукованої фрагментації. На нижчих концентраціях різниця між сортами була більш помітною, тоді як за 0,1% ЕМС сортові відмінності практично нівелювалися, імовірно через досягнення насичення мутагенної дії. Отже, ЕМС індукує хромосомну фрагментацію переважно дозозалежно, причому сортові відмінності чіткіше проявляються за нижчих доз, а на верхньому рівні концентрації формується порогова зона, де приріст ефекту істотно сповільнюється.

Зафіксовано, що для ЕМС кожна концентрація зумовлювала статистично значуще зростання кількості фрагментів порівняно з контролем. Послідовне підвищення концентрацій також супроводжувалося достовірними відмінностями між градаціями, за винятком ЕМС 0,1%, де проявився ефект плато. На нижчих концентраціях ЕМС (0,025% і 0,05%) сорт Ігриста формував істотно вищу індукцію фрагментів, що свідчить про підвищену чутливість до мутагенно-стресового навантаження ($F = 5,34$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,01$). Водночас за ЕМС 0,1% різниця між сортами зменшувалася, що узгоджується з досягненням точки насичення мутагенного ефекту.

Отже, нижчі концентрації (0,025% і 0,05%) уже забезпечували суттєве хромосомне ушкодження, тоді як 0,1% ЕМС не призводив до додаткового достовірного приросту кількості фрагментів, вказуючи на досягнення порогу. Достовірне збільшення кількості фрагментів і подвійних фрагментів підтверджує високий мутагенний потенціал ЕМС.

Для АН кількість фрагментів достовірно зростала зі збільшенням концентрації у всіх варіантів. За АН 0,01% рівень становив від 28,0 (Вежа) до 41,0 (Ігриста), що відображає помітне збільшення щодо контролю.

За АН 0,025% фіксували різкий підйом індукції фрагментації — від 44,0 (Вежа) до 59,0 (Ігриста). За АН 0,05% реєстрували пікові значення для більшості варіантів — від 71,0 (Вежа) до 75,0 (Ігриста).

За АН 0,1% у частини генотипів (зокрема, у Вежі) спостерігали зниження порівняно з попередньою дозою — від 62,0 (Вежа) до 82,0 (Ігриста). Усі концентрації давали показники, значно вищі за контроль, а різниця між послідовними концентраціями також була статистично підтвердженою, крім 0,1% АН, де у частини варіантів проявлявся спад (наприклад, у Вежі).

Ігриста демонструвала найвищу індукцію фрагментів за всіх концентрацій, що вказує на підвищену сприйнятливість до АН. Натомість Вежа мала найнижчі рівні індукції, що свідчить про знижену чутливість до АН-індукованого мутагенезу. Загалом, АН індукує фрагментацію дозозалежно з піком на АН 0,05%, тоді як за 0,1% АН у низці випадків зниження кількості фрагментів може

відображати пороговий рівень, коли цитотоксичні ефекти починають переважати над індукцією мутаційного спектра.

АН є високоефективним індуктором хромосомних фрагментів, причому концентрації до 0,05% забезпечують найбільш виражений ефект. Зменшення індукції за 0,1% АН узгоджується з гіпотезою про досягнення порога, за якого зростання цитотоксичності та смертності клітин обмежує подальше накопичення аберацій.

Відмінності реакції між Вежею та Ігристою підкреслюють вирішальну роль генетичного фону в ефективності мутагенної дії, а стабільна статистична значущість відмінностей підтверджує придатність кількості фрагментів як надійного показника оцінювання мутагенної активності.

Практично це означає, що 0,05% АН може розглядатися як умовно оптимальна концентрація для індукції фрагментації у більшості варіантів, але протокол доцільно адаптувати до генотипу, щоб одночасно максимізувати мінливість і мінімізувати цитотоксичні втрати.

Аналіз індукції фрагментів допоміг кількісно оцінити внесок генотипу, концентрації та їх взаємодії. Вплив генотипу був статистично значущим ($F = 8,17$; $F_{0,05} = 2,35$; $P = 0,007$), що означає: вроджені особливості сортів (Вежа, Ігриста) істотно визначають рівень фрагментації під мутагенним стресом. Підвищення концентрації мутагену мало виражений дозозалежний ефект ($F = 112,01$; $F_{0,05} = 2,71$; $P = 1,35 \cdot 10^{-12}$). Взаємодія «генотип – концентрація» також була значущою ($F = 5,54$; $F_{0,05} = 4,87$; $P = 0,03$), що підкреслює різноспрямовану або різну за інтенсивністю реакцію сортів на зміну дозового режиму та підтверджує необхідність генотип-специфічного добору концентрації.

Щодо мостів (хроматидних і хромосомних) за дії ЕМС, їх кількість зростала дозозалежно. Контрольні варіанти мали мінімальний, але стабільний рівень містків, що формує вихідний фон. За ЕМС 0,025% мости зростали до 17,0 (Вежа) та 22,0 (Ігриста). За ЕМС 0,05% реєстрували подальший стрибок — 34,0 (Ігриста) до 42,0 (Вежа).

За ЕМС 0,1% кількість містків була найбільшою — 56,0 (Ігриста) до 65,0 (Вежа), що вказує на досягнення високого рівня мутагенної напруги. При цьому на нижчих дозах Ігриста формувала більше містків, а на високій дозі сильнішу відповідь демонструвала Вежа, що підтверджується статистично ($F = 5,44$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,02$). Це відображає диференційовану чутливість сортів до механізмів, що ведуть до порушень розходження хромосом.

За АН індукція містків також мала дозозалежний характер із тенденцією до піку на середніх дозах і спадом на критичній. За АН 0,01% мости становили 17,0 (Вежа) – 22,0 (Ігриста). За АН 0,025% — 30,0 (Вежа) – 50,0 (Ігриста). За АН 0,05% — 46,0 (Вежа) – 50,0 (Ігриста) (найвищі значення для більшості варіантів). За АН 0,1% фіксували спад — 40,0 (Вежа) – 46,0 (Ігриста), що узгоджується з виходом на цитотоксичний поріг. Ігриста у всіх варіантах мала більше мостів, що вказує на вищу схильність до порушення сегрегації; Вежа демонструвала нижчу індукцію і менш різкий спад на 0,1% АН.

Оцінка частоти мостів підтверджує: вплив генотипу статистично значущий ($F = 4,91$; $F_{0,05} = 2,35$; $P = 0,02$), вплив концентрації — високо значущий ($F = 143,19$; $F_{0,05} = 2,71$; $P = 4,17 \cdot 10^{-10}$), а взаємодія «генотип – мутаген» також істотна ($F = 4,99$; $F_{0,05} = 1,87$; $P = 0,008$). При цьому містки загалом реєструються рідше, ніж фрагментація, але залишаються важливим маркером структурної нестабільності.

Загальна закономірність «зростання → легке зниження» на найвищих концентраціях характерна й для спектра рідкісних аберацій (мікроядра, відстаючі хромосоми). За ЕМС спостерігали дозозалежне зростання: ЕМС 0,025% — 7,0 (Ігриста) до 8,0 (Вежа); ЕМС 0,05% — 12,0 (Ігриста) до 13,0 (Вежа); ЕМС 0,1% — 17,0 (Вежа) до 22,0 (Ігриста). Ігриста частіше демонструвала більші рівні таких порушень, що відображає її підвищену чутливість.

Для АН картина аналогічна з піком на 0,05%: АН 0,01% — 7,0 (Вежа) до 10,0 (Ігриста); АН 0,025% — 14,0–15,0; АН 0,05% — 18,0 (Вежа) до 25,0

(Ігриста); АН 0,1% — спад до 17,0 (Вежа) і 22,0 (Ігриста), що знову узгоджується з порогом цитотоксичності.

Статистично для рідкісних аберацій за ЕМС генотиповий фактор був недостовірним ($F = 2,33$; $F_{0,05} = 2,35$; $P = 0,06$), натомість концентрація — високо значущою ($F = 52,17$; $F_{0,05} = 7,62$; $P = 3,12 \cdot 10^{-7}$), а взаємодія — недостовірною ($F = 1,19$; $F_{0,05} = 1,87$; $P = 0,09$). Це означає, що для цього блоку порушень основним детермінантом є доза, а сортові відмінності мають другорядний характер.

Таблиця 4.3

Загальний спектр хромосомних аберацій за дії АН

(x ± SD, n = 900 – 1000)

Сорт	Варіант	Фрагменти		Мости		Відношення	Інші		Подвійні	
		шт	%	шт	%		n	%	шт	%
Вежа	Вода	3 ± 0,2[a]	75,0	1± 0,5[a]	25,0	3,0	0± 0[a]	0,0	0± 0[a]	0,0
Вежа	АН 0,01%	28± 1,1[b]	30,4	17± 1,3[b]	18,5	1,7	7± 0,8[b]	7,6	5± 1[b]	5,4
Вежа	АН 0,025%	44± 1,8[c]	27,3	30± 1,6[c]	18,6	1,5	14± 1,1[c]	8,7	14± 1,7[c]	8,7
Вежа	АН 0,05%	71± 2,1[d]	33,0	46± 2,0[d]	21,4	1,5	18± 1,2[d]	8,4	28± 2,0[d]	13,0
Вежа	АН 0,1%	62± 2,0[e]	38,0	40± 2,1[d]	24,5	1,6	17± 1,2[d]	10,4	32± 2,2[d]	19,6
Ігриста	Вода	3± 0,2[a]	75,0	1± 0,3[a]	25,0	3,0	0± 0[a]	0,0	0± 0[a]	0,0
Ігриста	АН 0,01%	41± 1,1[b]	42,3	22± 1,1[b]	22,7	1,9	10± 1,2[b]	10,3	11± 1,7[b]	11,3
Ігриста	АН 0,025%	59± 2,0[c]	35,1	35± 2,0[c]	20,8	1,7	15± 1,4[b]	8,9	18± 2,0[c]	10,7
Ігриста	АН 0,05%	75± 2,2[d]	34,4	50± 2,2[d]	22,9	1,5	25± 2,1[c]	11,5	34± 2,2[d]	15,6
Ігриста	АН 0,1%	82± 2,4[e]	46,6	46± 2,0[d]	26,1	1, 8	22,0 ± 2,0[c]	12,5	29± 2,1[d]	16,5

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

Загалом отримані результати підтверджують: помірні концентрації ЕМС і АН є оптимальними для індукції керованої мінливості без надмірної цитотоксичності; критичні дози (ЕМС 0,1% та АН 0,1%) здатні приводити до ефектів насичення або зниження реєстрованих порушень через підвищену загибель клітин.

Реакція сортів є генотип-специфічною, а значуща взаємодія «генотип – концентрація» підкреслює необхідність диференційованих протоколів мутагенезу для максимізації корисної мінливості за умови мінімізації небажаних наслідків.

У контрольній групі складні хромосомні аберації не виявлялися, що підтверджує стабільність фону та придатність контролю як надійної бази для порівняння. За дії ЕМС 0,025% кількість клітин із двома і більше перебудовами зростала в усіх варіантах і становила 8,0 (Вежа) – 11,0 (Ігриста). За ЕМС 0,05% приріст посилювався:14,0 (Ігриста) – 20,0 (Вежа), а за ЕМС 0,1% фіксували максимальну індукцію: 26,0 (Ігриста) – 32,0 (Вежа).

Різниця між сортами загалом була відносно невеликою, що свідчить про те, що формування складних аберацій за ЕМС визначається переважно концентрацією, а не сортоспецифічною чутливістю. Отримані дані відображають чіткий дозозалежний ефект, коли підвищення концентрації ЕМС супроводжується наростанням цитогенетичної нестабільності.

При цьому ЕМС 0,05% можна розглядати як умовно оптимальну концентрацію, що поєднує достатню мутагенну ефективність із відносно нижчими ризиками надмірної цитотоксичності, тому є придатною для мутаційно-селекційних програм. Генотиповий компонент проявляється слабко, що підтверджує переважно концентраційно залежний характер індукції складних перебудов ЕМС.

Для АН також зафіксовано істотне зростання частки клітин з двома і більше аберациями порівняно з контролем. За АН 0,01% показники становили 5,0 (Вежа) – 11,0 (Ігриста); за АН 0,025% — 14,0 (Вежа) – 18,0 (Ігриста); за АН 0,05%

спостерігали різкий підйом — 28,0 (Вежа) – 34,0 (Ігриста). За АН 0,1% відзначено зміну характеру відповіді: для Ігристої реєстрували зниження до 29,0, тоді як для Вежі показник залишався високим — 32,0.

Така динанаміка узгоджується з припущенням про цитотоксичний поріг на високій дозі АН, коли частина клітин елімінується, що знижує реєстровану частоту складних перебудов принаймні в більш чутливих комбінаціях. Ігриста демонструвала пік на АН 0,05% із подальшим спадом на 0,1%, що може вказувати на підвищення цитотоксичності на максимальній дозі. Вежа, навпаки, зберігала підвищений рівень навіть на АН 0,1%, що може свідчити про інші межі толерантності або відмінність механізмів відповіді.

Загалом АН 0,05% є найбільш ефективною концентрацією для індукції клітин із множинними аберраціями у більшості варіантів, тоді як 0,1% може відповідати пороговому рівню з тенденцією до зниження ефективності через зростання цитотоксичних втрат, особливо в окремих генотипах. Отримані дані підкреслюють важливість генотип-специфічного добору режиму АН, щоб поєднати високу мінливість із прийнятною життєздатністю.

За результатами факторного аналізу для частоти складних аберацій генотиповий фактор був недостовірним ($F = 2,00$; $F_{0,05} = 2,35$; $P = 0,07$), що означає: загалом сортові відмінності не є провідними в поясненні варіації цього показника. Натомість концентрація мутагену мала високий значущий ефект ($F = 227,18$; $F_{0,05} = 4,67$; $P = 5,65 \cdot 10^{-15}$), тобто саме доза є домінантним чинником індукції клітин із множинними перебудовами. Взаємодія «генотип – концентрація» також не досягала достовірності ($F = 1,76$; $F0,05 = 1,87$; $P = 0,06$) що вказує на загалом подібний напрям дозової відповіді в різних генотипів, попри окремі відмінності на критичних рівнях.

Дискримінантний аналіз (табл. 4.5 і 4.6), виконаний для ознак, пов’язаних із мутагенним ефектом за дії ЕМС та АН, показав, що для більшості параметрів, зокрема загальної частоти хромосомних перебудов, кількості фрагментів і подвійних фрагментів, спостерігається стабільний, модельний (передбачуваний)

зв’язок зі зростанням концентрації мутагену. Це підтверджує високу придатність цих показників як надійних індикаторів мутагенної активності.

Показник містків загалом демонстрував певну тенденцію, однак його поведінка частіше відхилялася від найбільш “модельних” параметрів, що може вказувати на більшу залежність формування містків від додаткових механізмів (особливостей сегрегації, репарації або фазоспецифічних ефектів), а не лише від дозового чинника.

У більшості проаналізованих ознак вплив генотипу був менш вираженим, тобто індуковані ефекти реалізовувалися відносно подібно в різних сортів. Водночас для складних змін (клітини з двома і більше типами аберацій) встановлено значущу взаємодію «генотип – мутаген», що підкреслює специфічний внесок генетичної схильності у формування саме багатокомпонентної цитогенетичної нестабільності.

Порівняльний аналіз ЕМС і АН засвідчив кілька принципових моментів. Попри відмінності окремих ефектів (наприклад, за характером мостів) (рис. 4.5 та 4.6), обидва мутагени демонструють загалом подібний профіль мутагенної дії та передбачувані дозові тренди, що підтверджує їхню придатність для контрольованої індукції спадкових змін.

Дискримінантний аналіз додатково підтвердив, що ознаки на кшталт хромосомних перебудов і складних змін є найбільш чутливими та інформативними для оцінки дії мутагенів, тоді як поведінка містків частіше виходить за межі найстабільніших модельних закономірностей.

Таблиця 4.5

Модельні ознаки для дії ЕМС

Параметр	Генотип			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (12,45)	p-рівень	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (12,45)	p-рівень
Загальна частота	0,011	4,44	0,10	0,038	10,11	0,01
Фрагменти	0,002	2,14	0,14	0,032	8,17	0,01
Мости	0,002	2,11	0,14	0,022	2,33	0,08
Інші	0,002	2,01	0,14	0,012	1,10	0,10
Подвійні	0,032	12,92	0,05	0,041	27,38	0,01

Загалом робота підкреслює необхідність врахування вибору генотипу для планування мутагенезу, оскільки навіть за подібної загальної картини саме взаємодія «генотип − мутаген» може визначати частоту та структуру складних цитогенетичних порушень. У цьому випадку сорт Вежа проявив рівень чутливості, який дає змогу розглядати його як перспективний об’єкт для подальших досліджень мутагенної дії; окреме вивчення механізмів такої толерантності/реактивності може поглибити розуміння сайт-специфічних ефектів хімічних супермутагенів.

Аналіз, виконаний за даними рисунка 4.5, дає змогу окреслити ключові особливості впливу концентрацій ЕМС на досліджувані ознаки. Концентрації 0,025% і 0,05% ЕМС демонструють виразні, контрастні ефекти та формують оптимальний компроміс між індукцією спадкової мінливості й збереженням життєздатності рослинного матеріалу. Саме ці рівні є найбільш придатними для одержання життєздатних мутантних популяцій, оскільки забезпечують підвищення варіативності без надмірних клітинних і фізіологічних ушкоджень.

Концентрація 0,1% ЕМС характеризується суттєво вищою мутагенною активністю порівняно з нижчими дозами, однак її застосування супроводжується помітним посиленням ушкоджувальної дії: зростають прояви цитотоксичності, знижується життєздатність, погіршуються показники виживання та відновлення рослинного матеріалу. Тобто, попри здатність індукувати значну кількість мутаційних змін, така концентрація є менш придатною для формування повноцінних, придатних до подальшого добору популяцій через надмірні втрати та зниження якості матеріалу.

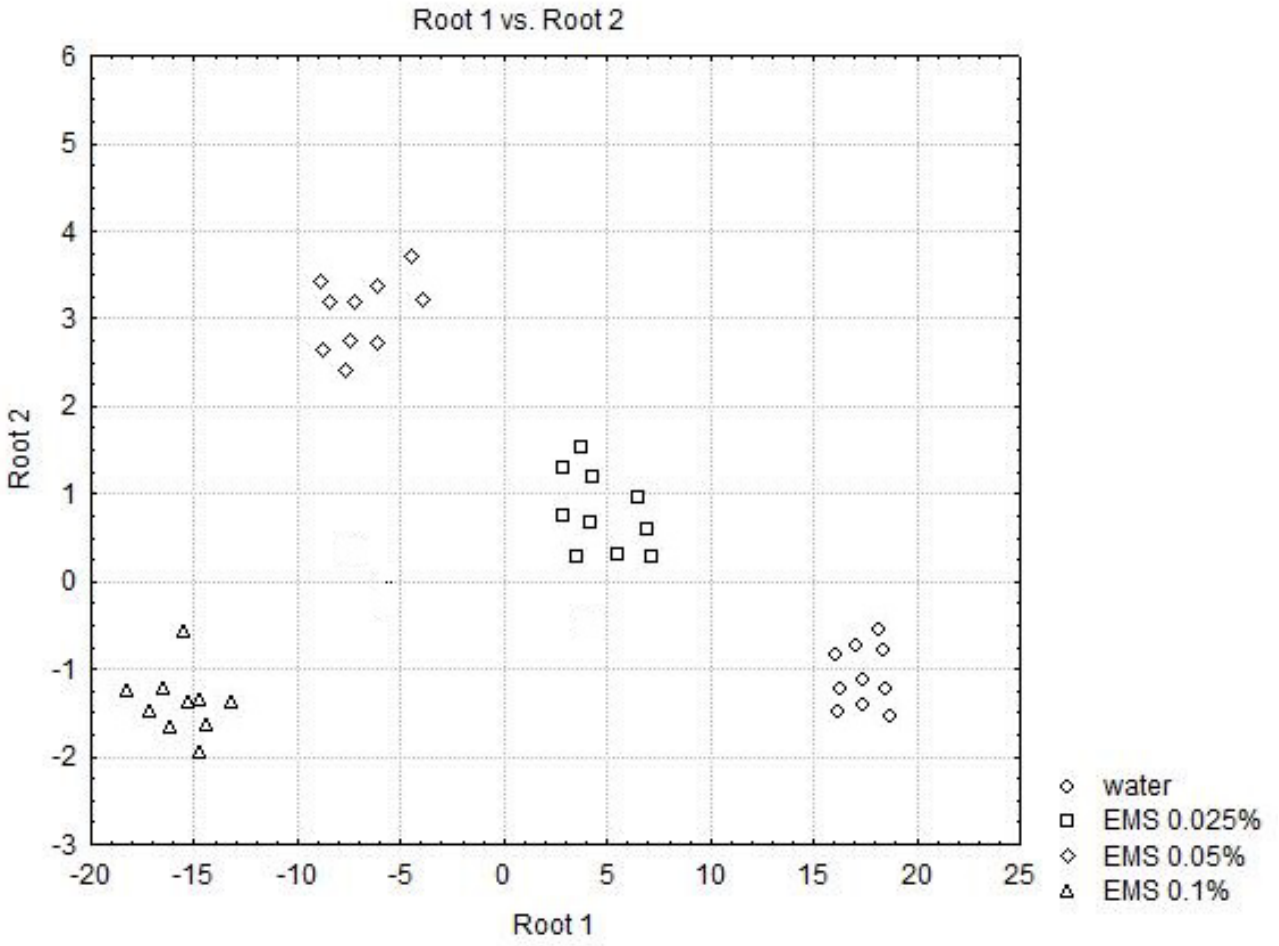

Рис. 4.5. Класифікація концентрацій за відстанями Махаланобіса. ЕМС

Отже, 0,025% і 0,05% ЕМС можна розглядати як оптимальні концентрації для практичного мутагенезу. Вони забезпечують максимізацію спадкової мінливості та ефективну індукцію змін без критичного погіршення стану рослин, підтримуючи збалансований рівень «мутагенний ефект — виживання» в ході створення різноманітних мутантних популяцій.

Аналіз рисунка 4.6 виявляє виразні закономірності мутагенної активності азиду натрію залежно від концентрації. Насамперед слід відзначити чітку диференціацію ефектів у нижчому діапазоні доз: концентрації 0,01% і 0,025% АН демонстрували контрастні реакції, формуючи добре розділені групи. Такий характер відповіді може свідчити про більш «керовану» (цілеспрямовану) дію чинника, за якої виникають відмінні, придатні для практичного добору прояви, що потенційно полегшує селекцію за конкретними ознаками.

Таблиця 4.6

Модельні ознаки для дії ЕМС

Параметр	Генотип			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (12,45)	p-level	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (12,45)	p-level
Загальна частота	0,010	4,01	0,10	0,013	3,43	0,05
Фрагменти	0,001	2,25	0,13	0,013	3,91	0,04
Мости	0,001	2,31	0,13	0,011	2,58	0,07
Інші	0,001	2,35	0,13	0,010	2,20	0,08
Подвійні	0,001	2,11	0,14	0,053	37,10	0,01

Натомість за 0,05% і 0,1% АН ефекти частково накладаються один на один і набувають змішаного характеру: групи втрачають чіткість меж, а реакції наближаються до злиття за основними параметрами. Це може вказувати на те, що на високих концентраціях знижується специфічність дії, ймовірно через надмірний мутагенний тиск, який спричиняє різко зростаючу геномну нестабільність, підвищену цитотоксичність і загибель клітин або появу значної частки аберантних форм, менш придатних для подальшої селекційної роботи. У такій ситуації індуковані зміни можуть ставати більш випадковими або небажаними, а відбір корисних варіантів — менш ефективним.

Отже, нижчі концентрації АН (0,01–0,025%) є найбільш доцільними для контрольованого мутагенезу, оскільки дають змогу індукувати корисні зміни за мінімізації супутніх втрат і побічного ушкоджувального ефекту, тоді як вищі дози (0,05–0,1%) можуть зменшувати селекційну цінність отриманого матеріалу через надлишкове, менш кероване мутаційне навантаження.

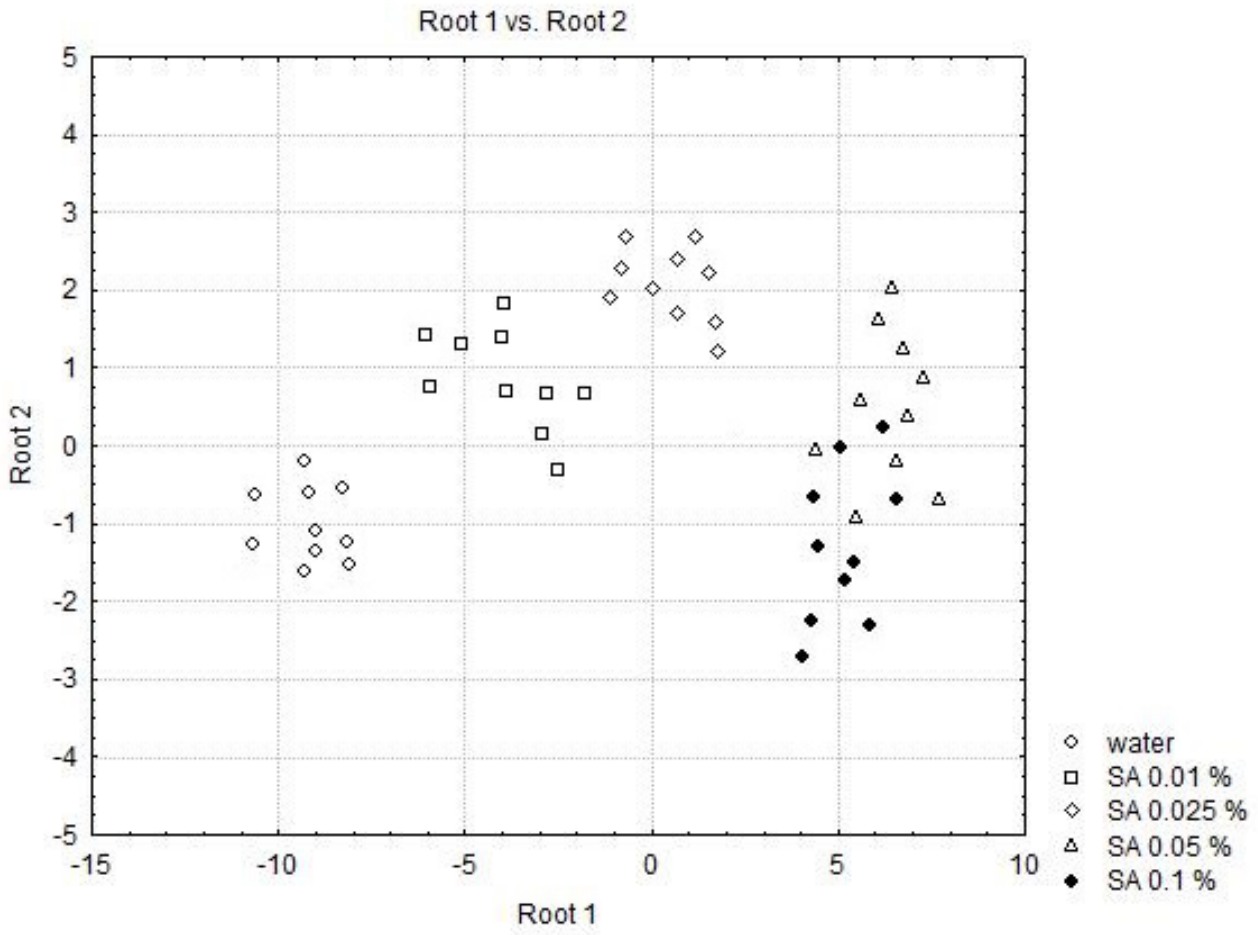

Рис. 4.6. Класифікація концентрацій за відстанями Махаланобіса. АН

Результати класифікації, виконані з урахуванням впливу концентрацій мутагенів і сортових особливостей, засвідчили високу точність та надійність розмежування досліджуваних ефектів. Класифікація за різними концентраціями мутагенів була стабільною й переконливою навіть для третьої та четвертої концентрацій АН, що свідчить про достатню інформативність обраних показників на всьому діапазоні мутагенного навантаження. Мінімальна частка помилок класифікації підтверджує, що параметри, покладені в основу моделі, справді коректно відокремлюють варіанти дії чинника та відображають закономірні зміни з підвищенням концентрації.

