МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

ГОРЩАР ВЛАДИСЛАВ ІВАНОВИЧ

УДК 631.95:633.11:575.21:575.22:574.24

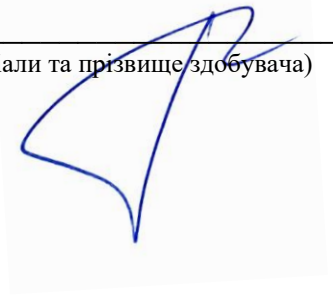
ЕКОЛОГО-ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ САЙТ-СПЕЦИФІЧНОГО ФОРМОТВОРЧОГО ПРОЦЕСУ У ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

Спеціальність 03.00.16 – екологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора сільськогосподарських наук

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

_____ В. І. Горщар
(підпис, ініціали та прізвище здобувача)



Київ – 2026

АНОТАЦІЯ

Горщар В. І. Еколого-генетичні основи сайт-специфічного формотворчого процесу у пшениці озимої. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.16 «Екологія». – Національний університет біоресурсів і природокористування України, Дніпровський державний аграрно-економічний університет МОН України, Київ, 2026.

Встановлено закономірності взаємодії генотипів пшениці озимої з хімічними супермутагенами як модельними екогенетичними стресорами різної інтенсивності, особливості прояву екогенетичної токсичності, адаптивних реакцій та формування спадкової мінливості залежно від генетичних особливостей рослин. Одержані результати поглиблюють уявлення про еколого-генетичну взаємодію в системі «генотип – чинник середовища» за умов контрольованого стресового впливу.

Обґрунтовано практичну можливість створення комплексів на базі нітрозоетилсечовини (із сортом Полянка) та нітрозометилсечовини (із сортами Полянка, Каланча та Почайна) як екогенетичних чинників у діапазоні помірних та оптимальних концентрацій: НЕС 0,01–0,025 %, НМС 0,0125–0,025 %, де вони проявляють відповідну сайт-специфічність щодо індукції цінних форм. Зважаючи на кількість корисних змін та невиявлення негативних наслідків у межах проведених досліджень, можливе створення комплексів із високим виходом цінних форм на базі азиду натрію в діапазоні концентрацій 0,01–0,05 % із сортами Балатон, Каланча, Полянка, Почайна та диметилсульфату в концентрації 0,0125 % із сортами Каланча, Полянка. На етапі дослідження першого покоління мутантної популяції на різних рівнях організації створюється можливість раннього прогнозування та вибракування неперспективних генотипів для сайт-специфічних чинників на основі встановлення характеру генотип-мутагенної взаємодії.

У запропонованих системах «сорт – екогенетичний чинник» створено перспективні лінії пшениці м’якої озимої, які є цінним вихідним матеріалом для генетичного поліпшення культури та формування продуктивних агроценозів.

Метою дисертаційної роботи було розробити еколого-генетичні основи створення систем на базі сайт-специфічної дії хімічних супермутагенів залежно від особливостей генотипів пшениці м’якої озимої.

Загалом концентрації, застосовані в дослідженні, можна класифікувати таким чином: ДАБ (1,4-бісдіазоацетилбутан) 0,1 % як низьку; ДАБ 0,2 % та НЕС 0,01 % як помірні; ДАБ 0,3 %, НЕС 0,025 % та НМС 0,0125 % як оптимальні; НМС 0,025 % як високу. У межах досліджених концентрацій ДАБ, НЕС та НМС наближення до $ЛД_{50}$ не реєструвалося; лише за дії НМС 0,025 % за окремими показниками структури врожайності можливе наближення до $РД_{50}$. Концентрації АН (азид натрію) 0,01 % та 0,025 %, ЕМС (етилметансульфонат) 0,025 %, ДМС (диметилсульфат) 0,0125 % визначаються як оптимальні; АН 0,05 %, ЕМС 0,05 %, ДМС 0,025 % – як високі; АН 0,1 %, ЕМС 0,1 % і ДМС 0,05 % визначено як напівлетальні концентрації. У більшості випадків, особливо для АН (третя–четверта концентрації) та ДМС (друга–третя концентрації), реєструвалося наближення до $ЛД_{50}$; уже для середніх концентрацій за окремими показниками структури врожайності значення наближалися до $РД_{50}$.

Переважно специфічну реакцію на дію досліджених чинників демонстрували сорти Балатон, Почайна, Полянка, частково Зелений гай та Нива одеська. Найвища стабільність у прояві ефектів мутантної популяції спостерігалася в сорту Каланча. Дія високих концентрацій досліджених чинників призводила до суттєвого обмеження матеріалу для подальшого дослідження мутаційної мінливості в наступних поколіннях, особливо за дії АН та ДМС.

Найбільш інформативними для оцінювання негативних ефектів у мутантної популяції першого покоління були показники онтогенезу (схожість та загибель унаслідок зимового періоду), стерильність пилкових зерен та параметри структури врожайності (висота рослин, маса тисячі зерен). Частково для всіх чинників, а більшою мірою для НМС, АН та ДМС інформативними були маса

зерна з головного колоса та маса зерна з рослини. Менш інформативним, навіть за дії ДМС та АН, виявився показник фотосинтетичної активності. Факторний аналіз підтвердив, що насамперед на ефекти мутагенної депресії впливає підвищення концентрації мутагену; у більшості випадків вагомим є також генотип суб'єкта дії.

Загальна частота хромосомних аберацій та окремі показники спектра цитогенетичної активності в будь-якого вихідного матеріалу збільшувалися зі зростанням концентрації всіх досліджених екогенетичних чинників з низькою ушкоджувальною здатністю. З показників спектра цитогенетичної активності генотип суб'єкта дії переважно впливає на кількість аберацій за типами мікроядро та відстаюча хромосома, іноді впливає на частку клітин із множинними змінами, однак вплив генотипу не був характерним для частоти фрагментів і мостів. Співвідношення кількості фрагментів і мостів було інформативним показником впливу та мало диференціювальну здатність між окремими групами вихідного матеріалу, особливо для НМС. Значення цього співвідношення було вищим за 1, однак із підвищенням концентрації різниця між кількістю мостів і фрагментів поступово знижувалася, а дія ставала менш сайт-специфічною. Загальна частота хромосомних аберацій, кількість фрагментів та перебудов типу «мікроядро» і «відстаюча хромосома» були найбільш інформативними індикаторами мутагенного впливу в межах проведеного дослідження. Більша диференціація спостерігалася у менш толерантних до дії за наслідками на рівні рослини згідно з проявами депресивних ефектів (перша група), переважно сортів Балатон, Зелений гай, Нива одеська, частково Золото України. У другій групі така мінливість мала фрагментарний характер. Вона безпосередньо була пов'язана як з ефектами на рівні мутантної популяції, так і з генотипмутагенною дією загалом. Рівень генотипмутагенної мінливості в цілому знижувався залежно від зростання шкодочинності доз, але на клітинному рівні переважно фіксувався при переході між концентраціями. Відмінності від контролю були статистично значущими, що давало змогу ідентифікувати мутагенну дію вже за мінімальних досліджених концентрацій. У разі дії АН

(переважно для менш толерантних сортів першої групи) та частково ДМС спостерігалося формування плато у дії між АН 0,05 % та АН 0,1 %, ДМС 0,025 % та ДМС 0,05 % відповідно.

Фіксувалася вагома генотип-мутагенна взаємодія переважно для низьких та середніх концентрацій АН (0,01–0,05 %) та ДМС (0,0125–0,025 %). За дії АН вплив фактора генотип найбільше проявлявся у сортів Боровиця та Полянка, при цьому генотип-мутагенна взаємодія була більш вираженою у сорту Боровиця. Також доволі значним цей показник був для сортів Нива одеська та Золото України. Рівень генотип-мутагенної взаємодії зі зростанням шкодочинності агента знизився лише за дії ЕМС.

Негативними моментами для всіх чинників є висока частка небажаних високостеблових форм, додатковим позитивним – низька немодельна індукція стерильних форм. Таким чином, у практиці з генетичного поліпшення ефективними є нітрозоалкілсечовини, обмежено може застосовуватись ДАБ.

Прогностична цінність показників корисної мутаційної активності зростала, на відміну від показників депресійних ефектів, для кожного випадку підвищення активності чинника, що дає нагоду більше пов’язати спостережувані ефекти із цитогенетичною активністю, без залежності від вихідної форми. Найбільшу практичну цінність для індукції мутантних форм мали НЕС у концентрації 0,025 % та НМС у концентрації 0,025 %. Спостерігається вагома генотип-мутагенна взаємодія для всіх концентрацій застосованих екогенетичних чинників, яка зростає з підвищенням загальної генетичної активності чинника від ДАБ до НМС, і була найвиразнішою за дії НМС. Прогностична здатність моделі за дії ДАБ була обмеженою щодо впливу генотипу на мінливість матеріалу, але вищою при оцінюванні ефекту підвищення концентрацій для всіх трьох чинників. Вагомість впливу генотипу також зростає від НЕС до НМС, але не за рахунок додавання нових груп об’єктів, а завдяки підвищенню вагомості цих груп у структурі моделі.

Нітрозоалкілсечовини ефективні для індукції низькорослості, ранньої стиглості, здатності до кущення, позитивних змін за білковими компонентами та

за вмістом мікроелементів. НМС була ефективнішою для індукції мутацій з підвищеною стійкістю до хвороб, НЕС – для мутантів з високим вмістом білка та продуктивних ліній. Дію АН та частково ДМС доповнює використання їх як мутагенів для індукції напівкарликових, карликових, великозернових форм. Також АН додатково ефективний у створенні майже всіх досліджених типів змін, крім форм із товстим стеблом та змін рівня врожайності, для ДМС характерне додаткове підсилення активності у створенні форм із товстим стеблом та короткостеблових форм. Таким чином, комплексне застосування АН, НЕС та НМС фактично охоплює весь спектр необхідних змін, також доцільне додаткове застосування ДМС як екогенетичного чинника.

За ефективністю в комплексах з високим виходом практично-цінних форм екогенетичні чинники можна ранжувати таким чином (від найкращого): АН → НМС, НЕС → ДМС → ЕМС, ДАБ, а досліджені сорти відповідно теж у спадному порядку становлять таку послідовність: Почайна → Каланча → Полянка → Балатон → Золото України, Боровиця, Зелений гай → Нива одеська.

У ході порівняльного та контрольного випробування виявлено, що перспективними за поєднанням високої врожайності із задовільними технологічними якостями (загальний вміст білка, співвідношення компонентів білка) були лінії 17 (Балатон, НЕС 0,01 %), 26 (Балатон, АН 0,025 %), 29 (Золото України, НМС 0,0125 %), 213 (Зелений гай, НЕС 0,01 %), 278 (Боровиця, НМС 0,0125 %), 334 (Каланча, ДМС 0,0125 %), 356 (Каланча, АН 0,05 %), 412 (Полянка, ДМС 0,0125 %), 442 (Почайна, НЕС 0,01 %), 423 (Почайна, АН 0,025 %). Лінії 415 (Полянка, НМС 0,0125 %) та 446 (Почайна, АН 0,05 %) характеризувалися високими показниками врожайності та якості й мають перспективу прямого використання без додаткових циклів поліпшення. Лінії 345 (Каланча, НЕС 0,025 %) та 401 (Полянка, НЕС 0,025 %) доцільно використовувати як компоненти та донори в генетичному поліпшенні за ознаками якості.

Ключові слова: пшениця м’яка озима, екогенетичний чинник, агроценоз, сайт-специфічна дія, спадкова мінливість, супермутаген.

ABSTRACT

Horshchar V.I. Ecology-genetics foundations of site-specific form-creation process for winter wheat. – A dissertation manuscript.

Dissertation for the degree of Doctor of Agricultural Sciences by specialty 03.00.16 «Ecology». – National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Dnipro State Agrarian and Economic University Ministry of Education and Science of Ukraine. Kyiv, 2026.

The patterns of interaction between winter wheat genotypes and chemical supermutagens acting as model ecogenetic stressors of different intensities were established, along with the specific manifestations of ecogenetic toxicity, adaptive responses, and the formation of heritable variability depending on the genetic characteristics of plants. The results obtained deepen the understanding of ecogenetic interactions within the “genotype – environmental factor” system under controlled stress conditions.

The practical feasibility of developing complexes based on nitrosoethylurea (with the cultivar Polyanka) and nitrosomethylurea (with the cultivars Polyanka, Kalancha, and Pochaina) as ecogenetic factors within the ranges of moderate and optimal concentrations was substantiated: NEU 0.01–0.025% and NMU 0.0125–0.025%. Within these ranges, the compounds exhibited corresponding site specificity in the induction of valuable forms. Considering the number of beneficial changes and the absence of detected adverse effects within the scope of the conducted studies, complexes providing a high frequency of valuable forms can potentially be developed using sodium azide at concentrations of 0.01–0.05% with the cultivars Balaton, Kalancha, Polyanka, and Pochaina, as well as dimethyl sulfate at a concentration of 0.0125% with the cultivars Kalancha and Polyanka. At the stage of studying the first generation of the mutant population at different levels of organization, early prediction and rejection of unpromising genotypes for site-specific factors become possible based on determining the nature of the genotype–mutagen interaction.

Within the proposed “cultivar – ecogenetic factor” systems, promising lines of winter bread wheat were developed; these lines represent valuable source material for the genetic improvement of the crop and the formation of productive agrocenoses.

The aim of the dissertation was to develop the ecological and genetic foundations for creating systems based on the site-specific action of chemical supermutagens depending on the characteristics of winter bread wheat genotypes.

Overall, the concentrations used in the study can be classified as follows: DAB (1,4-bisdiazoacetylbutane) at 0.1% as a low concentration; DAB at 0.2% and NEU at 0.01% as moderate concentrations; DAB at 0.3%, NEU at 0.025%, and NMU at 0.0125% as optimal concentrations; and NMU at 0.025% as a high concentration. Within the investigated concentrations of DAB, NEU, and NMU, values approaching LD50 were not recorded; only NMU at 0.025% showed a possible approach to RD50 for certain yield-structure parameters. SA (sodium azide) at 0.01% and 0.025%, EMS (ethyl methanesulfonate) at 0.025%, and DMS (dimethyl sulfate) at 0.0125% were classified as optimal concentrations; SA at 0.05%, EMS at 0.05%, and DMS at 0.025% were classified as high concentrations; and SA at 0.1%, EMS at 0.1%, and DMS at 0.05% were classified as semilethal concentrations. In most cases, particularly for SA (the third and fourth concentrations) and DMS (the second and third concentrations), values approaching LD50 were recorded; even at medium concentrations, values for certain yield-structure parameters approached RD50.

A predominantly specific response to the studied factors was demonstrated by the cultivars Balaton, Pochaina, Polyanka, and, to a lesser extent, Zelenyi Hai and Nyva Odeska. The highest stability in the manifestation of effects within the mutant population was observed in the cultivar Kalancha. High concentrations of the studied factors substantially limited the amount of material available for further investigation of mutational variability in subsequent generations, particularly under SA and DMS treatment.

The most informative parameters for assessing negative effects in the first generation of the mutant population were ontogenetic parameters (germination and mortality during the winter period), pollen sterility, and yield-structure parameters

(plant height and thousand-grain weight). Grain weight from the main spike and grain weight per plant were informative to some extent for all factors and to a greater extent for NMU, SA, and DMS. Photosynthetic activity was found to be a less informative parameter, even under DMS and SA treatment. Factor analysis confirmed that the effects of mutagenic depression were primarily influenced by increasing mutagen concentration; in most cases, the genotype of the treated material was also an important factor.

The overall frequency of chromosomal aberrations and individual parameters of the cytogenetic activity spectrum increased with increasing concentrations of all studied ecogenetic factors with low damaging capacity, irrespective of the source material. Among the parameters of the cytogenetic activity spectrum, the genotype of the treated material predominantly affected the number of micronucleus- and lagging-chromosome-type aberrations and occasionally affected the proportion of cells with multiple alterations; however, genotype effects were not characteristic of the frequency of fragments and bridges. The fragment-to-bridge ratio was an informative indicator of the effect and had a differentiating capacity among individual groups of the source material, particularly for NMU. The value of this ratio was greater than 1; however, with increasing concentration, the difference between the numbers of bridges and fragments gradually decreased, and the action became less site-specific.

The overall frequency of chromosomal aberrations, the number of fragments, and micronucleus- and lagging-chromosome-type rearrangements were the most informative indicators of mutagenic effects within the scope of the study. Greater differentiation was observed among cultivars that were less tolerant to the treatment at the whole-plant level according to the manifestation of depressive effects (the first group), predominantly Balaton, Zelenyi Hai, Nyva Odeska, and, to a lesser extent, Zoloto Ukrainy. In the second group, such variability was fragmentary. These patterns were directly associated both with effects at the mutant-population level and with genotype–mutagen interaction in general. The level of genotype–mutagen variability generally decreased with increasing harmfulness of the doses, whereas at the cellular level it was predominantly recorded during transitions between concentrations.

Differences from the control were statistically significant, allowing the mutagenic effect to be identified even at the lowest concentrations investigated. Under SA treatment, predominantly in less tolerant cultivars of the first group, and partly under DMS treatment, a plateau in the response was observed between SA concentrations of 0.05% and 0.1% and between DMS concentrations of 0.025% and 0.05%, respectively.

A substantial genotype–mutagen interaction was recorded predominantly at low and medium concentrations of SA (0.01–0.05%) and DMS (0.0125–0.025%). Under SA treatment, the genotype effect was most pronounced in the cultivars Borovytsia and Polyanka, with the genotype–mutagen interaction being more pronounced in Borovytsia. This parameter was also relatively pronounced in the cultivars Nyva Odeska and Zoloto Ukrainy. The level of genotype–mutagen interaction decreased with increasing harmfulness of the agent only under EMS treatment.

A high proportion of undesirable tall forms was a negative feature common to all investigated factors, whereas the low induction of sterile forms represented an additional positive feature. Thus, nitrosoalkylureas were effective for practical genetic improvement, while DAB may be used to a limited extent.

The predictive value of indicators of beneficial mutational activity increased with each increase in factor activity, unlike the indicators of depressive effects, allowing the observed effects to be more closely associated with cytogenetic activity irrespective of the source genotype. NEU at 0.025% and NMU at 0.025% had the greatest practical value for the induction of mutant forms. A substantial genotype–mutagen interaction was observed at all concentrations of the applied ecogenetic factors; it increased with increasing overall genetic activity of the factor from DAB to NMU and was most pronounced under NMU treatment. The predictive capacity of the model under DAB treatment was limited with respect to the effect of genotype on material variability but was higher when assessing the effect of increasing concentrations for all three factors. The contribution of the genotype effect also increased from NEU to NMU, not through the inclusion of new groups of objects but through the increased contribution of these groups to the model structure.

Nitrosoalkylureas were effective in inducing short stature, early maturity, tillering ability, beneficial changes in protein components, and changes in micronutrient content. NMU was more effective in inducing mutations associated with increased disease resistance, whereas NEU was more effective in producing mutants with high protein content and productive lines. SA and, to some extent, DMS complemented these effects through their use as mutagens for inducing semidwarf, dwarf, and large-grained forms. SA was additionally effective in producing almost all investigated types of changes, except for thick-stemmed forms and changes in yield level, whereas DMS additionally increased the induction of thick-stemmed and short-stemmed forms. Thus, the combined use of SA, NEU, and NMU covers virtually the entire spectrum of required changes, while the additional use of DMS as an ecogenetic factor is also appropriate.

In terms of the effectiveness of complexes producing a high frequency of practically valuable forms, the ecogenetic factors can be ranked in descending order as follows: SA → NMU, NEU → DMS → EMS, DAB. The studied cultivars can likewise be ranked in descending order as follows: Pochaina → Kalancha → Polyanka → Balaton → Zoloto Ukrainy, Borovytsia, Zelenyi Hai → Nyva Odeska.

Comparative and control trials showed that lines 17 (Balaton, NEU 0.01%), 26 (Balaton, SA 0.025%), 29 (Zoloto Ukrainy, NMU 0.0125%), 213 (Zelenyi Hai, NEU 0.01%), 278 (Borovytsia, NMU 0.0125%), 334 (Kalancha, DMS 0.0125%), 356 (Kalancha, SA 0.05%), 412 (Polyanka, DMS 0.0125%), 442 (Pochaina, NEU 0.01%), and 423 (Pochaina, SA 0.025%) were promising in terms of combining high yield with satisfactory technological quality characteristics (total protein content and the ratio of protein components). Lines 415 (Polyanka, NMU 0.0125%) and 446 (Pochaina, SA 0.05%) were characterized by high yield and quality parameters and have potential for direct use without additional improvement cycles. Lines 345 (Kalancha, NEU 0.025%) and 401 (Polyanka, NEU 0.025%) are recommended as parental material and donors for improving quality traits.

Keywords: winter bread wheat, ecogenetic factor, agrocenosis, site-specific action, heritable variability, supermutagen.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Монографія та розділ колективної монографії:

1. **Horshchar V.**, Nazarenko M., Izhboldin O., Didenko V., Kryshyn R. Ecogenetic variability at the first generation after mutagen action. *Modern trends in agricultural science: problems and solutions.* Tallinn : Teadmus OÜ, 2023. P. 127–144. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання)*

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

2. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Winter wheat cytogenetic variability under the action of a chemical supermutagen. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2022. Vol. 13, 4. P. 373–378. DOI: 10.15421/022249. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)* (Scopus, Web of Science Core Collection)

3. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Winter wheat variability under ethylmethansulfonate action. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2023. Vol. LXVI, 2. P. 264–271. URL: https://agronomyjournal.usamv.ro/pdf/2023/issue_2/Art33.pdf. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)* (Web of Science Core Collection)

4. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Winter wheat mutation variability under low-damage ability mutagen action. *AgroLife Scientific Journal*. 2023. Vol. 12, 2. P. 87–94. DOI: 10.17930/AGL2023212. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)* (Scopus)

5. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Genotype-mutagenic interaction in the cytogenetic variability of winter wheat for a new ecogenetic factor. *Regulatory Mechanisms in Biosystems.* 2023. Vol. 14, 3. P. 370–377. DOI: 10.15421/022355. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)* (Scopus, Web of Science Core Collection)

6. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Cytogenetic activity of a mutagenic factor with high damaging capacity in winter wheat. *Scientific Horizons*. 2023. Vol. 26, 9. P. 131–142. DOI: 10.48077/scihor9.2023.131. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)* (Scopus)

7. **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. DOI: 10.48077/scihor1.2024.80. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)* (Scopus)

Статті у наукових фахових виданнях України

8. Назаренко М. М., **Горщар В. І.** Мінливість за врожайністю та якістю зерна колекції сортів пшениці озимої. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2019. № 1 (24). С. 108–115. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

9. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Депресивні наслідки дії нітрозоалкілсечовин у першому поколінні пшениці озимої. *Аграрні інновації*. 2022. № 15. С. 34–39. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

10. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Мутагенна депресія при дії хімічного чинника з низькою ушкоджувальною здатністю. *Таврійський науковий вісник*. 2022. Вип. 127. С. 33–40. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

11. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Inhibition of mutagenic effect in winter wheat as a result of ethyl methansulfonat action. *Agrology*. 2022. Vol. 5, 3. P. 75–80. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

12. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Порушення показників онтогенезу у першому поколінні пшениці озимої при дії азиду натрію. *Аграрні інновації*. 2022.

№ 16. С. 110–116. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

13. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Варіативність за депресивними наслідками за дії хімічним мутагеном у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник.* 2023. Вип. 129. С. 47–54. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

14. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Фотосинтетична активність як показник мутагенної депресії. *Таврійський науковий вісник*. 2023. Вип. 130. С. 42–50. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

15. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Cytogenetic effects of low-damaging chemical supermutagen action on winter wheat samples. *Agrology*. 2022. Vol. 5, 4. P. 116–121. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

16. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій за дії нітрозоетилсечовини у пшениці озимої. *Аграрні інновації*. 2023. № 18. С. 163–168. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

17. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Цитогенетичні ефекти дії нітрозоетилсечовини у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2023. Вип. 131. С. 56–63. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

18. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій за дії нітрозометилсечовини у пшениці озимої. *Подільський вісник: сільське господарство, техніка, економіка.* 2023. Вип. 2(39). С. 15–20. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

19. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Features of the action of a highly active chemical agent for new winter wheat genotypes. *Agrology*. 2023. Vol. 6, 1. P. 15–20.

