МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

КРИШИН РУСЛАН ОЛЕГОВИЧ

УДК 631.95:633.11:575.21:575.22:574.24

ДИСЕРТАЦІЯ

ОСОБЛИВОСТІ ЕКОГЕНЕТИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ЗА ДІЇ ВИСОКОАКТИВНИХ ХІМІЧНИХ ЧИННИКІВ

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
_____ Руслан КРИШИН

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

Дніпро – 2026

АНОТАЦІЯ

Кришин Р. О. Особливості екогенетичної мінливості пшениці м'якої озимої за дії високоактивних хімічних чинників. – 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 дисертації продемонстровано потенціал формування високопродуктивних і якісних агроценозів озимої пшениці за використання високоактивних хімічних супермутагенів — азиду натрію (АН) та етилметансульфонату (ЕМС). Окреслено актуальність пошуку нових джерел індукції штучного біорізноманіття для сучасних сортів озимої пшениці та обґрунтовано необхідність створення нового цінного вихідного матеріалу для селекції.

Метою дослідження було встановлення особливостей дії високоактивних хімічних супермутагенів для отримання стабільних, продуктивних і якісних агроценозів озимої пшениці із заданими показниками якості зерна.

Озима пшениця залишається ключовою культурою для територій з нестійкими агрокліматичними умовами. Застосування мутагенів до різноманітного еколого-географічного матеріалу створює передумови для одержання цінних малих мутацій у конкретних генотипах. Такі зміни можуть зумовлювати приховані комплексні зрушення, здатні підвищувати біохімічну цінність зерна без небажаних кореляцій між ознаками. Перспективним напрямом у цьому контексті є вивчення дії індукторів, зокрема високоактивних хімічних супермутагенів, як надійного джерела якісної спадкової мінливості.

Азид натрію зумовлює суттєво вищий рівень мутагенної депресії, ніж етилметансульфонат. За депресивними ефектами в першому поколінні сорт Алтіго виявився більш чутливим (вразливим) до мутагенної дії, ніж сорт Співанка, проте ця відмінність проявляється не у всіх варіантах і не завжди

досягає статистичної достовірності, особливо за використання помірних (перших двох) концентрацій обох мутагенів.

Підвищення рівня мутагенного навантаження за третьої концентрації ЕМС та третьої–четвертої концентрацій азиду натрію супроводжується різко вираженими депресивними наслідками, зокрема і значними втратами рослинного матеріалу, що робить такі режими небажаними для практичної роботи під час формування вихідних популяцій для селекційного процесу. Придатними з позицій балансу «мінливість–життєздатність» є помірні концентрації: для ЕМС — 0,025% і 0,05%, для азиду натрію — 0,01% і 0,025%, де рівень депресії залишається прийнятним, а вихід матеріалу достатнім для подальшого добору.

Найбільш чутливими до зростання концентрацій і, відповідно, найінформативнішими для контролю депресивних ефектів виявилися показники схожості, виживання після перезимівлі, фертильності, маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини, а також маси тисячі зерен. Саме ці ознаки доцільно розглядати як моніторингові індикатори рівня мутагенної депресії в першому поколінні. Показники загальної та продуктивної кущистості, довжини колоса та кількості колосків у цій моделі мають низьку дискримінувальну здатність і є малопридатними як маркери депресії: необхідні ефекти проявляються лише в разі застосування високих концентрацій.

Встановлено низький фоновий рівень цитогенетичної мінливості в контролі (0,4–0,7%), що підтверджує коректність тест-системи та придатність матеріалу для порівняльної оцінки мутагенної дії чинників. Етилметансульфонат спричиняє чітку дозозалежну індукцію хромосомних аберацій у мітотичних клітинах кореневих кінчиків; за зростання концентрації від 0,025% до 0,1% частота перебудов зростає від ~8,5–9,7% до ~22,5–23,4% залежно від сорту. Концентрація ЕМС 0,1% відрізняється від нижчих рівнів більшою мутагенною активністю, однак наближається до порога шкодочинності (надмірні клітинні ушкодження, зниження життєздатності), тому її застосування для формування

повноцінних мутантних популяцій є менш доцільним. Оптимальними для практичних мутаційних досліджень визначено концентрації ЕМС 0,025–0,05%.

За дії азиду натрію також зафіксовано виражену концентраційну залежність і значущий внесок генотипу; найбільш критичним виявився варіант АН 0,1%, що супроводжувався істотною загибеллю клітин і наближенням до порога шкодочинності (для Співанки – рівень, близький до ЛД50 за цитогенетичними показниками). Дискримінантний аналіз підтвердив модельність більшості ключових ознак (загальна частота перебудов, кількість фрагментів/подвійних фрагментів) зі зростанням концентрації; водночас показник «мости» виявився менш стабільним у модельній динаміці.

Значущий вплив сорту встановлено для стерильності пилку, загальної частоти перебудов і фрагментації, а взаємодія «концентрація – генотип» була істотною для мостів та комплексних аберацій. Загалом обидва сорти (Співанка і Алтіго) придатні для подальших досліджень з експериментального мутагенезу за умови врахування порогових концентрацій; при цьому Алтіго демонструє дещо вищу вразливість, але не на рівні, що однозначно прогнозує втрату життєздатності в наступних поколіннях (для ЕМС). Отримані результати обґрунтовують доцільність використання цитогенетичного скринінгу як швидкого інструмента добору робочих концентрацій: для ЕМС — переважно 0,025–0,05% (баланс варіабельність/життєздатність), для АН — уникати критичних рівнів (0,1%) та добирати концентрації з урахуванням сортової чутливості.

Концентрація мутагену є провідним чинником зростання як частоти спадкових змін, так і якісної насиченості мутаційного процесу (розширення спектра ознак), тоді як генотип визначає рівень чутливості та селекційну доцільність конкретної комбінації «сорт – чинник». Встановлено чітку дозозалежну тенденцію до зростання частоти мутантних сімей. Інтегративний показник «рівень мінливості» за ЕМС зростав паралельно зі збільшенням кількості змінених ознак. Це підтверджує, що з підвищенням концентрації зростає не лише частота, а й ширина спектра успадковуваних змін до рівня

вищих концентрацій, де поступово мінливість звужується (АН 0,1%). (Можливо, такий варіант підійде: Отже, з підвищенням концентрації зростає не лише частота, а й ширина спектра успадковуваних змін аж до рівня вищих концентрацій, після досягнення яких поступово мінливість звужується (АН 0,1%).) За результатами дисперсійного аналізу для рівня мінливості статистично значущими були як ефект концентрації, так і генотипу, також підтверджено істотні відмінності між сортами за попарних порівнянь.

Для азиду натрію встановлено вищу генетичну активність впливу порівняно з ЕМС та вищу взаємодію «генотип – концентрація». За дії високих концентрацій Алтіго знижує корисну мінливість вище, ніж Співанка. Співанка була надійним джерелом низькорослих форм, варіанти з укороченим стеблом часто з'являлися за дії обох мутагенів, що робить її зручним донором для зменшення висоти рослин і підвищення стійкості до вилягання. Алтіго був менш перспективним для добору короткостеблових форм, але перевершував Співанку за виходом напівкарликових і карликових типів, формував більше фенотипів з довгим колосом і демонстрував вищу частоту варіантів зі стійкістю до хвороб. Зміни, пов'язані з якістю зерна, також більшою мірою були притаманними для Алтіго.

Алтіго виявився більш відзивчивим і перспективним генетичним об'єктом, він формував ширший спектр спадкових змін і переводив більшу їхню частку в лінії, придатні для подальшого просування, що особливо чітко проявлялося за обробки насіння азидом натрію в концентраціях 0,025–0,05%. Натомість Співанка демонструвала високу чутливість у нижній частині діапазону доз (особливо за ЕМС 0,025% і АН 0,025%).

Оптимальним поєднанням для високого рівня мінливості з позитивним характером змін є помірні концентрації: для ЕМС 0,025–0,05%, для АН 0,025–0,05%. Використання АН 0,1% доцільне лише за потреби максимальної різноманітності, але при цьому варто враховувати зростання ризику втрат (особливо в Алтіго). З позицій створення селекційно-цінного матеріалу найкращою комбінацією є Алтіго АН 0,025–0,05%. Серед отриманого матеріалу

особливої уваги варті три лінії: лінії 37 і 43 поєднували високу врожайність із задовільною або підвищеною якістю зерна; лінія 39 також показала добрі агрономічні результати, хоча її профіль білкових фракцій демонстрував певні дисбаланси.

Ключові слова: пшениця м’яка озима, екогенетичний чинник, злакові, етилметансульфонат, азид натрію, спадкова мінливість, мутаген.

ABSTRACT

Kryshyn R. O. Peculiarities of ecogenetic variability in bread winter wheat under the action of highly active chemical factors. – 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 potential for developing highly productive and high-quality winter wheat agrocenoses through the use of highly active chemical supermutagens—sodium azide and ethyl methanesulfonate. The relevance of searching for new sources of induced artificial biodiversity for modern winter wheat cultivars is outlined, and the need to create new valuable initial breeding material is substantiated.

The aim of the study was to determine the specific effects of highly active chemical supermutagens in order to obtain stable, productive, and high-quality winter wheat agrocenoses with target grain-quality parameters.

Winter wheat remains a key crop for regions with unstable agroclimatic conditions. Applying mutagens to diverse eco-geographical germplasm creates prerequisites for obtaining valuable minor mutations in particular genotypes. Such changes may lead to hidden complex shifts that can enhance the biochemical value of grain without undesirable correlations between traits. In this context, a promising direction is to investigate the action of inductors—specifically highly active chemical supermutagens—as a reliable source of qualitative heritable variability.

Sodium azide causes a substantially higher level of mutagenic depression than ethyl methanesulfonate. In terms of depressive effects in the first generation, the cultivar Altigo proved more sensitive (vulnerable) to mutagenic action than Spivanka, although this difference did not appear in all treatments and did not always reach statistical significance, especially at moderate (the first two) concentrations of both mutagens.

Increasing mutagenic load to the third EMS concentration and to the third–fourth sodium azide concentrations was accompanied by sharply expressed depressive consequences, including considerable losses of plant material. This makes such

regimes undesirable for practical work when forming initial breeding populations. From the standpoint of the "variability–viability" balance, moderate concentrations are appropriate: for EMS – 0.025% and 0.05%, and for sodium azide – 0.01% and 0.025%, where the level of depression remains acceptable and the output of material is sufficient for further selection.

The most informative indicators for monitoring depressive effects, i.e. those most sensitive to increasing concentration, were germination, post-winter survival, fertility, grain weight of the main spike, grain weight per plant, and thousand-kernel weight. These traits should therefore be considered key monitoring markers of mutagenic depression in the first generation. In contrast, total and productive tillering, spike length, and number of spikelets showed low discriminative power in this model and are poorly suited as depression markers; the required effects become evident only at high concentrations.

A low background level of cytogenetic variability in the control (0.4–0.7%) was established, confirming the adequacy of the test system and the suitability of the material for comparative evaluation of mutagenic effects. Ethyl methanesulfonate (EMS) produced a clear dose-dependent induction of chromosomal aberrations in mitotic cells of root tips: as concentration increased from 0.025% to 0.1%, the frequency of rearrangements rose from approximately 8.5–9.7% to 22.5–23.4% depending on cultivar. The 0.1% EMS concentration differed from lower levels by higher mutagenic activity but approached the harmfulness threshold (excessive cellular damage, reduced viability), therefore being less suitable for establishing full mutant populations. The optimal range for practical mutation studies was identified as 0.025–0.05% EMS.

Under sodium azide, a pronounced concentration dependence and a significant genotype contribution were also recorded; the most critical treatment was SA 0.1%, which caused substantial cell death and approached the harmfulness threshold (for Spivanka, near LD50 by cytogenetic criteria). Discriminant analysis confirmed the "model" behavior of most key traits (overall rearrangement frequency, number of fragments/double fragments) with increasing concentration, whereas the "bridges"

indicator was less stable in its model dynamics. A significant cultivar effect was found for pollen sterility, total rearrangement frequency, and fragmentation, while the concentration × genotype interaction was significant for bridges and complex aberrations. Overall, both cultivars remain suitable for further experimental mutagenesis provided that threshold concentrations are considered; Altigo shows somewhat higher vulnerability, but not at a level that clearly predicts loss of viability in subsequent generations (for EMS). The results substantiate the usefulness of cytogenetic screening as a rapid tool for selecting working concentrations: for EMS mainly 0.025–0.05% (variability/viability balance), and for sodium azide it is necessary to avoid critical levels (0.1%) and to select concentrations with regard to cultivar sensitivity.

Mutagen concentration is the leading factor determining both the frequency of heritable changes and the qualitative “density” of the mutation process (expansion of the trait spectrum), while genotype governs sensitivity and the breeding relevance of a given “cultivar × factor” combination. A clear dose-dependent increase in the frequency of mutant families was established. The integrative indicator “variability level” under EMS increased in parallel with the number of altered traits, confirming that higher concentrations increase not only frequency but also the breadth of heritable changes—up to higher concentrations, where variability gradually narrows (SA 0.1%). According to ANOVA, both concentration and genotype effects were statistically significant for variability level, and substantial differences between cultivars were confirmed by pairwise comparisons.

For sodium azide, higher genetic activity compared to EMS and stronger genotype × concentration interaction were established; at high concentrations, Altigo reduces useful variability more than Spivanka. Spivanka proved a reliable source of short-stature forms: shortened-stem variants appeared frequently under both mutagens, making it a convenient donor for reducing plant height and improving lodging resistance. Altigo was less promising for selecting short-stem types but exceeded Spivanka in the yield of semi-dwarf and dwarf types, produced more long-spike

phenotypes, and showed a higher frequency of disease-resistant variants. Grain-quality-related changes were also more pronounced in Altigo.

Altigo proved more responsive and promising as a genetic object, forming a broader spectrum of heritable changes and converting a larger fraction of them into lines suitable for further advancement, which was especially evident after seed treatment with sodium azide at 0.025–0.05%. In contrast, Spivanka showed high sensitivity at the lower dose range (particularly EMS 0.025% and SA 0.025%).

The optimal combinations for achieving a high level of variability with a favorable character of changes are moderate concentrations: EMS 0.025–0.05% and SA 0.025–0.05%. The use of SA 0.1% is justified only when maximum diversity is required, but with an increased risk of losses (especially in Altigo). From the standpoint of generating breeding-valuable material, the best combination is Altigo × SA 0.025–0.05%. Among the obtained material, three lines deserve special attention. Lines 37 and 43 combined high yield with satisfactory or improved grain quality. Line 39 also showed good agronomic performance, although its profile of protein fractions displayed certain imbalances.

Keywords: bread winter wheat, ecogenetic factor, cereals, ethyl methanesulfonate, sodium azide, heritable variability, mutagen.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в наукових фахових виданнях України:

1. **Кришин Р. О.**, Назаренко М. М. Мутагенна депресія у пшениці озимої при дії високоактивних супермутагенів. *Аграрні інновації*. 2023. Вип. 20. С. 100–104. Режим доступу: https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2023.20.15 *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

2. **Kryshyn R.**, Nazarenko M. Cytogenetic effect of highly active ecogenetic factors for winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 1. P. 40–47. DOI: 10.32819/202506. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

3. **Кришин Р. О.**, Назаренко М. М. Спадкові зміни за дії азиду натрію у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2025. Вип. 144. С. 102–108. Режим доступу: https://doi.org/10.32782/2226-0099.2025.144.14 *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

4. **Kryshyn R.**, Nazarenko M. Positive changes under action of classical supermutagens in winter wheat local plant material. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 4. P. 236–242. DOI: 10.32819/202527. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті)*

Тези наукових доповідей:

5. **Kryshyn R.,** Nazarenko M. Germination of winter wheat plants under mutagen action. *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. 95-98. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

6. **Kryshyn R.**, Nazarenko M. Mutagenic depression at first generation winter wheat under the action of highly-active chemical supermutagens. *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. 195-196. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

7. **Kryshyn R.**, Nazarenko M. Action of EMS and an as mutagen factors on cell levell. *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. 108-109. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).*

8. **Kryshyn R.**, Nazarenko M. Cytogenetic cytogenetic effect of highly active ecogenetic factors 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. 111–117. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).*

9. **Kryshyn R.**, Nazarenko M. Action of sodium azide on winter wheat variability. *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. 104-107. *(Особистий внесок: виконання експериментальних досліджень, підготовка та написання статті).*

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ…… 15

ВСТУП…… 16

РОЗДІЛ 1. ОСОБЛИВОСТІ ВИКОРИСТАННЯ МУТАГЕННИХ ЧИННИКІВ РІЗНОЇ ПРИРОДИ ДЛЯ АКТИВАЦІЇ СПАДКОВИХ ЗМІН У СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР …… 22

1.1. Історичний аспект особливостей використання хімічного мутагенезу **……** 22

1.2. Хімічний мутагенез у створенні нових високопродуктивних та якісних форм **……** 27

1.3. Пошук нових шляхів для вдосконалення дії хімічних чинників та порівняння їхньої ефективності з іншими факторами **……** 31

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

2.1. Характеристика об’єкта досліджень **……** 38

2.2. Етилметансульфонат та азид натрію: особливості застосування й функціональні відмінності **……** 39

2.3. Умови виконання дослідів **……** 41

2.4. Ідентифікація цитогенетичної варіабельності**……** 47

2.5. Скринінг спадкових змін **……** 48

РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ ХІМІЧНИХ МУТАГЕНІВ НА РІСТ ТА РОЗВИТОК РОСЛИН ПЕРШОГО ПОКОЛІННЯ …….. 55

РОЗДІЛ 4. ДІЯ ЕТИЛМЕТАНСУЛЬФОНАТУ ТА АЗИДУ НАТРІЮ НА КЛІТИННОМУ РІВНІ …….. 81

РОЗДІЛ 5. ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ЗМІН У РЕЗУЛЬТАТІ АКТИВНОСТІ ХІМІЧНИХ МУТАГЕНІВ У НАСТУПНИХ ПОКОЛІННЯХ…… 109

5.1. Особливості мінливості в поколіннях M_2 — M_3 **……** 109

5.2. Спектр спадкової мінливості в поколіннях M_2 — M_3 **……** 118

5.3. Використання отриманих форм як джерел високої продуктивності, технологічної якості зерна та інших корисних ознак 127

ВИСНОВКИ…… 153
РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ…… 155
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ…….…….. 156
ДОДАТКИ…… 179

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 і динаміка ринкових вимог призводять до скорочення «життєвого циклу» нових сортів пшениці, що зумовлює потребу в залученні різноманітного вихідного матеріалу з комплексом цінних господарських ознак. Провідним напрямом добору залишається підвищення маси зерна в колосі. Потенціал урожайності м'якої пшениці оцінюють на рівні 10–12 т/га, а подальший прогрес пов'язують зі створенням високоінтенсивних сортів, здатних максимально ефективно реалізовувати агротехнічні ресурси.

Продуктивність сорту формується сукупністю ознак, серед яких ключове значення мають продуктивна кущистість, кількість зерен у колосі та їхня маса. Успішна селекція можлива за наявності різноманітного генетично вивченого матеріалу та використання підходів, що розширюють спадкову мінливість. Хоча базовим джерелом залишається світова колекція, істотну роль відіграють методи індукції стабільних змін, зокрема застосування хімічних агентів із високою генетичною активністю (наприклад, азиду натрію), здатних спричиняти успадковувані зрушення морфо-фізіологічних ознак.

Індукція спадкової мінливості може відбуватися під впливом різних чинників — температурних і водних стресів або змін у режимі живлення. Це свідчить про наявність механізмів, які забезпечують реакцію організмів на зовнішні виклики. Індуковані морфологічні зміни нерідко супроводжуються геномними перетвореннями епігенетичного та структурного рівня: метилуванням ДНК, ацетилуванням гістонів, змінами просторової організації локусів і характеру повторів у геномі.

Перспективним напрямом є дослідження дії індукторів, зокрема азиду натрію (АН) та етилметансульфонату (ЕМС), які належать до хімічних супермутагенів. У м'якої пшениці вплив таких чинників здатний формувати високий рівень генетичної варіабельності, що підкреслює потребу в подальшому вдосконаленні підходів до аналізу ДНК окремих генів і розкриття молекулярних основ такої мінливості.

Озима пшениця залишається пріоритетною культурою для регіонів з нестійкими агрокліматичними умовами. Проблеми своєчасного зволоження та варіабельність температурного режиму зумовлюють значні коливання врожайності, що підтверджує необхідність формування нової зародкової плазми для генетичного вдосконалення.

Застосування мутагенів до різноманітного еколого-географічного матеріалу відкриває можливості для отримання цінних малих мутацій у певних генотипах. Такі зміни можуть мати прихований комплексний характер і підвищувати біохімічну цінність зерна без небажаних кореляцій між ознаками. Це особливо важливо для поліпшення харчової якості пшениці, яка нерідко не повною мірою відповідає потребам населення.

Мутагенний вплив зі спадковим закріпленням змін привертає увагу завдяки високій генотип-специфічності та здатності індукувати полігенні малі мутації часто біохімічного спрямування. Така властивість формує додаткові можливості генетичного поліпшення пшениці, які менш виражені в межах багатьох інших селекційних підходів.

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 виявлення особливостей дії високоактивних хімічних супермутагенів.

Для досягнення цієї мети вирішували такі *завдання*:

- з'ясувати особливості прояву мутагенної депресії залежно від генотипу, природи мутагену та рівня мутагенного навантаження;

- визначити специфіку дії мутагенних чинників на клітинному рівні та встановити її зв’язок із проявами на рівні цілого рослинного організму;
- встановити частоту й спектр мутацій та закономірності їх виникнення залежно від об’єкта мутагенної дії, природи чинника та його дози/концентрації;
- виявити закономірності формування позитивних змін за продуктивністю та іншими селекційно-цінними ознаками;
- оцінити ефективність мутагенів і їх концентрацій в індукції спадкових змін з урахуванням генотипу вихідної форми;
- розробити та апробувати підходи до оцінювання мутантного матеріалу за окремими показниками якості та стійкості до абіотичних стресів.

Об’єкт дослідження – взаємодія рослин із хімічними мутагенними чинниками.

Предмет дослідження – показники мутагенної депресії; частота хромосомних аберацій у першому поколінні після мутагенної дії; частота та спектр індукованих мутацій у другому й наступних поколіннях; формування нових константних селекційно- та генетично цінних мутантних ліній; мінливість сортів і ознак залежно від природи мутагену та його дози/концентрації.

Методи дослідження – обробка сухого стиглого насіння водними розчинами мутагену; визначення частоти та спектра мутацій у поколіннях M_2–M_6; облік і структурний аналіз урожайності; визначення вмісту білка в поколіннях M_3–M_6 з добором перспективних мутантних ліній; анафазний метод цитогенетичного аналізу; статистична обробка (оцінювання достовірності різниці середніх за t-критерієм і F-критерієм, дисперсійний та кластерний аналіз); аналіз фотосинтетичної активності, посухостійкості та якості білка в отриманих мутантних лініях.

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

- обґрунтовано ефективність застосування азиду натрію та

етилметансульфонату як чинників, що забезпечують формування істотної спадкової мінливості;

- окреслено практично значущі межі екогенетичної та фізіологічної токсичності цих мутагенів у програмах генетичного поліпшення пшениці з урахуванням рівня індукованої мінливості;
- показано, що за порівнянного рівня екогенетичної мінливості можливий ширший діапазон варіації ознак, ніж передбачалося раніше;
- визначено частоту виникнення нових спадкових змін у системі «генотип – концентрація – природа чинника»;
- виокремлено прогностичні ознаки в характері мутагенної дії, що дають змогу прогнозувати її наслідки з позицій спадкової мінливості.

удосконалено:

- підходи до оцінювання цитогенетичної активності за мутагенної дії та підвищено їхню надійність;
- уявлення про модельність депресивних ефектів супермутагенів із поширенням аналізу на нові параметри онтогенезу;
- практичні способи керування формотворчим процесом через застосування високоактивних хімічних мутагенів.

набули подальшого розвитку:

- підходи до оптимізації концентрацій екогенетичних чинників для забезпечення стабільно високого формотворення в генетичному поліпшенні м’якої пшениці;
- методики оцінювання ефективності мутагенних чинників у парадигмі експериментального мутагенезу за стандартними протоколами, спрямовані на підвищення прогностичності та «модельності» окремих типів змін залежно від особливостей системи «чинник – сорт».

Практичне значення здобутих результатів. Виявлено закономірності дії хімічних супермутагенів як екогенетичних чинників у популяціях озимої пшениці першого покоління, зокрема їхній вплив на параметри онтогенезу та

характер прояву депресивних і стимуляційних ефектів. Визначено ключові показники цитогенетичної активності, придатні для аналізу концентраційної залежності: встановлено їхню відносну інформативність, «модельність» для вихідного матеріалу та генотип-зумовлену варіабельність реакції суб'єктів дії екогенетичних чинників. Показано, що досліджувані супермутагени забезпечують вищу інтенсивність індукції візуально фіксованих мутацій порівняно зі слабкодіючими класичними хімічними алкілувальними агентами; при цьому їхній ефект характеризується ширшим спектром і тенденцією до формування більш масштабних змін. Оптимальним поєднанням для високого рівня мінливості з позитивним характером змін є помірні концентрації: для ЕМС – 0,025–0,05%, для АН – 0,025–0,05%; використання АН 0,1% доцільне лише, якщо є потреба в максимальній різноманітності, але при цьому варто враховувати зростання ризику втрат (особливо в Алтіго). З позицій створення селекційно-цінного матеріалу найкращою комбінацією є Алтіго АН 0,025–0,05%.

На основі ліній 37 (Алтіго, АН 0,025%) та 43 (Алтіго, АН 0,05%), які є джерелами білка високої якості й мають задовільну врожайність, можливе створення стабільних продуктивних агроценозів пшениці озимої з високою зерновою якістю.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційне дослідження виконано здобувачем як самостійна наукова робота. У ході його реалізації автор особисто визначив загальну логіку та послідовність досліджень, сформулював нульову гіпотезу, спланував основні етапи експериментальної програми, розробив схему польового досліду та обґрунтував вибір методів виконання поставлених завдань. Польові й лабораторні роботи, математико-статистичну обробку отриманих даних, а також узагальнення й інтерпретацію результатів здійснено здобувачем самостійно або за його безпосередньої участі 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 були апробовані та обговорені на щорічних конференціях професорсько-викладацького складу кафедри селекції і насінництва ДДАЕУ та агрономічного факультету ДДАЕУ. Крім того, результати систематично розглядалися під час регулярних звітів за півріччя і рік відповідно до індивідуального плану здобувача на засіданнях кафедри селекції і насінництва ДДАЕУ.

Публікації. Результати дисертаційного дослідження опубліковано у 8 наукових працях, зокрема 4 статті в наукових фахових виданнях України, 5 – тези доповідей конференцій.

Структура дисертації. Загальний обсяг дисертаційної роботи – 187 сторінок, з них основного тексту – 141 с. Робота ілюстрована 25 таблицями, 21 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
ОСОБЛИВОСТІ ВИКОРИСТАННЯ МУТАГЕННИХ ЧИННИКІВ РІЗНОЇ ПРИРОДИ ДЛЯ АКТИВАЦІЇ СПАДКОВИХ ЗМІН У СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

1.1. Історичний аспект особливостей використання хімічного мутагенезу

Перші системні наукові уявлення про мутаційні процеси в рослин пов'язують з роботами Гуго де Фріза, засновника теорії мутагенезу. Саме він увів поняття «мутація», трактуючи його як спадкову зміну, що не є наслідком рекомбінації. На ранньому етапі розвитку генетики мутації розглядали як великі «стрибкоподібні» перетворення, які перевищують масштаби поступових мікроеволюційних змін. Їх реєстрували переважно візуально, на фенотиповому рівні, а сам феномен вважали нерегулярним [1, 6].

Сучасні уявлення пов'язують мутації з ушкодженнями та перебудовами структури ДНК. Серед провідних причин спонтанного мутагенезу найчастіше виокремлюють помилки репарації ДНК і геномну мобільність у культурних рослин, тоді як інші чинники мають епізодичний характер [7].

Концептуальне обґрунтування мутаційного процесу як інструмента керованого поліпшення рослин було сформульовано в праці Mutationssichtung (1944). У ній показано можливість підвищення продуктивності сортів і гібридів шляхом застосування штучних мутагенних чинників, насамперед фізичної природи, поряд із традиційною гібридизацією. Окремо підкреслювалася потреба в спеціалізованих селекційних дослідженнях з опорою на радіобіологічних підходах [14].

Отриманий мутантний матеріал у міжнародній практиці поділяють на три основні категорії:

мутантно-рекомбінантні сорти — гібридний матеріал, у якому мутагенна дія під час гібридизації посилювала рекомбіногенез і проявляла синергізм;

гібридо-мутантні популяції — генотипи, отримані від схрещування мутантних форм або за участі хоча б одного компонента мутантного походження (ці підходи суттєво вплинули на перебіг «зеленої революції»);

лінійні популяції з мутагенною дією — матеріал, у якому мутації виникали незалежно від природи чинника та об’єкта його впливу [44, 45].

Еколого-генетичний підхід у мутагенезі передбачає комплексність досліджень: від реєстрації радіобіологічних ефектів чинника й ідентифікації молекулярних порушень ДНК до встановлення зв’язків між фенологічною варіативністю та ДНК-змінами, визначення меж прояву варіацій у конкретних ознаках або їх групах. Саме на такі дослідження нині переважно орієнтується екологічна генетика [9].

Найбільший підйом класичної мутаційної селекції припав на 1960–1990-ті роки, коли було створено найбільше мутантних сортів для аграрного виробництва. Пізніше, із розвитком генетичної трансформації та методів маніпуляції геномом, інтерес до мутагенезу знизився, а обсяги відповідних робіт суттєво скоротилися. Підходи, які обмежувалися лише фенотиповим добором або суто біохімічними оцінками, почали вважати недостатньо обґрунтованими [12, 13].

На початку XXI століття відбувся перехід до інтеграції мутагенезу з методами зворотної генетики, що потребує формування великих популяцій із високою мінливістю для аналізу численних молекулярних варіантів ДНК та їхніх асоціацій. Завдяки поглибленню знань про механізми виникнення мутацій індукція біорізноманіття дедалі більше набуває рис керованої та найбільш високоточної методики [47].

Вагомим здобутком «зеленої революції» стала короткостебловість мутаційної природи (зокрема, типи, пов’язані з Норін 10 і Краснодарським карликом). Вона сформувала новий сортотип із модифікованою архітектурою пагона, що сприяло перерозподілу ресурсів на користь генеративної частини — зерна й забезпечувало істотне підвищення врожайності порівняно з попередніми сортами. Короткостебловість належить до високоймовірних ознак у програмах

мутаційної селекції та є однією з найчастіше візуально ідентифікованих змін, що полегшує створення короткостеблових форм у різних культурах [170, 171].

До інших високоймовірних і широко застосовуваних змін відносять хлорофільні мутації (зміни забарвлення листків) та чоловічу стерильність, які стали важливими інструментами гібридного насінництва багатьох зернових культур [46].

Для ознак із низьким потенціалом природної мінливості більш результативними є підходи, що передбачають:

- цілеспрямовані молекулярно-генетичні втручання (генетична трансформація, CRISPR/Cas-редагування), які дають змогу точного внесення змін у ДНК у випадках, коли класичний мутагенез малоефективний;

- інсерційний мутагенез, особливо дієвий для організмів із порівняно невеликим геномом, коли вставка порушує функцію гена та дає змогу оцінити його фенотиповий ефект [48, 49].

Ідентифікація локусів кількісних ознак і пов’язаних із ними біохімічних продуктів (або їх груп) відкриває можливості для точного генотипування матеріалу природного чи індукованого біорізноманіття злаків. Застосування екофізіологічного підходу, рекомендованого європейською класифікацією, дає змогу переносити аналіз різноманіття на молекулярно-генетичний рівень [174].

ДНК-картування й встановлення молекулярного контролю ознак дають змогу прогнозувати фенотипову мінливість, спираючись на зміни елементарного рівня. Водночас широкому впровадженню геномної селекції перешкоджає дефіцит інформації про різноманітність зародкової плазми навіть у межах окремих генетичних баз, а також нестача детальних фенологічних спостережень, потрібних для точного аналізу прояву ознак [173, 177].

Для екологічної генетики в контексті штучного мутагенезу особливо важливими є полігенні комплекси цінних ознак, що забезпечують продуктивність, технологічні якості зерна, стійкість до біотичних і абіотичних стресів та ефективне використання ресурсів [50]. Актуальність цих досліджень

зростає в умовах кліматичних змін, де ключовим залишається встановлення зв’язку між генетичним контролем ознаки та її фенотиповим проявом [51, 167].

Дослідження мутагенезу спрямовані на створення й аналіз мутацій у геномі з метою пояснення фенотипової різноманітності та її генетичних основ. Процедура виявлення й підтвердження мутацій зазвичай передбачає дві основні стадії:

- скринінг великої популяції для виявлення мутантних фенотипів шляхом порівняння з контролем;
- підтвердження мутаційної природи змін через аналіз успадкування в наступних поколіннях і молекулярне підтвердження (зокрема, секвенуванням) для встановлення специфічних змін у ДНК.

Сучасні підходи дедалі більше фокусуються саме на другій стадії та спрямовані на практичне використання знань для створення нових генотипів із цінними властивостями [56, 181].

Швидка зміна агрокліматичних умов і вимог ринку скорочує «життєвий цикл» сортів, тому селекція пшениці гостро потребує різноманітного вихідного матеріалу з комплексом господарсько-біологічних ознак. Основний акцент часто роблять на підвищенні маси зерна в колосі, тоді як подальше зростання врожайності пов’язують із формуванням високоінтенсивних сортів, здатних давати значні надбавки за інтенсифікації технологій. Продуктивність визначається комплексом ознак (продуктивна кущистість, кількість колосків і зерен, маса 1000 зерен, продуктивність колоса та рослини загалом), а успіх селекції залежить від різноманітності й генетичної вивченості вихідного матеріалу та застосування методів, що розширюють мінливість і полегшують виділення перспективних форм [108, 178–180, 182].

Попри те що ключовим джерелом вихідного матеріалу часто є світові колекції, зберігається потреба в розробленні методів індукції стабільних змін ознак, які визначають врожайність [175]. Відомо також, що успадковувані зміни можуть індукуватися різними хімічними речовинами, зокрема епімутагенами:

наприклад, 5-азацитидин, який викликає деметилювання цитозину та активування раніше неактивних генів, здатний спричиняти успадковані зрушення багатьох морфо-фізіологічних ознак [169, 172].

Історичні згадки про мутації та використання мутантів для поліпшення культурних рослин сягають ще часів давнього Китаю (приблизно 300 р. до н. е., книга Лула, де описано перші незвичайні рослини-варіанти); перший спонтанний мутант серед злаків також пов’язують з Китаєм [176]. Розвиток уявлень про індуковані мутації пришвидшився після відкриття біологічних ефектів рентгенівських променів і їх використання як мутагенів, а також у контексті «закону гомологічних рядів» М. І. Вавилова [52, 101]. Практичну епоху застосування індукованих мутацій пов’язують із роботами Л. Дж. Стадлера у 1920-х роках, який показав можливості опромінення для створення генетичної варіації, паралельно з класичними дослідженнями мутацій у тваринних моделях та роботами з різними культурами [99, 100]. Пізніше було продемонстровано видоспецифічні відмінності в чутливості до опромінення та виконано модельні дослідження витривалості (зокрема, на ячмені) [91].

Окремі історичні приклади свідчать про те, що перші успішні мутантні сорти з поліпшеними характеристиками з’являлися поступово в різних країнах, а індукований мутагенез у певні періоди мав переважно теоретичну, а подекуди — прикладну спрямованість [105]. Подальші системні дослідження у європейських наукових школах у 1930–1940-х роках сприяли одержанню перспективних мутантів у пшениці, ячмені, вівсі, льоні, сої, олійних і люпині [28, 37]. У 1960-х роках використання радіаційно індукованих мутацій у поліпшенні культур активізувалося в низці країн Латинської Америки [54, 102, 103], а в Китаї з того часу розвивали програми мутаційної селекції рису з отриманням і впровадженням відповідних сортів [53, 104].

1.2. Хімічний мутагенез у створенні нових високопродуктивних та якісних форм

Упродовж 1950–1980-х років активність застосування мутагенів для одержання нових корисних змін досягла пікового рівня. Саме в цей період було створено й районовано значну кількість комерційних сортів. Проте наприкінці XX століття інтерес до мутаційної селекції почав спадати. Серед причин називали посилення уваги окремих дослідників до потенційно негативних наслідків мутацій для геному культурних рослин, а також поширення уявлення, що індукований мутагенез нібито має недостатню теоретичну базу. Додатково критику викликав підхід, коли мутації виявляли та добирали переважно на фенотиповому рівні, що нині розглядають як застарілу практику. Недоліки такого добору стали особливо очевидними відносно нещодавно, що зумовило перегляд і трансформацію підходів до використання мутагенезу в селекції, сформованих у минулому столітті [29, 30].

Із початку XXI століття відбулося помітне повернення мутаційних технологій, пов’язане зі стрімким прогресом у дослідженнях молекулярних механізмів мутагенезу та суміжних дисциплін. Це сприяло підвищенню ефективності індукованого мутагенезу. Розуміння механізмів пошкодження й репарації ДНК поступово перевело індукцію мутацій зі сфери випадкових імовірностей у науково обґрунтований керований підхід [34].

Відтак з’явилася можливість точніше контролювати процеси мутагенезу, спираючись на знання про молекулярні «мішені» та шляхи формування змін у геномі. Наприклад, стало реальнішим цілеспрямовано впливати на певні ділянки ДНК для індукції конкретних змін, поєднуючи інструменти генетичної інженерії та хімічні агенти. Такий підхід підвищує передбачуваність і точність отримання мутацій та розширює можливості їхнього застосування в селекції рослин, фармацевтиці й інших галузях. У результаті інтерес до мутагенезу знову зріс, а спектр його використання в сучасних дослідженнях розширився [33, 92, 95, 98].

Методики, що поєднують класичний експериментальний мутагенез із сучасними молекулярними інструментами, стали важливою складовою не лише

аграрних досліджень, а й робіт у галузі екології, медицини та енергетики [96, 97]. Водночас зросла потреба в ідентифікації та впровадженні ознак, придатних для господарського використання, зокрема для нових або недостатньо «опрацьованих» культур.

Особливо це актуально для злаків (рис, пшениця, ячмінь), де експериментальний мутагенез відіграє провідну роль, оскільки дозволяє систематично створювати й аналізувати мутації та відкривати нові корисні властивості. Комбінація класичних і сучасних підходів робить експериментальний мутагенез ефективним інструментом як для фундаментальних досліджень, так і для практичної селекції [93, 94].

Для культур, які лише нещодавно стали об’єктом інтенсивного сільськогосподарського використання або мали обмежений досвід генетичного поліпшення, за короткий час вдалося досягти суттєвого прогресу. Зокрема, сформувалася загальна тенденція до створення напівкарликових сортів у злакових та інших культур [81, 82].

Напівкарликові генотипи забезпечували помітні переваги у врожайності завдяки перерозподілу ресурсів: частина енергії, яка зазвичай спрямовується на вегетативний ріст, переорієнтовувалася на формування господарсько цінної частини рослини (зерно або плід). Це підвищувало коефіцієнт господарського використання, сприяло зростанню врожайності та поліпшувало ефективність технологій вирощування [35, 36].

Цей підхід лежить в основі зворотної генетики (reverse genetics), яка є протилежною до традиційної прямої/класичної генетики (forward genetics). У зворотній генетиці дослідження стартує від зміни в конкретному гені або його функції, після чого оцінюють, як саме ця зміна відбивається на фенотипі.

Водночас метод має низку обмежень. Значна частина мутантів, отриманих за допомогою Т-ДНК-інсерцій, може проявляти плейотропію (одночасний вплив на кілька ознак) або демонструвати надекспресію, коли вставка Т-ДНК підсилює активність гена через інтеграцію у фланкуючі регуляторні ділянки [62]. Це

ускладнює інтерпретацію результатів і відокремлення безпосереднього ефекту зміненої послідовності від супутніх зрушень фенотипу.

Додатковим стримувальним чинником є те, що багато культурних рослин погано піддаються генетичній трансформації, що звужує сферу застосування інсерційного та транспозонного мутагенезу у функціональній геноміці. Отже, ці підходи мають методичні обмеження, які варто враховувати під час планування й проведення експериментів [111].

Натомість пряма генетика (класичний підхід) передбачає рух від ознаки (фенотипу) до ідентифікації гена, відповідального за її прояв. Цей напрям широко використовується в селекції, генетиці та геноміці й містить кілька базових етапів [64, 66]. Спочатку реєструють мутантний фенотип — морфологічний, фізіологічний або біохімічний прояв, який становить інтерес. Далі виконують картування гена, визначаючи його локалізацію за допомогою генетичного картування (на основі рекомбінацій), фізичного картування (за фізичними картами геному) або інших підходів — аналізу зчеплення, секвенування та ін. Після локалізації гена здійснюють його повне секвенування для встановлення нуклеотидної послідовності, структури й функціональних елементів [162, 163]. Така логіка дослідження забезпечує поглиблене розуміння зв’язку «генотип–фенотип» і формує основу для подальших біотехнологічних та аграрних розробок.

Мутанти, індуковані мутагенними чинниками, від початків становлення генетики стали важливими модельними об’єктами. У функціональній геноміці вони є потужним інструментом для аналізу функцій генів і їхніх взаємодій [160]. З їхньою допомогою встановлюють відповідності між генотипом (будовою/варіантами генів) і фенотипом (проявом ознак), а також визначають, як окремі гени впливають на конкретні характеристики організму.

У межах зворотної генетики мутантні форми дають змогу розкривати функції генів шляхом цілеспрямованого порушення їхньої структури та подальшого аналізу фенотипових наслідків [161]. Це допомагає досліджувати

генетичні взаємодії й молекулярні механізми, які лежать в основі росту, розвитку та адаптації організмів [131, 142, 148].

Одним з найбільш ефективних підходів для систематичного пошуку мутацій у заданих генах є метод TILLING (Targeting Induced Local Lesions IN Genomes). Його ключові етапи передбачають:

- індукцію мутацій у популяціях (зазвичай хімічними агентами, наприклад EMS, або іонізуючим випромінюванням);

- молекулярний скринінг (ПЛР і секвенування) для виявлення мутацій у цільових генах;

- фенотипічну оцінку для встановлення ролі мутацій у рості, розвитку та стрес-адаптації [114, 116, 135].