Не менш показовою є й класифікація сортової реакції на мутагенний вплив. Отримані результати демонструють, що відповідь генотипів на обробку розпізнається моделлю достатньо чітко, а отже, вибрані індикатори здатні фіксувати взаємодію «генотип –мутаген». Це особливо важливо для практичного

мутагенезу, оскільки вказує на можливість не лише оцінювати «середній» ефект концентрації, а й прогнозувати, який саме сорт буде більш перспективним за певного режиму обробки.

Серед усіх оцінених характеристик найвищу дискримінувальну здатність продемонстрували перші два показники: загальна частота перебудов та кількість фрагментів. Саме вони пояснювали основну частку варіабельності та були ключовими для відокремлення як дозових рівнів, так і сортових груп. Практично це означає, що зазначені параметри можуть розглядатися як оперативні маркери мутагенної активності, придатні для швидкого скринінгу та контролю якості мутагенного режиму, а також для раннього відбору оптимальних концентрацій у конкретних генотипів. Загалом не менш як 85% об’єктів класифікувалися правильно, що підкреслює високу роздільну здатність і відтворюваність моделі та робить її придатною для прикладного використання.

Сформована в роботі модель можна розглядати як практичний інструмент прогнозування ефективності АН у формуванні підвищеної спадкової мінливості. Її суттєва перевага полягає в тому, що вона не зводить оцінку мутагену лише до більше/менше аберацій, а інтегрує індивідуальну вагу ключових показників, тим самим допомагаючи прогнозувати результативність мутагенезу для різних дозових режимів. Така прогностична здатність підтверджує коректність експериментального дизайну й добір показників як достатньо «модельних» для оцінки дії АН.

Порівняння сортів показало, що Вежа виявилася більш придатною до використання АН: вона поєднувала виражену генетичну мінливість із достатньою життєздатністю матеріалу та демонструвала вищий потенціал формування перспективних мутантних форм. Водночас, хоча Вежа краще реагує на АН, вона може залишатися надійним об’єктом і для інших режимів мутагенезу, якщо потрібна ширша варіативність без надмірної втрати матеріалу.

Ігриста загалом проявляла нижчу мінливість під дією АН, що можна інтерпретувати як меншу чутливість або інший характер взаємодії генотипу з мутагеном. Однак це не означає відсутності селекційної цінності: для Ігристої

перспективною може бути оптимізація режимів обробки (вибір інших концентрацій, зміна протоколу) або комбінування підходів (наприклад, використання альтернативних чинників чи поєднання з іншими технологіями добору), де її генетичний фон може дати корисні результати за іншої конфігурації мутагенної дії.

У підсумку, дослідження підтверджує, що АН є потужним інструментом підвищення генетичної різноманітності в селекційній практиці, а запропонована модель може слугувати прогностичною основою для вибору оптимальних концентрацій і генотипів. Практичний висновок полягає в тому, що за наявності мети отримання широкого спектра спадкових змін доцільно орієнтуватися на генотипи на кшталт Вежі як на пріоритетні об’єкти АН-індукованого мутагенезу, тоді як для Ігристої потрібен більш адресний підбір режиму або комбінований підхід, щоб підвищити вихід селекційно цінних форм.

Висновки до розділу 4

1. Фоновий рівень цитогенетичної мінливості в контролі був мінімальним і стабільним, що підтверджує коректність тест-системи й придатність обох сортів (Вежа та Ігриста) для порівняльної оцінки мутагенної дії. Відповідно, зареєстровані зрушення у варіантах обробки можна інтерпретувати саме як наслідок впливу мутагенів.

2. Етилметансульфонат (ЕМС) формував чітку дозозалежну реакцію: зі зростанням концентрації послідовно збільшувалася загальна частота хромосомних порушень і частота основних типів аберацій. Для ЕМС характерний ефект насичення на верхній дозі (плато для утворення фрагментів), підвищення концентрації до 0,1% збільшувало загальний рівень ушкоджень, але вже не давало пропорційного приросту деяких маркерних ушкоджень хромосомного апарату (насамперед, фрагментів).

3. Азид натрію загалом проявив себе як більш активний чинник: у робочому діапазоні концентрацій він забезпечував високий рівень цитогенетичної активності, однак на максимальній дозі проявлялися ознаки

цитотоксичності (у Вежі — тенденція до зниження частоти аберацій на рівні 0,1% як типова реакція на летальні наслідки для частини клітин із важкими ушкодженнями).

4. За дії ЕМС різниця між сортами була помірною, Ігриста зазвичай демонструвала дещо більшу чутливість, але загальний тренд залишався подібним у обох генотипів. За АН генотиповий компонент проявлявся виразніше, а також була статистично значущою взаємодія «генотип – концентрація», тобто сортова реакція на зростання концентрації була неоднаковою. Практично це означає, що дію АН доцільно добирати більш адресно під конкретний сорт.

5. Структура спектра аберацій показала закономірну перевагу фрагментів над мостами (для обох мутагенів), що узгоджується з механізмами хімічного ушкодження ДНК. Мости зростали зі збільшенням концентрації, однак їхня модельність (передбачуваність) була нижчою, ніж у фрагментів і загальної частоти перебудов, що вказує на більшу залежність цього показника від додаткових механізмів.

6. Рідкісні аберації (мікроядра, відстаючі хромосоми) загалом підтвердили характер індукції від концентрації, однак генотиповий внесок для них був менш вираженим, ніж для фрагментів. Пік таких порушень формувався переважно за підвищених концентрацій. Комплексні перебудови (клітини з двома і більше аберраціями) різко зростали зі збільшенням концентрації, що є індикатором переходу від робочої мутагенної дії до зони підвищеної геномної нестабільності. Для ЕМС ця група змін переважно визначалася концентрацією (генотиповий ефект слабший), тоді як для АН у високому діапазоні доз проявлялися ознаки порогової концентрації та були більш помітні сортоспецифічні реакції.

7. Дискримінантний аналіз підтвердив, що найбільш інформативними індикаторами мутагенної дії є: загальна частота хромосомних перебудов, кількість фрагментів (і подвійних фрагментів). Ці параметри забезпечували високу диференціювальну здатність класифікації рівнів дії мутагенів і сортових

відмінностей, тобто можуть використовуватися як оперативні маркерні ознаки для добору робочих режимів дії мутагенів.

8. Для ЕМС найбільш придатними для формування життєздатних мутантних популяцій є нижні та середні концентрації (0,025–0,05%), які дають помітний приріст мінливості без критичного зниження якості клітинного/рослинного матеріалу; 0,1% варто розглядати як межову (ризик надмірних ушкоджень і зниження виходу селекційно цінних форм). Для АН найбільш доцільними для мутагенезу є 0,01–0,025%; концентрація 0,05% може використовуватися, коли потрібна максимізація цитогенетичної дії, але вона вже ближче до зони ризику; 0,1% є критичною/пороговою. Вежа є більш технологічно «зручною» для програм АН-індукованого мутагенезу, оскільки краще поєднує виражену мінливість із прийнятною переносимістю навантаження. Ігриста частіше проявляє підвищену чутливість, що не виключає її використання, але потребує обережнішого добору концентрацій і більш адресного протоколу.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Didenko V., Nazarenko M. Impact of ecogenetic factors on cytogenetic variability of winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 1. P. 16–24. – DOI: 10.32819/202503.

2. Didenko V., Nazarenko M. Cytologycal variabiliyt under EMS and AN action. *Матеріали VIII Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 19–20 листопада 2024 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2024. С. 109-110.

3. Didenko V., Nazarenko M. Influence of ecogenetic factors on cytogenetic variability of winter wheat. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали V Всеукр. науково-практ. конф. (10 квітня 2025 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна). С. 105–110.

РОЗДІЛ 5
ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ЗМІН У СІМ'ЯХ ТА ЛІНІЯХ ЗА ДІЇ ЕКОГЕНЕТИЧНИХ ЧИННИКІВ

5.1. Рівень мінливості сімей у поколіннях M_2–M_3

Метою роботи було встановити особливості індукції частоти та спектра мутаційних змін в озимої пшениці в поколіннях M_2–M_3 після обробки азидом натрію, а також визначити закономірності прояву мутаційної мінливості за окремими морфобіологічними та господарсько-цінними ознаками з урахуванням генотипу вихідної форми. Особливий акцент робили на виявленні таких змін, які зберігаються в нащадків і потенційно можуть бути використані або як основа для формування ліній, або як донорні компоненти в селекційних схемах.

У поколіннях M_2–M_3 добір мутантних сімейств здійснювали на основі візуальної оцінки, аналізу проходження фенофаз, структурного аналізу рослин і оцінювання елементів зернової продуктивності. Посів проводили вручну наприкінці вересня на глибину 4–5 см; застосовували норму 100 життєздатних насінин на рядок (довжина 1,5 м) за міжряддя 15 см; відстань між зразками становила 30 см; висівали по два рядки на варіант. Контроль (необроблене насіння вихідної форми) розміщували регулярно — через кожні 20 варіантів, що забезпечувало коректність порівнянь у межах неоднорідного польового фону. Таке компонування ділянок дає можливість одночасно оцінювати і частоту появи змін, і їх практичну значущість у польових умовах, наближених до виробничих.

Дослідження виконували на дослідному полі Дніпровського державного аграрно-економічного університету (с. Олександрівка, Дніпровський район, Дніпропетровська область, Україна). Статистичну інтерпретацію результатів проводили із застосуванням факторного аналізу (ANOVA) та дискримінантного аналізу в пакеті Statistica 10.0, що давало змогу не лише підтвердити наявність відмінностей між варіантами, а й виділити ті показники, які найкраще диференціюють дію концентрацій і генотипів.

Як показано в таблиці 5.1, упродовж другого–третього поколінь загалом було проаналізовано 4000 сімей, що забезпечує репрезентативність оцінювання як частоти, так і спектра спадкових змін. У роботі застосовували типові для селекційної практики концентрації, тобто такі режими, які мають реальну прикладну цінність і потенційно можуть бути рекомендовані для отримання вихідного матеріалу без надмірної втрати популяції.

Саме поєднання великої вибірки, контрольованого польового дизайну та багатовимірного статистичного аналізу створює основу для обґрунтованих висновків щодо ефективності азиду натрію у формуванні корисної спадкової мінливості в озимої пшениці та визначення генотипів, найбільш придатних для подальшої мутаційної селекції.

Як показано в таблиці 5.2, упродовж другого–третього поколінь загалом було проаналізовано 4000 сімей, у контрольних варіантах обох сортів загальна частота мутацій залишалася фоновою та практично нульовою, що підтверджує коректність обліку й те, що основний внесок у появу мутантних сімей забезпечувала саме дія ЕМС.

Таблиця 5.1

Загальна частота мутацій за дії ЕМС в другому-третьому поколінні

(x ± SD, n = 450-500)

Варіант	Загальна кількість сімей, шт	Кількість мутантних сімей, шт	Частота, %
Вежа, кт.	500	2	$0,4 \pm 0,1^{a}$
Вежа, ЕМС 0,025%	500	35	$7,0 \pm 0,2^{c}$
Вежа, ЕМС 0,05%	500	44	$8,8 \pm 0,3^{d}$
Вежа, ЕМС 0,01%	500	61	$12,2 \pm 0,4^{e}$
Ігриста, кт.	500	1	$0,2 \pm 0,1^{a}$
Ігриста, ЕМС 0,025%	500	25	$5,0 \pm 0,3^{c}$
Ігриста, ЕМС 0,05%	500	35	$7,0 \pm 0,3^{d}$
Ігриста, ЕМС 0,1%	500	49	$9,8 \pm 0,4^{e}$

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

За обробки ЕМС у Вежі спостерігається чітка концентраційна залежність: зі зростанням концентрації послідовно збільшувалася частка мутантних сімей. Уже за найнижчої робочої дози (0,025%) вихід мутантів стає помітним і статистично відмінним від контролю, а подальше підвищення дози призводить до поступового наростання частоти. Найвищий рівень мінливості фіксується за максимальної в цьому ряду концентрації, і цей варіант утворює окрему “верхню” групу за результатами постхок-порівнянь (за літерами).

У Ігристої тенденція аналогічна: частота мутацій також зростає при переході від нижчої концентрації до вищих. Проте загалом сорт формує менший вихід мутантних сімей, ніж Вежа, тобто демонструє нижчу мутаційну віддачу за однаково концентрації ЕМС. Як і у Вежі, найвища концентрація забезпечує максимальний рівень прояву спадкових змін.

За однакових концентрацій ЕМС Вежа загалом більш результативна за виходом мутантних сімей, тобто її генотип краще перетворює мутагенне навантаження на спадкову мінливість. Зростання концентрації стабільно підсилює частоту мутацій у обох сортів.

Як показано в таблиці 5.2, упродовж другого–третього поколінь загалом було проаналізовано 4500 сімей, що забезпечує репрезентативність оцінювання як частоти, так і спектра спадкових змін.

Порогових рівнів мутагенної дії в досліді загалом не досягали, що підтверджується тим, що майже для всіх варіантів було сформовано не менше ніж 500 сімей. Єдиним винятком стала максимальна концентрація АН 0,1%, за якої зафіксовано певне зниження життєздатності і, відповідно, добір обмежився 450 сім’ями.

Для обох сортів дія АН дає чітку дозозалежну картину: зі зростанням концентрації стабільно збільшується частка мутантних сімей. Кожна наступна концентрація статистично відрізняється від попередньої та від контролю.

Загалом досліджуваний показник змінювався у досить широких межах залежно від концентрації АН і сорту. За дії АН 0,01% його значення коливалися від 4,4% у сорту Ігриста до 6,4% у сорту Вежа. З підвищенням концентрації до

АН 0,025% діапазон розширювався і становив 6,4% (Ігриста) – 9,4% (Вежа). За АН 0,05% параметр зростав до рівня 10,2% у Ігристої та 12,6% у Вежі, а максимальні значення фіксували при АН 0,1% — від 13,78% (Ігриста) до 15,6% (Вежа). У всіх варіантах відмінності були виразними: кожна концентрація відрізнялася між собою, а також від контролю.

Таблиця 5.2

Загальна частота мутацій за дії АН в другому-третьому поколінні

(x ± SD, n = 450-500)

Варіант	Загальна кількість сімей, шт	Кількість мутантних сімей, шт	Частота, %
Вежа, кт.	500	2	$0,4 \pm 0,1^{a}$
Вежа, АН 0,01%	500	24	$6,4 \pm 0,2^{b}$
Вежа, АН 0,025%	500	36	$9,4 \pm 0,3^{c}$
Вежа, АН 0,05%	500	52	$12,6 \pm 0,5^{d}$
Вежа, АН 0,1%	500	61	$15,6 \pm 0,5^{e}$
Ігриста, кт.	500	1	$0,2 \pm 0,1^{a}$
Ігриста, АН 0,01%	500	19	$4,4 \pm 0,2^{b}$
Ігриста, АН 0,025%	500	25	$6,4 \pm 0,3^{c}$
Ігриста, АН 0,05%	500	34	$10,2 \pm 0,3^{d}$
Ігриста, АН 0,1%	450	45	$13,8 \pm 0,5^{e}$

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

У Вежі АН працює дуже стабільно: уже найнижча концентрація формує помітний вихід мутантів, далі з підвищенням дози частота зростає крок за кроком, а максимальна концентрація дає найвищий рівень мутаційної віддачі. Тобто Вежа характеризується високою відповіддю на АН і демонструє широкий діапазон керованого нарощування мінливості залежно від дози.

В Ігристої тенденція така сама — частота мутантних сімей також посилюється зі збільшенням концентрації. Однак сорт загалом відстає від Вежі: на однакових дозах вихід мутацій нижчий, що вказує на меншу мутаційну

продуктивність генотипу в цій системі. У найвищій концентрації кількість сімей для аналізу стала меншою, що узгоджується з тим, що життєздатність/вихід матеріалу на високому навантаженні погіршується — тобто верхня доза вже наближається до практично максимального значення для селекційного добору.

Вежа загалом дає вищий вихід мутантних сімей, ніж Ігриста, за всіх концентрацій АН. Тобто для отримання максимальної кількості спадкових змін Вежа є кращим генетичним фоном.

Ігриста реагує аналогічно за напрямом, але слабше за рівнем; за максимальної концентрації додатково проявляється проблема високої концентрації у вигляді зменшення придатного обсягу сімей для аналізу/добору.

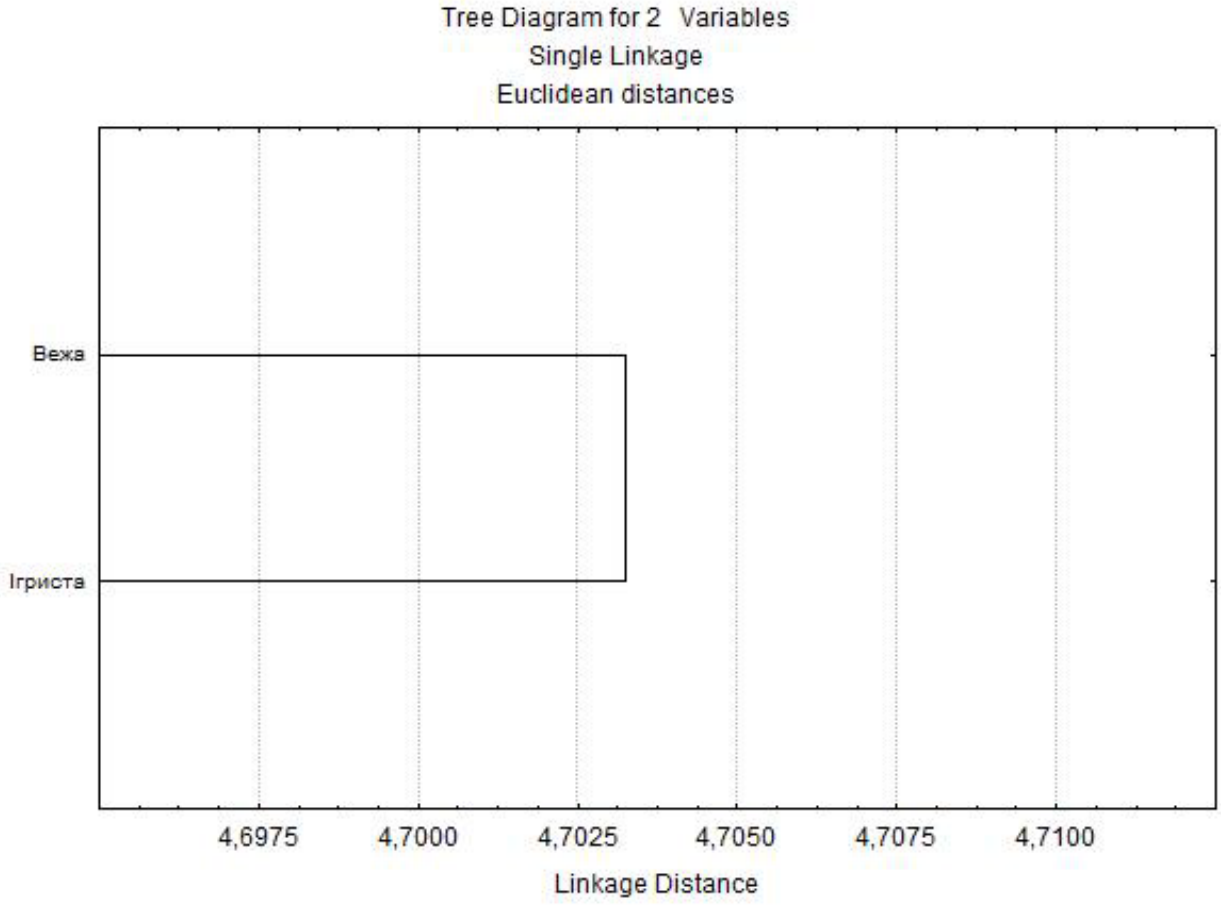

Рис. 5.1 Результати кластерного аналізу за показником частоти мутацій

Дисперсійний аналіз показав, що на загальну частоту мутацій статистично достовірно впливало зростання концентрації ($F=44,51$; $F_{0,05}=2,17$; $P=4,34\cdot10^{-3}$). Водночас істотним був і генотиповий чинник ($F=7,92$; $F_{0,05}=4,01$; $P=0,01$). За

результатами попарних порівнянь встановлено, що сорти Вежа та Ігриста розрізнялися між собою достовірно (F=9,19; $F_{0,05}$=5,17; P=0,01), причому Вежа проявляла нижчу чутливість до дії АН, ніж Ігриста.

Додатково кластерний аналіз (рис. 5.1) підтвердив чітку структуризацію матеріалу: усі оцінені генотипи стабільно групувалися у дві відмінні групи, що узгоджується з виявленою сортовою специфікою реакції на мутагенне навантаження.

Поряд із частотою мутантних сімей для узагальненої оцінки доцільно використовувати інтегративний показник рівня мінливості, який враховує не лише кількість змінених сімей, а й ширину спектра змінених ознак. Його розраховують як відношення кількості змінених сімей до загальної кількості ознак, за якими зафіксовано зміни (табл. 5.3).

За дії ЕМС у обох сортів простежується чітка дозозалежна реакція: зі зростанням концентрації підвищується і рівень мінливості, і насиченість спектра (кількість ознак, за якими фіксуються спадкові зміни).

Таблиця 5.3

Рівень мінливості за дії ЕМС

Варіант	Рівень мінливості	Кількість змінених ознак
Вежа, кт.	$0,01 \pm 0,01^{a}$	2
Вежа, ЕМС 0,025%	$1,75 \pm 0,11^{b}$	25
Вежа, ЕМС 0,05%	$2,55 \pm 0,22^{c}$	29
Вежа, ЕМС 0,01%	$4,15 \pm 0,30^{d}$	34
Ігриста, кт.	$0,01 \pm 0,01^{a}$	1
Ігриста, ЕМС 0,025%	$0,95 \pm 0,11^{c}$	19
Ігриста, ЕМС 0,05%	$1,61 \pm 0,20^{d}$	23
Ігриста, ЕМС 0,1%	$2,74 \pm 0,23^{e}$	28

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0,05$.

Сорт Вежа демонструє виразно сильнішу відповідь на ЕМС. Уже на нижчій концентрації формується широкий спектр змінених ознак, а з підвищенням дози

відбувається подальше нарощування як інтенсивності мінливості, так і насиченості спектра. У варіанті з найвищою концентрацією для Вежі (ЕМС 0,1%) спостерігається максимальне значення рівня мінливості й найбільша кількість змінених ознак (34), що свідчить про високу мутагенну продуктивність цього генотипу та здатність ЕМС розширювати спектр змін без втрати керованості процесу.

Ігриста також реагує на підвищення концентрації ЕМС послідовним зростанням рівня мінливості та кількості змінених ознак, однак загальний масштаб ефекту нижчий, ніж у Вежі. Навіть за максимальної концентрації рівень мінливості й спектр змін поступаються відповідним показникам Вежі (у Ігристої 28 змінених ознак проти 34 у Вежі), що узгоджується з меншою чутливістю цього генотипу до ЕМС.

ЕМС підвищує не лише частоту змінених сімей, а й якісну насиченість мутаційного процесу, що добре відображає саме показник рівень мінливості: він зростає паралельно зі збільшенням кількості ознак зі спадковими змінами. Сорт Вежа у всьому діапазоні концентрацій формує ширший спектр і вищу інтегральну мінливість, ніж Ігриста. Тобто, як об’єкт для отримання різноманітних спадкових змін Вежа є перспективнішим сортом.

Після обробки азидом натрію (АН) спостерігається чітка, закономірна дозозалежна індукція мінливості: зі зростанням концентрації підвищуються і інтегративний показник рівня мінливості, і широта спектра змінених ознак (табл. 5.4).

У цілому значення цього параметра змінювалися в таких межах: за АН 0,01% — від 0,75 (Ігриста) до 1,34 (Вежа); за АН 0,025% — від 1,28 (Ігриста) до 2,82 (Вежа); за АН 0,05% — від 2,86 (Ігриста) до 4,03 (Вежа); за АН 0,1% — від 4,41 (Ігриста) до 4,84 (Вежа). Отже, у випадку найвищої концентрації (АН 0,1%) різниця між сортами практично нівелюється саме за рахунок спектра змін, тоді як за нижчих і середніх доз сортовий контраст зберігається.