(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)

20. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Цитогенетична активність нітрозометилсечовини у пшениці озимої. *Аграрні інновації*. 2023. № 19. С. 134–139. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

21. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Induction of positive changes for winter wheat under the action of a group of ecogenetic factors with lower damaging ability. *Agrology*. 2023. Vol. 6, 3. P. 60–66. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

22. **Горщар В. І.**, Назаренко М. М. Спадкові зміни при дії малопоширеного хімічного чинника у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2023. Вип. 134. С. 37–45. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

Тези наукових доповідей

23. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Productivity of winter wheat varieties under steppe climatic conditions. *Захист і карантин рослин у XXI столітті: проблеми і перспективи :* матеріали Міжнародної науково-практ. конф., присвяченої ювілейним датам від дня народження видатних вчених-фітопатологів д-рів біол. наук, проф. В. К. Пантелєєва та М. М. Родігіна (м. Харків, 20−21 жовтня 2022 р.). Харків, 2022. С. 232–234. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

24. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Mutagen depression under nitrosoalkylureas action at the first generation for winter wheat. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали IV Всеукр. науково-прак. конф., присвяченої пам’яті вченого-селекціонера в галузі баштанництва І. І. Колесника (29 листопада 2022 р., с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., Україна). Дніпро, 2022. С. 88–91. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

25. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Winter wheat mutagen depression under DAB (1,4-bisdiazoacetylbutane) action. *Матеріали VI Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 16–17 листопада 2022 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2022. С. 66–67. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

26. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Germination and survival under ethylmethansulfonate action at the first winter wheat plants generation. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*: матеріали XII Міжнародної наук. конф. (Умань, 20–22 березня 2023 р.). Умань, 2023. С. 56–58. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

27. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Influence of sodium azide as mutagen factor on winter wheat ontogenesis at first generation. *Матеріали Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. молодих учених і спеціалістів* (Дніпро, 16–17 березня 2023 р.). Дніпро : ДУ Ін-т зернових культур, 2023. С. 12–14. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

28. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Variability by depressive effects under dimethylsulfate action for winter wheat. *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку: матеріали IV Міжнародної науково-практ.конф.* (Біла Церква, 30 березня 2023 р.). Біла Церква : БНАУ, 2023. С. 43–46. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

29. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Cytogenetic activity of ethylmethansulfonate on winter wheat varieties. *Selection of agrocrops in the conditions of climate change: directions and priorities: Collection of materials II International Scientific and Practical Conf.* Odesa : Oldi+, 2023. P. 32–35. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

30. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Ethylmethansulfonate action for winter wheat mutation breeding purposes. *Сучасні напрями та досягнення селекції і насінництва сільськогосподарських культур*: матеріали І Всеукр. науково-практ. інтернет-конф., присвяченої 75-річчю заснування кафедри селекції, насінництва і генетики (Полтава, 15 травня 2023 р.). Полтава : ПДАУ, 2023. С. 78–81. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

31. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Winter wheat photosynthetic activity as parameter of mutagen depression. *Матеріали Всеукр. наук. конф. молодих учених і науково-педагогічних працівників* (Умань, 24 травня 2023 р.). Умань : ВПЦ «Візаві», 2023. С. 16–18. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

32. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Cytogenetic activity of 1,4-bisdiazoacetylbutane (DAB) for winter wheat. *Хімія, біотехнологія, екологія та освіта* : зб. матеріалів VII Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. (м. Полтава, 17-18 травня 2023 року). Полтава, 2023. С. 284–288. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

33. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Winter wheat variability under ethylmethansulfonate action. *Book of Abstracts, International Conference "Agriculture for Life, Life for Agriculture", Section 1: Agronomy*. Bucharest, 2023. P. 100. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

34. **Horshchar V.**, Nazarenko M. Influence of dimethylmethansulfate as mutagen factor on winter wheat variability. *Зернова галузь – проблеми та перспективи технологічного забезпечення*: матеріали Міжнародної наук. конф. з нагоди 100-річчя від дня народження д-ра с.-г. наук, проф., академіка НААН Валентина Сергійовича Цикова (Дніпро, 12–13 жовтня 2023 р.). Дніпро, 2023. С. 15-17. *(виконання експериментальних досліджень, аналіз результатів, підготовка та написання статті)*

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ 21

ВСТУП 22

РОЗДІЛ 1. ВИКОРИСТАННЯ ФОРМОТВОРЧОГО ВПЛИВУ ХІМІЧНИХ АГЕНТІВ ЗА ЕКОЛОГО-ГЕНЕТИЧНОГО ПІДХОДУ …… 31

1.1. Формотворчий процес як джерело біорізноманіття культурних рослин ……. 31

1.2. Вплив сайт-специфічних чинників на різних рівнях організації та прояви окремих типів мінливості …… 45

1.3. Індуковане біорізноманіття як основа для формування стабільних високопродуктивних та якісних агроценозів …… 62

РОЗДІЛ 2. МЕТОДИКА ТА УМОВИ ВИКОНАННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ …… 84

2.1. Загальна характеристика об’єктів досліджень ……. 84

2.2. Мутагенні фактори, їх застосування для сайт-специфічної активності та функціональні особливості …… 87

2.3. Ґрунтово-кліматичні умови виконання польових дослідів …..… 90

2.4. Методика тестування екогенетичної токсичності …… 99

2.5. Аналіз мутаційної мінливості в популяціях та лінійного матеріалу.…… ……..... 101

РОЗДІЛ 3. ВИКОРИСТАННЯ САЙТ-СПЕЦИФІЧНОЇ ДІЇ АГЕНТІВ З ЕКОГЕНЕТИЧНОЮ ТОКСИЧНІСТЮ …… 110

3.1. Ефекти ДАБ(1,4-бісдіазоацетилбутана) як екогенетичного чинника …… 110

3.2. Екогенетична токсичність нітрозоетилсечовини в першому поколінні пшениці озимої…… 126

3.3. Вплив нітрозометилсечовини на формування рослин в першому поколінні пшениці озимої …… 140

3.4. Екогенетична токсичність етилметансульфонату …… 153

3.5. Активність азиду натрію в першому поколінні сортів пшениці озимої ……..……..……..……..……..……..……..… 167

3.6. Вплив диметилсульфату на формування рослин мутантної популяції в першому поколінні пшениці озимої ……. 182
3.7. Фотосинтетична активність як параметр мутагенної депресії за дії супермутагенів з високою токсичністю у пшениці озимої …… 193
РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ САЙТ-СПЕЦИФІЧНОЇ ЦИТОГЕНЕТИЧНОЇ АКТИВНОСТІ ДЛЯ ГЕНТОКСИЧНИХ РЕЧОВИН З УШКОДЖУВАЛЬНОЮ ЗДАТНІСТЮ ……...……...…… 205
4.1. Цитогенетичні ефекти за дії ДАБ як екогенетичного чинника … 205
4.2. Цитогенетична активність нітрозоетилсечовини як параметр майбутньої мінливості пшениці озимої……. 214
4.3. Цитогенетична активність нітрозометилсечовини як параметр майбутньої мінливості пшениці озимої ……. 223
4.4. Цитогенетичні ефекти за дії ЕМС як екогенетичного чинника … 232
4.5. Цитогенетична активність азиду натрію як параметр майбутньої мінливості пшениці озимої ……. 242
4.6. Цитогенетична активність ДМС як параметр мутаційної мінливості пшениці озимої ……. 256
РОЗДІЛ 5. ЧАСТОТА ТА СПЕКТР СПАДКОВОЇ МІНЛИВОСТІ В ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ДЛЯ ХІМІЧНИХ СТРЕСОРІВ…..…… 269
5.1. Частота та спектр мутацій за дії ДАБ під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої …… 269
5.2. Частота та спектр змін за дії НЕС під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої ……. 283
5.3. Частота та спектр змін за дії НМС під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої ……. 295
5.4. Частота та спектр змін за дії ЕМС у дослідженні другого-третього поколінь пшениці озимої …… 306
5.5. Частота та спектр змін за дії азиду натрію під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої …… 319

5.6. Частота та спектр змін за дії ДМС під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої …… 335
РОЗДІЛ 6. МІНЛИВІСТЬ ГОСПОДАРСЬКО-ЦІННИХ ОЗНАК У ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ …… 352
6.1. Межі мінливості вихідного матеріалу, частота та спектр цінних змін за впливу чинників з низькою ушкоджувальною дією …… 352
6.2. Частота та спектр цінних змін за впливу чинників з високою ушкоджувальною дією …… 372
ВИСНОВКИ……. 393
РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ…… 397
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ …….. 398
ДОДАТКИ……. 440

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ

ГТК – гідротермічний коефіцієнт

ДДАЕУ – Дніпровський державний аграрно-економічний університет

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

ННЦ ДДАЕУ– навчально-науковий центр Дніпровського державного аграрно-економічного університету

НЕС – нітрозоетилсечовина

НМС – нітрозометилсечовина

ДАБ – 1,4-бісдіазоацетилбутан

ДМС – диметилсульфат

ЕМС – етилметансульфонат

АН – азид натрію

МТЗ – маса тисячі зерен

$РД_{50}$ – доза зниження морфопараметру на 50 %

Гр – Грей

УФ-опромінення – ультрафіолетове опромінення

ВСТУП

Актуальність теми. Згідно з класичним визначенням екологічна генетика є інтегративною дисципліною, яка поєднує екологічні та генетичні аспекти вивчення мінливості організмів. Цей підхід дає можливість глибше розуміти, як генетичні процеси взаємодіють з екологічними чинниками та формують відповіді організмів на зовнішні виклики, що особливо актуально в умовах глобальної зміни клімату [104, 121].

Взаємодія генетичних та екологічних процесів дає змогу з'ясувати, як генетична структура популяцій змінюється під впливом екологічних чинників різної природи та генетичної активності [291]. Норма реакції та адаптації визначає генетично зумовлені особливості реакції організмів на екологічні виклики та їхні адаптивні можливості [6].

Генотоксикологія як складова екологічної генетики зосереджується на вивченні впливу генетично активних чинників середовища на організми, зокрема на ідентифікації та аналізі мутагенних агентів і наслідків їхньої дії для генетичного потенціалу рослин [61, 70]. Екологічна генетика при цьому розглядає генетичні процеси у взаємодії з чинниками середовища як одну з основ формування мінливості живих організмів в агросфері [119].

Інтегрований еколого-генетичний підхід, у якому взаємодія між генотипом і середовищем має визначальне значення, відкриває можливості для аналізу адаптивних реакцій і мінливості популяцій культурних рослин. Використання мутагенів як контрольованих чинників дає змогу досліджувати генетичну мінливість, підвищувати керованість експериментального процесу та визначати модельні прогностичні змінні [18, 27]. Мутагени при цьому можуть розглядатися як стресори, дія яких спричиняє як негативні ефекти, зокрема мутагенну депресію, так і формування спадкових змін, частина яких може мати адаптивну або практичну цінність [69, 250].

Концептуально дисертаційна робота виконана в межах еколого-генетичного напряму сучасної екології, пов'язаного з дослідженням закономірностей взаємодії генотипу з чинниками середовища, особливостей формування адаптивних реакцій

організмів та прояву спадкової мінливості під впливом екологічних стресорів. У цьому дослідженні хімічні супермутагени використовуються не лише як засоби індукування спадкової мінливості, а й як модельні екогенетичні стресори, що забезпечують контрольований рівень впливу на рослинний організм. Використання таких модельних стресорів дало змогу дослідити закономірності взаємодії в системі «генотип – екогенетичний чинник – концентрація чинника», оцінити прояв екогенетичної токсичності, характер реакцій різних генотипів та особливості формування індукованої спадкової мінливості. У такому розумінні екологічний зміст роботи полягає у встановленні закономірностей взаємодії генотипу з модельними чинниками середовища, а селекційні результати є практичним наслідком виявлених еколого-генетичних закономірностей.

Комплексна оцінка таких ефектів передбачає дослідження показників продуктивності, якості, цитогенетичної та спадкової мінливості. Цитогенетичні й інші генетично опосередковані параметри дають можливість оцінювати характер впливу мутагенів та особливості реакції досліджуваного матеріалу [117, 141]. Інтегративний екогенетичний підхід, таким чином, забезпечує комплексний аналіз взаємодії екологічних і генетичних чинників та може бути використаний для вирішення прикладних завдань щодо формування й використання біорізноманіття агроекосистем [49, 152].

Відомо, що використання цих ефектів дає змогу створювати системи «генотип – чинник – концентрація чинника», здатні збільшити частоту одержання корисних форм на 60–80 %, однак конкретні закономірності взаємодії складових таких систем залишаються недостатньо вивченими. Тому їх створення нині значною мірою ґрунтується на тривалому емпіричному доборі [90, 159, 364].

У зв’язку з цим актуальним є дослідження еколого-генетичних основ сайт-специфічного формотворчого процесу пшениці озимої для встановлення закономірностей взаємодії генотипу з екогенетичними чинниками, прогнозування характеру індукованої мінливості та підвищення ефективності добору господарсько цінних форм. Цьому й присвячені результати дисертації.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана на кафедрі рослинництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету в рамках наукових тем «Розширити різноманіття м'якої пшениці при використанні мутагенезу та інтрогресії; створити колекції генетично-цінних ліній» (номер державної реєстрації 0111U004217), «Розробити та науково обґрунтувати елементи екологічно-збалансованих технологій вирощування польових культур в умовах Степу України» (№ державної реєстрації 0120U104843), «Науково обґрунтувати і вдосконалити технології вирощування зернових, зернобобових та олійних культур в умовах Степу України» (номер державної реєстрації 0115U000713).

Мета і завдання дослідження. Розробити еколого-генетичні основи створення систем на базі сайт-специфічної дії хімічних супермутагенів залежно від особливостей генотипів пшениці м'якої озимої.

Для досягнення цієї мети було поставлено такі ***завдання***:

- дослідити спадкову мінливість та її параметри, рівень виходу корисних спадкових змін генотипів пшениці озимої з використанням позитивних ефектів для поліпшення генетично зумовлених ознак продуктивності та якості в агроценозах;
- оцінити особливості прояву ефектів у позитивному та негативному сенсах у мутантній популяції залежно від вихідного матеріалу, природи та концентрації сайт-специфічного чинника;
- встановити особливості цитогенетичної та фенотипічної активності кожного чинника, їх концентрацій та показати зв'язок з генетичними наслідками дії;
- встановити загальну частоту та спектр мутацій, закономірності їх індукції залежно від вихідного матеріалу, природи чинника, його окремих концентрацій;
- показати закономірності експресії позитивних варіацій на ценотичному рівні за ключовими ознаками генетичного поліпшення для пшениці озимої;

- встановити ефективність сайт-специфічних чинників, їх окремих концентрацій та вихідних форм для створення комплексів з високим виходом практично-цінного матеріалу;
- дослідити та відібрати методи математичної оцінки прогностичних ефектів для кращого скринінгу придатних генотипів для створення ефективних систем генетичного поліпшення;
- виявити базисні форми для функціонування високопродуктивних ценозів пшениці м'якої озимої з покращеним рівнем якості.

Об'єкт дослідження – взаємодія та вплив стресорів хімічної природи на зміни в генотипах пшениці м'якої озимої.

Предмет дослідження – агроекосистеми пшениці озимої на аут- та демекологічному рівнях прояву екогенетичної мінливості.

Для однозначного тлумачення термінології роботи основні поняття використовуються в такому значенні. *Сайт-специфічність* розглядається не в молекулярно-біологічному значенні взаємодії з конкретною нуклеотидною послідовністю, локусом чи молекулярним сайтом, а як закономірна вибірковість прояву ефектів у системі «генотип – екогенетичний чинник – рівень його дії». *Сайт-специфічна дія* – вибірковий характер реалізації ефектів конкретного екогенетичного чинника залежно від генотипу та рівня його дії. *Екогенетичний чинник* – фактор зовнішнього середовища, взаємодія якого з генотипом зумовлює прояв генетичних, цитогенетичних, фізіолого-біохімічних і фенотипових змін; у межах дослідження такими модельними чинниками є хімічні супермутагени. *Екогенетична токсичність* – інтегральна характеристика негативних наслідків дії екогенетичного чинника, яку оцінювали за комплексом показників мутагенної депресії, життєздатності, цитогенетичної активності, продуктивності та індукованої мінливості залежно від системи «генотип – екогенетичний чинник – рівень його дії». У такому значенні зазначені поняття використовуються в дисертаційній роботі.

Методи дослідження – обробка хімічними екогенетичними чинниками (водний розчин у різних концентраціях), визначення частоти й спектра змін та їх

успадкування в поколіннях M_2 – M_3; польовий дослід, біометричні аналізи (закладання дослідів, облік та структурний аналіз урожайності); визначення цитогенетичної активності (анафазний метод), фізіологічні (аналіз фотосинтетичної активності), біохімічні (аналіз вмісту білка та співвідношення компонентів запасних білків, вміст цінних мікроелементів) та статистичні (оцінка суттєвої різниці середніх значень вибірок за F-критерієм, кластерний, факторний та дискримінантний аналіз) методи.

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

- встановлено зв'язок між показниками ефектів екогенетичного впливу та мінливістю ознак на всіх рівнях організації з урахуванням характеру успадкування отриманих змін;
- виявлено ліміти генетичної та фізіологічної токсичності окремих чинників у програмах з генетичного поліпшення з огляду на отримання популяції для подальшого дослідження;
- встановлено варіацію адаптивної дії окремих генотипів залежно від концентрації та природи чинника, показані межі її варіативності для локального сортового матеріалу;
- визначені частоти виникнення нових мутантних форм у системі генотип – концентрація – природа мутанта, здійснена класифікація окремих концентрацій залежно від особливостей дії;
- виявлено прогностичні елементи в характері ефектів мутантної популяції, які можуть бути використані на ранніх етапах для часткового усунення несприятливих для створення комплексів сорт – мутаген генотипи залежно від генотипмутагенної взаємодії;
- показано особливості реалізації генетичної активності чинників (супермутагенів), їхніх окремих концентрацій у генерації загального рівня мінливості, частоті типів змінених ознак, можливості у варіації ймовірностей виникнення певних форм;
- запропоновано практичні варіанти комплексів з високим виходом

потрібних типів змін на базі сайтспецифічної дії окремих чинників та особливостей генотипів сортів;

- показано можливість підвищення ймовірності створення форм пшениці з поліпшенням за експресією корисних ознак у комплексах “сорт – екогенетичний чинник”;
- встановлено закономірності формування деяких господарсько-цінних ознак залежно від генотипу в пшениці м’якої та особливості реалізації генетично зумовленого потенціалу продуктивності та якості;

удосконалено:

- методи оцінки цитогенетичної активності окремих чинників залежно від адаптивної відповіді;
- аналіз виникнення окремих цитогенетичних ефектів залежно від природи мутагена та генотипу вихідної форми;
- модельний підхід до визначення ефектів депресії за рахунок уведення нових показників;
- способи підвищення формотворчого процесу через використання сайтспецифічного ефекту;

набули подальшого розвитку:

- способи використання оптимальних концентрацій хімічних екогенетичних чинників для стабільного активного сайтспецифічного формотворчого процесу в генетичному поліпшенні пшениці м’якої;
- методики оцінки ефективності хімічних супермутагенів як екогенетичних чинників для отримання високої достовірності окремих типів змін залежно від особливостей суб’єкта дії.

Одержані результати розширюють сучасні уявлення про закономірності еколого-генетичної взаємодії генотипів пшениці озимої з модельними екогенетичними стресорами різної інтенсивності та механізми формування адаптивних реакцій і спадкової мінливості в умовах контрольованого стресового впливу.

Практичне значення одержаних результатів. Обгунтовано практичну

можливість створення комплексів на базі нітрозоетилсечовини (із сортом Полянка) та нітрозометилсечовини (із сортами Полянка, Каланча та Почайна) як екогенетичних чинників у діапазоні помірних та оптимальних концентрацій: НЕС 0,01–0,025 %, НМС 0,0125–0,025 %, де вони проявляють відповідну сайт-специфічність щодо індукції цінних форм. Зважаючи на кількість корисних змін та невиявлення негативних наслідків у межах проведених досліджень, можливе створення комплексів із високим виходом цінних форм на базі азиду натрію в діапазоні концентрацій 0,01–0,05 % із сортами Балатон, Каланча, Полянка, Почайна та диметилсульфату в концентрації 0,0125 % із сортами Каланча, Полянка.

На етапі дослідження першого покоління мутантної популяції на різних рівнях організації створюється можливість раннього прогнозування та вибракування неперспективних генотипів для сайт-специфічних чинників на основі встановлення характеру генотип-мутагенної взаємодії. Запропоновані підходи можуть бути використані не лише в селекційній практиці, а й для еколого-генетичного оцінювання реакції різних генотипів на дію модельних стресових чинників середовища та прогнозування ефективності застосування індукованого мутагенезу в селекційних програмах.

У запропонованих системах «сорт – екогенетичний чинник» створено перспективні лінії пшениці м’якої озимої, які є цінним вихідним матеріалом для генетичного поліпшення культури та формування продуктивних агроценозів.

Практичну цінність отриманих результатів додатково підтверджують акти їх впровадження у виробничу та наукову діяльність, наведені в додатках дисертації.

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

Апробація результатів дисертації. Основні положення і результати дисертаційного дослідження обговорювалися на: Міжнародній науково-практичній конференції «Захист і карантин рослин у XXI столітті: проблеми і перспективи» (м. Харків, 20−21 жовтня 2022 р.), IV Всеукраїнській науково-практичній конференції «Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі» (с. Олександрівка, Дніпропетровська обл., 29 листопада 2022 р.), VI Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур» (м. Дніпро, 16–17 листопада 2022 р.), XII Міжнародній науковій конференції «Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)» (Умань, 2023 р.), Міжнародній науково-практичній інтернет-конференції молодих учених і спеціалістів (Дніпро, 16–17 березня 2023 р.), IV Міжнародній науково-практичній конференції «Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку» (Біла Церква, 2023 р.), II International Scientific and Practical Conference «Selection of agrocrops in the conditions of climate change: directions and priorites» (Одеса, 2023 р.), I Всеукраїнській науково-практичній інтернет-конференції «Сучасні напрями та досягнення селекції і насінництва сільськогосподарських культур» (Полтава, 2023 р.), Всеукраїнській науковій конференції молодих учених і науково-педагогічних працівників (Умань, 24 травня 2023 р.), VII Міжнародній науково-практичній інтернет-конференції «Хімія, біотехнологія, екологія та освіта» (Полтава, 2023 р.), Agriculture for Life, Life for Agriculture (Бухарест, Румунія, 2023 р.), Міжнародній науковій конференції з нагоди 100-річчя від дня народження доктора сільськогосподарських наук, професора, академіка НААН Валентина Сергійовича Цикова «Зернова галузь – проблеми та перспективи технологічного забезпечення» (Дніпро, 12–13 жовтня 2023 р.).

Матеріали дисертації також доповідалися на щорічних конференціях професорсько-викладацького складу кафедри рослинництва ДДАЕУ, агрономічного факультету ДДАЕУ, семінарах у ДУ «Інститут зернового господарства Степової зони» НААН України, Дніпровському державному

аграрно-економічному університеті, на виставках ДДАЕУ, ДУ ІЗГСЗ НААН України.

Публікації. Результати дисертаційного дослідження опубліковано у 34 наукових працях, зокрема в розділі монографії, 15 статтях у наукових фахових виданнях України, 6 статтях у наукових періодичних виданнях, внесених до міжнародних наукометричних баз даних Scopus, Web of Science, 12 тезах доповідей конференцій.

Структура дисертації. Загальний обсяг дисертаційної роботи становить 519 сторінок, зокрема основного тексту — 375 сторінок. Робота ілюстрована 105 таблицями, 46 рисунками й складається зі вступу, 6 розділів, висновків, рекомендацій виробництву, списку використаних джерел, який налічує 416 найменувань (з них 356 – латиницею), та 5 додатків.

РОЗДІЛ 1
ВИКОРИСТАННЯ ФОРМОТВОРЧОГО ВПЛИВУ ХІМІЧНИХ АГЕНТІВ ЗА ЕКОЛОГО-ГЕНЕТИЧНОГО ПІДХОДУ

1.1 Формотворчий процес як джерело біорізноманіття культурних рослин

У цьому розділі буде обговорено та розглянуто історичні та сучасні аспекти застосування індукції мутацій для підвищення продуктивності сільськогосподарських культур та стійкості/толерантності до екологічних стресів. Мутація – це раптова спадкова зміна генетичного матеріалу живого організму. Спонтанна мутація була єдиним джерелом генетичного різноманіття до XX століття. Крім того, мутації можуть бути викликані штучно під впливом фізичних або хімічних чинників. Зміни за допомогою хімічних сайт-специфічних чинників набули популярності завдяки своїй ефективності у створенні генних мутацій, що виключають хромосомні зміни [125]. Мутації зіграли життєво важливу роль у поліпшенні продуктивності та якості врожаю, у результаті чого в усьому світі було створено понад 3000 сортів 175 видів рослин. Це відбулося завдяки методам екологічної генетики, удосконаленим за допомогою прямих чи непрямих мутацій [202]. Успіхи в генетичному поліпшенні рослин також досягнуті завдяки технологіям молекулярних маркерів [124].

Мутагенез in vitro, застосування іонів та використання космічної радіації – такі мутації є ефективним інструментом у створенні екогенетичної мінливості з метою поліпшення різноманітних складних ознак культурних рослин. У індукції мутацій – TILLING (Targeting Induced Local Lesions in Genomes) – більш досконалу молекулярну техніку використовують для ідентифікації конкретних послідовних геномних змін у мутантних організмах. Таким чином, добір мутацій у поєднанні з молекулярними методами оцінки може бути ефективним інструментом у програмах генетичного поліпшення рослин.

Мутаційна генетика, яку також називають варіаційною селекцією, – це протокол впливу на насіння хімічних агентів або радіації для отримання мутантів

із бажаними ознаками. Створені мутанти називаються мутантними рослинами або мутантним насінням, вони можуть бути використані безпосередньо як комерційний сорт або як батьківський компонент для створення нових комерційних сортів [56, 95]. Хоча добір мутацій протягом останніх п’ятдесяти років був зосереджений головним чином на поліпшенні врожайності, зокрема на зниженні висоти злакових культур (зелена революція), сьогоденними проблемами є вплив несприятливих умов навколишнього середовища та пов’язані з ним наслідки, а також потреба в кліматично-адаптивному сільському господарстві для підтримання продовольчої безпеки [97].

Історія мутацій та використання мутантів для поліпшення культурних рослин уперше була описана в давньому Китаї у 300 році до нашої ери в книзі Лула. Перша спонтанна рослина-мутант серед злаків була знайдена близько 2317 років тому також у Китаї [196]. Пізніше було виявлено багато незвичайних рослин із різноманітними варіаціями. Цей факт відомий як перша фаза досліджень мутацій (1590–1868). Друга фаза досліджень мутацій почалася в 1895 році з відкриттям біологічних ефектів рентгенівських променів Рентгеном та їх застосуванням як мутагена вперше в 1897–1920 роках, що було пов’язано із «законом гомологічного ряду варіацій» М. І. Вавілова [119].

Епоха практичного використання мутацій була започаткована Льюїсом Джоном Стадлером у 1920-х роках. Він першим застосував опромінення для індукування генетичної варіації. Майже в той самий період Г. Дж. Мюллер проводив свої експерименти з мутаціями на плодових мушках, а Л. Стадлер працював над мутаційними змінами ячменю, кукурудзи та пшениці й доводив, що радіація має спроможність індукувати генетичну мінливість у сільськогосподарських рослин, хоча його більше цікавило використання мутацій для поліпшення фруктових дерев [140]. Л. Стадлер повідомив про поодинокі мутації та підвищення летальності під впливом рентгенівських променів. Рослини різних видів сільськогосподарських культур по-різному реагують на підвищення дози радіації. Насіння хрестоцвітих виявилося найбільш нечутливим, іноді витримувало до 100 000 рад, тоді як рослини гороху, навпаки, були дуже чутливі:

максимальна доза для них становила лише 10-20 рад. У 1942 та 1943 роках Айслебен Лієн представив комплексні модельні експерименти щодо витривалості для ячменю [152].

Багато дослідників вважають індукцію мутації проривом в історичному розвитку генетики. Американські ж дослідники не були такими оптимістичними у своїх висновках щодо поліпшення сільськогосподарських культур через мутації. Про хромосомні аберації та штучні зміни в тютюну повідомили Гудспід та його співробітники, але перший в історії мутантний сорт тютюну Vorsteland з поліпшеними якісними характеристиками був створений в Індонезії в 1934 році. Радянські вчені Л. Делоне і А. Сапєгін повідомили про перші мутанти пшениці, які мали практичне значення. Німецькі дослідники почали використовувати індукцію мутацій дуже рано, але вона мала лише теоретичний характер [105, 366].

Доповідь про полімерні фактори спадковості в ячменю, прочитана Нільсоном-Еле в Галле, відкрила нову еру у використанні індукованих мутацій у Німеччині протягом 30-х років XX століття. У середині тридцятих років він застосовував мутанти, і принаймні один із них був рівний материнський формі за генотипом і показниками урожайності. Експерименти з індукованих мутацій були продовжені колективно провідними шведськими та німецькими вченими після того, як було створено фонд фінансування витрат на всю роботу, виконану до 1940-х років. Ці ретельні та послідовні дослідження привели до створення перспективних мутантів у пшениці, ячменю, вівса, льону, сої, олійних та люпину [149, 373].

Використання індукованих радіацією мутацій у генетичному поліпшенні сільськогосподарських культур у Латинській Америці було розпочато у 1960-х роках, спочатку в шести країнах, а саме: Колумбії, Перу, Бразилії, Гватемалі, Коста-Ріці та Мексиці [158, 376].

Мутаційна селекція рису через зміну, спричинену використанням радіаційних чинників, розпочата в Китаї у 1960-му році. Дослідники постійно працюють над удосконаленням звичайних сортів та гібридів. Першим різновидом був мутант, створений у серії Zhefu 12. Найбільш широко культивованим

мутантним сортом у період 1986–1994 роки був китайський сорт Zhefu 802, створений із лінії Simei № 2 [159].

Були повідомлення про радіаційно-індуковані біологічні ефекти під час селекції кави. У 1964 році після створення спільного відділу ФАО/МАГАТЕ ядерних технологій у харчовій промисловості та сільському господарстві селекціонери рослин у всьому світі визнали мутаційне поліпшення як найкращий інструмент. Атомний інститут сільського господарства (NIA) у 1979 році вивів свій перший мутантний сорт пшениці Jauhar-78 з толерантністю до засолення та стійкістю до полягання, потім був сорт Kiran-95, створений співробітниками інституту в 1996 році, з кращою якістю зерна, стійкістю до засолення та іржі [162].

У 1977 році Пакистан створив свій перший мутантний сорт рису Кашмір Басматі на основі Басматі 370. За останні шість десятиліть Китай у співпраці з ФАО/МАГАТЕ створив понад 1000 мутантних сортів різних культур. У 1987 році Китай почав використовувати космічний мутагенез для поліпшення врожайності культурних рослин. Учені цієї країни заявили про створення гігантських солодких перців і поліпшення якості пшениці та рису за допомогою рідкісних успадкованих генетичних змін з використанням космічного випромінювання (супутників і висотних повітряних куль) [232, 242].

Із застосуванням випромінювання, викликаного космосом, також було створено низку корисних мутацій, щоб зробити прорив зі створенням форм з найбільш бажаною врожайністю. Офіційно створені мутантні сорти в Китаї охоплюють близько 741 форм з 45 культурних та декоративних видів. Нещодавно Китай оголосив про запуск нового супутника для експериментів у космосі в різних галузях народного господарства, включаючи сільське господарство [159].

Дослідження з мутагенезу спрямовані на створення та вивчення мутацій у геномі організмів для розуміння різноманітності фенотипів та їхніх генетичних основ. Процес добору мутацій передбачає дві основні стадії: скринінг мутацій та підтвердження мутаційної природи змін. Скринінг мутацій полягає в безпосередньому спостереженні за великою мутаційною популяцією для виявлення організмів з мутантним фенотипом. Після цього відбувається

підтвердження мутацій за допомогою додаткових досліджень, таких як вивчення наслідків змін у ряду поколінь та аналіз структури ДНК. Друга стадія полягає в дослідженнях на рівні сиквенсу ДНК для встановлення факту зміни структури ДНК та її зв'язку зі змінами у фенотипі. Цей підхід, відомий як зворотна генетика, дає можливість підтверджувати мутаційну природу змін у геномі та досліджувати їхні ефекти на фенотип. Відомо, що сучасний розвиток експериментального мутагенезу переважно пов'язаний з дослідженнями на другій стадії, яка передбачає аналіз на рівні ДНК та вивчення успадкування ознак у ряду поколінь. Ці дослідження мають як практичне значення, так і важливі для розвитку теоретичних засад генетики та геноміки [146, 161].