Цей підхід дає змогу безпосередньо пов’язувати генотип із фенотипом і є корисним як для фундаментальних досліджень, так і для прикладної селекції [90, 157, 159].

Розвиток генотипування та секвенування істотно розширив можливості аналізу генетичних особливостей організмів. Високопродуктивні платформи секвенування (зокрема, Illumina Genome Analyzer та Applied Biosystems SOLiD) суттєво прискорили й здешевили отримання геномних даних [65, 67]. Це підвищило точність виявлення мутацій, індукованих мутагенними чинниками, та дало змогу більш раціонально оптимізувати режими індукції для вивчення генетичних механізмів і практичної селекції. Застосування сучасних секвенувальних технологій у генетиці та функціональній геноміці формує нові перспективи для аграрної науки завдяки підвищенню ефективності й відтворюваності досліджень [141].

У генетичному поліпшенні рослин принципово важливо оцінювати комплекс ознак, оскільки лише так можна коректно визначити сорти та гібриди, перспективні за продуктивністю, якістю, стійкістю до стресів і екологічною адаптивністю. Водночас взаємозв’язок між генотипом і фенотипом залишається складною проблемою, адже фенотип формується під дією багатьох генетичних та екологічних чинників і за їхньої взаємодії [138, 139]. Новітні підходи до

аналізу геномних і фенотипових даних, включно з методами машинного навчання та штучного інтелекту, поліпшують прогнозування фенотипу на основі генотипу й підтримують розроблення більш ефективних селекційних стратегій [21, 23].

Програмні комплекси для оцінювання та ідентифікації феному/фенів стали поширеним інструментом у дослідженнях впливу чинників середовища на рослини. Як правило, такі системи забезпечують контрольовані умови вирощування та стандартизовані вимірювання фенотипових ознак під дією стресів, використовуючи переважно неруйнівні методи (оцінка росту, площі листків, вмісту хлорофілу, фізіологічних параметрів тощо) [4, 5, 16].

1.3. Пошук нових шляхів для вдосконалення дії хімічних чинників та порівняння їхньої ефективності з іншими факторами

У сучасних дослідженнях експериментальний мутагенез дедалі частіше розглядають не лише як інструмент вивчення генетичних ефектів, а і як підхід до аналізу епігенетичних змін та їхнього внеску у формування фенотипу. Епігенетичні зрушення відбуваються без зміни нуклеотидної послідовності ДНК і реалізуються через метилювання ДНК, модифікації гістонів та регуляцію за участю некодуючих РНК. Разом ці механізми здатні істотно змінювати експресію генів і, відповідно, фенотипові прояви [129, 132].

Епігенетичний статус може змінюватися під дією широкого кола факторів довкілля — хімічних агентів, опромінення, стресових впливів, режиму живлення тощо [83, 155]. Їх дослідження не лише поглиблює розуміння механізмів спадковості, а й дає змогу краще пояснювати розвиток і прогресування різних патологічних процесів [130].

Саме тому інтерес до епігенетичних ефектів зростає і в прикладному контексті — як до потенційного інструмента керованої модифікації фенотипу. У цьому аспекті експериментальний мутагенез стає важливим засобом аналізу епігенетичних механізмів та їх можливого використання в біології, медицині й аграрних науках [79, 80].

Індукція штучного біорізноманіття є потужним шляхом модифікації рослинного організму: вона дає змогу як цілеспрямовано поліпшувати окремі ознаки, так і отримувати принципово нові форми з комплексними змінами, які не мають аналогів або не супроводжуються небажаними кореляційними зв'язками з іншими характеристиками [71].

Хоча частина змінених ознак має аналоги серед диких або споріднених форм, практичне використання такого матеріалу нерідко ускладнюється недосконалістю або трудомісткістю інтрогресії генів методами класичної селекції [120, 124].

Багато ключових господарсько важливих ознак (стійкість до стресів, висока продуктивність) є полігенними та/або рецесивними, що ускладнює їх швидке поліпшення традиційними методами [133]. Тому мутаційний процес у селекції найчастіше використовують для формування вихідного матеріалу, де пріоритетними поліпшеними ознаками є: короткостебловість, строки стиглості, виповненість насіння, стійкість до біотичних і абіотичних чинників, висока зернова продуктивність, а також технологічні показники зерна (вміст білка та клейковини, наявність цінних субодиниць запасних білків) [156]. В окремих випадках можливі комплексні або синергічні поліпшення, коли зміни підсилюють не лише окремі характеристики, а й загальну «придатність» матеріалу для селекційних схем [164].

Інший важливий напрям полягає в послабленні або усуненні негативних кореляцій між цінними ознаками та небажаними властивостями за умови збереження переваг перших [123].

Індуковане біорізноманіття злакових широко застосовують для створення нових комерційних сортів і гібридів. Одним із поширених методів є використання гамма-променів, що впливають на геном і спричиняють мутації; завдяки цьому підходу в практику було впроваджено нові інтенсивні сортотипи [158].

Мутагенез також дав змогу отримати значну кількість форм зі стійкістю до хвороб і абіотичних стресів (посуха, засолення, екстремальні температури) [128,

165]. За даними узагальнень, унаслідок використання індукованих мутацій створено понад 3500 мутантних, мутантно-рекомбінантних і гібридо-мутантних сортів культурних рослин, які вирізняються високою продуктивністю та адаптивністю [158].

Поряд із природними генетичними мутаціями, у рослинах успішно індукують і нові алелі за допомогою хімічного епімутагенезу. Мета такого підходу — сформувати варіативність у клітинах, що дають початок рослині, одночасно мінімізуючи небажані наслідки на кшталт химерності, стерильності або летальності. Для багатьох культур повідомляють про отримання великої кількості варіантів із бажаним фенотипом унаслідок хімічно індукованого епімутагенезу [166].

Сучасні технології — високопродуктивне фенотипування та секвенування нового покоління (NGS) — суттєво прискорили пошук мутантів із цінними генами. Додатково інструменти генноспецифічної дії, зокрема CRISPR/Cas-системи, підвищили точність створення змін завдяки цілеспрямованому редагуванню [153].

Алеломорфне різноманіття, сформоване як спонтанно, так і експериментально, є одним із ключових ресурсів для селекційних програм, спрямованих на впровадження нових агрономічних ознак [159]. Хімічний мутагенез, зокрема, виявився універсальним і практично доцільним для широкого спектра видів, оскільки забезпечує отримання генетичних варіантів з унікальними й корисними характеристиками.

Стратегія добору мутантів залежить від біології культури. Для самозапильних рослин основний добір зазвичай проводять у поколінні M_2, оскільки більшість мутацій рецесивні й проявляються після сегрегації. У перехреснозапильних видів мутантні алелі можуть залишатися гетерозиготними до M_3, тому для отримання гомозигот потрібне додаткове самозапилення, після чого добір стає ефективнішим. У деяких випадках застосовують і стратегії ауткросингу, щоб забезпечити прояв рецесивних фенотипів [127].

Обов’язковим елементом роботи з перспективними лініями є тести нащадків і повторний добір у М3, що необхідно для підтвердження спадковості ознаки. Для стабілізації корисного варіанта інколи потрібні додаткові покоління перевірок. Навіть лінії, які сегрегують за небажаними проявами, можуть залишатися цінними, якщо несуть корисний компонент для поліпшення генетичного фону [76, 125].

Варто враховувати й те, що інколи мутантний фенотип зумовлений епістатичними взаємодіями між кількома локусами; тоді прояв у M_2 може зникати в M_3 через розпад комбінацій унаслідок незалежного асортименту. У таких випадках повернення до ширшої вибірки M_2 і збільшення обсягу M_3 підвищує ймовірність повторного виявлення та фіксації фенотипу [76, 125]. Загалом такі підходи є ключовими для виявлення й стабілізації корисних мутантів, що можуть стати основою подальшого генетичного поліпшення культурних рослин [86, 154].

Сорти та гібриди культурних рослин зазвичай виявляють вищу чутливість до мутагенних чинників, ніж дикі родичі. Це часто пов’язують із вузьким генетичним базисом, сформованим у процесі добору на окремі господарсько важливі ознаки (врожайність, розмір плодів, швидкість росту), що може знижувати загальну стійкість до стресів та мутагенних впливів [74, 126].

Важливу роль у генетичному поліпшенні відіграють і особливості геномної організації. Поліплоїдія забезпечує переваги щодо стійкості до біо- та абіотичних стресів, адаптації до нових середовищ і розширення ареалів. Поліплоїдні рослини часто мають більші плоди й насіння, що підвищує їхню конкурентоспроможність. За узагальненими даними, близько третини видів судинних рослин є поліплоїдними [73].

Окрім ядерного геному, важливими є позаядерні геноми хлоропластів і мітохондрій. Пластидні мутації можуть виникати спонтанно або індукуватися мутагенами чи трансформацією, успадковуються переважно через материнську цитоплазму й не підпорядковуються менделівським закономірностям. Вони використовуються для створення нових декоративних характеристик, стійкості

до грибних хвороб, толерантності до гербіцидів і цитоплазматичної чоловічої стерильності, причому прояв ознак часто визначається складною взаємодією ядерної та цитоплазматичної спадковості [72, 152]. Таким чином, як геномні, так і позаядерні мутації є важливим джерелом розширення генетичного різноманіття та поліпшення культурних рослин [85, 146].

Загальне виживання оброблених популяцій є важливим критерієм успішності мутагенезу, але воно суттєво залежить від умов експерименту. У контрольованих умовах (теплиці, дослідні ділянки) середовище зазвичай оптимізоване для мінімізації стресу, що підвищує виживаність після обробки мутагенами [87]. У польових умовах на рослини накладається комплекс додаткових стресорів — дефіцит вологи, шкідники, хвороби, температурні коливання, ґрунтова неоднорідність, що може істотно змінювати виживаність і продуктивність [77, 145].

Порівняння результатів у контрольованих і польових умовах дозволяє точніше оцінити реальну адаптивність генотипів, зокрема через аналіз середовищної дисперсії та відбір форм із підвищеною стійкістю [88, 90, 149]. Ефективними підходами є комбіноване тестування (контроль + поле), стресове моделювання в теплицях і генетичний аналіз пластичності та адаптивного потенціалу [144, 151].

Варіабельність відповіді рослин на епімутагенез є закономірним явищем навіть за однакових концентрацій чинника. Її визначають відмінності в чутливості генотипів, неоднакова сприйнятливість тканин і клітин, стадія органогенезу (меристеми зазвичай реагують сильніше), а також нерівномірність проявів стерильності та інші ефекти [78, 89, 143, 150].

Для підвищення достовірності результатів важливі великі вибірки репродуктивних органів, порівняльний аналіз генотипів і застосування молекулярних епігенетичних маркерів (наприклад, оцінка метилювання ДНК), що дає змогу точніше інтерпретувати механізми впливу чинника [69, 75, 147]. Урахування цих факторів і використання мультидисциплінарних методів аналізу

є необхідними для коректної оцінки епімутагенезу та для створення генотипів із підвищеною стійкістю до стресів [68, 70].

Висновки до розділу 1

1. Виконаний у розділі аналіз наукових джерел підтверджує високу актуальність досліджень мутаційних впливів та їхнє значення для генетичного поліпшення культурних рослин. Ефекти, що проявляються вже в першому поколінні, засвідчують здатність індукованих змін запускати тривалі процеси спадкових модифікацій. Це підсилює перспективність вивчення взаємодії генотип–мутаген, яка є визначальною для формування нових форм, зокрема зі стійкістю до стресових чинників.

2. Принципово важливим є те, що індуковані ефекти можуть мати як прогнозований характер у межах класичних екогенетичних підходів, так і бути якісно новими. Саме останні становлять особливий інтерес, оскільки часто залишалися поза увагою в дослідженнях, спрямованих на вдосконалення пшениці озимої та інших культур. Це обґрунтовує потребу розширення теоретичних і прикладних підходів, зокрема із залученням сучасних інструментів секвенування, геноміки та технологій геномного редагування.

3. Узагальнення літературних даних підтверджує, що генетико-епігенетичні дослідження мають значний потенціал для формування інноваційних рішень у селекції: створення форм із підвищеною продуктивністю, поліпшеною адаптивністю до абіотичних і біотичних чинників та іншими господарсько-цінними властивостями.

4. Водночас аналіз свідчить про недостатню увагу в низці робіт до можливого негативного впливу екогенетичних чинників, що може знижувати ефективність отримання цінних змін у рослинному матеріалі. Недостатньо обґрунтований добір концентрацій під час дослідження механізмів епігенетичного контролю ознак здатен призвести до викривленої оцінки їхньої дії. Це, зі свого боку, підвищує ризик недооцінки взаємодії чинника з генотипом

вихідного матеріалу та обмежує розроблення більш точних і варіативних протоколів застосування.

РОЗДІЛ 2
МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Характеристика об'єкта досліджень

Об'єктами дослідження слугували мутантні рослини першого покоління (M_1), які використовували для виявлення можливих депресивних ефектів дії мутагенів, а також рослини другого–п'ятого поколінь (M_2–M_5) — для оцінювання частоти й спектра спадкових змін у сортів Співанка та Алтіго. Додатково залучали проростки першого покоління з метою визначення потенційної цитогенетичної мінливості.

Добір вихідного матеріалу для дослідження екогенетичної дії ґрунтувався на принципі максимально можливого охоплення еколого-географічного різноманіття форм, придатних до використання в експерименті. Це зумовило потребу у вибірках чисельністю кількасот рослин для кожного варіанта впливу в межах традиційної схеми оцінювання мінливості. Зокрема, Алтіго належить до європейського екотипу, тоді як Співанка, за характеристикою оригінаторів, придатна до вирощування в різних регіонах і вирізняється універсальністю завдяки особливостям онтогенезу, високій екологічній стабільності та достатній пластичності залежно від умов середовища. Детальніші відомості про сорти наведено нижче.

Співанка. Сорт селекції Дніпропетровського державного аграрного університету, внесений до Державного реєстру з 2007 року. Характеризується врожайністю та зимостійкістю вище середніх показників, високою морозостійкістю, посухостійкістю, стійкістю до вилягання, обсипання, проростання зерна та стікання. Сорт середньоранній і середньорослий.

Має високу стійкість до борошнистої роси, дуже високу — до бурої іржі та фузаріозу, також стійкий до летючої й твердої сажки. Борошномельні та хлібопекарські властивості — на рівні середніх і вище середніх; належить до групи сильних пшениць. Різновид еритроспермум; колос циліндричний, середньої щільності; зернівка червона, за розміром — вища за середню; кущ сланкої форми.

Алтіго. Сорт селекції компанії Limagrain, зареєстрований у Державному реєстрі з 2018 року. Має високі показники врожайності та зимостійкості, відзначається високою морозо- і посухостійкістю, стійкістю до вилягання, обсипання, проростання зерна та стікання. Сорт середньоранній, середньорослий. Виявляє високу стійкість до борошнистої роси та підвищену стійкість до бурої іржі й фузаріозу, а також до летючої та твердої сажки.

Технологічні якості зерна (борошномельні й хлібопекарські) — вище середніх; належить до сильних пшениць. Різновид еритроспермум; колос циліндричний, середньої щільності; зернівка червона, за розміром — вища за середню; кущ напівсланкої форми.

2.2. Етилметансульфонат та азид натрію: особливості застосування й функціональні відмінності

Насіння двох сортів пшениці озимої Алтіго та Співанка піддавали обробці водними розчинами хімічних мутагенів: азидом натрію у концентраціях 0,01%, 0,025%, 0,05%, 0,1% та етилметансульфонатом у концентраціях 0,025%, 0,05%, 0,1%. Для кожного варіанта обробки використовували по 1000 зерен, тривалість експозиції становила 24 години. Контрольні варіанти формували з необробленого насіння вихідних сортів (зерно замочували у воді).

Провідним принципом добору об’єктів для вивчення екогенетичної дії на етапі формування ініціального матеріалу було максимальне охоплення еколого-географічного різноманіття форм, потенційно придатних для залучення до експерименту. З огляду на традиційну схему оцінювання мінливості під дією чинника це зумовлювало необхідність використання вибірок чисельністю кількасот рослин для кожного варіанта впливу, що забезпечувало репрезентативність і коректність порівнянь [84].

Мутагенні агенти добирали з найбільш уживаних у практиці генетичного поліпшення споріднених культур і таких, для яких підтверджено наявність спадкового ефекту. У досліді сухе насіння озимої пшениці обробляли водними розчинами мутагенів. Робочі розчини готували безпосередньо перед

застосуванням, розчиняючи речовини в дистильованій воді за температури 20 °C, щоб уникнути тривалого зберігання та можливих змін активності. Об’єм розчину підтримували на рівні, що в 10 разів перевищував масу насіння, а тривалість експозиції становила 24 години, що відповідає стандартним підходам для таких процедур [81, 82].

Насіння розміщували в марлевих мішечках, заповнюючи їх приблизно на 2/3 з урахуванням набубнявіння. Замочування здійснювали в скляному лабораторному посуді. Після завершення обробки насіння промивали в проточній воді щонайменше 30 хвилин для повного видалення залишків хімічних речовин. Оброблене насіння висівали у вологий ґрунт дослідних ділянок не пізніше ніж через 2 години після промивання. Частину насіння після обробки залишали для подальшого аналізу цитогенетичної активності.

Азид натрію (NaN_3) — неорганічна сполука, безбарвна сіль азотистоводневої кислоти, для якої характерна висока цитогенетична активність і виражена «модельність» дії. Переважно індуковані зміни пов’язані з впливом на азотовмісні циклічні основи нуклеотидів.

Етилметансульфонат (ЕМС; $C_3H_8SO_3$) — органічний алкілувальний агент, що належить до супермутагенів і має тератогенний та частково канцерогенний ефекти. Він індукує переважно випадкові зміни за механізмом заміщення нуклеотидів, тобто здебільшого спричиняє точкові мутації. Під час взаємодії ЕМС із ДНК відбувається алкілування гуаніну з утворенням О6-етилгуаніну; у процесі реплікації це може призводити до помилкового включення тиміну замість цитозину, а надалі — до заміни пари G–C на A–T (транзиція).

Діапазони концентрацій мутагенів підбирали з урахуванням результатів попередніх робіт, у яких доведено ефективність подібних епігенетичних чинників на різних сільськогосподарських і декоративних культурах [112].

Нижче наведено хімічні формули супермутагенів, які було використано під час дослідження:

Na^+ $\qquad\qquad$ $H_3C–S(=O)–O — CH_3$

$N^- – N^+ – N^-$ O

(азид натрію) (етилметансульфонат)

2.3. Умови виконання дослідів

Дослідження мутантної популяції, виділення стабільних ліній і перевірку успадкування ознак здійснювали на дослідному полі Навчально-наукового центру Дніпровського державного аграрно-економічного університету (кафедра селекції і насінництва, с. Олександрівка, Дніпропетровська обл.) у 2022–2024 рр., охоплюючи покоління M_1–M_2. Із третього покоління (M_3) у 2023 р. розпочинали контрольні випробування ліній, а починаючи з четвертого покоління (2024–2025 рр.) дослідження розширили оцінкою показників якості зерна та забезпеченості корисними елементами живлення. Агротехнічні заходи виконували за загальноприйнятими для зони протоколами з урахуванням специфіки розсадників експериментального мутагенезу та адаптацією до умов відповідного агроекологічного району.

Дослідні ділянки на науково-дослідному полі ННЦ ДДАЕУ характеризуються відносно однорідним ґрунтовим покривом, представленим чорноземами звичайними малогумусними вилугуваними середньосуглинковими, сформованими на суглинковому лесі. Основні ґрунтові параметри: потужність гумусового горизонту 40–45 см, перехідного — 45–80 см; уміст гумусу в орному шарі 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); ґрунтові води залягають 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%; із поглибленням профілю

вологість поступово знижувалася, досягаючи близько 19,0% у нижчих горизонтах.

Дослідне поле розташоване 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. Такі умови забезпечують проведення експериментів у середовищі, що є типовим для регіону за поєднанням ґрунтових і кліматичних чинників.

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

Наведені параметри формують відносно стабільні умови для вирощування сільськогосподарських культур і виконання польових досліджень. ГТК (гідротермічний коефіцієнт) розраховували за формулою Г. Т. Селянинова:

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

де Σr – кількість опадів за період онтогенезу, мм;

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

0,1 –коефіцієнт обрахунку.

З урахуванням поєднання показників вологості та температури періоди за гідротермічним режимом класифікували так: 0,4–0,7 — сильна посуха; 0,8–1,0 — помірна посуха; 1,1–1,5 — умови, задовільні для проходження онтогенезу; понад 1,6 — надмірна зволоженість (упродовж періоду досліджень не спостерігалася) [84].

У сезоні вирощування озимої пшениці 2022–2023 рр. середня температура повітря становила 11,0 °С, що перевищувало середнє багаторічне значення 8,4 °С

(за періодом спостережень 40 років). Межі температурних коливань упродовж сезону становили від –0,7 °С до 23,3 °С (табл. 2.1). Найвищу температуру зафіксовано у липні — 23,3 °С.

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	

Сума опадів за вегетаційний період дорівнювала 510,2 мм, що лише на 6,2 мм менше від середнього багаторічного рівня (516,4 мм). Максимальна кількість опадів припала на червень (59,4 мм). У середньому за місяць випадало 42,5 мм, що практично відповідало багаторічній нормі (42,6 мм).

Загалом водозабезпечення у 2022–2023 рр. було достатнім для потреб озимої пшениці впродовж вегетації. Значення ГТК, які оцінювали як задовільні, відмічали у квітні, травні, червні та серпні. У липні спостерігалися періоди підвищеної зволоженості, а в серпні — тенденції до дефіциту вологи. Втім, ці відхилення не спричинили негативного ефекту на хід і результати досліджень, оскільки загальні умови вегетації озимої пшениці залишалися переважно оптимальними.

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 2023/24 рр. середньорічна температура повітря становила 9,3 °С, що

перевищувало середнє багаторічне значення 8,5 °С (за даними останніх 40 років). Протягом року температура змінювалася в межах від –2,5 °С до 22,0 °С (табл. 2.2).

Найвищу температуру у весняно-літній період зафіксовано в липні — 22,0 °С. Річна сума опадів дорівнювала 554,0 мм, що на 37,6 мм перевищувало багаторічну норму (516,4 мм). Максимум опадів припав на червень — 124,2 мм. Середньомісячна кількість опадів упродовж року становила 46,6 мм, тобто на 4,0 мм більше за середній багаторічний показник (42,6 мм).

Опади протягом року загалом були достатніми, зокрема в критичні фази розвитку культури. Найбільш наближені до оптимальних значення ГТК відмічали в серпні, вересні та травні, водночас упродовж більшості періодів спостерігалося підвищене зволоження. У цілому метеорологічні умови сезону можна оцінити як сприятливі для нормального проходження онтогенезу озимої пшениці.

У сезоні вирощування озимої пшениці 2024–2025 рр. середня температура повітря становила 10,4 °С, що перевищувало середній багаторічний показник 8,5 °С (за 40-річним рядом спостережень). Діапазон температурних коливань упродовж періоду становив від –4,3 °С до 23,7 °С (табл. 2.3).

Упродовж досліджуваного періоду найвищу температуру повітря відмічено в липні — 23,7 °С. Сума опадів за вегетаційний період становила 577,8 мм, що на 61,4 мм перевищувало середній багаторічний рівень (516,4 мм). Максимум опадів зафіксовано в лютому — 75,2 мм. Середньомісячна кількість опадів у межах вегетації дорівнювала 48,2 мм, тобто на 5,6 мм більше за багаторічну норму (42,6 мм). Таке зволоження повністю задовольняло потреби озимої пшениці у 2024–2025 рр.

За значеннями гідротермічного коефіцієнта (ГТК) умови року розподілялися так: задовільні — у травні та липні; надмірно вологі — у квітні та серпні; недостатньо зволожені — у червні та вересні. У цілому погодні умови в період вегетації оцінювалися як задовільні або умовно задовільні. Епізоди перезволоження чи дефіциту вологи не спричинили істотного негативного

впливу на перебіг і результати досліджень.

Таблиця 2.3

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

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °C			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	

Отже, упродовж дослідного циклу 2022–2025 рр. ґрунтово-кліматичні умови загалом були задовільними або сприятливими для росту та розвитку епімутантних популяцій і лінійного матеріалу озимої пшениці. Кліматичні чинники забезпечували переважно оптимальний режим вегетації, а рівень ґрунтового живлення відповідав потребам культури. Виражених абіотичних стресів, здатних суттєво спотворити результати, не виявлено.

2.4. Ідентифікація цитогенетичної варіабельності

Виявлення мутаційних змін здійснювали на двох рівнях — хромосомного апарату (цитогенетичний аналіз) і цілого організму (візуальні та біохімічні підходи). Ключовим індикатором мутагенної дії екогенетичного чинника вважали наявність та інтенсивність хромосомних аберацій. Дослідження цитогенетичної активності на ранніх мітотичних поділах дає змогу отримати інформацію про початкові етапи впливу чинників із різними механізмами дії та уточнити їхню специфіку [42, 43].

Початковою ланкою експериментального мутагенезу є оцінювання цитогенетичної мінливості хромосомного апарату в первинних клітинних системах. У пшениці такі дослідження виконують під час перших регулярних поділів клітин кореневої меристеми, зосереджуючись на стадіях пізньої метафази та ранньої анафази. Основні типи реєстрованих перебудов містять фрагменти та містки, які обліковують у контрольованих лабораторних умовах.

Для аналізу генетичних зрушень застосовували цитогенетичну оцінку хромосомного апарату в поєднанні з аналізом організму загалом. Основним параметром мутагенної дії чинників було виявлення хромосомних аберацій у перших мітозах первинних клітинних систем пшениці, зокрема фрагментів і містків на стадіях пізньої метафази та ранньої анафази.

Дослідження виконували за таким протоколом:

1. Сухе та замочене протягом доби насіння пророщували в чашках Петрі на зволоженому фільтрувальному папері в термостаті за температури +25 °C.

2. Відрізані кінчики корінців (0,9–1,1 см) фіксували у розчині Карнуа (96% етанол : оцтова кислота = 3:1) протягом 24 год. Матеріал зберігали в 70% етанолі за температури ≤ +2 °C.

3. Зразки фарбували ацетокарміном; за недостатньої якості матеріалу здійснювали мацерацію тканин у 45%-й оцтовій кислоті. Аналіз виконували на тимчасових препаратах згідно зі стандартними методиками.

4. Аберації оцінювали у 2-й та 3-й фазах поділу, визначаючи частоту спадкових змін. Реєстрували поодинокі й парні фрагменти, хромосомні та хроматидні містки, мікроядра, відстаючі хромосоми.

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

2.5. Скринінг спадкових змін

У першому поколінні сформували 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 зразка; контроль становили вихідні форми, замочені у воді.

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

Упродовж онтогенезу першого покоління (2022–2023 рр.) оцінювали схожість і виживаність рослин, а також реєстрували домінантні мутації (які трапляються рідко в M_1) у фази їх прояву. Окремо вивчали прояви мутагенної депресії, спричиненої хімічними чинниками, та її вплив на елементи структури продуктивності; для цього аналізували 50 типових рослин кожного варіанта з урахуванням крайового ефекту. Для формування сімей у наступному поколінні з кожного варіанта дії чинника відбирали не менше 500 колосків першого покоління (рис. 2.1).

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 фізіологічними

особливостями насіння; використовували підрахунок рослин на кожній ділянці. Виживання розраховували у відсотках як відношення 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 відповідно до стандартного протоколу: у M_2 фіксували переважну більшість змін, а у M_3 перевіряли їхню 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, можливі прояви мутагенної депресії та зсуви термінів дозрівання. Як стандарт ранньостиглості застосовували сорт Корисна. Потенційно ранні та пізні форми додатково контролювали під час цвітіння. У ці самі періоди виявляли системні мутації та морфоструктурні зміни колоса, підтверджуючи їх фенологічними даними та порівнянням з контролем.

Протягом усього онтогенезу озимої пшениці здійснювали добір форм, стійких до хвороб і вилягання, продуктивних ліній, а також варіантів зі змінами кущистості та висоти. Рослини й 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 виділенні матеріалу як потенційних продуктивних ліній для подальшої селекційної роботи [15]. Зміни в рослин і ліній вважали

підтвердженими після перевірки їх успадкування в наступному поколінні (зазвичай 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 змін, зокрема новоутворених. Рецесивні ознаки в M_3, як правило, успадковувалися без розщеплення, тоді як за домінантних змін у межах сімей можливе вищеплення 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 М3 відібрали мутанти з практично цінними поліпшеними ознаками для подальших досліджень, контрольних випробувань на продуктивність і якість та потенційного впровадження. Додатково виділили генетично важливі форми з рідкісними або перспективними змінами, придатні для використання як компоненти майбутніх схрещувань.

Встановлено, що обмеження оцінювання лише частотою мутацій не дає повної характеристики генетичної активності чинника, особливо з огляду на сайт-специфічний механізм дії. Тому принципово важливим стало врахування кількості ознак, за якими виникають успадковувані зміни в межах кожного варіанта впливу.

Запропонований підхід має дві суттєві переваги: по-перше, дає змогу простежити динаміку мутаційного процесу та оцінити, як концентрація діючої речовини впливає на характер і частоту змін; по-друге, забезпечує інтегральну оцінку «якості й кількості» індукованих змін, підвищуючи чутливість аналізу, зменшуючи вплив випадкових флуктуацій і забезпечуючи більш надійні результати під час математико-статистичної інтерпретації. У підсумку така система оцінювання робить характеристику мутаційного процесу більш

обґрунтованою та інформативною для з'ясування механізмів дії чинників і визначення їхньої ефективності у формуванні генетично цінного матеріалу.

Рівень мінливості отриманих форм визначали за показником P_v, який розраховували за формулою:

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

де P_v – 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 в межах варіанта зафіксовано хоча б одну успадковувану зміну.



Рис. 2.1. Схема виконання дослідження

Для оцінювання змін продуктивності аналізували елементи структури врожайності досліджуваних зразків, відбираючи по 25 рослин із кожного повторення. Площа облікової ділянки залежала 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 під час оцінки продуктивних форм застосовували найкращу вихідну форму.

Технологічні показники зерна визначали за вмістом білка та клейковини (у процентах), 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 аналізували 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 компонентів використовували 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 гліадинів згідно зі стандартними внутрішніми протоколами GDES INRA.

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

Окремо здійснювали визначення вмісту 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). Усі лабораторні аналізи виконували на базі Лабораторні аналізи виконували на базі кафедри фізіології рослин та інтродукції ДНУ.

Перед вимірюваннями зразки піддавали мінералізації в системі мікрохвильової обробки Multiwave GO Plus (Anton Paar, Австрія). До наважки зерна 0,5 г додавали 10 мл 65% HNO_3 і 1 мл концентрованої HCl (Sigma-Aldrich). Повний цикл мінералізації разом з 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 фіксованих 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 варіацій у групах. Перевірку нормальності розподілу здійснювали за критерієм Краскела–Воллеса; 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 багатовимірного аналізу 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 всередині кластерів та побудову двовимірних графіків для наочного подання результатів.

Висновки до розділу 2

1. Ґрунтово-кліматичні умови здійснення досліджень відповідають параметрам закладеного польового досліду й репрезентують типові умови

регіону. Це забезпечує коректну агроекологічну оцінку придатності та рівня мінливості сортів пшениці озимої для подальшого впровадження у виробництво. Водночас контрастність умов є достатньою для виявлення взаємодії генотип–середовище та встановлення меж варіювання господарсько-цінних ознак.

2. Використані протоколи узгоджуються із загальноприйнятими підходами експериментального мутагенезу та оцінювання активності екогенетичних чинників. Їх застосування дає змогу визначити вплив різних факторів на рослини пшениці озимої з урахуванням сайт-специфічності на різних рівнях агроекологічної організації. Методичний комплекс охоплює аналіз мутагенної депресії під час формування популяцій, а також ідентифікацію індукованих змін і перевірку їх успадкування в наступних поколіннях.

3. Застосовані методи математико-статистичної обробки забезпечують об’єктивне оцінювання варіативності показників, дають змогу встановлювати статистично значущі відмінності між варіантами, виокремлювати ключові ознаки та здійснювати класифікацію дослідного матеріалу. Вони є спільною аналітичною основою для інтерпретації як польових, так і лабораторних результатів.

4. Загальна схема польових і лабораторних робіт відповідає вимогам провідних міжнародних рекомендацій і вітчизняних практик у галузі експериментального мутагенезу та екологічної генетики злакових культур. Вона передбачає повний набір необхідних етапів — від підготовки зразків (зокрема мікрохвильової мінералізації) до комплексних фенологічних спостережень і виявлення мутаційних змін. Такий підхід забезпечує науково обґрунтовану оцінку генетичних, біохімічних і фізіологічних зрушень у популяціях та дає змогу виділяти перспективні форми для подальших досліджень і практичного використання.

РОЗДІЛ 3
ВПЛИВ ХІМІЧНИХ МУТАГЕНІВ НА РІСТ ТА РОЗВИТОК РОСЛИН ПЕРШОГО ПОКОЛІННЯ

Метою досліджень було встановити специфіку генотип-мутагенної взаємодії у двох контрастних генотипів пшениці озимої за дії хімічних супермутагенів із підвищеною ушкоджувальною активністю, застосованих у загальноприйнятому для генетичного поліпшення діапазоні концентрацій. Особливу увагу приділяли порівнянню реакцій генотипів на однакові режими обробки та виявленню закономірностей, які дають змогу прогнозувати рівень мутагенної відповіді, життєздатність отриманих популяцій і перспективність подальшого добору.

Особливості генетичної активності мутагенних чинників проявляються вже на етапі формування мутантної популяції у вигляді явища так званої мутагенної депресії, а в окремих випадках — короткочасної стимуляції окремих показників росту чи розвитку [2, 3]. Депресивний ефект відбиває сумарний вплив пошкоджень спадкового матеріалу та порушень фізіолого-біохімічних процесів, що знижують польову схожість, енергію проростання й загальну життєздатність рослин. Водночас для прикладної селекції принципово важливо не лише зафіксувати рівень депресії, а й оцінити її співвідношення з частотою та спектром спадкових змін, які можуть бути корисними в доборі[183].

Особливе значення має використання хімічних чинників, генетична активність яких зосереджена переважно на локальних змінах у споріднених регіонах спадкової речовини (наприклад, точкових замінах чи невеликих перебудовах), без критичного погіршення життєздатності та відтворювальної здатності рослин [140]. Такі агенти є пріоритетними для селекційної практики, оскільки вони потенційно формують керовану й прогнозовану спадкову мінливість, забезпечуючи поєднання достатньої частоти мутацій із прийнятними втратами продуктивного матеріалу. У цьому контексті важливими є також генотип-специфічні відмінності систем репарації ДНК, антиоксидантного

захисту та загальної стійкості, які визначають різний рівень толерантності до ушкодження.

Основними проблемами залишаються непропорційне зростання депресивних наслідків за порівняно нижчих темпів появи цінних змін та формування надмірної комплексної мінливості за дії хімічних супермутагенів [115, 168]. У практичному вимірі це означає, що підвищення «жорсткості» обробки часто збільшує втрати рослин і частку негативних відхилень значно швидше, ніж накопичення бажаних мутацій у ключових господарсько-цінних ознаках. Додатковою складністю є поява багатокомпонентних змін, які ускладнюють інтерпретацію причинно-наслідкових зв’язків і потребують тривалішого та більш ресурсомісткого розщеплення/стабілізації матеріалу в наступних поколіннях. Частково ці ризики можуть бути врегульовані обґрунтованим добором вихідного матеріалу, коли генотипи підбирають з урахуванням їхньої стійкості до мутагенного стресу, здатності формувати життєздатні популяції та схильності до прояву потрібного спектра мінливості [8, 10].

Найбільш перспективним у сучасних уявленнях є отримання ширшої вибірки мутантного матеріалу зі збереженням рівня мінливості, характерного для високої активності мутагенних чинників, але без переходу за межу різкого зростання летальності та стерильності [11, 113]. Такий підхід передбачає оптимізацію режимів обробки (концентрація, експозиція, умови післядії) і відбір хімічних агентів із модифікованим впливом на структуру ДНК, що дає змогу зміщувати баланс у бік корисних змін при прийнятному рівні пошкоджень. Додатково перспективним є поєднання мутагенезу з більш точними схемами первинного скринінгу, щоб швидше відсівати небажані варіанти та концентруватися на лініях із цінними фенотиповими проявами [16, 17]. Зрештою, збільшення обсягу популяції за раціонально підібраного мутагену й генотипу створює передумови для підвищення ефективності добору та отримання стабільних, практично значущих мутантних форм.

Насіння двох сортів пшениці озимої (Алтіго та Співанка) піддавали обробці водними розчинами хімічних мутагенів: азидом натрію у концентраціях 0,01%, 0,025%, 0,05%, 0,1% та етилметансульфонатом у концентраціях 0,025%, 0,05%, 0,1%. Для кожного варіанта обробки використовували по 1000 зерен, тривалість експозиції становила 24 години. Контрольні варіанти формували з необробленого насіння вихідних сортів (зерно замочували у воді).

У поколінні M_1 у рослин, отриманих після мутагенної дії, оцінювали основні онтогенетичні та господарсько-цінні показники: схожість, збереженість/виживання після перезимівлі, фертильність, а також елементи структури врожайності. Висів виконували вручну за схемою: 1000 життєздатних насінин на рядок довжиною 1,5 м, міжряддя 15 см, облікова ділянка — 10 рядків; для кожного сорту контроль розміщували на початку ділянки. Стерильність пилку визначали методом світлової мікроскопії на зразках, пофарбованих ацетокарміном (аналізували 20–25 препаратів). Структурний аналіз здійснювали на 25–30 рослинах у кожному варіанті.

Польові досліди виконували на дослідному полі Дніпровського державного аграрно-економічного університету (с. Олександрівка, Дніпровський район, Дніпропетровська область, Україна). Статистичну обробку даних здійснювали методами факторного аналізу із застосуванням модуля ANOVA, а параметри, що характеризують прояви мутагенної депресії, ідентифікували за допомогою дискримінантного аналізу. Усі розрахунки виконували стандартними інструментами програмного пакета Statistica 10.0.

Загалом було висіяно 16 варіантів. Показники ранніх етапів онтогенезу — схожість і виживання після зимового періоду — узагальнено в табл. 3.1.

У контрольному варіанті сорту Співанка (рис. 3.1) схожість становила 94,3%, що відповідає типовому рівню для цього сорту. Після обробки ЕМС спостерігали послідовне зниження схожості: за 0,025% — 85,3%, за 0,05% — 74,7%, за 0,1% — 61,0%. Отже, найвища концентрація ЕМС за впливом на схожість наближалася до напівлетальної. Зниження схожості було статистично

значущим з кожним підвищенням концентрації ($F = 17,19$; $F_{0,05} = 2,88$; $P = 0,001$), що підтверджує виражений депресивний ефект цього мутагену.

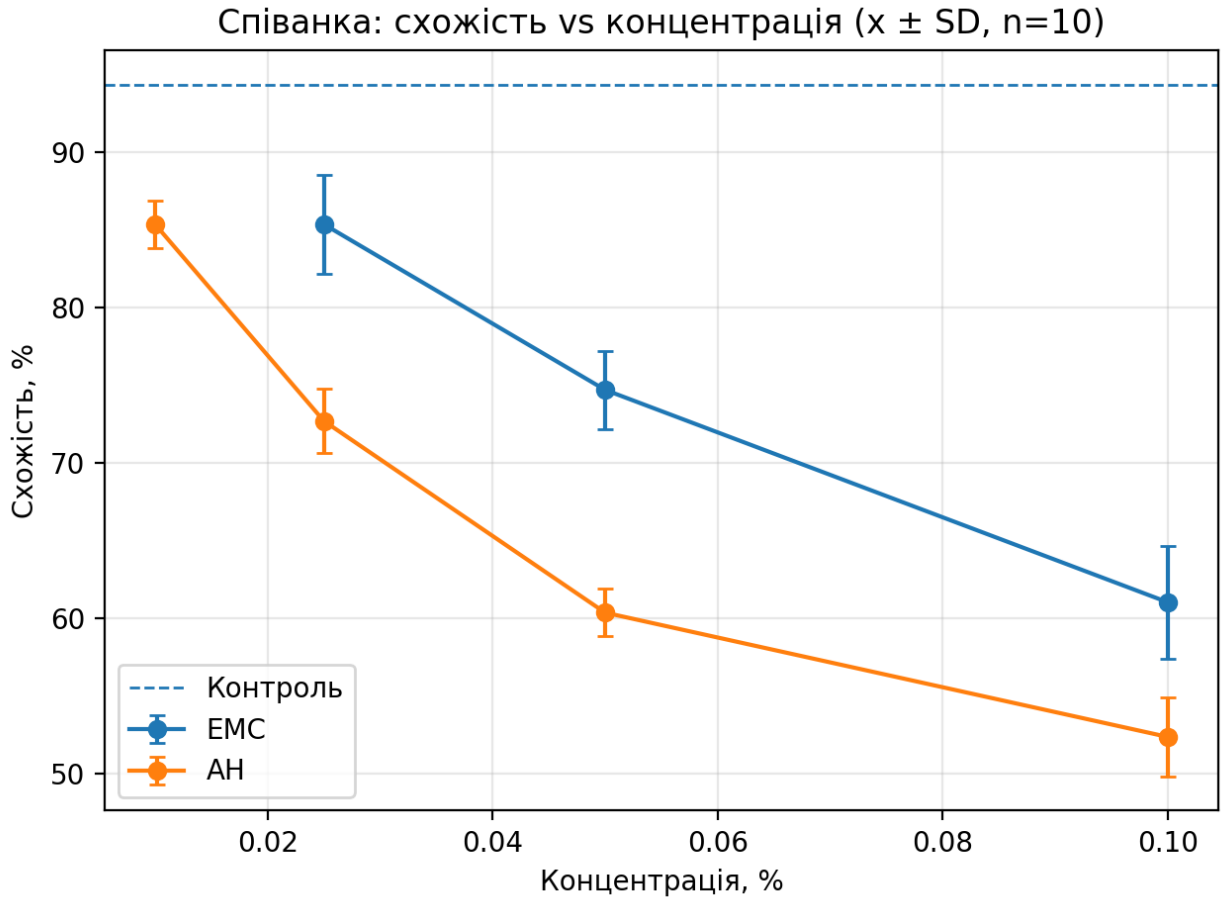

Рис. 3.1. Вплив концентрації на схожість для сорту Співанка

За дії азиду натрію схожість у сорту Співанка також зменшувалася, причому більш різко: при 0,01% — 85,3%, 0,025% — 72,7%, 0,05% — 60,3%, 0,1% — 52,3%. Таким чином, азид натрію проявив себе як мутаген із сильнішим депресивним впливом, а максимальна концентрація фактично відповідала напівлетальній для обох сортів. Виявлено достовірну тенденцію зниження схожості зі збільшенням концентрації ($F = 12,17$; $F_{0,05} = 3,16$; $P = 0,01$).