Для сорту Вежа вже за найнижчої дози АН формується помітний спектр змін, а далі — з переходом до середніх концентрацій — мінливість наростає

особливо інтенсивно. Максимальні значення рівня мінливості фіксуються на найвищій концентрації, однак важливо, що кількість змінених ознак у Вежі виходить на плато: після суттєвого розширення спектра на середніх дозах подальше підвищення концентрації дає вже менший приріст за спектром (в останньому варіанті навіть видно не збільшення, а дуже легку стабілізацію). Це типовий сигнал того, що за високого мутагенного навантаження частина ефекту починає зміщуватися від розширення спектра до посилення радикальності змін або ж частково компенсується цитотоксичністю.

Таблиця 5.4

Рівень мінливості за дії АН

Варіант	Рівень мінливості	Кількість змінених ознак
Вежа, кт.	$0{,}01 \pm 0{,}01^{a}$	2
Вежа, АН 0,01%	$1{,}34 \pm 0{,}10^{b}$	21
Вежа, АН 0,025%	$2{,}82 \pm 0{,}21^{c}$	30
Вежа, АН 0,05%	$4{,}03 \pm 0{,}31^{d}$	32
Вежа, АН 0,1%	$4{,}84 \pm 0{,}32^{e}$	31
Ігриста, кт.	$0{,}01 \pm 0{,}01^{a}$	1
Ігриста, АН 0,01%	$0{,}75 \pm 0{,}07^{b}$	17
Ігриста, АН 0,025%	$1{,}28 \pm 0{,}10^{c}$	20
Ігриста, АН 0,05%	$2{,}86 \pm 0{,}22^{d}$	28
Ігриста, АН 0,1%	$4{,}41 \pm 0{,}31^{e}$	32

Примітка: різницю між варіантами за фактором концентрації підтверджено дисперсійним аналізом (ANOVA): відмінності є статистично достовірними на рівні значущості $P < 0{,}05$.

Для сорту Ігриста загальна логіка така сама: зростання концентрації супроводжується нарощуванням і рівня мінливості, і кількості змінених ознак. Але, на відміну від Вежі, в Ігристої на найвищій концентрації зберігається виразний приріст саме за спектром, тобто верхня концентрація приводить не лише до інтенсифікації процесу, а й до подальшого розширення переліку ознак зі спадковими змінами. Це свідчить про те, що для Ігристої високі концентрації АН можуть бути більш результативними саме у сенсі різноманіття спектру змін, хоча водночас такий режим зазвичай ближчий до критичних меж за

життєздатністю (що узгоджується з даними про часткове зниження кількості сімей у найвищому варіанті).

У порівнянні між сортами простежується генотипова специфіка відповіді на акт мутагенної дії. На нижчих і середніх концентраціях Вежа демонструє вищий рівень мінливості та ширший спектр змін, тобто є більш чутливим до АН у помірних концентраціях і дає багато матеріалу для добору без необхідності різко піднімати дозу. Натомість на найвищій концентрації різниця між сортами за спектром практично зникає (у Ігристої навіть спостерігається більша кількість типів змін). Це означає, що за сильного мутагенного тиску визначальним стає вже сам рівень концентрації, а не переваги вихідного генотипу, і обидва сорти виходять на зіставний масштаб спектральних змін.

АН у досліджуваному діапазоні забезпечує високу керовану індукцію мінливості, причому середні концентрації є найбільш раціональними для сорту Вежа (швидке нарощування мінливості й широкого спектра без явних ознак насичення). Високі концентрації найповніше розкривають потенціал Ігристої, але наближають систему до зони, де зростають ризики надлишкової цитотоксичності та втрат матеріалу. Показник рівня мінливості разом із кількістю змінених ознак добре демонструє не лише, скільки мутантних сімей отримано, а й наскільки різноманітним є сформований вихідний матеріал для подальшого добору і стабілізації ліній.

У цьому випадку встановлено, що на рівень мінливості статистично достовірно впливали обидва чинники: і підвищення концентрації ($F=76,10$; $F_{0,05}=2,17$; $P=4,44\cdot10^{-4}$), і генотип ($F=5,67$; $F_{0,05}=4,01$; $P=0,03$). Під час попарних порівнянь сорти також суттєво різнилися між собою ($F = 6,73$; $F_{0,05}= 5,17$; $P = 0,03$), що підтверджує наявність сортоспецифічної відповіді на дію АН.

У всіх інших варіантах значення показника відрізнялися між собою та від контролю, що свідчить про послідовне наростання мінливості зі збільшенням мутагенного навантаження. Результати кластерного аналізу (рис. 5.2) підтвердили ці висновки: обидва генотипи знову розмежувалися як окремі групи,

що узгоджується з їхньою відмінною реакцією на АН у діапазоні робочих концентрацій.

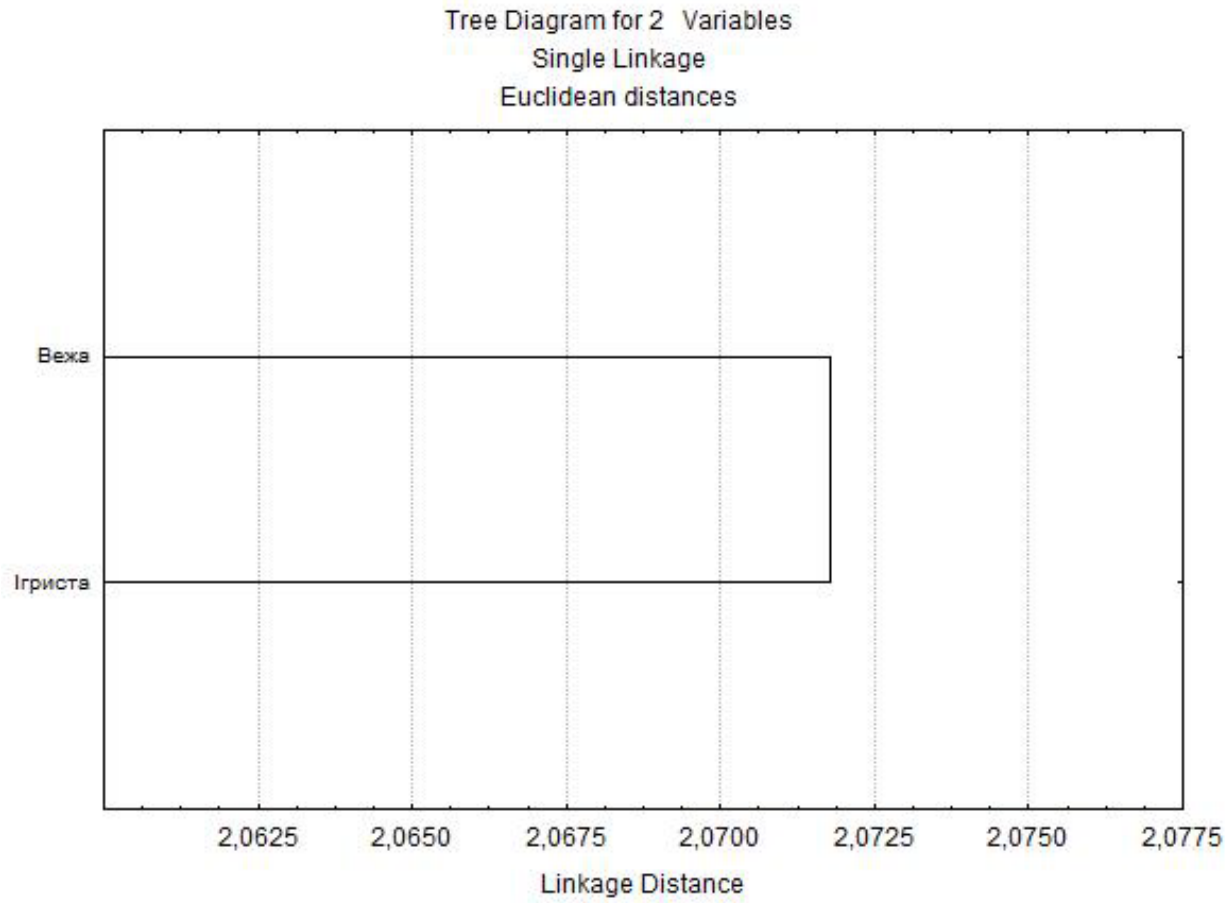

Рис. 5.2. Результати кластерного аналізу за показником рівня мінливості

Загальна частота мутацій у M_2–M_3 має чітко дозозалежний характер як за ЕМС, так і за азиду натрію: зі зростанням концентрації стабільно зростає частка мутантних сімей. Важливо, що за всіма варіантами (окрім АН 0,1% для Ігристої) збережено повноцінний обсяг сімей для добору, тобто дослідні концентрації залишаються практично придатними для селекційної роботи.

Азид натрію загалом виявився кращим індуктором спадкових змін, ніж ЕМС: за порівнянних рівнів мутагенного навантаження він забезпечував вищий вихід мутантних сімей і ширший діапазон наростання частоти мутацій. Водночас максимальна концентрація АН наближала систему до межі практичної доцільності. Генотип є статистично значущим і для частоти мутацій, і для інтегративного показника рівня мінливості. У цій системі Вежа краще

перетворює мутагенне навантаження на спадкову мінливість. Це проявляється в більш високих значеннях частоти мутантних сімей і, особливо, у вищому рівні мінливості на нижчих та середніх концентраціях.

Показник рівень мінливості є більш інформативним за просту частоту мутацій, тому що враховує не лише кількість змінених сімей, а й насиченість спектра змін (скільки різних ознак реально включено в спадкові зрушення). У сорту Вежа за підвищення концентрації спостерігається швидке нарощування мінливості та спектра, але на найвищій дозі АН проявляється ефект плато за спектром; у Ігристої на високих концентраціях, навпаки, зберігається тенденція до подальшого розширення спектра, однак це супроводжується підвищенням ризику втрат матеріалу й наближенням до критичних режимів.

Помірні концентрації (для обох мутагенів) є найбільш доцільними для отримання селекційно-цінного матеріалу, оскільки забезпечують зростання частоти й спектра змін без істотної втрати популяції.

Загалом у системі «мутаген–концентрація–генотип» Вежа є більш придатною для отримання широкого пулу спадкових змін у помірних концентраціях, тоді як Ігриста потребує більш обережного підбору вищих концентрацій.

5.2. Спектр спадкових змін в поколіннях $M_2 – M_3$

В спектрі було отримано всього 37 змінених ознак за 6 групами мінливості (додаток А), які були проаналізовані за дискримінантним та факторним аналізом для виявлення значущості окремих груп (табл. 5.5, 5.6).

За дії ЕМС встановлено такі закономірності щодо змін за окремими ознаками. У першій групі ознак (архітектура пагона) зосереджені ознаки з найвищими частотами і найкраще вираженим дозовим ефектом. Для Вежі максимуми тут формуються на верхній концентрації: найвищі частоти мають високостеблові форми (пік 1,2%) та відсутність/ослаблення воскової поволоки (до 0,8%). Тобто в разі посилення мутагенного навантаження Вежа дуже активно

відповідає саме по висоті й восковості, що логічно узгоджується з тим, що ці ознаки швидко реагують на загальне порушення регуляції росту й адаптивних покривних структур. Для Ігристої ця група теж реагує виражено, але загалом слабше; водночас відсутність воскової поволоки в Ігристої також виходить у верхні значення (до 0,4%), а слабка воскова поволока стабільно тримається на підвищеному рівні (до 0,6%).

Друга група (розміри та структура зерна) проявляється як низькомінлива: більшість значень тут перебувають у низьких частотах. Мінливість порядку 0,2%, в окремих позиціях (дрібне зерно) верхній рівень може доходити до 0,6%, але вони все одно не є домінуючими в загальному спектрі.

Зміни за морфологією колоса (рис. 5.3) середньої мінливості, з чіткими сортоспецифічними акцентами. Для Вежі виразно частіше з’являються форми з довгим колосом (до 0,4%) та щільним колосом (до 0,4%).



Рис. 5.3. Безості мутанти вихідного остистого сорту Вежа. Дія ЕМС

Частина інших морфотипів колоса (рихлий, веретеноподібний, ригідний, крупний) у Вежі з’являються, але загалом залишаються епізодичними (типово на рівнях близько 0,2% і переважно за високої концентрації). Для Ігристої вища мінливість при виникненні безостого колосу, тут вона має значно вищі частоти, і максимум досягає 0,6. Інші морфологічні перебудови колоса в Ігристої здебільшого помірні (не вище 0,2%).

Наступна група онтогенетичних змін демонструє добру модельність: із зростанням концентрації частоти змін у середньому підвищуються, а самі ознаки добре відділяють варіанти. Для Вежі тут ключові зміни строків достигання – і ранньостиглість, і пізньостиглість можуть досягати високих частот (до 0,6–0,8%), тобто ЕМС дає двоспрямований зсув фенофаз (це типово для мутагенезу регуляторних систем) (рис. 5.4).

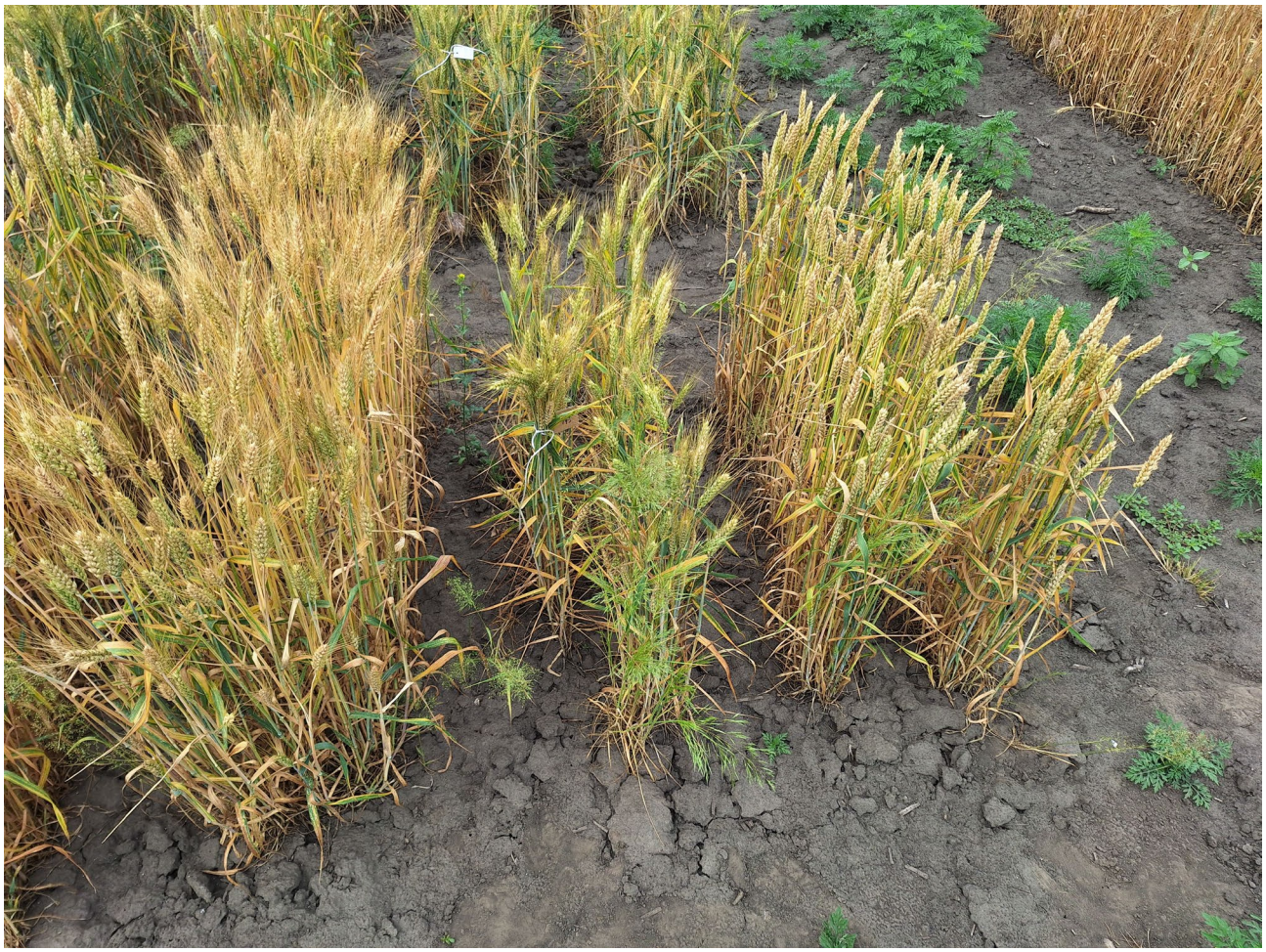

Рис.5.4. Пізньостиглий напівкарликовий мутант сорту Ігриста. Дія ЕМС

Також помітний внесок роблять стерильність (до 0,4) і стійкість до захворювань (до 0,4). Для Ігристої цей блок загалом слабший, але стійкість до захворювань у середньому проявляється частіше, ніж у Вежі (у середньому по дозах Ігриста тут вища), а стерильність та строки стиглості зростають більш плавно і не формують настільки різких піків.

У групі системних мутацій більш-менш регулярним є виникнення скверхедних та, особливо, спельтоїдних форм (до 0,4 %), частота підвищується зі зростанням концентрації ЕМС. Загалом різниця за сортами не відмічено.

Остання група мутацій за продуктивністю та кущистістю теж характеризується невисокою частотою регулярних змін (до 0,4 %).

Найбільш варіативні для ЕМС зміни за першою групою ознак, а також зміни строків стиглості; саме вони дають і найвищі частоти, і найчіткішу диференціацію за концентраціями. Середня мінливість за морфологією колоса (але з вагомою сортовою специфікою). Усі інші ознаки варіюють слабо.

За дії азиду натрію найвиразніше проявляється перша група мутацій, пов’язана зі структурою стебла, насамперед із висотою рослин та інтенсивністю воскової поволоки. У цій групі домінують високостеблові форми: їх частота є максимальною й сягає до 1,4 %, у середньому становлячи 0,67 %. Також статистично помітною є ймовірність появи напівкарликових рослин, а серед ознак покривних структур — зменшення воскового нальоту (слабка поволока) або його повна відсутність. Інші варіанти морфологічних змін у межах цього блоку трапляються рідко й мають низьку ймовірність появи.

Так, мутація товсте стебло для сорту Вежа проявляється до 0,4%, а для сорту Ігриста практично відсутнє, лише слабкий прояв за АН 0,1% (до 0,2 %). Те саме характерне для тонкого стебла. Напівкарликові форми появляються з частотою до 0,8%, особливо за високих концентрацій. Карликові до 0,6 %, залежність та ж сама. Зміни інтенсивності воскової поволоки можливі до 0,8%, але переважно в сторону послаблення ознаки.

Друга група складається з ознак структури зерна. Виникнення мутацій за всіма цими ознаками малоймовірно, не вище 0,2 %. Переважно цікаві зміни за типом крупне зерно. Ознаки не залежать від задіяної концентрації.

Третя група охоплює мутаційні зміни, пов’язані зі структурою колоса (рис. 5.5).



Рис. 5.5. Безостий ранньостиглий мутант вихідного сорту Вежа. Дія АН

Загалом для цього блоку характерна низька ймовірність більшості виявлених модифікацій, однак окремі типи змін проявлялися помітно частіше. Насамперед це форми з напівостистим колосом, частота яких сягала до 1,0 %, а середнє значення становило 0,42 %. Крім того, серед відносно більш імовірних варіантів відмічено рослини з дрібним колосом, а також форми з булавоподібним колосом, які формують окремий помітний підтип у межах цієї групи.

Більш варіативна четверта група (зміни за фізіологією росту та розвитку). Містить такі ознаки: стерильність, ранньостиглість (рис. 5.6), пізньостиглість, стійкість до захворювань. Стерильність, ранньостиглість, пізньостиглість виникають доволі часто, індукція регулярна.



Рис. 5.6. Ранньостиглий мутант вихідного сорту Ігриста. Дія АН

Стерильність у сорту Вежа виникає з частотою до 0,8 %, у сорту Ігриста – до 0,4%. Частота ранньостиглих форм у сорту Вежа до 0,8% та у сорту Ігриста до 0,4%. Кількість пізньостиглих форм зростає зі збільшенням концентрації до 0,7% у обох сортів. Стійкість до хвороб формується переважно за високих концентрацій з частотою до 0,6%, переважно у сорту Вежа.

П’ята група охоплює системні мутації, тобто комплексні морфотипові перебудови, що проявляються узгоджено в кількох елементах рослини. До цього блоку належать, зокрема, сквехедний тип колоса, спельтоїдний колос, субкомпактоїдні форми та інші споріднені варіанти. Серед них особливо виразно виділяються спельтоїди, частота яких у популяції досягала 0,8 %, що свідчить про їхнє відносно регулярне виникнення в межах дії АН і про наявність “чутливих” напрямів перебудови морфотипу колоса.

Шоста група представлена господарсько цінними формами, насамперед варіантами з підвищеною кущистістю та зростанням продуктивності. Для азиду натрію такі зміни загалом є малоймовірними, тобто їхня частота невисока, однак важливо, що вони мають повторюваний, регулярний характер появи. Це означає, що, попри невелику кількість, такі форми не є випадковими одиничними знахідками й можуть розглядатися як перспективний матеріал за умови достатнього обсягу популяції та цілеспрямованого добору.

У межах аналізу мутаційного процесу дискримінантний підхід дав змогу встановити модельність (стійку диференціювальну здатність) окремих параметрів за групами мутацій (табл. 5.5, 5.6). Найбільш інформативними виявилися показники, пов’язані з частотою прояву, інтегративним рівнем мінливості, а також із характеристиками мутацій, що належать до першої, четвертої та п’ятої груп. Саме в цих блоках статистичний “сигнал” був найвиразнішим, тобто вони найкраще відтворювали спрямованість і силу мутагенної дії АН та забезпечували придатні критерії для порівняння варіантів і прогнозування виходу матеріалу.

Таблиця 5.5

Модельні параметри мутагенної активності (АН)

Параметр в моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова лямбда	F-критичне (4,02)	p-рівень
Загальна частота	0,10	0,72	17,11	0,01
Рівень мінливості	0,08	0,84	24,21	0,01
Перша група	0,13	0,68	8,77	0,01
Друга група	0,61	0,28	1,88	0,16
Третя група	0,32	0,55	2,01	0,08
Четверта група	0,51	0,71	7,21	0,02
П’ята група	0,21	0,56	4,24	0,05
Шоста група	0,28	0,54	2,16	0,08

Таблиця 5.6

Факторне навантаження параметрів мутагенної активності

Параметр	Генотип	Концентрація
Загальна частота	**0,693423**	**0.947576**
Рівень мінливості	**0,843242**	**0,986242**
Перша група	**0,627145**	**0,765170**
Друга група	0,316543	0,273434
Третя група	0,326516	0,338990
Четверта група	**0,544215**	**0,545229**
П’ята група	**0,500222**	0,405475
Шоста група	**0,431711**	**0.351245**
Пояснена компонента	2,354636	2,677041
Загальна компонента	0,5431621	0,443002

Примітка: статистично значущі значення виділені жирним

Отримані результати дають підстави досить надійно прогнозувати характер виходу мутацій за дії цього мутагену на досліджуваному матеріалі. Насамперед, очікуваною є підвищена частота (порівняно з іншими групами змін) високостеблових і напівкарликових форм, а також ранньостиглих варіантів, що є потенційно цінними для подальшого добору. Водночас суттєвим обмеженням методу є регулярність і висока ймовірність появи небажаних фенотипів, зокрема форм із дрібним колосом, стерильних рослин, а також частини надмірно

високостеблових варіантів, що ускладнює формування селекційно придатних популяцій без значних втрат матеріалу.

Загалом мутаген характеризується вираженою мутагенною активністю, індукуючи широкий спектр змін, однак цей спектр супроводжується помітною ціною у вигляді негативних відхилень. Поряд із перспективними напрямами (ранньостиглість, напівкарликовість) достатньо часто виникають морфотипи з переважно небажаними проявами, серед яких особливо виділяються спельтоїдні форми, пізньостиглі варіанти, стерильні рослини, а також мутанти з булавоподібним колосом. У практичному аспекті це означає, що добір має бути більш жорстким і багатоступеневим, а самі популяції — достатньо чисельними, щоб «перекрити» втрати від негативних змін.

З огляду на співвідношення вихід корисних форм та ризик небажаних відхилень, найбільш раціональним для дослідженого матеріалу є застосування помірних концентрацій АН та ЕМС 0,025–0,05%, які забезпечують відчутну індукцію мінливості без надмірного накопичення небажаних фенотипів. Натомість за АН 0,1% негативні зміни проявляються регулярно й масово, що робить цей режим менш придатним для формування робочих популяцій у практичній селекції.

Сорти Вежа та Ігриста, з урахуванням попередньої оцінки реакції на мутаген, доцільно характеризувати як помірно перспективні об’єкти для роботи з цими агентами: вони дають чисельний вихід спадкових змін, однак не належать до генотипів із максимально сприятливим співвідношенням корисних мутацій до небажаних наслідків, що потребує оптимізації режимів обробки та збільшення обсягів добору.

5.3. Формотворчий процес у отриманні нових господарсько-цінних форм за досліджуваними типами мінливості

Завдання нашого дослідження можна узагальнити в трьох напрямах: визначити частоту відгуку — оцінити частку сприятливих варіантів за різних

рівнів обробки та встановити, наскільки ефективно ці варіанти конвертуються у перспективні лінії, придатні для подальшої селекції; картувати спектр мутацій — з'ясувати, які групи ознак (архітектурні зміни — карликовість, довгий колос; фізіологічні адаптації — ранньостиглість, кущення; біохімічні параметри — вміст білка, баланс субодиниць глютеніну, збагачення мікроелементами) є найбільш чутливими до змін під дією кожного агента та за кожної концентрації; вивчити сайт-специфічність і залежність від генотипу — оцінити, чи демонструють АН і ЕМС закономірності, узгоджені з переважною дією в певних геномних або хромосомних контекстах, що, зі свого боку, дає змогу більш цілеспрямовано керувати якісними ознаками порівняно з класичними фізичними мутагенами.

Польові випробування проводили протягом трьох сезонів (2023–2025 рр.; покоління M_2–M_4) на дослідних ділянках Навчально-наукового центру Дніпровського державного аграрно-економічного університету (Дніпровський район, Дніпропетровська область, Україна; 48°50′98″ пн. ш., 35°25′64″ сх. д.).