Якщо виокремити основні етапи розвитку уявлень про роль екогенетичної мінливості в поліпшенні культурних рослин, то маємо такий перелік:

300-ті роки до н.е. – хронікери в давньому Китаї у своїх записах наводять перші докази на користь свідомого постійного застосування мутантних змін у рису та інших злакових культур [152].

Наприкінці XVI сторіччя вперше у Європі зроблено опис спонтанної мутації в лікарської рослини.

1667 рік – перші згадування виникнення химер у культурних рослин.

1672 рік – найдавніший опис впровадженого різноманіття культурних та дикорослих форм, серед яких наявні мутантні зміни («Waare Oefeninge der Planten» A. Munting) [159, 365].

70-ті роки XVIII сторіччя – опис різновидів мутантної природи для таксації за К. Ліннеєм. Класифікація культурних рослин за типами змін [152].

Початок XX сторіччя – Г. де Фріз сформулював загальні положення теорії мутацій та показав можливості їх використання для поліпшення культурних рослин [392].

1908 рік –Крамер ідентифікував та зробив опис деяких спонтанних мутантних змін у різних культурних рослин [365].

Кінець 20-х років XX сторіччя – штучна індукція мутантних змін у рослинних організмів через дію проміння радію Х. Гейгером та А. Блекслі [365].

Американський вчений Г. Мюллер на дослідах з плодовими мушками довів можливості рентгенівського опромінення в індукції штучних мутацій.

1928 рік – розробка початкових методів масового скринінгу мутаційних форм у селекційному процесі. Впровадження в культуру люпину як нової цінної рослини через використання мутаційних змін за ключовими цінними якостями – врожайністю та розмірами насіння [352].

У цей самий період – американський учений Л. Стадлер оприлюднив дані щодо можливості створення широкого спектра корисних мутантних змін у генофонді культурних рослин (кукурудза) [365, 366].

30-ті роки XX сторіччя – експериментальний мутагенез впроваджується як метод у генетичному поліпшенні форм культурних рослин; лідери у використанні – Швеція, Німеччина та США.

1936 рік – індукція першого впровадженого сорту сільськогосподарської рослини (тютюн, фізичний мутагенез).

1942 рік – уперше повідомлено про можливість через використання рентгенівського проміння індукувати підвищення стійкості до хвороб у культурних рослин (на прикладі ячменю) [352].

1944 рік – поява визначення термінів «мутаційна селекція» та «експериментальний мутагенез».

1944–1946 роки – публікації провідних вчених про можливості використання хімічних агентів у індукції мутацій [201].

1949 рік – виконання експериментів з використанням гамма-променів як джерела опромінення, зокрема застосовують Co_{60} (як більш доступне та практичне джерело такого типу опромінення з тривалим часом напіврозпаду). За подальшого розвитку мутаційної екологічної генетики цей метод стає стандартним інструментом для створення мутантів у культурних рослин [210].

1954 рік – починають проходити реєстрацію як сорти культурних рослин форми, створені через використання химер – вегетативно-розмножувані культури (тюльпан з привабливим кольором та формою квітки для декоративного

садівництва), початок регулярного використання секторних мутацій та химер [216].

1964 рік – фундація міжнародної координації досліджень з мутагенезу через провідний відділ ФАО/МАГАТЕ та впровадження світових програм з виконання досліджень з використання мутантних форм у генетичному поліпшенні рослин (збільшення врожайності сільськогосподарських культур для забезпечення продовольчої безпеки у світі) [224].

1966 рік – перший досвід успішного використання сайт-специфічного хімічного мутаційного процесу з доведенням до отримання та офіційної реєстрації сорту (ячмінь, США) [225].

Десяті роки XXI сторіччя – розпочинається постійний розвиток високоякісних та потужних методів скринінгу генетичних змін та зв'язку з фенотипічними проявами з використанням автоматизованих комп'ютерних систем [239].

Протягом XXI сторіччя і дотепер – впровадження методик TILLING та практичних напрацювань зворотної генетики, використання сайтспецифічного та інсерційного мутагенезу для ідентифікації природи мутантних змін та виявлення механізмів контролю різних ознак, насамперед господарсько-цінних [241].

У період з 50-х по 80-ті роки минулого століття активність у використанні мутагенів для створення нових корисних мутацій досягла свого піку. Цей період був важливим для створення та районування нових комерційних сортів рослин. Проте наприкінці XX століття від цього напряму почали відмовлятися. Однією з причин було загострення уявлень деяких вчених щодо негативного впливу мутацій на геном культурних рослин. Також усталилася загальна позиція, що індукція мутацій та мутаційна селекція не мали достатньо наукових засад. Існує тенденція виявлення та добору мутацій лише на рівні фенотипу рослин, що вважається застарілим підходом. Недоліки цього методу були виявлені у відносно недавній історичній перспективі. Таким чином, донедавна відбувалися зміни в підходах до використання мутагенезу в селекції рослин, розроблених у минулому сторіччі [243, 252].

З початку XXI сторіччя відбулося значне відродження мутаційних технік завдяки швидкому розвитку досліджень молекулярних механізмів мутагенезу та пов'язаних із цим наукових дисциплін. Це призвело до підвищення ефективності методів індукованого мутагенезу. Розуміння молекулярних основ мутагенезу, таких як механізми пошкодження та репарації ДНК, трансформувало процес індукції мутацій з методу, що базується на випадкових ймовірностях, до науково обґрунтованого підходу. Це означало, що науковці могли керувати та контролювати процеси мутагенезу більш точно, розуміючи, які саме молекулярні механізми можуть викликати зміни в геномі. Наприклад, вони могли спрямовано впливати на певні ділянки ДНК для індукції конкретних мутацій, використовуючи як техніки генетичного інженерінгу, так і хімічні засоби. Такий науково обґрунтований підхід дозволяє забезпечити більшу точність та передбачуваність у виникненні мутацій, що сприяє більш ефективному використанню мутагенезу в різних галузях, включаючи селекцію рослин, фармацевтику та інші. Розвиток сприяв зростанню інтересу до мутагенезу й поширенню його застосування в сучасних наукових дослідженнях [253, 255, 261].

Використання інструментарію на рівні геному й молекулярному рівні для ідентифікації мутацій та їхнього генетичного контролю стало ключовим для сучасного експериментального мутагенезу. Це дозволило внести до процесу мутагенезу сучасні методики та протоколи, що є невід'ємною частиною молекулярної біології та геноміки рослин. Штучне створення мутацій стало визнаним цінним інструментом у встановленні зв'язку між змінами на рівні генотипу та їх проявом на рівні фенотипу. Таким чином, експериментальний мутагенез на сучасному рівні є важливим інструментом у біологічних дослідженнях та селекції рослин [256, 260].

Методики, які комбінують класичний експериментальний мутагенез і сучасні молекулярні методи, стали важливою складовою не лише сільськогосподарських досліджень, але й вивчення навколишнього середовища, медицини та енергетики. Виникла нагальна потреба в ідентифікації, пошуку та встановленні ознак, які можна використовувати в господарській діяльності для

нових культур. Особливо це стосується злакових культур, таких як рис, пшениця та ячмінь. У цьому напрямку досліджень експериментальний мутагенез відіграє провідну роль, оскільки дає змогу систематично створювати та аналізувати мутації, що може привести до отримання нових корисних властивостей у рослин. Комбінація класичних та сучасних методів дозволяє ефективно використовувати експериментальний мутагенез у сучасних дослідженнях та на практиці [266, 267].

Для культур, які були новими для сільськогосподарського використання або які мали обмежений досвід генетичного поліпшення через селекцію рослин, був зроблений великий крок вперед за короткий період часу. Наприклад, вдалося встановити загальну тенденцію до створення напівкарликових сортів для злакових та інших культур. Напівкарликові сорти надавали значні переваги у врожайності за рахунок того, що частина енергії, що рослина зазвичай витрачала на вегетативний ріст, тепер була перенаправлена на формування частини рослини, придатної для господарських цілей (наприклад, зерно або плід). Це загалом підвищувало коефіцієнт господарського використання та забезпечувало поліпшення врожайності та ефективності вирощування культур [262, 272].

Створення нових напівкарликових мутантів для культур, які нові в сільськогосподарському виробництві, виявлялося досить легким завданням завдяки їхній високій частоті виникнення та можливості швидкої індукції [314]. Такі мутації дозволяли поліпшити архітектуру рослин, знизити витрати енергії на вегетативний ріст і збільшити урожайність, що зробило їх особливо цінними для сільськогосподарських культур. Крім того, мутації за кольором листя та чоловічою стерильністю також є високочастотними типами мутацій, які легко можна штучно індукувати. Ці мутації також широко використовуються в селекції рослин для поліпшення їхніх властивостей і виробництва [315]. Таким чином, мутаційна селекція, яка базується на цих типах мутацій, стала важливим інструментом у поліпшенні сільськогосподарських культур [313].

Для ознак, які характеризуються меншою частотою виникнення мутацій, використовують більш високоефективний скринінг, часто в поєднанні з методами молекулярної ідентифікації мутацій. Це дозволяє здійснювати більш точний та

швидкий аналіз, а також забезпечує можливість виявлення та вивчення навіть дрібних змін у геномі [316].

Використання мутантів, викликаних Т-ДНК інсерціями та транспозонами, стало одним з найважливіших напрямів у встановленні зв’язку між генотипом та фенотипом. Трансгенні інсерції, такі як Т-ДНК та транспозони, можуть впливати на функціонування генів та їхню експресію, що призводить до змін у фенотипі. Через дослідження мутантів, отриманих за допомогою Т-ДНК інсерцій та транспозонів, можна прямо пов’язати порушення на генному рівні зі зміненою ознакою або фенотипом. Це важливо для розуміння молекулярних механізмів, що лежать в основі різних фізіологічних і біологічних процесів у рослин і тварин [310, 318, 319].

Вищевказані дослідження належать до сфери зворотної генетики («reverse genetics»), яка є протилежністю традиційної, класичної генетики («forward genetics»). У зворотній генетиці дослідження розпочинаються зі зміни гена або його функції та тривають до визначення впливу цих змін на певні ознаки. Проте цей метод має свої обмеження, пов'язані, зокрема, з тим, що більшість мутантів, отриманих за допомогою Т-ДНК інсерцій, можуть бути плейотропними (тобто впливати на кілька ознак одночасно) або мати надекспресію (коли Т-ДНК посилює ефект, вбудовуючись до фланкуючої послідовності гена) [410, 413]. Це ускладнює аналіз впливу конкретної зміненої послідовності на фенотип. Крім того, багато культурних рослин не піддаються генній трансформації, що робить цей метод аналізу недоступним для них. У зв’язку із цим, використання Т-ДНК-інсерційного мутагенезу та транспозонного мутагенезу у функціональній геноміці має свої обмеження, і дослідники повинні їх враховувати, плануючи та вконуючи експерименти [324, 325].

Підхід із застосуванням прямої генетики полягає в роботі від ознаки (фенотипу) до гена. Це типовий класичний підхід, який використовується в селекції, генетиці та геноміці. Цей підхід містить такі етапи (рис. 1.1) [352].

Виявлення мутантного фенотипу: спочатку виявляють ознаку або властивість, яка є об'єктом дослідження. Ця ознака може бути будь-яким

фенотипом, що проявляється в досліджуваних організмів. Картування гена: після того як мутантний фенотип знайдено, використовують різні методи картування, що визначають місцезнаходження гена, який відповідає за цей фенотип. Це може бути генетичне картування, фізичне картування (застосування фізичних мап генома) та інші методи.

Повне картування гена: після визначення місцезнаходження гена виконують його детальне картування для визначення послідовності нуклеотидів і структури гена [330, 406].

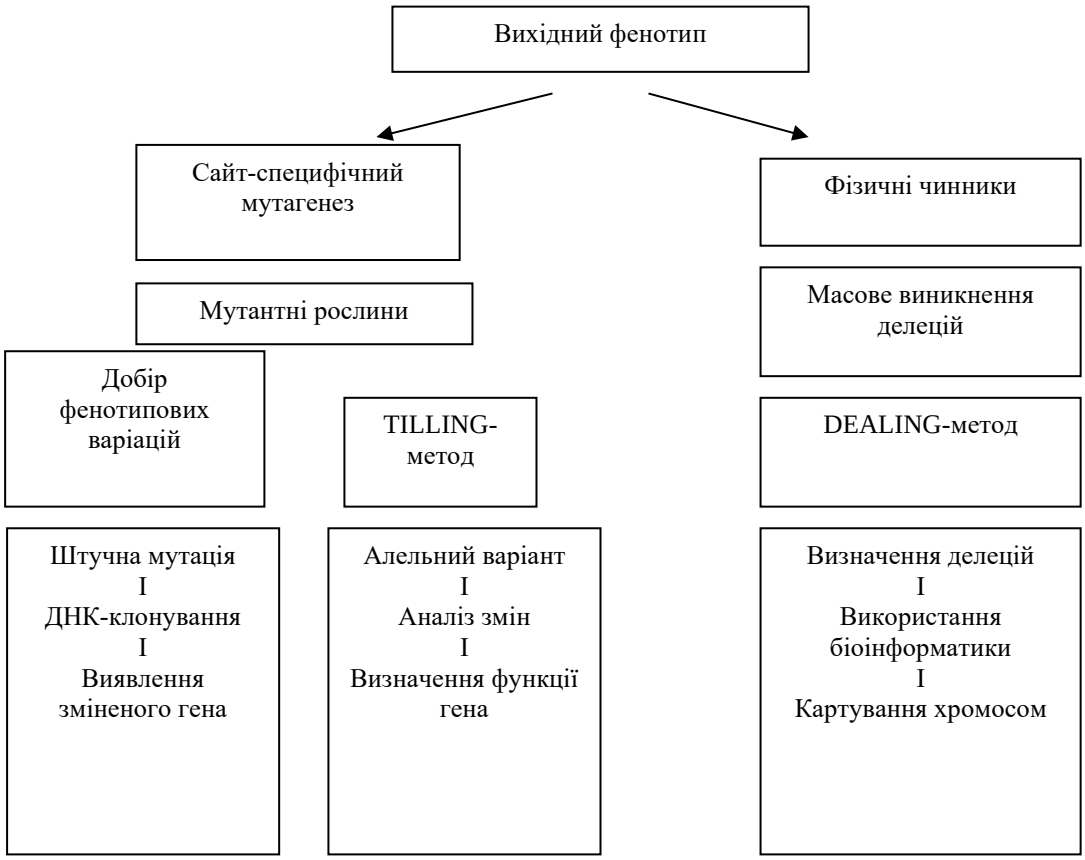


Рис. 1.1. Дослідний процес у зворотній генетиці рослин

Позиційне клонування гена: останній етап полягає в клонуванні та ідентифікації гена. Це може бути зроблено шляхом ізоляції та аналізування генетичних послідовностей, які були знайдені на місці перебування мутантного фенотипу [333, 414].

Мутанти, отримані внаслідок дії мутагенних чинників, уже використовувалися в генетичних дослідженнях із самого початку розвитку генетики як науки. У функціональній геноміці мутантні організми є цінними моделями для вивчення функцій генів та їхньої взаємодії [360]. Вони дозволяють вченим встановлювати зв'язки між генотипом (структурою генів) та фенотипом (зовнішніми проявами організму) і виявляти, як певні гени впливають на конкретні ознаки. У зворотній генетиці мутанти стають основним інструментом для розкриття функцій конкретних генів [361]. Шляхом порушення генетичної структури та аналізу змін у фенотипі мутантів учені можуть визначити функції конкретних генів і їхні взаємодії з іншими генами. Таким чином, мутанти є потужним інструментом у сучасній генетиці та геноміці, що допомагає розкрити складні молекулярні механізми життєдіяльності організмів [331, 342, 348].

Метод TILLING допомагає систематично виявляти мутації в конкретних генах або геномних областях та аналізувати їхній вплив на фенотип. Основні етапи TILLING-аналізу містять індукцію мутацій у популяції рослин, наприклад, за допомогою хімічних агентів або іонізуючого випромінювання, а потім використання методів молекулярної біології, таких як полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР) та секвенування, для виявлення мутацій у цільових генах. Після виявлення мутацій аналізується їхній вплив на фенотип рослини, що дає змогу з'ясувати функцію та роль цих генів у рості, розвитку та відповіді на стрес. Такий підхід допомагає не лише вивчити функції конкретних генів [358], а й встановити зв'язок між генотипом і фенотипом, що є ключовим для розвитку нових сортів рослин з поліпшеними властивостями. Тому TILLING-метод і подібні стратегії стали необхідним інструментом як для фундаментальних наукових досліджень, так і для практичного використання в селекції рослин [90, 357, 359].

Прогрес у генотипуванні та секвенуванні ДНК відкриває широкі можливості для вивчення генетичних особливостей організмів та використання їх у різних галузях, включаючи індукцію мутацій. Нові платформи для швидкого секвенування, такі як Illumina’s Genome Analyzer та Applied Biosystem’s SOLiD system, значно полегшують і прискорюють процес отримання геномної інформації.

Розширення можливостей секвенування дає змогу збільшити швидкість та ефективність виявлення генетичних змін, які можуть бути викликані мутагенними чинниками. Завдяки такому підходу можна ефективно використовувати індукцію мутацій для вивчення генетичних механізмів, а також для вдосконалення селекції рослин та розвитку нових культур з поліпшеними властивостями. Застосування нових технологій секвенування в генетиці й функціональній геноміці відкриває нові перспективи для розвитку сільськогосподарської науки та практики [353, 370, 374].

Сучасні можливості в генотипуванні та побудові геномних карт є безпрецедентними й надзвичайно значущими для розвитку екологічної генетики. Проте, важливо наголосити, що велика кількість даних, отриманих внаслідок геномних досліджень, не завжди призводить до безпосереднього звуження прірви між генотипом та фенотипом. Проблема полягає в складності взаємодії генетичної інформації з навколишнім середовищем, епігенетичними чинниками та іншими детермінантами фенотипу. Навіть з великою кількістю генетичної інформації дослідникам усе ще доводиться розкривати складні механізми впливу генів на фенотип, а також враховувати взаємодію генів між собою та з чинниками навколишнього середовища. Крім того, не завжди знання генетичної природи ознаки дозволяє передбачити фенотипові характеристики. Це вказує на необхідність подальших досліджень, спрямованих на розкриття механізмів впливу генів на фенотип та взаємодію генетичних та екологічних чинників [86, 120, 157].

У генетичному поліпшенні рослин важливо оцінювати весь комплекс ознак, оскільки це дає змогу визначити кращі сорти або гібриди з бажаними характеристиками. Врахування різноманітних ознак в комплексі, таких як врожайність, якість врожаю, стійкість до стресових умов, а також екологічні аспекти, допомагає створити більш стійкі та продуктивні сорти рослин. Однак зв'язок між генотипом та фенотипом залишається складною проблемою в генетиці. Це пов'язано з тим, що фенотип формується під впливом багатьох генетичних та екологічних чинників, а також їхньої взаємодії. Використання сучасних методів аналізу геномних та фенотипових даних, а також новітніх технологій, таких як

машинне навчання та штучний інтелект, може допомогти у поліпшенні прогнозування фенотипу на основі генотипу та вдосконаленні сортів рослин [86, 372].

Програми для оцінки та ідентифікації феному та фенів широко використовуються для дослідження впливу різноманітних чинників середовища на рослини. Зазвичай вони базуються на створенні контрольованого середовища для вирощування рослин та систематичному вимірюванні їхніх фенотипових властивостей під впливом різних стресових чинників. У таких програмах, як правило, використовуються методи вимірювання реакції рослин на стрес, які не порушують звичайну життєдіяльність організму. Наприклад, можуть вимірювати ріст, розмір листя, вміст хлорофілу, фізіологічні параметри та інші показники [371, 375].

Вимірювання вмісту окремих речовин в рослині та змін у співвідношенні цих речовин у разі зміни чинників середовища може дати обмежену інформацію про фенотип. Тому для більш точної ідентифікації та аналізу фенотипів, особливо в складних умовах середовища, дослідники також можуть поєднувати різні методи та підходи, використовувати нові технології, такі як обробка даних, машинне навчання та інші аналітичні методи. Такий комплексний підхід дає змогу отримати більш повне розуміння фенотипів та їх взаємозв'язку з генотипом [84, 367].

У сучасній науці експериментальний мутагенез зосереджений на дослідженні генетичних ефектів, а також вивченні впливів епігенетичних змін на фенотип організму. Епігенетичні зміни відбуваються без зміни послідовності нуклеотидів у геномі та можуть містити метилювання ДНК, модифікації гістонів, а також взаємодію з некодуючими РНК. Ці епігенетичні зміни можуть мати значний вплив на вираження генів та фенотип організму. Вони можуть бути спричинені різними чинниками навколишнього середовища [83], такими як дії хімічних речовин, радіація, стрес, харчування та інші. Вивчення епігенетичних ефектів стає все більш важливим, оскільки це відкриває нові можливості для розуміння механізмів успадкування та розвитку різних захворювань. У зв'язку з цим дослідники активно вивчають епігенетичні зміни як інструмент для

модифікації фенотипу, і експериментальний мутагенез стає важливим засобом для дослідження цих ефектів [88, 368].

1.2. Вплив сайт-специфічних чинників на різних рівнях організації та прояви окремих типів мінливості

На додаток до природних генетичних мутацій, нові алелі були індуковані в рослинах шляхом хімічного сайт-специфічного мутагенезу. Метою мутагенезу є індукція генетичної варіації в клітинах, які дають початок рослинам, зводячи до мінімуму химери, стерильність і летальність. У деяких культурах хімічно індукований мутагенез створив бажаний фенотип у кількох тисячах варіацій. Сучасні високопродуктивні методи фенотипування та секвенування наступного покоління пришвидшили процес ідентифікації мутантів із бажаними генами. Використання сконструйованих нуклеаз допомогло підвищити точність створення мутацій через генноспецифічну мутацію [311, 312]. Алеломорфне різноманіття, викликане цільовим геном – спонтанно чи експериментально, може бути чудовим джерелом для селекційних програм з впровадження нових сільськогосподарських ознак [202, 369].

Хімічний мутагенез є найбільш ефективним і доцільним засобом, який використовується для великої кількості видів рослин. Хімічні мутагени, які застосовуються для індукції мутацій, це етилметансульфонат, гідроксиламін, метилметансульфонат, азид натрію, гідрофторид і N-метил-N-нітрозосечовина [381, 386]. Етилметансульфонат і азид натрію є найбільш поширеними хімічними мутагенами для індукування мутацій у різних культурних рослинах, таких як, наприклад, томати. EMC як мутаген широко використовується в рослинах завдяки його високій ефективності в індукції точкових мутацій (зміни в одному нуклеотиді) і делецій (втрата хромосомного сегмента) у хромосомних фрагментах. З використанням хімічних мутагенів для насіння або пилку були створені мутантні популяції різних зернових культур, включаючи кукурудзу, ячмінь, рис, сорго, а також гексаплоїдну хлібну пшеницю та тверду пшеницю. EMC використовувався для підвищення стійкості томатів до потівірусу [81, 350, 380].

Мутації можна умовно розділити на внутрішньогенні, або точкові – мутації, що відбуваються в межах гена в послідовності ДНК; міжгенні, або структурні – мутації всередині хромосом (інверсії, транслокації, дуплікації та делеції) та мутації, що призводять до змін кількості хромосом (поліплоїдія, анеуплоїдія та гаплоїдія). Крім того, важливо розрізняти ядерні та позаядерні, або плазмонні (переважно хлоропластні та мітохондріальні) мутації. Обидві становлять значний інтерес для сільського господарства. Нещодавні молекулярні дослідження, зокрема секвенування генома, показують, що дуплікації на рівні окремого гена, а також на рівні цілого генома були основними факторами в еволюції рослин, хоча точний час цих подій у багатьох випадках погано вивчений [80, 384].

На додаток до подвоєння окремих генів, які відбуваються у вигляді тандемних паралогів в різних ділянках генома через транспозицію або ретротранспозицію, довгі ділянки ДНК також дублюються, і коли вона досягає цілої хромосоми, це явище називається трисомією. Екстремальна поява цієї дуплікації відбувається на рівні цілого генома, зазвичай називається дуплікацією цілого генома (WGD) і має першорядне значення для еволюції, як виявлено секвенуванням генома в членах, що належать до різних родин і порядків рослин, наприклад у складноцвітих (Asterales), Brassicales (для підвищення складності хімічного захисту від личинок метеликів), Salicaceae, Solanaceae (для розвитку м’ясистих плодів як механізм розповсюдження насіння), Papilionoideae (механізм адаптації до ґрунтів з низьким вмістом азоту через ризобіальний симбіоз) [393, 394].

Генні мутації стосуються видалення однієї або кількох пар основ, додавання або перегрупування в ДНК. Втрата однієї або кількох пар основ називається делецією, а отримання пари основ – вставкою. Якщо вони не трапляються як кратні трьох нуклеотидів у послідовності, результатом є мутація зі зсувом рамки (в екзонах кодувальних областей). Таким чином, видалення або вставка однієї або двох пар основ може призвести до значного ефекту, включаючи втрату функції через зрушення в коді зчитування. Однак вплив такої мутації може також залежати від місця, де відбувається зміна. Наприклад, мутація зі зсувом рамки зчитування

поблизу 3'-кінця гена призведе лише до зміни кінцевої частини поліпептидного ланцюга, оскільки трансляція відбувається лише в напрямку 5'-->3'. За таких обставин навіть мутація зі зсувом рамки може призвести до функціонально подібного білка, що цілком здатний до виконання своєї функції [391, 395].

Зі свого боку розриви хромосом і їхні перебудови призводять до структурних мутацій. Доволі часто такі зміни викликані неспецифічними чинниками. Існують чотири категорії таких перебудов: а) делеції, або дефіцити, б) дуплікації, в) інверсії та г) транслокації. Найпоширенішими є делеції, часто летальні. Проте деякі делеції можуть блокувати біохімічні шляхи, і, якщо це відбувається на шляху, що веде до синтезу токсичного метаболіту, таке видалення може призвести до отримання нетоксичного рослинного продукту, що робить його їстівним. Екогенетичні чинники часто викликають дволанцюгові розриви ДНК (DSB). У рослинах DSB відновлюються за допомогою одного з двох шляхів: гомологічної рекомбінації (HR) або негомологічного з’єднання кінців (NHEJ). HR – це процес відновлення, який використовує непошкоджену копію зламаної області як шаблон для відновлення зламаної області. Інтактна копія зазвичай визначається сестринською хроматидою, але також може бути розташована в гомологічній хромосомі. Тому HR, як правило, є процесом без помилок. У NHEJ кінці одноланцюгових ланцюгів з’єднуються, не вимагаючи гомології послідовності, і можуть відбуватися значні делеції або вставки. Зі свого боку, дублювання генетичного матеріалу було наріжним каменем у еволюції рослин [388, 395].

Поліплоїдне походження всіх покритонасінних, що призводить до ампліфікації сімей генів і структурування геномів, тепер підтверджено завдяки методам генетичного фінгерпринтингу в багатьох різноманітних видів з подальшим порівняльним аналізом біології генома [305, 389]. Спадкове збільшення кількості копій генома, яке називається поліплоїдією, є центральною ознакою біодиверсифікації рослин. Крім того, втрата або збільшення окремої хромосоми, що називається анеуплоїдією, також описується як поліплоїдія. Квіткові рослини мають відносно велику кількість ДНК, генів та великий розмір генома через їхню еволюцію шляхом дублювання генів, включаючи [395].

Сорти та гібриди культурних рослин зазвичай є більш чутливими до мутагенних чинників порівняно з їхніми дикими родичами. Це може бути пов'язано з тим, що сорти й гібриди часто мають вузький генетичний базис та виражені фенотипові ознаки, які можуть бути вразливими до зовнішніх впливів. Наприклад, під час створення сортів та гібридів культурних рослин зазвичай вдаються до селекції на основі певних ознак, таких як врожайність, розмір плодів чи швидкість зростання [60]. Це може призводити до зниження загальної стійкості рослин до стресових умов або мутагенних чинників [88].

Перевагою поліплоїдії є покращена стійкість до абіотичних та біотичних стресів, що забезпечує адаптацію видів до нових середовищ та більш широку еколого-географічну інтродукцію поширення. Поліплоїди мають більше за розмірами та масою насіння та плоди, що дозволяє швидше приживатися та надає їм конкурентну перевагу. Численні дослідження показали, що серед 28 406 видів судинних рослин 9 795 (34,5%) були поліплоїдними відносно їхньої таксономічної основи. Було досягнуто значного прогресу в розумінні наслідків поліплоїдії, але причини поліплоїдії вивчені гірше. Геномні мутації можна загалом класифікувати на алополіплоїдію, автополіплоїдію, анеуплоїдію та гаплоїдію, хоча ця класифікація є дискусійною [401].