У контрольному варіанті сорту Алтіго (рис. 3.2) схожість становила 91,7%, що може бути пов’язано з відносно нижчою адаптивністю сорту до умов регіону вирощування. Для цього сорту найвища концентрація ЕМС за ефектом зниження схожості (і пов’язаних із нею показників виживання) також наближалася до напівлетальної, а різниця між градаціями концентрації була статистично

значущою ($F = 21{,}23$; $F_{0,05} = 2{,}88$; $P = 0{,}001$). Загальний рівень мутагенної депресії в Алтіго перевищував відповідні значення у Співанки, що може свідчити як про підвищену чутливість генотипу, так і меншу екологічну пристосованість.

Для Алтіго дія азиду натрію виявилася ще більш жорсткою: максимальна концентрація була вища за навпівлетальну, а передостання доза — близькою до напівлетальної. Як і в інших випадках, зі зростанням концентрації азиду натрію схожість знижувалася достовірно ($F = 26{,}34$; $F_{0,05} = 3{,}16$; $P < 0{,}01$).

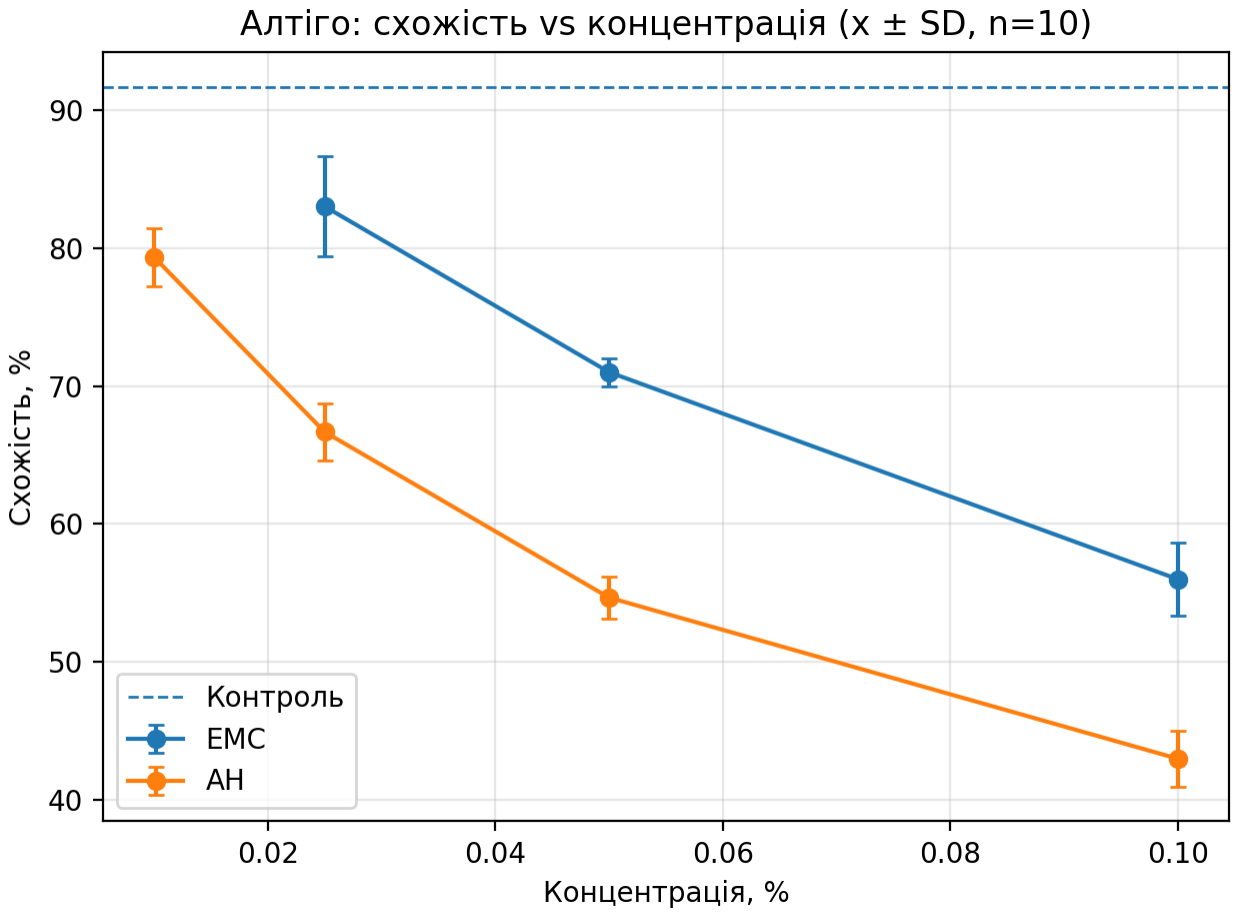

Рис. 3.2. Вплив концентрації на схожість для сорту Алтіго

Отже, Співанка як місцевий сорт продемонструвала вищу стійкість до депресивного впливу мутагенів у першому поколінні порівняно з французьким сортом Алтіго. Водночас азид натрію загалом проявляв сильнішу дію, ніж ЕМС за порівнянних концентрацій. Діапазон застосованих концентрацій у цілому

досягав напівлетальних значень, що й зумовило помітну депресію на ранніх етапах розвитку.

За результатами факторного аналізу встановлено значущий вплив генотипу (сорту) ($F = 40,76$; $F_{0,05} = 5,59$; $P < 0,01$) та підвищення концентрації мутагенів ($F = 188,50$; $F_{0,05} = 3,78$; $P < 0,01$) у всіх варіантах. Відмінності за показниками перезимівлі також були статистично достовірними ($F = 17,21$; $F_{0,05} = 5,17$; $P < 0,01$).

Таблиця 3.1

Оцінка схожості та виживання після перезимівлі в першому поколінні пшениці озимої, сформованому внаслідок мутагенної обробки ($x \pm SD$, $n = 10$)

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт	%	шт	%
Співанка, контроль	943	94,3 ± 1,5	939	93,9 ± 1,0[a]
Співанка, ЕМС 0,025 %	853	85,3 ± 3,2	813	81,3 ± 1,0[b]
Співанка, ЕМС 0,05 %	747	74,7 ± 2,5	709	70,9 ± 1,2[c]
Співанка, ЕМС 0,1 %	610	61,0 ± 3,6	601	60,1 ± 1,0[d]
Співанка, АН 0,01 %	853	85,3 ± 1,5	820	82,0 ± 1,2[b]
Співанка, АН 0,025 %	727	72,7 ± 2,1	701	70,1 ± 1,1[c]
Співанка, АН 0,05 %	603	60,3 ± 1,5	578	57,8 ± 1,1[d]
Співанка, АН 0,1 %	523	52,3 ± 2,5	493	49,3 ± 1,1[e]
Алтіго, контроль	917	91,7 ± 0,6	911	91,1 ± 1,0[a]
Алтіго, ЕМС 0,025 %	830	83,0 ± 3,6	801	80,1 ± 1,2[b]
Алтіго, ЕМС 0,05 %	710	71,0 ± 1,0	656	65,6 ± 1,1[c]
Алтіго, ЕМС 0,1 %	560	56,0 ± 2,7	501	50,1 ± 1,1[d]
Алтіго, АН 0,01 %	793	79,3 ± 2,1	741	74,1 ± 1,0[b]
Алтіго, АН 0,025 %	666	66,7 ± 2,1	604	60,4 ± 1,1[c]
Алтіго, АН 0,05 %	546	54,7 ± 1,5	502	50,2 ± 1,4[d]
Алтіго, АН 0,1 %	430	43,0 ± 2,0	381	38,1 ± 1,0[e]

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

Застосований діапазон концентрацій у ході експерименту наближався до напівлетального рівня. За результатами факторного аналізу встановлено статистично значущий внесок генотипу (сорту) у прояв досліджуваних показників ($F = 40,76$; $F_{0,05} = 5,59$; $P < 0,01$), а також виражений вплив підвищення

концентрації мутагенів (F = 188,50; $F_{0,05}$ = 3,78; P < 0,01) в усіх варіантах. Відмінності за показником перезимівлі також були повністю достовірними (F = 17,21; $F_{0,05}$ = 5,17; P < 0,01).

Співанка в усіх варіантах зберігала вищу схожість і виживання, ніж Алтіго за тих самих концентрацій. Найбільша різниця проявляється на високих дозах (0,1%). Зокрема, за дії АН 0,1%: Співанка — 52,33% схожість та 49,3% виживання; Алтіго — 43,0% та 38,1% відповідно. За дії ЕМС 0,1% ці показники становили: для сорту Співанка 61,0% та 60,1%; Алтіго 56,0% та 50,1% відповідно.

За відносним зниженням за ознаками для розрахунку $РД_{50}$ депресія відносно контролю для сорту Співанка (рис. 3.3) ЕМС 0,1% -33,33% (схожість) і -33,8% (виживання); АН 0,1% -42,0% та -44,6%. Для сорту Алтіго (рис. 3.4) ЕМС 0,1% -35,67% та -41,0%; АН 0,1% -48,67% та -53,0%.

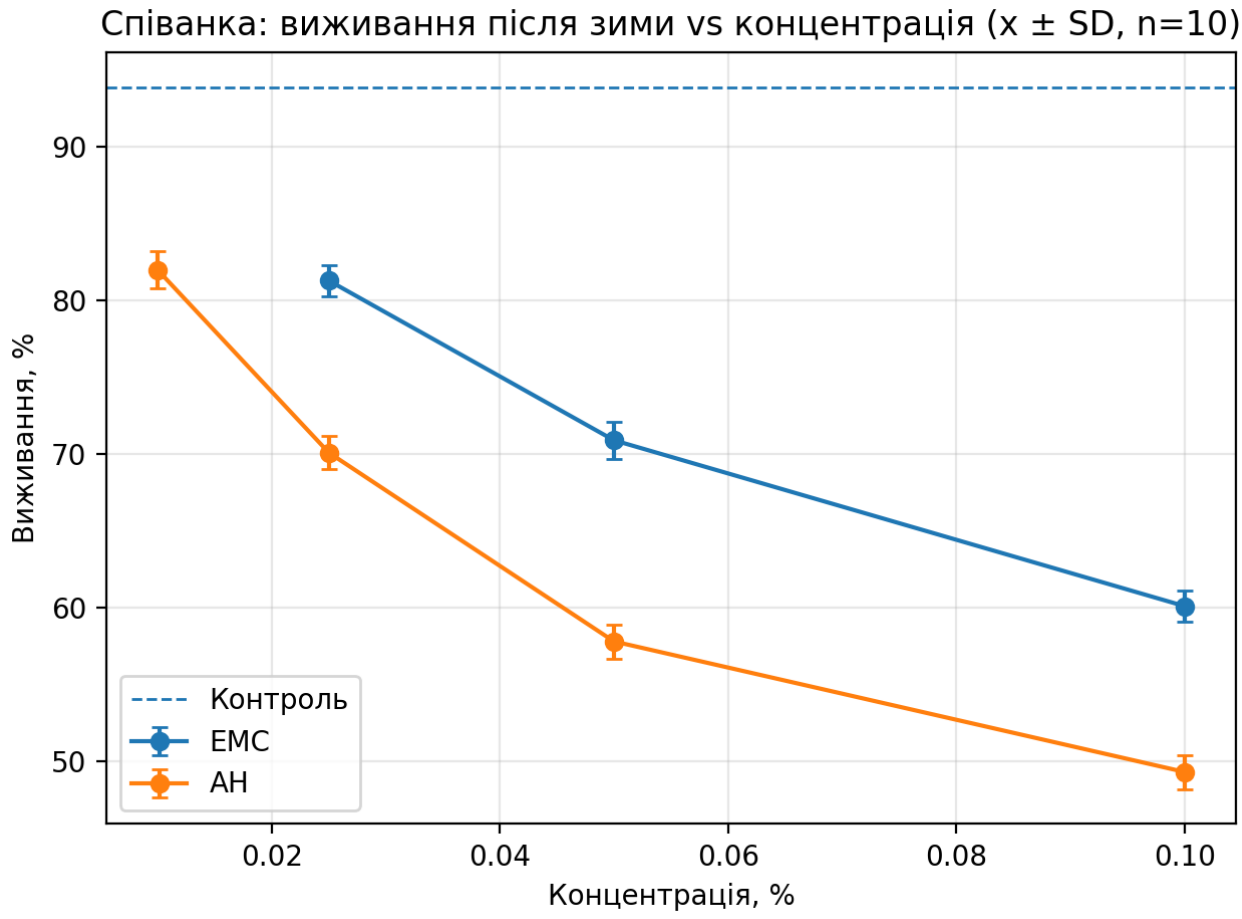

Рис. 3.3. Вплив концентрації на виживання для сорту Співанка

Азид натрію в середньому дає сильнішу депресію, ніж ЕМС, у обох сортів. Різниця особливо чітка за дії концентрації 0,1% (і за схожістю, і за виживанням). Для обох мутагенів та обох сортів фіксується монотонний спад схожості й виживання зі зростанням концентрації.

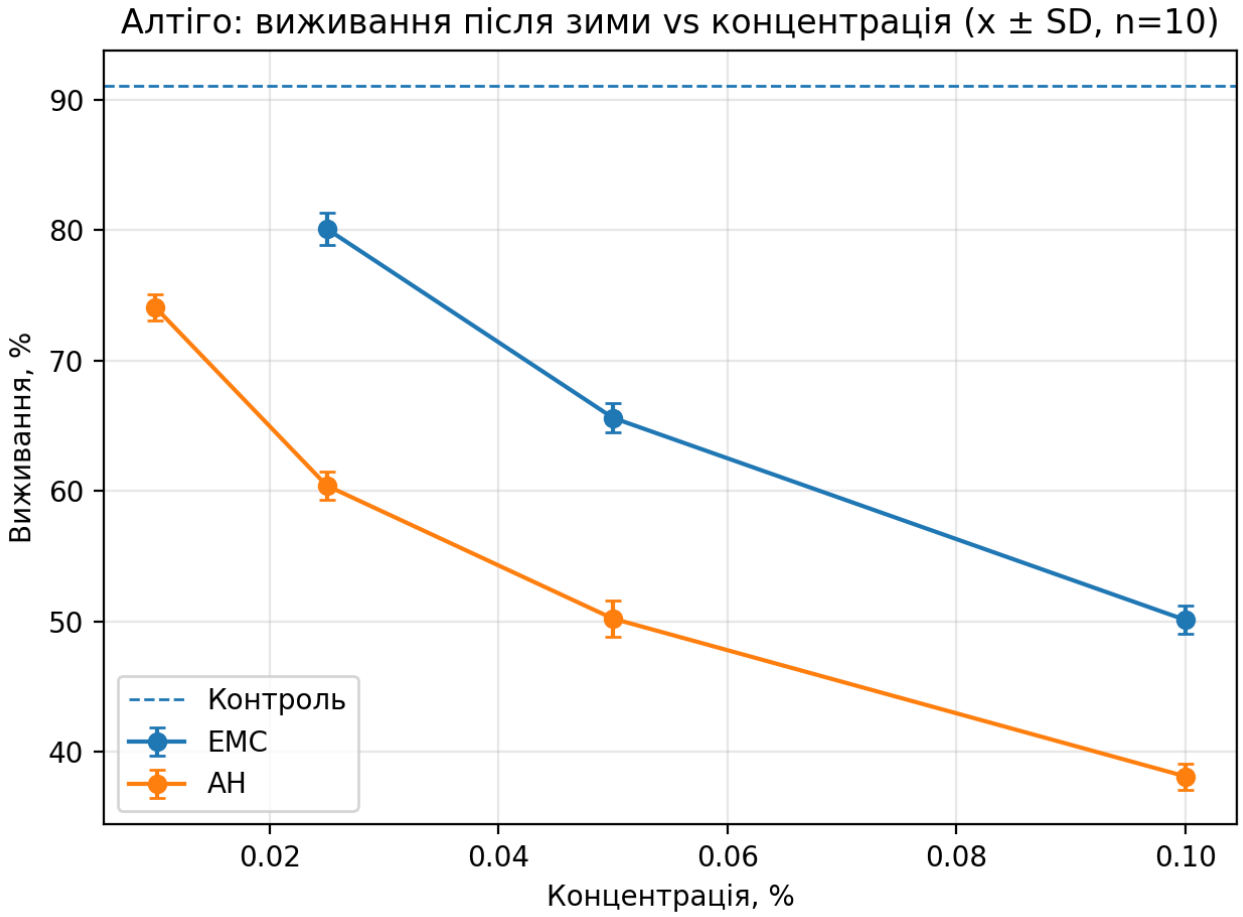

Рис. 3.4. Вплив концентрації на виживання для сорту Алтіго

На рівні 0,1% для АН і ЕМС показники наближаються до напівлетальних (особливо для Алтіго й для АН). У Алтіго втрати після перезимівлі різко зростають із збільшенням концентрації мутагену (до 10–11% серед сходів на 0,1%). У сорту Співанка втрати переважно в межах 3,6–5,7% (АН), а для ЕМС концентрацією 0,1% вони менші (1,5%) — це типово, коли на жорсткій дозі “виживає” більш стійка підвибірка (рис. 3.5).



Рис. 3.5. Вплив АН на схожість зразків

Результати оцінки фертильності пилку пшениці озимої наведено в табл. 3.2 та 3.3. Показник достовірно реагував на підвищення концентрації мутагенів ($F = 163,17$; $F_{0,05} = 3,11$; $P < 0,01$), а також відображав генотипні відмінності між двома сортами ($F = 23,19$; $F_{0,05} = 5,17$; $P < 0,01$).

В усіх варіантах і для обох сортів стерильність пилку статистично значущо зростала за дії кожної з використаних концентрацій. Генотипна складова проявлялася переважно на вищих рівнях мутагенного навантаження й була більш вираженою в разі застосування азиду натрію, що підтверджено статистично ($F = 12,17$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,005$).

Таблиця 3.2

Оцінка стерильності пилку в першому поколінні пшениці озимої після обробки етилметансульфонатом (x ± SD, n = 10)

Сорт	Контроль	ЕМС 0,025 %	ЕМС 0,05 %	ЕМС 0,1 %
Співанка	97,70 ± 0,80[a]	89,30 ± 1,00[b]	79,20 ± 1,00[c]	69,90 ± 1,40[d]
Алтіго	95,80 ± 0,80[a]	86,70 ± 0,90[b]	77,30 ± 0,90[c]	65,10 ± 1,40[d]

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

Таблиця 3.3

Оцінка стерильності пилку в першому поколінні пшениці озимої після обробки азидом натрію (x ± SD, n = 10)

Сорт	Контроль	АН 0,01%	АН 0,025%	АН 0,05%	АН 0,1%
Співанка	97,70 ± 0,80[a]	88,60 ± 1,10[b]	81,20 ± 1,00[c]	72,50 ± 1,20[d]	65,70 ± 1,20[e]
Алтіго	95,80 ± 0,80[a]	87,20 ± 1,00[b]	79,50 ± 0,90[c]	67,10 ± 1,10[d]	54,30 ± 1,30[e]

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

Рівень фертильності в сорту Співанка (контроль 97,7%) за дії ЕМС у варіанті 0,025% становить 89,3% (процент до контролю -8,4); 0,05% — 79,2% (процент до контролю -18,5) ЕМС 0,1% — 69,9% (процент до контролю -27,8).

Спостерігається чітка лінійна дозозалежна депресія; усі градації розрізняються, що узгоджується з ANOVA ($p < 0,05$) (рис. 3.6).

Рівень фертильності в сорту Алтіго (контроль 95,8%) за дії ЕМС у варіанті 0,025% становить 86,7% (процент до контролю -9,1); 0,05% — 77,3% (процент до контролю -18,5); 0,1% — 65,1% (процент до контролю -30,7). Сорт Алтіго чутливий на високій дозі: за 0,1% цей показник нижчий, ніж у Співанки на 4,8 % (65,1 проти 69,9). На 0,05% різниця мала (77,3 проти 79,2).

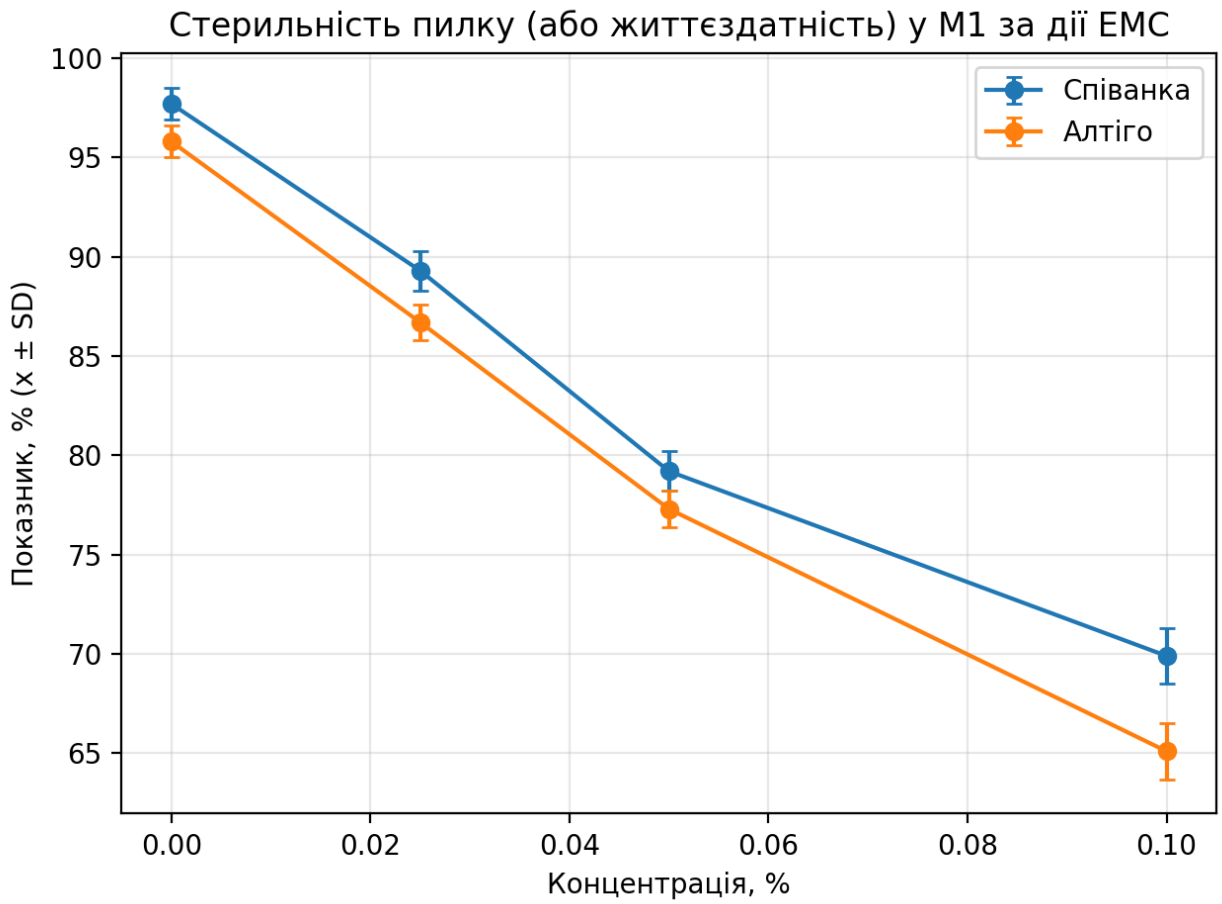

Рис. 3.6. Вплив ЕМС на схожість зразків

ЕМС як мутаген знижує фертильність пилку дозозалежно в обох сортів; генотипний розрив стає помітнішим на максимальній концентрації.

У азиду натрію сильніший ефект і виражена генотипна різниця (табл. 3.3). Так, у разі дії на сорт Співанка (контроль 97,7%) за концентрації 0,01% фертильність становить 88,6% (процент до контролю -9,1), 0,025% — 81,2% (процент до контролю -16,5), 0,05% —72,5% (процент до контролю -25,2 %, 0,1% — 65,7% (процент до контролю -32,0).

Зі свого боку для сорту Алтіго (контроль 95,8%) за концентрації АН 0,01% фертильність дорівнювала 87,2% (процент до контролю -8,6), АН 0,025% — 79,5% (процент до контролю -16,3), АН 0,05% — 67,1% (процент до контролю -28,7), АН 0,1% — 54,3% (процент до контролю -41,5).

Найсильніша різниця між сортами фіксується саме за дії АН 0,1%: Співанка 65,7%, Алтіго 54,3%, розрив становить 11,4 %. Тобто за високих доз

азиду натрію Алтіго втрачає репродуктивну здатність значно швидше, і ця концентрація є для нього напівлетальною (рис. 3.7).

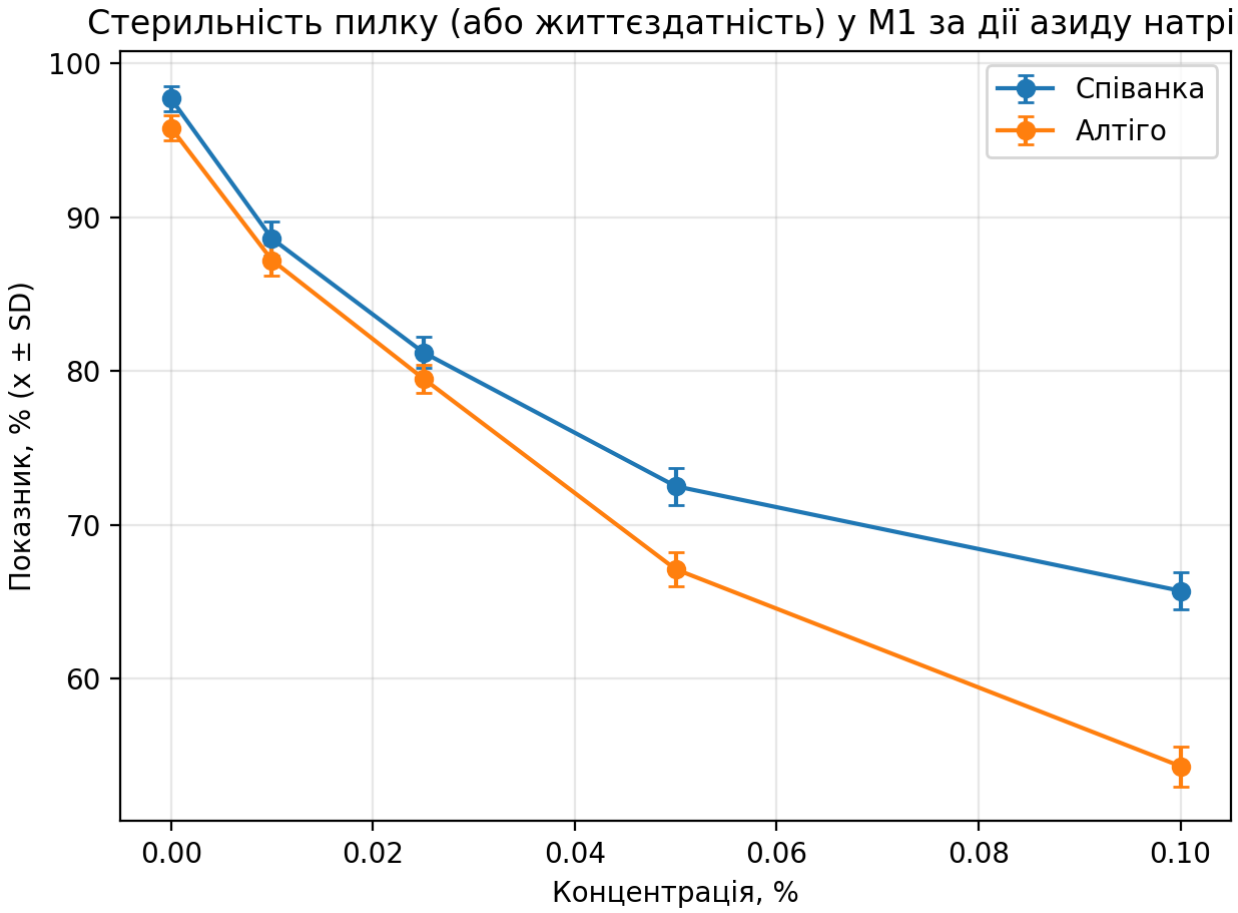

Рис. 3.7. Вплив АН на фертильність зразків

Отже, щодо АН фіксується чітка дозозалежність, він демонструє жорсткіший вплив, а взаємодія «генотип – концентрація» проявляється різкіше, ніж у разі ЕМС.

АН систематично сильніший за ЕМС, причому для Алтіго різниця особливо велика: на 0,05–0,1% (рис.3.8).

Концентрація — головний драйвер зниження показника. Мутаген АН викликає більшу репродуктивну депресію, ніж ЕМС за однакових доз. Генотип Алтіго більш чутливий, і ця різниця посилюється з ростом концентрації (особливо для АН). Найкритичніша комбінація фертильності: Алтіго + АН 0,1% (54,3%).



Рис. 3.8. Вплив АН на вегетації у першому поколінні

У таблиці 3.4 подано результати щодо особливостей впливу мутагенів на елементи структури врожайності. Загалом оцінювали 9 ознак, однак показники загальної та продуктивної кущистості, довжини головного колоса та кількості колосків головного колоса не наведені. Причина полягає в тому, що їхня варіативність була статистично помітною переважно лише за дії четвертої (і не завжди третьої) концентрації азиду натрію, а також третьої концентрації ЕМС, тобто лише в умовах найвищого мутагенного навантаження.

Тому в таблиці наведено лише ті показники, які демонстрували високу або принаймні середню мінливість у ширшому діапазоні концентрацій: висота рослин, кількість зерен і маса зерна з головного колоса, продуктивність (озерненість) рослини, а також маса тисячі зерен.

Таблиця 3.4

Елементи структури врожайності та прояви мутагенної депресії

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Співанка, вода	87,70[a]	33,00[a]	1,20[a]	3,64[a]	40,10[a]
Співанка, ЕМС 0,025 %	81,20[b]	32,00[a]	1,10[b]	3,39[b]	37,20[b]
Співанка, ЕМС 0,05 %	74,50[c]	31,00[a]	1,00[c]	3,07[c]	32,50[c]
Співанка, ЕМС 0,1 %	67,50[d]	25,00[b]	0,90[d]	2,12[d]	26,90[d]
Співанка, АН 0,01 %	83,10[b]	32,00[a]	1,10[b]	3,22[b]	38,10[b]
Співанка, АН 0,025 %	79,20[c]	31,00[a]	0,90[c]	2,83[c]	34,20[c]
Співанка, АН 0,05 %	74,80[d]	25,00[b]	0,80[d]	2,28[d]	27,50[d]
Співанка, АН 0,1 %	71,10[e]	13,00[b]	0,70[e]	1,61[e]	22,00[e]
Алтіго, вода	75,40[a]	31,00[a]	1,30[a]	4,01[a]	45,90[a]
Алтіго, ЕМС 0,025 %	71,10[b]	29,00[a]	1,20[b]	3,51[b]	41,30[b]
Алтіго, ЕМС 0,05 %	66,90[c]	29,00[a]	1,00[c]	2,98[c]	36,10[c]
Алтіго, ЕМС 0,1 %	63,10[d]	24,00[b]	0,90[d]	2,61[d]	30,00[d]
Алтіго, АН 0,01 %	72,50[b]	29,00[a]	1,10[b]	3,61[b]	40,70[b]
Алтіго, АН 0,025 %	69,10[c]	29,00[a]	1,00[c]	3,08[c]	35,20[c]
Алтіго, АН 0,05 %	65,40[d]	24,00[b]	0,80[d]	2,48[d]	31,00[d]
Алтіго, АН 0,1 %	61,50[e]	22,00[b]	0,7-[e]	1,61[e]	26,10[e]

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

Наведені дані чітко демонструють прояв мутагенної депресії в першому поколінні для обох сортів, причому характер реакції визначається одночасно генотипом, типом мутагену та рівнем концентрації. Загальна тенденція однакова для всіх показників: зі зростанням концентрації зменшуються висота рослин, елементи продуктивності колоса й загальна зернова продуктивність рослини, а також погіршується показник маси тисячі зерен. Водночас ступінь цих змін суттєво різниться між Співанкою та Алтіго, а також між ЕМС і азидом натрію.

У вихідному стані сорти істотно відрізняються за фоном продуктивності. Співанка характеризується більшою висотою рослин, але має нижчу масу тисячі зерен. Алтіго, навпаки, є нижчим, проте має вищу масу тисячі зерен і дещо кращі показники за масою зерна з рослини. Це важливо, тому що однаковий

депресивний вплив мутагену накладається на різні стартові рівні й по-різному помітний у кінцевих значеннях.

Для Співанки ЕМС проявляє класичну дозозалежну депресію. Уже на мінімальній концентрації помітно знижується висота рослин і маса зерна, хоча кількість зерен у колосі ще майже не змінюється. На середній концентрації спад стає більш відчутним, особливо за масою тисячі зерен, що свідчить про пригнічення формування зерна. На максимальній концентрації ЕМС формується найбільш різко виражена депресія: висота знижується до мінімальних значень, кількість зерен у колосі зменшується вже не косметично, а суттєво, і паралельно різко просідає маса зерна з колоса та з рослини.

Тобто висока концентрація ЕМС впливає не лише на ріст, а й на відтворну та продуктивну сферу, знижуючи потенційну врожайність через комбінований ефект – менше зерен і слабший налив. Зокрема, для сорту Співанка (контроль: висота 87,7 см; 33 зернини з колоса; 1,23 г з колоса; 3,64 г з рослини; МТЗ 40,1 г) за ЕМС 0,025%: висота менша на 7,4%, зерен у колосі на 3,0%, маса зерна з колоса на 8,9%, маса зерна з рослини на 6,9%, МТЗ на 7,2%. Це доволі м’яка депресія: структура колоса майже збережена, основні втрати йдуть через зниження маси зерна та МТЗ.

ЕМС 0,05%: висота менша на 15,1%, зерен у колосі на 6,1%, маса з колоса на 17,9%, маса з рослини на 15,7%, МТЗ знижено на 19,0%. Депресія стає системною – зменшується і ріст, і налив зерна.

ЕМС 0,1: висота менша на 23,0%, зерен у колосі на 24,2%, маса з колоса на 26,8%, маса з рослини на 41,8%, МТЗ на 32,9%. На цій концентрації ЕМС уже ламає структуру врожайності: зменшується і кількість зерен, і їхня маса, а загальна продуктивність рослини падає особливо різко.

Азид натрію для Співанки загалом діє жорсткіше, і це особливо видно за продуктивними показниками. На малих концентраціях зниження висоти та маси зерна вже помітне, але ключова різниця проявляється на вищих концентраціях.

За середньої концентрації азиду натрію різко падає кількість зерен у колосі й істотно зменшується маса зерна з рослини.

На максимальній концентрації спостерігається найбільш критична картина серед усіх варіантів таблиці для цього сорту: кількість зерен у колосі зменшується дуже сильно, одночасно падають маса зерна з колоса й маса зерна з рослини, а маса тисячі зерен переходить у дуже низький діапазон. Це означає, що азид натрію у високій концентрації не просто пригнічує ріст, а ламає структуру врожайності через одночасне зменшення й закладання зерен, і їхнього наливу.

Азид натрію 0,01%: висота менша на 5,2%, зерен у колосі на 3,0%, маса з колоса на 7,3%, маса з рослини на 11,5%, МТЗ на 5,0%. Вплив помірний, але маса зерна з рослини реагує помітніше, ніж при ЕМС 0,025%.

Азид натрію 0,025%: висота менша на 9,7%, зерен у колосі на 6,1%, маса з колоса на 20,3%, маса з рослини на 22,3%, МТЗ на 14,7%. Уже на цій дозі азид натрію сильніше б’є по масі зерна, ніж ЕМС 0,05%.

Азид натрію 0,05%: висота менша на 14,7%, зерен у колосі на 24,2%, маса з колоса на 32,5%, маса з рослини на 37,4%, МТЗ на 31,4%. Тут видно перехід до жорсткої депресії: істотно знижується саме компонент зернистість колоса.

Азид натрію 0,1%: висота менша на 18,9%, зерен у колосі на 60,6%, маса з колоса на 42,3%, маса з рослини на 55,8%, МТЗ на 45,1%. Це найбільш критичний варіант для Співанки, різке зниження кількості зерен є головним джерелом колапсу врожайності. Фактично показники кількість зерен з головного колоса та маса зерна з рослини на рівні $РД_{50}$.

Якщо порівнювати мутагени в межах одного сорту, то для Співанки найбільший ризик різкої втрати продуктивності дає саме азид натрію на високих концентраціях. ЕМС теж формує сильну депресію за максимальної концентрації, але в Співанки зниження кількості зерен у колосі при ЕМС є менш драматичним, ніж при азиді натрію. Виходить, що ЕМС у цьому випадку проявляє більш плавний депресивний профіль, тоді як азид натрію демонструє більш різке провалювання ключових компонентів врожайності.

Таким чином, ЕМС дає поступову депресію, а азид натрію на високих дозах різко знижує ключові компоненти врожайності, особливо через зменшення кількості зерен у колосі.

У Алтіго ЕМС також проявляє чітку концентраційну залежність. Висота знижується поступово й досить рівномірно. На низькій і середній концентраціях кількість зерен у колосі змінюється не так помітно, але зменшується маса зерна з колоса та маса зерна з рослини, тобто головним раннім проявом депресії стає погіршення продуктивності за рахунок маси. На максимальній концентрації ЕМС уже знижується й кількість зерен у колосі, і маса зерна, а також помітно знижується маса тисячі зерен. Це вказує на те, що в Алтіго ЕМС за високої дози зачіпає одразу кілька рівнів формування врожаю, але найхарактернішим є пригнічення наливу зерна та зниження загальної продуктивності рослини.

Для Алтіго (контроль: висота 75,4 см; 31 зернина з колоса; 1,34 г з колоса; 4,01 г з рослини; МТЗ 45,9 г) за дії ЕМС 0,025%: висота менша на 5,7%, зерен у колосі на 6,5%, маса з колоса на 11,2%, маса з рослини на 12,5%, МТЗ на 10,0%. Ранні депресійні ефекти в Алтіго добре видно саме по масі зерна і МТЗ.

ЕМС 0,05%: висота менша на 11,3%, зерен у колосі на 6,5%, маса з колоса на 25,4%, маса з рослини на 25,7%, МТЗ на 21,4%. Депресія росту помірна, але продуктивність падає вже на чверть.

ЕМС 0,1%: висота менша на 16,3%, зерен у колосі на 22,6%, маса з колоса на 35,1%, маса з рослини на 34,9%, МТЗ на 34,6%. За дії максимальної концентрації ЕМС у Алтіго різко погіршуються всі показники.

Дія азиду натрію в сорту Алтіго у варіанті 0,01%: висота менша на 3,8%, зерен у колосі на 6,5%, маса з колоса на 16,4%, маса з рослини на 10,0%, МТЗ на 11,3%. Для Алтіго навіть низька доза азиду натрію помітно знижує масу зерна з колоса.

АН 0,025%: висота менша на 8,4%, зерен у колосі на 6,5%, маса з колоса на 27,6%, маса з рослини на 23,2%, МТЗ на 23,3%. Азид натрію тут суттєво сильніший за ЕМС 0,025% саме за масою та МТЗ.

АН 0,05%: висота менша на 13,3%, зерен у колосі на 22,6%, маса з колоса на 38,1%, маса з рослини на 38,2%, МТЗ на 32,5%. Депресія стає комплексною, з великими втратами як за кількістю зерен, так і за масою.

АН 0,1%: висота менша на 18,4%, зерен у колосі на 29,0%, маса з колоса на 49,3%, маса з рослини на 59,9%, МТЗ на 43,1%. Це найжорсткіший режим для Алтіго: головний провал іде через масу зерна з рослини та МТЗ. Фактично маса зерна з колоса та рослини на рівні $РД_{50}$.

Для Алтіго азид натрію демонструє сильний депресивний ефект, особливо на середній і високій концентрації. Висота знижується поступово, але продуктивні показники реагують значно жорсткіше. Вже на середній дозі помітно падає маса зерна з рослини і маса тисячі зерен. На максимальній дозі азиду натрію фіксується найбільш глибока депресія в Алтіго: мінімальна висота, суттєве зниження кількості зерен у колосі, дуже низькі значення маси зерна з рослини і різке зниження маси тисячі зерен. Тобто для Алтіго високі дози азиду натрію призводять до комплексної деградації продуктивності, причому зниження маси тисячі зерен є одним із найчутливіших маркерів цього пригнічення.

У Алтіго азид натрію на високій концентрації загалом дає більш глибоку депресію, ніж ЕМС, і це добре видно за масою тисячі зерен та масою зерна з рослини. ЕМС формує виражене зниження, але азид натрію сильніше просаджує фінальний результат через гірший налив і нижчу загальну продуктивність. Водночас у Алтіго немає такого різкого колапсу кількості зерен у колосі, як у Співанки за максимальної дози азиду натрію. Це важлива ознака генотипної специфіки: Алтіго реагує сильно, але більш рівномірно за компонентами, тоді як у Співанки на високій дозі азиду натрію особливо критично провалюється саме компонент «кількість зерен».

Усі варіанти підтверджують, що мутагенна депресія має дозозалежний характер, але її профіль визначається генотипом. Співанка загалом краще зберігає висоту і продуктивність на низьких і середніх концентраціях, проте є дуже чутливою до високої дози азиду натрію саме за кількістю зерен у колосі.

Алтіго на всіх дозах демонструє більш виражене зниження маси тисячі зерен і маси зерна з рослини, тобто депресія сильніше відбивається на наливі зерна й підсумковій продуктивності.

Алтіго більш чутливий за показниками маси зерна з колоса та рослини, у нього депресія найшвидше проявляється через падіння маси зерна з колоса, маси з рослини та МТЗ, особливо за дії азиду натрію.

На високих дозах азид натрію стабільно викликає глибшу депресію, ніж ЕМС, особливо за масою зерна з рослини та МТЗ.

У Співанки найбільш критично падає кількість зерен у колосі при АН 0,1% (-60,6%), у Алтіго найсильніше просідає маса зерна з рослини при АН 0,1% (-59,9%), що відображає різкий зрив продуктивності.