Як вихідний матеріал використовували два сорти м'якої пшениці (Triticum aestivum L.) — Вежа та Ігриста. Партії по 1000 насінин на варіант замочували протягом 24 год у водних розчинах двох мутагенів (Sigma-Aldrich): етилметансульфонату (ЕМС) у концентраціях 0,025%, 0,05% і 0,1% та азиду натрію (АН) у концентраціях 0,01%, 0,025%, 0,05% і 0,1%. Партії насіння, замочені у воді, слугували контролем. Процедуру передпосівної обробки виконували відповідно до стандартних рекомендацій із хімічного мутагенезу.

У поколіннях M_2 і M_3 передбачувані мутанти виділяли шляхом візуальної оцінки та відстежували в наступних поколіннях для підтвердження успадковуваності ознак. Сім'ї висівали вручну в короткі рядки (1–3 рядки на сім'ю; міжряддя 0,15 м; довжина рядка 1,5 м). Частоту мутацій обчислювали як відсоток мутантних сімей від загальної кількості оцінених сімей.

Добір за продуктивністю та показниками якості продовжували в поколінні M_4. Залежно від року площа ділянок становила 2–10 м² за однієї або двох повторностей; контрольні сорти розміщували після кожних 20 ділянок. Якість

зерна характеризували за загальним умістом білка (аналізатор Spektra RT), фракціями глютенінів і гліадинів (HMW-глютеніни — високомолекулярні, LMW-глютеніни — низькомолекулярні), визначеними методом RP-HPLC, а також за вмістом ключових мікроелементів (Mg, Mn, Zn, Mo, Co, Cu), кількісно оцінених на спектрометрі Agilent 5110 ICP-AES, відкаліброваному за мультиелементними стандартами Agilent.

Скринінг виконували за двоетапною схемою. Спочатку варіанти з ЕМС аналізували в поколіннях M_2–M_3 щодо наявності легко спостережуваних поліпшень; далі перспективні сім'ї просували до M_4 для оцінювання врожайності та показників споживчої якості зерна. Дослідження послідовних поколінь було необхідним для підтвердження успадковуваності, щоб переконатися, що зафіксовані зміни відображають стійкі мутації, а не короткочасні епігенетичні зсуви. Загалом у поколіннях M_2–M_3 було обстежено 3000 сімейних рядків за дії ЕМС.

Із них 213 демонстрували чіткі фенотипові відхилення й були збережені; 82 лінії проявили ознаки безпосередньої агрономічної цінності, а 27 відповідали елітним критеріям (сприятливі зміни без супутніх негативних), придатним для селекційного використання. Кожний варіант дози ЕМС містив 500 сімей.

Аналогічний підхід застосували й до матеріалу, обробленого АН. Серед 3950 сімей за дії АН, вивчених у поколіннях M_2–M_3, 397 виявили помітні зміни та були збережені; 120 ліній мали однозначну агрономічну цінність, а 49 відповідали елітним стандартам. У більшості варіантів з АН також використовували вибірки по 500 сім, за одним винятком: у варіанті сорту Ігриста за концентрації АН 0,1% було 450 сімей через часткову втрату життєздатності за високої дози, що вказує на наближення до цитотоксичного порога.

Ранній добір зосереджували на легко обліковуваних архітектурних і онтогенетичних ознаках: потовщені стебла, знижена висота рослин (короткостеблові, напівкарликові та карликові форми), посилений восковий наліт, подовжені або масивніші колосся, крупніше зерно, ранньостиглість,

візуально помітна стійкість до хвороб, поліпшена кущистість і попередні ознаки підвищення продуктивності (останні кількісно підтверджували в M_3–M_4).

До покоління M_4 акцент добору змістився на технологічні показники якості: підвищений загальний уміст білка, перебудований клейковинний комплекс (зростання частки HMW-глютенінів за помірного рівня LMW-фракцій і контрольованих змін за гліадинами), а також підвищення вмісту ключових мікроелементів (Mg, Mn, Zn, Mo, Co, Cu). Цей узагальнений набір критеріїв використовували як практичний «маркерний пакет» для ідентифікації ліній із реальною селекційною цінністю.

Обидва мутагени продемонстрували високу ефективність. Обробка ЕМС забезпечила 2,7% практично придатних ліній (82 із 3000), тоді як АН — 3,0% (120 із 3950). Перевірка впродовж кількох поколінь підтвердила успадкування цільових фенотипів, що свідчить про їхню фіксацію — або у вигляді справжніх геномних мутацій, або як епігенетичних змін, пов’язаних із генетичними ушкодженнями і тому надійно переданих у спадок.

Важливо, що спектр мутацій, індукованих ЕМС і АН, був широким і охоплював як структурні ознаки (висота рослин, архітектоніка колоса, розмір зерна), так і біохімічні характеристики (загальний уміст білка, склад фракцій запасних білків, уміст мікроелементів). Така варіативність надає селекціонерам гнучкість: один і той самий мутантний пул може слугувати джерелом батьківських форм для рекомбінаційних схем, спрямованих на пірамідування комплементарних ознак, або забезпечувати лінії для безпосереднього добору, коли поліпшення за окремою ознакою (наприклад, більш раннє колосіння чи більший внесок HMW-глютенінів) уже відповідає завданням програми.

Для сорту Вежа (табл. 5.7) за всім діапазоном концентрацій ЕМС і АН частота змін під дією ЕМС коливалася від 7,00% до 12,10% (послідовне зростання зі збільшенням дози), тоді як під дією АН — від 6,40% до 15,60% (підйом крутіший, ніж у ЕМС). У підсумку саме АН формує найбільше загальне мутаційне навантаження, досягаючи максимуму за АН 0,10% (15,60%), водночас для ЕМС характерний нижчий пік (12,10%). Частота позитивних змін під дією

ЕМС зростала від 2,80% до 4,40% у міру підвищення концентрації; під дією АН — від 2,80% до 6,00% (максимум за АН 0,05%, після чого показник знижувався до 4,40% за АН 0,10%). За частотою позитивних мутацій найкращий корисний вихід зафіксовано за АН 0,05% (6,00%); під дією АН 0,10% він знову зменшується до 4,40% (втрата ефективності).

Частка позитивних змін у загальній кількості мутацій під дією ЕМС змінювалася в межах 0,36–0,43 (зростаючи до концентрації 0,05%, а далі зменшуючись з 0,а10%); після обробки АН вона становила 0,44–0,48 (із піковим значенням), однак надалі різко спадала до 0,28 (виражений спад за 0,10%). Отже, найвищу ефективність забезпечує АН 0,05% (0,48). Високі концентрації (0,10%) помітно знижують практичну корисність обох агентів. Кількість відібраних ліній під дією ЕМС змінювалася від 15 до 17, але за 0,10% зменшувалася до 12 (попри підвищення загальної частоти змін); за дії АН цей показник коливався від 17 до 22 (максимум), після чого знижувався до 15 і 12 ліній. Найширший пул відібраних ліній отримано за АН 0,025% (22), тоді як за ЕМС 0,10% і АН 0,10% кількість ліній скорочується.

Кількість перспективних ліній (без негативних ознак, придатних для безпосереднього сортовипробування або використання в гібридизаційних програмах) за дії ЕМС коливалася в межах від 7 до 5 (найкращий результат забезпечувала концентрація 0,025%; подальше підвищення дози приросту не давало); за дії АН — від 8 до 9 (із досягненням максимуму), після чого знижувалася з 5 до 4. Концентрація АН 0,025% формувала найбільшу кількість елітних ліній (9). За вищих концентрацій (0,05–0,10%) їхня кількість вже не збільшується.

За дії обох мутагенів частота перспективних ліній для ЕМС змінювалася в межах 0,80%–1,40% (із піком), після чого знижувалася до 1,00%; для АН — від 1,00% до 1,60–1,80% (плато на рівні 0,025–0,05%), а далі також спадала до 1,00%. У підсумку АН 0,05% забезпечує максимальну конверсію в елітні форми (1,80%), АН 0,025% посідає наступне місце (1,60%) на зіставному рівні без статистично

значущих відмінностей; максимум для ЕМС припадає на концентрації 0,05% (1,40%).

Таблиця 5.7

Параметри частоти мутаційних типів під дією мутагенів для сорту Вежа (x ± SD, n = 500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частка від загальної частоти, %	Ліній, шт	Перспективних ліній, шт	Частота перспективних ліній
Вежа	0,00 ± 0,00[a]	0,00	12	4	0,00 ± 0,00[a]
Вежа, ЕМС 0,025 %	2,80 ± 0,14[b]	0,40	15	7	0,80 ± 0,14[b]
Вежа, ЕМС 0,05 %	3,80 ± 0,24[c]	0,43	17	5	1,40 ± 0,12[c]
Вежа, ЕМС 0,1 %	4,40 ±0,17[d]	0,36	12	5	1,00 ± 0,12[b]
Вежа, АН 0,01%	2,80 ± 0,17[b]	0,44	17	8	1,00 ± 0,20[b]
Вежа, АН 0,025%	4,40 ± 0,14[d]	0,47	22	9	1,60 ± 0,14[c]
Вежа, АН 0,05%	6,00 ±0,28[e]	0,48	15	5	1,80 ± 0,19[cd]
Вежа, АН 0,1%	4,40 ±0,17[d]	0,28	12	4	1,00 ± 0,12[b]

Примітка: різниця між варіантами була статистично достовірною за результатами дисперсійного аналізу (ANOVA), вплив концентрації виявився значущим на рівні $p < 0,05$.

Найкращою концентрацією загалом була АН 0,05%: саме за цього режиму одночасно досягалися максимальна частота позитивних змін (6,00%), найбільша частка позитивних змін від загальної кількості мутацій (0,48) і найвища частота перспективних ліній (1,80%). Найбільш безпечним варіантом для масового скринінгу є АН 0,025%: він забезпечує найбільшу кількість відібраних ліній (22) і перспективних ліній (9) за високої ефективності (частка позитивних змін 0,47, частота перспективних ліній 1,60%). Найкращий режим для ЕМС — 0,05%: він формує стійкий баланс (частота позитивних змін 3,80%, частка від загальної кількості 0,43, частота перспективних ліній 1,40%). Концентрації 0,10% для обох мутагенів не варто використовувати як постійний вибір: загальна частота змін

зростає, однак ефективність (частка позитивних) і конверсія в елітні форми (частота перспективних ліній) знижуються, а співвідношення «загальна кількість ліній / кількість перспективних» не поліпшується.

Отже, для сорту Вежа оптимально застосовувати АН 0,05%, якщо метою є максимальне отримання елітних ліній; АН 0,025% доцільно обирати для ширшого й водночас ефективного скринінгового пулу, а ЕМС 0,05% зберігати як надійну альтернативу. Високі дози (0,10%) для практичних селекційних завдань виявляються контрпродуктивними.

У спектрі змінених ознак (сорт Вежа) за архітектурою та загальним габітусом рослин форми з потовщеним стеблом за дії ЕМС не виявлялися й з'являлися лише після обробки АН; при цьому їхня частота зростала зі збільшенням дози — від 0,2% (АН 0,01%) до 0,4% (АН 0,05–0,1%), тому оптимальним діапазоном для індукції цієї ознаки варто вважати АН 0,05–0,1%.

Короткостеблові форми потребували вищих концентрацій: за дії ЕМС їх частота становила 0,2% за 0,1%; за дії АН вони відмічалися за 0,01% (0,4%) і не фіксувалися за АН ≥ 0,025%. Отже, оптимальними режимами для цієї ознаки є АН 0,01% (найчіткіша й найсильніша реакція) або ЕМС 0,1% (слабший ефект). Частота напівкарликів зростала зі збільшенням дози за обох мутагенів: для ЕМС — з 0,2 до 0,4%, для АН — з 0,2 до 0,8%. Переважними варіантами є АН 0,1% (максимальний ефект) або АН/ЕМС 0,05% (більш збалансоване рішення).

Карликові форми з'являлися лише за доз, вищих за мінімальні: за дії ЕМС їх не реєстрували; за дії АН частота зростала від 0,2% (АН 0,01%) до 0,6% (АН 0,1%). Найкращим режимом для індукції карликовості є АН 0,1%.

За покривними ознаками (воскова поволока) реакцію спостерігали лише за дії ЕМС: частота форм із посиленим восковим нальотом становила 0,2% за 0,025% і 0,4% за 0,05–0,1%; АН у цьому відношенні виявився неефективним.

За морфологією колоса та зерна зміни за ознакою крупне зерно фіксували з частотою 0,2% за ЕМС 0,1% і за всіх концентрацій АН ≤ 0,05, однак за АН 0,1% такі форми не траплялися. Отже, робочий діапазон для індукції цієї ознаки —

ЕМС 0,1% або АН ≤ 0,05 (підвищення дози АН понад 0,05% переваг не забезпечує).

Ознака довгий колос характеризувалася високою мутабільністю: за дії ЕМС частота сягала 0,4% (за 0,05–0,1%), за дії АН — 0,4% (0,01–0,025%) і до 0,8% (АН 0,05%), після чого знижувалася до 0 при АН 0,1%. Оптимальним режимом є АН 0,05% (0,8%); ЕМС 0,05–0,1% можна розглядати як надійні резервні варіанти.

Зміни за ознакою крупний колос були помірними в усіх варіантах — близько 0,2% за ЕМС 0,025–0,1% і АН 0,01–0,05%, із підвищенням до 0,4% за АН 0,05–0,1%. Найкращим діапазоном для цього показника є АН 0,05–0,1%.

За онтогенетичними ознаками, пов’язаними з ранньостиглістю, максимальну частоту ранньостиглих форм (0,8%) зафіксовано за АН 0,01%; за дії ЕМС 0,05–0,1% і АН 0,025–0,1% частота варіювала в межах 0,4–0,6%. Отже, оптимальним режимом добору на ранньостиглість є АН 0,01%.

Щодо стійкості до хвороб, відповідні форми з’являлися при ЕМС 0,025% (0,2%), але при ЕМС 0,1% уже не виявлялися; натомість за дії АН їхня частота зростала — від 0,4% (АН 0,05%) до 0,6% (АН 0,1%). Найбільш бажаними є варіанти АН 0,1% (максимальний ефект) і АН 0,05% (помірніший вихід).

За ознаками продуктивності, за попередньою оцінкою, відмічено широке плато частоти змінених форм на рівні 0,4% за ЕМС 0,05–0,1% та АН 0,05%; в інших варіантах показник становив 0,2%. Найкращі режими для формування більш продуктивних фенотипів — ЕМС 0,05–0,1% або АН 0,05%.

За здатністю до кущення частота змінених форм була практично рівномірною — 0,2% майже за всіх концентрацій (зокрема, за АН 0,1%); за ЕМС 0,025% вона також дорівнювала 0,2%. Чітко вираженої переваги певної дози за цією ознакою не встановлено.

За ознаками, пов’язаними з якістю зерна, форми з підвищеним вмістом білка за дії ЕМС з’являлися лише за 0,1% (0,2%); за дії АН ефект був більш вираженим — від 0,2% (АН 0,01%) до 0,6% (АН 0,025–0,05%), після чого

знижувався до 0,2% (АН 0,1%). Отже, оптимальним діапазоном для підвищення вмісту білка є АН 0,025–0,05% (0,6%).

Сприятливі зрушення у білковому комплексі (підвищення вмісту HMW-глютенінів і зниження частки LMW-фракцій) спостерігалися за ЕМС 0,05–0,1% (частота 0,4%) та за АН 0,025–0,05% (0,2–0,6%). У всіх випадках більш доцільним є діапазон АН 0,025–0,05%, тоді як ЕМС 0,05–0,1% може розглядатися як альтернативний варіант.

Підвищення вмісту мікроелементів зі зростанням дози проявлялося для обох мутагенів: за дії ЕМС частота зростала з 0,4 до 0,6%, а далі знижувалася до 0,4%; за дії АН — з 0,2 до 0,6% (АН 0,05%), після чого падала до 0,2%. Робочий діапазон для цього напряму — ЕМС 0,05% або АН 0,05% (в обох випадках 0,6%), причому підвищення АН до 0,1% зменшує частоту цінних форм.

Отже, для сорту Вежа оптимальним режимом застосування мутагенів з погляду рівня білка, білкового профілю та вмісту мікроелементів є АН 0,025–0,05% (найсильніший і найстабільніший ефект), тоді як ЕМС 0,05% лише незначно поступається за впливом на мікроелементи та білкові компоненти, але не за загальним умістом білка.

Оптимальні умови для модифікації архітектоніки рослин (довгий колос, великий колос, тип висоти) такі: для формування довгого та великого колоса найефективнішим є АН 0,05% (0,8% і 0,4% відповідно). Напівкарликові та карликові форми найінтенсивніше індукуються за АН 0,1%, однак при цьому необхідно враховувати ризик зниження життєздатності; більш безпечними режимами є АН і ЕМС 0,05%. Для короткостеблових форм найкращий ефект забезпечує АН 0,01% (найвиразніша реакція).

Посилення воскової поволоки відбувається за ЕМС 0,05–0,1% (АН у цьому випадку неефективний). Стійкість до хвороб найкраще формується в разі застосування АН 0,05–0,1%.

Низка ознак (якість, довгий колос, мікроелементи) демонструє зменшення частоти позитивних форм за АН 0,1%, що вказує на наближення до порога токсичності/неефективності. ЕМС 0,1% також характеризується спадною

віддачею за низкою параметрів. Для сорту Вежа найбільш ефективними й придатними для селекційної практики є режими АН 0,025–0,05% (основний вибір) та ЕМС 0,05% (надійна альтернатива). Високу дозу АН (0,1%) доцільно резервувати лише для випадків, коли спеціально потрібне екстремальне зниження висоти або посилення стійкості до хвороб, обов'язково контролюючи при цьому життєздатність матеріалу.

Для сорту Ігриста (табл. 5.8) частота змін під дією ЕМС варіювала від 5,0% до 9,8% і зростала зі збільшенням дози; під дією АН вона також підвищувалася — від 4,4% до 13,78%.

Таблиця 5.8

Параметри частоти мутаційних типів під дією мутагенів для сорту Ігриста (x ± SD, n = 500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частка від загальної частоти, %	Ліній, шт	Перспективних ліній, шт	Частота перспективних ліній
Ігриста	0,00 ± 0,00^{a}	0,00	0	0	0,00 ± 0,00^{a}
Ігриста, ЕМС 0,025 %	2,40 ± 0,14^{b}	0,48	9	2	0,40 ± 0,07^{b}
Ігриста, ЕМС 0,05 %	3,80 ± 0,14^{c}	0,54	12	3	0,60 ± 0,11^{b}
Ігриста, ЕМС 0,1 %	5,00 ±0,21^{d}	0,51	17	3	0,60 ± 0,14^{b}
Ігриста, АН 0,01%	2,20 ± 0,14^{b}	0,50	9	4	0,80 ± 0,11^{bc}
Ігриста, АН 0,025%	3,40 ± 0,24^{c}	0,53	13	6	1,20 ± 0,24^{d}
Ігриста, АН 0,05%	5,20 ±0,21^{d}	0,51	21	8	1,60 ± 0,14^{e}
Ігриста, АН 0,1%	4,60 ±0,14^{e}	0,33	11	4	0,89 ± 0,16^{c}

Примітка: різниця між варіантами була статистично достовірною за результатами дисперсійного аналізу (ANOVA), вплив концентрації виявився значущим на рівні $p < 0,05$.

Обидва мутагени демонструють концентраційно залежне зростання загальної частоти мутацій, однак АН на високих дозах формує найбільший сумарний рівень змін. Частота позитивних змін за ЕМС коливалася в межах 2,4–5,0%; за АН — від 2,2% до 5,2% з подальшим зниженням до 4,6% (пік за АН

0,05%, далі спад за АН 0,1%). Найбільш насичений пул корисних форм формується за АН 0,05%, тоді як ЕМС забезпечує стале підвищення показників зі зростанням концентрації.

Частка позитивних змін у загальній кількості мутацій під дією ЕМС варіювала від 0,48 до 0,54, а надалі становила 0,51 (найкраща пропорційна «якість» за ЕМС 0,05%); під дією АН — від 0,50 до 0,53, однак знижувалася до 0,33 за АН 0,1%. Концентрація АН 0,1% є малоефективною: змін утворюється багато, проте істотно менша їхня частка має практичну (корисну) цінність.

Кількість відібраних ліній та кількість перспективних ліній за дії ЕМС коливалася відповідно від 9 до 17 і на рівні 2–3. Для АН ці показники змінювалися від 9 до 21, а потім зменшувалися до 11; кількість перспективних ліній — від 4 до 8, а надалі знижувалася до 4. Концентрація АН 0,05% забезпечувала найбільшу абсолютну кількість перспективних ліній (вісім форм).

Частота перспективних ліній за ЕМС варіювала від 0,40% до 0,60% (вирівнювалася на рівні понад 0,05%), тоді як за АН — від 0,80% до 1,60% із подальшим зниженням до 0,89%. АН 0,05% забезпечує найкращу конверсію у «елітні» кандидати (1,60%), а АН 0,025% посідає впевнену другу позицію (1,20%). За АН 0,1% ефективність процесу знижується.

Загалом для сорту Ігриста найкращим варіантом є АН 0,05%, який максимізує як кількість, так і частку перспективних ліній (найвищі значення) і при цьому зберігає хорошу пропорційну ефективність (частка позитивних від загальної кількості близько 0,51). Консервативний варіант — АН 0,025%, який дає трохи менше позитивних змін, ніж АН 0,05%, але все одно забезпечує високу частоту перспективних ліній (1,20%) і хорошу ефективність (частка позитивних 0,53).

Ключове значення для ЕМС — 0,05%: це найкращий баланс для ЕМС (максимальна частка позитивних 0,54) за частоти перспективних ліній 0,60%; ЕМС 0,1% збільшує масштаб змін, але не поліпшує перехід у перспективні лінії. Концентрації АН 0,1% слід уникати або сильно обмежувати, оскільки, незважаючи на найвищу загальну частоту змін, частота перспективних ліній

нижча, частка позитивних (0,33) мала, а частота перспективних ліній (0,89%) знижена — класичний поріг токсичності та неефективності.

Для сорту Ігриста пріоритетною як робоча концентрація має бути АН 0,05%; АН 0,025% доцільно застосовувати там, де важливі зниження ризику або є проблеми з життєздатністю. ЕМС 0,05% може слугувати надійним резервним варіантом, особливо коли застосування АН обмежене або неможливе. Концентрацій АН 0,1% варто уникати (і з обережністю ставитися до дуже високих доз ЕМС), оскільки вони забезпечують гіршу конверсію мутацій в елітні лінії, готові до використання в селекції. Робочий діапазон для селекційних цілей за дії АН — 0,025–0,05%, за дії ЕМС — 0,05%.

У спектрі індукованих змін (сорт Ігриста) за даними поознакового аналізу за різних концентрацій ЕМС і АН, по-перше, за архітектурою та загальним габітусом рослин для ознаки потовщене стебло зміни фіксувалися лише за ЕМС 0,1% і АН 0,1% (по 0,2%), тобто це рідкісна мутація, що виникає переважно за найвищих доз.

Для короткостеблових форм за ЕМС 0,1% частота становила 0,4%, тоді як під дією АН вона зростала разом із дозою (від 0,2% до 0,9%). Практично більш бажаним є варіант АН 0,05% (хороша частота без токсичності, характерної для 0,1%).

Напівкарликові форми індукувалися за ЕМС 0,1% (0,4%) і за дії АН 0,05–0,1% (0,2–0,4%); для зниження висоти рослин оптимально застосовувати ЕМС 0,1% або АН 0,05% (уникаючи АН 0,1%, якщо проявляються втрати життєздатності).

Частота карликових форм була невисокою, проте вони траплялися за ЕМС 0,1% (0,2%) та за АН 0,05–0,1% (0,2%). Форми з посиленою восковою поволокою виникали під дією ЕМС 0,05–0,1% (0,2–0,4%) та АН 0,01% (0,4%), тобто їх можна отримувати або за середньо-високих доз ЕМС, або за дуже низької дози АН. Мутації за ознакою крупне зерно траплялися приблизно з частотою 0,2% за ЕМС 0,05–0,1% та АН 0,01–0,05%.

За морфологією колоса довгоколосі форми під дією ЕМС проявлялися на рівні 0,2%, тоді як за дії АН їхня частота зростала разом із дозою (від 0,2% до 0,7%). Найкращими варіантами були АН 0,05–0,1%, однак з огляду на можливі проблеми з виживанням доцільніше віддавати перевагу АН 0,05%. Форми з великим колосом під дією ЕМС не відмічалися; натомість за АН вони з'являлися за 0,05% (0,4%) і за 0,1% (0,2%).

Нова ознака ранньостиглості найвиразніше й стабільно проявлялася за АН 0,01–0,1% (на рівні 0,4%), тоді як за ЕМС 0,05% його частота становила 0,2%. Для селекції на ранньостиглість оптимальним є діапазон АН 0,01–0,05%, оскільки перехід до АН 0,1% не дає додаткових переваг.

Форми з підвищеною стійкістю до хвороб з'являлися за АН 0,01% (0,4%) і також за середніх та високих доз ЕМС (приблизно 0,2%). Продуктивні типи рослин за частотою мали максимум за АН 0,01% (0,4%), тоді як в інших варіантах переважно утримувалися близько 0,2% за середніх концентрацій. Форми з підвищеною здатністю до кущення траплялися з частотою близько 0,2% майже за всіх середніх доз, що вказує на слабко виражену дозову залежність вище мінімального рівня впливу.

Форми з підвищеним загальним вмістом білка частіше з'являлися у разі збільшення дози до ЕМС 0,1% (0,4%), однак значно інтенсивніше — за АН 0,05% (0,8%), після чого за АН 0,1% частота знижувалася до 0,2%. Сприятливий білковий профіль (підвищений уміст HMW та знижений уміст LMW) найчастіше формувався за АН 0,05% (0,8%) і за ЕМС 0,1% (0,4%), але зменшувався за АН 0,1% (0,4%).

Кількість форм з вищим вмістом мікроелементів за дії ЕМС посилювалося зі зростанням дози (від 0,4% до 0,6% за 0,05–0,1%), однак за АН 0,05% було більш вираженим (0,8%), після чого за АН 0,1% різко знижувалося до 0,2%.

Найкращою робочою концентрацією для сорту Ігриста є АН 0,05%, оскільки саме вона забезпечує максимальний вихід корисних мутантів за показниками якості (вміст білка, профіль HMW), архітектоніки колоса (довгий і

великий колос) та збагачення мікроелементами без зниження ефективності, яке спостерігається за 0,1%.