Вищі рослини мають унікальну особливість: наявність двох позаядерних геномів – у хлоропластах і мітохондріях. Мутації в геномах цих органел можуть мати значення для поліпшення врожаю. Ці мутації відбуваються спонтанно і також можуть бути індуковані за допомогою мутагенів або через трансформацію пластид. Успадкування пластидних мутацій відбувається через цитоплазму материнської форми, отже, не успадковується за менделівським принципом. Ці мутації були використані для створення садових культур з різними характеристиками листя або плоду, оскільки вони часто трапляються як химери та передаються шляхом вегетативного розмноження. Стійкість до грибкових захворювань, толерантність до гербіцидів і цитоплазматична чоловіча стерильність є переліком найбільш важливих ознак, які часто успадковуються

через цитоплазматичні гени, хоча повідомлялося про складну взаємодію ядерної цитоплазми в разі експресії цих ознак [405].

Загальне виживання обробленої екологічними чинниками популяції – це важливий показник для оцінки успішності вирощування культурних рослин, але воно може бути суттєво спотвореним у контрольованих умовах порівняно з реальними польовими умовами. У контрольованих умовах, таких як теплиці або дослідницькі поля, середовище може бути оптимізованим для забезпечення максимального виживання рослин після обробки мутагенами. Проте в польових умовах рослини зазнають більшого різноманіття стресових чинників, таких як недостатність води, атаки шкідників, хвороби тощо, що можуть призвести до їхньої загибелі. Тому важливо брати до уваги різницю між контрольованими та польовими умовами, оцінюючи виживання обробленої популяції. Врахування цих факторів дозволить краще зрозуміти реальну стійкість та виживаність культурних рослин у різних середовищах і під час обробки різними екогенетичними чинниками. Визначення середовищної дисперсії сприяє ідентифікації стійкості генотипу вихідної форми [118, 402, 403].

Варіабельність у відповіді на обробку мутагенами може бути значною, навіть у разі застосування порівнянних концентрацій. Це може бути пов'язано з різними чутливостями рослин до мутагенних чинників, а також з різною ефективністю самого процесу мутагенезу в різних клітинах та тканинах. Ступінь стерильності може варіювати не лише між окремими рослинами, але й всередині однієї рослини, залежно від стадії органогенезу. Це може бути пов'язано з тим, що різні клітини та тканини можуть мати різну чутливість до мутагенних змін. У зв'язку із цим для оцінки стерильності та інших параметрів використовується велика кількість репродуктивних частин рослин. Це дозволяє зробити більш точну та репрезентативну оцінку, враховуючи варіабельність відповіді на мутагенні обробки серед популяції рослин [404, 411].

Вплив мутагенів на ріст та розвиток рослин залежить від їхньої кількості, проте ця залежність може бути не завжди лінійною. Низькі дози мутагенів можуть сприяти певним біологічним процесам, зокрема стимуляції клітинного поділу чи

підвищенню активності певних метаболітів. Ця нелінійність відгуку на дозу мутагена може бути важливою для розуміння механізмів дії мутагенів на рослини та для оптимізації їхнього використання в сільському господарстві та дослідженнях з генетичного поліпшення рослин [107, 407].

Визначення ефективної кількості мутагена є важливим кроком у їх використанні для досягнення практичних цілей. $ЛД_{50}$ (летальна доза 50 %) та $РД_{50}$ (доза, що призводить до зниження параметрів морфометрії на 50 %) є двома ключовими показниками для визначення оптимальної концентрації мутагена [408].

$ЛД_{50}$ визначає дозу мутагена, за якої спостерігається загибель 50 % проростків або рослин. Це дає оцінку токсичності мутагена та його впливу на виживання рослин. $РД_{50}$, хоча й не має прямого аналога у вітчизняній практиці, вказує на дозу, яка призводить до зниження росту та насіннєвої продуктивності на рівні 50 % порівняно з необробленою популяцією. Це допомагає оцінити дію мутагена на фізіологічні показники рослин, які можуть впливати на їхню продуктивність. Оптимальна доза мутагена підбирається таким чином, щоб забезпечити необхідний ступінь мутаційної мінливості без надмірної токсичності чи зниження продуктивності рослин. Це важливо для забезпечення ефективності та безпеки використання мутагенів у сільському господарстві та наукових дослідженнях [353].

Зв'язок між впливом на ознаки в першому поколінні рослин та частотою мутацій є досить сильним для багатьох мутагенних чинників, особливо за дії різних типів опромінення, таких як гамма-, рентгенівське проміння та деякі хімічні мутагени. Це пов'язано з тим, що ці види опромінення та хімічні речовини здатні ефективно спричиняти пошкодження ДНК та інших молекул, що приводить до мутацій. Проте в разі використання нейтронів та космічних променів, які є відмінними за своєю природою та енергетикою, такий зв'язок може стати менш очевидним або слабким. Це може бути пов'язано з тим, що нейтрони та космічні промені мають більшу енергію та здатні проникати глибше в тканини, викликаючи різноманітні види пошкоджень, які можуть мати менший вплив на частоту мутацій порівняно з іншими видами опромінення [122, 123].

Пошук альтернатив радіації для індукції мутацій привів до відкриття сильнодіючих мутагенних хімічних агентів, що характеризувалися сайт-специфічністю. Різні дії на ДНК, проникаюча здатність і комплексність більш широкого спектра змін – хімічні мутагени ускладнюють мутаційний процес у культурних рослин, роблять його більш багатогранним. Ця тенденція ще більше проявляється за різного рослинного матеріалу, що використовується для обробки (вихідна форма зразка), такого як насіння, пилок, пагони, культури *in vitro* тощо, які мають різні рівні поглинання речовини. Проте в практичній мутаційній селекції рослин лише обмежена кількість хімічних мутагенів із групи алкілувальних агентів була використана для створення абсолютної більшості відомих мутантних сортів, зокрема серед зареєстрованих у базі даних мутантів МАГАТЕ [202].

Хімічні мутагени можна поділити на алкілувальні агенти (АА), аналоги нуклеотидних основ, інтеркаляційні агенти, топоізомерази, закис азоту та антибіотики. АА є найпопулярнішими для індукування внутрішньогенних мутацій, і серед них виділяється ЕМС своєю ефективністю та простотою використання, особливо через детоксикацію шляхом гідролізу для утилізації. За кількістю алкільних груп у молекулі АА поділяють на моно-, бі- або багатофункціональні. Іншими поширеними алкілувальними агентами є 1-етил-1-нітрозосечовина (НЕС), 1-метил-1-нітрозосечовина (НМС), діетилсульфат (ДЕС) і диметилсульфат (ДМС). Нітрозосполуки є світлочутливими, тому через їхню вищу леткість необхідно вживати більше запобіжних заходів, ніж у разі використання ЕМС. Азотний іприт був одним з перших алкілувальних агентів, використаних у мутагенезі рослин, і перші дослідники узагальнили особливості хімічного мутагенезу до кінця 1940-х років саме за його дією. Відтоді було виявлено більш потужні та менш цитотоксичні мутагенні хімічні речовини, що мали вищу сайт-специфічність. Їх використання для генетичного поліпшення в разі обробки насіння та культур, що розмножуються вегетативно, широко описано в наявних протоколах у літературних джерелах, і тому немає сенсу розглядати це питання детально [129, 134].

Згідно з вищезазначеним, кілька факторів можуть впливати на прояв мутагенної депресії. По-перше, генетичні чинники, а саме: рід, вид і сорт рослин (генотип) можуть відігравати важливу роль у визначенні ступеня вразливості до мутагенів. Це зумовлено різницею в структурі генотипу та його фізіологічними й морфологічними властивостями, а також іншими біологічними факторами, такими як онтогенез (індивідуальний розвиток). По-друге, фактори зовнішнього середовища, зокрема наявність вільного кисню та вологість, також можуть значно впливати на мутагенну дію. Коли ці зовнішні умови поєднуються з генетичними чинниками, вони можуть підсилити або знизити ефект мутагенів. Крім того, широка мінливість стосовно дії мутагенів часто спостерігається залежно від ботанічного виду рослин та серед ліній, що належать до одного виду. Це може бути описано спеціальним ядерним індексом, таким як Interphase Chromosome Volume (ICV), який відбиває вміст ядерної речовини в клітинах на інтерфазі та є показником радіосенситивності [100, 109].

Рівень прояву мутагенної депресії може змінюватися залежно від того, обробляється вегетуюча частина рослин чи насіння. Це може бути пов'язано з різними механізмами реакції на мутагени в різних частинах рослини та різним рівнем вразливості їхньої генетичної матерії до пошкоджень. Також цікаво, що рівень плоїдності може впливати на толерантність рослин до порушень структури ДНК. Поліплоїдні рослини можуть мати більшу толерантність до таких порушень порівняно з диплоїдними, що пов'язано з наявністю додаткових копій генів та інших генетичних резервів. Це є важливим фактором у розумінні рівня вразливості різних генотипів до мутагенів та прояву мутагенної депресії [131, 132].

Радіочутливість рослин також залежить від їхньої системи репарації ДНК. Цим можна пояснити велику різницю в чутливості до радіації між дерев'янистими та трав'янистими рослинами, де перші виявляються більш чутливими. Приклад з дослідженням різних сортів рису є важливим для розуміння відмінностей у радіочутливості між різними генотипами. Різниця в діапазоні $ЛД_{50}$ від 60 Гр до 320 Гр показує, що деякі сорти сої є значно більш чутливими до радіації, ніж інші. Це дослідження також підкреслює, що різниця в радіочутливості може проявлятися як

у разі хронічного опромінення, так і за ударних одноразових доз і що градація між генотипами залишається стабільною [144, 151].

Фактори зовнішнього середовища, такі як наявність вільного кисню і вологість, можуть значно модифікувати мутагенну дію, впливаючи на радіочутливість організмів. Наявність вільного оксигену може збільшити біологічні ушкодження внаслідок дії радіації в десятки разів. Це пов'язано з властивостями вільних радикалів, які можуть бути утворені під час радіаційного опромінення та можуть сприяти пошкодженню біомолекул. Вологість насіння під час зберігання також може впливати на його радіочутливість, наприклад у більш сухому насінні вона збільшується. Це може бути пов'язано зі здатністю сухого насіння утримувати радикали, що утворюються внаслідок дії радіації, збільшуючи ймовірність виникнення мутацій. Навпаки, у більш вологому насінні активніше відбувається транспірація вологи, і концентрація радикалів може швидко зменшитися [398, 412].

Температура може впливати на мутагенні пошкодження та частоту мутацій у насіння й рослин. Низькі температури можуть збільшувати мутагенні пошкодження, особливо в першому поколінні, оскільки вони викликають високу чутливість генетичного матеріалу до шкідливих впливів. Щодо хімічних мутагенів температура також може мати важливе значення, оскільки вона впливає на хімічні реакції, що відбуваються в рослині, зокрема їх швидкість, а це має значення для ефективності мутагенної дії [399, 400].

Вік насіння та умови його зберігання після дії радіації можуть суттєво впливати на частоту ДНК-пошкоджень. Це може бути пов'язано з тим, що старе насіння може мати меншу життєздатність та меншу здатність відновлювати пошкоджену ДНК. Рекомендації щодо висівання насіння відразу після обробки екогенетичними чинниками є логічними, оскільки насіння в активному стані, коли відбувається прискорений поділ клітин, може бути більш вразливим до впливу мутагенів. Проте якщо висівання насіння відкладається, то зберігання його в сухому, прохолодному й темному приміщенні може допомогти зберегти його життєздатність і знизити вразливість до радіації. Важливо також враховувати, що

частота ДНК-пошкоджень може залежати від багатьох інших факторів, таких як тип обробки, кількість, тривалість активної дії чинника, а також генетичні особливості рослини [396, 397].

Обробка екогенетичними чинниками залежить від того, які типи мутацій та в якій кількості необхідно індукувати. Вона може виконуватися трьома основними способами [353, 395]:

- хронічний вплив на рослини доволі тривалий час (переважно не менше тижня й не більше місяця) невисокими дозами фізичних чинників (гамма-теплиці та поля);

- одноразова ударна доволі висока кількість мутагена не більше ніж протягом доби залежно від його типу; цей спосіб є більш поширеним, як об'єкти зазвичай використовують насіння або проростки;

- повторна або за особливостями вихідного матеріалу рекурентна дія, що, як правило, ураховує, яким чином була отримана вихідна форма або є комплексним впливом на різних етапах онтогенезу [396].

Одномоментна ударна доза може призводити до найбільшої кількості мутацій. Деякі дослідники у зв'язку з цим посилаються на аналіз кількості мутаційних форм, отриманих за різних типів дії. Проте важливо зазначити, що ця позиція не підтверджена експериментально й може бути зумовлена переважанням досліджень з одномоментною ударною дозою порівняно з іншими методами дії мутагенів. Ефективність і тип мутагенної депресії можуть значно варіювати залежно від способу, яким мутаген впливає на організм, а також від його концентрації, тривалості дії та інших факторів. Таким чином, для отримання повної картини стосовно впливу мутагенів на мутаційну активність рослинних організмів потрібні більш докладні та ретельно сплановані експерименти [121, 377]. Загалом, важливо наголосити, що будь-які висновки щодо ефективності мутагенів і їхнього впливу на мутаційну активність мають базуватися на результатах багатоцільових досліджень, що враховують різноманіття факторів, які впливають на прояв мутагенної депресії [379, 383].

Вивчення залежності між кількістю мутагена та частотою мутацій є важливою проблемою в дослідженнях з екологічної генетики. Виявлення точної природи цієї залежності може відігравати ключову роль у розумінні механізмів мутагенного впливу та в оцінці ризику для організмів. Щодо питання про лінійну або нелинійну залежність між дозою та частотою мутацій, існують суперечливі дані в літературі [128]. Деякі досліди підтверджують лінійну залежність, тобто збільшення дози призводить до пропорційного збільшення частоти мутацій. Однак інші дослідження показують, що залежність може бути не такою чіткою, особливо в разі великих доз або з урахуванням інших факторів, таких як час дії мутагена та індивідуальні генетичні особливості організму. Також важливо брати до уваги, що порогові дози та час дії можуть відрізнятися залежно від генотипу та інших факторів. Іншими словами, після досягнення певної критичної дози чи концентрації мутагена може спостерігатися інший тип відповіді організму, який може бути не таким чітким або передбачуваним [130, 133].

Питання залежності між дозою (або концентрацією) мутагена та мутагенною депресією у першому поколінні може бути складним і неоднозначним. Виявлено, що в разі хронічного опромінення більше значення має кількість радіації, отриманої за одиницю часу, ніж загальна доза. Це може бути пов'язано зі здатністю репараційних механізмів знижувати негативний ефект за низької щільності потоку радіації. Тривалість клітинного циклу може впливати на рівень мутагенного впливу: рослини з коротким циклом клітинного поділу можуть мати менше часу для того, щоб зазнати мутагенних пошкоджень, що може знизити загальний рівень мутацій. Характер мутагена та метаболічна активність об'єкта також має значення: деякі мутагени можуть викликати більший рівень мутагенної депресії за хронічної дії порівняно з одномиттєвою дією [135, 143].

Таким чином, доречно зауважити, що існують кілька факторів, які можуть впливати на реакцію організмів на дію мутагенних чинників:

- різниця в генотипі вихідної форми – різні організми мають різні геноми, які можуть реагувати по-різному на мутагенні чинники залежно від наявності в них особливих генетичних властивостей;

- розміри хромосом – розміри хромосом можуть впливати на ефективність репарації пошкоджень, а також на ймовірність мутацій. Наприклад, довші хромосоми можуть бути більш уразливими перед поділом та відновленням, що може призвести до збільшення частоти мутацій;

- активність систем репарації – різні організми мають різні системи репарації пошкоджень ДНК, які можуть варіювати в ефективності [155, 156]. Організми з більш ефективними системами репарації можуть краще відновлювати пошкодження, що виникають внаслідок дії мутагенних чинників;

- тривалість мітотичного циклу – організми з більш тривалим мітотичним циклом можуть мати більше часу на репарацію пошкоджень перед поділом, що може знизити частоту мутацій.

Ці фактори можуть взаємодіяти між собою та з іншими факторами, що регулюють реакцію організмів на мутагенні чинники, і визначати кінцевий результат мутагенного впливу. Інтеракція цих факторів може стати предметом подальших досліджень для більш глибокого розуміння механізмів мутагенезу та розробки стратегій мінімізації його негативних наслідків [154].

Відповідно до виконаних досліджень, деякі вчені показали суперечливі результати, особливо коли розглядалося використання рекурентної обробки після фізичних мутагенів, таких як гамма- та рентгенівське проміння, а також ЕМС. Здебільшого спостерігалося зниження радіочутливості та частоти мутацій після повторної обробки. Це може бути пов'язане з механізмами репарації пошкоджень ДНК, які активуються після першої обробки, а також можливими адаптивними відповідями організму на мутагенний стрес [153, 218].

Цитогенетичні дослідження є важливою складовою оцінки ефективності та рівня мутагенної активності після впливу різних чинників на рослини. Вони дають змогу докладніше вивчити зміни на рівні хромосомного апарату клітини, що може бути інформативним індикатором для оцінки мутагенного впливу. Основні цитологічні методи містять аналіз хромосомних аберацій (зміни в структурі чи кількості хромосом), аналіз частоти клітинного поділу (мітотичний індекс), дослідження змін у ядрах клітин та інші. Ці дослідження надають додаткову

інформацію щодо природи та обсягу мутагенних змін, що відбуваються в клітинах рослин. Вони можуть бути важливими для оцінки ризику мутагенного впливу на генетичну структуру рослинної популяції та подальшого використання мутантів у сільському господарстві та наукових дослідженнях [145, 147].

Хромосомні порушення можуть бути результатом різноманітних чинників, таких як дія екогенетичних чинників, вплив шкідливих умов довкілля або спонтанні порушення в ході клітинного поділу під час онтогенезу. Ці порушення можуть містити делеції, дуплікації, інверсії, транслокації тощо. У поєднанні з генними мутаціями, хромосомні порушення можуть бути основною причиною генетичних та еволюційних змін. Вони можуть впливати на структуру та функціонування генома, включаючи його складові, зокрема окремі хромосоми та гени. У широкому розумінні, хромосомні порушення можуть слугувати інструментом для вивчення геномної організації та функціонування живого організму. Вони можуть допомагати в ідентифікації окремих хромосом, генів, а також у з'ясуванні того, як вони працюють та які механізми контролю потрібні для їх правильної роботи [353, 363].

Спонтанні хромосомні аберації, тобто випадкові зміни у структурі хромосом, можуть виникати без зовнішнього впливу та можуть бути наслідком різних внутрішніх процесів у клітині. Вони можуть виникати під час клітинного ділення під час реплікації ДНК або через дефекти в механізмах репарації ДНК. Ці аберації можуть мати серйозні наслідки для живих організмів, зокрема й рослин. Вони можуть призводити до змін у функціонуванні генів, втрати чи дублювання генетичної інформації або до руйнування генетичних ланок. Це, зі свого боку, може викликати зміни у фенотипі, такі як зниження врожайності, збільшення толерантності до стресових умов, або навіть до розвитку різних захворювань. Вивчення механізмів, які призводять до виникнення спонтанних хромосомних аберацій, є важливим для розуміння процесів індукованого мутагенезу. Рівень спонтанних хромосомних перебудов для більшості живих істот може сягати в середньому 0,6 %. Майже половина випадків абортивності зародків зумовлена саме спонтанними хромосомними перебудовами [341, 345].

Хромосомні зміни можуть виникати через зовнішні фактори, такі як радіація або хімічні речовини, або через внутрішні механізми, такі як помилки в процесах клітинного поділу, що вперше було описано на прикладі роду *Oenothera* Г. де Фрізом [352]. Транслокації, інверсії, делеції та дуплікації є деякими з типів хромосомних змін, які можуть виникати. Парацентричні інверсії, зокрема, також можуть бути важливими факторами в мутаціях [205]. Хромосомні аберації, які містять зазначені зміни, відіграють суттєву роль у процесі еволюції живих організмів. Вони можуть створювати нові генетичні варіанти, які можуть бути вигідними в певних середовищах [338].

Подальші дослідження структури ДНК дозволили визначити, що такі перебудови та їхній вплив на спадковість визначалися дією мобільних елементів, що характерні для структури генома [340].

Вплив екогенетичних чинників на біологічні об'єкти, зокрема на хромосомну структуру, вивчається вже протягом десятиліть. Початкові дослідження в цій галузі були здійснені вже на початку XX століття, але технологічні обмеження того часу не дозволили повністю розібратися в усіх аспектах впливу радіації на хромосоми та інші біологічні структури [322, 323, 326].

Дослідження рослин, особливо тих, які мають великі лінійні розміри хромосом та малу їх кількість, є важливим джерелом інформації про типи та частоти хромосомних перебудов. Особливо це стосується першого мітотичного поділу після опромінення, коли можна виявити безпосередні ефекти радіації на хромосоми. Рослини, такі як традесканція та вика, є чудовими об'єктами для таких досліджень, оскільки їхні хромосоми досить великі й легко помітні під мікроскопом [208, 317]. Систематичний опис різновидів хромосомних перебудов після обробки радіоізотопами, виконаний Саксом, великою мірою сприяв розумінню механізмів виникнення хромосомних аберацій. Ці дослідження були здійснені задовго до того, як була встановлена структура ДНК та хромосом. Початкові теорії щодо механізмів виникнення хромосомних аберацій розвивалися на основі спостережень над радіаційними ефектами на хромосоми рослин і вони стали фундаментом для подальших досліджень у цій галузі [320, 321].

Перебудови в хромосомному апараті як під час періоду спокою, так і під час проходження фаз мітозу, відбувалися через іонізацію за дії факторів впливу на генетичний апарат. Такі перебудови здатні залишитися як є або стати початком остаточної делеції, реституції чи іншими похибками в локусі ділянки хромосоми, де вони виникли. Переважна кількість перебудов репарується доволі швидко та не має жодних наслідків. Доза чинника, його тип та тип перебудови є важливими факторами, що визначають частоту й характер аберацій. За дії рентгенівського та гамма-опромінення прості одиночні порушення можуть виникати прямо та лінійно відносно дози [212]. Зростання дози чи концентрації може призводити до появи двох або більше одночасних порушень, що змінює характер і частоту аберацій. У випадках високоенергетичних часток усі типи аберацій можуть проявлятися в лінійній залежності від дози. Важливо також зауважити, що в разі хронічної дози реституція стає більш ймовірною, а кількість перебудов зменшується [309, 335].

Ці ранні дослідження з інтерфазою та хромосомними аберраціями, здійснені на початку 60-х років, вказують на важливі етапи виникнення аберацій під впливом іонізуючого опромінення. Вони показали, що іонізуюче опромінення викликає різні типи хромосомних аберацій у різних фазах клітинного циклу. Зокрема, було встановлено наявність впливу у інтерфазі у всіх фазах: пресинтетичній (G1), синтетичній (S) та постсинтетичній (G2) [213, 308].

Хімічні речовини, і алкілувальні агенти є важливими в індукції мутацій. Алкілувальні речовини можуть спричиняти алкілування ДНК, що в результаті може призвести до мутацій. Це може бути особливо видно під час реплікації ДНК, коли поява пошкоджень може спричинити мутації. УФ-опромінення, зі свого боку, також відоме своєю здатністю до пошкодження ДНК, викликаючи утворення пірамідинових димерів, що можуть призвести до мутацій у разі неправильної репарації.

Класифікація мутагенів на залежні та незалежні від фази реплікації є важливою для розуміння їхнього впливу на геном. Наприклад, мутагени, які є залежними від фази, можуть бути більш ефективними в тих клітинах, які перебувають у фазі активної реплікації, оскільки це збільшує ймовірність того, що

пошкоджена ДНК буде реплікована перед репарацією. Ранні дослідження в цій галузі (70-80-ті роки минулого століття) зазвичай виконувалися на рослинних клітинах, що важливо для розуміння механізмів мутагенезу та його впливу на живі системи [265]. Аналіз цитогенетичних досліджень узагальнений у так званій хромосомній теорії мутагенезу, відповідно до якої головною причиною специфічності мутагенного впливу різних хімічних речовин є їхня властивість взаємодіяти з певними структурами хромосом, зокрема гетерохроматином. Гетерохроматин вважається більш чутливим до мутагенного впливу через його компактну структуру та високу концентрацію ДНК. Отже, реакція хромосом на мутагени залежить від їхнього хімічного складу та властивостей взаємодії з геномною ДНК. Це спостереження відіграє важливу роль у розумінні механізмів мутагенезу та допомагає у виборі ефективних стратегій для оцінки ризику впливу різних хімічних агентів на геномну стабільність [249, 250].

Серед алкілувальних агентів речовини з двома функціональними групами можуть бути більш ефективними в індукції хромосомних аберацій, ніж ті, що мають лише одну таку групу. Це пояснюється їхньою більшою здатністю до взаємодії з ДНК через наявність двох потенційних місць алкілації. Функціональна здатність залежить від спорідненості до конкретних ділянок ДНК. Наприклад, N-7 гуаніну більш споріднений до ДНК структури, ніж O-6 атом гуаніну чи фосфатна група [222]. Таким чином, речовини з функціональними групами, спрямованими на N-7 гуанін, можуть бути більш активними як мутагени, оскільки вони мають більшу спорідненість до цільової структури ДНК. Щодо типів хімічних мутагенів серед алкілувальних агентів, то вони можуть мати різні типи дії, такі як інгібіція синтезу дезоксирибонуклеотидів, денатурація та деградація ДНК [221, 229]. Ці мутагени можуть спричиняти нестабільність ДНК через різноманітні хімічні реакції або специфічно впливати на окремі мінорні послідовності, що можуть призвести до хромосомних аберацій. Дія цих мутагенів може бути дуже різноманітною залежно від їхніх конкретних модифікацій та стадії клітинного циклу. Проте вивчення цих механізмів допоможе краще розуміти їхній вплив на

геном та розробляти стратегії для запобігання або лікування наслідків їхньої дії [207, 248].

Розвиток теоретичних досліджень у галузі мутагенезу та хромосомних аберацій сприяв розробці практичних методик, які стали важливими інструментами для оцінки потенційної мутагенної активності різних хімічних речовин [228]. Важливою складовою цього процесу була стандартизація лабораторних протоколів та методик, яка відбулася через проведення міжлабораторних дослідницьких програм [204].

Введення in vitro тестів хромосомних аберацій та in vivo аналізу мікроядер як тестсистем для оцінки мутагенності було значним кроком вперед у стандартизації оцінки потенційних ризиків для здоров'я внаслідок експозиції хімічним мутагенам. Ці методики дають змогу оцінити вплив речовин на хромосомну стабільність та здатність спричиняти аберації, що можуть вказувати на їхню мутагенну активність [204, 234].

Стабільне виникнення перебудов на окремих ділянках хромосом є показником наявності відповідних генів та генних комплексів, що потенційно більш вразливі до мутагенної дії. Ці показники враховуються для визначення оптимальних та порогових доз у роботі з радіаційним опроміненням [244, 245].

Ретроспективна дозиметрія, що базується на визначенні рівня транслокацій у хромосомах клітин, може бути корисним інструментом для оцінки минулих доз опромінення, зокрема в ситуаціях, пов'язаних з радіаційною аварією, такою як Чорнобильська катастрофа. Однак, вона має свої обмеження і вимагає обережного аналізу. Такі методи, як FISH-аналіз (флуоресцентна гібридизація *in situ*), дають змогу виявити транслокації та інші хромосомні аберації у клітинах, що допомагає здійснювати оцінку минулих доз опромінення [235]. Найбільш оптимальний діапазон для оцінки за допомогою цих методів зазвичай лежить від 0,5 Гр до 1,5 Гр, де співвідношення між рівнем транслокацій та дозою є найбільш чітким. Деякими обмеженнями є висока вартість та потреба в спеціалізованій експертизі для інтерпретації результатів. Крім того, за низьких доз результати можуть бути менш точними, а за дуже високих доз частота транслокацій може зменшуватися з

часом, що ускладнює їхню оцінку. З урахуванням обмежень та проблем, ретроспективна дозиметрія на основі транслокацій використовується переважно в крайніх випадках, коли інші методи оцінки доз не можуть бути застосовані або недостатньо ефективні [160, 248].