Обробка результатів математично показала, що за першою ознакою мутагенна депресія є статистично достовірною для всіх варіантів: у межах кожного сорту та кожного мутагену всі градації концентрацій відрізняються між собою і від контролю. В усіх випадках чітко фіксується значущий вплив як азиду натрію ($F = 67,20$; $F_{0,05} = 2,89$; $P < 0,01$), так і ЕМС ($F = 34,11$; $F_{0,05} = 3,21$; $P < 0,01$). Вплив генотипу проявляється не за кожної концентрації, однак загалом також є статистично значущим ($F = 8,07$; $F_{0,05} = 4,14$; $P = 0,02$).

Озерненість головного колоса виявилася менш варіабельною порівняно з іншими компонентами структури врожайності, проте її зміни також мають достовірний характер. Зокрема, підтверджено значущі відмінності між генотипами ($F = 4,47$; $F_{0,05} = 4,14$; $P = 0,05$) і між рівнями концентрацій ($F = 8,07$; $F_{0,05} = 2,89$; $P = 0,02$). При цьому для обох сортів концентрації фактично згрупувалися у два класи: різниця ставала виразною переважно при переході до вищих доз — третьої–четвертої концентрації азиду натрію та максимальної концентрації ЕМС.

Показники маси зерна з головного колоса та маси зерна з рослини характеризувалися подібним типом мінливості та реагували на зростання концентрацій більш “чутливо”. Для цих ознак кожна концентрація статистично відрізнялася як від контролю, так і від інших градацій. Відмінності між сортами

були достовірними ($F = 5,66$; $F_{0,05} = 4,14$; $P = 0,04$), як і відмінності між концентраціями ($F = 54,10$; $F_{0,05} = 2,89$; $P < 0,01$), що підтверджує сильний дозозалежний депресивний ефект.

Аналогічна закономірність встановлена і для маси тисячі зерен (МТЗ): зі збільшенням концентрації мутагенів показник знижувався статистично достовірно на кожному кроці. Виявлено значущі відмінності як між сортами ($F = 4,34$; $F_{0,05} = 4,14$; $P = 0,05$), так і між концентраціями ($F = 92,43$; $F_{0,05} = 2,89$; $P < 0,01$), що свідчить про високий внесок дозового чинника у формування депресії за МТЗ.

Оцінка елементів структури врожайності в першому поколінні показала, що мутагенна дія проявляється комплексно і дозозалежно. В обох сортів із підвищенням концентрації мутагенів спостерігається стійка тенденція до зменшення висоти рослин, зниження продуктивності колоса та рослини, а також погіршення наливу зерна, що відображається в зниженні маси тисячі зерен. При цьому характер депресії залежить від генотипу: сорти відрізняються як вихідним рівнем продуктивності, так і чутливістю окремих компонентів врожайності.

У контрольному варіанті Співанка формує високорослий тип із відносно стабільною кількістю зерен у колосі та помірною масою тисячі зерен. Уже на низьких концентраціях обох мутагенів депресія проявляється насамперед через зниження висоти та зменшення маси зерна, тоді як кількість зерен у колосі спочатку змінюється незначно. Це означає, що на стартових дозах мутагенний стрес передусім погіршує загальний стан рослини та налив зерна, а не різко ламає формування генеративних структур.

На середніх дозах депресія стає помітною вже не тільки в масі, а й у компонентах, пов’язаних із зав’язуванням зерна. Особливо показовим є азид натрію: при переході до підвищених концентрацій саме він швидше знижує кількість зерен у колосі та загальну продуктивність рослини. На максимальній дозі азиду натрію формується критичний профіль: різко знижується кількість зерен у колосі, паралельно зменшуються маса зерна з колоса і з рослини, а маса тисячі зерен переходить у дуже низький діапазон. Такий набір змін характерний

для надмірної депресії, коли вихід перспективного матеріалу різко скорочується через поєднання зниження фертильності, закладання зерна та його наливу.

За ЕМС у Співанки також спостерігається чітка дозова залежність, але руйнування структури врожайності є більш поступовим. Навіть за високої концентрації ЕМС, попри істотне зниження висоти та маси тисячі зерен, зниження кількості зерен у колосі менш різке, ніж при азиді натрію. Практично це означає, що для Співанки ЕМС за однакових рівнів концентрації частіше дає м’якший сценарій депресії, тоді як азид натрію проявляється жорсткіше, особливо у верхній частині діапазону доз.

Алтіго в контролі є нижчим за висотою, але має вищу масу тисячі зерен і кращий потенціал за масою зерна з рослини. Під мутагенною дією в цього сорту особливо чутливим виявляється саме блок, пов’язаний із наливом зерна та кінцевою масою продукції. На низьких дозах і ЕМС, і азиду натрію насамперед зменшується висота та маса зерна, при цьому кількість зерен у колосі знижується не так різко, як у Співанки на високих дозах азиду.

На середніх дозах у Алтіго виразно зменшується маса зерна з рослини та маса тисячі зерен, тобто депресія проявляється через обвал наливу зерна й загальної продуктивності. На максимальних концентраціях обох мутагенів депресія стає комплексною: висота мінімізується, знижується кількість зерен у колосі, а маса тисячі зерен падає до значень, що вже важко розглядати як прийнятні для селекційної роботи з широкою популяцією. При цьому азид натрію в Алтіго формує глибший депресивний ефект, ніж ЕМС, і саме він найбільше знижує кінцеву продуктивність і налив зерна.

Узагальнення трьох блоків показників (схожість і перезимівля, стан пилку, структура врожайності) дає узгоджену картину: азид натрію загалом діє жорсткіше, а високі дози обох мутагенів наближають популяцію до рівня, коли депресивні наслідки переважають селекційну користь.

Ознаки напівлетального рівня в практичному сенсі тут проявляються не лише як зниження схожості, а як різкий спад ключових компонентів урожайності, насамперед кількості зерен у колосі, маси зерна з рослини і маси

тисячі зерен. Для Співанки найкритичнішим варіантом є верхня доза азиду натрію, де зниження продуктивних компонентів має характер структурного «колапсу». Для Алтіго надмірна депресія також найвиразніша за високих доз азиду натрію, але додатково видно, що цей сорт загалом сильніше реагує спадом наливу зерна, тому навіть середні дози для нього можуть бути менш бажаними, якщо мета — зберегти широкий пул життєздатних продуктивних рослин у М1–М2.

Для класифікації варіантів і статистичного підтвердження параметрів мінливості за кожною ознакою було застосовано дискримінантний аналіз (табл. 3.4). Отримані результати узгоджуються з висновками факторного аналізу: перелік ознак, що найбільш чітко диференціювали варіанти за рівнем мінливості, залишився однаковим (рис. 3.9 та 3.10).

Таблиця 3.5

Підсумки дискримінантного аналізу онтогенетичних показників пшениці озимої в першому поколінні (М1)

Параметри у моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-критичне (4,11)	p-рівень
Схожість, шт	0,410	17,090	<0,01
Виживання, шт	0,500	19,220	<0,01
Фертильність, %	0,580	21,130	<0,01
Висота, см	0,480	18,990	<0,01
Загальна кущистість	0,030	1,120	0,18
Продуктивна кущистість	0,030	1,130	0,18
Довжина головного колоса, см	0,020	0,890	0,20
Кількість колосків, шт.	0,020	0,790	0,21
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,080	2,160	0,08
Маса зерна з головного колоса, г	0,410	15,980	<0,01
Маса зерна з рослини, г	0,260	8,920	0,01
МТЗ, г	0,580	24,160	<0,01

До високомінливих належали схожість, виживання, фертильність, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини та маса тисячі зерен (МТЗ) —

саме ці показники найнадійніше й статистично значуще відображали прояв мутагенної депресії.

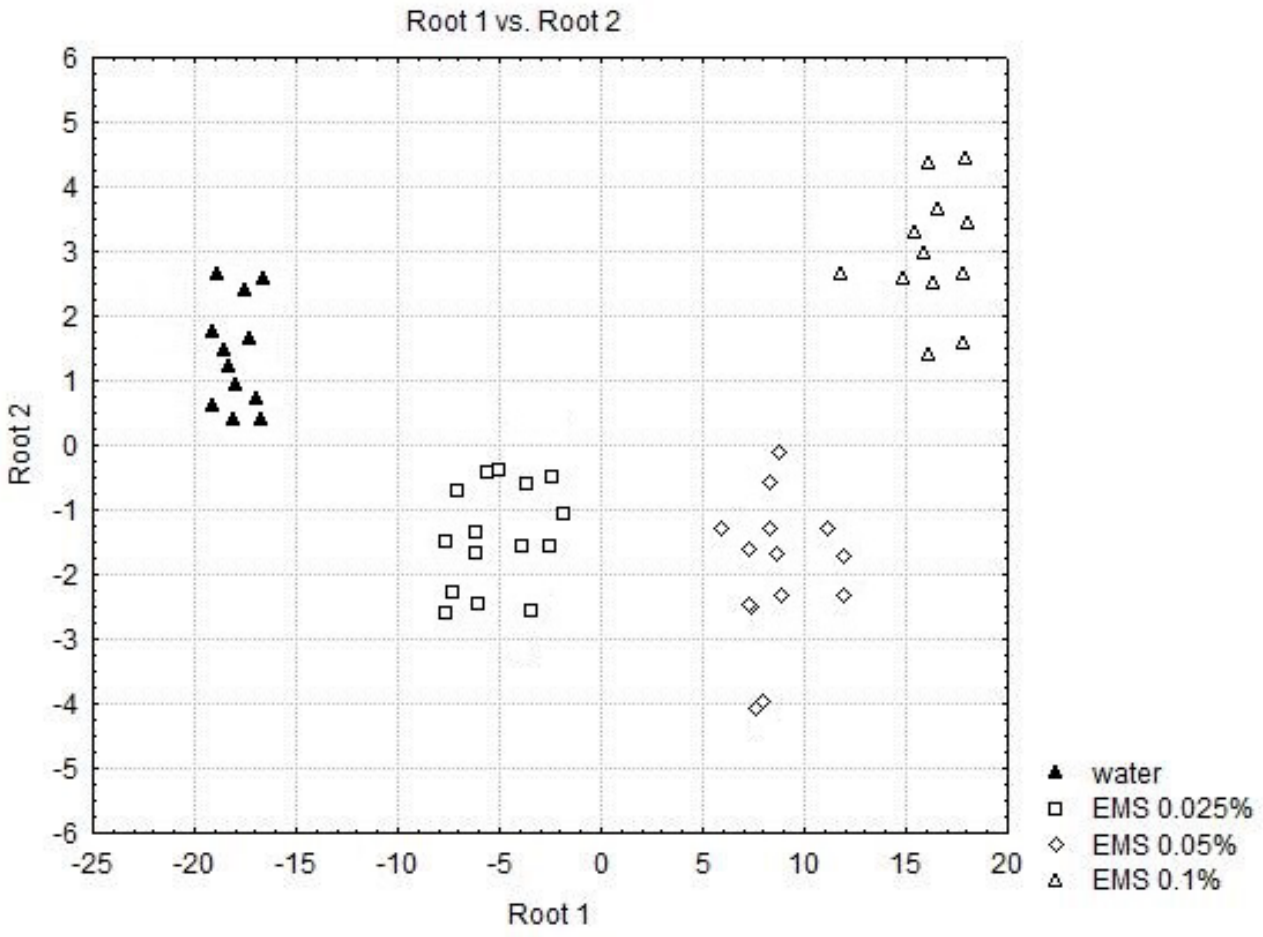

Рис. 3.9. Класифікація дії ЕМС у факторному просторі

Якщо метою є одержання великої мутантної популяції з прийнятним виходом продуктивного матеріалу, то найбільш придатним є нижній і частково середній діапазон доз, тоді як верхні концентрації доцільніше розглядати як стрес-тести, а не як стандартні режими для масової популяції.

Для обох сортів найбільш безпечним рівнем, який ще дає змогу зберігати основні компоненти врожайності без різкого руйнування структури, є низькі концентрації ЕМС та низькі концентрації азиду натрію. Середні концентрації можуть використовуватися як компромісний варіант у разі потреби підвищити частоту мінливості, але з розумінням, що вихід перспективних форм зменшуватиметься, особливо в Алтіго. Найвищі концентрації, особливо для

азиду натрію, формують надмірну депресію за комплексом ознак і різко скорочують селекційно цінний матеріал.

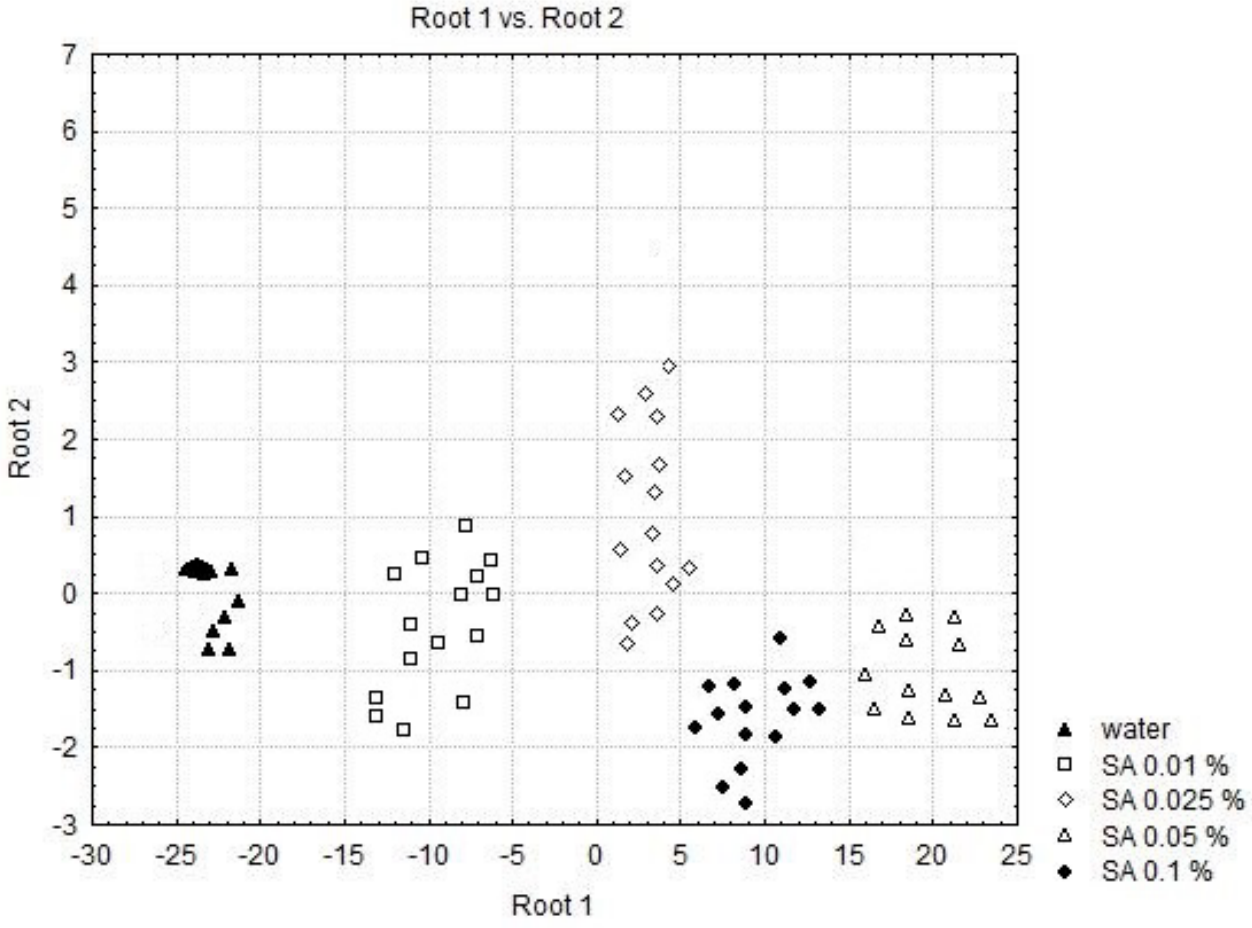

Рис. 3.10. Класифікація дії АН у факторному просторі

Загалом встановлено, що азид натрію зумовлює суттєво вищий рівень мутагенної депресії, ніж етилметансульфонат. За генотиповою реакцією сорт Алтіго виявився більш чутливим (вразливим) до мутагенної дії, ніж сорт Співанка, проте ця відмінність проявляється не у всіх варіантах і не завжди досягає статистичної достовірності, особливо за використання помірних (перших двох) концентрацій обох мутагенів.

Підвищення рівня мутагенного навантаження за третьої концентрації ЕМС та третьої–четвертої концентрацій азиду натрію супроводжується різко вираженими депресивними наслідками, зокрема і значними втратами рослинного матеріалу, що робить такі режими небажаними для практичної

роботи під час формування вихідних популяцій. У цьому контексті більш придатними з позицій балансу ознак «мінливість–життєздатність» є м’якші режими: для ЕМС — 0,025% і 0,05%, для азиду натрію — 0,01% і 0,025%, де рівень депресії залишається прийнятним, а вихід матеріалу достатнім для подальшого добору.

Найбільш чутливими до зростання концентрацій і, відповідно, найінформативнішими для контролю депресивних ефектів виявилися показники схожості, виживання після перезимівлі, фертильності, маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини, а також маси тисячі зерен. Саме ці ознаки доцільно розглядати як базові моніторингові індикатори рівня мутагенної депресії під час роботи з високоактивними хімічними агентами.

На наступному етапі досліджень передбачено виконати оцінку цитогенетичної активності досліджуваних чинників у обох сортів, щоб зіставити рівень депресії на фенотиповому рівні з частотою та спектром цитогенетичних порушень і уточнити особливості генотип-мутагенної взаємодії.

Висновки до розділу 3

1. Азид натрію зумовлює суттєво вищий рівень мутагенної депресії, ніж етилметансульфонат. За депресивними ефектами в першому поколінні сорт Алтіго виявився більш чутливим (вразливим) до мутагенної дії, ніж сорт Співанка, проте ця відмінність проявляється не у всіх варіантах і не завжди досягає статистичної достовірності, особливо за використання помірних (перших двох) концентрацій обох мутагенів.

2. Підвищення рівня мутагенного навантаження до третьої концентрації ЕМС та третьої–четвертої концентрацій азиду натрію супроводжується різко вираженими депресивними наслідками, зокрема й значними втратами рослинного матеріалу, що робить такі режими небажаними для практичної роботи під час формування вихідних популяцій для селекційного процесу.

3. Придатними з позицій балансу ознак «мінливість–життєздатність» є помірні концентрації: для ЕМС — 0,025% і 0,05%, для азиду натрію — 0,01% і

0,025%, де рівень депресії залишається прийнятним, а вихід матеріалу достатнім для подальшого добору.

4. Найбільш чутливими до зростання концентрацій і, відповідно, найінформативнішими для контролю депресивних ефектів виявилися показники схожості, виживання після перезимівлі, фертильності, маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини, а також маси тисячі зерен. Саме ці ознаки доцільно розглядати як моніторингові індикатори рівня мутагенної депресії в першому поколінні.

5. Показники загальної/продуктивної кущистості, довжини колоса та кількості колосків у цій моделі мають низьку дискримінувальну здатність і є малопридатними як маркери депресії: необхідні ефекти проявляються лише в разі застосування високих концентрацій.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Кришин Р. О., Назаренко М. М. Мутагенна депресія у пшениці озимої при дії високоактивних супермутагенів. *Аграрні інновації.* 2023. Вип. 20. С. 100–104. Режим доступу: https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2023.20.15

2. Kryshyn R., Nazarenko M. Germination of winter wheat plants under mutagen action. *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. 95-98.

3. Kryshyn R., Nazarenko M. Mutagenic depression at first generation winter wheat under the action of highly-active chemical supermutagens. *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. 195-196.

РОЗДІЛ 4
ДІЯ ЕТИЛМЕТАНСУЛЬФОНАТУ ТА АЗИДУ НАТРІЮ НА КЛІТИННОМУ РІВНІ

Використання хімічних чинників як агентів екогенетичного поліпшення культурних рослин відіграє ключову роль у підвищенні та стабілізації продовольчого виробництва для задоволення потреб населення Землі, чисельність якого зростає. Досягнення екологічної генетики істотно впливають на наукові дослідження, збереження видів, екологічне управління та розроблення адаптаційних стратегій у відповідь на зміну клімату. Розуміння генетичних аспектів екологічних взаємодій формує основу для ефективнішого збереження біорізноманіття та практик сталого управління ресурсами. Генетична регуляція реакцій організмів на чинники середовища є визначальною для їхнього адаптивного потенціалу, а вивчення цих механізмів дає цінні уявлення про те, як популяції пристосовуються до змінних умов довкілля [184, 185].

Дослідження частоти хромосомних ушкоджень дає змогу оцінити загальну генетичну й епігенетичну активність конкретних чинників, тоді як аналіз спектра подальших змін допомагає пов’язати характер майбутніх мутацій з індукцією рідкісних типів перетворень. Хоча не існує тест-системи, яка безпосередньо поєднувала б зміни на рівні організму з ушкодженнями ДНК, певні закономірності все ж простежуються. Хімічні агенти, зокрема етилметансульфонат, який дедалі ширше застосовують як мутаген, демонструють підвищену сайтспецифічність. Це зумовлює більшу частоту окремих типів змін, що в рослинних об’єктах проявляється відносним зростанням частоти рідкісних мутацій, а також специфічними формами карликовості та стерильності [18, 109].

Тест-системи широко застосовують для екологічного моніторингу з метою оцінки рівня забруднення на певній території. Такі системи надають інформацію не лише про масштаб забруднення, а й про його характер, можливі

причини та потенційні наслідки. Методи, що ґрунтуються на тестуванні хромосомних змін, є добре відпрацьованими, стандартизованими та міжнародно визнаними завдяки своїй надійності [186, 187].

Оцінювання нових мутагенів на клітинному рівні часто передбачає спостереження за елімінацією клітин за високих доз або концентрацій чинника. Зазвичай частота хромосомних змін досягає максимуму на певному рівні дози/концентрації, після чого знижується, що фактично визначає практичну межу застосування мутагену. У багатьох випадках у межах певного діапазону доз/концентрацій формується «плато» мутагенної дії, і досягнення такого плато є логічною підставою для припинення подальшого нарощування доз у експерименті [24, 55].

Водночас максимальні ушкодження ядерного апарату не завжди узгоджуються з критичним зниженням виживаності ($ЛД_{50}$) або морфометричних показників ($РД_{50}$). У низці випадків дози на рівні плато або навіть вище можуть бути використані для індукції рідкісних генетичних змін і, відповідно, для вивчення механізмів генетичного контролю окремих ознак. Такий підхід широко застосовують у сучасних генетичних дослідженнях, зокрема під час роботи з хімічними супермутагенами [20, 22].

Об’єкти мутагенної дії, особливо у випадку хімічних агентів, мають визначальне значення, оскільки генотип-специфічні особливості впливають на характер ушкоджень ДНК, зсуви локалізації мутабільних сайтів і перехід окремих ділянок від стану мутабільності до стабільності. Добір оптимального складу генотипів і концентрацій етилметансульфонату дає змогу індукувати бажані типи змін із високою частотою за одночасної мінімізації небажаних побічних ефектів. Це підвищує ефективність цілеспрямованого поліпшення конкретних ознак і властивостей [19, 25].

Коливання реакції окремих об’єктів на мутагенну обробку — насамперед за загальною частотою та спектром хромосомних перебудов — є важливими для виявлення генетично зумовлених характеристик структури ДНК. Не менш значущими є індивідуальні відмінності за чутливістю або (рідше) стійкістю до

мутагенної дії певного чинника. Такі відмінності можуть також залежати від наявності специфічних механізмів толерантності до генетичної активності мутагенної речовини [57, 58].

У хімічному мутагенезі дослідження взаємодії «генотип–мутаген» є особливо важливим через значно вищу варіабельність ефектів навіть у близьких за природою мутагенних агентів. Виявлення змін на хромосомному рівні забезпечує більш швидкі та надійні результати порівняно з класичним експериментальним мутагенезом пшениці, який зазвичай потребує аналізу другого або третього покоління. Водночас азид натрію в цьому контексті залишається недостатньо вивченим, а генотипи вітчизняних сортів пшениці озимої практично не досліджені, особливо в порівняльних схемах. Важливо також, що механізм дії етилметансульфонату суттєво відрізняється від раніше вивчених хімічних мутагенів [61, 63].

Метою дослідження було оцінити потенціал етилметансульфонату та азиду натрію як мутагенів, зокрема їхню здатність індукувати хромосомні аберації, характер взаємодії з різними генотипами та особливості генотип-мутагенної взаємодії. Також оцінювали доцільність використання в подальших дослідженнях, включно з їхньою прогностичною цінністю за результатами клітинного тестування для передбачення мутагенного ефекту на рівні рослин. Окремо вивчали вплив ЕМС на фертильність матеріалу першого покоління, оскільки розглядали це як істотне обмеження його практичного застосування для отримання бажаних зразків.

По 1000 зернин на кожну концентрацію обробляли етилметансульфонатом у концентраціях 0,025%, 0,05% і 0,1% та азидом натрію в концентраціях 0,01%, 0,025%, 0,05% і 0,1%. Контролем слугували зерна, замочені у воді. Обрані концентрації ґрунтувалися на попередніх даних експериментального мутагенезу для злакових культур. Експозиція насіння тривала 24 години відповідно до стандартних протоколів для сортів.

Експеримент передбачав 18 варіантів обробки з використанням двох сортів пшениці озимої — Співанка та Алтіго. Агротехніка вирощування

мутантних популяцій першого покоління відповідала загальноприйнятим для цього регіону методам.

Цитогенетичний аналіз мутагенної активності хімічних агентів здійснювали методом світлової мікроскопії на приладі Micromed XS-3330 (Micromed, Полтава, Україна) при збільшенні 600×. Мікроскоп був оснащений камерою 5 Мп для поліпшення спостереження та фіксації результатів. Аналізували мітотичні клітини первинної кореневої системи проростків пшениці озимої на стадіях від пізньої метафази до анафази, реєструючи хромосомні порушення: фрагменти, подвійні фрагменти, хроматидні та хромосомні містки, мікроядра й відстаючі хромосоми. Клітини зі складними перебудовами (дві й більше аномалії) обліковували окремо.

Для підготовки зразків набубнявіле насіння пророщували за температури 20–22°C до досягнення первинними коренями довжини не більше ніж 1,1 см. Далі кінчики коренів відрізали й фіксували протягом 24 год у фіксаторі Кларка (Clarke’s fixative) — суміші 1 частини льодяної оцтової кислоти та 3 частин 96% медичного етанолу. Зафіксований матеріал зберігали в 70% етанолі в холодильнику. Готували щонайменше 25 тимчасових давлених препаратів, аналізуючи до 1000 клітин на кожну концентрацію та контроль (за вищих концентрацій кількість проаналізованих клітин могла бути меншою). Препарати фарбували ацетокарміном. Якщо тканини кореневих кінчиків були надмірно щільними, їх витримували у 45% розчині льодяної оцтової кислоти для полегшення спостереження.

Статистичну обробку виконували в програмі Statistica 10.0 (TIBCO, Palo Alto, США). Для оцінювання впливу чинників і виявлення генотип-мутагенної взаємодії застосовували модуль ANOVA (рівень значущості $P < 0,05$) з графічною візуалізацією результатів. Попарні порівняння виконували за критерієм Tukey HSD. Описова статистика включала розрахунок середнього арифметичного та стандартного відхилення ($x \pm SD$), а нормальність розподілу перевіряли тестом Шапіро–Вілка (W-тест). Дискримінантний аналіз (стандартні модулі програми) використовували для визначення модельних

характеристик ознак і оцінки їх значущості.

Дослідження частоти хромосомних перебудов за дії ЕМС (табл. 4.1) виявило чіткі відмінності у впливі окремих чинників і їхніх концентрацій, а також порогові рівні для сумарної кількості хромосомних аномалій. Факторний аналіз підтвердив істотний внесок генотипу: між сортами встановлено статистично достовірні відмінності ($F = 8,17$; $F_{0.05} = 2,35$; $P = 0,008$).

Таблиця 4.1

Загальні показники хромосомних аномалій у мітотичних клітинах кореневих кінчиків за дії ЕМС ($x \pm SD$, $n = 800–1000$)

Сорт	Варіант	Мітози, шт	Хромосомні аберації	
			шт	%
Співанка	Вода	1004	4	$0,40 \pm 0,10^a$
Співанка	ЕМС 0,025 %	1009	86	$8,52 \pm 0,30^b$
Співанка	ЕМС 0,05 %	1011	163	$16,12 \pm 0,22^c$
Співанка	ЕМС 0,1 %	889	200	$22,50 \pm 0,31^d$
Алтіго	Вода	1001	7	$0,70 \pm 0,14^a$
Алтіго	ЕМС 0,025 %	1002	97	$9,68 \pm 0,25^b$
Алтіго	ЕМС 0,05 %	1003	163	$16,25 \pm 0,31^c$
Алтіго	ЕМС 0,1 %	801	187	$23,35 \pm 0,36^d$

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

Найбільш виражено це проявлялося у варіанті ЕМС 0,1%, де спостерігалася значна загибель клітин, що свідчило про наближення цієї концентрації до порога шкідливості. Підвищення концентрації ЕМС супроводжувалося стабільним зростанням частоти хромосомних перебудов, причому в межах кожного сорту відмінності були статистично значущими ($F = 118,01$; $F_{0.05} = 2,71$; $P = 2,27 \cdot 10^{-11}$). Крім того, взаємодія «генотип–мутаген» також була достовірною ($F = 7,79$; $F_{0.05} = 3,15$; $P = 0,01$), що підкреслює різну чутливість генотипів до мутагенної обробки.

Базова (фонова) цитогенетична активність у контролі коливалася в межах 0,4–0,7%. За дії ЕМС у концентрації 0,025% частота хромосомних перебудов становила 8,52% (Співанка) – 9,68% (Алтіго); за 0,05% ЕМС — 16,12%

(Співанка) – 16,25% (Алтіго), без істотної різниці між сортами. За 0,1% ЕМС показник зростав до 22,50% (Співанка) – 23,35% (Алтіго), що свідчило про високу цитогенетичну активність, але також про наближення до порога шкідливості, з огляду на підвищену смертність клітин.

Хоча сорт Алтіго демонстрував дещо більшу вразливість, різниця була недостатньою, щоб прогнозувати суттєве зниження життєздатності рослин цього сорту в наступних поколіннях. Отримані дані вказують, що обидва сорти характеризуються помірною цитогенетичною відповіддю на ЕМС і залишаються придатними для подальших мутагенетичних досліджень за умови врахування порогових концентрацій.

Дослідження частоти хромосомних перебудов за дії азиду натрію (табл. 4.2) виявило чіткі відмінності у впливі окремих чинників і їхніх концентрацій, а також порогові значення для сумарної кількості хромосомних аномалій. Факторний аналіз підтвердив істотний вплив генотипу: між сортами встановлено статистично достовірні відмінності ($F = 11,17$; $F_{0.05} = 2,35$; $P = 0,001$). Найвиразніше це проявлялося у варіанті АН 0,1%, де відмічалася значна загибель клітин, що свідчило про наближення цієї концентрації до порога шкідливості (для сорту Співанка — концентрація, близька до LD_{50} за зниженням частоти хромосомних аномалій).

Підвищення концентрації АН стабільно супроводжувалося зростанням частоти хромосомних перебудов, причому в межах кожного сорту відмінності були статистично значущими ($F = 145,14$; $F_{0.05} = 2,71$; $P = 3,11 \cdot 10^{-15}$). Взаємодія «генотип–мутаген» також була достовірною ($F = 8,09$; $F_{0.05} = 3,15$; $P = 0,009$), що свідчить про різну реакцію генотипів на мутагенну обробку. Фонова цитогенетична активність у контролі коливалася в межах 0,4–0,7%.

За дії АН у концентрації 0,001% частота хромосомних перебудов становила 7,68% (Співанка) – 9,68% (Алтіго); за 0,025% АН — 13,60% (Співанка) – 16,44% (Алтіго); за 0,05% — 20,28% (Співанка) – 25,34% (Алтіго), причому між сортами виявлено статистично значущу різницю. За 0,1% АН показник становив 16,23% (Співанка) – 23,11% (Алтіго), що вказує на високий

рівень цитогенетичної активності, але також на наближення до порога шкідливості, про що свідчила підвищена смертність клітин. Хоча сорт Алтіго демонстрував вищу вразливість, різниця була достатньо суттєвою, щоб прогнозувати помітний негативний вплив на життєздатність рослин цього генотипу в наступних поколіннях.

Відмінності у дії азиду натрію порівняно з етилметансульфонатом насамперед проявилися в різній реакції двох сортів озимої пшениці. Для сорту Співанка АН виявився більш ушкоджувальним, ніж ЕМС, що свідчить про підвищену чутливість цього генотипу до мутагенної активності АН, ймовірно внаслідок специфічної генотип-мутагенної взаємодії, яка підсилює ефект чинника. Для сорту Алтіго обидва мутагени (АН і ЕМС) проявляли подібний рівень впливу: статистично значущих відмінностей у цитогенетичних ефектах або рівні ушкоджень між ними для цього генотипу не встановлено. Загалом дія АН для обох сортів була сильнішою.

Таблиця 4.2

Загальні показники хромосомних аномалій у мітотичних клітинах кореневих кінчиків за дії АН (x ± SD, n = 800–1000)

Сорт	Варіант	Мітози, шт	Хромосомні аберації	
			шт	%
Співанка	Вода	1004	4	$0,40 \pm 0,10^{a}$
Співанка	АН 0,01%	1003	77	$7,68 \pm 0,10^{b}$
Співанка	АН 0,025%	1007	137	$13,60 \pm 0,21^{c}$
Співанка	АН 0,05%	932	189	$20,28 \pm 0,32^{d}$
Співанка	АН 0,1%	844	137	$16,23 \pm 0,25^{e}$
Алтіго	Вода	1001	7	$0,70 \pm 0,12^{a}$
Алтіго	АН 0,01%	1002	97	$9,68 \pm 0,17^{b}$
Алтіго	АН 0,025%	1010	166	$16,44 \pm 0,22^{c}$
Алтіго	АН 0,05%	817	207	$25,34 \pm 0,31^{d}$
Алтіго	АН 0,1%	753	174	$23,11 \pm 0,27^{e}$

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

Дослідження спектра хромосомних змін під впливом мутагенів надало детальну характеристику типів і частоти перебудов, що спостерігалися в мітотичних клітинах. Реєстрували такі типи хромосомних аберацій: фрагменти та подвійні фрагменти, які є найпоширенішими й найбільш придатними для кількісного обліку маркерами хромосомних ушкоджень; мости, що траплялися в різних формах і свідчили про порушення розходження хромосом; мікроядра — індикатори відстаючого хромосомного матеріалу, який не включився до дочірніх ядер; відстаючі хромосоми, що відображають помилки переміщення хромосом під час поділу клітини (інші аберації наведені в табличних даних); комплексні зміни, коли клітини з двома і більше хромосомними перебудовами обліковували окремо як прояв підвищеної цитогенетичної нестабільності (табл. 4.3 і табл. 4.4). Додатково розраховували співвідношення «фрагменти/мости», що дозволяло зробити висновки щодо особливостей мутагенного механізму дії.

У контролі кількість фрагментів і подвійних фрагментів була мінімальною, проте стабільно фіксувалася та слугувала фоновим рівнем. Під дією ЕМС спостерігалося чітке й статистично значуще зростання частоти цих аберацій уже за найнижчої концентрації (0,025%), причому між сортами відмічалися помітні відмінності.

За концентрації ЕМС 0,025% у всіх варіантах відзначено суттєве збільшення кількості фрагментів: значення коливалися від 51,0 (Співанка) до 60,0 (Алтіго). За ЕМС 0,05% кількість фрагментів зростала й надалі, досягаючи 86,0 (Співанка) – 103,0 (Алтіго). Це свідчить про дозозалежну реакцію на ЕМС, причому сорт Алтіго виявляв вищу чутливість. За ЕМС 0,1% кількість фрагментів досягала плато: показники становили 92,0 (Алтіго) – 96,0 (Співанка). На відміну від нижчих концентрацій, різниця між сортами на цьому рівні була незначною, що може вказувати на наявність порогового ефекту.

Відмінності між кожною концентрацією ЕМС і контролем, а також між послідовними концентраціями були статистично значущими в усіх випадках, за винятком плато-ефекту на найвищій концентрації (0,1%). Сорт Алтіго ($F = 7,89$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,004$) демонстрував стабільно вищу кількість фрагментів за

нижчих концентрацій ЕМС, що свідчить про більшу чутливість до мутагенної дії порівняно зі Співанкою. На найвищій концентрації (0,1%) мутагенний ефект ЕМС, імовірно, досяг насичення, а диференціація між сортами стала мінімальною. Виражене зростання кількості фрагментів і подвійних фрагментів, особливо за нижчих концентрацій, підтверджує ефективність ЕМС у індукції хромосомних ушкоджень і підкреслює дозозалежний характер його дії.

Таблиця 4.3

Спектр хромосомних аномалій у мітотичних клітинах кореневих кінчиків за дії ЕМС (x ± SD, n = 800–1000)

Варіант	Фрагменти		Мости		Співвід-ношення	Інші		Дві чи більше аномалії	
	шт	%	шт	%		шт	%	шт	%
Сорт Співанка									
Вода	2,0 ± 0,3[a]	50,0	2,0 ± 1,0[a]	50,0	1,0	0,0 ± 0,0[a]	0,0	0,0 ± 0,0[a]	0,0
ЕМС 0,025 %	51,0 ± 0,5[b]	59,3	25,0 ± 1,5[b]	29,1	2,0	10,0 ± 1,1[b]	11,6	11,0 ± 1,0[b]	12,8
ЕМС 0,05 %	86,0 ± 1,0[c]	52,8	58,0 ± 2,1[c]	35,6	1,5	19,0 ± 1,3[c]	11,7	26,0 ± 1,3[c]	16,0
ЕМС 0,1 %	96,0 ± 1,1[d]	48,0	79,0 ± 2,4[d]	39,5	1,2	25,0 ± 2,1[d]	12,5	44,0 ± 1,9[d]	22,0
Сорт Алтіго									
Вода	4,0 ± 0,2[a]	57,1	2,0 ± 0,4[a]	28,6	2,0	1,0 ± 0,3[a]	14,3	0,0 ± 0,0[a]	0,0
ЕМС 0,025 %	60,0 ± 1,2[b]	61,9	28,0 ± 0,8[b]	28,9	2,1	9,0 ± 1,0[b]	9,3	14,0 ± 0,9[b]	14,4
ЕМС 0,05 %	103,0 ± 1,8[c]	63,2	44,0 ± 2,1[c]	27,0	2,3	16,0 ± 1,4[c]	9,8	21,0 ± 1,4[c]	12,9
ЕМС 0,1 %	92,0 ± 1,8[c]	49,2	66,0 ± 2,3[d]	35,3	1,4	29,0 ± 2,0[d]	15,5	41,0 ± 1,9[d]	21,9

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

Аналіз індукції фрагментів за дії азиду натрію виявив такі закономірності та статистичні результати: кількість фрагментів істотно зростала зі збільшенням концентрації АН у всіх генотипів з такими діапазонами значень: АН 0,01% — від 38,0 (Співанка) до 59,0 (Алтіго), що відображає помітне зростання відносно

контролю; АН 0,025% — від 71,0 (Співанка) до 105,0 (Алтіго), що свідчить про різке підвищення індукції фрагментів; АН 0,05% — від 91,0 (Співанка) до 113,0 (Алтіго), що відповідає максимальним рівням індукції для більшості варіантів; АН 0,1% — від 68,0 (Співанка) до 94,0 (Алтіго), із тенденцією до зниження порівняно з попередньою концентрацією в окремих генотипів. Різниця між контролем і кожною концентрацією була статистично значущою в усіх випадках.

Відмінності між послідовними концентраціями також були значущими, окрім останньої (0,1%), де в деяких генотипів (наприклад, Співанка) відмічали зменшення індукції фрагментів. Генотипи відрізнялися за реакцією на АН: Алтіго стабільно мав найвищі значення індукції фрагментів у всьому діапазоні концентрацій, що вказує на більшу сприйнятливість, тоді як Співанка демонструвала найнижчі рівні, тобто знижену чутливість до мутагенезу АН.

Азид натрію є високоефективним індуктором фрагментацій, причому найбільш виражений ефект спостерігався до концентрації 0,05%. Зменшення показників на 0,1% може вказувати на пороговий рівень, за якого цитотоксичні ефекти переважають над власне мутагенним індукуванням. Відмінності між сортами, особливо між Співанкою та Алтіго, підкреслюють необхідність урахування генетичного фону під час оцінювання мутагенної ефективності.

Стабільна статистична значущість відмінностей підтверджує надійність індукції фрагментів як показника для характеристики мутагенної активності. Загалом азид натрію проявляє потужну мутагенну дію, а оптимальна індукція фрагментів для більшості варіантів спостерігалася за концентрації 0,05%. Виявлені відмінності між генотипами й концентраціями підтверджують доцільність розроблення адаптованих протоколів мутагенезу, що дають змогу максимізувати генетичну мінливість і водночас мінімізувати цитотоксичність.

Аналіз індукції фрагментів надав важливі відомості про вплив генотипу, концентрації мутагену та їхні взаємодії. Вплив генотипу на індукцію фрагментів був статистично значущим ($F = 9,19$; $F_{0.05} = 2,35$; $P = 0,002$), що свідчить про визначальну роль генетичних особливостей сортів (Співанка й Алтіго) у формуванні рівня хромосомної фрагментації за мутагенного стресу. Збільшення

концентрації мало високозначущий вплив на загальну кількість фрагментів ($F = 207,01$; $F_{0.05} = 2,71$; $P = 5,17 \cdot 10^{-16}$), підтверджуючи чіткий дозозалежний зв'язок: вищі концентрації спричиняли більшу фрагментацію в усіх генотипів. Взаємодія «генотип – концентрація мутагену» також була високозначущою ($F = 11,54$; $F_{0.05} = 4,87$; $P = 4,34 \cdot 10^{-4}$), що означає: реакція на підвищення концентрації істотно різнилася між двома генотипами, підкреслюючи важливість генотип-специфічних відповідей у мутагенезі.

Генетичний фон відіграє ключову роль у визначенні чутливості та типу реакції на мутагенні чинники, що проявляється у відмінностях між Співанкою та Алтіго. Послідовне зростання кількості фрагментів із підвищенням концентрацій підтверджує дозозалежну мутагенну дію агентів (без урахування останніх критичних концентрацій для обох мутагенів). Значущість взаємодії додатково вказує, що індукція фрагментів є неоднаковою для різних генотипів і визначається складною комбінацією властивостей вихідного матеріалу та рівня мутагенного навантаження.