Цільові поєднання «концентрація – мутаген» можна сформулювати так: для зниження висоти рослин (короткостеблові та напівкарликові форми) — ЕМС 0,1% або АН 0,05% (переважно АН 0,05% завдяки вищій загальній ефективності); для ранньостиглості та стійкості до хвороб — АН 0,01–0,05% (нижчі дози АН особливо результативні); для поліпшення якості зерна (білок, HMW і мікроелементи) — АН 0,05% (очевидний лідер), тоді як ЕМС 0,1% доцільно розглядати як другорядний варіант; для формування довгих і великих колосів — АН 0,05% як основний режим, при цьому АН 0,1% може підвищувати частоту змін, але одночасно збільшує ризик втрат життєздатності.

Концентрації АН 0,1% варто уникати: вона дає багато змін, проте знижується відбір у бажані форми, а частина ознак (наприклад, крупнозерність) пригнічується. Для Ігристої оптимально використовувати середньо-низьку дозу АН (0,05%) як стандарт; АН 0,025% — у разі помірної стратегії або за пріоритету ранньостиглості, толерантності; ЕМС 0,1% — для сильнішого зниження висоти чи посилення воскової поволоки.

У порівнянні сортів Вежа та Ігриста для Вежі найкращим робочим діапазоном була комбінація АН 0,05% (частота змін 12,6%, частота позитивних змін 6,0%, частота перспективних ліній 1,80%, частка позитивних 0,48), тобто забезпечувалася найвища конверсія в перспективні лінії.

Також ефективними були АН 0,025% (частота позитивних змін 4,4%, частота перспективних ліній 1,60%) і ЕМС 0,05% (3,8% та 1,40% відповідно). Передозування спостерігалося за АН 0,1% (загальна частота змін максимальна — 15,6%, однак частка позитивних лише 0,28, а частота перспективних ліній — 1,00%). Загалом Вежа краще, ніж Ігриста, конвертує позитивні зміни в елітні лінії за однакових концентрацій АН і демонструє хорошу відповідь на ЕМС 0,05%.

Для сорту Ігриста робочим діапазоном був варіант АН 0,05% (частота змін 10,2%, частота позитивних змін 5,2%, частота перспективних ліній 1,60%, частка

позитивних 0,51) — це найкращий режим для цього сорту. Також ефективними є АН 0,025% (частота позитивних змін 3,4%, частота перспективних ліній 1,20%) і АН 0,01% (частота перспективних ліній 0,80%) за обережної стратегії. Усі варіанти ЕМС є корисними, однак забезпечують нижчу частоту перспективних ліній (0,40–0,60%), ніж АН, хоча залишаються придатними за пріоритету зниження висоти рослин і посилення воскової поволоки. Передозування для Ігристої — АН 0,1% (частота змін 13,78%, але частота перспективних ліній лише 0,89%; ефективність і якість починають знижуватися). У цілому сорт Вежа демонструє вищу ефективність конверсії (частота перспективних ліній), ніж Ігриста, за тих самих концентрацій АН; Ігриста більшою мірою спирається на АН (особливо 0,05%) і меншою — на ЕМС під час практичного добору.

Зміни за структурою рослин (короткостеблові, напівкарликові та карликові форми) у Вежі проявлялися помірно за дії ЕМС 0,1% та АН 0,05–0,1% (напівкарлики ≤0,4%; карлики — до 0,6% за АН 0,1%); у Ігристої більш виражені короткостеблові форми виникали за АН 0,1% (0,9%), а напівкарлики — за ЕМС 0,1% і АН 0,05–0,1% (0,4%). Для зниження висоти Ігриста за АН 0,05% (або ЕМС 0,1%) реагує сильніше, тоді як Вежа залишається цілком придатною за ЕМС 0,1%. Воскову поволоку у Вежі відмічали за ЕМС 0,05–0,1% (0,2–0,4%); подібний патерн спостерігали й у Ігристої (ЕМС 0,05–0,1% — 0,2–0,4%), тоді як АН у цьому блоці переважно був нейтральним.

Зміни архітектоніки колоса щодо довгоколосих форм у сорту Вежа досягали максимуму за дії АН 0,025–0,05% (0,8%) — це висока частота без проявів токсичності; у Ігристої частота мутантів зростала зі збільшенням дози АН (від 0,4% до 0,7%), однак за 0,1% виникав ризик зниження ефективності. Для форм з великим колосом сорт Вежа перебував на низько–середньому рівні (≤0,4%) за середніх доз АН і ЕМС, тоді як Ігриста формувала цей тип переважно за АН 0,05% (0,4%). За ранньостиглістю Вежа мала максимум при АН 0,025% (0,8%); Ігриста демонструвала стабільний рівень 0,4% за АН 0,01–0,1%. Стійкість до хвороб у Вежі поліпшувалася за АН 0,05–0,1% (0,4–0,6%), тоді як

Ігриста показувала найкращий результат за АН 0,01% (0,4%) із подальшим зниженням.

За якісно-орієнтованими ознаками (за сортами та концентраціями мутагенів) найбільш ефективні зміни, пов’язані з підвищенням умісту білка та поліпшенням білкового профілю (більше HMW і менше LMW), у Вежі спостерігалися за АН 0,05% (0,6% в обох випадках), у Ігристої — за АН 0,05% (0,8% в обох випадках), водночас за АН 0,1% фіксували різкий спад. Найефективніші зміни щодо вмісту мікроелементів для Вежі фіксували за ЕМС 0,1% і АН 0,05% (0,6% — максимум); для Ігристої — за АН 0,05% (0,8%) та ЕМС 0,1% (0,6%).

У підсумку за показниками якості для Ігристої саме АН 0,05% забезпечує найсильніше й найстабільніше підвищення за білком, HMW-профілем і мікроелементами; у Вежі АН 0,05% також є ефективним, а ЕМС 0,1% є альтернативою для поліпшення мікроелементного складу.

Сорт Вежа продемонстрував вищу ефективність конверсії та ширший профіль цільових ознак; АН 0,05% забезпечувала збалансовані зміни як за архітектонікою рослин, так і за показниками якості, а також максимальну частоту перспективних ліній. АН 0,025% є вдалим вибором для добору за ранньостиглістю та довгим колосом; ЕМС 0,05% — для збагачення мікроелементами й модифікації висоти рослин. Загалом сорт Ігриста більшою мірою орієнтований на якісні показники та є чутливішим до дії АН; концентрація АН 0,05% є оптимальною для підвищення вмісту білка та частки HMW-фракцій, формування довгих і великих колосів, а також зростання вмісту мікроелементів. За обережної стратегії або за пріоритету стресостійкості й ранньостиглості доцільніше застосовувати АН 0,01–0,025%. У окремих випадках для завдань, пов’язаних зі зниженням висоти та посиленням воскового нальоту, більш придатною є ЕМС 0,1%. Концентрації АН 0,1% у всіх сценаріях варто уникати через спад ефективності та пригнічення частини ознак.

Загалом відмінності такі: Вежа дає більше перспективних ліній на варіант обробки та добре реагує як на АН (0,025–0,05%), так і на ЕМС 0,05%; Ігриста

характеризується виразнішою орієнтацією на якість і довгоколосу архітектоніку за АН 0,05%, при цьому найбільше зниження висоти досягається за АН 0,1%/ЕМС 0,1%, але з підвищеним ризиком. Факторний аналіз показав виражений вплив дози на індукцію сприятливих змін: вищі концентрації підвищували частоту позитивних ознак ($F = 20,99$; $F_{0,05} = 3,86$; $P = 3,01 \cdot 10^{-3}$). Вагомою була і роль сорту ($F = 7,77$; $F_{0,05} = 4,11$; $P = 0,009$), а також виявлено значущий зв'язок «генотип – мутаген» ($F = 5,34$; $F_{0,05} = 4,55$; $P = 0,03$).

Для обох сортів озимої пшениці індукована мінливість мала дозозалежний і генотипово зумовлений характер. Найбільш корисні спектри отримували за середньо-низьких концентрацій: АН 0,025–0,05% та ЕМС 0,05% (інколи 0,1% — для окремих ознак). Підвищення концентрації АН до 0,1% збільшувало загальний рівень мутацій, але знижувало ефективність (зменшувалася частка позитивних і перспективних ліній) та підвищувало ризик небажаних змін.

Сорт Вежа показав кращу конверсію у перспективний матеріал і широкий відгук на обидва мутагени; найефективнішим режимом була АН 0,05% (висока частота позитивних змін і максимальна частота перспективних ліній), далі — АН 0,025% та ЕМС 0,05%. Цей сорт є бажаним донором за ранньостиглістю (АН 0,025%), довгим колосом (АН 0,025–0,05%) і збалансованим поліпшенням якості (АН 0,05%).

Сорт Ігриста був більш орієнтований на показники якості й найкраще реагував на АН 0,05%, яка стабільно підвищувала вміст білка, поліпшувала глютеніновий профіль (збільшення частки HMW) і збагачувала зерно мікроелементами; зниження висоти рослин найефективніше досягалося за ЕМС 0,1% або АН 0,1%, однак остання концентрація є небажаною у практичному плані через втрату ефективності.

Практично АН 0,05% доцільно розглядати як режим «за замовчуванням» для обох сортів за націлювання на збалансовану комбінацію архітектоніки та якості зерна; АН 0,025% – використовувати для більш безпечних програм із акцентом на ранньостиглість (особливо у Вежі); ЕМС 0,05–0,1% варто

резервувати для завдань, пов’язаних із висотою, восковим нальотом і мікроелементами, за обов’язкової перевірки життєздатності. АН 0,1% як стандартний режим застосовувати не варто.

Для уточнення генотип-специфічних, локус-орієнтованих реакцій за дії ЕМС було використано лінійний дискримінантний аналіз на об’єднаному багатовимірному масиві даних (рис. 5.7).

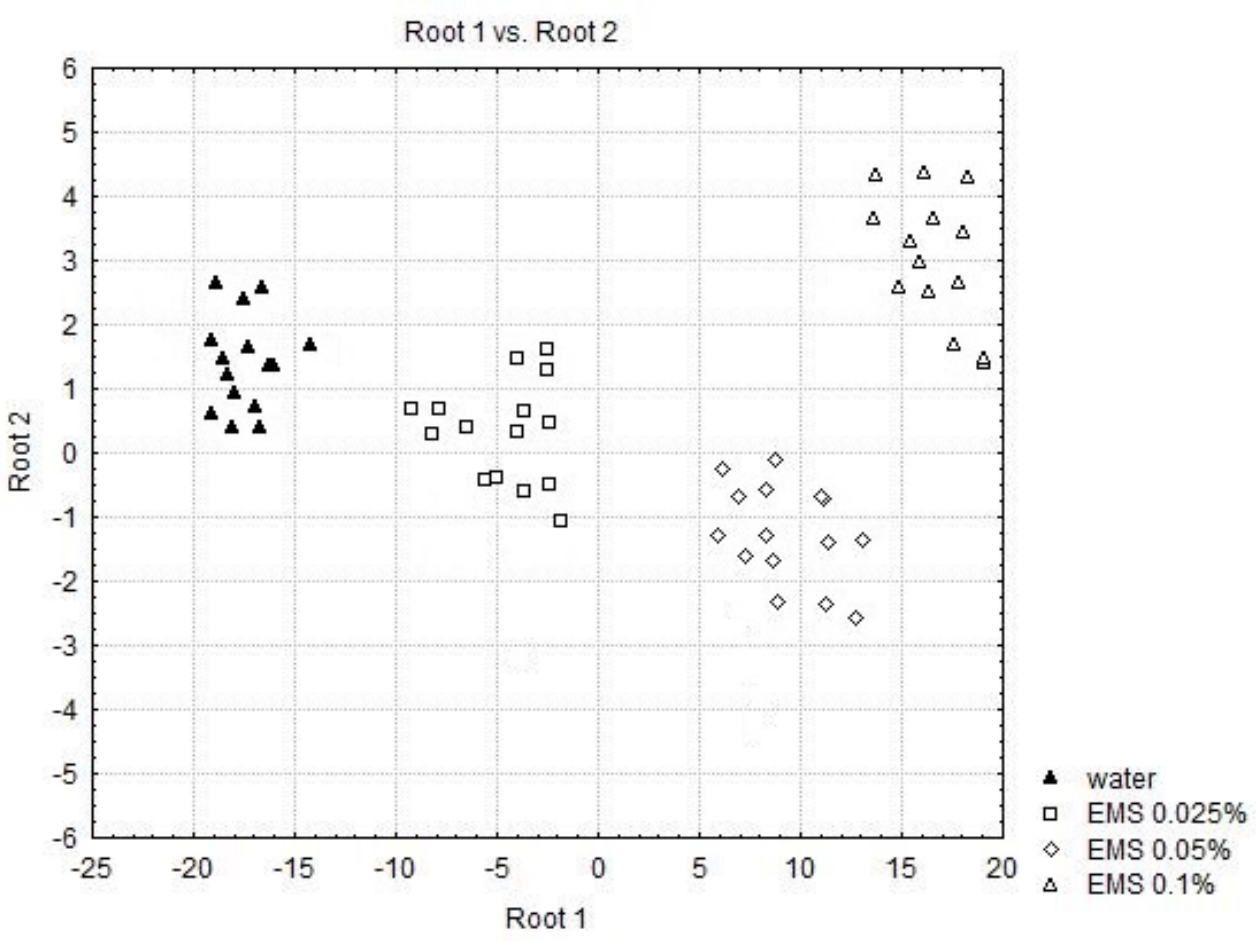

Рис. 5.7 Дискримінантний аналіз частоти корисних змін за різних концентрацій ЕМС

На відміну від роздільного аналізу кожної ознаки, класифікатор описував інтегральну реакцію кожного сорту на дію ЕМС, що відповідає відомій генотип- і сайт-залежній природі дії хімічних мутагенів. Модель ґрунтувалася на підібраному наборі морфологічних дескрипторів, біохімічних показників якості зерна та цитогенетичних характеристик, об’єднаних для всіх концентрацій ЕМС.

Такий багатовимірний підхід дав змогу розмежувати сорти за сукупними реакціями чутливості до ЕМС. Лінійне дискримінанте моделювання виявило чітку ієрархію доз для обох мутагенів. Для ЕМС середня та найвища концентрації (0,05% і 0,10%) забезпечували зіставну частоту сприятливих варіантів і стабільно виражені реакції в усіх сортів, тоді як 0,025% ЕМС давала помітно менше змін і слабший мутагенний вплив.

Для АН (рис. 5.8) концентрації розподілилися на три рівні: мінімальна доза була недостатньо потужною; проміжна пара (0,025% і 0,05%) демонструвала подібну поведінку та забезпечувала найвищу ефективність генетичної активності; натомість найвища доза, залишаючись вкрай активною, давала менше практично корисних результатів, що вказує на зниження ефективності на верхньому рівні.

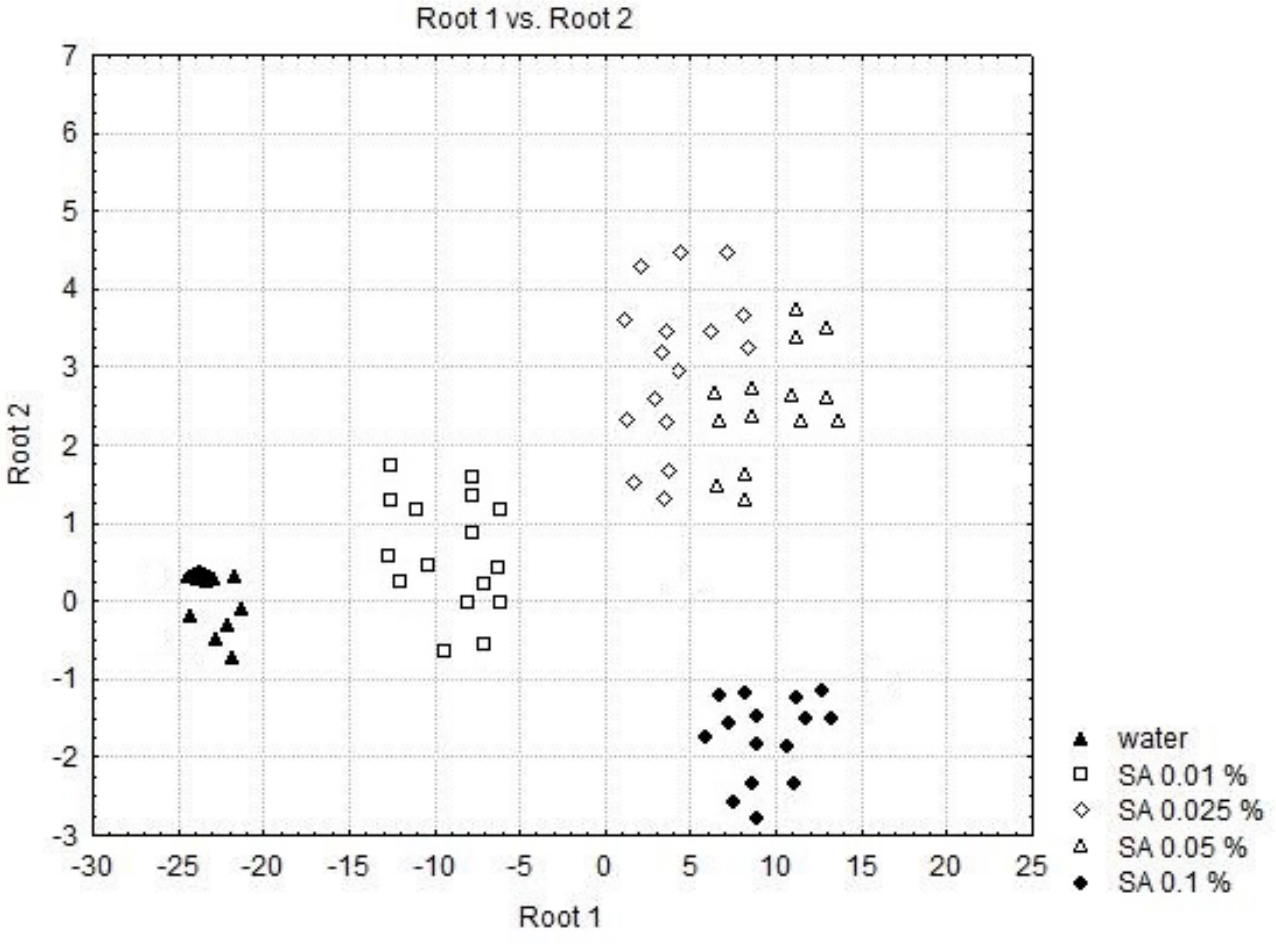

Рис. 5.8. Дискримінантний аналіз частоти корисних змін за різних концентрацій азиду натрію

Використовуючи той самий дискримінантний аналіз, ознаки було ранжовано за легкістю їх індукції з урахуванням як типу мутагену, так і дози. Найбільш «пластичними» виявилися два блоки: строки розвитку (ранньостиглість) та поліпшення якості зерна, які неодноразово демонстрували виражені позитивні зміни. Друга група, що містила стійкість до хвороб, напівкарликовий тип рослин і довгий колос, показала помірну, але практично значущу мутабільність. Справді пасивних ознак було небагато; водночас аналіз підкреслив виразні взаємодії «генотип – мутаген». Тому найефективніша селекційна стратегія полягає в поєднанні чутливих генотипів із АН 0,025–0,05% або ЕМС 0,05–0,10%, при цьому застосовувати вищі дози АН варто обережно, зважаючи на зниження частки бажаних, відбираних змін за високого навантаження.

Додаткова класифікація (табл. 5.9) уточнює картину, прив’язуючи класи ознак до поєднань «генотип – доза» з найбільшим відгуком. Загалом сорт Ігриста виявився надійнішим джерелом поліпшень за показниками виробничого використання: лінії з удосконаленою архітектурою глютенінів (сприятливіше співвідношення HMW/LMW) і підвищеним умістом білка частіше походили саме із цього генотипу. Ігриста також добре реагувала на зниження висоти, формуючи напівкарликові фенотипи з практично корисною частотою. Вежа, натомість, переважала Ігристу там, де в центрі уваги були фенологія та адаптація: більш раннє колосіння/достигання неодноразово з’являлося за ефективних доз, і цей сорт також істотно сприяв приросту стійкості до хвороб та перебудові типу колоса (подовжені або більш великі колоси). Ознаки, пов’язані з епікутикулярним восковим нальотом, виявилися відносно легко змінюваними для обох генотипів, що вказує на досяжність модифікації кутикули для селекції на цих зразках.

Вибір концентрації був принципово важливим. Для ЕМС перехід до 0,10% стабільно розширював спостережуваний спектр змін — як морфо-архітектурних, так і біохімічних — порівняно з 0,025–0,05%, при цьому зберігалася прийнятна

частка життєздатних ліній, придатних для подальшого використання. Для азиду натрію чітко проявлялося плато ефективності на рівні 0,025–0,05%: у цьому діапазоні частка агрономічно цінних варіантів різко зростала без втрат ефективності, характерних для максимальної дози. Хоча 0,10% АН було дуже результативним у загальному мутаційному сенсі, конверсія в придатні для подальшого просування селекційні форми була гіршою, що робить цей режим менш привабливим для процесу, орієнтованого на стале поліпшення.

Таблиця 5.9

Мутаційна здатність ознак

Ознаки в моделі	Лямбда Вілкса λ	Концентрації в моделі	Генотипи в моделі	$F_{0.05}$	P-рівень
Товсте стебло	0,513	--	--	0,99	0,166
Коротке стебло	0,211	ЕМС 0,1%	Вежа	5,15	0,042
Напівкарлик	0,170	ЕМС 0,1%	Ігриста	7,11	0,035
Карлик	0,374	--	--	2,43	0,085
Інтенсивна воскова поволока	0,219	ЕМС 0,05% - 0,1%	--	5,00	0,045
Крупне зерно	0,443	--	--	1,34	0,142
Довгий колос	0,170	АН 0,025% – 0,05%	Вежа	7,09	0,036
Великий колос	0,416	--	--	1,40	0,139
Ранньостиглість	0,120	АН 0,025% – 0,05%	Вежа	12,45	0,004
Стійкість до хвороб	0,149	АН 0,025% – 0,05%	Вежа	7,55	0,028
Продуктивність	0,467	--	--	1,20	0,153
Кущистість	0,411	--	--	1,39	0,147
Вищий вміст білка	0,120	АН 0,025% – 0,05%	Ігриста	12,11	0,005
Позитивні зміни компонентів білка	0,120	АН 0,025% – 0,05%	Ігриста	12,14	0,005
Позитивні зміни вмісту мікроелементів	0,101	АН 0,025% – 0,05%	Ігриста	14,99	0,001

Перенесення цих закономірностей у практику підказує стратегію цілеспрямованого застосування мутагенезу. Якщо селекційна мета — раніша стиглість, подовжений колос або підвищена стійкість до хвороб, пріоритет

доцільно надавати сорту Вежа за АН 0,025–0,05%; саме це поєднання багаторазово давало матеріал, придатний для добору за зазначеними групами ознак.

Якщо програма орієнтована на мукомольно-хлібопекарську якість — рівень білка та глютеніновий профіль, — доцільно виходити із сорту Ігриста й віддавати перевагу АН 0,025–0,05%, які забезпечували вищу ймовірність сприятливих біохімічних змін. Для напівкарликових ідеотипів поєднання Ігриста + ЕМС 0,10% показало добрі результати, забезпечуючи баланс між шириною мутаційного спектра та збереженістю матеріалу. Для посилення воскового нальоту (із потенційними перевагами щодо посухо- й жаростійкості) придатні обидва генотипи за ЕМС 0,05–0,10%, де стабільно формувалися варіанти з інтенсивним восковим нальотом.

У всіх виявлених сценаріях результати підкреслюють сильну залежність «генотип − концентрація». Одна й та сама доза може бути продуктивною на одному фоні й малоефективною на іншому. Тому критично важливо добирати мутаген і його концентрацію під той сорт, чия вихідна генетика найкраще узгоджується з цільовою ознакою. Таке адресне поєднання підвищує вихід сприятливих мутантів, зменшує частку браку на наступних етапах і зрештою підвищує індукційну здатність та надійність селекції із застосуванням мутагенезу.

Ми оцінили отримані внаслідок мутагенезу лінії-кандидати за врожайністю та хлібопекарськими показниками (табл. 5.10–5.11) і виявили щонайменше по одному лідеру з кожного вихідного сорту. Із сорту Вежа до подальших випробувань запропоновано три лінії: одну з варіанта ЕМС 0,1%, і дві — з варіантів АН 0,025% та АН 0,05%. Із сорту Ігриста до подальших випробувань перейшли чотири лінії: одна після ЕМС 0,1%, дві після АН 0,025% і одна після АН 0,05%. Упродовж трьох сезонів кожна з відібраних ліній

перевищувала стандартний сорт-еталон за врожайністю зерна, хоча величина приросту різнилася між генотипами.

Аналіз за роками відносно стандарту дав змогу виокремити стабільних лідерів. У 2024 році лінії 41 і 44 сформували найкращу групу за продуктивністю. Лінія 32 утворила окрему проміжну групу, тоді як решта відібраних ліній увійшли до другої проміжної групи; сорт-еталон Подолянка посів найгіршу позицію. У 2025 році ця картина стала ще виразнішою: відмінності посилилися, елітна група знову чітко відокремилася, і лінії 41 та 44 зберегли провідні позиції. В умовах цього сезону, що відповідали напівінтенсивному типу вирощування, лінії 35 і 55 також згрупувалися разом із лідерами. Інші генотипи сформували виразний другий кластер, помітно поступаючись найкращим, але водночас перевищуючи стандарт.

Таблиця 5.10

Зернова продуктивність нових мутантних ліній, т·га$^{-1}$

Варіант	Походження	2024	2025
1	Подолянка	6,10 ± 0,12^{a}	5,53 ± 0,11^{a}
11	Вежа, ЕМС 0,1%	7,05 ± 0,13^{b}	6,06 ± 0,13^{b}
21	Вежа, АН 0,025%	6,85 ± 0,12^{b}	6,06 ± 0,12^{b}
32	Вежа, АН 0,05%	6,60 ± 0,12^{c}	6,06 ± 0,12^{b}
35	Ігриста, ЕМС 0,1%	6,95 ± 0,11^{b}	6,45 ± 0,12^{c}
41	Ігриста, АН 0,025%	7,55 ± 0,16^{d}	7,11 ± 0,15^{d}
44	Ігриста, АН 0,025%	7,48 ± 0,16^{d}	7,10±0,15^{d}
55	Ігриста, АН 0,05%	6,90 ± 0,11^{b}	6,46 ± 0,11^{c}

Примітка: різниця між варіантами була статистично достовірною за результатами дисперсійного аналізу (ANOVA), вплив концентрації виявився значущим на рівні $p < 0,05$.