Адаптивна відповідь та нестабільність геному є важливими явищами, пов'язаними з мутагенезом та екологічною генетикою. Адаптивна відповідь – явище, коли організм реагує на низьку дозу мутагена (або іншого стресора) шляхом активації захисних механізмів, що призводять до зниження чутливості до подальших впливів мутагенів. Уперше це явище виявили в бактерій, і подальші дослідження підтвердили його існування в різних організмів. Проте механізми цього явища ще не повністю з'ясовані, і існують різні гіпотези щодо можливих генетичних контролерів адаптивної відповіді [237]. Нестабільність генома – явище, коли геном індивіда проявляє підвищену схильність до мутацій, які можуть виникати в результаті впливу різних мутагенів або через внутрішні фактори, такі як мутагенні дії внутрішніх механізмів клітини. Механізми цього явища також ще досить глибоко не розглянуті, але вони пов'язані з порушенням механізмів репарації ДНК, аномальною активністю мобільних генетичних елементів та іншими факторами. Ці явища відбивають складність реакції організмів на мутагенні впливи та важливість подальших досліджень у цьому напрямку для розуміння їхніх механізмів та впливу на генетичну стабільність організмів [248].

1.3. Індуковане біорізноманіття як основа для формування стабільних високопродуктивних та якісних агроценозів

Експериментальний мутагенез є потужним інструментом для ефективного поліпшення ознак культурних рослин або навіть для отримання нових ознак, які можуть бути унікальними або важко досяжними шляхом інших методів селекції. Ознаки, отримані за допомогою індукованого мутагенезу, часто мають природні аналоги, але в деяких випадках використання цих аналогів може бути неможливим або дуже складним [98, 101]. Це може бути зумовлено складністю аналогічних генетичних шляхів або відсутністю необхідних генетичних варіантів у вихідному

матеріалі. Важливо зауважити, що багато цінних для господарського процесу властивостей має рецесивний характер, що може робити їхнє отримання через мутагенез складнішим завданням. Проте існують стратегії, які дозволяють працювати з рецесивними характерами та використовувати їх в селекційних програмах [296].

Основні дослідження в галузі екологічної генетики виконуються в таких сферах як [82]:

- генетичне поліпшення існуючого вихідного матеріалу з метою поступового поліпшення за одним або декількома господарсько-цінними параметрами, які потребують довершення для цієї форми в рамках існуючих програм [59, 127];

- виявлення матеріалу з цінними якостями як додатковий результат програм з виявлення механізмів генконтролю ключових господарсько-цінних ознак (пріоритет за толерантністю до деяких збудників хвороб та стресових умов зовнішнього середовища) [58];

- екогенетична мінливість у генетичному поліпшенні *in vitro* методами (переважно для генетичного поліпшення вегетативно-розмножуваних культур через індукції химер та секторальних мутацій) та створення цінних дигаплоїдних ліній [75];

- екогенетична мінливість у поліпшенні харчової повноцінності перспективних сортів та гібридів господарсько-цінних рослин [74];

- ідентифікація змін у матеріалі, викликана природною нестабільністю генома, переважно для тих, що виникають у регіонах, забруднених різними техногенними факторами, які мають мутагенну дію [136, 298].

Класифікація мутантного матеріалу згідно з міжнародною системою дає змогу окреслити різні шляхи, якими він може бути отриманий, а також його гібриди з немутантними формами.

Мутантно-рекомбінантні сорти є формами, отриманими внаслідок гібридизації, де мутагенна дія сприяла підсиленню рекомбінаційних процесів. У таких сортів можуть спостерігатися нові комбінації генів, що може призводити до поліпшення або зміни певних властивостей рослин.

Гібридо-мутантні форми складаються з гібридних комбінацій, де один з батьківських компонентів є мутантним [102]. Такі популяції можуть бути важливими в програмах селекції, де вони використовуються для отримання нових сортів або для дослідження генетичної варіабельності.

Сорт, що отримав мутагенну дію, – переважно лінійний матеріал, який отримав мутагенну дію, але не був представлений у формі гібридів або гібридо-мутантних популяцій. Вони можуть бути використані як початковий матеріал для подальших селекційних робіт або для дослідження мутацій. Ця класифікація допомагає в організації та розумінні різноманітності мутантного матеріалу та його застосування в селекційних програмах [106].

Тривала стихійна селекція та вплив людини на неї призвела до значних змін у культурних рослин. Наприклад, виникнення нових сортів рослин, що мають поліпшені властивості, такі як вища врожайність, краща стійкість до хвороб та шкідників або поліпшений смак чи зовнішній вигляд, часто є результатом спонтанних мутацій, які відбуваються в природних умовах або внаслідок втручання людини. Вплив людини на селекцію рослин став особливо помітним протягом останніх кількох століть, коли сільське господарство набуло більшої організованості та наукової підтримки. Вивчення генетики рослин та методи штучного схрещування дали змогу активно керувати генетичним поліпшенням через мутаційний процес та швидко створювати нові сорти з бажаними характеристиками [103, 300].

Правильне врахування взаємодії між генотипом рослин і чинниками навколишнього середовища є критичним для досягнення максимального генетичного потенціалу сучасних сільськогосподарських культур. Це означає, що важливо не лише створити нові сорти з бажаними характеристиками, але й забезпечити їхню адаптацію до різних умов вирощування та взаємодію з навколишнім середовищем [101]. Досягнення цієї мети можливе завдяки розвитку наукових методів, таких як селекція з використанням молекулярно-генетичних технологій та феноміки, які дозволяють вивчати генетичні особливості рослин на молекулярному рівні [246, 247]. Також важливо враховувати екологічні аспекти та

здатність рослин до адаптації до змін клімату та інших факторів навколишнього середовища. Інтеграція цих наукових підходів дозволяє забезпечити ефективне використання генетичного потенціалу рослин, збільшуючи загальну продуктивність, поліпшуючи технологічні якості врожаю та зберігаючи стабільність вирощування. Такий підхід сприяє розвитку стійких та високопродуктивних агрокультур, що відповідають сучасним вимогам сільськогосподарського виробництва [99, 104].

50 - 60-ті роки минулого сторіччя були ключовим періодом для розвитку досліджень з індукованого мутагенезу та активного використання хімічного мутагенезу в багатьох країнах, включаючи США, Італію, Францію, СРСР, Нідерланди та Японію. Роботи вчених, таких як Рапопорт, вели до винаходу хімічних супермутагенів та їх практичного застосування у селекційних програмах. У результаті цих досліджень було створено значну кількість мутантних сортів рослин, які часто виявилися побічним продуктом теоретичних досліджень. Цей період можна вважати етапом переходу від теоретичних досліджень до практичного використання індукції мутацій для потреб дослідників мутаційного процесу [1, 258, 259].

Проєкт з координації дослідницьких програм (CRP) та проєкт з технічної кооперації, відіграють важливу роль у забезпеченні співпраці та обміну знаннями між науковими установами з усього світу. Це нагода об'єднати зусилля для вивчення та розвитку методів мутаційної селекції, що є ключовими для поліпшення сортів сільськогосподарських рослин. Напрями досліджень передбачають вивчення відмінностей механізму дії хімічних мутагенів. Вони спрямовані на розуміння того, як різні хімічні сполуки впливають на генетичні механізми рослин, що може сприяти створенню нових корисних мутацій [257-259].

Розробка методик мутагенезу in vitro для плодових культур у рамках координаційних проектів МАГАТЕ (в Південно-Східній Азії, Африці та Середньому Сході) є важливим кроком у вдосконаленні селекційних методів і поліпшенні сортів рослин. Ці методи дають змогу збільшити швидкість отримання

нових сортів, що мають поліпшені характеристики, такі як врожайність, стійкість до хвороб та стресових умов. Однією з провідних проблем є ідентифікація господарсько-цінних ознак на рівні культури тканин. Це важливий аспект, оскільки робота з культурою тканин дозволяє швидше виявляти й оцінювати корисні властивості рослин. Для цього потрібно розвивати ефективні методи аналізу тканин та використовувати сучасні технології, такі як молекулярна біологія та геноміка [111, 114].

Створення вихідного матеріалу для селекції з поліпшеними агрономічно-цінними ознаками є важливим напрямом досліджень з практичного використання мутагенезу в сільському господарстві. Ця стратегія спрямована на поліпшення рослинних сортів з урахуванням важливих агрономічних характеристик, таких як висота рослин, скоростиглість, форма насіння, стійкість до хвороб, вміст корисних речовин та інші. У цьому контексті робота над поліпшенням агрономічних ознак полягає у модифікації хімічного складу та вмісту олії, поліпшенні хлібопекарських якостей, збільшенні якості та розміру гранул крохмалю тощо. Крім того, важливим аспектом є усунення негативної кореляції між різними господарсько-цінними ознаками. Це означає, що поліпшення однієї ознаки не повинно негативно впливати на інші корисні властивості рослин. Розробка сортів з високою врожайністю та якістю, яка не погіршується під час поліпшення інших аспектів, є важливим завданням у селекції рослин. Такі дослідження сприяють створенню рослинних сортів, які можуть бути ефективними та стійкими до різних стресових умов, що відіграє вагому роль для забезпечення продуктивності та стійкості сільського господарства [110, 115, 202].

Індуковані мутації є важливим інструментом у селекційній роботі для поліпшення рослинних сортів. Основною метою цих мутацій є збільшення частоти появи рослин з поліпшеними ознаками, такими як врожайність, якість плодів, стійкість до стресових умов тощо, і створення на їхній основі нових перспективних сортів. Індуковані мутації можуть бути отримані за допомогою фізичного (наприклад, опромінення) та хімічного (наприклад, застосування хімічних речовин) мутагенезу. Ці методи використовуються для створення мутацій у геномі

рослин, що може призвести до змін у їх фенотипі та властивостях. Після отримання мутантів з бажаними властивостями їх можна використовувати в селекційних програмах як батьківські форми для отримання нових сортів за допомогою схрещувань. Цей метод виявився дуже успішним у створенні нових сортів рослин, зокрема напівкарликових і високоврожайних сортів. Індуковані мутації дають змогу швидко й ефективно змінювати генетичний матеріал рослин для поліпшення їхніх агрономічних характеристик і відповідності вимогам сільського господарства та ринку [112, 395].

Використання високих концентрацій сайт-специфічних чинників у селекційній роботі дійсно призвело до досягнень у створенні нових сортів рослин, які є продуктивними, стійкими до хвороб та абіотичних стресів [108, 116].

Створення нових сортів за допомогою хімічного та інших методів мутагенезу дійсно може мати значний вплив на економіку країни, забезпечуючи високу врожайність та стійкість до стресових умов рослин. Наприклад, у Пакистані сорти пшениці Soghat 90 та Kiran 95, створені хімічним мутагенезом, і сорт Jauhar 78, отриманий за допомогою швидких нейтронів, є яскравими прикладами успішних селекційних програм. Ці сорти відзначалися високою врожайністю та адаптованістю до місцевих умов. Сорт Kiran 95 показав надзвичайні результати у збільшенні врожайності. Його успіх вирощування на 30 % загальної площі під пшеницею свідчить про великий попит на цей сорт [117, 258] .

Створення 434 мутантних сортів рису, які мають ряд корисних властивостей, таких як напівкарликовість, раннє дозрівання, висока продуктивність, стійкість до хвороб та холоду, а також висока якість, є значним досягненням в генетичному поліпшенні. За даними, 56 % (225) із цих мутантних сортів були отримані за допомогою гамма-променів, що свідчить про високу ефективність цього методу для рису. Рентгенівське опромінення, швидкі нейтрони та інші фізичні агенти також використовувалися для отримання нових мутантів рису [202, 415].

Значний внесок експериментального мутагенезу в селекційну роботу в Кореї. Створення більш ніж 30 сортів різних культур, зокрема рису, кунжуту,

ячменю, сої та гібіскусу, є значним досягненням, яке може мати значний вплив на сільське господарство і економіку країни [416].

Створення 77 мутантних сортів рису в Китаї протягом періоду з 1991 по 2004 рік свідчить про значний прогрес у селекційній роботі цієї країни. Важливо зауважити, що для отримання цих сортів використовувалися різні методи, зокрема прямий добір мутантів, комбінацію мутагенезу та рекомбінації. Особливо необхідно виокремити тенденцію з використання гібридів рису, у яких одна з батьківських форм містила стерильні або фертильні мутації. Це вказує на здатність дослідників використовувати нові генетичні стратегії для створення нових сортів з бажаними властивостями. Комбінація мутагенезу та рекомбінації дає змогу ширше застосовувати генетичне різноманіття та створювати нові комбінації генів, що можуть призвести до виникнення рослин з поліпшеними властивостями [270, 378].

За останні роки понад 10 сортів твердої пшениці отримано прямим добором мутантів у Болгарії [382].

Використання етилметансульфонату та гамма-проміння як мутагенних факторів у Малайзії дало можливість створити 12 нових сортів рису. Ці сорти мають низку поліпшених характеристик, таких як стійкість до загущення, вища врожайність, стійкість до хвороб і раннє дозрівання [269].

Провідними параметрами, які сприяли успішній мутаційній селекції рису в Пакистані, є ранньостиглість, напівкарликовість, продуктивність та поліпшення окремих компонентів продуктивності. Ці характеристики дають змогу поліпшити урожайність та адаптацію сортів до місцевих умов. Більшість посівної площі рису вже зайнято мутантними сортами, що свідчить про широке використання цієї технології в сільському господарстві країни [352, 385].

Отримання нових мутантів рису з великими зародками, збільшеним вмістом амілози та підвищеним вмістом білка є значним досягненням у селекційній роботі цієї культури. Ці характеристики можуть мати важливе значення для поліпшення властивостей рису та задоволення потреб споживачів і виробників [271].

Хімічний мутагенез у зворотній генетиці відроджується з початку 2000-х років завдяки технологічним інноваціям, зокрема технології ідентифікації локальних уражень геномів та відносно новій технології секвенування ДНК наступного покоління. Ці досягнення дали нове розуміння механізму та спектру хімічно індукованих мутацій. Приклади спектрів для ключових мутагенів і культур свідчать про комплексний характер полігенних змін. Подібним чином прогрес у культурі тканин рослин *in vitro* дав нові можливості для поширення хімічного мутагенезу на тканини *in vitro*. Це особливо важливо для культур, що розмножуються вегетативно, які відстають від культур, які розмножуються насінням, для створення нових мутацій [387].

Перші сім найбільш часто використовуваних хімічних мутагенів належать до класу алкілувальних агентів, за винятком колхіцину. Відомо протягом багатьох десятиліть, що алкілувальні агенти є мутагенними для рослин. Вони, безумовно, є найуспішнішими з позиції створення нових мутантних сортів через їхню ефективність та легкість у використанні, і, що найважливіше, мають зручний процес детоксикації шляхом простого гідролізу для утилізації [202].

Алкілувальні агенти – це електронодефіцитні (тобто електрофільні) сполуки з однією або декількома алкільними групами, які можуть бути передані біологічним молекулам, таким як ДНК, які містять нуклеофільні групи. Більшість алкілувальних агентів є промутагенами, тобто вони піддаються трансформації з утворенням реакційноздатних проміжних продуктів. Ці проміжні продукти можуть реагувати з ДНК шляхом алкілування фосфатних груп, а також різних іміно- або карбонільних груп, присутніх на пуринових (аденін, гуанін) або піримідинових (цитозин, тимін) основах [264].

Відсутність загальновизнаної математичної моделі мутаційного процесу ускладнює прогнозування та оцінку впливу окремих факторів на мутаційну мінливість та формування селекційно-цінного генотипу. Порівняно з комбінаційною мінливістю, де були розроблені певні математичні моделі, для мутаційної мінливості існують лише обмежені дослідження [137]. Причини цього недоліка пов’язані зі складністю мутаційного процесу, взаємодією різних

мутагенів та генетичною особливістю кожного виду організмів. Крім того, мутаційна мінливість може бути модифікована різними факторами навколишнього середовища, такими як ультрафіолетове випромінювання, хімічні речовини тощо. Для вирішення цієї проблеми потрібні подальші дослідження та розвиток математичних моделей, які б враховували різноманітні аспекти мутаційного процесу та дали змогу краще передбачати результати. Такі моделі допомагали б селекціонерам у виборі оптимальних стратегій поліпшення генетичних ресурсів культурних рослин [141, 142].

Пошук нових мутагенів зі зниженою ушкоджувальною здатністю від традиційних факторів, таких як космічне та іонно-променеве випромінювання, виявляється важливим для подальшого розвитку селекційних програм. Дослідження показують, що ці нові мутагенні фактори можуть бути більш ефективними у створенні практично-цінних мутацій порівняно з традиційними методами, такими як гамма-промені. Космічне випромінювання має певні переваги порівняно з гамма-променями, оскільки воно може індукувати більше мутацій та більш різноманітні генетичні зміни. Це може бути особливо корисно для створення нових сортів рослин з поліпшеними агрономічними властивостями, такими як врожайність, стійкість до хвороб та стресів довкілля. До того ж іонно-променева радіація вважається перспективним мутагенним фактором, оскільки вона може створювати унікальні генетичні зміни, які не виявляють у разі використання інших методів. Це може розширити генетичну різноманітність та забезпечити нові можливості для селекційних програм [138, 139].

Азид натрію (NaN_3; АН) є неорганічною високотоксичною сполукою та єдиним хімічним мутагеном, окрім алкілувальних агентів, який часто використовувався для практичного поліпшення врожаю. АН є добре відомим інгібітором респіраторних процесів у живих клітинах. Доведено, що він є ефективним мутагеном для багатьох видів сільськогосподарських культур, таких як ячмінь, рис, соя та кукурудза, але не для інших рослинах, таких як арабідопсис Таля (*Arabidopsis thaliana*) [150, 215].

Азид натрію також вважається промутагеном, оскільки він метаболізується in vivo до високоактивного хімічного мутагена за допомогою органічного проміжного продукту, ідентифікованого в ячмені як L-азидоаланін. Схоже, що сам L-азидоаланін безпосередньо не взаємодіє з ДНК, але мутагенез опосередковується клітинними процесами рослини-господаря, які беруть участь у видаленні-репарації ДНК. Ці висновки також можуть пояснити відсутність мутагенних ефектів АН у деяких видів рослин, зокрема арабідопсису. Отже, перед виконанням широкомасштабного дослідження з обробкою суб’єктів дії хімічними речовинами необхідні початкові експерименти для оцінки ефективності АН у нових видах рослин. У рослин АН впливає на численні метаболічні шляхи, що пояснює його цитотоксичні та фізіологічні ефекти на додаток до мутагенних ефектів [220, 311].

Високі концентрації сайт-специфічних чинників, таких як АН, можуть призводити до різноманітних негативних наслідків для рослин, включаючи повне або часткове перешкоджання проростанню насіння, в'янення та смерть рослин, а також зниження фертильності. Важливо враховувати, що визначення оптимальних концентрацій мутагенів для обробки рослин є складним завданням, оскільки існує пряма залежність між концентрацією мутагена та його впливом на рослини. Показники схожості та виживання можуть бути використані для визначення оптимальних доз, але необхідно бути уважним у їх застосуванні через можливість відмінностей між контрольованими середовищами. Усі ці фактори підкреслюють важливість обережного планування та виконання експериментів з мутагенезом, а також урахування можливих ризиків та негативних наслідків для рослин та середовища [203].

Запропонований підхід до створення посухостійких мутантних форм культурних рослин відображає важливість розробки толерантних до стресових умов сортів, особливо у зв'язку зі зміною клімату [206]. Обробка сортів мутагенами, які є високоврожайними, але вразливими до засолення та посухи, або традиційних місцевих сортів, які мають низьку врожайність, але толерантні до засолення та посухи, є перспективним методом для отримання стійких до

стресових умов культурних рослин. Важливою складовою цього підходу є вибір оптимального мутагена та технології для досягнення поставленої мети селекції [217]. Крім того, необхідно ретельно розглядати методи скринінгу та перевірки мутантів для ефективного добору та підтвердження спадковості поліпшених ознак. Цей підхід може виявитися ефективним і допоможе забезпечити стабільність виробництва сільськогосподарських культур в умовах зміни клімату та негативного впливу стресових чинників на урожайність [219].

Цікаво, що більшість створених мутантних сортів (48 %), які зареєстровані у базі даних МАГАТЕ, характеризуються поліпшеними агрономічними та ботанічними ознаками. Це може бути пов’язано з тим, що ботанічні та агрономічні ознаки легко ідентифікувати та для більшості з них, не потрібне спеціальне обладнання для скринінгу. Найменш представлені мутанти в категорії толерантності до біотичного та абіотичного стресів. Зауважимо, що ці ознаки, хоч і складні та їх важко перевірити, є важливими критеріями успішності генетичного поліпшення [202, 214, 240, 344].

Залишається очевидна потреба в розробці методів і протоколів для підвищення ефективності процесу. На це спрямовані протоколи провідних інститутів, але скринінг залишається неймовірно складним завданням. Кожен етап процедури може відрізнятися залежно від батьківського генотипу, способу розмноження (насінням чи вегетативно), корисної ознаки, яку потрібно поліпшити, та наявних засобів [209, 211]. Наприклад, спектроскопія відбиття ближнього інфрачервоного діапазону (NIRS) — це метод, який можна використовувати для перевірки біохімічного складу насіння. Традиційні методи застосовували деструктивний підхід, який підходить для характеристики мутантної лінії в розмноженні, де доступно багато насіння [219, 231].

1. Генетичне поліпшення через мутаційний процес – це справді структурований процес, який зазвичай містить три основні етапи:

2. Індукція мутацій. Цей крок передбачає штучну індукцію мутацій у геномі організму. Для індукування мутацій можна використовувати різні методи, зокрема

хімічний мутагенез, радіаційний мутагенез, а останнім часом і молекулярні методи, такі як CRISPR-Cas9 [238, 353].

3. Скринінг передбачуваних кандидатів-мутантів (є наступним кроком після індукування мутацій) – дослідження отриманої популяції щодо організмів, які виявляють бажані риси чи характеристики. Цей процес скринінгу передбачає ретельне спостереження та відбір на основі фенотипу (спостережуваних ознак) організмів [230, 336].

Тестування мутантів і офіційна реєстрація сортів. Після ідентифікації ймовірних кандидатів-мутантів вони проходять подальше тестування, щоб підтвердити стабільність і спадковість бажаних ознак. Цей крок також передбачає регулятивні процедури для забезпечення безпеки та ефективності мутантних сортів до їх офіційного релізу для використання в сільському господарстві чи інших галузях [223, 226, 336].

Хоча процес індукції мутацій став певною мірою стандартизованим і успішним для різних видів, етап скринінгу залишається найбільш трудомістким і складним аспектом для екологічної генетики. Удосконалення технологій, пов’язаних із феномікою (вивченням фенотипів організму), безсумнівно, поліпшило ефективність скринінгу бажаних ознак. Однак фенотипування все ще потребує спеціальних знань і ресурсів, і воно може бути більш трудомістким порівняно з генотиповим відбором, який передбачає прямий аналіз генетичних потенцій організмів. Варто зауважити, що ефективність мутаційного процесу може змінюватися залежно від біологічного виду та конкретних ознак, на які він спрямований. Крім того, нормативні рамки для офіційної реєстрації мутантних сортів можуть відрізнятися в різних країнах, що може вплинути на загальний процес і просування нових сортів на ринок [233, 337].

Наведені положення підкреслюють важливість використання мутацій і вибору мутагенів на основі різних чинників, таких як минулі успіхи, доступність, витрати та інфраструктура. Гамма-опромінення, форма іонізуючого випромінювання, часто вищу ефективність та призвела до створення багатьох зареєстрованих різновидів мутантів, оскільки фізичні мутагени, якими і є гамма-

промені, як правило, викликають більш масштабні геномні аберації, що потенційно може призвести до створення більшої кількості домінантних або легко помітних ознак. Цьому сприяла і Спільна програма ФАО/МАГАТЕ [202, 236, 332, 346].

Використання хімічних мутагенів, зокрема етилметансульфонату, який викликає мутації, може мати інший ефект порівняно з фізичними мутагенами – створювати більшу кількість малих біохімічних мутацій [329].

Протоколи мутаційного процесу для різних видів рослин, насамперед облігатно вегетативно-розмножуваних та факультативно вегетативно-розмножуваних, суттєво відрізняються через використання переважно химер та секторальних мутацій. Це свідчить про те, що методи індукції мутацій були розроблені та застосовані до ряду культур з різними методами розмноження й здатні до суттєвої варіації [395].

Значна проблема в індукції мутацій рослин полягає в необхідності генерувати та оцінювати великі популяції мутантів, щоб збільшити ймовірність пошуку бажаних варіантів. Однією з перешкод у цьому процесі є наявність химер, які є рослинами, що складаються з клітин з різними генотипами, що існують поруч у тканинах [327, 343].

У культурах, вирощених статевим шляхом, химери зникають у наступному поколінні, оскільки гамети, які є окремими клітинами, утворюють основу для розмноження. Однак у культурах, що розмножуються вегетативно, химери можуть зберігатися протягом кількох циклів регенерації. Щоб розв’язати цю проблему, одним із підходів є індукція мутацій на рівні окремих клітин, які можна регенерувати в рослини, використовуючи для цього такі методи, як клітинні суспензії або ембріогенний калюс. Ці методи допомагають у створенні генетично однорідного матеріалу [354].

Але ці клітинні підходи використовуються рідше порівняно з тими, що стосуються багатоклітинних органів і тканин, що призводить до того, що доступної інформації про можливість химеризму на рівні послідовності ДНК суттєво менше [227].

У індукованих модифікацій ДНК в окремих клітинах можуть бути різні наслідки на рівні молекулярної взаємодії. Наприклад, мутації, викликані мутагенезом ЕМС, містять алкілування, де вихідна основа фізично не змінюється, але мутація фіксується під час реплікації через помилки. Це може призвести до двох дочірніх клітин з різними генотипами, що потенційно може сприяти химеризму. Цей процес підкреслює складність індукції мутацій залежно від застосованого чинника й важливість розуміння клітинних та генетичних механізмів, що лежать в основі мутагенезу [356].

У разі більш низьких концентрацій хімічних мутагенів за однакового відсоткового співвідношення змін спостерігається вищий у 2 – 2,5 раза рівень мінливості ознак порівняно з вищими концентраціями. Це може мати практичне значення для мутаційного селекційного відбору, оскільки більш низькі концентрації можуть забезпечити більшу різноманітність мутаційних подій без надмірної токсичності або шкідливого впливу на рослини [349, 355].

Сучасна мутаційна селекція передбачає різноманітні напрями досліджень і методів для ефективного використання мутацій у поліпшенні культурних рослин:

- ідентифікація мутацій – розробка та вдосконалення методик ідентифікації мутантів для швидкого й точного виявлення нових мутацій у геномах рослин,

- дослідження змін у білковому спектрі та механізмах біохімічного синтезу – вивчення впливу мутацій на біологічні процеси, такі як синтез білків, метаболічні шляхи та інші біохімічні процеси,

- встановлення генетичного контролю нових типів мутацій – розуміння механізмів, що лежать в основі різних типів мутацій та їх генетичного контролю, що допомагає впроваджувати їх у селекційну практику,

- еволюційна роль мутацій – вивчення впливу мутацій на еволюційні процеси та адаптацію рослин до змін у середовищі,

- розробка нових методик та використання нових мутагенних чинників – впровадження новітніх технологій та мутагенних агентів для створення нових мутантів та розширення спектра можливих змін,

- дослідження довгострокового впливу мутацій – спостереження за впливом мутацій на рослини протягом кількох поколінь для оцінки стабільності та потенційного ефекту,

- скринінг мутантів для виявлення прихованих мутацій – використання високопродуктивних методів скринінгу для виявлення малих мутацій, які можуть бути корисними в подальшому,

- ідентифікація генетично- та селекційно-цінних мутацій – встановлення критеріїв для ранньої ідентифікації мутацій, які мають значення для подальшої селекції та поліпшення рослин [347, 352],

- пошук мутацій за розмірами насіння, біохімічним складом репродуктивних та генеративних органів, а також створення маркерних мутантів у гібридній селекції, що є важливими напрямками в мутаційному поліпшенні,

- створення мутагенів зі специфічним характером дії на біосинтез – розвиток нових мутагенів з точним спрямуванням на певні біохімічні шляхи або молекулярні процеси, що дасть змогу створювати мутанти з певними бажаними властивостями,

- пошук нових мутагенів зі зниженою ушкоджувальною здатністю – розробка нових мутагенів, які можуть ефективно викликати мутації, але водночас характеризуються нижчою токсичністю та слабшим негативним впливом на рослини,

- пошук модифікуючих факторів – вивчення факторів, які можуть модифікувати ефекти мутагенезу, сприяючи зниженню депресивних наслідків обробки мутагенами або посиленню бажаних мутаційних ефектів,

- використання нових математико-статистичних методів для ідентифікації змін та їх передбачення – розробка нових аналітичних методів, які дадуть змогу точніше ідентифікувати мутації та передбачити їхній вплив на фенотип,

- відтворення мутаційного процесу у великих популяціях та моделювання цього процесу – розробка методів для відтворення мутаційного процесу в більших популяціях рослин та моделювання цього процесу, особливо щодо плейотропних мутацій, які мають кілька ефектів, що проявляються у фенотипі [226, 395].