Аналіз індукції хроматидних і хромосомних містків за дії ЕМС показав виражені тенденції та статистичні результати щодо дозозалежності й генотипної мінливості. У контролі всі генотипи мали мінімальну, але стабільну кількість містків, що формувало базовий рівень для порівняння. За ЕМС 0,025% у всіх варіантах спостерігали достовірне зростання кількості містків — від 25,0 (Співанка) до 28,0 (Алтіго). За ЕМС 0,05% зафіксовано суттєве підвищення — від 44,0 (Алтіго) до 58,0 (Співанка). За ЕМС 0,1% кількість містків була максимальною — від 66,0 (Алтіго) до 79,0 (Співанка).

Сорт Співанка демонстрував вищу індукцію містків на підвищених концентраціях ЕМС (особливо за 0,05% і 0,1%), що свідчить про більшу чутливість цього генотипу. Сорт Алтіго мав відносно нижчий приріст кількості містків на високих концентраціях, що може вказувати на певну стійкість до формування містків за дії ЕМС. Загалом зафіксовано чітку дозозалежну реакцію:

індукція містків послідовно зростала зі збільшенням концентрації ЕМС, що узгоджується з механізмом його мутагенної дії, особливо за вищих доз.

Більш висока схильність Співанки до формування містків може відображати більшу ймовірність порушень розходження хромосом і пошкоджень у процесі поділу. Відносно нижча індукція містків у Алтіго може бути пов’язана з відмінностями в хромосомній структурі або ефективності репараційних механізмів. Відмінності між кожною концентрацією ЕМС і контролем, а також між послідовними концентраціями були статистично значущими в усіх випадках. Алтіго ($F = 8,34$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,003$) демонстрував стабільно нижчу кількість хроматидних і хромосомних містків на другій-третій концентраціях ЕМС, що підтверджує його меншу чутливість порівняно зі Співанкою.

Аналіз індукції хроматидних і хромосомних містків за дії азиду натрію показав такі тенденції та статистичні результати: кількість містків істотно зростала зі збільшенням концентрації АН у всіх варіантах, із такими діапазонами: АН 0,01% — від 25,0 (Алтіго) до 28,0 (Співанка), що відображає помітне зростання порівняно з контролем; АН 0,025% — від 45,0 (Алтіго) до 50,0 (Співанка), що вказує на різке посилення індукції містків; АН 0,05% — від 63,0 (Алтіго) до 76,0 (Співанка), що відповідає найвищим рівням індукції для більшості варіантів; АН 0,1% — від 53,0 (Співанка) до 55,0 (Алтіго), із зниженням порівняно з попередньою концентрацією в обох сортів.

Між АН 0,05% і АН 0,1% спостерігали плато/зниження, що може свідчити про порогову концентрацію, після якої мутагенна ефективність АН зменшується, ймовірно через цитотоксичність або загибель клітин. Алтіго мав стабільно нижчу кількість містків, ніж Співанка, у всьому діапазоні концентрацій та демонстрував м’якше зниження на АН 0,1%, що може вказувати на кращу толерантність за високих концентрацій.

Плато і спад на 0,1% підтверджують наявність можливого цитотоксичного порогу, коли мутагенний ефект компенсується зниженням життєздатності клітин. Співанка є більш придатною для завдань, що потребують максимальної

мутагенної мінливості, тоді як Алтіго може бути доцільнішим для збереження життєздатності за одночасної індукції мінливості.

Аналіз частки (у відсотках) загальної кількості аберацій та індукції містків виявив узгоджені тенденції та підкреслив взаємозв'язок між концентрацією мутагену й генотипною мінливістю. Вплив генотипу на індукцію містків був незначущим ($F = 5{,}91$; $F_{0.05} = 2{,}35$; $P = 0{,}01$), що вказує на обмежену варіабельність між генотипами для цієї ознаки. Натомість зростання концентрації мало істотний вплив ($F = 205{,}17$; $F_{0.05} = 2{,}71$; $P = 5{,}01 \cdot 10^{-12}$), підтверджуючи виражену дозозалежність індукції містків. Взаємодія «генотип–мутаген» також була значущою ($F = 12{,}99$; $F_{0.05} = 1{,}87$; $P = 4{,}32 \cdot 10^{-3}$), що свідчить про таке: хоча генотипні відмінності для містків загалом менш виражені, окремі комбінації генотипу й концентрації все ж впливають на результат. Загальна тенденція частки аберацій вказує, що хімічні супермутагени (АН і ЕМС) є ефективними за помірних концентрацій.

На високих концентраціях мутаген частково втрачає сайтспецифічність, імовірно залучаючи ширші ділянки геному, що може спричиняти повторне зростання загальної кількості аберацій. Генетичний фон залишається важливим чинником чутливості та реакції на мутагенні впливи, що проявляється у відмінностях між Співанкою та Алтіго. Частка аберацій цього типу є суттєво нижчою порівняно з часткою попереднього типу.

Для більшості варіантів спостерігали початкове збільшення частки фрагментів із подальшим незначним зниженням. Така динаміка може свідчити про те, що мутагенний ефект залежить від чутливості окремих геномних локусів, яка змінюється за різних концентрацій. Для сорту Співанка співвідношення «фрагменти/містки» залишалося відносно стабільним на всьому діапазоні концентрацій. Це може вказувати на нижчу сприйнятливість Співанки до азиду натрію, оскільки її хромосомна організація менш схильна до сайтспецифічної варіабельності за мутагенного стресу. Переважання фрагментів над містками відображає типовий механізм дії АН та ЕМС, імовірно пов'язаний з

одноланцюговими розривами або іншими локальними хромосомними ефектами. Виявлену сайтспецифічну мінливість у більшості варіантів можна використати для цілеспрямованої індукції мінливості в окремих ділянках геному, тоді як стабільність реакції Співанки може потребувати альтернативних підходів або вищих доз для досягнення зіставного ефекту.

Кількість мікроядер і відстаючих хромосом у контролі була мінімальною (інколи нульовою), але стабільно фіксувалася як фоновий рівень. Під дією ЕМС спостерігалося чітке й значуще зростання цих аберацій уже за найнижчої концентрації (0,025%), із помітними сортовими відмінностями. За ЕМС 0,025% кількість «інших» хромосомних аберацій становила 9,0 (Алтіго) – 10,0 (Співанка); за ЕМС 0,05% — 16,0 (Алтіго) – 19,0 (Співанка); за ЕМС 0,1% — 25,0 (Співанка) – 29,0 (Алтіго). Сорт Алтіго проявляв більшу сприйнятливість на підвищених концентраціях, демонструючи дещо вищі рівні аберацій порівняно зі Співанкою.

Індукція мікроядер і відстаючих хромосом є надійним індикатором мутагенної активності та відображає виражений цитогенетичний вплив ЕМС на досліджувані генотипи. Помірні концентрації ЕМС (0,05%) забезпечують баланс між індукцією суттєвої генетичної мінливості та уникненням надмірної цитотоксичності.

Інші хромосомні аномалії (зокрема мікроядра та відстаючі хромосоми) у контролі були мінімальними або відсутніми, формуючи надійний базовий рівень. За дії АН зафіксовано помітне зростання кількості аномалій у всіх варіантах порівняно з контролем у таких межах: АН 0,01% — від 11,0 (Співанка) до 13,0 (Алтіго); АН 0,025% — 16,0 (в обох сортів); АН 0,05% — від 22,0 (Співанка) до 31,0 (Алтіго), що відповідає максимальним рівням індукції; АН 0,1% — від 16,0 (Співанка) до 25,0 (Алтіго), із зниженням порівняно з попередньою концентрацією в обох сортів. Алтіго стабільно мав вищий рівень хромосомних аномалій на кожній концентрації АН, що свідчить про більшу чутливість. Зниження кількості аномалій на концентрації 0,1% було більш вираженим у

Співанки, ніж у Алтіго, що може відображати генотип-специфічні пороги толерантності.

Таблиця 4.4

Спектр хромосомних аномалій у мітотичних клітинах кореневих кінчиків за дії АН (x ± SD, n = 800–1000)

Варіант	Фрагменти		Мости		Співвід-ношення	Інші		Дві чи більше	
	шт	%	шт	%		n	%	шт	%
Сорт Співанка									
Вода	2,0 ± 0,3[a]	50,0	2,0 ± 1,0[a]	50,0	1,0	0,0 ± 0,0[a]	0,0	0,0 ± 0,0[a]	0,0
АН 0,01%	38,0 ± 1,4[b]	41,3	28,0 ± 1,7[b]	30,4	1,4	11,0 ± 1,1[b]	12,0	11,0 ± 1,1[b]	12,0
АН 0,025%	71,0 ± 2,1[c]	44,1	50,0 ± 2,4[c]	31,1	1,4	16,0 ± 1,2[c]	9,9	28,0 ± 2,0[c]	17,4
АН 0,05%	91,0 ± 2,4[d]	42,3	76,0 ± 3,0[d]	35,4	1,2	22,0 ± 1,6[d]	10,2	41,0 ± 2,4[d]	19,1
АН 0,1%	68,0 ± 2,4[c]	41,7	53,0 ± 2,4[c]	32,5	1,3	16,0 ± 1,5[c]	9,8	41,0 ± 2,3[d]	25,2
Сорт Алтіго									
Вода	4,0 ± 0,2[a]	57,1	2,0 ± 0,4[a]	28,6	2,0	1,0 ± 0,3[a]	14,3	0,0 ± 0,0[a]	0,0
АН 0,01%	59,0 ± 1,3[b]	60,8	25,0 ± 1,5[b]	25,8	2,4	13,0 ± 1,5[b]	13,4	14,0 ± 2,1[b]	14,4
АН 0,025%	105,0 ± 2,7[c]	62,5	45,0 ± 2,6[c]	26,8	2,3	16,0 ± 2,4[b]	9,5	20,0 ± 2,0[b]	11,9
АН 0,05%	113,0 ± 2,4[c]	51,8	63,0 ± 3,1[d]	28,9	1,8	31,0 ± 3,1[c]	14,2	42,0 ± 3,0[c]	19,3
АН 0,1%	94,0 ± 2,2[c]	53,4	55,0 ± 3,0[cd]	31,3	1,7	25,0 ± 3,1[c]	14,2	34,0 ± 3,1[c]	19,3

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

До 0,05% простежувалася чітка дозозалежність із піком аберацій; спад на 0,1% вказує на можливі цитотоксичні ефекти або насичення мутагенного процесу на високих концентраціях. Алтіго загалом проявляв вищу сприйнятливість до азиду натрію, особливо на рівні 0,05%, де індуковано найбільшу кількість аномалій.

Для обох сортів частка рідкісних аберацій (мікроядра, відстаючі хромосоми) поступово зростала зі збільшенням концентрації. На високих концентраціях спостерігали стабілізацію або слабке зниження їх частки, що свідчить про наближення критичних концентрацій, за яких ефективність мутагену виходить на плато або зменшується через цитотоксичність.

Вплив генотипу був незначущим ($F = 4,51$; $F_{0.05} = 2,35$; $P = 0,03$), що означає відносну подібність сортів за індукцією рідкісних аберацій. Натомість концентрація мала високозначущий вплив на загальну кількість рідкісних аберацій ($F = 342,17$; $F_{0.05} = 7,62$; $P = 7,44 \cdot 10^{-16}$), підтверджуючи виражену дозозалежність. Взаємодія «генотип–мутаген» також була значущою ($F = 2,19$; $F_{0.05} = 1,87$; $P = 0,04$), що вказує на певну варіабельність реакції генотипів за різних концентрацій. Отримані дані підтверджують дозозалежне зростання частки рідкісних аберацій із піком до досягнення критичних концентрацій, коли цитотоксичність обмежує подальшу індукцію. Хоча генотип не був провідним чинником, значущість взаємодії з концентрацією свідчить про наявність тонких, концентраційно залежних відмінностей між генотипами. Незначне зниження показників на високих концентраціях підкреслює важливість визначення оптимального діапазону концентрацій, який максимізує мутагенну ефективність без надмірної цитотоксичності.

У контрольній групі клітин із комплексними хромосомними аберраціями не виявлено, що підтверджує надійність фонового рівня для порівняльного аналізу. За дії ЕМС спостерігалося чітке й статистично значуще зростання кількості клітин із комплексними аберраціями на всіх досліджених концентраціях, причому відмінності між сортами були незначними. Зокрема, за ЕМС 0,025% зафіксовано істотне збільшення показника в усіх варіантах — від 11,0 (Співанка) до 14,0 (Алтіго). За ЕМС 0,05% кількість клітин із двома і більше перебудовами зростала далі — від 21,0 (Алтіго) до 26,0 (Співанка). За ЕМС 0,1% рівень комплексних аберацій був найвищим і становив 41,0 (Алтіго) і 44,0 (Співанка).

Виявлена тенденція відображає дозозалежну реакцію: максимальна концентрація ЕМС індукувала найбільшу кількість комплексних перебудов. Генотипні (сортові) відмінності залишалися відносно малими, що свідчить про те, що індукція комплексних аберацій ЕМС визначається насамперед концентрацією, а не генотип-специфічною чутливістю. Хоча всі концентрації ефективно індукували комплексні аберації, 0,05% ЕМС є ніби компромісним рівнем між ефективністю та потенційною цитотоксичністю, що робить його придатним для програм мутагенезу.

За обробки азидом натрію (АН) також зафіксовано суттєве зростання кількості клітин із двома і більше аберраціями порівняно з контролем у таких межах: АН 0,01% — 11,0 (Співанка) – 14,0 (Алтіго); АН 0,025% — 20,0 (Алтіго) – 28,0 (Співанка); АН 0,05% — 41,0 (Співанка) – 42,0 (Алтіго), що відповідає різкому посиленню індукції; АН 0,1% — 34,0 (Алтіго) – 41,0 (Співанка), де у Алтіго спостерігалося зниження порівняно з попередньою концентрацією, тоді як у Співанки показник залишався на близькому рівні. Співанка демонструвала послідовне зростання кількості клітин із комплексними змінами з піком на 0,05% АН і збереженням високого рівня на 0,1%. Натомість у Алтіго після піку на 0,05% АН фксується спад на 0,1%, що може вказувати на прояв цитотоксичності за підвищеного навантаження.

Загалом збільшення концентрації АН істотно посилювало індукцію комплексних аберацій, а найвиразніший ефект спостерігався за 0,05% АН. Генотипні відмінності були помітнішими на високих концентраціях, що підтверджує варіативність реакції сортів на АН. Зниження показника на 0,1% у Алтіго може свідчити про те, що за цієї концентрації цитотоксичність зменшує ефективність мутагенезу. Співанка виявилася більш толерантною до високих концентрацій АН, зберігаючи високі рівні індукції, тоді як Алтіго проявляв підвищену чутливість до високих доз АН.

Для показника «кількість клітин із комплексними аберраціями» вплив генотипу не був статистично значущим ($F = 2,15$; $F_{0.05} = 2,35$; $P = 0,06$), тоді як концентрація мала високозначущий ефект ($F = 397,18$; $F_{0.05} = 4,67$; $P = 7,17 \cdot 10^{-19}$).

Взаємодія «генотип–концентрація» також не була значущою (F = 1,31; $F_{0.05}$ = 1,87; P = 0,07). Це означає, що реакція на підвищення концентрації мутагену була загалом подібною для обох генотипів, а домінуючим чинником, який визначає індукцію клітин із комплексними перебудовами, є саме дозове навантаження. Отже, мутагенний ефект має виражений дозозалежний характер.

Дискримінантний аналіз, виконаний для ознак, пов'язаних із мутагенними ефектами за обробок ЕМС і АН, дав змогу отримати такі ключові висновки. По-перше, для більшості показників підтверджено їх «модельність» (табл. 4.5 і табл. 4.6): зі зростанням концентрації мутагенів спостерігалася чітка, прогнозована (модельно узгоджена) динаміка. Це особливо стосувалося стерильності пилку, загальної частоти хромосомних перебудов, а також кількості фрагментів і подвійних фрагментів. Винятком була ознака «містки»: хоча для неї простежувалася виражена тенденція, вона не повністю відповідала модельному характеру, притаманному іншим показникам.

Таблиця 4.5

Ознака в моделі після дискримінантного аналізу (ЕМС)

Ознака	Сорт			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (10,15)	p-рівень	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (10,15)	p-рівень
Загальна частота	0,020	10,44	0,05	0,022	12,92	0,01
Фрагменти	0,003	3,14	0,10	0,022	12,51	0,01
Мости	0,003	3,12	0,22	0,011	3,33	0,07
Інші	0,002	2,91	0,11	0,019	5,10	0,03
Дві та більше	0,002	2,92	0,11	0,055	30,38	0,01

По-друге, істотний вплив генотипу (сорту) встановлено для стерильності пилку, загальної частоти перебудов і кількості фрагментів, що свідчить про роль генетичного фону у формуванні відповіді на мутагенні впливи, насамперед для цих ознак. По-третє, взаємодія «концентрація мутагену – генотип» була значущою для показника наявності містків і для кількості клітин із двома й більше типами хромосомних змін (комплексні аберації). Це означає, що вказані

ознаки визначаються не лише інтенсивністю мутагенної дії, а й спадково зумовленою схильністю конкретного сорту.

Таблиця 4.6

Ознака в моделі після дискримінантного аналізу (АН)

Ознака	Сорт			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (10,15)	p-level	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (10,15)	p-level
Загальна частота	0,019	9,90	0,06	0,049	34,27	0,01
Фрагменти	0,023	14,00	0,02	0,024	14,17	0,01
Мости	0,002	2,34	0,11	0,024	14,31	0,01
Інші	0,002	2,40	0,11	0,012	2,75	0,07
Дві та більше	0,002	2,46	0,11	0,031	22,19	0,01
Загальна частота	0,001	2,02	0,12	0,054	41,17	0,01

Порівняльна подібність дії ЕМС і АН (рис. 4.1 і рис. 4.2). Незважаючи на окремі відмінності за деякими показниками (наприклад, стерильність пилку або формування містків), загальні модельні параметри свідчать про те, що ЕМС і АН загалом подібні за мутагенною дією. Обидва мутагени демонстрували передбачувану зміну ефектів зі збільшенням концентрації, що підтверджує їх придатність для контрольованої індукції мутацій у стандартизованих умовах. Дискримінантний аналіз обґрунтовує використання цих агентів для керованої генетичної модифікації за умови чіткого розуміння, які саме ознаки реагують найбільш прогнозовано на зміну концентрації.

Виявлена роль генотип-мутагенної взаємодії підкреслює необхідність добору відповідних генотипів для конкретних мутагенних завдань з метою оптимізації результатів (у нашому випадку — сорт Алтіго). Нетипова поведінка ознаки «містки» вказує на перспективність додаткових досліджень її специфічних механізмів відповіді. Загалом отримані результати підтримують ширше застосування ЕМС і АН у мутагенетичних та цитогенетичних дослідженнях із акцентом на використанні генотип-специфічних реакцій для підвищення ефективності добору.

Аналіз, виконаний за даними рисунка 4.1, додатково підтверджує такі спостереження щодо впливу концентрацій ЕМС. Контрастна дія концентрацій ЕМС 0,025% і 0,05%. Концентрації 0,025% та 0,05% ЕМС демонструють чіткі й статистично значущі відмінності за досліджуваними ознаками. Саме в цьому діапазоні досягається оптимальний баланс між індукцією мутагенних ефектів і збереженням життєздатності рослинного матеріалу.

Концентрація 0,1% істотно відрізняється від нижчих рівнів і характеризується більш вираженою мутагенною дією. Водночас вона наближається до порога шкодочинності, зумовлюючи надмірні клітинні ушкодження та зниження життєздатності рослинного матеріалу.

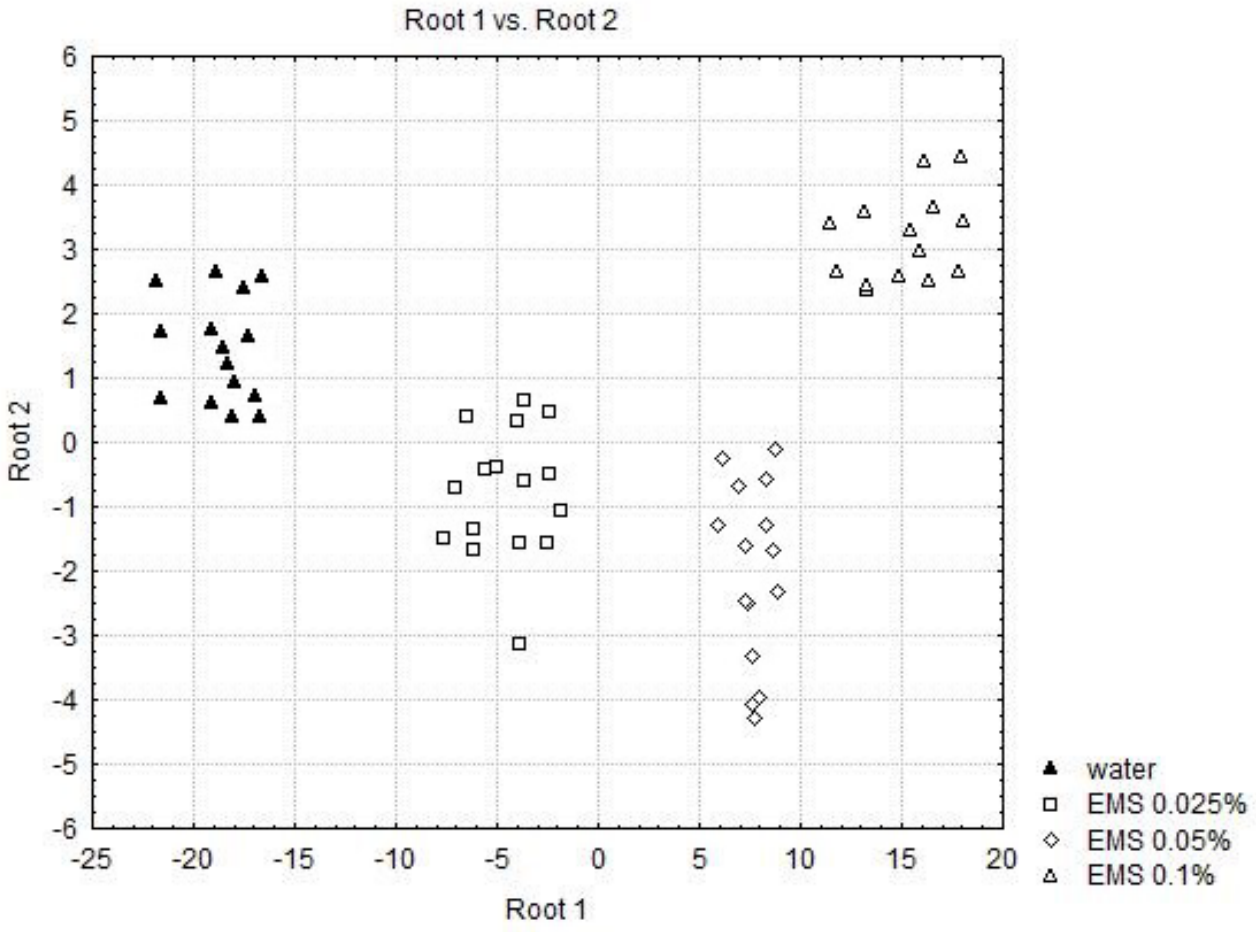

Рис. 4.1. Класифікація за канонічними функціями (дискримінантний аналіз для ЕМС як чинника, за відстанями Махаланобіса)

Попри вищу мутагенну активність, застосування 0,1% ЕМС є менш доцільним через підвищену загибель клітин, зменшення виживання та

регенераційної здатності матеріалу, що обмежує можливості формування повноцінних мутантних популяцій.

Отже, концентрації ЕМС 0,025% і 0,05% можна вважати оптимальними для мутагенетичних досліджень, оскільки вони забезпечують максимізацію біорізноманіття та кількості індукованих змін за одночасного збереження задовільного стану й життєздатності рослинного матеріалу.

З рисунка 4.2 видно, що концентрації азиду натрію (АН) 0,01% і 0,025% проявляли чітко контрастні ефекти, забезпечуючи різні за характером відповіді щодо мутагенної активності. Натомість вищі концентрації 0,05% і 0,1% демонстрували накладання або змішані групові характеристики, що ставить під сумнів їхню доцільність для окремих практичних завдань.

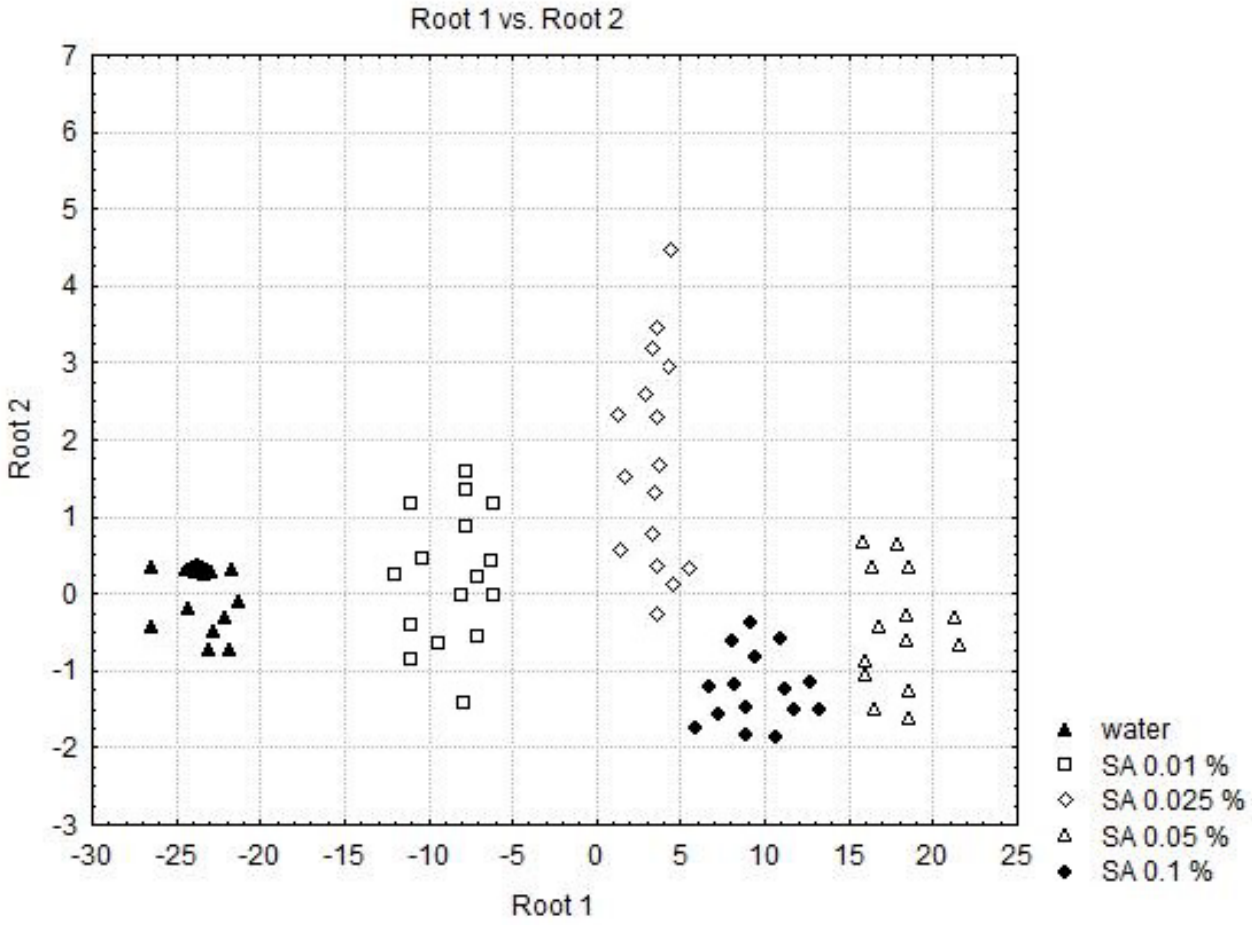

Рис. 4.2. Класифікація за канонічними функціями (дискримінантний аналіз для АН як чинника, за відстанями Махаланобіса)

Це може знижувати ефективність добору бажаних ознак, оскільки такі концентрації здатні індукувати більш узагальнені або надмірно різкі зміни, включно з підвищеною загибеллю клітин чи формуванням аберантних форм.

Результати класифікації, отримані з урахуванням впливу концентрацій мутагенів і сортових особливостей, свідчать про високий рівень точності та надійності розмежування ефектів цих чинників. Точність класифікації для різних концентрацій мутагенів є високою: навіть на третій і четвертій концентраціях помилки класифікації мінімальні та не мають істотного впливу на загальні висновки. Це підтверджує придатність обраних параметрів для чіткого відокремлення ефектів різних рівнів концентрацій мутагенів.

Реакція сортів на мутагенне навантаження також ефективно класифікується, що означає: обрані індикатори надійно відображають взаємодію між генотипом і мутагенними чинниками. Перші три досліджені показники (зокрема фертильність пилку, загальна частота перебудов і кількість фрагментів) мають високу дискримінувальну здатність. У середньому 80% і більше об’єктів було правильно класифіковано, що підтверджує роздільну здатність і надійність цих параметрів для фіксації мутагенних ефектів і сортових відмінностей.

Сформована модель створює комплексну основу для прогнозування ефективності АН як генетично активної речовини, здатної забезпечувати високий рівень мінливості. Модель адекватно враховує варіативність окремих чинників і дає надійний інструмент для передбачення наслідків АН-індукованого мутагенезу. Можливість прогнозувати потенційну генетичну мінливість підтверджує достатню робастність використаних параметрів і експериментального дизайну. Сорт Алтіго виявився більш придатним для впливу АН: результати вказують на значний рівень генетичної мінливості та високий потенціал формування мутантних форм.

Сорт Співанка, хоча й менш придатний до дії АН (на відміну від ЕМС), усе ж перебуває в межах довірчого інтервалу щодо отримання суттєвого рівня мутантних форм. Водночас індукована АН мінливість у Співанки є порівняно нижчою, ніж у Алтіго. Загалом АН демонструє винятково високий потенціал

генетичної мінливості, що підтверджує його цінність як мутагену для індукції мінливості в селекційних програмах, особливо під час роботи з генотипами на кшталт Алтіго.

Визначення ключових компонентів цитогенетичної мінливості дає змогу суттєво спростити добір оптимальних доз і концентрацій мутагенних чинників. Такий підхід орієнтується на досягнення «контрольних точок», зокрема максимізації активності або виходу показників на плато. Для хімічних супермутагенів до таких індикаторів найчастіше належать індукція хромосомних фрагментів і подвійних фрагментів, а також загальна частота хромосомних перебудов. Саме ці показники неодноразово розглядали як надійні маркери активності й ефективності мутагенних обробок.

У низці робіт підкреслюється потенційно ключова роль мікроядер як основи для якісних тестів екогенетичної активності та екологічного моніторингу забруднення. Проте, хоча такі зміни добре підходять для оцінювання низьких доз і концентрацій генетично активних чинників, вони є менш ефективними для первинного скринінгу в дослідженнях, спрямованих на індуковане біорізноманіття.

У таких випадках часто необхідні рівні чинників, що значно перевищують ті, які трапляються навіть у сильно забруднених середовищах. Відповідно, рідкісні типи хромосомних аберацій можуть слугувати індикаторами зростання концентрацій до моменту критичного пригнічення мітотичної активності, однак вони недостатньо відображають генотип-специфічні особливості в цитогенетичних дослідженнях. Крім того, їх недостатньо для характеристики взаємодії генотипів із конкретними хімічними агентами, що обґрунтовує потребу у більш адаптованих підходах.

Використання показника кількості клітин із комплексними аберраціями (дві й більше) та менш поширених перебудов мостикового типу є перспективним для ідентифікації генотип-мутагенної взаємодії в окремих сортах і групах загалом. Ці індикатори здатні відображати тонкі відмінності ефектів мутагенів у різних генотипів.

Водночас залишається відкритим питання їх практичності та надійності порівняно з більш усталеними й «жорсткими» показниками. Маркери, які з високою впевненістю відображають вплив конкретних генотипів, можуть забезпечити більш простий та ефективний підхід. Подальші порівняльні дослідження дозволять уточнити, чи додають альтернативні методи суттєву цінність, чи їх доцільніше використовувати як допоміжні у генотип-специфічних схемах мутагенезу.

Надійними індикаторами для оцінювання значущості генотип-мутагенної взаємодії та характеристики сортової відповіді є фертильність пилку, загальна частота хромосомних перебудов і наявність фрагментів та подвійних фрагментів. Ці показники виступають робастними маркерами для оцінювання впливу мутагенів на різні генотипи. Підвищена варіативність цих ознак у окремих генотипів може бути підставою для виділення таких сортів як перспективних кандидатів для отримання цінних і різноманітних змін за допомогою мутагенів на кшталт азиду натрію. Такий підхід забезпечує цілеспрямований добір генотипів для індукції корисних мутацій та підвищує ефективність мутагенних обробок.

Отримані висновки узгоджуються з попередніми дослідженнями цього мутагену на інших злаках, зокрема щодо депресивних ефектів у першому поколінні та індукції мутацій. Запропоновані для практичного використання концентрації є достатньо контрастними, щоб формувати широкий діапазон мінливості у великій групі генотипів.

Хоча можливі й інші ефекти, зазвичай вони більш обмежені та проявляються переважно у групах із суттєвими транслокаціями від диких родичів або в окремих локальних формах і ландрасах. З огляду на подібність результатів, отриманих за високих концентрацій азиду натрію (0,05% і 0,1%), практично доцільним може бути вибір лише однієї з них, з перевагою нижчої.

Однак, як показала реакція окремих варіантів, такий вибір може звузити можливість пошуку перспективних форм у майбутньому, особливо у менш варіабельних вихідних об’єктах. Тому підхід із деяким розширенням діапазону

концентрацій мутагенного чинника залишається виправданим, адже навіть у цьому дослідженні щонайменше 2 форми з 8 (приблизно чверть вибірки) продемонстрували значущі результати, що підкреслює важливість підтримання ширшої мінливості.

Дослідження цитогенетичної активності довело свою цінність не лише як тест-системи для оцінювання мутагенного потенціалу чинників і визначення оптимальних концентрацій/доз, а й як способу оцінити їх сумісність з конкретними генотипами та об’єктами впливу. Такий підхід має значний потенціал для підвищення ефективності селекційних систем мутаційного типу, забезпечуючи отримання цінного модифікованого матеріалу з оптимізованими ознаками.

Багаторічний розвиток підходів до добору концентрацій, мутагенних речовин і генотипів підвищив ефективність мутаційного процесу на порядок. Методологія є особливо перспективною для отримання комплексних біохімічних мутацій, здатних сприяти створенню харчових продуктів, збагачених мікроелементами та біологічно активними сполуками. Крім того, ці методи підтримують формування рослинних форм із фізіологічно поліпшеними характеристиками росту й розвитку, закладаючи основу для високої толерантності до несприятливих чинників середовища. Потенціал підходу поширюється й на інновації, наприклад, створення форм злаків із подовженим періодом реутилізації азоту, що демонструє можливість формування принципово нових механізмів стрес-адаптації та ресурсної ефективності.

Для максимізації виходу перспективних цінних форм рекомендовано використовувати сорт Алтіго у поєднанні з цим екогенетичним чинником, оскільки випробувані концентрації загалом є ефективними. Водночас, з огляду на дані мутаційної мінливості, третій і четвертий діапазони концентрацій, імовірно, забезпечуватимуть більшу різноманітність. Для ефективного отримання господарсько-цінних форм більш сприятливими є друга або третя концентрації АН та перший або другий інтервали концентрацій ЕМС.

На цих рівнях генотип-мутагенна взаємодія зростає, сприяючи появі бажаних змін. Вищі концентрації, хоча й приводять взаємодію до плато, частіше індукують комплексні мутації з додатковими небажаними ознаками або різкі, масштабні генетичні зміни.

Такі високодозові мутації мають обмежену практичну цінність і здебільшого придатні для дослідження механізмів генетичного контролю або як вихідний матеріал для подальшого добору. Подальша робота буде спрямована на верифікацію цих прогнозів шляхом оцінювання появи бажаних форм у другому–третьому поколіннях, з акцентом на складні, цінні біохімічні та фізіологічні ознаки.

Висновки до розділу 4

1. Встановлено низький фоновий рівень цитогенетичної мінливості в контролі (0,4–0,7%), що підтверджує коректність тест-системи та придатність матеріалу для порівняльної оцінки мутагенної дії чинників.

2. Етилметансульфонат (ЕМС) спричиняє чітку дозозалежну індукцію хромосомних аберацій у мітотичних клітинах кореневих кінчиків; зі зростанням концентрації від 0,025% до 0,1% частота перебудов збільшується від ~8,5–9,7% до ~22,5–23,4% залежно від сорту. Концентрація ЕМС 0,1% відрізняється від нижчих рівнів більшою мутагенною активністю, проте наближається до порога шкодочинності (надмірні клітинні ушкодження, зниження життєздатності), тому її застосування для формування повноцінних мутантних популяцій є менш доцільним. Оптимальними для практичних мутаційних досліджень визначено ЕМС 0,025–0,05%.

3. За дії азиду натрію також зафіксовано виражену концентраційну залежність і значущий внесок генотипу. Найбільш критичним виявився варіант АН 0,1%, що супроводжувався істотною загибеллю клітин і наближенням до порога шкідливості (для Співанки — рівень, близький до $ЛД_{50}$ за цитогенетичними показниками).

4. Дискримінантний аналіз підтвердив модельність більшості ключових ознак (загальна частота перебудов, кількість фрагментів/подвійних фрагментів) зі зростанням концентрації. Водночас показник «мости» виявився менш стабільним у модельній динаміці.

5. Значущий вплив сорту встановлено для загальної частоти перебудов і фрагментації, а взаємодія «концентрація–генотип» була істотною для мостів та комплексних аберацій. Загалом обидва сорти є придатними для подальших досліджень з експериментального мутагенезу за умови врахування порогових концентрацій; при цьому Алтіго демонструє дещо вищу вразливість, але не на рівні, що однозначно прогнозує втрату життєздатності в наступних поколіннях (для ЕМС).

6. Отримані результати обґрунтовують доцільність використання цитогенетичного скринінгу як швидкого інструмента добору робочих концентрацій: для ЕМС — переважно 0,025–0,05% (баланс варіабельність–життєздатність), для АН — уникати критичних рівнів (0,1%) та добирати концентрації з урахуванням сортової чутливості.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Kryshyn R., Nazarenko M. Cytogenetic effect of highly active ecogenetic factors for winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 1. P. 40–47. DOI: 10.32819/202506.

2. Kryshyn R., Nazarenko M. Action of EMC and an as mutagen factors on cell levell. *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. 108-109.

3. Kryshyn R., Nazarenko M. Cytogenetic cytogenetic effect of highly active ecogenetic factors 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. 111–117.

РОЗДІЛ 5
ЧАСТОТА ТА СПЕКТР ЗМІН У РЕЗУЛЬТАТІ АКТИВНОСТІ ХІМІЧНИХ МУТАГЕНІВ У НАСТУПНИХ ПОКОЛІННЯХ

5.1. Особливості мінливості в поколіннях M_2–M_3

Хімічний мутагенез розглядається як один з найбільш перспективних інструментів сучасної селекції рослин завдяки високій вибірковості взаємодії з генотипом і здатності реалізовувати сайтспецифічний вплив на нативну ДНК рослинного організму. Саме ця особливість принципово відрізняє хімічні мутагени від фізичних чинників, дія яких, як правило, є менш селективною та слабше проявляє генотип-специфічність [41, 107]. Застосування хімічних мутагенів відкриває можливості для цілеспрямованого селекційного поліпшення господарсько-цінних ознак, зокрема для отримання бажаних корисних змін за відносно нижчого рівня супутніх негативних ефектів, що частіше спостерігаються в разі використання інших типів мутагенних факторів [40, 106].

Пшениця м’яка озима залишається стратегічною зерновою культурою, особливо в умовах ризикованого землеробства, які фактично характерні й для України. У контексті глобального потепління відмічається поступове зміщення ареалів теплолюбних культур у напрямку північніших регіонів, що загалом може поліпшувати умови перезимівлі озимих зернових. Однак паралельно зростає ризик втрат урожаю, пов’язаний із посиленням абіотичних стресів у критичні фази розвитку рослин, насамперед через посухи та температурні коливання [26, 27].

Використання нових хімічних мутагенних чинників на локальному вихідному матеріалі створює передумови для підвищення частоти мутацій і модифікації їх спектра, а також дає змогу ефективніше залучати генотипи з підвищеною мутабільністю до конкретних факторів [10]. Окремої уваги варті так звані комплексні мікромутації, більш характерні саме для хімічних мутагенів. Такі зміни здатні поліпшувати біохімічні та харчові властивості культур без

виражених негативних морфо-фізіологічних наслідків. Це має практичне значення для традиційних агрокультур, у яких нерідко наявні обмеження за вмістом біологічно активних сполук, вітамінів або мікроелементів, важливих для повноцінного харчування [38, 39].

Отже, актуальним і перспективним є вивчення генотип-специфічної реакції локальних сортів пшениці на дію хімічних мутагенів з метою отримання нових форм із поліпшеними господарсько-цінними ознаками, зокрема підвищеною адаптивністю до мінливих кліматичних умов і поліпшеними харчовими характеристиками зерна.

У дослідженні використано хімічний мутаген азид натрію, який характеризується високою генетичною активністю за відносно помірного зниження життєздатності. Насіння двох сортів пшениці озимої – Співанка та Алтіго – обробляли водними розчинами АН концентрацією 0,01%; 0,025%; 0,05%; 0,1%. Для кожного варіанта застосовували по 1000 зернин. Тривалість експозиції становила 18 годин. Контроль формували з вихідного насіння, замоченого у воді, без обробки мутагеном.

У поколіннях M_2–M_3 мутантні сім'ї добирали за результатами візуальної оцінки, обліку проходження фенофаз, структурного аналізу та оцінювання зернової продуктивності. Посів здійснювали вручну наприкінці вересня на глибину 4–5 см за нормою 100 життєздатних насінин у рядок (довжина рядка 1,5 м) при ширині міжрядь 15 см; відстань між зразками становила 30 см. Кожен варіант висівали у двох рядках, а контрольні ділянки з необробленим насінням вихідної форми розміщували через кожні 20 варіантів.