Загалом багаторічні дані свідчать про те, що мутантні лінії стабільно перевищували стандарт і зберігали цю перевагу за помірних міжрічних коливань умов. Найкращі результати для сорту Вежа були пов’язані з низько–середнім діапазоном доз (АН 0,025% і ЕМС 0,1%). Сорт Ігриста також дав кілька успішних форм, особливо за АН 0,025–0,05% або ЕМС 0,1%. Повторюване виділення ліній

41 і 44 як найкращої групи та їхня стабільність за роками вказують на реальний генетичний прогрес, а не на короткочасні сезонні ефекти. Лінії 35 і 55, хоча й не завжди входили до еліти, стабільно займали другий кластер і становлять інтерес як батьківські форми для рекомбінації або як цільові кандидати для умов, сприятливих для напівінтенсивних ідеотипів.

За два сезони лінії-кандидати чітко розподілилися на три різні групи за врожайністю. Лінії 41 і 44 сформували елітний, високостабільний кластер ($F = 12,43$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,002$). Другий, середньопродуктивний кластер становили лінії 35 і 55 ($F = 5,91$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,03$). Лінії 11, 31 і 32 стабільно перевищували стандартний сорт-еталон ($F = 8,41$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,009$), однак за прямого порівняння з парою лідерів залишалися статистично менш конкурентоспроможними ($F = 7,11$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,01$). Відзначено, що лінії 41 і 44 забезпечували врожайність із мінімальними міжрічними коливаннями, тоді як інші генотипи були більш чутливими до сезонних умов.

Оцінка якості відтворила ті самі розмежування. Лінії 32, 35, 41 і 44 посіли вищі позиції за вмістом білка в зерні та клейковини, що відображає тісний зв’язок між цими показниками. Усі лінії відповідали вимогам хлібопекарської придатності, однак лінії 11 і 21, попри добрий рівень урожайності, були відносно слабшими за технологічними характеристиками. Лінія 41 вирізнялася за сукупністю показників якості та є добрим донором для поліпшення хлібопекарських властивостей.

Перевага за якістю на рівні механізмів формування була пов’язана з підвищеним умістом високомолекулярних (HMW) глютенінів, зниженням рівня низькомолекулярних (LMW) глютенінів і лише помірними зсувами за гліадинами. Лінії 11, 32, 41 і 44 переважали інші за вмістом HMW-глютенінів; лінії 32, 35, 41 і 44 також характеризувалися зниженою часткою LMW-фракцій. Лінія 21 поступалася за якістю через підвищений рівень LMW-компонента. Уміст гліадинів загалом залишався відносно стабільним, хоча для лінії 41

відзначено тенденцію до дещо вищих значень без погіршення хлібопекарської придатності.

Для використання в селекції лінія 41 поєднує низку переваг за показниками якості, однак забезпечує лише середній рівень урожайності; тому її доцільно розглядати насамперед як донора якості для звичайних схрещувань із метою підсилення хлібопекарських властивостей. Лінії 32, 35, 41 і 44 поєднують відмінні показники технологічної якості (підвищений уміст білка, сильну клейковину, високий рівень HMW за помірного рівня LMW) із конкурентоспроможною врожайністю, що робить їх реальними кандидатами для районування. Натомість лінія 21, хоча й стабільна з агрономічного погляду, характеризується неоптимальним білково-клейковинним профілем і потребує цілеспрямованого поліпшення якості, перш ніж її можна буде розглядати як претендента на сорт.

Таблиця 5.11

Хлібопекарські якості нових ліній

Лінія	Білок, %	Клейковина, %	Глютеніни		Гліадини
			HMW	LMW	
Подолянка	$13,76 \pm 0,11^{a}$	$24,70 \pm 0,34^{a}$	$0,15860^{a}$	$0,45442^{a}$	$0,45600^{a}$
1	$13,8 \pm 0,09^{a}$	$24,86 \pm 0,51^{a}$	$0,15555^{a}$	$0,45146^{a}$	$0,44980^{a}$
11	$13,98 \pm 0,10^{a}$	$24,75 \pm 0,30^{a}$	$0,15234^{a}$	$0,46100^{a}$	$0,45110^{a}$
21	$13,94 \pm 0,17^{a}$	$24,44 \pm 0,41^{a}$	$0,20011^{b}$	$0,49499^{b}$	$0,45890^{a}$
32	$14,31 \pm 0,14^{b}$	$26,14 \pm 0,48^{b}$	$0,21123^{b}$	$0,40001^{c}$	$0,45140^{a}$
35	$14,32 \pm 0,10^{b}$	$26,01 \pm 0,32^{b}$	$0,16131^{a}$	$0,40954^{c}$	$0,4546^{a}$
41	$15,09 \pm 0,17^{c}$	$27,99 \pm 0,27^{c}$	$0,20432^{b}$	$0,41101^{c}$	$0,49143^{b}$
44	$14,23 \pm 0,18^{ab}$	$25,98 \pm 0,30^{b}$	$0,21100^{b}$	$0,40861^{c}$	$0,45100^{a}$

Примітка: різниця між варіантами була статистично достовірною за результатами дисперсійного аналізу (ANOVA), вплив концентрації виявився значущим на рівні $p < 0,05$.HMW – високомолекулярні глютеніни, LMW – низькомолекулярні глютеніни

Багаторічний досвід свідчить про те, що сприятливі наслідки мутагенезу не є випадковими: вони повторюються у сталих патернах, які грамотно побудовані селекційні програми здатні цілеспрямовано використовувати. За суворого контролю доз і продуманого добору індукована мінливість формує

генетичний матеріал, яким легше керувати, простіше кількісно оцінювати та інтегрувати в селекційні схеми. Для регіонального генофонду мутагенез є надійним, спадковим генератором нових алелів і неодноразово забезпечував отримання цільових фенотипів — від вираженого зниження висоти до довших, зернонасичених колосів і ранньостиглості — за умови використання на правильно підібраних місцевих сортах.

Практика показує, що азид натрію (АН) та етилметансульфонат (ЕМС) виконують взаємодоповнювальні, а не взаємозамінні функції. У наших наборах АН проявив себе як ефективний мутаген як для вітчизняних, так і для інтродукованих ліній, часто формуючи стійкі, спадкові поліпшення продуктивності та якості за сприятливого співвідношення бажаних і нейтральних змін. ЕМС, навпаки, особливо сильний як «рушій різноманіття»: він стабільно розширював алельні варіанти й забезпечував потужні донорні лінії для рекомбінації та подальшого добору, навіть якщо прямих форм-кандидатів, готових до передавання на державне сортовипробування, було менше. Простіше кажучи, АН частіше давав матеріал, ближчий до практичного використання, тоді як ЕМС розширював селекційну «палітру» для стратегії схрещувань; обидва мутагени суттєво збагачували базу генетичного різноманіття.

Найстійкіше реагували показники ранньостиглості та якості зерна (вміст білка, архітектура глютенінів і профіль мікроелементів), особливо в діапазоні АН 0,025–0,05%. Ознаки, пов’язані з архітектонікою рослин (короткостеблі, напівкарликові й карликові форми, довгий колос), виникали за дії обох мутагенів: ЕМС сильніше зсував висоту в бік зниження, тоді як АН у середньо-низьких дозах особливо ефективно формував подовжений колос і варіанти з підвищеною стійкістю до хвороб. Біохімічний блок виявився особливо перспективним: у низки генотипів фіксували підвищення частки HMW-глютенінів за одночасного стримування LMW-фракцій, що пов’язано з поліпшенням реологічних властивостей тіста, а також зростання вмісту мікроелементів (зокрема Zn, Fe і Mn) у тих самих варіантах обробки.

Принципово важливо, що отримані результати були генотип-зумовленими. Місцеві сорти й західні екотипи поводилися неоднаково. В одних сортів позитивні зміни краще конвертувалися у перспективні лінії за дії АН, в інших — за дії ЕМС, і найбільш результативні режими для одного генотипу далеко не завжди були оптимальними для іншого. Така генотипова вибірковість — не недолік, а практичний прояв тієї самої сайт-специфічності, яка робить хімічний мутагенез привабливим інструментом для спрямованого поліпшення. Програми, що враховують цю реальність (тестуючи невеликий набір доз для кожного сорту та підлаштовуючи селекційні цілі під тенденції конкретного генотипу), отримують значно вищу віддачу, ніж підхід із пошуком універсального варіанта.

Озима пшениця має поєднувати зимостійкість зі стійкістю до нерегулярних режимів зволоження та раптових хвиль спеки. Мутаційно зумовлене різноманіття розширює простір рішень для цих взаємопов’язаних викликів. Інтеграція індукованої мінливості, ретельного фенотипування та селекції за ключовими ознаками дає змогу формувати ідеотипи, що забезпечують і вищу врожайність зерна, і підвищену якість продукції у ширшому діапазоні умов. Цей шлях є емпіричним, а не повністю «наведеним»: потрібно випробувати окремий набір поєднань «мутаген – доза» для кожного генотипу; зчитувати відповідь за ознаками (особливо за біохімічною якістю та архітектонікою); швидко залучати перспективні лінії до рекомбінації або попередніх сортовипробувань і повторювати цикл.

Ключовий висновок полягає в тому, що ефективність мутагену невіддільна від генетичної основи. Результати залежали від генотипу-реципієнта, ймовірно, через контекст нуклеотидної послідовності, організацію хроматину та конфігурацію систем репарації ДНК. Ми неодноразово спостерігали сортоспецифічні пороги: одні фони швидко й відносно безпечно давали корисні варіанти, інші за тих самих доз досягали летальності або неефективності. Це підкреслює виражену сайт-специфічність та взаємодію «генотип – мутаген»: концентрація, оптимальна для одного сорту, може бути граничною або

шкідливою для іншого. На практиці така «точність» вигідна: там, де АН добре узгоджувався з геномною структурою, ми стабільно фіксували приріст господарсько-цінних ознак, а лінії демонстрували біохімічні профілі, важливі для харчової цінності.

Середньо-низькі дози АН (особливо 0,025% і 0,05%) виявилися найефективнішими, забезпечуючи помітні агрономічні поліпшення за обмеження побічних ефектів. У цих межах ознаки, які традиційно вважають інертними (функціональність білка та збагачення мінеральними мікроелементами), поступово й стабільно зсувалися у бажаному напрямі. Порівняно з ЕМС, АН у цьому інтервалі давав виразнішу відповідь за якістю у наших дослідженнях. Водночас переважний агент і надалі визначався селекційними цілями та геномом-реципієнтом.

Один генотип (Ігриста) виявився особливо показовим: у ньому візуально реєстрований спектр мутацій тісно відповідав ознакам із прямим господарським значенням, причому сильніше за дії АН, ніж у попередніх роботах із супермутагенами. Це дає змогу припустити, що в чутливих геномах окремі агенти справді можуть спрямовано зміщувати зміни в бік більш придатних категорій. Для селекціонера робочий протокол зводиться до двох кроків: спочатку ідентифікувати чутливий генотип, потім підібрати для нього пару «мутаген – доза», найкраще узгоджену з цільовим класом ознак.

Найочевидніші переваги АН проявилися у біохімічній сфері. Ми неодноразово фіксували поліпшення показників, критичних для хлібопекарських властивостей: не лише загального вмісту білка чи сумарної клейковини (які часто жорстко обмежені сортом), а й внутрішньої структури глютенінового комплексу. Підвищення частки високомолекулярних (HMW) глютенінів без паралельного зростання низькомолекулярних (LMW) фракцій було типовим явищем за ефективних доз АН, що зсувало реологію тіста у сприятливий бік. Паралельно відзначали помірне, але стійке підвищення вмісту Zn, Fe, Cu і Mn, що допомагає компенсувати типові для пшениці дефіцити мікроелементів. Важливо, що ці

біохімічні поліпшення часто виникали без різких архітектурних змін, що робить їх привабливим інструментом удосконалення вже освоєних сортів за збереження звичного для виробництва фенотипу.

Ключовий практичний висновок нашого аналізу, узгоджений із даними щодо інших культур, такий: оптимальними зазвичай є середньо-низькі діапазони доз. Для АН інтервал 0,025–0,05% стабільно забезпечував найкраще поєднання частоти позитивних змін та їхньої конверсії у перспективні лінії за прийнятного рівня фізіологічних проблем. Для ЕМС концентрація 0,05% (а для окремих груп ознак — 0,1% за умови жорсткого добору) давала широкий спектр агрономічно значущої мінливості. Підвищення АН до 0,1% справді збільшувало загальну частоту змін, але частка бажаних варіантів знижувалася, а показники стану посіву погіршувалися — класична ознака досягнення токсичного порога. Тобто більше змін не означає більше корисних змін.

Із погляду управління ризиками результати підтримують три робочі правила: починати у середньо-низькому діапазоні (АН 0,025–0,05%; ЕМС 0,05%), бо саме ці режими максимізують імовірність отримання придатних варіантів за мінімальних втрат життєздатності; підвищувати дозу обережно й лише тоді, коли цільова ознака демонструє стійку інертність, поєднуючи вищі рівні (наприклад, ЕМС 0,1%) із жорстким добором за силою росту та фертильністю, щоб не «протягнути» приховані дефекти далі; уникати застосування АН 0,1% як стандарту, оскільки, попри більшу частоту змін, ефективність формування перспективного матеріалу падає, а небажані поєднання ознак трапляються частіше.

Окрім безпосередніх селекційних рекомендацій, робота має й концептуальне значення. Мутаційна селекція нерідко сприймається як сліпий пошук. Наші результати, як і сучасні літературні дані, показують іншу картину: за правильного вибору агентів, адекватно підібраних доз і з урахуванням генотипу мутагенезом можна керувати. Така керованість ще не сягає точності геномного редагування до нуклеотида, але вона достатньо спрямована, щоб змінювати складні фенотипи — «архітектуру» якості, баланс мікроелементів,

будову колоса — у строки, сумісні з практичною селекцією. Загалом мутація залишається вихідним двигуном еволюції рослин і надалі є потужним, гнучким союзником селекціонера.

Хімічні супермутагени, такі як АН і ЕМС, за обережного застосування та інтерпретації з урахуванням генотипу забезпечують надійний інструмент генерації спрямованих, спадкових змін. Кількісно оцінюючи частоту відгуку, картуючи спектри ознак і використовуючи притаманну цим агентам м'яку сайт-специфічність, селекційні програми можуть скоротити шлях до типів озимої пшениці з вищою врожайністю, більшою стійкістю та поліпшеними технологічними якостями — що критично важливо в умовах кліматичної невизначеності та зростання вимог до продуктивності.

Висновки до розділу 5

1. Загальна частота мутацій у M_2–M_3 є чітко дозозалежною для обох мутагенів. За ЕМС частота мутантних сімей зростала зі збільшенням концентрації в обох сортів. Азид натрію в середньому індукував вищий вихід мутантних сімей, ніж ЕМС. Максимальна концентрація АН 0,1% у Ігристої супроводжувалася зменшенням обсягу матеріалу (450 сімей), що вказує на наближення до межі практичної доцільності.

2. Генотип є значущим фактором, що зумовлює частоту мутацій. Виявлено достовірний вплив концентрації та ·у на загальну частоту мутацій: Вежа загалом формувала вищий вихід мутантних сімей, ніж Ігриста, за однакових концентрацій. Інтегративний показник «рівень мінливості» є інформативнішим за просту частоту мутацій, бо враховує ще й різноманіття спектра змінених ознак. У сорту Вежа за високої концентрації АН 0,1% спостерігалося плато за спектром ознак.

3. Найбільш чутливими (і частотними) виявилися ознаки першої (архітектура пагона) та четвертої груп (ознаки росту та розвитку). Для ЕМС максимальні частоти часто знаходимо в сорту Вежа за вищої концентрації

(висота, восковість), а для дії АН характерні зміни більше для першої групи ознак.

4. Практичний баланс корисних змін без поєднання з небажаними наслідками найкраще забезпечують помірні концентрації. Оптимальним діапазоном є АН 0,025–0,05% та ЕМС 0,05%. У таких межах мутагени є найбільш раціональними для формування мутантних популяцій для добору, вони показують відчутну індукцію мінливості без надмірного накопичення небажаних фенотипів. Натомість АН 0,1% супроводжується регулярною появою небажаних форм і є менш придатним.

5. Сорт Вежа — більш придатний об’єкт для отримання широкого пулу спадкових змін у помірних концентраціях (вищі частота й інтегративна мінливість на нижчих і середніх концентраціях). Сорт Ігриста може потребувати обережнішого підбору режимів за високих доз (зростає спектр, але підвищуються ризики втрат матеріалу на АН 0,1%). Загалом місцеві форми цілком придатні як вихідний матеріал для мутаційного процесу.

6. Азид натрію в помірних дозах є ефективним інструментом для поліпшення біохімічної якості зерна пшениці озимої за вмістом та якістю білка, наявністю корисних мікроелементів. У разі вдалого підбору вихідної форми (сорт Ігриста) можливе отримання порівняно високої кількості таких форм.

7. Лінії 41 і 44 поєднують відмінні показники технологічної якості (підвищений уміст білка, сильна клейковина, високий рівень високомолекулярних глютенінів за помірного рівня низькомолекулярних) із високою врожайністю, що робить їх реальними кандидатами для районування як сортів. Лінії 32, 35 теж оптимальні за якістю та вищі за стандарт за врожайністю, переважно більше заслуговують на увагу як донори для генетичного поліпшення пшениці озимої.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Діденко В. В., Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій у пшениці озимої степового екотипу. *Аграрні інновації*. 2025. Вип. 31. С. 167–111. Режим доступу: *https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2025.31.26*

2. Didenko V., Nazarenko M. Advantageous of chemical high genetic active mutagens action on well local-adapted bread wheat germplasm. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 4. P. 209–215. DOI: 10.32819/202524.

3. Didenko V., Nazarenko M. Generating useful variation in winter wheat via sodium azide. *Матеріали IX Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 19–20 листопада 2025 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2025. С. 99-102.

ВИСНОВКИ

У дисертаційному дослідженні доведено, що застосування індукованого біорізноманіття, сформованого під впливом хімічних супермутагенів, створює реальні передумови для отримання продуктивних і стабільних агроценозів озимої пшениці з високими показниками якості зерна. Визначено особливості протоколів використання таких чинників для цілеспрямованого регулювання частоти та спектра успадковуваних змін, а також окреслено їхні принципові відмінності від інших традиційних мутагенних факторів.

1. Для обох хімічних мутагенів (азид натрію та етилметансульфонат) дія в першому поколінні супроводжувалася вираженою мутагенною депресією, що проявлялася вже на ранніх етапах онтогенезу як зниження польової схожості та подальше зменшення частки рослин, які доживали до формування продуктивних стебел. Ефект мав чітко дозозалежний характер і підтверджений як статистично значущий для фактору концентрації. Азид натрію виявився більш жорстким за дією, ніж ЕМС. Ігриста реагувала чутливіше, тоді як Вежа загалом зберігала вищу толерантність за відповідних концентрацій.

2. Фертильність пилку є надійним інтегральним індикатором мутагенної депресії. Серед елементів структури врожайності найбільш чутливими до мутагенної депресії виявилися такі показники: висота рослин, маса зерна з колоса, маса зерна з рослини та маса 1000 зерен. Вони реагували узгоджено, зі зростанням концентрації спостерігалося послідовне зниження показників.

3. Оптимальний діапазон концентрацій для формування численної репрезентативної популяції в межах наведених варіантів найбільш логічно пов’язувати з нижчими та середніми концентраціями: для ЕМС — 0,025–0,05%, для АН — 0,01–0,025%.

4. Етилметансульфонат формував чітку дозозалежну реакцію: зі зростанням концентрації послідовно збільшувалася загальна частота хромосомних порушень і частота основних типів аберацій. Для ЕМС характерний ефект насичення на верхній дозі (плато для утворення фрагментів). Азид натрію загалом проявив себе як більш активний чинник: у робочому

діапазоні концентрацій він забезпечував високий рівень цитогенетичної активності, однак на максимальній дозі проявлялися ознаки цитотоксичності.

5. За дії ЕМС різниця між сортами була помірною. Ігриста зазвичай демонструвала дещо більшу чутливість, але загальний тренд залишався подібним у обох генотипів. За АН генотиповий компонент проявлявся виразніше. Найбільш інформативними індикаторами мутагенної дії є загальна частота хромосомних перебудов та кількість фрагментів.

6. Азид натрію в середньому індукував вищий вихід мутантних сімей, ніж ЕМС. Генотип є значущим фактором, що зумовлює частоту мутацій. Вежа загалом формувала вищий вихід мутантних сімей, ніж Ігриста, за однакових концентрацій. Інтегративний показник «рівень мінливості» є інформативнішим за просту частоту мутацій, бо враховує ще й різноманіття спектра змінених ознак.

7. Найбільш чутливими (і частотними) виявилися ознаки першої (архітектура пагона) та четвертої групи (ознаки росту та розвитку).

8. Практичний баланс корисних змін без поєднання з небажаними наслідками найкраще забезпечують помірні концентрації. Оптимальним діапазоном є АН 0,025–0,05% та ЕМС 0,05%. Сорт Вежа — більш придатний об’єкт для отримання широкого пулу спадкових змін у помірних концентраціях. Сорт Ігриста може потребувати обережнішого підбору режимів за високих концентрацій. Загалом місцеві форми цілком придатні як вихідний матеріал для мутаційного процесу.

9. Азид натрію в помірних дозах є ефективним інструментом для поліпшення біохімічної якості зерна пшениці озимої за вмістом та якістю білка, наявністю корисних мікроелементів. У разі вдалого підбору вихідної форми (сорт Ігриста) можливе отримання порівняно високої кількості таких форм.

10. Лінії 41 і 44 поєднують відмінні показники технологічної якості з високою врожайністю, що робить їх реальними кандидатами для районування. Лінії 32, 35 більше заслуговують на увагу як донори для генетичного поліпшення пшениці озимої.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Для використання в селекційному процесі для пшениці озимої рекомендується застосування ЕМС концентрацією 0,05% та АН концентрацією 0,025–0,05%.

2. Для подальшого випробування як сорти-кандидати та як вихідний матеріал варто використати лінії 41 (Ігриста, АН 0,025%) та 44 (Ігриста, АН 0,025%), які є джерелами високої якості зерна та показали високу врожайність. Лінії 32 (Вежа, АН 0,05%) та 35 (Ігриста, ЕМС 0,1%) можуть бути залучені як донори високої врожайності та якості.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Артемчук І. П., Логвиненко В. Ф. Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. *Фізіологія та біохімія культурних рослин.* 2003. Т. 35, № 3. С. 222–228.

2. Бейко В. С., Назаренко М. М. Індукція корисної частини спектру змін за дії Тритон-305Х у пшениці озимої . *Таврійський науковий вісник*. 2024. 140. С. 53–59.

3. Бурденюк-Тарасевич Л. А. Використання генетичної нестабільності чорнобильських мутантів в селекції Triticum aestivum L. на адаптивність. *Фактори експериментальної еволюції організмів.* 2017. Т. 21. С. 112–116.

4. Бутенко Р. О. Вплив різних доз і концентрацій мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2007. Т. 39, № 4. С. 326–333.

5. Бутенко Р. О. Доза мутагенів як фактор впливу на морфофізіологічні ознаки рослин першого покоління сортів озимої пшениці. *Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біологія.* 2006. Вип. 18. С. 37–41.

6. Валодзін У. Г. Мутагенез і генетична нестабільнасць у сельскагаспадарчых раслінау. *Известия Академии Наук Беларуси. Сер. : биол. науки*. 1996. № 1. С. 25–29.

7. 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». Одеса, 1999. 40 с.

8. Волкова Н. Є. Генноредаговані рослини: досягнення та перспективи (огляд). *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2024. Т. 20, № 1. С. 34–38.

9. Гродзинський Д. М., Коломієць О. Д., Бурденюк Л. А. Колекція чорнобильських мутантів озимої пшениці (Чорнобиль – Київ – Біла Церква,

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

10. Губанова Ю. С. Оцінка інформативності груп мутацій у поколінні M2 Nigella damascena L. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2023. Т. 19, № 1. С. 15–23.

11. Діденко В. В., Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій у пшениці озимої степового екотипу. *Аграрні інновації*. 2025. 31. С. 167–111.

12. Діденко В. В., Назаренко М. М. Депресія вихідного матеріалу пшениці озимої в залежності від сорту та типу чинника. *Таврійський науковий вісник.* 2023. Вип. 132. С. 47–53.

13. Дубовий В. І. Мутаційна мінливість та успадкування маркерних ознак у гібридо-мутантних популяцій F_2M_2 озимої м'якої пшениці. *Цитологія і генетика.* 2004. № 6. С. 13–18.

14. Журавель В. М. Господарська цінність індукованих етилметансульфонатом мутантів з морфологічними маркерними ознаками у сизонасіннєвих генотипів гірчиці сарептської. *Селекція і насінництво* : міжвідомчий тематичний наук. зб. Харків, 2006. Вип. 92. С. 103–110.

15. Куліш О. Ю., Парій М. Ф. Новий морфотип овочевої кукурудзи, отриманий методом експериментального мутагенезу. *Вісник аграрної науки*. 2020. № 10 (811).

16. Любич В. В., Полуанецька О. О. Оцінювання сортів пшениці твердої озимої (Triticum durum Desf.) за селекційними індексами. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 85–92.

17. Молоцький М. Я., Васильківський С. П., Князюк В. І., Власенко В. А. Поняття про вихідний матеріал у селекції рослин. *Селекція і насінництво с.-г. рослин*. Київ : Вища освіта, 2006. С. 66–70.

18. Моргун В. В., Логвиненко В. Ф. Мутаційна селекція озимої пшениці. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть*. Київ : Логос, 2001. Т. 2. С. 175–186.

19. Моргун В. В. Спонтанна та індукована мутаційна мінливість і її використання в селекції рослин. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть.* Київ : Логос, 2001. Т. 2. С. 144–174.