Порівнюючи індуковану та спонтанну мутабільність, важливо враховувати їхні особливості та наслідки для мутаційного селекційного процесу. Індукована мінливість виникає в результаті впливу зовнішніх чинників, таких як мутагени, на генетичний матеріал рослини. Це дозволяє створювати нові ознаки в культурних рослин у короткі терміни й впливати на їхні властивості для поліпшення врожайності, якості, стійкості тощо. Однак індукована мінливість може бути менш стабільною генетично, оскільки мутації відбуваються внаслідок випадкових подій під впливом зовнішніх чинників. Навпаки, спонтанна мутабільність виникає без зовнішнього втручання і є результатом внутрішніх механізмів мутагенезу, таких як мобільні генетичні елементи або помилки в реплікації ДНК. Вона вважається більш генетично стабільною, оскільки мутації виникають внаслідок внутрішніх процесів, які можуть бути керовані генетично. Додатково, спонтанна мутабільність може мати більш високу позитивну кореляцію між досить суперечливими ознаками, що означає, що мутації, які виникають спонтанно, можуть бути більш узгодженими в їхньому впливі на різноманітні аспекти фенотипу [362, 364].

Після створення мутантної популяції подальші кроки процесу селекції мутацій дуже нагадують традиційні процедури генетичного поліпшення рослин. Однак існують конкретні міркування щодо того, коли починати добір бажаних мутантів у популяції. Одним з важливих аспектів є визначення покоління, у якому має розпочатися цей процес. У деяких випадках добір стабільних фенотипів у поколінні M_2 може виявитися складним через щільність мутацій. Ця складність виникає внаслідок потенційних змішуючих чинників, таких як комбінації шкідливих уражень, що впливають на функцію різних білків, та епістаз [271].

Вибір фенотипів занадто рано, наприклад у поколінні M_2, також несе ризик втрати ознаки в наступних поколіннях через незалежний асортимент незв’язаних алелів. Проте дослідники можуть прийняти цей ризик і вибрати всі потенційно цікаві ознаки в першому нехимерному поколінні (M_2 для насіння) для подальшого встановлення успадкування [156, 159].

З іншого боку, для стратегій зворотної генетики часто краще використовувати молекулярні методи дослідження в першому нехимерному поколінні, щоб максиміалзувати відкриття унікальних мутацій [352, 353].

Метод, який використовується для добору бажаних фенотипів, також має вирішальне значення. Незважаючи на швидкий розвиток феноменологічних стратегій, що спостерігається останнім часом, різноманітність фізіологічних параметрів, реакцій на захворювання та морфологічних варіацій у різних культурах ускладнює завдання розробки стандартизованих протоколів, незалежних від виду, на відміну від інструментів геномного скринінгу, які можна застосовувати більш універсально [253].

Запропонована нова методика феноміки використовує аналіз зображень для виділення селекційно-цінних мутантних форм рослин. Процес починається з оцінки довжини та ширини зернівки пшениці в M_2 поколінні, з подальшим виведенням коефіцієнта співвідношення між ними. У M_6 поколінні здійснюється повторний аналіз. Цей підхід дозволяє виявити мікрозміни в довжині й ширині зернівки, що призводять до отримання рослин з більш оптимальною формою зернівки. За допомогою цієї методики були створені мікромутанти з оптимальною формою насіння в сорту пшениці PBND-1625. Це свідчить про ефективність запропонованого підходу у виокремленні та доборі селекційно-цінних мутацій, що може мати значення для подальшого поліпшення сортів рослин [352].

Фенотипування рослин передбачає всебічну оцінку різних ознак рослин, визначених дослідником або селекціонером. Ці ознаки можуть охоплювати такі аспекти, як урожайність, якість і стійкість до біотичних або абіотичних стресів. Залежно від конкретних потреб і питань дослідження, список оцінюваних ознак може бути розширений. База даних сортів мутантів класифікує створені та зареєстровані рослини-мутанти з поліпшеними ознаками на п’ять основних категорій:

1. агрономічні та ботанічні ознаки,
2. якість і поживність,
3. урожай та споживання речовин для врожаю,

4. стійкість до біотичних стресів,
5. стійкість до абіотичних стресів.

Ця система класифікації відбиває різноманітний спектр ознак, які можна поліпшити шляхом мутаційного процесу [152, 202].

Для 3222 офіційно зареєстрованих мутантів перераховано загалом 5569 поліпшених ознак, що вказує на те, що багато мутантів демонструють кілька таких ознак. Наприклад, підвищення врожайності може бути результатом поліпшеної стійкості як до біотичних, так і до абіотичних стресів. Таким чином одна рослина-мутант може мати кілька поліпшених характеристик [202].

Проте точно передбачити кількість мутованих алелів і генів, відповідальних за індуковану варіацію, залишається складним завданням. Удосконалення геномних технологій відкриває перспективи для з'ясування специфічних мутантних алелів, які сприяють зміні ознак. Це підкреслює важливість інтеграції геномних підходів у програми індукції мутацій, щоб отримати глибше розуміння базових генетичних механізмів, що сприяють поліпшенню ознак [258, 259, 266].

Простота скринінгу: на відміну від деяких інших ознак, оцінка агрономічних і ботанічних ознак зазвичай не потребує складних процедур скринінгу. Селекціонери можуть легко оцінити ці ознаки в польових випробуваннях або в тепличних експериментах, що робить їх більш доступними цілями для програм генетичного поліпшення [109].

Навпаки, категорії біотичного та абіотичного стресів менш представлені серед створених мутантних сортів. Цю розбіжність можна пояснити кількома факторами. Складність ознак: біотичні та абіотичні риси стійкості до стресу часто є більш складними та багатогранними порівняно з агрономічними та ботанічними ознаками. Скринінг цих ознак може вимагати спеціалізованих установ, обладнання або аналізів, що робить їх більш складними і ресурсомісткими для оцінки [256].

Труднощі у фенотипуванні: ознаки, пов'язані зі стійкістю до біотичного та абіотичного стресу, не завжди можуть виявлятися візуально, що потребує більш складних методів скринінгу, таких як молекулярні аналізи або контрольовані умови середовища для точного фенотипування [260].

Незважаючи на те що ознаки, пов’язані з біотичним і абіотичним стресом, менше представлені у створених мутантних сортах, все ж вони є ключовими цілями селекції. Усунення цих факторів стресу має важливе значення для підвищення стабільності врожаю та забезпечення сталої продуктивності сільського господарства. Таким чином, продовження досліджень та інвестиції в стратегії індукції мутацій, спрямовані на ознаки стійкості до стресу, виправдані для досягнення цих життєво важливих цілей генетичного поліпшення [352].

Розробка методів і протоколів для підвищення ефективності процесу індукції мутацій має вирішальне значення й залишається складним завданням. Це очевидно через різні фактори, які можуть впливати на кожен етап процедури, зокрема батьківський генотип, спосіб розмноження (насіннєве чи вегетативне), цікаву ознаку та наявні засоби реєстрації зміни [97].

Одним із прикладів методу, спрямованого на підвищення ефективності, є спектроскопія відбиття ближнього інфрачервоного діапазону (NIRS), яка може бути використана для перевірки біохімічного складу насіння. На відміну від традиційних деструктивних методів, NIRS пропонує недеструктивний підхід, що робить його придатним для швидкого скринінгу великих популяцій мутантів. Цей метод дає змогу вимірювати ціле насіння, забезпечуючи швидкий попередній скринінг для ідентифікації цікавих мутантів. Стандарти калібрування можна застосовувати до спектрів NIRS для оцінки компонентів насіння, таких як вміст білка [395].

Після виявлення потенційних мутантів за допомогою швидкого попереднього скринінгу можна провести детальну характеристику. Протеомний аналіз, наприклад, дозволяє здійснити комплексну каталогізацію впливу генетичної варіації на колекцію експресованих білків у зернах або тканинах. Цей детальний аналіз дає цінну інформацію про молекулярні механізми, що лежать в основі варіації ознак у мутантних лініях [352, 353].

Загалом, впровадження інноваційних методів, таких як NIRS і протеомний аналіз, разом із розробкою індивідуальних протоколів відіграє вирішальну роль у впорядкуванні процесу мутаційної селекції. Використовуючи ці досягнення,

дослідники можуть підвищити ефективність і результативність програм розведення мутацій, зрештою сприяючи розробці поліпшених сортів сільськогосподарських культур із бажаними ознаками [253].

Мутагенез – це важливий метод для дослідження функцій генів та генетичного контролю різноманітних ознак у рослинах. Використовуючи мутагенез, дослідники можуть створювати колекції мутантів з різними фенотипами, щоб ідентифікувати гени, які контролюють ці ознаки. Особливо широко застосовуються методи мутагенезу в арабідопсисі, оскільки ця модельна рослина має короткий час генерації та розмножується швидко, що робить її ідеальною для генетичних досліджень [251].

Отримання великої кількості корисних мутантних ліній шляхом створення колекцій мутантів за окремими ознаками є важливою стратегією для біологічних досліджень і селекції нових сортів рослин. Хоча такі дослідження не ставлять за мету отримання саме господарсько-цінних мутацій, але вони можуть бути використані як додатковий результат. Отримані мутації можуть слугувати джерелом ознак, які потім можуть бути використані для поліпшення сортів рослин. Проте пряме отримання майбутнього сорту в результаті таких досліджень є малоймовірним, оскільки вони базуються на застосуванні високих, критичних або сублетальних доз мутагенів, переважно хімічного походження. Такий підхід дозволяє отримати широкий спектр мутацій, які можуть містити різні типи змін генетичної матерії, але водночас може стати причиною неочікуваних ефектів та небажаних мутацій [252].

Отримання численних джерел зазначених ознак завдяки програмам досліджень генетичного контролю фотосинтезу, мінерального живлення, біохімічних перетворень та інших біологічних процесів у рослинах відкриває широкі можливості для поліпшення сільськогосподарських культур і рослинництва загалом. Можливе використання генетичної інформації для вибору рослин з поліпшеними характеристиками, такими як посухостійкість, стійкість до хвороб, жаростійкість тощо. Нові сорти можуть мати поліпшену врожайність та відмінні агрономічні властивості. Можливе використання знань про гени, що

контролюють ці ознаки, для створення сортів шляхом генетичної модифікації. Це може містити внесення нових генів або модифікацію існуючих генів для поліпшення певних характеристик. Знання про фізіологію рослин знадобляться для розробки оптимальних методів вирощування, поливу, внесення добрив тощо з урахуванням специфічних потреб культур з поліпшеними ознаками. Можлива розробка стресостійких сортів рослин, які можуть вирощуватися в умовах посухи, спеки чи інших несприятливих умов [255].

Висновки до розділу 1

1. Проаналізовані в цьому розділі літературні джерела свідчать про актуальність напряму дослідів та значущість можливих наслідків сайт-специфічної дії мутагенних чинників у вигляді ефектів у першому поколінні та мутаційного процесу й генотип-мутагенної взаємодії під час ідентифікації змінених форм, причому вони можуть бути як класичні для екогенетичного підходу, так і принципово нові, які раніше відзначали для досліджень з генетичного поліпшення пшениці озимої.

2. Сайт-специфічна активність екогенетичних чинників вивчена недостатньо, відзначалися численні ефекти переважно більш застарілих хімічних супермутагенів, порівняння за окремими групами чинників майже відсутнє, новий вихідний матеріал також потребує повторення циклів досліджень за стандартними протоколами випробування. Також здобуто новітні дані щодо механізмів генетичного контролю деяких ознак та можливостей сайт-специфічної дії в аспекті індукції деяких перспективних типів змін, насамперед комплексних малих біохімічних мутацій, що мають вирішальний вплив на якість продукції.

3. Дослідження щодо сайт-специфічної дії переважно базуються на активності хімічних супермутагенів, що цілком обґрунтовано успіхами мутаційного поліпшення, але останнім часом трендом стає використання нових речовин з іншими (епігенетичними) механізмами дії.

4. Встановлено, що існує певний дефіцит уваги до зниження шкідливої дії таких чинників і підвищення виходу цінних мутацій завдяки цьому. Частіше

використовують високі дози та концентрації мутагенних чинників для вивчення механізмів генетичного контролю ознак. Це може призвести до нехтування можливостями низьких концентрацій та урізноманітнення протоколів застосування сайт-специфічної дії.

5. Генотипи можуть бути дуже різноманітними, а їхні взаємодії з мутагенними чинниками – складними та важкодоступними для вивчення. Використання різних модельних організмів та ліній (сортів) може допомогти зрозуміти, як різні генотипи реагують на мутагенні чинники.

РОЗДІЛ 2
МЕТОДИКА ТА УМОВИ ВИКОНАННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Загальна характеристика об'єктів досліджень

Об'єктами дослідження були: мутантні рослини першого покоління (M_1) – для вивчення ефектів депресії, викликаних мутагенами; друге – п'яте покоління змінених форм з перевіркою успадкування (M_2 – M_5) – використовували для дослідження частот та спектрів спадкових змін у сортів Балатон, Боровиця, Зелений гай, Золото України, Каланча, Нива одеська, Полянка, Почайна.

Загальним принципом добору об'єктів для дослідження в аспекті вихідного матеріалу було максимально можливе в рамах дослідження (з урахуванням великих вибірок для дослідження з експериментального мутагенезу) еколого-географічне різноманіття залучених до дослідного процесу форм. Так, сорти Балатон та Золото України належать до лісостепового екотипу, Зелений гай – степового, сорти Каланча, Нива одеська, Боровиця, Полянка та Почайна репрезентовані оригінаторами як придатні до вирощування в будь-якому регіоні, їх відносять до універсального екотипу. Сорти також представляють біорізноманіття районованого матеріалу основних центрів генетичного поліпшення пшениці озимої.

Докладну характеристику сортів наведемо нижче.

Балатон. Сорт створений Пробстдорфер Заатцухт Гез.м.б.Х. енд КоКГ (Австрія), у державному реєстрі сортів рослин з 2014 року.

Рекомендовано до вирощування в Лісостепу та Поліссі. Сорт створений методом добору з трикомпонентної комбінації схрещування.

Урожайний, зимостійкість та посухостійкість високі, середньостійкий до вилягання, пізньостиглий, має високу стійкість до обсипання, проростання зерна, ураження борошнистою росою; стійкість до бурої іржі та фузаріозу середня. Борошномельні та хлібопекарські показники хороші, цінний сорт.

Різновид лютесценс, колос циліндричний, щільний, короткий, зернівка яйцеподібна, червона, середня.

Боровиця. Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2017 року.

Урожайність та зимостійкість високі, морозостійкість середня, стійкий до посухи, має високу стійкість до вилягання, обсипання, проростання зерна, стікання. Середньостиглий, середньорослий, сердня стійкість до ураження борошнистою росою, стійкий до бурої іржі та фузаріозу. Борошномельні та хлібопекарські показники високі, сильна пшениця.

Різновид еритроспермум, колос циліндричний, за щільністю середній, зернівка червона, середня. Форма куща пряма.

Зелений гай. Сорт селекції Полтавської державної аграрної академії. У Держреєстрі з 2016 року.

Вирізняється високою врожайністю та зимостійкістю, посухостійкість – середня, стійкий до вилягання, середньостиглий, має високу стійкість до обсипання, до ураження борошнистою росою, бурою іржею та фузаріозом. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі та відмінні, сильна пшениця.

Різновид еритроспермум, колос циліндричний, короткий, середній за щільністю, зернівка середня, червона; середньорослий. Рекомендований для зони Степу України.

Золото України. Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2016 року.

Сорт вирізняється високою врожайністю та зимостійкістю, посухостійкий, середньостиглий, стійкий до вилягання та обсипання зерна. Стійкість до хвороб висока. Борошномельні та хлібопекарські показники хороші, сильна пшениця.

Різновид еритроспермум, колос циліндричний, середньої довжини та щільності, зернівка червона; середньорослий.

Каланча. Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2012 року.

Урожайність та зимостійкість високі, посухостійкість середня, середньостиглий, стійкий до обсипання зерна, Стійкість проти ураження борошнистою росою, бурою іржею та септоріозом висока. Борошномельні та

хлібопекарські показники добрі, сильна пшениця. Рекомендований для всіх зон вирощування. Середньостиглий, середньорослий.

Різновид еритроспермум, колос пірамідальний, середньої щільності, зернівка червона, велика.

Нива одеська. Сорт селекції Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення Української академії аграрних наук. У Держреєстрі з 2014 року.

Має високу врожайність, зимостійкість – вище середньої, посухостійкий, стійкий до вилягання, середньопізньостиглий, стійкість до обсипання висока. Борошнистою росою уражується помірно, стійкість до іржі та фузаріозу висока. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі та відмінні, сильна пшениця. Рекомендована для всіх зон вирощування.

Різновид еритроспермум, колос циліндричний, середньої довжини, зернівка середня, червона; середньорослий.

Полянка. Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2017 року.

Висока врожайність, зимостійкість середня, посухостійкий, середньопізньостиглий, стійкий до обсипання та проростання зерна. Стійкий проти ураження борошнистою росою та фузаріозом, слабо уражується іржею. Борошномельні та хлібопекарські показники добрі, сильна пшениця. Рекомендований для всіх зон вирощування

Різновид еритроспермум, короткостебловий, колос пірамідальний, середньої довжини та щільності, зернівка червона, середня.

Почайна. Сорт селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. У Держреєстрі з 2018 року.

Характеризується високою врожайністю, зимостійкістю, морозостійкістю та посухостійкістю, стійкий до вилягання, середньоранньостиглий, короткостебловий, стійкість до обсипання та проростання зерна висока, стійкий до ураження борошнистою росою, фузаріозом та бурою листковою іржею. Борошномельні та хлібопекарські показники хороші, цінна пшениця.

Різновид еритроспермум, колос циліндричний, середньої довжини та щільності, зернівка червона, середня.

2.2. Мутагенні фактори, їх застосування для сайт-специфічної активності та функціональні особливості

Вихідний матеріал (сухе насіння пшениці сортів Балатон, Боровиця, Зелений гай, Золото України, Каланча, Нива одеська, Полянка, Почайна) обробляли сайтспецифічними речовинами різної дії в концентраціях: ДАБ (1,4-бісдіазоацетилбутан) – 0,1 %, 0,2 % та 0,3 %; НЕС (нітрозоетилсечовина) – 0,01 %, 0,025 %; НМС (нітрозометилсечовина) – 0,0125 %, 0,025 %; АН (азид натрію) – 0,01 %, 0,025 %, 0,05 %, 0,1 %; ЕМС (етилметансульфонат) 0,025 %, 0,05 %, 0,1 %; ДМС (диметилсульфат) – 0,0125 %, 0,025 % та 0,05 %. Експозиція хімічних мутагенів становила 24 години, обробку водними розчинами виконували за загальновизнаною методикою [26]. Концентрації хімічних мутагенів у наших дослідженнях відповідають загальноприйнятим для генетичного поліпшення вихідного матеріалу пшениці озимої.

Вибір досліджуваних концентрацій хімічних мутагенів здійснювали з урахуванням літературних даних, результатів попередніх досліджень та практики їх застосування в експериментальному мутагенезі пшениці озимої. Використаний діапазон концентрацій забезпечував різний рівень мутагенної дії, що давало можливість комплексно оцінити прояв мутагенної депресії, цитогенетичної активності та спадкової мінливості.

Загальним принципом добору вихідних форм під час обробки насіннєвого матеріалу відповідними мутагенами було максимально можливе (з урахуванням великих вибірок для дослідження з експериментального мутагенезу) еколого-географічне різноманіття залучених до дослідного процесу форм. Так, сорти Балатон та Золото України належать до лісостепового екотипу, Зелений гай – степового, сорти Каланча, Нива одеська, Боровиця, Полянка та Почайна репрезентовані оригінаторами як придатні до вирощування в будь-якому регіоні, їх відносять до універсально екотипу. Сорти також представляють біорізноманіття

районованого матеріалу основних центрів генетичного поліпшення пшениці озимої.

Мутагени відбирали більш вживані для практики генетичного поліпшення цієї культури. Фактично застосовували так звані супермутагени – речовини, які в 10–40 раз перевищують за частотою мутацій інші при зіставному рівні виживання рослинного матеріалу.

На сухе насіння сортів пшениці озимої діяли сайтспецифічними агентами через їхній водний розчин. Речовини розчиняли у відповідному обсязі дистильованої води за температури 20 °С незадовго до запланованої обробки насіннєвого матеріалу [55], тривалий час розчини не зберігали.

Водний розчин мутагена за обсягом у десять разів перевищував об'ємну масу матеріалу в обробці. Експозиція хімічних агентів становила 24 години, що є традиційним для обробок такого типу. Замочували насіннєвий матеріал у скляному лабораторному посуді. Матеріал розміщали у марлевих мішечках таким чином, щоб уміст насіння становив не більше ніж 2/3 від загального обсягу мішечків, оскільки водний розчин мутагенів призводив до набубнявіння насіння у воді.

Після обробки насіннєвий матеріал промивали у проточній воді від залишків хімічних речовин протягом не менш ніж півгодини та виконували оперативний посів у вологий ґрунт дослідних ділянок (не пізніше ніж протягом 2 години після обробки). Частину матеріалу, обробленого мутагенами, залишали для аналізу цитогенетичної активності.

1,4-бісдіазоацетилбутан (ДАБ) належить, згідно з хімічною класифікацією, до групи алкілувальних агентів, тип діазосполук. За механізмом дії, на відміну від більшості інших сайтспецифічних супермутагенів, цей агент, як і фізичні чинники дії, приводить за особливістю цитогенетичної активності переважно до хромосомних перебудов, а не до точкових мутацій.

Активні хімічні супермутагени НМС та НЕС належать до типу алкілувальних агентів, групи нітрозосполук. Особливістю функціонування цих речовин як мутагенів є вплив здебільшого на послідовності 5′-GNC-3′, де N – будь-яка з 4 нуклеотидних основ ДНК. Алкілувальна дія переважно активно

здійснюється на центри з нижчою нуклеофільністю. Послідовність, що найчастіше порушується, N_7 гуаніна, для НЕС – цукрофосфатна основа ДНК з центрами ушкодження у фосфатних групах [69].

Азид натрію – неорганічна речовина з формулою NaN_3, безбарвна сіль азотистоводневої кислоти. Переважно зміни відбуваються за дії на азотовмісні циклічні нуклеотидні основи. Характеризується високою цитогенетичною активністю та модельністю в дії.

Етилметансульфонат – органічна сполука з молекулярною формулою $C_3H_8SO^3$. Супермутаген з тератогенною та частково канцерогенною дією. Індукує випадкові зміни за механізмом заміщення нуклеотидів. Звичайно під впливом ЕМС відбуваються тільки точкові зміни послідовності нуклеотидів (точкові мутації). Під час взаємодії ЕМС із ДНК відбувається алкілування гуаніну. Етильна група ЕМС реагує з гуаніном у ДНК, формуючи незвичайну основу: O_6-етилгуанін. Під час реплікації ДНК ДНК-полімерази, що активізують цей процес, переважно замість цитозину навпроти O_6-етилгуаніну розміщують тимін. На наступних етапах реплікації оригінальна компліментарна пара G-C заміщається на пару A-T (відбувається транзиція).

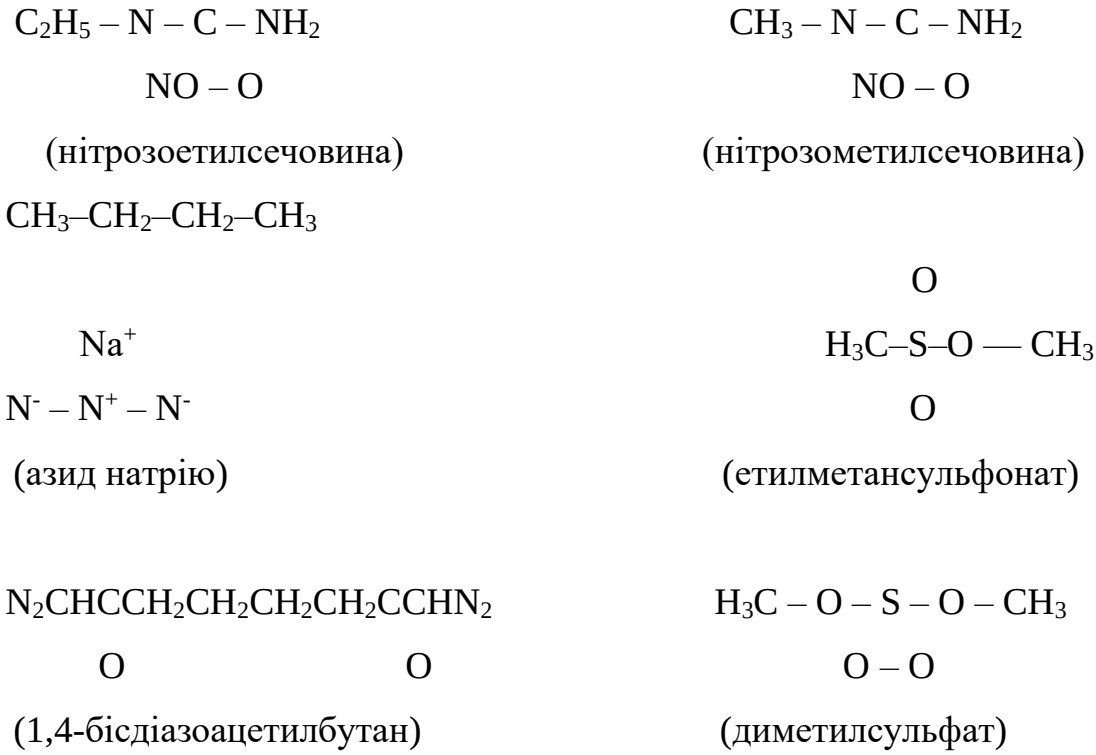
Диметилсульфат переважно діє у формі специфічних розщеплень гуаніну в ДНК через частотне порушення імідазольного циклу, що можна частково використовувати для ідентифікації ділянок ланцюга в ДНК, доволі часто – для картування в разі розщеплення окремих фрагментів ДНК. Метод картування полягає у визначенні відносної швидкості метилювання ділянок, що містять цитозин, для фрагментів одно- та дволанцюгових основних нуклеїнових кислот.

Концентрації на рівні ЛД та $РД_{50}$ усіх наведених сайт-специфічних сполук вважаються здатними індукувати вагому загальну частоту видимих макромутацій, а низькі концентрації – збільшувати частоту полігенних мікрозмін, насамперед біохімічних [65].

У межах проведеного дослідження віднесення застосованих концентрацій до низьких, помірних, оптимальних або високих здійснювали за результатами комплексної оцінки фактично встановлених біологічних ефектів, а не лише за

абсолютним значенням концентрації мутагену. Під час класифікації враховували прояви мутагенної депресії, показники життєздатності та продуктивності рослин, цитогенетичної активності й подальшої спадкової мінливості. Показники LD50 і RD50 використовували як орієнтовні біологічні критерії рівня ушкоджувальної дії, без їх окремого розрахункового визначення за параметричними моделями залежності «доза–ефект».

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



2.3. Ґрунтово-кліматичні умови виконання польових дослідів

Досліди щодо мутантної популяції та випробування на виділення стабільних ліній, перевірку успадкування ідентифікованих ознак виконували на дослідному полі Навчально-наукового центру Дніпровського державного аграрно-економічного університету, кафедра селекції і насінництва (с. Олександрівка, Дніпропетровська області M_1 – M_2 покоління, 2019–2021 рр.). Контрольне випробування отриманих ліній починалося з третього покоління, з четвертого –

дослідження виконували з урахуванням якості та наявності корисних елементів живлення (M_3 – M_7 покоління, 2021–2024 рр.). Агротехніка була загальноприйнятою для зони, відповідала протоколам вирощування та випробування розсадників експериментального мутагенезу та скорегована відповідно до особливостей агроекологічного району вирощування.

Дослідні ділянки на науково-дослідному полі навчально-наукового центру ДДАЕУ мали однорідний покрив, представлений чорноземами звичайними малогумусними вилугуваними середньосуглинковими на суглинковому лесі. Рівень гумусу однорідного кольору сягав вглибину до 40–45 см, перехідний горизонт – на глибині 45–80 см. Відсоток гумусу у орному шарі від 2,4 % до 3,4 % (за Тюріним). Кислотність гідролітична становила 0,80–1,41 мг-екв. на 100 г ґрунту (за Капеном). Кількість увібраних основ змінювалася від 21,0 мг-екв. до 29,0 мг-екв. на 100 г ґрунту (за Гедройцем). Ґрунтові води розташовані на глибині 8–11 м. Загальна забезпеченість рухомими формами мінеральних елементів має задовільний та хороший рівень. Уміст азоту (за Тюріним) за період дослідження не перевищував 4-5 мг, рухомої форми фосфору (за Чиріковим) – 22–32 мг, рухомого калію (за Чиріковим) – 22–33 мг на 100 г сухого ґрунту.