Польові досліди виконували на дослідному полі Дніпровського державного аграрно-економічного університету (с. Олександрівка, Дніпровський район, Дніпропетровська область, Україна). Математико-статистичну обробку результатів здійснювали методами факторного аналізу з використанням модуля ANOVA та дискримінантного аналізу в пакеті Statistica 10.0.

Як наведено в таблиці 5.1, у поколіннях M_2–M_3 загалом було проаналізовано 4000 сімей. Використано типові для селекційної практики концентрації ЕМС (0,025–0,1%). Ознак досягнення критичних (порогових) рівнів у варіантів не виявлено, оскільки зберігали по 500 сімей для оцінювання.

За контролю частота спадкових змін була мінімальною й становила 0,4 у сорту Співанка та 0,8 у сорту Алтіго. Після обробки ЕМС відзначено чітку дозозалежну тенденцію до зростання частоти мутантних сімей у обох генотипів: за ЕМС 0,025% – від 4,6 (Співанка) до 5,6 (Алтіго); за ЕМС 0,05% – від 6,6 (Співанка) до 7,4 (Алтіго); за ЕМС 0,1% – від 8,8 (Співанка) до 10,2 (Алтіго).

Таблиця 5.1

Загальна частота спадкових змін після обробки ЕМС у M_2–M_3

(x ± SD, n = 350-500)

Варіант	Загальна кількість сімей, шт	Кількість мутантних сімей, шт	Частота, %
Співанка, кт.	500	2	$0,4 \pm 0,1^a$
Співанка, ЕМС 0,025%	500	23	$4,6 \pm 0,2^b$
Співанка, ЕМС 0,05%	500	33	$6,6 \pm 0,3^c$
Співанка, ЕМС 0,1%	500	44	$8,8 \pm 0,4^d$
Алтіго, кт.	500	4	$0,8 \pm 0,2^a$
Алтіго, ЕМС 0,025%	500	28	$5,6 \pm 0,2^b$
Алтіго, ЕМС 0,05%	500	37	$7,4 \pm 0,4^c$
Алтіго, ЕМС 0,1%	500	51	$10,2 \pm 0,5^d$

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

Таким чином, загальний діапазон варіації показника становив 0,4–10,2%, а максимальні значення зафіксовані за ЕМС 0,1%, що узгоджується з посиленням мутагенної дії зі зростанням концентрації. Водночас у всіх концентраційних варіантах Алтіго демонстрував вищі значення, ніж Співанка, що вказує на більшу чутливість цього генотипу до ЕМС за цим інтегральним показником.

Дисперсійний аналіз показав, що на загальну частоту мутацій статистично достовірно впливало підвищення концентрації ($F = 41{,}17$; $F_{0,05} = 2{,}17$; $P = 1{,}33 \cdot 10^{-3}$). Вплив генотипу також був суттєвим ($F = 6{,}67$; $F_{0,05} = 4{,}01$; $P = 0{,}02$). За результатами попарних порівнянь встановлено, що сорти Співанка та Алтіго відрізнялися між собою статистично достовірно ($F = 10{,}07$; $F_{0,05} = 5{,}17$; $P = 0{,}009$), причому Співанка виявилася менш чутливою до дії АН.

Як наведено в таблиці 5.2, у поколіннях M_2–M_3 загалом було проаналізовано 4 850 сімей. У досліді застосовували типові для селекційної практики концентрації АН, при цьому критичних (порогових) рівнів дії чинника не досягнуто. Це підтверджується тим, що в більшості варіантів зберігали не менше 500 сімей у кожній комбінації. Єдиним винятком була найвища концентрація АН 0,1%, яка спричинила певне зниження життєздатності: для подальшого аналізу відібрано 450 сімей у сорту Співанка та 350 — у сорту Алтіго.

Таблиця 5.2

Загальна частота спадкових змін після обробки АН у M_2–M_3

($x \pm SD$, $n = 350$-500)

Варіант	Загальна кількість сімей, шт	Кількість мутантних сімей, шт	Частота, %
Співанка, кт.	500	2	$0{,}4 \pm 0{,}1^{a}$
Співанка, АН 0,01%	500	22	$4{,}4 \pm 0{,}2^{b}$
Співанка, АН 0,025%	500	33	$6{,}6 \pm 0{,}3^{c}$
Співанка, АН 0,05%	500	53	$10{,}6 \pm 0{,}4^{d}$
Співанка, АН 0,1%	500	62	$12{,}4 \pm 0{,}5^{e}$
Алтіго, кт.	500	4	$0{,}8 \pm 0{,}1^{a}$
Алтіго, АН 0,01%	500	29	$5{,}8 \pm 0{,}3^{b}$
Алтіго, АН 0,025%	500	40	$8{,}0 \pm 0{,}4^{c}$
Алтіго, АН 0,05%	500	60	$12{,}0 \pm 0{,}5^{d}$
Алтіго, АН 0,1%	350	79	$17{,}6 \pm 0{,}7^{e}$

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

Дисперсійний аналіз показав, що на загальну частоту мутацій статистично достовірно впливало підвищення концентрації ($F = 43,22$; $F_{0,05} = 2,17$; $P = 2,77 \cdot 10^{-3}$). Вплив генотипу також був суттєвим ($F = 7,45$; $F_{0,05} = 4,01$; $P = 0,01$). За результатами попарних порівнянь встановлено, що сорти Співанка та Алтіго відрізнялися між собою статистично достовірно ($F = 11,22$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,008$), причому Співанка виявилася менш чутливою до дії АН.

Загалом значення цього показника змінювалися в таких межах: за дії АН 0,01% — від 4,4% у сорту Співанка до 5,8% у сорту Алтіго; за АН 0,025% — від 6,6% (Співанка) до 8,0% (Алтіго); за АН 0,05% — від 10,0% (Співанка) до 12,0% (Алтіго); за АН 0,1% — від 12,40% (Співанка) до 17,58% (Алтіго). У всіх випадках варіанти достовірно відрізнялися між собою та від контролю. Класифікацію генотипів, виконану методом кластерного аналізу (рис. 5.1), підтверджено поділ досліджених сортів на дві групи.

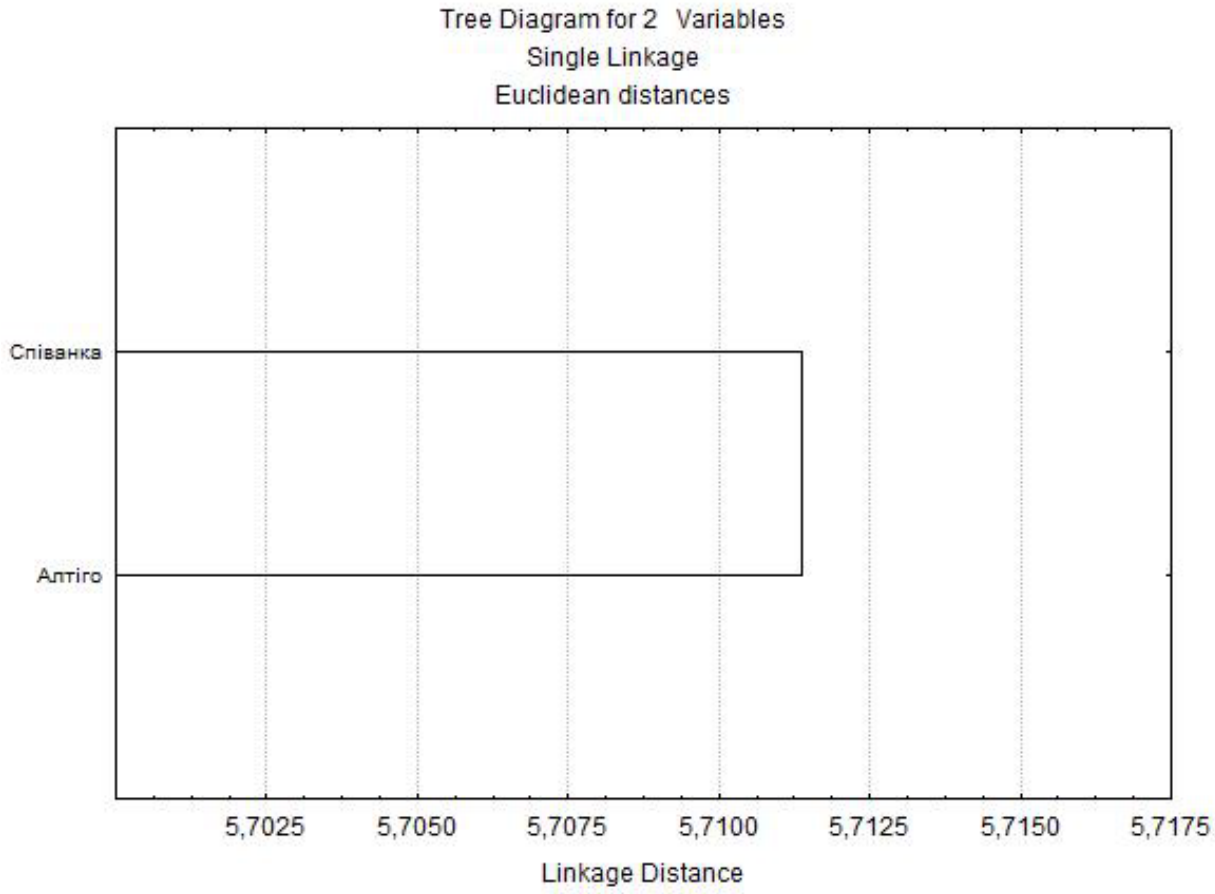

Рис. 5.1. Класифікація за частотами мутацій

Інтегративним показником, який додатково враховує спектр змінених ознак, є рівень мінливості. Його визначали як співвідношення кількості сімей зі змінами до сукупності ознак, за якими були зафіксовані успадковувані зміни (табл. 5.3). На контрольних варіантах рівень мінливості був практично нульовим: 0,01 ± 0,01 у сорту Співанка та 0,03 ± 0,01 у сорту Алтіго, що відповідає дуже обмеженій кількості змінених ознак (відповідно 2 і 4).

Після застосування ЕМС встановлено чітку дозозалежну тенденцію до зростання рівня мінливості в обох генотипів паралельно зі збільшенням кількості змінених ознак. Для сорту Співанка показник зростав від 0,64 за ЕМС 0,025% (при 14 змінених ознаках) до 1,25 за ЕМС 0,05% (19 ознак), і досягав 2,11 за ЕМС 0,1% (24 ознаки). Для сорту Алтіго аналогічна динаміка була виражена ще сильніше: від 0,95 за ЕМС 0,025% (17 ознак) до 1,63 за ЕМС 0,05% (22 ознаки) та 2,65 за ЕМС 0,1% (26 ознак).

Таблиця 5.3

Рівень мінливості після обробки ЕМС у M_2–M_3

Варіант	Рівень мінливості	Кількість змінених ознак
Співанка, кт.	$0,01 \pm 0,01^a$	2
Співанка, ЕМС 0,025%	$0,64 \pm 0,12^b$	14
Співанка, ЕМС 0,05%	$1,25 \pm 0,22^c$	19
Співанка, ЕМС 0,1%	$2,11 \pm 0,27^d$	24
Алтіго, кт.	$0,03 \pm 0,01^a$	4
Алтіго, ЕМС 0,025%	$0,95 \pm 0,07^b$	17
Алтіго, ЕМС 0,05%	$1,63 \pm 0,23^c$	22
Алтіго, ЕМС 0,1%	$2,65 \pm 0,29^d$	26

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

Отже, загальний діапазон варіювання рівня мінливості становив 0,01–2,65, а спектр змінених ознак розширювався від 2–4 у контролі до 24–26 за найвищої концентрації ЕМС. Це свідчить про те, що зі зростанням концентрації ЕМС відбувається не лише збільшення частоти змін, а й залучення ширшого комплексу ознак, тобто підвищується якісна насиченість мутаційного процесу.

У всіх концентраційних варіантах сорт Алтіго демонстрував вищі значення рівня мінливості та більшу кількість змінених ознак порівняно зі Співанкою, що вказує на вищу чутливість генотипу Алтіго до дії ЕМС та його більший потенціал до формування різноманітних спадкових змін.

У цьому випадку встановлено, що на рівень мінливості статистично достовірно впливали як зростання концентрації ($F = 71,12$; $F_{0,05} = 2,17$; $P = 1,03 \cdot 10^{-4}$), так і генотип ($F = 7,99$; $F_{0,05} = 4,01$; $P = 0,01$). За результатами попарних порівнянь також підтверджено, що досліджені сорти істотно різнилися між собою ($F = 12,73$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,006$).

Як наведено в таблиці 5.4, у поколіннях M_2–M_3 оцінено рівень мінливості після обробки АН як інтегративний показник, що відбиває не лише частоту змінених сімей, а й ширину спектра змінених ознак (кількість ознак, за якими зафіксовано успадковувані зміни).

Таблиця 5.4

Рівень мінливості після обробки АН у M_2–M_3

Варіант	Рівень мінливості	Кількість змінених ознак
Співанка, кт.	$0,01 \pm 0,01^a$	2
Співанка, АН 0,01%	$0,66 \pm 0,10^b$	15
Співанка, АН 0,025%	$1,45 \pm 0,20^c$	22
Співанка, АН 0,05%	$2,86 \pm 0,30^d$	27
Співанка, АН 0,1%	$3,86 \pm 0,31^e$	28
Алтіго, кт.	$0,03 \pm 0,01^a$	4
Алтіго, АН 0,01%	$1,16 \pm 0,09^b$	20
Алтіго, АН 0,025%	$2,40 \pm 0,11^c$	30
Алтіго, АН 0,05%	$3,48 \pm 0,21^d$	29
Алтіго, АН 0,1%	$6,77 \pm 0,32^e$	30

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

Загалом значення цього показника змінювалися в таких межах: за дії АН 0,01% — від 0,66 у сорту Співанка до 1,16 у сорту Алтіго; за АН 0,025% — від 1,45 (Співанка) до 2,40 (Алтіго); за АН 0,05% — від 2,86 (Співанка) до 3,48 (Алтіго); за АН 0,1% — від 3,86 (Співанка) до 6,77 (Алтіго). Отже, враховуючи

спектр змінених ознак, різниця між сортами за вищих концентрацій стає більш вираженою. У всіх варіантах показники достовірно відрізнялися між собою та від контролю.

У цьому випадку встановлено, що на рівень мінливості статистично достовірно впливали як зростання концентрації ($F = 75{,}11$; $F_{0,05} = 2{,}17$; $P = 2{,}13 \cdot 10^{-4}$), так і генотип ($F = 8{,}89$; $F_{0,05} = 4{,}01$; $P = 0{,}01$). За результатами попарних порівнянь також підтверджено, що досліджені сорти істотно різнилися між собою ($F = 12{,}93$; $F_{0,05} = 5{,}17$; $P = 0{,}006$).

Результати кластерного аналізу (рис. 5.2) знову підтвердили чітке розмежування двох генотипів, виділивши кожен сорт в окрему групу.

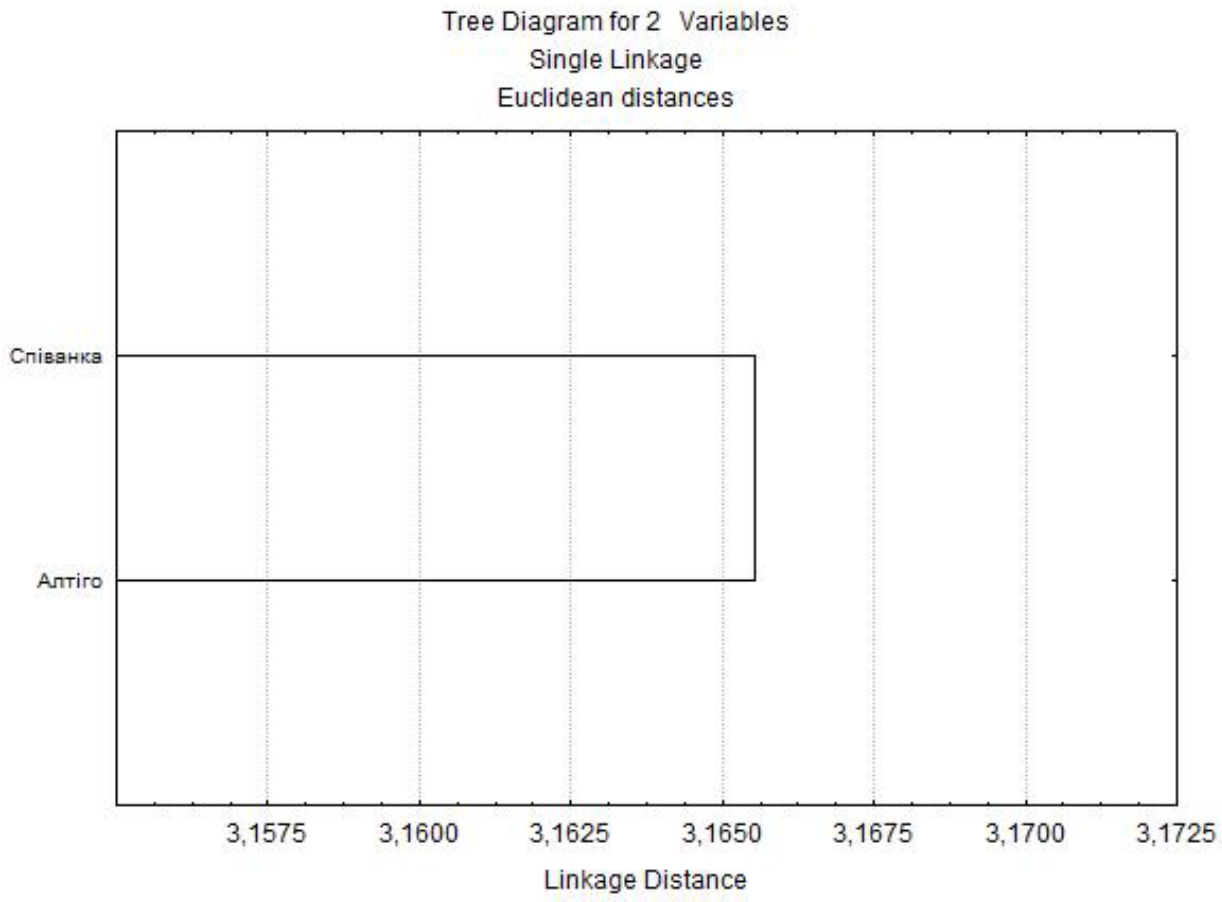

Рис. 5.2. Результати кластерного аналізу за показником рівня мінливості

Таким чином, у поколіннях M_2–M_3 обидва хімічні чинники (ЕМС і АН) забезпечили статистично достовірне зростання частоти спадкових змін з підвищенням концентрації, що підтверджує виражену дозозалежність

мутагенного ефекту. Для ЕМС загальна частота спадкових змін зростала від контрольних 0,4–0,8% до максимуму за концентрації ЕМС 0,1%: 8,8% (Співанка) та 10,2% (Алтіго), причому в усіх концентраціях Алтіго демонстрував вищу чутливість, ніж Співанка. Для азиду натрію (АН) частота спадкових змін була загалом вищою, ніж для ЕМС: від 4,4–5,8% (АН 0,01%) до 12,4% (Співанка) та 17,6% (Алтіго) за АН 0,1%. Найвища концентрація АН супроводжувалася зниженням життєздатності (для Алтіго залишалося 350 сімей). Попарні порівняння показали, що Співанка статистично менш чутлива до АН, ніж Алтіго.

Інтегративний показник рівня мінливості (що враховує не лише частоту, а й спектр змінених ознак) засвідчив: за дії ЕМС відбувається паралельне розширення спектра ознак і зростання рівня мінливості з підвищенням концентрації. За дії ЕМС генотип Алтіго стабільно мав вищий рівень мінливості та більшу кількість змінених ознак порівняно зі Співанкою, що вказує на його вищий потенціал для формування різноманітних спадкових змін.

За дії АН інтегральна мінливість зростала ще різкіше, при цьому різниця між генотипами посилювалася на високих концентраціях за рахунок розширення спектра ознак.

Практично доведено, що оптимальним компромісом між індукцією мінливості та збереженням життєздатності матеріалу є середні концентрації: для ЕМС інтервал 0,025–0,05%, де фіксується контрастність ефектів; для АН — доцільно орієнтуватися на 0,025–0,05%, тоді як 0,1% придатна радше для отримання максимальної різноманітності, але з підвищеним ризиком втрат матеріалу (особливо в Алтіго).

Загалом отримані результати підтверджують, що концентрація мутагену є головним рушієм як зростання частоти спадкових змін, так і якісної насиченості мутаційного процесу (розширення спектра ознак), тоді як генотип визначає рівень чутливості та селекційну доцільність використання конкретної комбінації сорт – чинник.

5.2. Спектр спадкової мінливості в поколіннях M_2–M_3

У спектрі було отримано всього 38 змінених ознак за 6 групами мінливості, які були проаналізовані за дискримінантним та факторним аналізом для виявлення значущості окремих груп (табл. 5.5, 5.6

ознаки будови пагона (стебло та воскова поволока). До групи належать: товсте/тонке стебло, високостебловість, низькостебловість, напівкарлики/карлики, інтенсивність/слабкість/відсутність воскової поволоки. Група модельна, мутації загалом середньочастотні. Найрегулярніша ознака – високостеблові форми (до 1,0%, у середньому близько 0,8%) – трапляються практично в усіх концентраціях і в обох сортах (рис. 5.3).



Рис. 5.3. Високорослa форма сорту Співанка у порівнянні

Зміни воскової поволоки також регулярні: слаба воскова поволока (до 0,8%) і відсутність воскової поволоки (до 0,6%) частішають зі зростанням

концентрації. Напівкарлики з’являються стабільно, але переважно на середніх–вищих концентраціях (до 0,6%). Низькостеблові виявляються рідше і в цілому більш характерні для Співанки (до 0,4%), тоді як у Алтіго практично не фіксувалися. Карлики, а також зміни тонке/товсте стебло — поодинокі (як правило, лише за максимальної концентрації), що може вказувати на наближення до жорсткішого режиму мутагенної дії.

Ознаки зернівки (розмір та форма). Група містить діжкоподібне, крупне та дрібне зерно. Мутації трапляються рідко й переважно немодельні, але з тенденцією посилення на вищих концентраціях. Найчастіше траплялося дрібне зерно (до 0,8%, переважно у Алтіго за вищих концентрацій). Крупне зерно з’являлося нерегулярно (до 0,4%). Діжкоподібне зерно — одиничні випадки (локально, переважно за дії середньої концентрації).

Наступна група ознаки структури колоса. До групи віднесено: остистий/безостий/напівостистий колос, довгий, дрібний/крупний, щільний/рихлий, циліндричний/веретеноподібний, ригідний, булавоподібний, загострений, антоціанові ості, подвійний колос тощо. Група частково модельна, мутації середньочастотні, помітно реагують на концентрацію.

Найбільш регулярні: довгий колос (до 0,6%, у середньому ~0,43%), крупний колос (до 0,2%) та дрібний колос (до 0,2%). Ознаки остистості (остистий/безостий/напівостистий) зазвичай траплялися в межах 0,2–0,6%, із тенденцією частішати з підвищенням концентрації. Рідкі та переважно поодинокі: подвійний колос, булавоподібний, ригідний, загострений — частіше проявляються лише за максимальної концентрації або в окремих генотипах.

Ознаки фізіології росту й розвитку. Сюди входять: ранньостиглість, пізньостиглість, стійкість до хвороб, стерильність. Група модельна, але частоти загалом невисокі (рис. 5.4). Ранньостиглість — найрегулярніша ознака (до 0,6%, у середньому близько 0,37%), виявляється в широкому діапазоні концентрацій. Пізньостиглість фіксувалася рідше й локальніше (переважно у Співанки на середніх–вищих концентраціях). Стійкість до захворювань траплялася з низькою, але відтворюваною частотою (до 0,2%, переважно на вищих

концентраціях). Стерильність — поодинокий прояв, здебільшого на жорсткому режимі (максимальна концентрація), що узгоджується з ідеєю критичних концентрацій у мутагенезі.

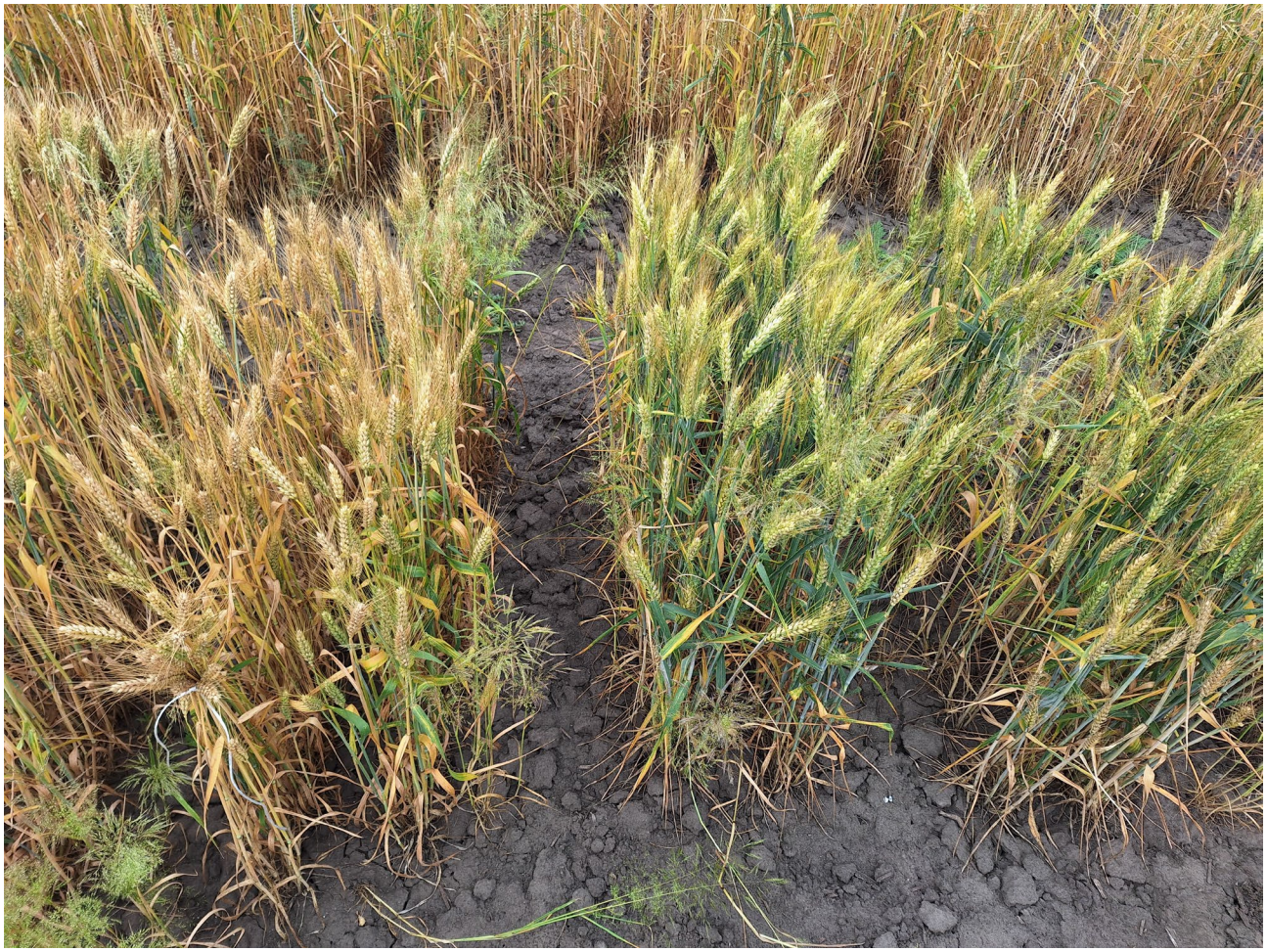

Рис. 5.4. Варіабельність за строками достигання та висотою в сорту Алтіго за дії ЕМС

Системні мутації. Охоплює: сверхедні, спельтоїдні, компактоїдні/субкомпактоїдні, сферококкоїдні форми. Група немодельна й загалом майже відсутня, проявляється поодиноко — здебільшого за максимальної концентрації (як індикатор критичних концентрацій).

Господарсько-цінні форми. Містить: продуктивні та кущисті форми. Група немодельна (рідкісна), але важлива в практичному плані. Частоти невисокі (зазвичай 0,2–0,4%), без жорсткої прив’язки до однієї ознаки, проте загалом

більше таких проявів припадає на середні–вищі концентрації, де зростає і загальна мінливість.

За спектром морфологічних проявів найбільш регулярними виявилися зміни висоти рослин, воскової поволоки та структури колоса (довгий/крупний колос, ознаки остистості), тоді як системні мутації трапляються поодиноко й переважно за максимальних концентрацій. Господарсько-цінні зміни (продуктивність/кущистість) є рідкісними, але наявними, що підтверджує практичну доцільність використання ЕМС для створення селекційного матеріалу за умови коректного підбору режиму. Враховуючи поєднання мінливості та частот окремих ознак, найбільш придатними для масового отримання популяцій зазвичай є нижні та середні концентрації.

За дії АН спостерігаються такі закономірності. Перша група – мутації за структурою стебла. Це такі ознаки, як висота стебла та інтенсивність воскової поволоки. До групи належать: товсте/тонке стебло, високостеблові, низькостеблові, напівкарлики, карлики, інтенсивна/слаба/відсутня воскова поволока (рис. 5.5). Найвища частота високостеблових форм (до 2,0 %, у середньому 0,71%), також значущою є ймовірність отримання напівкарликів, рослин з відсутністю воскової поволоки. Інші варіанти малоймовірні. Високостеблові форми наявні в усіх варіантах; частота зростає з концентрацією. Слаба воскова поволока — також у всіх варіантах, із чітким підсиленням за підвищення концентрації: Співанка (до 0,89%), Алтіго (до 1,71%). Відсутність воскової поволоки стабільно реєструється в усіх концентраціях: Співанка до 0,89%; Алтіго до 1,43%. Напівкарлики й карлики модельні за реакцією (частота зростає з концентрацією), причому Алтіго демонструє вищі значення на максимальній концентрації. Напівкарлик: Співанка до 0,44%, Алтіго до 1,14% (АН 0,1%); карлик: Співанка до 0,44%, Алтіго до 0,86%. Низькостеблові форми проявилися лише в Співанки (0,4–0,89%), тоді як у Алтіго за цією ознакою значень не зафіксовано (0%). Інтенсивна воскова поволока в наданих даних не реєструвалась (0% в усіх варіантах). Група модельна, середньочастотна, із

вираженою залежністю ознак «концентрація – частота», а також із генотиповою специфікою (Алтіго загалом чутливіший).



Рис. 5.5. Висота форм сорту Алтіго за дії АН

Друга група складається з ознак структури зерна. Виникнення мутацій за всіма цими ознаками малоймовірно. Група загалом рідкісна та немодельна (ознаки трапляються нерівномірно й не в усіх варіантах). Діжкоподібне зерно переважно характерне для Співанки і з'являється зі зростанням концентрації (0,2–0,44% за концентрації 0,025–0,1%); у Алтіго — фактично лише 0,2% за концентрації 0,025% АН.

Крупне зерно — поодиноке й низької частоти (переважно на рівні 0,2%). Дрібне зерно — найрідкісніше: виражено проявилось у Алтіго за АН 0,1%

(0,86%), тоді як у Співанки — лише 0,22% за тієї самої концентрації. Мутації за зерном низькоймовірні, прояв посилюється переважно на вищих концентраціях, при цьому Алтіго дає більш контрастні «екстремальні» варіанти (особливо дрібнозерність).

Третя група передбачає зміни за структурою колоса. Більшість мутацій низькоймовірні, але виділилися форми з безостим колосом (до 0,86 %, в середньому 0,37 %), напівостисті та форми з дрібним та веретеноподібним колосом. Безостий колос фіксувався у всіх варіантах із зростанням частоти за підвищення концентрації: Співанка до 0,67%, Алтіго до 0,86% (рис.5.6).



Рис. 5.6. Безоста форма сорту Алтіго

Напівостистий колос – у всіх варіантах, але зі значно більшою частотою в Алтіго: Співанка 0,2–0,22%, Алтіго до 1,14% (АН 0,1%). Довгий колос проявляється стабільно (особливо від 0,025% і вище): Співанка до 0,67%, Алтіго до 0,8%. Веретеноподібний колос — також регулярний, із підсиленням у Алтіго до 0,86%. Дрібний колос переважно в Алтіго (до 0,86%), у Співанки лишається нерегулярним (0,2–0,22%).

Крупний колос у цих даних фактично характерний лише для Алтіго (до 0,57%). Частина ознак є рідкісними (подвійний колос, антоціанові ості, ригідність тощо) і здебільшого проявляється на рівні 0,05–0,1%. Група модельна, середньочастотна, із ядром регулярних змін (безостість, напівостість, довжина колоса, веретеноподібність) та чіткішою реакцією Алтіго на підвищення концентрації.

Зазвичай більш варіативна четверта група – зміни за фізіологією росту та розвитку. Містить такі ознаки: стерильність, ранньостиглість, пізньостиглість, стійкість до захворювань, але регулярна індукція лише ранньостиглості (до 1,00 %, у середньому 0,48 %). Ранньостиглість – найрегулярніша ознака (в усіх варіантах), частота суттєво зростає з концентрацією: Співанка до 1,0% (АН 0,1%), Алтіго до 0,8%. Пізньостиглість – переважно від 0,025% і вище: максимум Співанка 0,89%, Алтіго 0,86%. Стійкість до захворювань помірно регулярна, з максимумом у Алтіго при 0,05% (0,8%). Стерильність переважно проявляється на вищих концентраціях: Співанка до 0,44%; Алтіго різко зростає до 1,14% на АН 0,1%, що узгоджується з наближенням до критичних рівнів. Група модельна, придатна для контролю; АН 0,1% підвищує частоту рідкісних ефектів, але супроводжується зростанням стерильності (особливо в Алтіго).

П’ята група складається із системних мутацій – сверхедний колос, спельтоїдний колос, субкомпактоїд та інші. Доволі значна кількість спельтоїдів (до 1,14 %), але лише для високих концентрацій. Сверхедний і спельтоїдний типи посилюються за 0,05–0,1%; максимум у Алтіго за концентрації 0,1% — 1,14% (для обох типів). Субкомпактоїд — до 0,57% (Алтіго 0,1%). Компактоїд і

сферококкоїд фактично з’являються переважно в Алтіго на високих концентраціях (до 0,29% і 0,57% відповідно). Група немодельна, низькочастотна, більш характерна для вищих концентрацій та чутливішого генотипу (Алтіго), що важливо для отримання рідкісних морфотипів, але може супроводжуватися депресією.

Шоста група складається з господарсько-ціних форм з високої кущистістю та продуктивністю. Вони малоймовірні для дії АН, але регулярні за характером виникнення. Більш оптимальними були концентрації АН 0,025% та 0,05 %. Зміни дуже рідкісні (переважно 0–0,22%). У Співанки вони реєструються стабільніше (продуктивні 0,2–0,22% за 0,025–0,1%; кущисті 0,2–0,22% у всіх концентраціях). У Алтіго спостерігаються переважно на нижчих концентраціях (0,01–0,025%), а на 0,05–0,1% у наданих даних практично відсутні. Група немодельна й низькоймовірна; її прояв нелінійний і сильно залежить від комбінації «генотип – концентрація».

Спектр ознак розширюється зі зростанням концентрації АН: у Співанки кількість ознак зі змінами зростає приблизно від 15 (0,01%) до 28 (0,1%), у Алтіго — від 20 до 30. Алтіго загалом більш чутливий до АН, що проявляється в максимумах для ключових модельних ознак (високостебловість, напівостість, системні морфотипи, стерильність). Найбільш регулярні групи для опису дії АН — структура пагона та структура колоса, а також строки стиглості. АН 0,1% дає більше рідкісних і системних змін, але супроводжується зростанням стерильності (особливо в Алтіго), тобто наближається до межі небажаного. Практично найзбалансованішими є концентрації 0,025–0,05% (широкий спектр без різкого стрибка негативних ефектів).

Для мутаційного процесу в процесі дискримінантного аналізу встановлено модельність окремих параметрів за групами (табл. 5.5, 5.6). Суттєвими вона була за частотою, рівнем мінливості, мутацій в першій, четвертій, п'ятій групі.

Таблиця 5.5

Модельні параметри мутагенної активності (АН)

Параметр в моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова лямда	F-критичне (4,02)	p-рівень
Загальна частота	0,12	0,71	16,18	0,01
Рівень мінливості	0,10	0,81	23,17	0,01
Перша група	0,13	0,67	7,99	0,01
Друга група	0,61	0,28	1,34	0,15
Третя група	0,32	0,55	2,01	0,09
Четверта група	0,52	0,72	6,11	0,03
П’ята група	0,21	0,56	4,05	0,05
Шоста група	0,28	0,54	2,05	0,09

Таблиця 5.6

Факторне навантаження параметрів мутагенної активності

Параметр	Генотип	Концентрація
Загальна частота	**0,793128**	**0.917511**
Рівень мінливості	**0,913244**	**0,916241**
Перша група	**0,632341**	**0,763231**
Друга група	0,314373	0,276509
Третя група	0,320012	0,338553
Четверта група	**0,511113**	**0,548792**
П’ята група	**0,500543**	0,407679
Шоста група	**0,436910**	**0.355947**
Пояснена компонента	2,363737	2,675490
Загальна компонента	0,543451	0,443832

Примітка: статистично значущі значення виділені жирним.

Таким чином, можна достовірно передбачити для цього мутагену на цьому матеріалі високу кількість (порівняно) високостеблових та напівкарликових мутантів, ранньостиглих форм. Негативним явищем є висока ймовірність та регулярність форм з дрібним, веретеноподібним колосом, спельтоїдів, високостеблових.

Досліджувані хімічні супермутагени продемонстрували високий загальний рівень мутаційної мінливості та надзвичайно високу активність щодо індукції нових форм за всіма основними господарсько-біологічними ознаками рослин озимої пшениці. Водночас найбільш специфічною та характерною для нього є дія, спрямована на модифікацію висоти рослин, що суттєво вирізняє цей агент

серед інших подібних хімічних мутагенів. Особливий інтерес становлять форми зі зменшеною висотою, переважно напівкарликові, а також ранньостиглі мутанти, отримані в результаті застосування цього агенту. За результатами дослідження встановлено, що для досягнення оптимального мутагенного ефекту на використаному вихідному матеріалі доцільними є помірні концентрації азиду натрію в межах 0,025–0,05%. З підвищенням концентрації до 0,1 % спостерігаються переважно негативні ефекти, що робить її недоцільною для селекційної практики. Щодо сортової специфічності дії агента, сорт Співанка можна визнати середнім за чутливістю, тоді як сорт Алтіго демонструє вищу перспективність для подальшого використання із цим мутагеном, що підтверджують також попередні дослідження.

Наступними етапами дослідження є поглиблений аналіз отриманих мутантних форм за біохімічними показниками, зокрема за вмістом і якістю білка та клейковини в зерні, співвідношенням білкових фракцій, а також визначення вмісту біологічно активних речовин і цінних мікроелементів, що дасть змогу краще оцінити їхню господарську цінність та потенціал для використання в селекційній роботі.

5.3. Використання отриманих форм як джерел високої продуктивності, технологічної якості зерна та інших корисних ознак

Етапний добір матеріалу, отриманого під дією ЕМС, здійснювали послідовно: спочатку в поколіннях M_2–M_3 виконували візуальну оцінку корисних фенотипів, а далі в поколінні M_4 — цілеспрямовані випробування за врожайністю та показниками якості зерна. Лінії-кандидати вивчали протягом кількох поколінь, щоб підтвердити успадкування змінених ознак і тим самим пересвідчитися, що йдеться про істинні генетичні мутації, а не короткочасні епігенетичні зміни. Загалом у ЕМС-популяціях у поколіннях M_2–M_3 було проаналізовано 3000 сімейних рядків. Із них 222 лінії проявили чіткі модифікації та були збережені для подальшого вивчення. У межах цієї підгрупи 91 лінія

демонструвала ознаки явної агрономічної цінності, а 28 відповідали критеріям «елітних», тобто мали сприятливі зміни без супутніх негативних ефектів і були визнані придатними для селекційного використання. Кожен варіант обробки ЕМС містив по 500 сімей.

Добір матеріалу, отриманого під дією азиду натрію, здійснювали аналогічно: спочатку візуальна оцінка корисних фенотипів у поколіннях M_2–M_3, потім — цілеспрямовані випробування за врожайністю й якістю зерна в поколінні M_4. Лінії-кандидати так само послідовно досліджували в наступних поколіннях для підтвердження успадковуваності модифікованих ознак і відмежування істинних генетичних мутацій від короткочасних епігенетичних ефектів. Загалом у АН-популяціях у поколіннях M_2–M_3 було обстежено 4000 сімейних рядків. Із них 384 лінії показали помітні зміни та були залишені для подальшого вивчення. У межах цієї групи 93 лінії мали ознаки явної агрономічної цінності, а 30 відповідали критеріям «елітних» (сприятливі зміни без супутніх негативів) і були визнані придатними для селекції. Кожен рівень обробки АН містив по 500 сімей, за винятком варіанта із сортом Алтіго при концентрації АН 0,1%, де було 350 сімей через часткову втрату життєздатності за високої концентрації. Це вказує на наближення до цитотоксичного порога (табл. 5.7–5.8).

Добір на ранніх етапах був зосереджений на чітко облікованих агрономічних ознаках, а на пізніших — на показниках кінцевої якості зерна. У поколіннях M_2–M_3 кандидати виділяли за архітектурними та онтогенетичними змінами: потовщені стебла, знижена висота (короткостеблові, напівкарликові та карликові форми), більш виражений епікутикулярний восковий наліт, подовжені або масивніші колоси, крупність зерна, ранньостиглість, візуально виражена стійкість до хвороб, поліпшене кущення та попередні ознаки підвищеної продуктивності (подальші кількісні оцінки виконували в M_3–M_4). У поколінні M_4 лінії, що проявилися в екологічних випробуваннях, оцінювали за технологічними показниками якості зерна: підвищений загальний уміст білка, сприятливе «перебалансування» клейковинного комплексу (кращий уміст

HMW-глютенінів за помірного рівня LMW-фракцій у поєднанні з контрольованими змінами гліадинів) та збагачення за ключовими мікроелементами (Mg, Mn, Zn, Mo, Co, Cu). У сукупності ці критерії застосовували як маркерний комплекс для ідентифікації зразків із реальною селекційною цінністю.