20. Назаренко Н. Н. Частота та спектр хромосомних аберацій м'якої озимої пшениці під дією гамма-променів. *Матеріали II міжнар. конф. «Молодь у вирішенні екологічних та соціально-економічних проблем сьогодення».* Одеса, 2013. С. 69–71.

21. Назаренко М. М. Виникнення мутацій під дією гамма-променів. *Матеріали міжнар. науково-практ. конф., присвяченої пам'яті М. М. Чекаліна «Генофонд рослин та його використання в сучасній селекції».* Полтава, 2015. С. 97–98.

22. Назаренко М. М. Депресія під дією деяких хімічних мутагенів на прикладі пшениці озимої. *Біологічні дослідження – 2016* : зб. наук. пр. Житомир : ПП «Рута», 2016. С. 78–79.

23. Назаренко М. М. Напрями розвитку сучасної селекції. *Здоров'я рослин : Озимі зернові – пшениця, ячмінь, жито* : довідник. Київ, 2016. Розд. 6. С. 150–153.

24. Назаренко М. М. Вплив хімічних мутагенів на показники росту та розвитку пшениці озимої. *Матеріали II міжнар. науково-практ. конф. «Сучасні проблеми агроекології»*. Миколаїв : ДСДС ІЗЗ, 2016. С. 8.

25. Назаренко М. М., Іжболдін О. О. Спектр та частота мутацій пшениці озимої, викликаних гамма-променями. *Таврійський науковий вісник*. 2017. Вип. 97. С. 89–95.

26. Назаренко М. Особливості адаптації пшениці м`якої озимої на різних рівнях організації до дії екогенетичних чинників: [монографія]. Дніпро, 2018. 304 с.

27. Назаренко М. М., Лихолат Т. Ю. Мінливість у першому поколінні сортів пшениці озимої, що отримали мутагенну дію. *Екологія та ноосферологія.* 2020. Vol. 31 (2). С. 77–81.

28. Назаренко М. М., Лихолат Ю. В., Савосько В. М. Мутагенна депресія

пшениці озимої (Triticum Aestivum L.) при дії гамма-променів. *Наукові доповіді НУБіП України.* 2021. № 1 (89). URL: http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/14727/13002 (дата звернення: 04.03.2024).

29. Назаренко М. М. Мутагенна депресія пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.) у разі дії гамма-променів. *Вісник ПДАА*. 2021. № 1. С. 13–20. Режим доступу до статті: doi: 10.31210/visnyk2021.01.01

30. Окселенко О. М., Назаренко М. М., Іжболдін О. О. Спадкова мінливість за дії помірного хімічного чинника у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2024. 139. С. 165–171.

31. Окселенко О. М., Назаренко М. М., Гуленко О. І. Особливості впливу Nonidet P-40 як епімутагену на рослини пшениці озимої. *Зрошуване землеробство*. 2023. Вип. 80. С. 17–22. doi: 10.32848/0135-2369.2023.80.3

32. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Особливості екогенетичної мінливості за дії 1,4-бісдіазоацетилбутану у пшениці озимої. *Аграрні інновації*. 2024. 27. С. 166–170.

33. Окселенко О. М., Назаренко М. М., Гуленко О. І. Вплив дії епімутагенного чинника на показники життєдіяльності рослин пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник.* 2023. Вип. 134. С. 109–116. doi: 10.32782/2226-0099.2023.134.16

34. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Мінливість у пшениці озимої за формотворчої дії Nonidet P-40. *Аграрні інновації*. 2024. 28. С. 162–167.

35. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Вплив супермутагену з низькою ушкоджувальною здатністю на показники життєдіяльності рослин пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2024. Вип.136. С. 60–67. doi: 10.32782/2226-0099.2024.136.2.9

36. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Спадкова мінливість за дії епімутагену Nonidet P-40 у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2025. 141. С. 18–25.

37. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Екогенетична активність у

пшениці озимої на клітинному рівні. *Таврійський науковий вісник*. 2024. Вип. 137. С. 169–175. doi: 10.32782/2226-0099.2024.137.21

38. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Цитогенетична мінливість за дії епімутагену Тритон-305Х. *Аграрні інновації*. 2024. 26. С. 150–154.

39. Підлубенко І., Овчіннікова О. Вплив різних доз γ-опромінення на ріст і розвиток рослин першого та другого року вирощування моркви (Daucus carota L.). *Вісник Львівського національного університету природокористування. Серія «Агрономія».* 2024. Вип. 28. С. 115–120.

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

41. Рибалка О.І. Генетичне поліпшення якості пшениці: автореф. дис. … д-ра біол. наук. Одеса, 2009. 44 с.

42. Рябчун В. К. Використання генетичних ресурсів рослин для селекції сільськогосподарських культур в Україні. *Вісник аграрної науки*. 2000. 12. С. 12–14.

43. Устинова Г. Л., Лозінський М. В., Федорук Ю. В., Самойлик М. О., Філіцька О. О., Дубова О. А. Вплив генотипу і умов року на показник ступеня фенотипового домінування загальної кущистості за внутрішньовидової гібридизації пшениці (Triticum aestivum L.) озимої. *Агробіологія*. 2024. № 2. С. 174–184. DOI: 10.33245/2310-9270-2024-191-2-174-184.

44. Цибуля С. Д., Мачульський Г. М., Буяльська Н. П., Костенко І. А., Іваненко К. М. Вплив іонізуючого випромінювання на ріст та розвиток картоплі (Solanum tuberosum L.). *Екологічні науки*. 2024. № 2(53). С. 191–198.

45. Якимчук Р. А. Поліпшення господарсько-корисних ознак озимої пшениці за дії техногенних мутагенних чинників навколишнього середовища. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. Т. 54, № 1. С. 65-84.

46. Abaza G., Awaad A., Attia M., Abdellateif S., Gomaa A., Abaza S., Mansour E. Inducing potential mutants in bread wheat using different doses of certain

physical and chemical mutagens. *Plant Breeding and Biotechnology*. 2020. 8(3). P. 252-264. doi: 10.9787/PBB.2020.8.3.252

47. Abdelhameed A. A. A., Darwish M., AlShaqhaa D. B. E., Selim M. A. Induced genetic diversity through mutagenesis in wheat gene pool and significant use of SCoT markers to underpin key agronomic traits. *BMC Plant Biology*. 2024. DOI: 10.1186/s12870-024-05345-5

48. Abdullah S., Kamaruddin N., Harun A. The effect of gamma radiation on plant morphological characteristics of *Zingiber officinale* Roscoe. *International Journal on Advanced Science, Engineering and Information Technology*. 2018. Vol. 8. P. 2085–2091. DOI: 10.18517/ijaseit.8.5.4641.

49. Afram Y., Amenorpe G., Bediako E. A., Darkwa A. A., Shandu S. F., Labuschagne M. T., Amegbor I. K. Induction of genetic variability of maize genotypes through radiation revealed mutants resistant to maize streak disease. *Applied Radiation and Isotopes*. 2024. 207, 111279. DOI: 10.1016/j.apradiso.2024.111279

50. Ahumada-Flores S., Pando L., Cota F., de la Cruz T., AHrsu F., de los AHntos V. Technical note: gamma irradiation induces changes of phenotypic and agronomic traits in wheat (Triticum turgidum ssp durum). *Applied Radiation and Isotopes*. 2021.167: 109490. doi: 10. 1016/j. aprad iso. 2020. 109490

51. Aisyah S. I., Meiningrum N. I., Yudha Y. S., Nurcholis W. Variability of agromorphological traits in *Portulaca grandiflora* through induced mutation using colchicine. *Biodiversitas*. 2024. Vol. 25(6). P. 2484–2493. DOI: 10.13057/biodiv/d250617.

52. Ali M., Kour S., Kumar D., Sharma R., Parkirti Vikram, Manhas R. K., Changotra H., Ohri P. Mutagenesis: a promising strategy for elevating plant tolerance to biotic stress. *Plant Stress Tolerance: Molecular Mechanisms and Breeding Strategies*. Vol. 2. 2025. P. 52–6969. DOI: 10.1201/9781003543237-3.

53. Amri-Tiliouine W., Laouar M., Abdelguerfi A., Jankowicz-Cieslak J., Jankuloski L., Till B.J. Genetic variability induced by gamma rays and preliminary results of low-cost TILLING on M2 generation of chickpea (Cicer arietinum L.). *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. Art. 1568. DOI: 10.3389/fpls.2018.01568.

54. Andrew M., Ramchander S., Kumar K., Muthamilarasan M., Pillai M. Assessment of efficacy of mutagenesis of gamma-irradiation in plant height and days to maturity through expression analysis in rice. *PLoS One*. 2021. Vol. 16. e0245603. DOI: 10.1371/journal.pone.0245603.

55. Apio H., Elegba W., Nunekpeku W., Otu S., Baguma J., Alicai T., Danso K., Bimpong I., Ogwok E. Effect of gamma irradiation on proliferation and growth of friable embryogenic callus and in vitro nodal cuttings of ugandan casAHva genotypes. *Frontiers in Plant Science*. 2024. Vol. 15. doi: 10.3389/fpls.2024.1414128.

56. Arumingtyas E.L., Atiaturrochmah, Kusnadi J. Confirmation of mutation and genetic stability of the M4 generation of chili pepper (Capsicum frutescens L.) EMS mutant. *Biodiversitas*. 2023. Vol. 24(1). P. 531–538. DOI: 10.13057/biodiv/d240162.

57. Balkan A., Bilgin O., Başer I., Göçmen D., Demirkan A., Deviren B. Improvement of grain yield and yield associated traits in bread wheat (Triticum aestivum L.) genotypes through mutation breeding using gamma irradiation. *Journal of Tekirdag Agricultural Faculty*. 2019. Vol. 16. P. 103–111. doi: 10.33462/jotaf.472456

58. Bayhan M., Özkan R., Albayrak Ö., Akinci C., Yildirim M. Effects of ethyl methanesulfonate on growth and yield parameters of wheat and tolerance to imazamox. *Bangladesh Journal of Botany*. 2024. Vol. 53(3). P. 487–493. DOI: 10.3329/bjb.v53i3.76260.

59. Bharathi S., Nageswari K., Rajesh S., Anand G., Geetharani P., Rajangam J., Williams M. M4 generation of moringa (Moringa oleifera Lam.) mutants revealing genetic diversity for leaf traits based on SSR markers. *Plant Science Today*. 2025. Vol. 12(2). DOI: 10.14719/pst.4241.

60. Bilgın O., Sarier S., Başer İ., Balkan A. Enhancement of androgenesis and plant regeneration from wheat anther culture by seed pre-sowing gamma irradiation. *Journal of Tekirdag Agricultural Faculty*. 2022. Vol. 19. P. 354–365. DOI: 10.33462/jotaf.993270.

61. Badigannavar A. M., Mondal S., Suprasanna P. Role of induced mutagenesis and improved crop varieties in food security: impact in the Indian context. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2022. Art. e202217051. DOI: 10.1079/cabireviews202217051.

62. Bali B. K. Different types of DNA molecular markers and genotyping applications for mutation breeding. *Biotechnologies and Genetics in Plant Mutation Breeding*. 2023. Vol. 2. P. 239–266.

63. Bayhan M., Özkan R., Albayrak Ö., Akinci C., Yildirim M. Effects of ethyl methanesulfonate on growth and yield parameters of wheat and tolerance to imazamox. *Bangladesh Journal of Botany*. 2024. Vol. 53(3). P. 487–493. DOI: 10.3329/bjb.v53i3.76260.

64. Bharath R. A., Prathmesh S. P., Sarsu F., Suprasanna P. Induced mutagenesis using gamma rays: biological features and applications in crop improvement. *OBM Genetics*. 2024. Vol. 8(2). DOI: 10.21926/obm.genet.2402233.

65. Cabahug R., Ha M., Lim K., Hwang Y. LD50 determination and phenotypic evaluation of three Echeveria varieties induced by chemical mutagens. *Toxicology and Environmental Health Sciences*. 2020. Vol. 12. P. 1–9. DOI: 10.1007/s13530-020-00049-3.

66. Cann D., Hunt J., Rattey A., Porker K. Indirect early generation selection for yield in winter wheat. *Field Crops Research*. 2022. Vol. 282, article number 108505. doi: 10.1016/j.fcr.2022.108505.

67. Capriotti L., Sabbadini S., Limera C., Navacchi O., Mezzetti B. Somaclonal variation and induced mutagenesis in several grapevine cultivars. *Acta Horticulturae*. 2023. 1359, 131–138. DOI: 10.17660/ActaHortic.2023.1359.15

68. Çelik Ö., Ekşioğlu A., Akdaş E.Y. Transcript profiling of AHlt tolerant tobacco mutants generated via mutation breeding. *Gene Expression Patterns*. 2018. Vol. 29. P. 59–64.

69. Chakraborty S., Mahapatra S., Hooi A., Ali N., AHtdive R. Determination of Median Lethal (LD50) and Growth Reduction (GR50) Dose of Gamma Irradiation

for Induced Mutation in Wheat. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 2023. Vol. 66, e23220294. doi: 10.1590/1678-4324-2023220294

70. Chen L., Duan L., Sun M., Yang Z., Li H., Hu K., Yang H., Liu L. Current trends and insights on EMS mutagenesis application to studies on plant abiotic stress tolerance and development. *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 13. Art. 1052569. DOI: 10.3389/fpls.2022.1052569.

71. Chopra V. L. Mutagenesis : investigating the process and processing the outcome for crop improvement. *Current Science*. 2005. Vol. 89. P. 353–359.

72. Choudhary S., Padiya J., Ubale A., Lohani P., Mikilineni V. Next generation mutation detection techniques in crops. *TILLING and Eco-TILLING for Crop Improvement.* 2023. Pp. 75–96. DOI: 10.1007/978-981-99-2722-7_4

73. Corazon-Guivin M. A., Rengifo-Del Aguila S., Hernández-Amasifuen A. D., Arévalo-Rojas V. M., Acosta-Córdova R. A., Cerna-Mendoza A., De Araújo Mastrangelo T., Valverde-Iparraguirre J. D., Guerrero-Abad J. C. Gamma irradiation of *Plukenetia volubilis* L. seeds promotes several changes during its germination and vegetative growth. *Advances in Agriculture*. 2023. Art. 9737125. DOI: 10.1155/2023/9737125.

74. Dama H., Aisyah S. I., Sudarsono Dewi, A. K., Wibisono K. Identification, selection, and response of radiation induced Towuti mutant rice (*Oryza sativa* L.) in drought stress conditions. *Atom Indonesia*. 2022. Vol. 48(2). P. 107–114. DOI: 10.17146/aij.2022.1198.

75. Datta S. K. *Induced mutation breeding*. 2023. 436 p. DOI: 10.1007/978-981-19-9489-0.

76. Dhondge K. S., Maske N. M., Khemnar A. S. Mutation breeding as a tool for improving plant characters: a review. *Research Journal of Biotechnology*. 2023. Vol. 18(11). P. 264–273. DOI: 10.25303/1811rjbt2640273.

77. Diallo S., Badiane F. A., Gueye M. D., Diouf M., Diouf D. Determining the optimal gamma irradiation dose for developing novel cowpea (*Vigna unguiculata*) genotypes. *International Journal of Radiation Biology*. 2025. Vol. 101(2). P. 174–185. DOI: 10.1080/09553002.2024.2440849.

78. Ding J., Zhou L. Progress on radiation-induced mutation breeding of rice in China. *Journal of Radiation Research and Radiation Processing*. 2024. Vol. 42(2). Art. 020101. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2023-0110.

79. Didenko V., Nazarenko M. Impact of ecogenetic factors on cytogenetic variability of winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8(1). P. 16–24. DOI: 10.32819/202503.

80. Dinesh A. N. Plant volatile terpenoid metabolism: biosynthetic genes, transcriptional regulation and subcellular compartmentation. *FEBS Letters*. 2010. Vol. 584. P. 2965–2973.

81. Dubey V. S., Bhalla R., Luthra R. An overview of the non-mevalonate pathway for terpenoid biosynthesis in plants. *Journal of Biosciences*. 2003. Vol. 28. P. 637–646.

82. Dyulgerova B., Dyulgerov N. Evaluation of hulless mutants of winter barley. *Agriculturae Conspectus Scientificus*. 2020. Vol. 85(3). P. 203-209.

83. Eisenreich W., Schwarz M., Cartayrade A., Arigoni D., Zenk,M., Bacher A. The deoxyxylulose phosphate pathway of terpenoid biosynthesis in plants and microorganisms. *Chemistry & Biology*. 1998. Vol. 5. P. 221–233.

84. El Oualkadi A., Mouhib M., Hajjaj B. Study of radio-sensitivity of strawberry runners cv. Fortuna under Moroccan conditions. *American Journal of Plant Sciences*. 2019. Vol. 10. P. 1921–1931. DOI: 10.4236/ajps.2019.1010135.

85. Ergün N., Akdoğan G., Ünver İkincikarakaya S., Aydoğan S. Determination of optimum gamma ray irradiation doses for hulless barley (Hordeum vulgare var. nudum L. Hook. f.) genotypes. *Yuzuncu Yil University Journal of Agricultural Sciences*. 2023. Vol. 33(2). P. 219-230. doi: 10.29133/yyutbd.1248710.

86. Elyadini M., Guaadaoui A., Elhajjaji S., Labjar N., Labhilili M., Gaboune, F., Azeqour M. Induced mutagenesis for improving water stress tolerance in durum wheat (Triticum turgidum L. subsp. durum). *E3S Web of Conferences*. 2021. 234, 00107. DOI: 10.1051/e3sconf/202123400107

87. Fu Y. B. Understanding crop genetic diversity under modern plant breeding. *Theorical and Applied Genetics*. 2015. Vol. 128, 2131–2142. doi:

10.1007/s00122-015-2585-y

88. Garg G., Soni S., Yadav S. K., Kumari P. Mutagenic efficiency of gamma rays on in-vitro regeneration in Indian mustard (*Brassica juncea*). *Indian Journal of Agricultural Sciences*. 2022. Vol. 92(1). P. 136–139. DOI: 10.56093/ijas.v92i1.120877.

89. Gubatov T., Delibaltova V.. Evaluation of wheat varieties by the stability of grain yield in multienvironmental trails. *Bulgarian Journal of Agricultural Science.* 2020. V. 26, № 2. P. 384–394.

90. Han D., Wang P., Tang J., Li Y., Wang Q., Ma Y. Enhancing crop yield forecasting performance through integration of process-based crop model and remote sensing data assimilation techniques. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2025. Vol. 372. Art. 110696. DOI: 10.1016/j.agrformet.2025.110696.

91. Hanifah W. N., Yunus A., Nandariyah, Widiyastuti Y. Morphological, agronomic characteristics, and flavonoid content of *Echinacea purpurea* at various gamma ray doses. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2024. Vol. 30(3). P. 451–457.

92. Hassine M., Baraket M., Marzougui N., Slim-Amara H. Screening of the effect of mutation breeding on biotic stress tolerance and quality traits of durum wheat. *Gesunde Pflanzen*. 2023. Vol. 75. P. 837-846. doi: 10.1007/s10343-022-00750-y.

93. Hekal M. A., Abbas M. H. H., Abdelhafez A. A. Enhancing durum wheat growth and productivity in arid soils via seed irradiation with gamma rays. *Applied Radiation and Isotopes.* 2025. Vol. 221. Art. 111821. DOI: 10.1016/j.apradiso.2025.111821.

94. Hilukwa R., Franke A.C., Labuschagne M., et al. Radio-sensitivity of selected Namibian landrace groundnut genotypes to gamma radiation. *Journal of Environmental Radioactivity*. 2025. Vol. 282. Art. 107618. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2025.107618.

95. Hekal M.A., Abbas M. H. H., Abdelhafez,A.A. Enhancing durum wheat growth and productivity in arid soils via seed irradiation with gamma rays and the foliar

application of nano Cu. *Applied Radiation and Isotopes*. 2025. 221, 111821. DOI: 10.1016/j.apradiso.2025.111821

96. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat cytogenetic variability under the action of a chemical supermutagen. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2022. Vol. 13, 4. P. 373–378.

97. Horshchar V., Nazarenko M. Inhibition of mutagenic effect in winter wheat as a result of ethylmethansulfonat action. *Agrology*. 2022. Vol. 5, 3. P. 75–80.

98. Horshchar V., Nazarenko M. Heritable variability in winter wheat at the interaction of genotype with factors of high genetic activity. *Scientific Horizons*. 2024. Vol. 27, 1. P. 80–93.

99. Huann N., Choudhary S., Laskar, Naaz, N., Sharma N. Comparative study of cadmium nitrate and lead nitrate [Cd(NO3)2 and Pb(NO3)2] stress in cytophysiological parameters of Capsicum annuum L. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. 2022. Vol. 63. P. 627–641. doi: 10.1007/s13580-021-00417-z

100. Husanin M., Iqbal M., Till B., Rahman M. Identification of induced mutations in hexaploid wheat genome using exome capture asAHy. *PLoS ONE*. 2018. Vol. 13,8, e0201918. doi: 10.1371/journal.pone.0201918

101. Irshad A., Guo H., Zhang S., Liu L. TILLING in cereal crops for allele expansion and mutation detection by using modern sequencing technologies. *Agronomy*. 2020. Vol. 10(3). Art. 405. DOI: 10.3390/agronomy10030405.

102. International Atomic Energy Agency. Mutant varieties database. [Online] Vienna : IAEA. 2025. Available at: https://mvd.iaea.org [Accessed 22 October 2025].

103. Jasmin A. S., Nilavu E. D., Jayakumar A., Petchiammal I. K., Pramitha L. J., Devasena N., Francis N., Madhavan A.P., Selvaraj R. A comprehensive review on mutation breeding milestones in cereals: Conventional to advanced molecular approaches to achieve sustainable goals in trait improvement. *Plant Science Today*, 2024. 11(1), 641–653. DOI: 10.14719/pst.3015

104. Juhi C., Alisha A., Vacha B., Sonali C., Rupesh D. Mutation Breeding in Tomato: Advances, Applicability and Challenges. *Plants*. 2019. Vol. 8(5). P. 128. doi: 10.3390/plants8050128

105. Jung C., Till B. Mutagenesis and genome editing in crop improvement: perspectives for the global regulatory landscape. *Trends in Plant Science*. 2021. Vol. 26(12). P. 1258–1269. DOI: 10.1016/j.tplants.2021.08.002.

106. Kadam S. T., Vishwakarma G., Kashyap Y., Shukl, M., Roy T., Sahu P. K., Sharma D., Shitre A. S., Kumar V., Das B. K. Thermal neutron as a potential mutagen for induced plant mutation breeding: radiosensitivity response on wheat and rice. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2023. Vol. 70(3). P. 789–798. DOI: 10.1007/s10722-022-01461-z.

107. Kalpande H. V., Surashe S. M., Badigannavar A., More,A., Ganapathi T. R. Induced variability and assessment of mutagenic effectiveness and efficiency in sorghum genotypes (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *International Journal of Radiation Biology*. 2022. Vol. 98(2). P. 230–243. DOI: 10.1080/09553002.2022.2003466.

108. Kantoğlu K. Y., Kunter B., Şenel Ü., Haspolat G. Ray-floret based rapid propagation and detection of somatic variation in selected mutant chrysanthemum individuals. *Yuzuncu Yil University Journal of Agricultural Sciences*. 2024. Vol. 34(4). P. 549–558. DOI: 10.29133/yyutbd.1475951.

109. Kartseva T., Alqudah A. M., AlekAHndrov V., Alomari D. Z., Doneva D., Arif M., Börner A., Misheva S. Nutritional genomic approach for improving grain protein content in wheat. *Foods*. 2023. Vol. 12(7), article number 1399. doi: 10.3390/foods12071399.

110. Kiani D., Borzouei A., Ramezanpour S., Soltanloo H., Saadati S. Application of gamma irradiation on morphological, biochemical, and molecular aspects of wheat (*Triticum aestivum* L.) under different seed moisture contents. *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12. 11082. DOI: 10.1038/s41598-022-14949-6.

111. Kryshyn R., Nazarenko M. Cytogenetic effect of highly active ecogenetic factors for winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8(1). P. 40–47. DOI: 10.32819/202506.

112. Kumar R. R., Bakshi S., Goswami S., Kumar S., Thimmegowda V., Jambhulkar S. J., Mishra G. P., Rai G. K., Kumar S. N., Singh B., Singh G. P., Chinnusamy V., Praveen S. Elucidating the defence response of wheat mutants

developed for augmenting terminal heat stress tolerance and improved grain-quality. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2024. Vol. 43(10). P. 3826–3845. DOI: 10.1007/s00344-024-11355-2.

113. Kumar G., Pandey S., Tiwari N. K., Pandey P., Yadav J. Effect of gamma irradiation on morphological, biochemical and cytological attributes of Salvia hispanica L. *Jordan Journal of Biological Sciences*. 2024. 17(1), 37–75. DOI: 10.54319/jjbs/170106

114. Lethin J., Byrt C., Berger B., Brien C., Jewell N., Roy S. Improved salinity tolerance-associated variables observed in EMS mutagenized wheat lines. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23. 11386. DOI: 10.3390/ijms231911386.

115. Li D., Shen J., Ding Q., Wu J., Chen X. Recent progress of atmospheric and room-temperature plasma as a new and promising mutagenesis technology. *Cell Biochemistry and Function*, 2024. 42(3), e3991. DOI: 10.1002/cbf.3991

116. Li Y., Xiong H., Zhang J., Guo H., Zhou C., Xie Y., Zhao L. Genome-wide and exome-capturing sequencing of a gamma-ray-induced mutant reveals biased variations in common wheat. *Frontier Plant Science*. 2022. Vol. 12, 793496. doi: 10.3389/fpls.2021.793496

117. Liu C., Frascarelli G., Stec A.O., et al. Sodium azide mutagenesis induces a unique pattern of mutations. *PLOS Genetics*. 2025. Vol. 21(6). Art. e1011634. DOI: 10.1371/journal.pgen.1011634.

118. Mahmood S. A., Karampoiki M., Hammond J. P., Paraforos D. S., Murdoch A. J., Todman L. Embedding expert opinion in a Bayesian network model to predict wheat yield. *Smart Agricultural Technology*. 2023. Vol. 4. Art. 100224. DOI: 10.1016/j.atech.2023.100224.

119. Mahanish J.T., Kin C., The mutagenic properties of formaldehyde and acetaldehyde: Reflections on half a century of progress. *Mutation Research - Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. 2025. Vol. 830, 111886, doi: 10.1016/j.mrfmmm.2024.111886.