Для орного шару 0–30 см гранична вологість ґрунту дорівнювала 22,5 %, для шару ґрунту 0–60 см – 21,5 %. За умови збільшення глибини гранична вологість поступово знижується та становить 19,0 %. Схилова експозиція для дослідного поля спрямована з півночі на південь.

Науково-дослідне поле ННЦ ДДАЕУ розташоване в селі Олександрівка Дніпровського району Дніпропетровської області, який належить до північного нестабільно-вологого теплого агроекологічного району.

Загальні кліматичні умови характеризуються такими багаторічними параметрами (за результатами тривалих метеорологічних досліджень): гідротермічний коефіцієнт – більше ніж 0,8, сума опадів за вегетаційний період ярих культур становила 260–270 мм, загальна кількість опадів на рік – 460–500 мм, кількість температур у період урахування активних температур дорівнювала 2950°С. Період активних температур, сприятливих для розвитку більшості

сільськогосподарських культур, становить 170 діб, а тривалість річного періоду без морозів – у середньому від 150 до 170 діб. Період з можливими заморозками закінчується в третій декаді березня, а перші заморозки розпочинаються в другій декаді жовтня (у середньому за роками). Глибина снігового покриву в середньому за багаторічними даними не перевищує 12 см на декаду.

ГТК (гідротермічний коефіцієнт) було обчислено за формулою Г. Т. Селянинова:

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

де: Σr – кількість опадів під час вегетації культури, мм;

$\Sigma t°C$ – кількість (сума?) активних температур під час вегетації культури;

0,1 – коефіцієнт перерахунку.

Відповідність умов за режимами вологості та температурами визначалася так: 0,4–0,7 – сильна посуха; 0,8–1,0 – посуха; 1,1–1,5 – задовільні для вегетації; понад 1,6 – надмірна вологість (не спостерігалося).

У період вирощування пшениці озимої за 2018–2019 рр. середнє значення температури повітря становило 10,5 °С за середнього багаторічного показника 8,4 °С (за період сорок років), з межами мінливості від -3,5 °С до 23,9 °С (табл. 2.1).

За період дослідження максимальна температура у відповідний період була у червні 23,9 °С. Загальна кількість опадів протягом періоду вегетації становила 494,4 мм, що поступалося на 16,4 мм середній багаторічній у спостереженнях (511 мм). Більша вологість спостерігалася протягом вегетації у грудні (79,8 мм). За середніми даними протягом вегетації кількість опадів була 41,1 мм, що на 1,5 мм менше за середню багаторічну протягом періоду спостережень (42,6 мм). Загалом кількість опадів цілком задовольняла потреби озимої пшениці протягом вегетації у період 2018–2019 років.

Таблиця 2.1

Подекадні параметри кліматичних умов у період дослідження 2018–2019 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Кліматичний показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Спостереження	±	Фактичні	Спостереження	±	
VIII	23,4	20,4	-3,0	0,1	37	-36,9	-
IX	17,7	15,4	-2,3	73,8	36	37,8	1,35
X	11,5	8,5	-3,0	23,0	32	-9,0	0,82
XI	0,5	2,6	2,1	36,7	40	-3,3	-
XII	-1,7	-2	-0,3	79,8	52	27,8	-
I	-3,5	-5,4	-1,7	73,5	45	28,5	-
II	0,0	-4,1	-4,1	5,7	36	-30,3	-
III	4,3	0,7	-3,6	31,1	34	-3,1	-
IV	11,1	9,4	-1,7	32,2	38	-5,8	1,12
V	17,8	16	-1,8	48,2	46	2,2	1,42
VI	23,9	19,6	-4,3	30,5	59	-28,5	1,21
VII	21,4	21,3	-0,1	59,1	56	3,1	2,00
Середнє	10,5	8,5	2,0	41,1	42,6	-1,5	1,31
Сума				494,4	511	-16,6	

Задовільні показники ГТК фіксували у вересні, квітні, травні та червні, надмірна вологість була в липні. Таким чином, в умовах виконання дослідження протягом року складалися сприятливі та задовільні умови для вегетації пшениці озимої.

У період вирощування пшениці озимої за 2019–2020 рр. середня температура повітря становила 10,8 °С за середнього багаторічного показника 8,4 °С (у період за сорок років), з межами мінливості від -0,3 до 23,4 °С (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Подекадні параметри кліматичних умов у період дослідження 2019–2020 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	21,1	20,4	0,7	57,4	37,0	20,4	1,60
IX	16,2	15,4	0,8	19,7	36,0	-16,3	0,63
X	10,7	8,5	2,1	75,2	32,0	43,2	2,75
XI	4,4	2,6	1,8	30,0	40,0	-10,0	-
XII	2,2	-2,0	4,2	29,1	52,0	-22,9	-
I	-0,3	-5,4	5,1	24,8	45,0	-20,2	-
II	0,7	-4,1	4,8	84,9	36,0	48,9	-
III	6,9	0,7	6,2	21,0	34,0	-13,0	-
IV	8,9	9,4	-0,5	11,4	38,0	-26,6	0,66
V	13,8	16,0	-2,2	78,0	46,0	32,0	2,66
VI	21,6	19,6	2,0	48,4	59,0	-10,6	1,01
VII	23,4	21,3	2,1	30,3	56,0	-25,7	1,20
Середнє	10,8	8,5	2,3	42,5	42,6	-0,1	1,50
Сума				511,3	511,0	0,3	

За період дослідження максимальна температура у відповідний період була в липні й становила 23,4 °С. Загальна кількість опадів протягом періоду вегетації – 511,3 мм, що перевищувало на 0,3 мм середній багаторічний показник (511 мм). Найбільша вологість спостерігалася протягом вегетації у лютому (84,9 мм). За середніми даними протягом вегетації кількість опадів була 42,5 мм, що на 0,1 мм нижче, ніж середня багаторічна величина протягом періоду спостережень (42,6 мм). Загалом кількість опадів цілком задовольняла потреби озимої пшениці протягом вегетації у період 2019–2020 років.

Задовільними за показником ГТК були липень та червень. Більшість періодів протягом вегетації характеризувалася надмірною вологістю. Таким чином, протягом року складалися задовільні та умовно задовільні умови для вегетації пшениці озимої під час дослідження, надмірне зволоження протягом деяких періодів не вплинуло негативно на його результати.

У період вирощування пшениці озимої 2020–2021 рр. середня температура повітря становила 10,4 °С, водночас середня багаторічна температура дорівнювала 8,4 °С (у період за сорок років), з межами мінливості від -5,0 °С до 23,7 °С (табл. 2.3).

За період дослідження максимальна температура у відповідний період була в липні 23,7 °С. Загальна кількість опадів протягом періоду вегетації становила 432,1 мм, що на 78,9 мм менше, ніж середня багаторічна в спостереженнях (511 мм). Більша вологість спостерігалася протягом вегетації у червні (58,0 мм). За середніми даними протягом вегетації кількість опадів була 36,0 мм, це на 6,6 мм менше за середню багаторічну величину протягом періоду спостережень (42,6 мм). Загалом, кількість опадів цілком задовольняла потреби озимої пшениці протягом вегетації в період 2020–2021 років.

Задовільні за показником ГТК були квітень та травень, надмірна вологість зафіксована в серпні та червні, недостатня – у вересні та липні. Таким чином, протягом року складалися задовільні та умовно задовільні умови для вегетації пшениці озимої в умовах виконання дослідження. Надмірне та недостатнє зволоження протягом деяких періодів не вплинуло негативно на його результати.

Таблиця 2.3

Подекадні параметри кліматичних умов у період дослідження 2020–2021 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	22,8	20,3	2,5	55,0	36	19,0	1,45
IX	19,4	15,2	4,2	18,5	35	-16,5	0,72
X	6,9	8,4	-1,5	18,5	31	-12,5	-
XI	4,8	2,5	2,3	33,6	39	-5,4	-
XII	0,8	-2,1	2,9	34,5	51	-16,5	-
I	-5,0	-5,3	0,3	23,2	44	-20,8	-
II	-1,6	-4,2	2,6	63,1	35	28,1	-
III	2,9	0,8	2,1	39,0	33	6,0	-
IV	12,0	9,5	2,5	33,8	37	-3,2	1,11
V	16,0	16,1	-0,1	33,5	45	-11,5	0,82
VI	22,0	19,5	2,5	56,2	58	-1,8	1,40
VII	23,7	21,2	2,5	23,2	55	-31,8	0,68
Середнє	10,4	8,5	1,9	36,0	42,6	-5,6	1,03
Сума				432,1	511,0	-78,9	

У період вирощування пшениці озимої 2021–2022 рр. середня температура повітря становила 10,3 °С за середньої багаторічної 8,4 °С (у період спостережень за сорок років), з межами мінливості від -1,9 °С до 23,5 °С (табл. 2.4).

За період дослідження максимальна температура у відповідний період спостерігалася в липні 23,5 °С. Загальна кількість опадів протягом періоду вегетації становила 576,6 мм, що перевершувало на 65,6 мм середній багаторічний показник у спостереженнях (511 мм). Найбільша вологість

протягом вегетації спостерігалася в лютому (75,2 мм). За середніми даними протягом вегетації кількість опадів була 48,1 мм, що на 5,5 мм менше за середню багаторічну величину протягом періоду спостережень (42,6 мм). Загалом, надходження опадів цілком задовольняло потреби озимої пшениці протягом вегетації в період 2021–2022 рр.

Таблиця 2.4

Подекадні параметри кліматичних умов у період дослідження 2021–2022 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	22,1	20,3	1,8	51,1	36	15,1	1,38
IX	18,3	15,2	3,1	34,6	35	-0,4	0,79
X	6,5	8,4	-1,9	38,4	31	7,4	-
XI	5,1	2,5	2,6	67,7	39	28,7	-
XII	2,1	-2,1	4,2	49,9	51	-1,1	-
I	-4,1	-5,3	1,2	34,3	44	-9,7	-
II	-3,7	-4,2	0,5	75,2	35	40,2	-
III	2,7	0,8	1,9	57,1	33	24,1	-
IV	11,7	9,5	2,2	53,7	37	16,7	1,70
V	15,9	16,1	-0,2	39,3	45	-5,7	0,81
VI	23,1	19,5	3,6	29,5	58	-28,5	0,71
VII	23,5	21,2	2,3	45,8	55	-9,2	0,88
Середнє	10,3	8,5	1,8	48,1	42,6	5,5	1,05
Сума				576,6	511,0	65,6	

Задовільними за показником ГТК були травень і липень. Надмірна вологість спостерігалася в серпні, квітні, недостатня – у вересні та червні. Таким чином, протягом року складалися задовільні та умовно задовільні умови для

вегетації пшениці озимої в умовах виконання дослідження. Надмірне та відносно недостатнє зволоження протягом деяких періодів не вплинуло негативно на результати дослідження.

У період вирощування пшениці озимої 2022–2023 рр. середня температура повітря становила 10,9 °С за середньої багаторічної 8,4 °С (у період спостережень за сорок років), з межами мінливості від -0,7 °С до 23,3 °С (табл. 2.5).

Таблиця 2.5

Подекадні параметри кліматичних умов у період дослідження 2022–2023 рр. (за даними Дніпровської метеостанції)

Місяць	Показник						
	Температура повітря, °С			Опади, мм			ГТК
	Фактична	Багаторічна	±	Фактичні	Багаторічні	±	
VIII	23,1	20,3	2,8	31,1	36	-4,9	0,78
IX	18,9	15,2	3,7	14,9	35	-20,1	0,61
X	6,1	8,4	-2,3	31,7	31	0,7	-
XI	5,9	2,5	3,4	43,2	39	4,2	-
XII	3,8	-2,1	5,9	69,8	51	18,8	-
I	-0,7	-5,4	4,7	46,1	45,0	1,1	-
II	0,9	-4,1	5,0	34,2	36,0	-1,8	-
III	5,8	0,7	5,1	41,0	34,0	7,0	-
IV	8,5	9,4	-0,9	37,4	38,0	-0,6	0,82
V	12,9	16,0	-3,1	48,0	46,0	2,0	0,91
VI	21,9	19,6	2,3	59,4	59,0	0,4	1,10
VII	23,3	21,3	2,0	52,2	56,0	-3,8	1,27
Середнє	10,9	8,5	2,4	42,4	42,6	0,2	0,92
				509,0	511,0	-2,0	

Максимальна температура у відповідний період була в липні – 23,3 °С.

Загальна кількість опадів протягом періоду вегетації становила 509 мм, що поступалося на 2 мм середнім багаторічним показникам у спостереженнях (511 мм). Найбільша вологість протягом періоду вегетації спостерігалася в червні (59,0 мм). За середніми даними протягом вегетації кількість опадів була 42,4 мм, що на 0,2 мм нижче за середній багаторічний показник протягом періоду спостережень (42,6 мм). Загалом, надходження опадів цілком задовольняло потреби озимої пшениці під час вегетації в період 2022–2023 років.

Задовільними за показником ГТК були такі місяці: серпень, квітень, травень, червень. Надмірна вологість протягом вегетації спостерігалася в липні, недостатня – у серпні. За результатами цього періоду протягом року складалися задовільні та оптимальні умови для вегетації пшениці озимої в умовах виконання дослідження, надмірне та недостатнє зволоження протягом деяких періодів не вплинуло негативно на його результати.

Таким чином, ґрунтово-кліматичні умови протягом усього дослідного періоду (2018–2023 роки) були задовільними або сприятливими для вегетації мутантних популяцій та лінійного матеріалу пшениці озимої, особливо це стосується кліматичних умов. Ґрунтові умови та наявність поживних речовин відповідають необхідному рівню. Жодних суттєвих абіотичних стресів, здатних достовірно-негативно вплинути на отримані результати, не зареєстровано.

2.4. Методика тестування екогенетичної токсичності

Виявлення мутаційних змін у суб’єктів дії виконують на рівні хромосомного апарату (цитогенетичний аналіз) та організму в цілому (візуально, біохімічний аналіз). Основним параметром мутагенної дії екогенетичного чинника на рівні хромосомного апарату є виявлення численних аберацій. Дослідження цитогенетичної активності в початкових мітозах, на думку деяких провідних науковців, надає достатньо інформації про явища, які відбуваються на початкових етапах впливу активності чинників різного механізму дії, та допомагає ідентифікувати їхні особливості [55]. Тому першим етапом виконання дослідів з експериментального мутагенезу є вивчення цитогенетичної мінливості

на прикладі хромосомного апарату первинних клітинних систем. Цитогенетичне дослідження перетворень у хромосомному апараті здійснюється під час перших регулярних поділів первинної кореневої системи пшениці на стадії пізньої метафази та ранньої анафази за такими видами перебудов, як фрагменти та мости, у лабораторних умовах.

Після впливу екогенетичних чинників насіння (сухе та попередньо замочене протягом доби) пророщували в чашках Петрі на зволоженому дистильованою водою фільтрувальному папері в термостаті за температури +25 ^{0}C [77]. Після цього з центральної частини корінців відрізали кінчик довжиною 0,9-1,1 см з подальшою фіксацією цитогенетичної мінливості у фіксаторі Карнуа, який складався з трьох частин 96 % етилового спирту та однієї частини оцтової кислоти, добовий період фіксації. Дослідний матеріал зберігався у 70 % етиловому спирті за температури не більш ніж +2 ^{o}C у холодильнику. За кожною дією екогенетичного чинника та води в контролі зберігалося до 25-30 корінців.

Аналіз цитогенетичної активності виконували на тимчасово підготовлених давлених зразках, які фарбували ацетокарміном. У випадках, коли первині корінці давляться неякісно, здійснюється мацерація тканин 45 % розчином оцтової кислоти. Зразки готували відповідно до стандартних протоколів [103, 249]. За контроль спонтанного рівня хромосомних аберацій використовували насіння відповідних сортів, оброблене дистильованою водою без застосування хімічних мутагенів. Решту зразків тримали у 70 % спирті за низьких додатних температур.

Аберації хромосомного апарату можна досліджувати в другій та третій фазах поділу. У цих умовах досліджували інтенсивність виникнення спадкових змін та в деякому сенсі встановлювали природу порушень на рівні ядерного апарату. З використанням цих протоколів можна досліджувати поодинокі та парні фрагменти, хромосомні мости, хроматидні мости, мікроядра та відстаючі хромосомим [103, 249].

Цитогенетичні препарати після обробки вивчали за збільшення у 600 разів на світловому мікроскопі Micromed XS-3330. Фотографування виконували камерою 5M, що входить до штатного устаткування. Обсяг дослідження становив не менше 500 клітин, за можливості не менш ніж 1000 клітин за кожним впливом екогенетичних чинників та контролем за варіантами.

2.5. Аналіз мутаційної мінливості в популяціях та лінійного матеріалу

У першому поколінні була отримана мутантна популяція, створена через вплив екогенетичної активності сайт-специфічних хімічних чинників. Вручну на 10-рядкових експериментальних ділянках (довжина рядка 1,5 м) було висіяно по 1000 замочених зернин кожного зразка. Контролем досліду було замочене у воді зерно вихідних форм, які висівали через кожен зразок.

У другому поколінні отриманий матеріал висівали вручну (кожну отриману сім'ю окремо) теж у рядки 1,5 метра завдовжки з шириною міжрядь 0,15 м. Сім'єю вважали висіяний один колос, ураховуючи стандартні протоколи експериментального мутагенезу культури. У разі ідентифікації в другому поколінні змінених форм надалі в третьому поколінні їх також висівали вручну на дворядкових ділянках (довжина рядка 1,5 м з шириною міжрядь 0,15 м). Протягом онтогенезу першого покоління мутантних популяцій 2018–2019 рр підраховували схожість та виживання рослин та здійснювали облік домінантних мутацій (наголосимо, дуже рідкісних у першому поколінні) у відповідні фази прояву. Також у першому поколінні вивчали ефекти мутагенної депресії, спричинені впливом мутагенів на основні елементи структури, які визначали продуктивність рослин згідно з існуючими протоколами (досліджували 50 типових рослин у кожному варіанті з урахуванням крайового ефекту). За дією кожного варіанта екогенетичного чинника намагалися добрати не менш ніж 500 колосків першого покоління мутантної популяції сортів пшениці для висівання за сім'ями в наступному поколінні. У разі високих ефектів мутагенної депресії, особливо за використання найвищих концентрацій супермутагенів з високими ушкоджувальними властивостями (АН, ДМС, ЕМС), добирали матеріал по

можливості, за наявністю повністю розвиненого, продуктивного колоса згідно загальної схеми (Рис. 2.1).



Рис. 2.1. Алгоритм виконання дисертаційного дослідження

У першому поколінні мутантної популяції виконували обчислення схожості та виживання рослин у польових умовах після зимового періоду. Схожість у польових умовах підраховували через три тижні після посіву дослідних зразків, таким чином усувалася ймовірність появи додаткових сходів

для замоченого зерна з деяким гальмуванням проростання як післядії мутагена або внаслідок фізіологічних особливостей. Використовували метод загального підрахунку рослин у кожній ділянці.

Показник виживання рослин в першому поколінні після зимового періоду визначали у відсотках як співвідношення кількості рослин, що вижили, до загальної кількості, що були посіяні. Такими, що вижили, вважали рослини, які дали хоча б один продуктивний колос згідно з протоколами випробування.

Ступінь стерильності пилку визначали за фарбуванням ацетокарміном та визначенням його інтенсивності у світловий мікроскоп. Загальний обсяг дослідів 20–25 зразків.

Досліджували такі ключові ознаки структури продуктивності, які впливають на підсумкову врожайність: висота рослини пшениці, загальна та продуктивна кущистість, довжина головного колоса, кількість колосків у головному колосі, кількість зерна під час обмолоту головного колоса, маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини пшениці озимої, маса тисячі зерен.

Мутації візуально відрізняли через старанний огляд усіх рослин будь-якої сім'ї під час проходження ними відповідних стадій онтогенезу переважно в першому–четвертому поколіннях M_1–M_4 згідно зі стандартним протоколом випробування [352]. Більшу частину візуальних макромутацій ідентифікували в другому поколінні та перевіряли успадкування змін переважно в третьому поколінні.

У фазу повних сходів підраховували хлорофільні та інші зміни, які можливо виділити на цьому етапі. Під час повного колосіння визначали візуально зміни структури стебла, колоса та листя, ідентифікували наявність ступеня інтенсивності воскової поволоки та її можливу відсутність, ураховували дати проходження фенофази та можливі ефекти мутагенної депресії або зміни за строками стиглості, використовуючи реєстрацію цієї фази за календарними термінами у вихідної форми. Як стандарт ранньостиглості використовували сорт Корисна (ранні строки стиглості). Строки стиглості додатково підтверджувалися спостереженням за потенційно ранніми та пізніми формами в період цвітіння. На

цьому етапі виявляли також усі можливі системні мутації та зміни структури колоса.

Протягом усього періоду онтогенезу пшениці озимої виконували ідентифікацію стійких до хвороб та вилягання форм, продуктивних ліній, кущистості та змін за висотою рослин. Рослини та сім'ї з наявними змінами відмічали етикетками, на яких зазначали змінену ознаку/ознаки, польовий номер та варіант обробки мутагенами з концентрацією речовини та сортом. Усі дані реєстрували в журналах польових спостережень [364].

Під час збирання врожаю в другому поколінні всі сім'ї зі змінами добирали індивідуально за кожним варіантом дії чинника та окремо обмолочували кожен сніп або рослину (залежно від поширення ідентифікованої ознаки) у першому поколінні (колоса). Те саме виконували для наступного покоління, але там матеріали визначали як потенційні лінії [353].

Як мутації ідентифікували змінені рослини та лінії після підтвердження наявності цієї ознаки або змін у неї в наступному поколінні (для переважної кількості випадків – у третьому). Повторний прояв зміни в потомстві використовували як критерій її спадкового характеру та відмежування від модифікаційної мінливості; зміни, виявлені в одному поколінні та не підтверджені в потомстві, до обліку частоти мутацій не включали. Ідентичність досліджуваного матеріалу в поколіннях контролювали за польовим номером, вихідним сортом, варіантом мутагенної обробки та концентрацією чинника відповідно до польового маркування і журналів спостережень. Підрахунок частоти мутантних випадків виконували обчисленням відношення кількості сімей/рослин зі змінами до загальної кількості сімей, що були вивчені в другому поколінні. У третьому поколінні здійснювали весь комплекс фенологічних спостережень та опис усіх змін, зокрема новоутворених. Мутанти за рецесивними алелями в третьому поколінні успадковувалися без розщеплень, а у сім'ях з домінантними змінами спостерігали можливе вищеплення вихідного фенотипу. У третьому поколінні також виявляли нові спадкові зміни в дослідному матеріалі. Третє покоління висівали за потенційними лініями зі

змінами – кожна лінія індивідуально у дворядковій ділянці, довжина рядка 1,5 м, міжряддя 0,15 м, контролем була вихідна форма через кожні 20 ділянок випробування (загальна схема, як для порівняльного випробування) [91].

У третьому поколінні було дібрано мутанти з практично-цінними поліпшеними ознаками для подальшого дослідження, контрольного випробування на продуктивність та якість з перспективою можливого практичного використання, а також генетично-цінні форми з рідкісними змінами або змінами, які можливі до використання як компоненти в майбутніх схрещуваннях [92].

Обробка отриманих даних тільки з підрахунком частоти мутацій не завжди коректна з позиції визначення генетичної активності чинника, особливо з урахуванням сайт-специфічного механізму дії. Також для встановлення спроможності в індукції мутантних змін необхідно ураховувати кількість ознак, за якими відбуваються зміни, для кожного варіанта дії. По-перше, це має значення для встановлення динаміки мутаційного процесу залежно від зміни концентрації діючої речовини. По-друге, такий показник, який ураховує і кількість, і якість мутаційного процесу (рівень мінливості), є більш чистим від стохастичних флуктуацій за математико-статистичного аналізу. Мінливість отриманих форм обчислювали таким чином [263, 351]:

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

де P_v – рівень мінливості за кожним варіантом;

α – кількість мутантних випадків до загальної кількості сімей у варіанті;

γ — кількість ознак, за якими знаходили бодай одну зміну, що успадковувалася за кожним варіантом.

Дослідження четвертого та п’ятого поколінь мутантних ліній виконано з детальним описом мутантних параметрів. Для визначення змін за продуктивністю аналізували структуру врожайності відповідних зразків (25 рослин із зразка). Площа облікової ділянки – 2–10 $м^2$ залежно від періоду дослідження, повторність одно-двократна, стандарт та вихідна форма через

десять зразків. Як стандарт для визначення продуктивних форм використовували кращу вихідну форму [53, 57].

У четвертому поколінні остаточно відбувалася класифікація отриманих змін як мутацій. Виконували аналіз врожайності та визначали технологічні якості зерна мутантів четвертого-п'ятого поколінь. Технологічні якості зерна в контрольному випробуванні досліджували аналізом відсоткового вмісту білка та клейковини в четвертому-п'ятому поколіннях та протоколами рідинної хроматографії визначали вміст гліадинів і високо- та низькомолекулярних форм глютенінів у можливих господарсько-цінних форм та системних мутацій. Вміст білка в ліній пшениці визначали за аналогом методу Кейдаля протоколом CNS Model Flash EA 1112 серія Thermo Logiciel Eager 300. За протоколами методу рідинної хроматографії визначали гліадини та глютеніни RP-HPLS відповідно до методів екстракції MO-BIG- 001 та MO-BIG- 003; внутрішній протокол безпосереднього аналізу MO-BIG- 006. Розчини для екстракції білкових компонентів: розчин I – Na_2HPO_4, $2H_20$ 50 mM, NaCl 0,1 M, pH 7,8 (екстракція альбумінів/глобулінів у різних формах); розчин II – 70 % етанол (екстракція гліадинів); розчин III – $Na_2B_4O_7$, 10 H_2O, pH 9,8, розчин пропанолу 30 %, DTT 0,1 % (дитіотрейтол) (екстракція гліадинів відповідно до стандартних внутрішніх протоколів GDES INRA [96].

Фотосинтетичну активність листкового апарату під час колосіння сортів пшениці озимої визначали приладом SPAD-502 з подальшим перерахунком на визначення концентрації хлорофілу (a+b) відповідно до загальновизнаної методики для зернових культур за формулою Chl = 10M0,265, де M – реєстрація в одиницях вимірювання SPAD [23, 29, 390].

Здійснювали аналіз на вміст таких органогенних елементів: кальцію, фосфору, сірки, магнію, калію (в одиницях вимірювання грами на кілограм (г/кг)); цинку, міді, молібдену, кобальту, марганцю (у міліграмах на кілограм (мг/кг)). Досліди виконували в лабораторії науково-дослідного центру біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК ДДАЕУ.

Перед дослідженням виконували мінералізацію зразків зерна з використанням систем мікрохвильової обробки Multiwave GO Plus від виробника Anton Paar (Австрія). Відповідно до стандартного протоколу до наважки кожного зразка масою 0,5 г додавали 10 мл 65 %-ї азотної кислоти та 1 мл концентрованої соляної кислоти (Sigma-Aldrich). Час мінералізаційного розкладання (разом з часом на охолодження) тривав не менш ніж 45 хв за температури 185 °C.

Наявність мінеральних речовин визначали аналізом із застосуванням атомно-емісійного спектрометра з індуктивно-зв'язаною плазмою Agilent 5110 через визначення інтенсивності емісії світла з фіксованими довжинами хвилі. За стандарт під час аналізу використовували мультиелементний розчин виробництва Agilent.

Лінії, відібрані в четвертому поколінні, висівалися в контрольне випробування п'ятого покоління для подальшого дослідження продуктивності та якості зерна у двократній повторності, облікова площа дослідної ділянки становила 10 м^2.