Ефективність одержання мутантів була високою для обох агентів. У варіантах з ЕМС приблизно 3,0% сімейних рядків дали лінії з практичною селекційною цінністю (91 із 3000 у сумі за всіма концентраціями). Азид натрію забезпечив порівнянний, хоча дещо нижчий показник — 2,3% (93 із 4000). Перевірка стабільності за поколіннями підтвердила успадкування цільових фенотипів, що вказує на фіксацію індукованих станів або у формі істинних геномних мутацій, або як епігенетичних змін, «пов’язаних» з генетичними ушкодженнями, які надійно передаються в спадок.

Важливо, що ЕМС і АН сформували широкий спектр мутацій, який охоплює як структурні ознаки (висота рослин, архітектоніка колоса, розмір зерна), так і біохімічні характеристики (рівень і профіль білка, склад фракцій запасних білків, уміст мікроелементів). Така мінливість підвищує гнучкість для селекціонера: один і той самий пул мутантів може слугувати джерелом батьківських форм для рекомбінаційних схем, спрямованих на пірамідування ознак, або давати безпосередньо відбирані лінії, у яких поліпшення за однією ознакою (наприклад, ранньостиглість чи підвищення частки HMW-глютенінів) уже відповідає завданням селекційної програми.

Частота змін (мутацій загалом) зростала зі збільшенням дози для обох агентів: для ЕМС — від 4,60% до 8,80%, для АН — від 4,40% до 12,40% за максимальної концентрації (АН 0,1%). Частота позитивних змін також підвищувалася з концентрацією: для ЕМС — від 2,60% до 4,00%, для АН — від 2,20% до 4,82%. Однак ефективність позитивних змін (частка сприятливих мутацій у загальній кількості) знижувалася зі зростанням концентрації мутагену: мутацій ставало більше, але частка корисних серед них зменшувалась. Для ЕМС

цей показник знижувався від 0,57 до 0,45; для АН — від 0,50 до 0,39. Отже, найкращу ефективність зафіксовано для ЕМС 0,025% (0,57) і АН 0,05% (0,58).

Якщо розглядати кількість відібраних ліній (з однією або кількома позитивними змінами) та кількість перспективних ліній (без негативних змін і з потенціалом або для прямого сортовикористання, або як компонентів у селекції озимої пшениці), то для ЕМС кількість ліній майже не змінювалася зі збільшенням концентрації (від 10 до 11), тоді як для АН вона зростала (від 9 до 16) для перших трьох концентрацій і далі залишалося приблизно на одному рівні — до 17 — за максимальної дози (класичний ефект передозування). Кількість перспективних ліній за помірних доз залишалася відносно стабільною, але за максимальної концентрації АН їх лишилося лише три. Частота перспективних ліній досягала піка при ЕМС 0,025% (1,00%) і АН 0,025% (також 1,00%) та знижувалася на вищих концентраціях (ЕМС 0,1% — 0,60%; АН 0,1% — 0,60%).

Якщо метою є максимальна кількість сприятливих мутацій, то перевагу мають АН 0,05% (4,40%) і АН 0,1% (4,82%), однак ефективність при цьому знижується, а обсяг відібраного та перспективного матеріалу різко скорочується за максимальної дози АН (у цілому лише 2 лінії й 0 перспективних). Якщо ж пріоритетом є ефективність і цінність матеріалу для подальшої селекції, оптимальними є ЕМС 0,025% і АН 0,025%: висока частка позитивних змін (0,57–0,58) і максимальна частота перспективних ліній (1,00%) за достатньої їх абсолютної кількості. Відповідно, ЕМС 0,05–0,1% і АН 0,1% залишаються робочими варіантами в разі можливості дослідження великих популяцій: очікується більше загальних змін, але й більша частка несприятливих мутацій. Картина для АН 0,1% (дуже висока частота мутацій і різкий спад виходу придатного матеріалу) відповідає дії дози, що перевищує токсичний поріг.

У спектрі індукованих змін у сорту Співанка за архітектурою та морфологією рослин частка короткостеблових форм під дією ЕМС зростає з 0,4% до 0,6% (від загальної кількості сімей у другому поколінні), що відображає чітку дозову залежність. Під дією АН цей показник становить 0,4–0,6% у діапазоні концентрацій 0,025–0,1% (стабільно високий рівень). Обидва агенти є

ефективними, однак ЕМС демонструє найбільш «чисте» монотонне зростання частоти.

Таблиця 5.7

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

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частина від загальної частоти, %	Ліній, шт	Перспективних ліній, шт	Частота перспективних ліній
Співанка, контроль	0,20 ± 0,02[a]	0,50	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Співанка, ЕМС 0,025 %	2,60 ± 0,12[b]	0,57	10	5	1,00 ± 0,13[b]
Співанка, ЕМС 0,05 %	3,20 ± 0,18[c]	0,48	12	4	0,80 ± 0,12[b]
Співанка, ЕМС 0,1 %	4,00 ±0,21[d]	0,45	11	3	0,60 ± 0,11[bc]
Співанка, АН 0,01%	2,20 ± 0,11[e]	0,50	9	4	0,80 ± 0,11[b]
Співанка, АН 0,025%	3,80 ± 0,19[d]	0,58	14	5	1,00 ± 0,14[b]
Співанка, АН 0,05%	4,40 ±0,22[d]	0,42	16	4	0,80 ± 0,13[b]
Співанка, АН 0,1%	4,82 ±0,24[f]	0,39	17	3	0,60 ± 0,11[bc]

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

Для напівкарликових і карликових форм під дією ЕМС частота напівкарликів становить 0,2–0,4%, тоді як карликові форми з’являються лише за концентрації 0,1% (0,2%). Під дією АН частота напівкарликів також становить 0,2–0,4%, а карликові форми відзначені на рівні 0,2% за концентрації АН 0,05% і 0,1%. Загалом щодо зниження висоти рослин найбільший одноразовий вплив має ЕМС 0,1%; АН за концентрацій ≥0,025% також діє ефективно, забезпечуючи ширший спектр напівкарликових форм.

Для мутацій за колосом і зерном (довгий колос, великий колос, крупне зерно) під дією ЕМС довгоколосі форми з’являються лише за концентрації 0,1% (0,6%); великий колос відзначено на рівні 0,2% за 0,05–0,1%; крупне зерно — рідкісне й малочастотне явище без чіткої прив’язки до дози. Під дією АН

довгоколосі форми виникають за концентрації 0,05–0,1% (0,4%), форм з великим колосом не виявлено, а крупне зерно відзначено на рівні 0,2% лише за 0,01%. Чітку практичну рекомендацію можна сформулювати лише для довгоколосих форм: доцільно використовувати ЕМС 0,1% (максимальна частота) або АН 0,05–0,1% (помірна частота, але прояв за нижчого порога). Форми з потовщеним стеблом і вираженим епікутикулярним воском практично були відсутні (зафіксовано поодинокі випадки: один зразок із потовщеним стеблом під дією ЕМС 0,025%).

За змінами онтогенезу (фенологія та стресостійкість) частота ранньостиглих форм під дією ЕМС стабільно становила 0,6% для всіх концентрацій; під дією АН — від 0,4% до 1,0% (максимум при 0,1%). Для селекції на ранньостиглість оптимальним варіантом можна вважати АН 0,1% (двократна перевага порівняно з ЕМС). Форми з підвищеною стійкістю до хвороб під дією ЕМС виникали з частотою 0,2%, під дією АН — від 0,2% до 0,4% (максимум при 0,1%). Якщо метою є стійкість до хвороб, найвищу частоту забезпечує АН 0,1%. За ознаками кущення та змінами продуктивності під дією ЕМС частота залишалася на рівні 0,2% у всіх концентраціях; під дією АН спостерігалася така сама картина. Загалом вираженого дозового ефекту для цих ознак не виявлено.

Для ознак, орієнтованих на якість зерна, частота форм із підвищеним умістом білка під дією ЕМС не перевищувала 0,2% у всіх концентраціях, тоді як під дією АН становила 0,2–0,4% (максимум за АН 0,05%). Сприятливі зміни за білковим профілем (підвищення вмісту HMW-глютенінів і/або зниження LMW-фракцій) під дією ЕМС відзначалися на рівні 0,2%, тоді як під дією АН — від 0 до 0,4% (більш виражений ефект). Збагачення мікроелементами під дією ЕМС спостерігалося з частотою 0,2–0,4%, під дією АН — від 0 до 0,4%. Для зрушень за хлібопекарською якістю та біофортифікації АН в діапазоні 0,05–0,1% дає кращі результати, ніж ЕМС; при цьому ЕМС 0,1% є надійною альтернативою.

Загалом за зміненими ознаками для сорту Співанка ЕМС є основним варіантом для добору форм із вираженою перебудовою архітектури рослин,

особливо за концентрації 0,1%. АН виявився кращим для ранньостиглості, стійкості до хвороб та ознак, пов'язаних із якістю (білковий профіль, мікроелементи), з найкращим балансом у межах 0,05–0,1%. Концентрацію АН 0,05% доцільно застосовувати для поліпшення якості та помірної частоти морфологічних змін, тоді як ЕМС 0,1% підходить для формування ідеотипів, заснованих на зміненій архітектурі рослин.

Для сорту Алтіго (табл. 5.8) загальна частота мутацій стабільно зростала з дозою для обох агентів: під дією ЕМС – з 5,60% до 10,20%, під дією АН – з 5,80% до 17,56% за максимальної випробуваної концентрації (АН 0,1%). Частота мутацій при АН зростала значно сильніше, ніж при ЕМС; при цьому екстремальна концентрація АН, ймовірно, перетинає токсичний поріг. Частота сприятливих мутацій (частка позитивних змін) також зростала з дозою, але з віддачею на верхньому рівні: під дією ЕМС — з 1,80% до 4,40% з підвищенням концентрацій, під дією АН — з 3,00% до 5,40% (при цьому за максимальної концентрації АН 0,1% показник знижується до 4,80%, попри найвищу загальну частоту мутацій).

Частка позитивних змін у загальній кількості мутацій (відношення «позитивні/всього») показує оптимум за низько-помірних концентрацій АН 0,01% та АН 0,025% (0,50–0,52); за АН 0,1% ефективність знижується. Для ЕМС цей показник загалом нижчий; максимальна ефективність відзначена за 0,1% (0,43). Найкраща «якість» мутацій (найвища частка корисних) спостерігається за АН 0,01–0,025%. Кількість ліній у цілому зростає з концентрацією у разі використання ЕМС на всіх рівнях; тоді як при АН найбільший спад спостерігається на максимальній концентрації 0,1%. Кількість перспективних ліній (і абсолютна, і за частотою) досягає максимуму за АН 0,025%: для ЕМС — від 0,40% до 0,80%, для АН — від 1,00% до 1,40%; за АН 0,025% отримано найбільше перспективних ліній (7) і найвищу їхню частку (1,40%). Для ЕМС максимум становив 4 лінії, або 0,80%.

Таблиця 5.8

Параметри частоти мутаційних типів під дією мутагенів для сорту Алтіго (x ± SD, n = 350 - 500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частина від загальної частоти, %	Ліній, шт	Перспективних ліній, шт	Частота перспективних ліній
Алтіго, кт	0,40 ± 0,03[a]	0,50	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Алтіго, ЕМС 0,025 %	1,80 ± 0,10[b]	0,32	8	2	0,40 ± 0,10[b]
Алтіго, ЕМС 0,05 %	3,40 ± 0,18[c]	0,46	11	4	0,80 ± 0,12[c]
Алтіго, ЕМС 0,1 %	4,40 ±0,22[d]	0,43	15	4	0,80 ± 0,12[c]
Алтіго, АН 0,01%	3,00 ± 0,17[c]	0,52	12	5	1,00 ± 0,13[c]
Алтіго, АН 0,025%	4,00 ± 0,21[d]	0,50	14	7	1,40 ± 0,14[d]
Алтіго, АН 0,05%	5,40 ±0,25[e]	0,45	19	5	1,00 ± 0,13[c]
Алтіго, АН 0,1%	4,80 ±0,24[e]	0,27	12	3	0,86 ± 0,12[c]

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

Якщо порівнювати за абсолютною кількістю позитивних змін, дія АН 0,05% (5,40%) є найкращою серед неекстремальних доз. Найвищу ефективність за «селекційним виходом» (придатними лініями) зафіксовано при АН 0,025% (частка 0,50; 7 перспективних ліній; 1,40%). Для ЕМС концентрація 0,05% (частка 0,46; 4 перспективні лінії; 0,80%) забезпечує хороший баланс із меншим ризиком, ніж АН 0,05%. Слід уникати ймовірного передозування АН 0,1% (дуже висока загальна частота змін, зниження частки позитивних, менша кількість ліній і найкраща ефективність — 0,27).

Практичні рекомендації для сорту Алтіго зводяться до такого. Основним робочим варіантом є АН 0,025%: він забезпечує найкраще перетворення мутаційних подій у добірні та перспективні лінії, поєднуючи високу частку позитивних змін із хорошою загальною ефективністю. Високопродуктивна альтернатива — АН 0,05%, за якої максимізується абсолютна кількість позитивних змін, однак ефективність і селекційний «вихід» перспективних ліній нижчі, ніж за 0,025%. Більш консервативний вибір — ЕМС 0,05%: він забезпечує

надійне підвищення частоти корисних форм за гідної ефективності та виходу перспективних ліній із меншим ризиком токсичного ефекту. Картина за АН 0,1% (дуже висока загальна кількість змін, спад ефективності, менше перспективних ліній) відповідає дії передозування.

У спектрі індукованих змін у сорту Алтіго за архітектурою та морфологією рослин потовщене стебло відсутнє при ЕМС ≤0,05% і з'являється лише при ЕМС 0,1% (0,4%); під дією АН простежується чітка дозова залежність від 0 до 0,57%, тобто АН у цьому аспекті є потужнішим агентом, особливо за концентрацій ≥0,025%. Короткостеблові форми не були індуковані жодним варіантом. Для напівкарликів під дією ЕМС відзначено достовірне стале зростання частоти (0,2–0,8%). Під дією АН частота також збільшується (0,2–1,14%) із максимумом при АН 0,1%. Обидва мутагени ефективні, причому АН 0,1% дає пік за частотою, хоча це висока концентрація; карликові форми індукуються на верхніх рівнях доз ЕМС 0,1% та АН 0,1%. І знову АН демонструє сильнішу дію за максимальної концентрації. Форм із вираженим епікутикулярним восковим нальотом не спостерігали.

Для морфометрії зерна й колоса частота крупного зерна під дією ЕМС зростає з дозою (від 0 до 0,4%), тоді як АН дає невеликий «плаский» ефект на низько-середніх дозах (0,2%) і не збільшує цей показник при 0,1%. Для формування більшого зерна ЕМС 0,1% переважає АН. Ознака довгого колоса за дії ЕМС утримується на рівні 0,4% в усіх концентраціях; під дією АН частота зростає до 0,8% за концентрації 0,1%. Для подовження колоса АН за концентрацій ≥0,025% діє краще. Форми з великим колосом під ЕМС досягають частоти 0,2%, тоді як під АН частота зростає до 0,4% за концентрацій 0,05–0,1%. Отже, АН є кращим для збільшення маси/об'єму колоса.

За змінами онтогенезу (фенологія та стресостійкість) частота ранньостиглих форм під дією ЕМС знижується з 0,4 до 0,2%; під дією АН максимальну частоту відзначено за 0,01% (0,8%), далі значення становлять 0,4–0,6% зі спадом за концентрації 0,1%. Найкращий варіант для селекції на ранньостиглість — АН 0,01%. Стійкість до хвороб при ЕМС утримується на рівні

0,2% (із подальшим зникненням при 0,1%); під дією АН частота зростає з дозою до 0,8% за 0,05% (далі знижується до 0,57% за АН 0,1%). Для селекції на стійкість оптимальним є АН 0,05%.

Ознаки, пов'язані з продуктивністю (більш урожайні лінії), під дією ЕМС здебільшого спостерігалися з частотою 0,2%, а під дією АН проявлялися слабко. Виразного «сильного» мутагенного варіанта для цих ознак не виявлено. Здатність до кущення під дією ЕМС підвищується до 0,2%; під дією АН ефект помірний і зникає за вищих концентрацій. Якщо цільовою ознакою є кущення, доцільніше застосовувати ЕМС 0,05–0,1%.

Для ознак, орієнтованих на якість зерна, частота форм із підвищеним умістом білка під дією ЕМС досягає 0,4% за концентрацій 0,05–0,1%. АН дає сильніший ефект за 0,025–0,05% (0,6%), але на 0,1% показник падає до 0,2%. Отже, для цієї ознаки оптимальними є АН 0,025–0,05%, а АН 0,1% варто уникати. Позитивні зміни в білкових компонентах (глютеніновий профіль) під дією ЕМС виникають із частотою 0,2% за концентрацій 0,05–0,1%; під дією АН частота зростає до 0,4% за 0,025–0,05%, а потім знижується за 0,1%.

Для позитивних змін за вмістом мікроелементів ЕМС забезпечує стале зростання частоти з 0,2% до 0,6% (найкращий результат при ЕМС 0,1%). АН дає пік 0,4–0,6% за 0,025–0,05%, але не за 0,1%. Якщо завдання — максимально посилити зсув за мікроелементами, доцільно обрати ЕМС 0,1%; якщо потрібен м'якший режим — перевага за АН 0,025–0,05%.

Загалом АН ефективніше впливає на структурні ознаки висоти рослин (напівкарликові й карликові форми), формування довгих і більших колосів, ранньостиглість (0,01%) та стійкість до хвороб (0,05%). Однак за АН 0,1% можуть розпочинатися небажані зміни за ознаками якості (загальний білок і білкові фракції). ЕМС, навпаки, краще проявляє себе у формуванні крупного зерна та збагаченні мікроелементами, демонструючи стійку дозозалежну реакцію аж до 0,1%; він також краще, ніж АН, підсилює здатність до кущення.

Для селекції на ранньостиглість і стійкість до хвороб найперспективнішим є діапазон АН 0,01–0,05% (оптимальні точки: 0,01% для ранньостиглості та

0,05% для толерантності). Для зниження висоти рослин можна застосовувати АН 0,05–0,1% або ЕМС 0,05–0,1% (АН 0,1% дає максимальний ефект, але використовувати його варто обережно). Для збільшення розміру зерна та поліпшення за мікроелементами доцільно застосовувати ЕМС 0,1%, а для позитивних змін у білковому комплексі — АН 0,025–0,05%.

Не варто використовувати АН 0,1%, якщо в пріоритеті ознаки якості; ЕМС 0,1% доцільно розглядати лише тоді, коли цільовими є саме мікроелементи й крупність зерна та допустимий певний ризик через силу впливу. Обидва мутагени ефективні на сорті Алтіго, але АН забезпечує ширший фенотиповий ефект за низько-середніх доз (0,01–0,05%), тоді як ЕМС дає більш стале наростання ефекту зі збільшенням дози, особливо за ознаками якості зерна та мінерального складу. Важливо добирати мутаген і його дозу строго відповідно до конкретної селекційної мети.

Порівняно із сортом Співанка за загальною частотою мутацій Алтіго є кращим на кожній зіставній концентрації як для ЕМС, так і для АН (ЕМС 0,025%: 5,6% проти 4,6%; ЕМС 0,1%: 10,2% проти 8,8%; АН 0,05%: 12,0% проти 10,6%; АН 0,1%: 17,56% проти 12,40%). Алтіго є більш мутабільним генетичним фоном. За частотою позитивних змін за низької дози ЕМС (0,025%) Співанка дає більше позитивних змін (2,6%) попри нижчий загальний рівень мутацій, тобто демонструє кращу ефективність за малих доз. Починаючи з ЕМС 0,05–0,10% і в усіх варіантах із АН, Алтіго забезпечує рівні або вищі частоти позитивних змін (максимум при АН 0,05% — 5,40%). Отже, Співанка ефективніша в найбільш «м’якому» режимі ЕМС, тоді як Алтіго краще масштабується зі зростанням дози, особливо в разі використання АН.

Ефективність позитивних змін у сорту Співанка максимальна за АН 0,05% (0,58) та ЕМС 0,025% (0,57), після чого зі збільшенням дози ефективність знижується. Для сорту Алтіго найкращу ефективність відзначено при АН 0,05% (0,52) та ЕМС 0,05% (0,46), тоді як при АН 0,1% вона різко знижується (0,27). Пікова ефективність Співанки припадає на АН 0,05%, тоді як у Алтіго формується плато в діапазоні АН 0,01–0,05%. За показником перспективних

ліній як індикатор мутаційної активності Алтіго досягає максимуму за АН 0,025%: 7 ліній, 1,40% (найкраще загальне перетворення мутацій у придатний для селекції матеріал). У Співанки максимум також припадає на АН 0,05%, але нижчий — 4 лінії, 1,00%. Концентрація ЕМС 0,05% є надійною, консервативною точкою для обох сортів (для Співанки й Алтіго — по 0,80%). У сорту Співанка при АН 0,1% спостерігається «обвал» за числом перспективних ліній (вони відсутні), тоді як Алтіго дає ще 3 лінії, але з низькою ефективністю. З погляду селекційного виходу Алтіго за АН 0,025% є найвигіднішим варіантом; Співанка виявляється більш чутливою до передозування на верхньому рівні.

Для максимального виходу придатного селекційного матеріалу найкращим варіантом є Алтіго за АН 0,025% (найкращі показники за кількістю та часткою перспективних ліній). Для максимальної кількості позитивних змін оптимальним є Алтіго за АН 0,05% (найвища частота позитивних зрушень) за умови допущення певного зниження ефективності. Для збалансованого, менш ризикованого режиму для обох сортів підходить ЕМС 0,05% (хороший рівень позитивних змін, прийнятна ефективність і менший ризик токсичності для обох генотипів). Концентрація АН 0,1% перетинає токсичний поріг: у Співанки відсутні перспективні лінії, у Алтіго відзначається різкий спад ефективності.

У спектрі мутацій за архітектурою й морфологією у сортів Співанка та Алтіго для Співанки під дією ЕМС простежується чітка дозозалежність: частота короткостеблових і напівкарликових форм зростає, а карликові форми з’являються за концентрації 0,1% (0,2%). Під дією АН у Співанки частка короткостеблових форм підвищується за 0,025–0,1%; напівкарликові відзначаються за 0,025–0,05%; карликові — на рівні 0,2% у інтервалі 0,05–0,1%. Отже, Співанка легко дає форми зниженої висоти за використання обох агентів, при цьому максимальний ефект спостерігається при ЕМС 0,1% та АН ≥0,025%. У сорту Алтіго під дією ЕМС частота напівкарликових форм зростає зі збільшенням концентрації, карликові форми з’являються при АН 0,1% (0,4%); під дією АН частота напівкарликових і карликових форм збільшується в діапазоні 0,025–0,1%, тоді як короткостеблові форми не спостерігаються. Алтіго

характеризується високою чутливістю щодо індукції напівкарликових і карликових форм (особливо при ЕМС 0,05–0,10%), але не формує короткостеблових варіантів, що відображає генотипове обмеження.

За морфометричними ознаками зерна й колоса під дією ЕМС довгоколосі форми з'являються лише за концентрації 0,1% (0,6%), великий колос — з частотою 0,2% при 0,05–0,1%, крупне зерно трапляється рідко (≤0,2%). Під дією АН довгий колос відзначається з частотою до 0,4% за 0,025–0,05%, форми з великим колосом не виявлені, а крупне зерно спостерігали в поодиноких випадках при АН 0,01% (0,2%). Для формування довгоколосого ідеотипу сорт Алтіго при АН 0,05% є найбільш зручним варіантом; для Співанки потрібні ЕМС 0,1% або АН ≥0,05%. Форми з вираженим епікутикулярним восковим нальотом у вивчених вибірках були відсутні; рідкісні випадки потовщеного стебла реєстрували епізодично (наприклад, у Алтіго при ЕМС 0,1% або під дією АН ≥0,01%). За змінами онтогенезу (фенологія та стресостійкість) ЕМС менш ефективний, ніж АН: Співанка є відмінним донором за ознакою ранньостиглості (найкращий результат при АН 0,1%), тоді як у Алтіго оптимальним варіантом є АН 0,01%. Для стійкості до хвороб найкраще поєднання забезпечує Алтіго при АН 0,05%. Здатність до кущення реагує помірно; при цьому АН 0,1% для Алтіго варто уникати.

Для змін хлібопекарської якості АН за концентрацій ≥0,025% загалом ефективніший, ніж ЕМС, у обох генотипів, причому сорт Алтіго демонструє найвищі частоти таких змін. Щодо мінливості за вмістом мікроелементів, для обох сортів спостерігається стале наростання ефекту зі збільшенням концентрації при дії обох агентів. Оптимальний діапазон для ЕМС — 0,05–0,10%, для АН — 0,025–0,05%. Сорт Алтіго реагує дещо сильніше, особливо при ЕМС 0,1% та АН 0,025–0,05%.

Взаємодія «мутаген–концентрація» для сорту Співанка мала широкий спектр проявів (ранньостиглість, висота рослин, якість) при АН 0,05% (добрий баланс) або АН 0,1% (максимальна ранньостиглість за певного ризику передозування); акцент на архітектурі (короткостеблові й напівкарликові форми,

довгий колос) досягався при ЕМС 0,10% (одночасно підвищувався вміст мікроелементів). Акцент на якості (білковий профіль, вміст мікроелементів) забезпечувався при АН 0,025–0,05%. Для сорту Алтіго перебудова архітектури рослин (напівкарликові й карликові форми) та підвищення вмісту мікроелементів більш виражені при ЕМС 0,05–0,1%; подовжений колос, стійкість до хвороб і зміни за якістю зерна — при АН 0,05%. Ранньостиглість найкраще проявляється при АН 0,01%.

Вибір мутагену є принципово важливим: АН — кращий універсальний варіант для змін за якістю (комплекс білкових компонентів), ранньостиглості та формування довгоколосих ідеотипів, особливо при 0,025–0,05% (для Алтіго) та 0,05–0,1% (для Співанки за ознакою ранньостиглості). ЕМС переважає АН за перебудовою стеблової архітектури (напівкарликові й карликові форми), особливо у Алтіго при 0,05–0,10%, і водночас поліпшує мікронутрієнтний статус у обох сортів. Частина ознак демонструє пороговий характер реакції (наприклад, у Співанки довгий колос з’являється при ЕМС 0,1%, а в Алтіго максимум стійкості до хвороб досягається при АН 0,05%). Ознаки, орієнтовані на якість, раніше і достовірніше реагують на АН (уже за 0,025%), ніж на ЕМС.

Факторний аналіз показав виражений вплив дози на індукцію сприятливих змін: вищі концентрації підвищували частоту позитивних ознак ($F = 21,17$; $F_{0.05} = 3,86$; $P = 3,11 \cdot 10^{-3}$). Суттєвим був також сортовий фон ($F = 8,07$; $F_{0.05} = 4,11$; $P = 0,01$), і виявлено значущу взаємодію «генотип – мутаген» ($F = 5,17$; $F_{0.05} = 4,55$; $P = 0,04$).

Загалом сорт Алтіго демонструє вищу мутаційну відповідь і краще «переводить» її в перспективний селекційний матеріал, особливо при АН 0,025–0,05%. Сорт Співанка показує вищу ефективність за малих доз (ЕМС 0,025%, АН 0,025%), але раніше досягає токсичного порога, особливо при АН 0,1%. Оптимальне «вікно» доз має як агент-, так і генотип-специфічний характер: АН 0,025% є найкращим варіантом для Алтіго і дуже добрим — для Співанки; ЕМС 0,05% — надійний резервний варіант для обох сортів. Для обох генотипів варто

застосовувати середньо-низькі дози, віддаючи перевагу АН 0,025% (особливо для Алтіго) або ЕМС 0,05% (більш консервативний варіант) і загалом уникаючи АН 0,1%.

За окремими ознаками сорт Співанка легко формує короткостеблові форми (під дією обох мутагенів), тоді як Алтіго менш перспективний саме для цієї ознаки. Водночас Алтіго забезпечує вищі частоти напівкарликових і карликових форм, довгоколосих рослин, а також форм із підвищеною стійкістю до хвороб і підвищеним умістом мікроелементів (при АН 0,025%), виступаючи сильним донором для змін за архітектурою рослин і якістю зерна. Практично значущі варіанти використання такі: Алтіго під дією АН 0,025% — для поліпшення якості зерна, отримання довгоколосих форм і ліній зі стійкістю до хвороб; Співанка під дією АН 0,05% або АН 0,025% — для добору ранньостиглих форм; Алтіго при ЕМС 0,05–0,1% і Співанка при ЕМС 0,1% — для одержання напівкарликових і карликових форм; за вмістом мікроелементів — Алтіго при ЕМС 0,1% або АН 0,025–0,05% і, дещо меншою мірою, Співанка при АН 0,025%. Загалом середньо-низькі дози (ЕМС 0,05–0,1%; АН 0,025–0,05%) забезпечують найширший і практично цінний спектр мінливості; надмірне посилення мутагенного навантаження призводить до втрати ефективності, навіть якщо формально кількість змінених за ознаками форм зростає.

Щоб зафіксувати, як окремі генотипи реагують на ЕМС на рівні конкретних локусів, ми застосували лінійний дискримінантний аналіз, використовуючи сумарний відгук за дозами та ознаками (рис. 5.7).

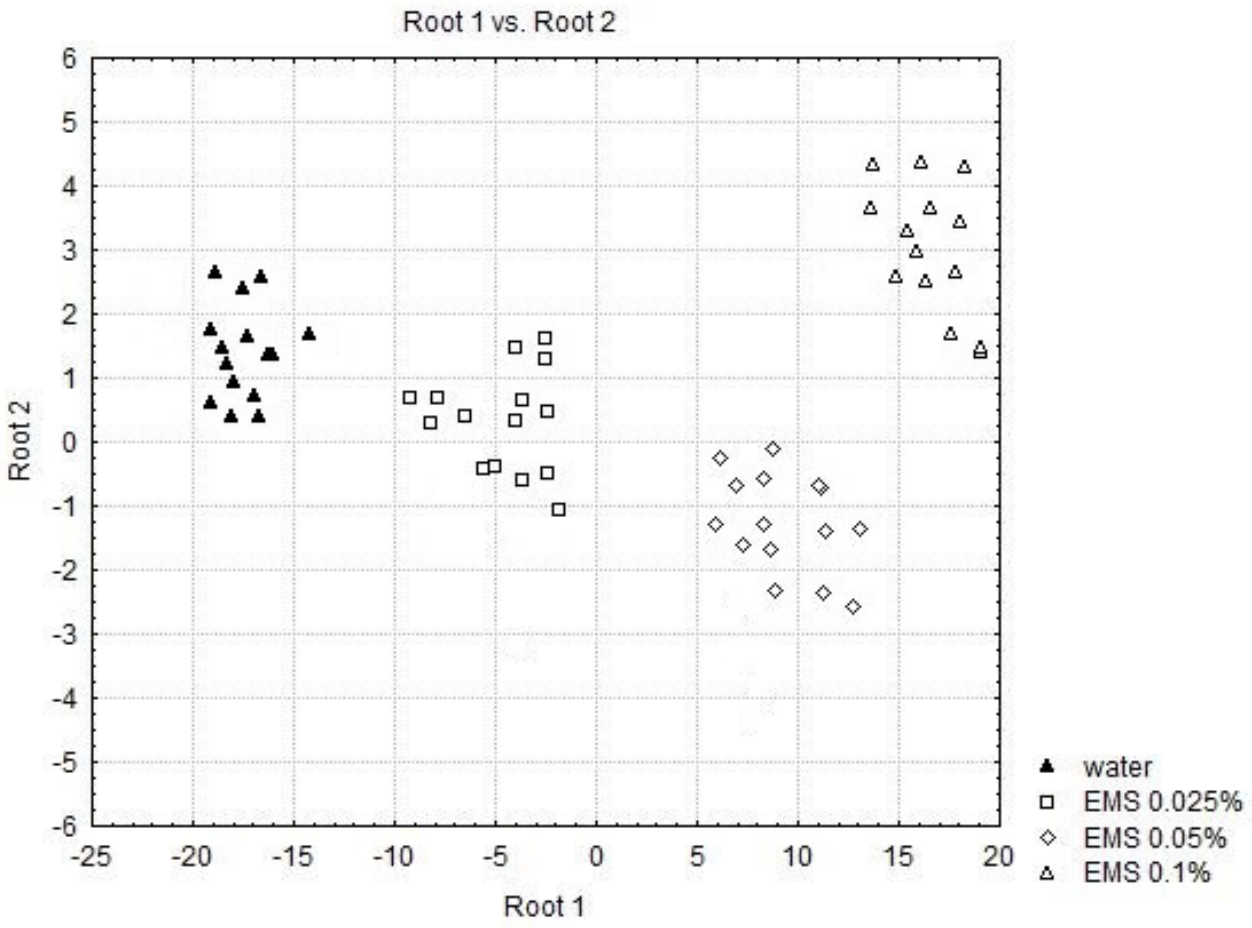

Рис. 5.7 Дискримінантний аналіз частоти корисних змін за різних концентрацій ЕМС

Замість розгляду ознак ізольовано, описували інтегровану реакцію кожного сорту на ЕМС, відображаючи добре задокументовану генотип- і сайт-залежну природу дії хімічних мутагенів. Дискримінанту модель побудовано на основі набору інформативних ознак, що охоплювали морфологію, біохімічні показники якості зерна та онтогенетичні маркери, агреговані за всіма концентраціями ЕМС. Такий багатовимірний підхід дав змогу розділити сорти за їхніми сукупними профілями чутливості до ЕМС.

Дискримінантний аналіз показав, що ЕМС у концентраціях 0,05% і 0,1% забезпечував подібну кількість позитивних змін і високий рівень відгуку в різних сортів, тоді як найнижча доза (0,025%) зумовлювала помітно меншу мінливість і слабший мутагенний ефект.

Для АН (рис. 5.8) дискримінантний аналіз засвідчив, що випробувані концентрації чітко поділяються на три групи.

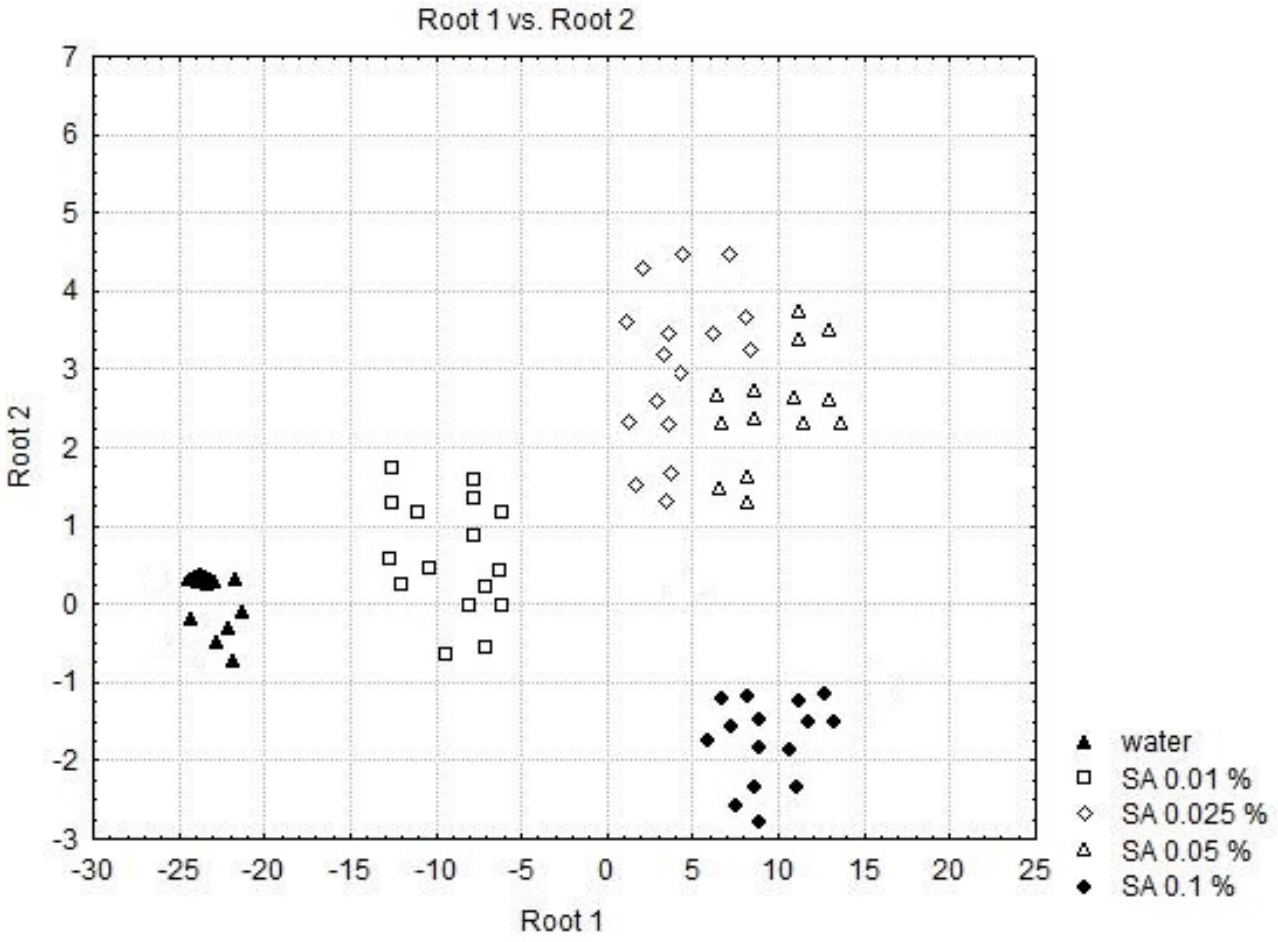

Рис. 5.8. Дискримінантний аналіз частоти корисних змін за різних концентрацій азиду натрію

Перша (найнижча) доза має відносно слабку здатність індукувати зміни. Друга і третя дози діють подібно та характеризуються значно вищою генетичною активністю. Четверта (максимальна) концентрація також є високоактивною, проте її дія менш ефективна з погляду отримання корисних змін. Отже, друга і третя концентрації — АН 0,025% та 0,05% — є найефективнішими.

Дискримінантний аналіз використали для ранжування ознак за ступенем їхньої чутливості до мутагенної обробки з урахуванням як типу мутагену, так і застосованої дози. Такий багатовимірний підхід дав змогу поділити ознаки на групи з високою, середньою та низькою мутабельністю і тим самим уточнити, у

яких напрямах зосереджений найбільший селекційний успіх. Найвищу відзивчивість у межах проаналізованого набору продемонстрували ознаки, пов’язані з прискоренням розвитку та поліпшенням якості зерна, що свідчить про те, що фенологія й показники прямого поліпшення особливо добре піддаються цілеспрямованим змінам за умов хімічного мутагенезу. Натомість стійкість до хвороб, напівкарликовий тип і довгоколоса архітектоніка виявили проміжний, але все ще практично цінний рівень індукованої мінливості. Справді стабільні (малозмінні) ознаки траплялися рідко, однак аналіз підкреслив важливі генотип-специфічні особливості взаємодії «генотип – мутаген», які слід враховувати під час добору вихідного матеріалу.

Додаткова класифікація (табл. 5.9) конкретизувала ці закономірності, пов’язавши категорії ознак із певними сортами та дозами. Алтіго виявився сильнішим донором для змін, орієнтованих на якість (зокрема, сприятливих зсувів у балансі глютенінів/гліадинів і білковому профілі), а також показав добрі результати щодо формування напівкарликового габітусу та зсувів у бік підвищеної стійкості до хвороб. Співанка виявилася більш придатним вихідним генотипом для просування за ознакою ранньостиглості, багаторазово формуючи більш ранньостиглі добори за ефективних доз. За морфологією колоса, зокрема щодо формування подовжених колосів, обидва сорти забезпечували мутантні класи з практично значущою частотою, що вказує на порівняно високу доступність модифікації довжини колоса в цьому генетичному тлі незалежно від сорту.

У сукупності отримані результати окреслюють реалістичну практичну схему використання індукованої мінливості. Якщо мета — ранньостиглість, пріоритет варто надавати сорту Співанка з використання ЕМС у концентрації 0,1%. Якщо ж завдання полягає в поліпшенні якісних показників зерна, підвищенні частоти напівкарликових форм або посиленні стійкості до хвороб, то

сорт Алтіго, оброблений АН у діапазоні 0,025–0,05%, забезпечує вищу ймовірність успіху.

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	0,523	--	--	0,98	0,167
Коротке стебло	0,313	--	--	3,05	0,067
Напівкарлик	0,172	ЕМС 0,1%, АН 0,025% – 0,05%	Алтіго	7,09	0,036
Карлик	0,399	--	--	2,66	0,084
Інтенсивна воскова поволока	0,395	--	--	2,68	0,085
Крупне зерно	0,423	--	--	1,48	0,135
Довгий колос	0,174	АН 0,025% – 0,05%	--	6,98	0,039
Великий колос	0,421	--	--	1,46	0,137
Ранньостиглість	0,122	АН 0,025% – 0,05%	Співанка	12,05	0,005
Стійкість до хвороб	0,147	АН 0,025% – 0,05%	Алтіго	7,34	0,031
Продуктивність	0,449	--	--	127	0,147
Кущистість	0,442	--	--	1,31	0,141
Вищий вміст білка	0,127	АН 0,025% – 0,05%	Алтіго	11,11	0,006
Позитивні зміни компонентів білка	0,121	АН 0,025% – 0,05%	Алтіго	12,15	0,005
Позитивні зміни вмісту мікроелементів	0,119	АН 0,025% – 0,05%	Алтіго	13,49	0,003

Для подовження колоса можна використовувати будь-який із генотипів за зазначених оптимальних доз. Водночас у всіх випадках результати залишаються жорстко зумовленими генотипом. Отже, вибір мутагену та його концентрації має цілеспрямовано узгоджуватися із сортом, вихідна генетика якого найкраще відповідає селекційній меті. Таке поєднання «генотип – доза» максимізує вихід

сприятливих мутантів, одночасно знижуючи подальшу вибраковку, і тим самим підвищує загальну ефективність селекції із застосуванням мутагенезу.

Лінії-кандидати, одержані під дією мутагенів, були оцінені як за агрономічними показниками, так і за ознаками якості зерна, важливими для хлібопечення (табл. 5.10). Кожен вихідний сорт дав щонайменше одну найкращу елітну лінію. Із сорту Співанка було виділено дві лінії: одну — з варіанта ЕМС 0,1% і одну — з варіанта АН 0,025%. Із сорту Алтіго було виділено три лінії: одну з варіанта ЕМС 0,1% і дві — з варіантів АН 0,025% та 0,05%. За три сезони випробувань усі відібрані лінії перевищували стандарт за врожайністю зерна, хоча величина цієї переваги різнилася між зразками.