120. Makebe A., Shimelis H., Mashilo J. Selection of M5 mutant lines of wheat (Triticum aestivum L.) for agronomic traits and biomass allocation under drought stress and non-stressed conditions. *Frontiers in Plant Science*. 2024. 15, 1314014. DOI: 10.3389/fpls.2024.1314014

121. Maluszynski M. Major mutation-assisted plant breeding supported by FAO/IAEA. *Euphytica*. 2001. Vol. 119. P. 81–92.

122. Manjusha M. R., Rajangam J., Saraswathy S., Venkatesan K., Rajesh S., Madhan M. M., Ganasekaran M. Dose optimization, frequency and spectrum of gamma-ray induced chlorophyll mutations in acid lime (*Citrus aurantifolia*) cv. Agamalai. *Journal of Applied and Natural Science*. 2024. Vol. 16(3). P. 1025–1032. DOI: 10.31018/jans.v16i3.5668.

123. Matova P. M., Kamutando C. N., Sarsu F., Magorokosho C., Labuschagne M. Determining the optimum gamma irradiation dose for developing novel maize genotypes. *Journal of Crop Improvement*. 2021. Vol. 35(4). P. 568–581. DOI: 10.1080/15427528.2020.1850591.

124. Mishra T., Singh A., Madhukar V. K., Verma A. K., Mishra S., Chauhan R. S. Assessment of morpho-agronomic and yield attributes in gamma-irradiated mutants of Kalanamak rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. 2023. Vol. 11(6). P. 106–110. DOI: 10.7324/JABB.2023.110093.

125. Monika S., Vanniarajan C., Vetriventhan M., Sakthivel K., Ramesh T., Meena S. Unveiling the efficiency and effectiveness of two distinct mutagens in early mutant generations of sodic tolerant finger millet [Eleusine coracana (L.) Gaertn] genotype. *Plant Science Today*. 2025. 12(2). DOI: 10.14719/pst.6380

126. Mateus B. Ma., Luvizotto-AHntos R., Hauser-Davis R. Genetic damage in elasmobranchs: A review. *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2025. Vol. 113, 104607. doi: 10.1016/j.etap.2024.104607.

127. Murthy H. N., Joseph K. S., Paek K. Y., Park S. Y. Production of specialized metabolites in plant cultures: role of gamma radiation. *International Journal of Radiation Biology.* 2024. Vol. 100. P. 1–11. DOI: 10.1080/09553002.2024.2324469.

128. Nanggia A. R., Manimozhi V. Cytogenetic effects of gamma radiation-induced seed extracts of Panicum miliaceum. *Research Journal of Biotechnology*. 2025. Vol. 20(6). P. 25–30. DOI: 10.25303/206rjbt025030.

129. Naserian Khiabani B., Alizadeh B., Borzouei A., Rahemi M.R., Mirkhani R. Evaluation of genetic diversity in rapeseed mutant lines. *Euphytica*. 2025. Vol. 221(5). Art. 53. DOI: 10.1007/s10681-025-03505-8.

130. Nazarenko M. Influence of nitrosoalkylureas on winter wheat plants at first generation after mutagen action. *Agriculture and Forestry*. 2017. Vol. 63, №1. P. 319–328.

131. Nazarenko M., Okselenko O. Peculiarities of the new epimutagen action on variability of winter wheat. *Agriculture and Forestry*. 2025. Vol. 71(3). P. 87–101. DOI: 10.17707/AgricultForest.71.3.05.

132. Nageem K. A., Sivasumg M., Nagarajan S. Induced PuAH Dwarfing Genes in Triticum turgidum and their inheritance. *Plant Mutation Reports.* 2006. Vol. 1, №2. P. 17–20.

133. Navid S., Soufizadeh S., Jahansuz M. Eskandari A. Gamma radiation influence on germination characteristics of barley. *DYSONA-Applied Science*. 2021. Vol. 2(1). P. 8–12. doi: 10.30493/DAS.2020.244207

134. Naserian Khiabani B., Alizadeh B., Borzouei A., Rahemi M. R., Mirkhani R. Evaluation of genetic diversity and selection of superior mutant lines in rapeseed (Brassica napus L.): the impact of mutations on yield and agronomic traits. *Euphytica*. 2025. 221(5), 53. DOI: 10.1007/s10681-025-03505-8

135. Okamura M., Yasuno N., Ohtsuka M. Wide variety of flower-color and -shape mutants regenerated from leaf cultures irradiated with ion beams. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*. 2003. № 206. P. 574–578.

136. Okselenko O. M., Nazarenko M. M. Cytogenetic variabibility under the action of the epimutagen Triton-305X . *Актуальні проблеми землеробської галузі та шляхи їх вирішення: зб. матеріалів Міжнар. науково-практ. конф., 6 грудня 2024 року* / Наукова ред.: Анджей Борусевич, Януш Лісовський, Валентина

Гамаюнова, Тетяна Манушкіна. Ломжа – Миколаїв. Видавництво: MANS w Łomży, 2025. С. 101–103.

137. Okselenko O. M., Nazarenko M. M. Mutagen depression under nitrosoalkylureas action at the first generation for winter wheat. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі:* матеріали V Всеукр. науково-практ. конф. (10 квітня 2025 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна). – С. 118–121.

138. Okselenko O. M., Nazarenko M. M. Ecogenetic variability winter wheat on the cells level. *Перлини степового краю:* матеріали всеукр.науково-практ. конф. (м. Миколаїв, 21-22 листопада 2024 р.). Миколаїв : МНАУ, 2024. С. 42–43.

139. Okselenko O., Nazarenko M. Hereditary variability under the action of a moderate chemical mutagen. *Збірник матеріалів Міжнар. науково-практ. конф. «Ротмістровські читання частина 1: технології вирощування сільськогосподарських культур та трансформація властивостей ґрунту в умовах змін клімату», присвяченої до 130-річчя заснування Одеської державної сільськогосподарської дослідної станції*, смт Хліободарське, 28 березня 2025 року. Одеса : Одеська ДСДС ІКОСГ НААН, 2025. С. 18–21.

140. Okselenko O., Nazarenko M. Features of ecogenetic variability under the action of 1,4-bisdiazoacetylbutane. *Вклад наукових інвестицій у розвиток агропромислового комплексу в умовах обмеженого ресурсного забезпечення:* матеріали II Міжнар. науково-практ. інтернет-конф. молодих вчених і спеціалістів (Дніпро, 04 квітня 2025 р.) / НААН, ДУ Інститут зернових культур. Дніпро, 2025. С. 30–32.

141. Okselenko, O., Nazarenko, M., Horshchar, V. Cytogenetic analysis of the effects of a new epimutagenic agent on chromosomal stability in winter wheat (Triticum aestivum). *Agrology*. 2025. 8(1). P. 132–139. doi: 10.32819/202517

142. Okselenko O., Nazarenko M. Peculiarities of a new epimutagen’s action on winter wheat variability. *Актуальні питання розвитку сільського господарства: теорія і практика*: матеріали Міжнар. науково-практ. конф.

(м. Івано Франківськ, 9 жовтня 2025 року). Оброшине : Вид-во І-ту сільського господарства Карпатского регіону, 2025. С. 247–252.

143. Okselenko, O., Nazarenko, M., Horshchar, V.. Action of new epimutagen actor on winter wheat at cytogenetic level. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2025. 16(3), e25105. doi:10.15421/0225105

144. OlaOlorun B., Shimelis H., Laing M., Mathew I. Development of Wheat (Triticum aestivum L.) Populations for Drought Tolerance and Improved Biomass Allocation Through Ethyl Methanesulphonate Mutagenesis. *Frontiers in Agronomy*. 2021. Vol. 3, 655820. doi: 10.3389/fagro.2021.

145. Oprica L., Vochita G., Grigore M., et al. Cytogenetic and biochemical responses of wheat seeds to proton irradiation. *Plants (Basel)*. 2023. Vol. 12. Art. 842.

146. Pathirana R. Mutations in plant evolution, crop domestication and breeding. *Tropical Agricultural Research & Extension*. 2021. Vol. 24. P. 124–157. DOI: 10.4038/tare.v24i3.5551.

147. Phadungsawat B., Wiangsamut B., Sasivatchutikool P., et al. Median lethal dose of gamma radiation in Viola cornuta. *Trends in Sciences*. 2025. Vol. 22(1). Art. 8705. DOI: 10.48048/tis.2025.8705.

148. Prabhu L. The Green Revolution and Crop Biodiversity. *Biological Extinction. New Perspectives.* Cambridge, Cambridge University Press, 2019. P. 175-192.

149. Ram H., Soni P., AHlvi P., Gandass N., Sharma A., Kaur A., Sharma T. Insertional mutagenesis approaches and their use in rice for functional genomics. *Plants*. 2019. Vol. 8(9), article number 310. doi: 10.3390/plants8090310.

150. Rebouh N. Y., Khugaev C. V., Utkina A. O., Isaev K. V., Mohamed E. S., Kucher D. E. Contribution of eco-friendly agricultural practices in improving and stabilizing wheat crop yield: a review. *Agronomy*. 2023. Vol. 13(9). Art. 2400. DOI: 10.3390/agronomy13092400.

151. Riviello-Flores M. L. L., Cadena-Iñiguez J., Ruiz-Posadas L. M., Arévalo-Galarza M. L., Castillo-Juárez I., Hernández M. S., Castillo-Martínez C. R.

Use of gamma radiation for the genetic improvement of underutilized plant varieties. *Plants*. 2022. Vol. 11(9). Art. 1161. DOI: 10.3390/plants11091161.

152. Rodge R. R., Rajan R., Pandey K., Kaur H., Jabroot K., Chaudhuri M., Sharma J., Sharma S. Optimization of gamma irradiation doses (^{60}Co) for mutagenesis in strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) cv. Winter Dawn. *Plant Science Today*. 2025. Vol. 12(1). DOI: 10.14719/pst.6270.

153. Rozman L. The effect of gamma radiation on seed germination of barley (Hordeum vulgare L.). *Acta Agriculturae Slovenica*. 2015. Vol. 103(2). P. 307-311. doi: 10.14720/aas.2014.103.2.15

154. Rana A., Rana V., Bakshi S., Sood V.. Agro-morphological evaluation of gamma ray-induced mutant populations and isolation of harder grain mutants in wheat (Triticum aestivum L.). *Plant Genetic Resources: Characterisation and Utilisation*. 2024. DOI: 10.1017/S1479262124000418

155. Sansenya S., Payaka A., Mansalai P. Inhibitory efficacy of cycloartenyl ferulate against α-glucosidase and α-amylase and its increased concentration in gamma-irradiated rice (germinated rice). *Preventive Nutrition and Food Science*. 2023. Vol. 28(2). P. 170–177. DOI: 10.3746/pnf.2023.28.2.170.

156. Sao R., Sahu P. K., Patel R. S., Das B. K., Jankuloski L., Sharma D. Genetic improvement in plant architecture, maturity duration and agronomic traits of three traditional rice landraces through gamma ray-based induced mutagenesis. *Plants*. 2022. Vol. 11(24). Art. 3448. DOI: 10.3390/plants11243448.

157. Shah L., Saeed M., Ibrahim M., Ahmad W., Umar A. R., Sohail A., Si H. Over-expression analysis of TaDWF4-4B in mutant wheat lines identifies a candidate regulator of heat stress tolerance. *Plant Stress*. 2025. Vol. 16. Art. 100822. DOI: 10.1016/j.stress.2025.100822.

158. Sharamo F. F., Shimelis H., OlaOlorun B. M., Korir H., Indetie A. H., Mashilo J. Determining ethyl methane sulfonate-mediated (EMS) mutagenesis protocol for inducing high biomass yield in fodder barley (*Hordeum vulgare* L.). *Australian Journal of Crop Science*. 2021. Vol. 15(7). P. 983–989. DOI: 10.21475/ajcs.21.15.07. p2877.

159. Shimelis H., Olaolorun B., Mathew I., Laing M. Optimising the doAHge of ethyl methanesulphonate mutagenesis in selected wheat genotypes. *South African Journal of Plant and Soil*. 2019. Vol. 36(5). P. 357-366. doi: 10.1080/02571862.2019.1610808.

160. Spencer-Lopes M., Forster B., Jankuloski L., Eds. Manual on mutation breeding. Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2018.

161. Stearns F.W., Zhou J., Fenster C. B. Scaling the fitness effects of mutations in Arabidopsis. *Evolution*. 2025. Vol. 79(6). P. 951–961. DOI: 10.1093/evolut/qpaf029.

162. Tharani S., Mutharaian V. N., Thirugnanasampandan R., Moin S., Devi B.S.C. Mutagenesis for enhanced secondary metabolites production in medicinal plants. *Biotechnology, Multiple Omics, and Precision Breeding in Medicinal. Plants*2025. 101–118. DOI: 10.1201/9781003475491-9

163. Tondepu S. A. G., Manova V., Vadivel D., Dondi D., Pagano A., Macovei A. MicroRNAs potentially targeting DDR-related genes are differentially expressed upon exposure to γ-rays during seed germination in wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2024. Vol. 212. Art. 108771. DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108771.

164. Twumasi P., Asare P. A., Afutu E., Amenorpe G., Addy S. N. T. T. Chemosensitivity analysis of tiger nuts (*Cyperus esculentus* L.) using ethyl methanesulfonate (EMS) and colchicine mutagens. *Heliyon*. 2023. Vol. 9(12). Art. e22619. DOI: 10.1016/j.heliyon.2023.e22619.

165. Türkoğlu A., Tosun M., Haliloğlu K. Evaluation of ethyl methanesulfonate-induced in vitro mutagenesis, polymorphism and genomic instability in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2023. Vol. 26(2). P. 199–213. DOI: 10.1007/s12892-022-00172-2.

166. Türkoğlu A., Tosun M., Haliloğlu K. Mutagenic effects of sodium azide on in vitro mutagenesis, polymorphism and genomic instability in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Biology Reports*. 2022. Vol. 49(11). P. 10165–10174. DOI: 10.1007/s11033-022-07896-y.

167. Udage A. Introduction to plant mutation breeding: different approaches

and mutagenic agents. *Journal of Agricultural Sciences – Sri Lanka*. 2021. Vol. 16. P. 466. doi: 10.4038/jas.v16i03.9472

168. Vesali F., Omid M., Mobli H., Kaleita A. Feasibility of using smart phones to estimate chlorophyll content in corn plants. *Photosynthetica*. 2017. Vol. 55. P. 603–610. doi: 10.1007/s11099-016-0677-9

169. Wang P., Abbas M., He J., Zhou L., Cheng H., Guo H. Advances in genome sequencing and artificially induced mutation provides new avenues for cotton breeding. *Frontiers in Plant Science*. 2024. 15, 1400201. DOI: 10.3389/fpls.2024.1400201

170. Winkler H. M., Cereijo A. E., Scarpin G. J., Dileo P. N., Muchut R. J. W., Roeschlin R. A., Lorenzini F. G., Paytas M. J., Landau A. M. Phenotypic effects of different doses of physical and chemical mutagens in cotton plants. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*. 2023. Vol. 49(2). P. 71–85. DOI: 10.58149/kbvg-ne23.

171. Wyant S. R., Rodriguez M. F., Carter C. K., Parrott W. A., Jackson S. A., Stupar R. M., Morrell P. L. Fast neutron mutagenesis in soybean enriches for small indels and creates frameshift mutations. *G3: Genes, Genomes, Genetics*. 2022. Vol. 12(2). Art. jkab431. DOI: 10.1093/g3journal/jkab431.

172. Von Well E., Fossey A., Booyse M. Effect of gamma irradiation on nucleolar activity, an indicator of metabolic activity, in root tip cells of tetraploid Triticum turgidum ssp. durum L. *Protoplasma*. 2022. doi: 10.1007/s00709-021-01684-4

173. Von Well E., Fossey A., Booyse M. Efficiency of energy conversion as indicator of optimal dose in mutation breeding. *Radiation and Environmental Biophysics*. 2023. Vol. 62. P. 195–212. DOI: 10.1007/s00411-023-01026-3.

174. Voss-Fels K., Stahl A., Hickey L. Q&A: modern crop breeding for future food security. *BMC Biology*. 2019. Vol. 17, 1. 18. doi: 10.1186/s12915-019-0638-4

175. Winkler H. M., Cereijo A. E., Scarpin G. J., et al. Phenotypic effects of physical and chemical mutagens in cotton. *Revista de Investigaciones Agropecuarias.* 2023. Vol. 49(2). P. 71–85. DOI: 10.58149/kbvg-ne2.

176. Wu N., Lei Y., Pei D., Wu H., Liu X., Fang J., Guo J., Wang C. Predominant wheat-alien chromosome translocations in newly developed wheat of China. *Molecular Breeding*. 2021. Vol. 41. P. 1–6.

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

178. Xu C., Liu X., Ren W., Du Y., Wang Y., Li Y., Si H., Zhou L. Effects of high-energy carbon ion beam and X-ray irradiation on biological effects of rice seedlings. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*. 2022. Vol. 36(10). P. 1897–1906. DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2022.10.1897.

179. Zhao H., Zhuang Y., Li R., Liu Y., Mei Z., He Z., Zhou F., Zhou Y. Effects of different doses of X-ray irradiation on cell apoptosis, cell cycle, DNA damage repair and glycolysis in HeLa cells. *Oncology Letters*. 2019. Vol. 17. P. 42–45. doi: 10.3892/ol.2018.9566

180. Zanzibar M., Pramono A.A., Yulianti, Putri K.P., Sudrajat D.J., Yuniarti N., Mindawati N., Syamsuwida D., Danu, Sianturi, R.U.D., Nugraheni Y.M.M.A., Nurhasybi, Junaedi A. The changes in seed germination capacity, seedling growth, and leaf morphology of Ficus variegata Blume influenced by gamma-ray irradiation. *HAYATI Journal of Biosciences*. 2023. 30(2), 336–346. DOI: 10.4308/hjb.30.2.336-346

181. Živković L., Topalović D., Đelić N., Popović P., Marković M., Gunjić I., Spremo-Potparević B. The basic principles of DNA damage detection by the alkaline comet asAHy. *Arhiv za farmaciju*. 2024. Vol. 74, 4. 556–568. doi: 10.5937/arhfarm74-50506.

182. Zulfiqar S., Rahman Mu., Bukhari S.A.R., Till B., Gu R., Liu D. Dreisigacker S. Genotyping by sequencing; a strategy for identification and mapping of induced mutation in newly developed wheat mutant lines. *Functional & Integrative Genomics*. 2024. Vol. 24, 191. doi: 10.1007/s10142-024-01424-w

183. Yanting L., Bingkui W., Mengchao Z., Jing Y., Shenghai Y. Sensitivity of genotypically diverse rice varieties to radiation and the related changes to

antioxidant enzyme activities. *International Journal of Radiation Biology*. 2024. Vol. 100(3). P. 453–465. DOI: 10.1080/09553002.2023.2290293.

184. Yali W., Mitiku T. Mutation Breeding and Its Importance in Modern Plant Breeding. *Journal of Plant Sciences*. 2022. Vol. 10(2). P. 64–70. doi: 10.11648/j.jps.20221002.13

185. Yan W., Deng X., Yang C., Tang X. Genome-wide EMS mutagenesis bias in rice. *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. Art. 579675. DOI: 10.3389/fpls.2021.579675.3

186. Yadav S., Modi P., Dave A., Vijapura A., Patel D., Patel M. Effect of abiotic stress on crops. *Sustainable Crop Production.* 2020. Vol. 17, 17. P. 5–16.

187. Yuan Y., Bayer P., Batley J., Edwards D. Current status of structural variation studies in plants. *Plant Biotechnology Journal*. 2021. Vol. 19, 11. P. 2153–2163. doi: 10.1111/pbi.13646

ДОДАТКИ

Додаток А
Спектр мутацій за дії ЕМС та АН

Таблиця А.1

Спектр мутацій за дії ЕМС. Сорт Вежа

№	Ознака	Варіант							
		Контроль		ЕМС 0,025%		ЕМС 0,05%		ЕМС 0,1%	
		шт	%	шт	%	шт	%	шт	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0	0	1	0,2
2	Тонке стебло	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
3	Високостеблові	1	0,2	2	0,4	5	1	6	1,2
4	Низькостеблові	0	0		0	1	0,2	2	0,4
5	Напівкарлик	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
6	Карлик	0	0		0		0	1	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4
8	Слабка воскова поволока	0	0	3	0,6	4	0,8	3	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	3	0,6	4	0,8
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	1	0,2	0	0
11	Крупне зерно	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	1	0,2	3	0,6
13	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
15	Довгий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4
16	Рихлий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2

Закінчення табл. А.1

17	Циліндричний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
19	Щільний колос	0	0	2	0,4	1	0,2	2	0,4
20	Великий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
21	Дрібний колос	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,2
22	Напівостистий колос	0	0	3	0,6	2	0,4	2	0,4
23	Ригідний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
25	Загострений колос	0	0	0	0		0	1	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0		0	1	0,2
27	Антоціанові ості	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
28	Стерильність	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6
29	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6
30	Пізньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	4	0,8
31	Стійкість до захворювань	0	0	1	0,2		0	1	0,2
32	Сверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0	2	0,4	2	0,4	1	0,2
38	Кущисті форми	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2

Таблиця А.2

Спектр мутацій за дії ЕМС. Сорт Ігриста

№	Ознака	Варіант							
		Контроль		ЕМС 0,025%		ЕМС 0,05%		ЕМС 0,1%	
		шт	%	шт	%	шт	%	шт	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Товсте стебло	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0	0	1	0,2	0	0
3	Високостеблові	1	0,2	3	0,6	3	0,6	5	1
4	Низькостеблові	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4
6	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4
8	Слабка воскова поволока	0	0	2	0,4	3	0,6	2	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0	0	0	0
11	Крупне зерно	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
13	Остистий колос	0	0		0	0	0		0
14	Безостий колос	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6
15	Довгий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
16	Рихлий колос	0	0	0	0		0	0	0

Закінчення табл. А.2

17	Циліндричний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
20	Великий колос	0	0		0		0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
22	Напівостистий колос	0	0		0	3	0,6	3	0,6
23	Ригідний колос	0	0		0	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0		0	0	0	1	0,2
25	Загострений колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
26	Подвійний колос	0	0		0	0	0	1	0,2
27	Антоціанові ості	0	0		0	0	0	2	0,4
28	Стерильність	0	0	2	0,4	1	0,2	2	0,4
29	Ранньостиглість	0	0	1	0,2		0	2	0,4
30	Пізньостиглість	0	0	2	0,4	1	0,2	1	0,2
31	Стійкість до захворювань	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
38	Кущисті форми	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2

Таблиця А.3

Спектр мутацій за дії АН. Сорт Вежа

№	Ознака	Варіант									
		Контроль		АН 0,01 %		АН 0,025 %		АН 0,05 %		АН 0,1 %	
		шт	%	шт	%	шт	%	шт	%	шт	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Товсте стебло	0	0		0	1	0,2	2	0,4	2	0,4
2	Тонке стебло	0	0		0		0	1	0,2	1	0,2
3	Високостеблові	1	0,2	2	0,4	3	0,6	5	1	7	1,4
4	Низькостеблові	0	0		0		0		0		0
5	Напівкарлик	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	4	0,8
6	Карлик	0	0		0	1	0,2	2	0,4	3	0,6
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	Слабка воскова поволока	0	0	4	0,8	4	0,8	3	0,6	6	1,2
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6	5	1
10	Діжкоподібне зерно	0	0		0	1	0,2		0		0
11	Крупне зерно	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2		0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	Довгий колос	0	0	2	0,4	4	0,8	4	0,8	0	0
16	Рихлий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	2	0,4

Закінчення табл. А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
17	Циліндричний колос	0	0	2	0,4	2	0,4	1	0,2	1	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	2	0,4
19	Щільний колос	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	1	0,2
20	Великий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	2	0,4
21	Дрібний колос	1	0,2	1	0,2	1	0,2	3	0,6	3	0,6
22	Напівостистий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	4	0,8	5	1
23	Ригідний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,2
25	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4
26	Подвійний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
27	Антоціанові ості	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	2	0,4
28	Стерильність	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	4	0,8
29	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	3	0,6	3	0,6	3	0,6
30	Пізньостиглість	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	3	0,6
31	Стійкість до захворювань	0	0	0	0	0	0	2	0,4	3	0,6
32	Сквехедний колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	4	0,8
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4
35	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2
37	Продуктивні	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
38	Кущисті форми	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	1	0,2

Таблиця А.4

Спектр мутацій за дії АН. Сорт Ігриста

№	Ознака	Варіант									
		Контроль		АН 0,01 %		АН 0,025 %		АН 0,05 %		АН 0,1 %	
		шт	%	шт	%	шт	%	шт	%	шт	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Товсте стебло	0	0		0		0		0	1	0,22
2	Тонке стебло	0	0		0	1	0,2	1	0,2	1	0,22
3	Високостеблові	1	0,2	2	0,4	3	0,6	4	0,8	5	1,11
4	Низькостеблові	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	4	0,89
5	Напівкарлик	0	0		0		0	1	0,2	2	0,44
6	Карлик	0	0		0		0	1	0,2	1	0,22
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	Слабка воскова поволока	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6	3	0,67
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	3	0,67
10	Діжкоподібне зерно	0	0		0		0		0	1	0,22
11	Крупне зерно	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2		0,00
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,22
13	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
14	Безостий колос	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6	4	0,89
15	Довгий колос	0	0	1	0,2	2	0,4	3	0,6	3	0,67
16	Рихлий колос	0	0		0		0	1	0,2	1	0,22

Закінчення табл. А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
17	Циліндричний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,22
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0	0	0	0		0,00
19	Щільний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,22
20	Великий колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4	1	0,22
21	Дрібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6	4	0,89
22	Напівостистий колос	0	0	0	0	1	0,2	4	0,8	3	0,67
23	Ригідний колос	0	0	0	0		0	2	0,4		0,00
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,22
25	Загострений колос	0	0	1	0,2	0	0	0	0	1	0,22
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,44
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,22
28	Стерильність	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4	2	0,44
29	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4	2	0,44
30	Пізньостиглість	0	0	1	0,2	2	0,4	3	0,6	3	0,67
31	Стійкість до захворювань	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,22
32	Сквергедний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	3	0,67
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,44
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,22
35	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
37	Продуктивні	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,22
38	Кущисті форми	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,22