Розподіл за сезонами відносно стандарту дав змогу виокремити явних лідерів. У 2024 р. лінії 39 і 43 формували найкращий клас за продуктивністю. Решта доборів розподілялися у два проміжні класи: один був представлений виключно лінією 31, а другий містив усі інші лінії; при цьому стандартний сорт Подолянка утворював найгірший клас. У 2025 р. ця картина стала ще більш вираженою: контрасти за продуктивністю посилилися, і елітний кластер знову чітко відокремлювався від решти. Лінії 39 і 43 продовжували демонструвати найвищу врожайність, а лінії 37 і 51 за умов цього року (більш сприятливих для напівінтенсивних, а не високоінтенсивних ідеотипів) також увійшли до найкращого кластера. Лінії 19 і 31 сформували статистично відокремлений другий кластер, чітко відділений як від лідерів, так і від групи з нижчою врожайністю.

У сукупності багаторічні дані засвідчують, що лінії мутантного походження здатні відтворювано перевищувати стандарт і що ця перевага зберігається за помірних коливань умов сезону. Внесок Співанки був пов’язаний із діапазоном низьких і середніх доз (АН 0,025%, ЕМС 0,1%), тоді як Алтіго дав кілька високопродуктивних ліній, особливо за поєднання з АН 0,025–0,05% або ЕМС 0,1%. Стабільність ліній 39 і 43 за роками, а також повторюване входження ліній 37 і 51 до групи лідерів свідчать про наявність суттєвих генетичних поліпшень, а не про короткочасний вплив умов середовища. Водночас лінії 19 і

31, хоча й не належать до еліти, демонстрували стійке положення у «другому ешелоні» й можуть розглядатися як цінний батьківський матеріал або кандидати для цілеспрямованого поліпшення в специфічних умовах вирощування.

Таблиця 5.10

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

Лінія	Походження	2024	2025	Середня
1	Подолянка	6,16 ± 0,11^{a}	5,59 ± 0,13^{a}	5,88 ± 0,10^{a}
15	Співанка, ЕМС 0,1%	7,00 ± 0,15^{b}	6,01 ± 0,14^{b}	6,50 ± 0,15^{b}
19	Співанка, АН 0,025%	6,81 ± 0,14^{b}	6,02 ± 0,14^{b}	6,40 ± 0,14^{b}
31	Алтіго, ЕМС 0,1%	6,70 ± 0,12^{c}	6,16 ± 0,14^{b}	6,43 ± 0,15^{b}
37	Алтіго, АН 0,025%	6,99 ± 0,12^{b}	6,49 ± 0,12^{c}	6,74 ± 0,12^{c}
39	Алтіго, АН 0,025%	7,45 ± 0,15^{d}	7,01 ± 0,15^{d}	7,23 ± 0,15^{d}
43	Алтіго, АН 0,05%	7,44 ± 0,15^{d}	7,06±0,16^{d}	7,25 ± 0,16^{d}
51	Алтіго, АН 0.,05%	6,95 ± 0,13^{b}	6,51 ± 0,12^{c}	6,73 ± 0,13^{c}

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

За весь трирічний період випробувань лінії чітко розподілилися на три кластери за врожайністю. Лінії 39 і 43 стабільно входили до верхнього, високостабільного класу ($F = 12,11$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,001$). Лінії 37 і 51 утворили групу із середнім рівнем урожайності ($F = 8,91$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,009$). Лінії 19 і 31 перевищували стандарт за врожайністю ($F = 5,55$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,03$), однак статистично залишалися нижчими за елітну пару (порівняно з першою групою: $F = 7,64$; $F_{0.05} = 4,01$; $P = 0,02$). Прояв урожайності у ліній 39 і 43 відзначався помітною стабільністю за роками, тоді як решта зразків демонструвала більш виражені міжрічні коливання.

За показниками використання провідні позиції за вмістом білка та клейковини в зерні посідали лінії 31, 37, 39 і 43, що підкреслює тісний взаємозв’язок цих ознак. Усі досліджені лінії відповідали пороговим вимогам до хлібопекарської якості, однак лінії 15, 19 і 51, попри хорошу продуктивність, були відносно менш бажаними за технологічними критеріями якості.

Поліпшення якісних показників зерна було зумовлене підвищеним рівнем високомолекулярних (HMW) глютенінів, зниженням частки низькомолекулярних (LMW) глютенінів і лише помірними зсувами за гліадинами. Лінії 31, 37 і 43 вирізнялися за вмістом HMW-глютенінів; ці самі три лінії демонстрували знижену частку LMW-фракцій. Вміст гліадинів загалом залишався відносно стабільним, хоча у ліній 31 і 43 відзначалася тенденція до вищих значень.

Таблиця 5.11

Хлібопекарські якості нових ліній

Лінія	Білок, %	Клейковина, %	Глютеніни		Гліадини
			HMW	LMW	
Подолянка	13,76[a]	24,75[a]	0,15861[a]	0,45441[a]	0,4563[a]
15	13,80[a]	24,90[a]	0,15675[a]	0,49146[b]	0,4539[a]
19	13,85[a]	24,95[a]	0,15153[a]	0,45177[a]	0,4535[a]
31	14,34[b]	26,54[b]	0,22096[b]	0,41411[c]	0,4789[b]
37	14,29[b]	26,62[b]	0,21435[b]	0,41001[c]	0,4567[a]
39	14,27[b]	26,61[b]	0,15831[a]	0,44954[a]	0,4557[a]
43	14,99[c]	27,18[c]	0,20123[c]	0,41113[c]	0,4792[b]
51	13,73[a]	25,13[a]	0,15122[a]	0,48861[b]	0,4513[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

З позиції практичної селекції лінія 37 акумулювала низку сприятливих показників якості, але забезпечувала лише помірну врожайність, тому доцільніше розглядати її як донора в традиційних схемах схрещування, спрямованих на посилення хлібопекарських властивостей. Лінія 43 поєднувала високу якість (підвищений уміст білка, сильну клейковину, сприятливе співвідношення: високий рівень HMW і низький рівень LMW-фракцій) із конкурентною врожайністю, що робить її практичним компромісом для сортовипробування. Натомість лінія 39, попри добрі результати в польових випробуваннях, виявила недоліки в комплексі показників якості зерна й потребує цілеспрямованого поліпшення за якістю перед можливим районуванням як сорт.

Алтіго та Співанка помітно різнилися за тим, як вони перетворювали мутагенний вплив у практично корисні селекційні результати. Загалом Алтіго виявився більш відзивчивим і перспективним генетичним фоном, він формував ширший спектр спадкових змін і переводив більшу їх частку в лінії, придатні для подальшого просування, що особливо чітко проявлялося за обробки насіння азидом натрію в концентраціях 0,025–0,05%. Натомість Співанка демонструвала високу чутливість у нижній частині діапазону доз (особливо за ЕМС 0,025% і АН 0,025%), але значно раніше досягала токсичної стелі; за АН 0,1% її показники різко погіршувалися, і частка бажаних мутантів знижувалася, попри вищу загальну частоту мутацій.

Вікна дозової реакції були чітко специфічними як для агента, так і для генотипу. Для Алтіго АН 0,025% стабільно був найефективнішим варіантом, забезпечуючи одночасно широкий спектр мутацій і високу частку агрономічно цінних ліній. Співанка також вигравала за АН 0,025%, однак її найкращим «консервативним» хімічним варіантом був ЕМС 0,05%, який давав стабільні позитивні результати за менших побічних ефектів. Для обох сортів найпродуктивнішими, з огляду на придатний для селекції набір варіантів, виявилися середньо-низькі діапазони доз: ЕМС 0,05–0,1% та АН 0,025–0,05%. Підвищення дози до максимального рівня (наприклад, АН 0,1%) збільшувало загальну частоту мутацій, але знижувало підсумкову ефективність через накопичення нейтральних або небажаних змін і зростання втрат за густотою стояння та загальною пристосованістю рослин.

Мінливість ознак також відрізнялася й дала важливу практичну інформацію. Співанка була надійним джерелом низькорослих форм, варіанти з укороченим стеблом часто з’являлися за дії обох мутагенів, що робить її зручним донором для зменшення висоти рослин і підвищення стійкості до вилягання. Алтіго був менш перспективний для відбору короткостеблових форм, але перевершував Співанку за виходом напівкарликових і карликових типів, формував більше фенотипів з подовженим колосом і демонстрував вищу частоту варіантів зі стійкістю до хвороб. Зміни, пов’язані з якістю зерна, також більшою

мірою виявили для Алтіго: модифікації в комплексі глютенінів і гліадинів та підвищення вмісту мікроелементів (наприклад, Zn, Mn, Cu) спостерігалися з помітною частотою за АН 0,025%, а для мікроелементів — також за ЕМС 0,1%. Співанка також могла забезпечувати поліпшення якості зерна, особливо за АН 0,025%, однак робила це менш стабільно, ніж Алтіго.

Звідси можна сформулювати практичні рекомендації. Якщо селекційна мета акцентує якість і архітектуру рослини (довгий колос, потужніше головне стебло/колос, підвищення вмісту мікроелементів), найкращим вибором є Алтіго під дією АН 0,025%. ЕМС 0,05–0,1% слугує другим, взаємодоповнювальним варіантом, особливо для відбору напівкарликових і карликових ідеотипів. Для ранньостиглості Співанка добре реагує за АН 0,025–0,05% (а ЕМС 0,05% можна розглядати як більш безпечну альтернативу), при цьому вона стабільно формує короткостеблові варіанти за використання різних агентів. В усіх випадках слід уникати АН 0,1%, ця концентрація стабільно проявляється як токсичний поріг і супроводжується зниженням частки ліній, придатних для використання як еліта.

Серед отриманого матеріалу на особливу увагу заслуговують три лінії. Лінії 37 і 43 поєднували високу врожайність із задовільною або підвищеною якістю зерна протягом кількох циклів оцінювання, що свідчить про збалансоване поліпшення, а не про вузькоспрямовані зсуви за окремими ознаками. Лінія 39 також показала добрі агрономічні результати, хоча її профіль білкових фракцій демонстрував певні дисбаланси; утім, вони не виключають перспективи проходження сортовипробування й можуть бути скориговані цілеспрямованим схрещуванням.

Висновки до розділу 5

1. Концентрація мутагену є провідним чинником зростання як частоти спадкових змін, так і якісної насиченості мутаційного процесу (розширення спектра ознак), тоді як генотип визначає рівень чутливості та селекційну доцільність конкретної комбінації «сорт – чинник». Встановлено чітку дозозалежну тенденцію до зростання частоти мутантних сімей.

2. Інтегративний показник «рівень мінливості» за ЕМС зростав паралельно зі збільшенням кількості змінених ознак. Це підтверджує, що з підвищенням концентрації зростає не лише частота, а й ширина спектра успадковуваних змін до рівня вищих концентрацій, де поступово мінливість звужується (АН 0,1%).

3. За результатами дисперсійного аналізу для рівня мінливості статистично значущими були як ефект концентрації, так і генотипу. Також підтверджено істотні відмінності між сортами за попарних порівнянь.

4. Для азиду натрію встановлено вищу генетичні активність впливу порівняно з ЕМС та вищу взаємодію «генотип – концентрація» за дії на високих концентрацій Алтіго знижує корисну мінливість вище, ніж Співанка. Співанка була надійним джерелом низькорослих форм, варіанти з укороченим стеблом часто з'являлися за дії обох мутагенів, що робить її зручним донором для зменшення висоти рослин і підвищення стійкості до вилягання. Алтіго був менш перспективним для добору короткостеблових форм, але перевершував Співанку за виходом напівкарликових і карликових типів, формував більше фенотипів з довгим колосом і демонстрував вищу частоту варіантів зі стійкістю до хвороб. Зміни, пов'язані з якістю зерна, також більшою мірою виявили для Алтіго.

5. Алтіго виявився більш відзивчивим і перспективним генетичним об'єктом. Він формував ширший спектр спадкових змін і переводив більшу їх частку в лінії, придатні для подальшого просування, що особливо чітко проявлялося за обробки насіння азидом натрію (АН) у концентраціях 0,025–0,05%. Натомість Співанка демонструвала високу чутливість у нижній частині діапазону доз (особливо за ЕМС 0,025% і АН 0,025%).

6. Оптимальним поєднанням для високого рівня мінливості з позитивним характером змін є помірні концентрації: для ЕМС 0,025–0,05%, для АН 0,025–0,05%. Використання АН 0,1% доцільне лише за потреби максимальної різноманітності, але при цьому варто враховувати зростання ризику втрат (особливо в Алтіго). З позицій створення селекційно-цінного матеріалу найкращою комбінацією є Алтіго АН 0,025–0,05%.

7. Серед отриманого матеріалу на особливу увагу заслуговують три лінії. Лінії 37 і 43 поєднували високу врожайність із задовільною або підвищеною якістю зерна протягом кількох циклів оцінювання, що свідчить про збалансоване поліпшення, а не про вузькоспрямовані зсуви за окремими ознаками. Лінія 39 також показала добрі агрономічні результати, хоча її профіль білкових фракцій демонстрував певні дисбаланси.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Кришин Р. О., Назаренко М. М. Спадкові зміни за дії азиду натрію у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2025. Вип. 144. С. 102–108. Режим доступу: https://doi.org/10.32782/2226-0099.2025.144.14

2. Kryshyn R., Nazarenko M. Positive changes under action of classical supermutagens in winter wheat local plant material. *Agrology*. 2025. Vol. 8, No. 4. P. 236–242. DOI: 10.32819/202527.

3. Kryshyn R., Nazarenko M. Action of sodium azide on winter wheat variability. *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. 104-107.

ВИСНОВКИ

У межах цього дисертаційного дослідження показано можливість формування продуктивних і стабільних агроценозів озимої пшениці з високими показниками якості зерна на основі використання індукованого біорізноманіття, отриманого за дії високоактивних хімічних супермутагенів. Окреслено специфіку протоколу застосування чинників такого типу для керування частотою та спектром успадковуваних змін, а також визначено їхні принципові відмінності порівняно з іншими чинниками.

1. Азид натрію зумовлює суттєво вищий рівень мутагенної депресії, ніж етилметансульфонат. Підвищення рівня мутагенного навантаження за третьої концентрації ЕМС та третьої–четвертої концентрації азиду натрію супроводжується різко вираженими депресивними наслідками, зокрема і значними втратами рослинного матеріалу, що робить такі режими небажаними для практичної роботи в процесі формування вихідних популяцій для селекційного процесу.

2. Придатними з позицій балансу ознак «мінливість–життєздатність» є помірні концентрації: для ЕМС — 0,025% та 0,05%, для азиду натрію — 0,01% та 0,025%, де рівень депресії залишається прийнятним, а вихід матеріалу достатнім для подальшого добору.

3. Найбільш чутливими до зростання концентрацій і, відповідно, найінформативнішими для контролю депресивних ефектів виявилися показники схожості, виживання після перезимівлі, фертильності, маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини, а також маси тисячі зерен. Саме ці ознаки доцільно розглядати як моніторингові індикатори рівня мутагенної депресії в першому поколінні.

4. Отримані результати обґрунтовують доцільність використання цитогенетичного скринінгу як швидкого інструмента добору робочих концентрацій: для ЕМС — переважно 0,025–0,05% (баланс ознак

«варіабельність–життєздатність»), для АН — уникати критичних рівнів (0,1%) та добирати концентрації з урахуванням сортової чутливості.

5. Концентрація мутагену є провідним чинником зростання як частоти спадкових змін, так і якісної насиченості мутаційного процесу (розширення спектра ознак), тоді як генотип визначає рівень чутливості та селекційну доцільність конкретної комбінації сорт – чинник. Встановлено чітку дозозалежну тенденцію до зростання частоти мутантних сімей. Для рівня мінливості статистично значущими були як ефект концентрації, так і генотипу, а також підтверджено істотні відмінності між сортами за попарних порівнянь.

6. Алтіго виявився більш відзивчивим і перспективним генетичним об’єктом. Він формував ширший спектр спадкових змін і переводив більшу їх частку в лінії, придатні для подальшого просування, що особливо чітко проявлялося за обробки насіння азидом натрію в концентраціях 0,025–0,05%. Натомість Співанка демонструвала високу чутливість у нижній частині діапазону доз (особливо за ЕМС 0,025% і АН 0,025%).

7. Оптимальним поєднанням для високого рівня мінливості з позитивним характером змін є помірні концентрації: для ЕМС 0,025–0,05%, для АН 0,025–0,05%. Використання АН 0,1% доцільне лише тоді, якщо є потреба в максимальній різноманітності, але при цьому варто враховувати зростання ризику втрат (особливо в Алтіго). З позицій створення селекційно-цінного матеріалу найкращою комбінацією є Алтіго АН 0,025–0,05%.

8. Серед отриманого матеріалу на особливу увагу заслуговують три лінії. Лінії 37 і 43 поєднували високу врожайність із задовільною або підвищеною якістю зерна протягом кількох циклів оцінювання, що свідчить про збалансоване поліпшення, а не про вузькоспрямовані зсуви за окремими ознаками. Лінія 39 також показала хороші агрономічні результати, хоча її профіль білкових фракцій демонстрував певні дисбаланси.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Для подальшого генетичного поліпшення пшениці озимої рекомендується використання ЕМС 0,025–0,05% та АН 0,025–0,05%.

2. Для практичного застосування та як вихідний матеріал пропонуються лінії 37 (Алтіго, АН 0,025%) та 43 (Алтіго, АН 0,05%), які є джерелами високої якості та демонструють високу зернову продуктивність. Лінія 39 (Алтіго, АН 0,025%) може бути використана як донор високої врожайності.

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. Особливості впливу мутагенних чинників на рослини в першому поколінні. *Матеріали III Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур».* Дніпро, 2018. С. 115–116.

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

4. Бондаренко М. К., Назаренко М. М. Цитологічний аналіз як метод для визначення мутагенної активності. *Матеріали III Міжнар. науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур».* Дніпро, 2018. С. 120–121.

5. 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.

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

7. Губанова Ю. С. Оцінка інформативності груп мутацій у поколінні М2 Nigella damascena L. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2023. Т. 19, № 1. С. 15–23.

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

9. Іжболдін О. О., Лихолат Т. Ю. Цитогенетична мінливість у пшениці

озимої (Triticum aestivum L) за дії гамма-променів. *Наукові доповіді НУБіП України.* 2021. № 5 (93). Режим доступу: http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2021.05.005/13921.

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

11. Лозінський М. В., Устинова Г. Л., Федорук Ю. В. Вплив генотипу і умов року на трансгресивну мінливість за довжиною стебла у гібридів пшениці м'якої озимої (Triticum aestivum L.). *Агробіологія*. 2022. № 2. С. 56–67.

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

13. 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.

14. 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.

15. 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.

16. 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.

17. Назаренко М. М. Особливості мутагенної депресії при дії гамма-променів на прикладі пшениці м'якої озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2015. № 2 (91). С. 56–62.

18. Назаренко М. М., Ващенко В. В. Депресія під дією деяких хімічних

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

19. 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.

20. Назаренко М. М. Мутагенна депресія під дією нітрозоалькільних агентів на прикладі пшениці озимої. *Таврійський науковий вісн*. 2015. № 93. С. 68–75.

21. 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.

22. Назаренко М. М. Особливості отримання радіомутантів пшениці м’якої озимої. *Матеріали Всеукр. науково-практ. конф. молодих вчених і спеціалістів «Роль наукових досліджень в забезпеченні процесів інноваційного розвитку аграрного виробництва України»* (25–26 травня 2016 р., м. Дніпропетровськ, Україна). Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. С. 30–31.

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., Сологуб І. М. Мутаційна мінливість пшениці

озимої (Triticum aestivum L.) при хімічному мутагенезі. *Вісник Полтавської держ. аграрної акад.* 2019. № 1 (24). С. 56–64.

28. 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.

29. 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).

30. Назаренко М. М. Продуктивність сучасних сортів пшениці озимої в умовах підзони Півночі Степу України. *Аграрні інновації.* 2020. № 4. С. 120–125. Режим доступу: https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2020.4.18

31. 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

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

33. 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

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

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

36. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Мінливість у пшениці озимої за

формотворчої дії Nonidet P-40. *Аграрні інновації*. 2024. 28. С. 162–167.

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

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

39. Окселенко О. М., Назаренко М. М. Екогенетична активність у пшениці озимої на клітинному рівні. *Таврійський науковий вісн*. 2024. Вип. 137. С. 169–175. doi: 10.32782/2226-0099.2024.137.21

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

41. 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 нац. ун-ту природокористування. Серія «Агрономія».* 2024. Вип. 28. С. 115–120.

42. 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.

43. Вплив генотипу і умов року на показник ступеня фенотипового домінування загальної кущистості за внутрішньовидової гібридизації пшениці (Triticum aestivum L.) озимої / Г. Л. Устинова, М. В. Лозінський, Ю. В. Федорук, та ін. *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. Abdelnour-Esquivel A., Perez J., Rojas M., Vargas W., and Gatica-Arias A. Use of gamma radiation to induce mutations in rice (Oryza AHtiva L.) and the selection of lines with tolerance to AHlinity and drought. *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant.* 2020. Vol. 56, P. 88–97. doi: 10.1007/s11627-019-10015-5

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. Álvarez-Holguín A., Avendaño-Arrazate C., Corrales-Lerma R., Villarreal-Guerrero F., Santellano-Estrada E., Gómez-Simuta Y. Mean lethal dose (LD50) and growth reduction (GR50) due to gamma radiation in Wilman lovegrass (Eragrostis superba). *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*. 2019. Vol. 10. P. 227–238. DOI: 10.22319/rmcp.v10i1.4327.

52. 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.

53. Anter A. Induced mutations in Wheat (Triticum aestivum L.) and Improved Grain Yield by Modifying Spike Length. *Asian Journal of Plant Sciences*. 2021. Vol. 20. P. 313–323. doi: 10.3923/ajps.2021.313.323

54. 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.

55. 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.

56. 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

57. 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.

58. 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.

59. Beiko V., Nazarenko, M. Occurrence of cytogenetic effects under the epimutagen action for winter wheat. *Regulatory Mechanisms in BiosystEMC.* 2022. Vol.13(3). doi: 10.15421/022238

60. Bora L., Vijayakumar R., Ganga M., Ganesan N., Sarkar M., Kundu M. Determination of mutagenic sensitivity (LD50) of acid lime [Citrus aurantifolia (Christm.) Swingle] cv. PKM-1 to physical and chemical mutagens. *National Academy Science Letters.* 2024. Vol. 47. P. 73–77. DOI: 10.1007/s40009-023-01317-9.

61. 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.

62. 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.

63. 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

64. 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.

65. 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

66. Chetto O., Belqadi L., Kouighat M., Bucher E., El Fechtali M., Ndiaye R.I., Nabloussi A. Unveiling new insights into faba bean sensitivity and genetic responses to the mutagen agent EMS. *International Journal of Agronomy*. 2025. Vol. 2025. Art. 2738022. DOI: 10.1155/ioa/2738022.

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

68. 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. P. 75–96. DOI: 10.1007/978-981-99-2722-7_4

69. Chaudhary J., Alisha A., Bhatt V., Chandanshive S., Kumar N., Mir Z. Mutation breeding in tomato: advances, applicability and challenges. *Plants*. 2019. Vol. 8, 128. doi: 10.3390/plants8050128

70. 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.

71. 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.

72. Du Y., Feng Z., Wang J., Jin W., Wang Z., Guo T., Chen Y., Feng H. Frequency and spectrum of mutations induced by gamma rays revealed by phenotype screening and whole-genome re-sequencing in Arabidopsis thaliana. *International Journal of Molecular Science*. 2022. Vol. 23, 2. 654. doi: 10.3390/ijms23020654

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

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

75. El-Azab E., Ahmed Soliman M., Soliman E., Badr A. Cytogenetic impact of gamma irradiation and its effects on growth and yield of three soybean cultivars. *Egyptian Journal of Botany*. 2018. Vol. 58(3). P. 411-422. doi: 10.21608/ejbo.2018.3656.1173

76. 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.

77. Ergün N., Akdoğan G., Ünver İkincikarakaya S. Impact of gamma

radiation on the agronomic properties of naked barley genotypes. *International Journal of Agriculture, Environment and Food Sciences*. 2023. Vol. 7(3). P. 650-659. doi: 10.31015/jaefs.2023.3.19.

78. 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.

79. 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

80. 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

81. Ghasemi-Soloklui A., Kordrostami M., Karimi R. Determination of optimum dose based on biological responses of lethal dose and growth reduction in grape due to gamma radiation. *Scientific Reports*. 2023. Vol. 13. Art. 2713. DOI: 10.1038/s41598-023-29896-z.

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

83. Gupta S., Datta A., Pramanik. A., Biswas J., Karmakar R. X-ray and gamma irradiation induced chromosomal aberrations in plant species as the consequence of induced mutagenesis – an overview. *Plant Archives*. 2019. Vol. 19, 1973–1979.

84. 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.

85. Harb A. H., Awaly S. B. H., Elsayed M. I. E., El-Maaty S. A. Effect of gamma irradiation on yield components and molecular marker traits in chickpea. *Egyptian Journal of Botany.* 2025. Vol. 65(1). P. 68–84. DOI: 10.21608/ejbo.2024.262748.2663.

86. Hase Y., AHtoh K., Seito H., Oono Y. Genetic consequences of acute/chronic gamma and carbon ion irradiation of Arabidopsis thaliana. *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. P. 336. doi: 10.3389/fpls.2020.00336

87. 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.

88. 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.

89. 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.

90. 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

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

92. Horshchar V., Nazarenko M. Genotype-mutagenic interaction in the cytogenetic variability of winter wheat for a new ecogenetic factor. *Regulatory Mechanisms in BiosystEMC.* 2023. Vol. 14, 3. P. 370–377.

93. 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.

94. 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.

95. Hun B., Gu J., Zhao L., Guo H., Xie Y., Zhao S., Song X., Han L., Liu L. Factors affecting the radiosensitivity of hexaploidy wheat to γ-irradiation: Radiosensitivity of hexaploidy wheat (Triticum aestivum L.). *PLOS ONE*. 2016. Vol. 11(10): e0165187. doi:10.1371/journal.pone.0161700

96. 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

97. 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

98. Husanin M., Gul M., Kamal R., Iqbal M., Zulfiqar S., Abbas A., Röder M., Muqaddasi Q., Rahman M. Prospects of developing novel genetic resources by chemical and physical mutagenesis to enlarge the genetic window in bread wheat varieties. *Agriculture*. 2021. Vol. 11(7), article number 621. doi: 10.3390/agriculture11070621.

99. International Atomic Energy Agency. Mutant varieties database. [Online] Vienna : IAEA, 2025. Available at: https://mvd.iaea.org [Accessed 22 October 2025].

100. Jalal A., Oliveira J., Ribeiro J., Fernandes G., Mariano G., Trindade V., Reis A. R. Hormesis in plants: Physiological and biochemical responses. *Ecotoxicology and Environmental AHfety*. 2021. Vol. 207, 111225. doi: 10.1016/j.ecoenv.2020.111225

101. Jankowicz-Cieslak J., Hofinger B.J., Jarc L., Junttila S., Galik B., Gyenesei A., Ingelbrecht I., Till B. Spectrum and Density of Gamma and X-ray Induced Mutations in a Non-Model Rice Cultivar. *Plants*. 2022. Vol. 11. 3232. doi: 10.3390/plants11233232

102. 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). P. 641–653. DOI: 10.14719/pst.3015

103. 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

104. 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

105. 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.

106. Khare V., Gupta S.K., Manjaya J.G. Exploring differential radiosensitivity in soybean genotypes exposed to gamma rays. *Applied Radiation and Isotopes*. 2025. Vol. 220. Art. 111778. DOI: 10.1016/j.apradiso.2025.111778.

107. 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.

108. Kumar N., Nayak J. K., Pal N., Tyagi S., Yadav R. R., Joshi P., Malik R. Development and characterization of an EMC-mutagenized population of wheat (Triticum aestivum L.) for agronomic trait variation and increased micronutrients content. *Cereal Research Communications*. 2024. Vol. 16. P. 1–3. doi: 10.1007/s42976-024-00525-3

109. 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). P. 37–75. DOI: 10.54319/jjbs/170106

110. Lethin J., Byrt C., Berger B., Brien C., Jewell N., Roy S. Improved AHlinity tolerance-associated variables observed in EMC mutagenized wheat lines. *International Journal of Molecular Science*. 2022. Vol. 23, 19. 11386. doi: 10.3390/ijms231911386

111. Li H.J., Timothy D. M., Mc Intoshc R.A., Zhou Y. Wheat breeding in northern China: achievements and technical advances. *The Crop Journal*. 2019. Vol. 7(6). P. 718–729. doi: https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.09.003.

112. 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

113. 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

114. 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.

115. 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.

116. 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.

117. 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

118. Maluszynski M. Major mutation-assisted plant breeding supported by FAO/IAEA. *Euphytica*. 2001. Vol. 119. P. 81–92.

119. Mamenko T. P., Yakymchuk R. A. Regulation of physiological processes in winter wheat by growth regulators in conditions of powdery mildew infection. *Regulatory Mechanisms in BiosystEMC*. 2019. Vol. 10(3). P. 331-336. doi: 10.15421/021951.

120. 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

121. 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.

122. Muhammad I., Rafii M., Nazli M., Ramlee S., Harun A., Oladosu Y. Determination of lethal and growth reduction doses on gamma-irradiated Bambara groundnut. Journal of Radiation Research and Applied Sciences. 2021. Vol. 14. P. 133–145. DOI: 10.1080/16878507.2021.1883320.

123. 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.

124. 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.

125. 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.

126. Nazarenko M. Parameters of winter wheat growing and development after mutagen action. *Bulletin of Transilvania University of Brasov – series II – Forestry, Wood Industry, Agricultural, Food Engineering.* 2016. Vol. 9 (58). № 2. P. 109–116.

127. 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.

128. Nazarenko M. Induction of Winter Wheat Plant Structure Mutations by Chemomutagenesis. *Agrology*. 2020. Vol. 3 (2). P. 57–65. DOI: 10.32819/020008

129. 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.

130. Nazarenko M., Okselenko O., Horshchar V. Cytogenetic analysis of a new epimutagenic agent on chromosomal stability in winter wheat. *Agrology*. 2025. Vol. 8(1). P. 132–139. DOI: 10.32819/202517.

131. 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.

132. 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

133. 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

134. 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.

135. Okselenko O. M., Nazarenko M. M. Cytogenetic variabibility under the action of the epimutagen Triton-305X. *Актуальні проблеми землеробської галузі та шляхи їх вирішення:* збірник матеріалів Міжнар. науково-практ. конф., 6 грудня 2024 року / Наук. ред.: Анджей Борусевич, Януш Лісовський, Валентина Гамаюнова, Тетяна Манушкіна. Ломжа – Миколаїв : Вид-во : MANS w Łomży, 2025. С. 101–103.

136. Okselenko O. M., Nazarenko M. M. Action of the Triton-305X for winter wheat. *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку: матеріали VI Міжнар. науково-практ. конф.* (Біла Церква, 27 березня 2025 р.). Біла Церква : БНАУ, 2025. С. 74–76.

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. *Зб. матеріалів Міжнародної 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). 2025. *Agrology*, 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 Міжнародної науково-практ. конф.* (м. Івано Франківськ, 9 жовтня 2025 року). Оброшине: Вид-во ін-ту сільського госп. Карпатского регіону, 2025. С. 247–252.

143. Okselenko, O., Nazarenko, M., & Horshchar, V. (2025). Action of new epimutagen actor on winter wheat at cytogenetic level. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 16(3), e25105. doi:10.15421/0225105

144. Oladosu Y., Rafii M.Y., Abdullah N., Hussin G., Ramli A. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review. *Biotechnology and Biotechnology Equipment*. 2016. Vol. 30, 1. P. 1–6. https://doi.org/10.1080/13102818.2015.1087333

145. 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.

146. 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.

147. 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.

148. Pathirana R., Carimi F. Optimising ethyl methanesulfonate treatment for mutation induction in grapevine. *Plants (Basel)*. 2023. Vol. 12. Art. 4126. DOI: 10.3390/plants12244126.

149. 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.

150. Prabhu L. The Green Revolution and Crop Biodiversity. *Biological Extinction. New Perspectives.* Cambridge, Cambridge University Press, 2019. P. 175-192.

151. 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.

152. Rebouh N.Y., Khugaev C.V., Utkina A.O., et al. Eco-friendly agricultural practices improving wheat yield. *Agronomy*. 2023. Vol. 13(9). Art. 2400. DOI: 10.3390/agronomy13092400.

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.K. 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. Semenov A., Korotkova I., AHkhno T., Marenych M., Hanhur V., Liashenko V., Kaminsky V. Effect of UV-C radiation on basic indi-ces of growth process of winter wheat (Triticum aestivum L.) seeds in pre-sowing treatment. *Acta agriculturae Slovenica*. 2020. Vol. 116(1). P. 49–58. doi: 10.14720/aas.2020.116.1.1563

156. Senapati N., Semenov M. Large genetic yield potential and genetic yield gap estimated for wheat in Europe. *Global Food Security*. 2020. Vol. 24. 100340. doi: 10.1016/j.gfs.2019.100340

157. Sharma M., Punetha S., Rajkumar B.K., Kaswan V., Oli P. Genetic enhancement strategies for medicinal plants: Exploring mutagenesis. *Ethnopharmacology and OMICS Advances in Medicinal Plants: Uncovering Diversity and Ethnopharmacological Aspects*. 2024. Vol. 1. P. 445–456. DOI: 10.1007/978-981-97-2367-6_21

158. Sneh M., Scheibler C., Mordukhovich I., McNeely E., Nagel Z.D., Cosmic Ionizing Radiation: A DNA Damaging Agent That May Underly Excess Cancer in Flight Crews. *International Journal of Molecular Sciences*. 2024. Vol. 25, 14. 7670. doi:10.3390/ijms25147670,.

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. Shukla N., Mishra M., Singh N.K. Development, genetic insights and phenotypic characterization of yield-related traits in EMS-induced mutants of black wheat. *Cereal Research Communications*. 2025. e0145227. DOI: 10.1007/s42976-025-00654-3

161. Soonsuwon W., Chadakan N., Awais A., , Nualsri C. Improving yield components and overall yield in M2–M4 phenotypic mutants, induced by EMS, of upland red rice (Oryza sativa L.) cv. Dawk Kha 50. *Science Asia*. 2023. 49(4). P. 491–496. DOI: 10.2306/scienceasia1513-1874.2023.040

162. Spencer-Lopes M., Forster B., Jankuloski L., Eds. Manual on mutation breeding. Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2018.

163. 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.

164. Surakshitha N., Soorianathasundarama K., Meenakshiganesan N. Mutagenic sensitivity of grape cuttings to gamma rays. *Scientia Horticulturae*. 2017. Vol. 226. P. 152–156. DOI: 10.1016/j.scienta.2017.08.040.

165. Tomlekova N. B., Kozgar M. I., Wani M. R. Development of improved varieties of native grains through radiation-induced mutagenesis. Mutagenesis : exploring novel genes and pathways. Wageningen Academic Publishers, 2014. P. 105–124.

166. 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. P. 101–118. DOI: 10.1201/9781003475491-9

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. Wanga M.A., Ithete R.N., Hukununa R.-M.K., Kangumba A., Hangula M.N., Hasheela E.B.S., Sarsu F., , Shimelis H. Optimum gamma irradiation doses for mutagenesis in Bambara groundnut (Vigna subterranean L.) genotypes. *Reproduction and Breeding.* 2024. 4(2). P. 88–94. DOI: 10.1016/j.repbre.2024.01.002

171. Von Well E., Booyse M., Fossey A. Gamma Irradiation as Tool for Mutation Breeding in Wheat. *IntechOpen*. 2023. doi: 10.5772/intechopen.111713

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. 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). P. 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. P. 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. P. 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. 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

Таблиця А.1

Спектр мутацій за дії ЕМС. Сорт Співанка

№	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
2	Тонке стебло	0	0		0		0		0
3	Високостеблові	1	0,2	3	0,6	4	0,8	5	1
4	Низькостеблові	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6
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		0		0		0
8	Слабка воскова поволока	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6
10	Діжкоподібне зерно	0	0		0		0	1	0,2
11	Крупне зерно	0	0	1	0,2	1	0,2		0
12	Дрібне зерно	0	0		0	1	0,2	1	0,2
13	Остистий колос	0	0		0		0		0
14	Безостий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4
15	Довгий колос	0	0		0		0	3	0,6
16	Рихлий колос	0	0		0	2	0,4	2	0,4

Закінчення табл. А.1

17	Циліндричний колос	0	0	0	0	0	0		0
18	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
19	Щільний колос	0	0		0		0		0
20	Великий колос	0	0		0	1	0,2	1	0,2
21	Дрібний колос	0	0		0		0		0
22	Напівостистий колос	0	0		0		0	1	0,2
23	Ригідний колос	0	0		0	1	0,2	1	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0		0	1	0,2	1	0,2
25	Загострений колос	0	0		0	1	0,2	1	0,2
26	Подвійний колос	0	0		0		0		0
27	Антоціанові ості	0	0		0		0		0
28	Стерильність	0	0		0		0		0
29	Ранньостиглість	0	0	3	0,6	3	0,6	3	0,6
30	Пізньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4
31	Стійкість до захворювань	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
32	Сверхедний колос	0	0		0		0	2	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0		0		0	2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0		0		0		0
35	Компактоїд	0	0		0		0		0
36	Сферококкоїд	0	0		0		0		0
37	Продуктивні	1	0,2	1	0,2	1	0,2	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 Алтіго

№	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	2	0,4
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0	0	1	0,2
3	Високостеблові	1	0,2	3	0,6	4	0,8	5	1
4	Низькостеблові	0	0	0	0	0	0		0
5	Напівкарлик	0	0	1	0,2	3	0,6	4	0,8
6	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0	0		0
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	4	0,8
13	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6
15	Довгий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	2	0,4
16	Рихлий колос	0	0	1	0,2	0	0	1	0,2

Закінчення табл. А.2

17	Циліндричний колос	0	0	1	0,2	1	0,2		0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2
19	Щільний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2
20	Великий колос	1	0,2	0	0	1	0,2	1	0,2
21	Дрібний колос	0	0	1	0,2	0	0		0
22	Напівостистий колос	0	0	3	0,6	3	0,6	3	0,6
23	Ригідний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	1	0,2	0	0		0
25	Загострений колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2
26	Подвійний колос	0	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	2	0,4	1	0,2	2	0,4
29	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	1	0,2	1	0,2
30	Пізньостиглість	0	0	0	0	0	0	0	0
31	Стійкість до захворювань	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0
32	Сверхедний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2
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	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,2
38	Кущисті форми	1	0,2		0	1	0,2	1	0,2

Таблиця А.3

Спектр мутацій за дії АН. Сорт Співанка

№	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	1	0,2	0	0	0	0	0	0,00
2	Тонке стебло	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0,00
3	Високостеблові	1	0,2	2	0,4	3	0,6	4	0,8	5	1,11
4	Низькостеблові	0	0	2	0,4	3	0,6	3	0,6	4	0,89
5	Напівкарлик	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	2	0,44
6	Карлик	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,44
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
8	Слабка воскова поволока	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6	4	0,89
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6	4	0,89
10	Діжкоподібне зерно	0	0		0	1	0,2	2	0,4	2	0,44
11	Крупне зерно	0	0	1	0,2		0	0	0		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	2	0,4	2	0,4	3	0,67
15	Довгий колос	0	0	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,67
16	Рихлий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00

Закінчення табл. А.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
17	Циліндричний колос	0	0		0		0	1	0,2	1	0,22
18	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	2	0,44
19	Щільний колос	0	0		0	1	0,2	1	0,2	1	0,22
20	Великий колос	0	0		0		0		0		0,00
21	Дрібний колос	0	0		0	1	0,2	1	0,2	1	0,22
22	Напівостистий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,22
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,44
25	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,22
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,44
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0	0	2	0,4	2	0,44
28	Стерильність	0	0	0	0	0	0	2	0,4	2	0,44
29	Ранньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	5	1	4	0,89
30	Пізньостиглість	0	0	2	0,4	2	0,4	4	0,8	4	0,89
31	Стійкість до захворювань	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	2	0,44
32	Сквехедний колос	0	0	0	0	0	0	2	0,4	2	0,44
33	Спельтоїдний колос	0	0	1	0,2	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	0	0	0	0,00
38	Кущисті форми	1	0,2	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,22

Таблиця А.4

Спектр мутацій за дії АН. Сорт Алтіго

№	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	1	0,2	2	0,4	2	0,57
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,29
3	Високостеблові	1	0,2	1	0,2	3	0,6	5	1	7	2,00
4	Низькостеблові	0	0	0	0	0	0	0	0		0,00
5	Напівкарлик	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	4	1,14
6	Карлик	0	0		0	1	0,2	2	0,4	3	0,86
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
8	Слабка воскова поволока	0	0	4	0,8	4	0,8	3	0,6	6	1,71
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	2	0,4	2	0,4	3	0,6	5	1,43
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	1	0,2		0		0,00
11	Крупне зерно	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2		0,00
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	1	0,2	0	0	3	0,86
13	Остистий колос	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
14	Безостий колос	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,4	3	0,86
15	Довгий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	4	0,8	0	0,00
16	Рихлий колос	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	1	0,29

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	0,29
18	Веретеноподібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,4	3	0,86
19	Щільний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,29
20	Великий колос	1	0,2	1	0,2	1	0,2	2	0,4	2	0,57
21	Дрібний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	3	0,6	3	0,86
22	Напівостистий колос	0	0	2	0,4	2	0,4	5	1	4	1,14
23	Ригідний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,29
24	Булавоподіний колос	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,2	1	0,29
25	Загострений колос	0	0	0	0	1	0,2	2	0,4	2	0,57
26	Подвійний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	1	0,29
27	Антоціанові ості	0	0	1	0,2	1	0,2	0	0	2	0,57
28	Стерильність	0	0		0	1	0,2	2	0,4	4	1,14
29	Ранньостиглість	0	0	4	0,8	2	0,4	3	0,6	1	0,29
30	Пізньостиглість	0	0	1	0,2	0	0	0	0	3	0,86
31	Стійкість до захворювань	0	0	0	0	1	0,2	4	0,8	2	0,57
32	Скверхедний колос	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	4	1,14
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0	0	0	1	0,2	4	1,14
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	1	0,2	1	0,2	2	0,57
35	Компактоїд	0	0	0	0	0	0	1	0,2	1	0,29
37	Продуктивні	0	0	0	0	0	0	1	0,2	2	0,57
38	Кущисті форми	1	0,2	0	0	1	0,2	0	0		0,00