Математико-статистичний аналіз отриманих даних виконували за модулем факторного аналізу з попарним порівнянням за тестом Тьюкі, достовірність відмінності між варіантами в дослідженнях, варіантами та контролем визначали за критерієм Фішера. Математико-статистично достовірність встановлювали також за масивом даних post hoc методами під час визначення однорідної мінливості за групами. Нормальність розподілу дат у сукупності визначали за критерієм Краскела–Воллеса та обчислювали за базовими статистиками коефіцієнти асиметрії (As) та ексцесу (Ex) [200]. Дискримінантий та кластерний аналіз виконували за загальновизнаними методиками. Дисперсійний аналіз застосовували для оцінки достовірності впливу досліджуваних чинників та їх взаємодії відповідно до постановки конкретного експерименту. Перед проведенням дисперсійного аналізу перевіряли відповідність вибірок основним статистичним припущенням. Після встановлення загальної статистично значущої різниці між варіантами множинні порівняння середніх значень виконували за критерієм Тьюкі при рівні значущості $p \leq 0,05$. Обчислювали

відповідні лімітні значення для визначення дискримінантних функцій та враховували такі умови [409]:

1. Закономірність розподілу дат для кожного кластера об'єктів є нормальною за усіма дослідженими параметрами – виконували перевірку під час обчислення критерію Колмогорова–Смірнова для даних цитогенетичного аналізу та обчислення частот та спектрів змін, додатково визначали коефіцієнти асиметрії та ексцесу для всіх типів застосованого математико-статистичного аналізу. Розподіл достовірно не відхилився від нормального для всіх випадків за будь-якого типу аналізу [126].

2. Жодний модельний параметр не був лінійно-залежною комбінацією інших ознак за будь-яких умов.

3. Первинні матриці коваріацій для будь-яких кластерів рівні між собою за кількістю дат: перевірка відбувалася через застосування базових статистик Statistic 10.0, модуль – описова статистика, пакети різних типів факторного, кластерного та дискримінантного аналізу.

4. Моделювання може відбуватися за наявності не менше двох кластерів – використовували щонайменше 8 кластерів за генотипами та відповідно до варіантів за кожною застосованою речовиною.

5. Кількість об'єктів у досліджених кластерах відповідає вимогам застосованого методу для структурного аналізу – на рівні 50, цитогенетичної мінливості – до 25 зразків загальною кількістю 500 – 1000 клітин, аналіз змін не менше ніж 200 сімей.

6. Обчислення дискримінантних функцій виконували відповідно до інтервальної шкали [113, 328].

Класифікували відстань у кластерах за евклідовими вимірюваннями за припущення нормальності розподілу дат. Обчислювали первинну кореляційну матрицю для параметрів структури продуктивності, цитогенетичної мінливості та частот і спектра мутаційних змін залежно від генотипмутагенної взаємодії. Для математико-статистичного підрахунку отриманих даних застосовували пакет багатовимірного статистичного аналізу Statistica 10.0. Виконували такі

дослідження: обчислення первинних матриць кореляцій та коваріацій, виявлення модельних та немодельних параметрів, визначення дискримінантних функцій та класифікаційне групування за цими функціями, обчислення коефіцієнтів кореляції канонічних функцій, оцінка функцій за статистичними особливостями, оцінка центроїдів ідентифікованих груп за відстанню об’єктів між собою та між іншими групами з метою віднесення до певного кластера, побудова двокоординатних графіків.

Висновки до розділу 2

1. Ґрунтово-кліматичні умови були задовільними та оптимальними (порівняно з багаторічними даними) для онтогенезу мутантних популяцій, сімей та ліній пшениці озимої протягом усього періоду виконання польових дослідів. Перевищення оптимального рівня вологості та незначні посухи суттєво не перешкоджали дослідженням.

2. Протоколи дослідження відповідають загальноприйнятим для дослідів з експериментального мутагенезу й визначення активності екогенетичних чинників та дають змогу показати активність чинників різної природи з урахуванням їхньої сайт-специфічності у форм пшениці озимої на всіх рівнях агроекологічної організації – від дослідження ефектів мутагенної депресії в разі створення мутантної популяції до ідентифікації змін та їх успадкування в наступних поколіннях.

3. Методи математико-статистичної обробки відповідають виконаним польовим та лабораторним дослідженням та об’єктивно оцінюють варіативність отриманого матеріалу, здатні показати статистично достовірні відмінності між окремими варіантами, виділити модельні ознаки, класифікувати отриманий матеріал.

4. Загальна схема польових та лабораторних досліджень повністю відповідає протоколам провідних міжнародних організацій та вітчизняній практиці виконання дослідів з експериментального мутагенезу та екологічної генетики злакових культур.

РОЗДІЛ 3
ВИКОРИСТАННЯ САЙТ-СПЕЦИФІЧНОЇ ДІЇ АГЕНТІВ З ЕКОГЕНЕТИЧНОЮ ТОКСИЧНІСТЮ

3.1. Ефекти ДАБ (1,4-бісдіазоацетилбутану) як екогенетичного чинника

Розуміння того, як конкретні генотипи реагують на різноманітні мутагени, допомагає ідентифікувати генетичні механізми толерантності для певного чинника [179, 182]. Такі дослідження можуть містити вивчення шляхів репарації ДНК, антиоксидантної відповіді та інших захисних механізмів. Знаходження балансу між мутагенною депресією і концентрацією/дозою чинника та вивчення можливостей прояву стимуляції важливе для протоколів мутагенезу, які використовують у генетичному поліпшенні [178]. Розуміння того, як низькі дози або концентрації мутагенів можуть стимулювати певні генетичні форми без значного зниження онтогенетичних параметрів, може допомогти в розробці більш ефективних і безпечних протоколів екологічної генетики [41, 43]. Певна взаємодія між генотипами рослин та мутагенами може посилювати негативні наслідки [44, 45].

Хоча сучасні технології, такі як інсерційний мутагенез, дозволяють точкове внесення змін у геном, мінімізуючи несприятливі ефекти та потребу в масштабних дослідження, але навіть за наявності цих технік традиційний експериментальний мутагенез відрізняється ефективністю у створенні генотипів з бажаними властивостями [52].

Інтеграція результатів експериментального мутагенезу з традиційними методами може підвищити ефективність, надаючи можливість використовувати мутанти як цінні компоненти для подальшого добору [47].

Результати моніторингу схожості після дії хімічного чинника та підрахунку рослин, які вижили після комплексної дії несприятливих чинників зимового періоду, наведено в таблиці 3.1.

Згідно з математико-статистичним аналізом (факторний аналіз) щодо впливу генотипу вихідного матеріалу та підвищення концентрації мутагена (ДАБ) на зниження (або стимуляцію) показників схожості та виживання показано, що фактор вихідного матеріалу діяв з дуже високим рівнем достовірності для схожості ($F=77,62$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$) та виживання рослин мутантної популяції ($F=91,17$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$), але фактор підвищення концентрації показав статистично достовірний вплив на зниження обох показників (для схожості $F=16,22$; $F_{0,05}=2,49$; $P < 0,01$, для виживання $F=21,17$; $F_{0,05}=2,49$; $P < 0,01$). Для обох показників було продемонстровано статистично достовірний рівень взаємодії природи вихідного матеріалу та підвищення концентрації, було зафіксовано суттєву індивідуальну реакцію на вплив ДАБ як екогенетичного чинника, що становило відповідно для схожості $F=6,22$; $F_{0,05}=4,75$; $P = 0,01$ та виживання $F=9,17$; $F_{0,05}=4,75$; $P < 0,01$ як параметрів мутагенної депресії.

Так, лише для сорту Балатон не було різниці за схожістю та виживанням між дією ДАБ 0,2 % та 0,3 %, різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною. Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням ($F=6,07$; $F_{0,05}=3,11$; $P=0,01$), крім контролю ($F=3,07$; $F_{0,05}=3,11$; $P=0,06$).

Для сорту Боровиця не було різниці за схожістю між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % ($F=2,22$; $F_{0,05}=2,98$; $P=0,07$). Різниця за виживанням та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=7,12$; $F_{0,05}=2,98$; $P<0,01$). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням, крім контролю ($F=2,00$; $F_{0,05}=3,11$; $P=0,08$).

Для сорту Зелений гай не було різниці за схожістю між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % ($F=2,17$; $F_{0,05}=2,98$; $P=0,07$) . Різниця за виживанням та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=8,02$; $F_{0,05}=2,98$; $P<0,01$). Також достовірною була

різниця між схожістю та виживанням, крім контролю (F=2,45; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Для сорту Золото України не було різниці за схожістю між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,13; $F_{0,05}$=2,98; P=0,07). Різниця за виживанням та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=8,07; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням, крім контролю (F=2,34; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Для сорту Каланча не було різниці за виживанням між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,88; $F_{0,05}$=2,98; P=0,06). Різниця за схожістю та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=7,05; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням, крім контролю (F=2,78; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Нива одеська не було різниці за виживанням між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,83; $F_{0,05}$=2,98; P=0,06). Різниця за схожістю та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=7,45; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням, крім контролю (F=2,97; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Полянка не було різниці за схожістю між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,15; $F_{0,05}$=2,98; P=0,07). Різниця за виживанням та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=6,72; $F_{0,05}$=2,98; P=0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням, крім контролю (F=2,31; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Для сорту Почайна не було різниці за схожістю між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,11; $F_{0,05}$=2,98; P = 0,07). Різниця за виживанням та різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=6,63; $F_{0,05}$=2,98; P=0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням, крім контролю (F=2,35; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Таблиця 3.1

Схожість та виживання сортів пшениці озимої за дії ДАБ у першому поколінні, 2018/19 рр.

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт.	%	шт.	%
Балатон, кт.	987	98,7 ± 1,4[a]	949	94,9 ± 1,1[a]
Балатон, ДАБ 0,1%	889	88,9 ± 1,6[b]	862	86,2 ± 1,3[b]
Балатон, ДАБ 0,2 %	812	81,2 ± 1,1[c]	781	78,1 ± 1,0[c]
Балатон, ДАБ 0,3 %	782	78,2 ± 1,0[c]	763	76,3 ± 1,6[c]
Боровиця, кт.	992	99,2 ± 1,6[a]	990	99,0 ± 1,5[a]
Боровиця, ДАБ 0,1%	911	91,1 ± q,9[b]	882	88,2 ± 1,5[b]
Боровиця, ДАБ 0,2 %	864	86,4 ± 1,2[b]	804	80,4 ± 1,4[c]
Боровиця, ДАБ 0,3 %	809	80,9 ± 1,7[c]	756	75,6 ± 1,0[d]
Зелений гай, кт.	997	99,7 ± 1,6[a]	981	98,1 ± 0,9[a]
Зелений гай, ДАБ 0,1%	917	91,7 ± 1,2[b]	892	89,2 ± 0,8[b]
Зелений гай, ДАБ 0,2 %	865	86,5 ± 1,9[b]	814	81,4 ± 1,1[c]
Зелений гай, ДАБ 0,3 %	809	80,9 ± 1,4[c]	759	75,9 ± 1,2[d]
Золото України, кт.	992	99,2 ± 1,3[a]	984	98,4 ± 1,1[a]
Золото України, ДАБ 0,1%	931	93,1 ± 1,1[b]	893	89,3 ± 1,2[d]
Золото України, ДАБ 0,2 %	881	88,1 ± 0,8[b]	832	83,2 ± 1,7[c]
Золото України, ДАБ 0,3 %	803	80,3 ± 1,6[c]	756	75,6 ± 1,1[d]
Каланча, кт.	988	98,8 ± 1,5[a]	980	98,0 ± 1,3[a]
Каланча, ДАБ 0,1%	924	92,4 ± 1,6[b]	871	87,1 ± 0,9[b]
Каланча, ДАБ 0,2 %	869	86,9 ± 1,1[c]	841	84,1 ± 1,2[b]
Каланча, ДАБ 0,3 %	820	82,0 ± 1,0[d]	760	76,0 ± 1,1[c]
Нива одеська, кт.	991	99,1 ± 0,9[a]	983	98,3 ± 1,3[a]
Нива одеська, ДАБ 0,1%	907	90,7 ± 0,7[b]	863	86,3 ± 1,4[b]
Нива одеська, ДАБ 0,2 %	867	86,7 ± 1,1[c]	819	81,9 ± 1,0[b]
Нива одеська, ДАБ 0,3 %	803	80,3 ± 1,5[d]	769	76,9 ± 0,9[c]
Полянка, кт.	990	99,0 ± 1,1[a]	985	98,5 ± 1,2[a]
Полянка, ДАБ 0,1%	912	91,2 ± 1,6[b]	866	86,6 ± 1,7[b]
Полянка, ДАБ 0,2 %	871	87,1 ± 1,3[b]	817	81,7 ± 1,6[c]
Полянка, ДАБ 0,3 %	814	81,4 ± 1,3[c]	716	71,6 ± 1,5[d]
Почайна, кт.	992	99,2 ± 1,5[a]	983	98,3 ± 1,6[a]
Почайна, ДАБ 0,1%	917	91,7 ± 1,7[b]	865	86,5 ± 1,0[b]
Почайна, ДАБ 0,2 %	855	85,5 ± 0,9[b]	801	80,1 ± 0,9[c]
Почайна, ДАБ 0,3 %	804	80,4 ± 1,6[c]	734	73,4 ± 1,2[d]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Найменше матеріалу вижило за дії на сорти Полянка та Почайна, але навіть там межа сягає 70 % і є значно вищою, ніж для визначення $ЛД_{50}$, тобто

застосовані концентрації ДАБ можна віднести до помірних та оптимальних, і жодним чином не до високих, напівлетальних, критичних.

Таким чином, щодо депресії за параметром схожості достовірно за реакцією можна виділити вихідний матеріал сорту Балатон. У всіх випадках статистично достовірно показник виживання відрізнявся від показника схожості. Матеріал мав суттєві проблеми через вплив ДАБ: фіксувалася віддалена загибель рослин через значні проблеми з фізіологічним станом одержаного восени мутантного матеріалу. Менш толерантними до цього типу дії виявилися сорти Полянка та Почайна ($F=9,15$; $F_{0,05}=2,11$; $P=0,02$).

У результаті впливу на рослинний матеріал ДАБ як екогенетичного чинника було сповільнено перебіг деяких фаз онтогенезу. Найбільше це спостерігалося для матеріалу, обробленого мутагеном з найвищою концентрацією, але затримка не перевищувала 2-3 дні порівняно з вихідною формою, що не можна вважати значущим відхиленням.

Ще одним наслідком мутагенного впливу є суттєві проблеми з фертильністю в рослин першого покоління мутантної популяції. Результати аналізу рівня фертильності сортів пшениці озимої порівняно з вихідним матеріалом наведено в таблиці 3.2. За результатами факторного аналізу цього показника можна констатувати, що він набагато достовірніше відтворює вплив поступового підвищення концентрації ДАБ ($F=47,89$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$) та не так, але все таки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=8,02$; $F_{0,05}=3,07$; $P=0,01$).

Так, для сорту Балатон не було різниці за фертильністю між дією ДАБ 0,1 % та контролем ($F=2,35$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$). Різниця з контролем для всіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=5,65$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Для сорту Боровиця різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=7,17$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Для сорту Зелений гай не було різниці за фертильністю між дією ДАБ 0,1 % та контролем ($F=2,41$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$). Різниця з контролем для всіх інших

концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=8,15; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Золото України різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=7,92; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Таблиця 3.2

Рівень фертильності в зразках мутантної популяції в першому поколінні, 2018/19 рр.

Сорт	Контроль	ДАБ 0,1%	ДАБ 0,2 %	ДАБ 0,3 %
Балатон	$94,8 \pm 0,9^{a}$	$93,2 \pm 0,7^{a}$	$87,1 \pm 1,1^{b}$	$80,0 \pm 1,0^{c}$
Боровиця	$95,9 \pm 0,7^{a}$	$92,1 \pm 1,1^{b}$	$86,5 \pm 0,8^{c}$	$79,2 \pm 0,7^{d}$
Зелений гай	$97,2 \pm 1,5^{a}$	$94,0 \pm 1,3^{a}$	$84,9 \pm 0,7^{b}$	$77,3 \pm 0,5^{c}$
Золото України	$98,0 \pm 0,8^{a}$	$92,9 \pm 1,1^{b}$	$85,5 \pm 0,9^{c}$	$78,9 \pm 1,2^{d}$
Каланча	$96,3 \pm 0,9^{a}$	$91,9 \pm 1,1^{b}$	$86,1 \pm 1,0^{c}$	$76,8 \pm 1,4^{d}$
Нива одеська	$97,8 \pm 1,0^{a}$	$93,6 \pm 0,9^{b}$	$86,6 \pm 1,1^{c}$	$79,2 \pm 1,5^{d}$
Полянка	$95,5 \pm 0,8^{a}$	$94,1 \pm 1,3^{a}$	$85,7 \pm 0,8^{b}$	$78,7 \pm 1,3^{c}$
Почайна	$95,9 \pm 0,9^{a}$	$92,8 \pm 0,8^{b}$	$84,8 \pm 0,5^{b}$	$79,0 \pm 1,1^{c}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Для сорту Каланча різниця за фертильністю з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=7,56; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Нива одеська різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=8,10; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для сорту Полянка не було різниці за фертильністю між дією ДАБ 0,1 % та контролем (F=2,34; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Різниця з контролем для всіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=7,85; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Почайна не було різниці за фертильністю між дією ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,41; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Різниця з контролем для всіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=8,00; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

За цим показником можна зробити висновок, що для окремих варіантів (сорти Балатон, Зелений гай, Полянка) стерильність статистично вагомо не зростала за концентрації ДАБ 0,1 % (F=2,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07). Тільки в разі

використання як вихідного матеріалу генотипу Почайна статистично значуще не відрізнялися за активністю концентрації ДАБ 0,1 % та 0,2 % (F=2,26; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). У всіх випадках впливу найвищої концентрації ДАБ 0,3 % цей варіант достовірно відрізнявся за дією від попереднього (F=9,26; $F_{0,05}$=2,11; P=0,01).

У таблиці 3.3 показано особливості прояву ефектів мутагенної депресії (стимуляції не відмічалося на жодній ознаці) у елементів структури врожайності рослин пшениці в першому поколінні після факту мутагенної дії ДАБ. Дослідження виконували загалом за дев'ятьма основними ознаками, у таблицю занесені лише ті параметри, які проявили задовільну мінливість та які можна використовувати в перспективі як моніторингові для вивчення ефектів депресії в першому поколінні.

Так, параметри загальної та продуктивної кущистості, довжини головного колоса, кількості колосків у головному колосі безпосередньо в таблиці не наведені, оскільки значущі відмінності від контролю спостерігалися переважно лише за дії ДАБ 0,3 %, та й то не для всіх сортів та не для всіх ознак.

Кількість зерен з головного колоса варіювала доволі слабо залежно від зростання концентрації ДАБ. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДАБ статистично не впливало на варіацію за цією ознакою (F=2,34; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06), але прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=4,77; $F_{0,05}$=3,07; P=0,01). Параметр кількості зерна з головного колоса варіює доволі слабо й лише дія концентрації ДАБ 0,3 % призводить до значущого її зниження. Загалом, ознака за проявом ближча до низькомінливих, єдина різниця – значуща депресійна відповідь на дію найвищої концентрації.

Висота рослин у сортів пшениці, які піддані мутагенній дії, варіювала досить сильно залежно від зростання концентрації ДАБ. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДАБ статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=25,29; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=8,07; $F_{0,05}$=3,07; P<0,02).

Таблиця 3.3

Моніторингові параметри структури врожайності за дії ДАБ, 2018/19 рр.

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт.	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Балатон, кт.	76,2^{a}	33,0^{a}	1,01^{a}	2,14^{a}	34,9^{a}
Балатон, ДАБ 0,1%	74,1^{b}	31,0^{a}	1,00^{a}	2,11^{a}	32,1^{b}
Балатон, ДАБ 0,2 %	73,0^{b}	30,0^{a}	0,89^{b}	2,07^{a}	30,0^{b}
Балатон, ДАБ 0,3 %	70,7^{c}	26,0^{b}	0,87^{b}	1,93^{b}	28,7^{c}
Боровиця, кт.	92,4^{a}	28,0^{a}	0,84^{a}	2,09^{a}	49,6^{a}
Боровиця, ДАБ 0,1%	90,3^{a}	27,0^{a}	0,76^{b}	2,03^{a}	45,1^{b}
Боровиця, ДАБ 0,2 %	88,7^{ab}	27,0^{a}	0,72^{b}	1,90^{b}	42,2^{c}
Боровиця, ДАБ 0,3 %	84,9^{c}	23,0^{b}	0,49^{c}	1,76^{c}	39,1^{d}
Зелений гай, кт.	94,2^{a}	27,0^{a}	1,05^{a}	2,45^{a}	49,0^{a}
Зелений гай, ДАБ 0,1%	93,1^{a}	26,0^{a}	0,93^{b}	2,29^{a}	44,5^{b}
Зелений гай, ДАБ 0,2 %	90,4^{b}	26,0^{a}	0,82^{c}	2,11^{ab}	42,6^{b}
Зелений гай, ДАБ 0,3 %	86,1^{c}	23,0^{b}	0,79^{c}	1,77^{c}	38,5^{c}
Золото України, кт.	89,9^{a}	22,0^{a}	1,02^{a}	2,67^{a}	43,5^{a}
Золото України, ДАБ 0,1%	88,4^{a}	22,0^{a}	0,92^{b}	2,56^{a}	40,1^{b}
Золото України, ДАБ 0,2 %	84,8^{b}	21,0^{a}	0,85^{b}	2,41^{ab}	36,2^{c}
Золото України, ДАБ 0,3 %	81,7^{c}	19,0^{b}	0,60^{c}	1,91^{c}	32,1^{d}
Каланча, кт.	83,6^{a}	28,0^{a}	1,09^{a}	2,19^{a}	48,1^{a}
Каланча, ДАБ 0,1%	82,0^{a}	27,0^{a}	0,97^{b}	2,03^{a}	43,0^{b}
Каланча, ДАБ 0,2 %	80,4^{b}	26,0^{a}	0,84^{c}	1,91^{ab}	39,1^{c}
Каланча, ДАБ 0,3 %	78,7^{c}	22,0^{b}	0,70^{d}	1,54^{c}	35,2^{d}
Нива одеська, кт.	82,0^{a}	26,0^{a}	1,18^{a}	2,59^{a}	45,1^{a}
Нива одеська, ДАБ 0,1%	81,2^{a}	25,0^{a}	1,02^{b}	2,34^{a}	41,1^{b}
Нива одеська, ДАБ 0,2 %	79,9^{b}	25,0^{a}	0,93^{b}	2,21^{ab}	37,6^{c}
Нива одеська, ДАБ 0,3 %	76,4^{c}	20,0^{b}	0,79^{c}	1,92^{c}	32,0^{d}
Полянка, кт.	78,3^{a}	27,0^{a}	0,96^{a}	2,17^{a}	37,3^{a}
Полянка, ДАБ 0,1%	77,0^{a}	27,0^{a}	0,87^{b}	2,05^{a}	33,8^{b}
Полянка, ДАБ 0,2 %	74,2^{b}	23,0^{ab}	0,81^{b}	1,81^{b}	31,9^{c}
Полянка, ДАБ 0,3 %	70,1^{c}	22,0^{b}	0,56^{c}	1,19^{c}	27,6^{d}
Почайна, кт.	71,3^{a}	27,0^{a}	1,10^{a}	2,89^{a}	49,8^{a}
Почайна, ДАБ 0,1%	70,7^{a}	26,0^{a}	1,00^{a}	2,61^{a}	42,1^{b}
Почайна, ДАБ 0,2 %	69,2^{b}	25,0^{ab}	0,92^{ab}	2,34^{ab}	36,2^{c}
Почайна, ДАБ 0,3 %	64,1^{c}	22,0^{b}	0,51^{c}	1,72^{c}	34,0^{d}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Між контролем та першим варіантом (ДАБ 0,1 %) для деяких сортів (Боровиця, Зелений гай, Золото України, Каланча, Полянка, Почайна) не

відзначили якогось значущого зниження ознаки або ефекту мутагенної стимуляції (F=2,37; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Різниця була достовірною для сортів Балатон, Нива одеська (F=4,11; $F_{0,05}$=2,49; P=0,03). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=4,77; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний, але перша концентрація мутагена вплинула вкрай слабо навіть на цей показник.

За дії ДАБ 0,2 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=4,44; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=4,04; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02). Між першою (ДАБ 0,1 %) та другою (ДАБ 0,2 %) концентраціями варіація була доволі складною й дуже залежала від сорту. Так, для сортів Зелений гай, Золото України, Нива одеська, Каланча, Полянка, Почайна різниця була значущою (F=7,19; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), для сортів Балатон та Боровиця статистично достовірна різниця відсутня (F=2,29; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06).

Між контролем та третім варіантом (ДАБ 0,3 %) для всіх сортів фіксували доволі значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=10,22; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=5,15; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01. Між другою (ДАБ 0,2 %) та третьою (ДАБ 0,3 %) концентраціями відзначили значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=4,89; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Спостерігався значущий ефект генотипмутагенної взаємодії в сортів Нива одеська, Балатон та Боровиця, який пов’язаний з вищою толерантністю до депресійних ефектів. Таким чином, ця ознака за варіативністю та впливом ДАБ уже сильно відрізняється від попередніх і належить до тих, що вагомо реагують на депресійний вплив. Для сорту Нива одеська мінливість за депресією найбільш низька (F=7,12; F0,05=2,49; P=0,02).

Ознака маси зерна з рослини в сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації ДАБ. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДАБ статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=10,22; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки

статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=7,49; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи сайтспецифічність дії.

Між контролем та першим варіантом (ДАБ 0,1 %) для всіх сортів не відзначили значуще зниження ознаки, також відсутній ефект мутагенної стимуляції (F=2,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=4,15; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Перша концентрація мутагена вплинула достовірно на цей показник.

За дії ДАБ 0,2 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів, крім сорту Балатон (F=2,11; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07), фіксували значуще зниження ознаки, але ефект мутагенної стимуляції не спостерігався (F=8,57; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=4,11; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02). Між першою (ДАБ 0,1 %) та другою (ДАБ 0,2 %) концентраціями варіація була доволі складною та дуже залежала від сорту. Так, для сортів Балатон, Зелений гай, Нива одеська, Каланча різниця була значущою (F=5,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01), для сортів Боровиця, Почайна, Полянка, Золото України статистично достовірна різниця відсутня (F=2,21; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06).

Між контролем та третім варіантом (ДАБ 0,3 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки; ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=10,13; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=4,23; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Між другою (ДАБ 0,2 %) та третьою (ДАБ 0,3 %) концентраціями зафіксували значуще зниження ознаки й відсутність ефекту мутагенної стимуляції для всіх сортів (F=5,05; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Спостерігався відчутний ефект генотипмутагенної взаємодії в сортів Балатон та Зелений, що пов’язано з вищою толерантністю до депресійних ефектів, у сорту Каланча це пов’язано з високою чутливістю до кожної зміни концентрації.

Маса зерна з головного колоса як ознака в сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, змінювалася доволі сильно залежно від зростання концентрації ДАБ. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДАБ статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=19,22$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=11,11$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи сайтспецифічність дії.

Між контролем та першим варіантом (ДАБ 0,1 %) майже для всіх сортів зафіксували значуще зниження ознаки, крім сортів Балатон та Почайна ($F=2,37$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$), але ефект мутагенної стимуляції був відсутній ($F=5,11$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=5,15$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Перша концентрація мутагена вплинула достовірно на цей показник.

За дії ДАБ 0,2 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції ($F=10,16$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=5,01$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Між першою (ДАБ 0,1 %) та другою (ДАБ 0,2 %) концентраціями варіація була доволі складною й дуже залежала від сорту. Так, для сортів Балатон, Зелений гай, Каланча, Почайна різниця була значущою ($F=4,97$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,02$), для сортів Золото України, Боровиця, Нива одеська, Полянка статистично достовірна різниця відсутня ($F=2,30$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$).

Між контролем та третім варіантом (ДАБ 0,3 %) для всіх сортів зафіксовано доволі значуще зниження ознаки; ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=12,43$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була статистично достовірною ($F=5,00$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Між другою (ДАБ 0,2 %) та третьою (ДАБ 0,3 %) концентраціями відзначили значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції ($F=4,95$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,02$).

Винятками є сорти Балатон та Зелений гай (F=2,25; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06), де різниця була недостовірною. Спостерігався відчутний ефект генотипмутагенної взаємодії в сортів Балатон та Зелений гай, який пов'язаний з вищою толерантністю до депресійних ефектів, а також у сорту Каланча, який був більш чутливий до кожної зміни концентрації ДАБ.

Параметри маси зерна з головного колоса та маси зерна з рослини загалом змінюються подібно та однаково реагують за ефектами мутагенної депресії в першому поколінні у зв'язку з підвищенням концентрації ДАБ в цілому, але є винятки, коли відбуваються окремі ефекти генотипмутагенної взаємодії. Так, нижчою мінливістю за параметром маси зерна з головного колоса позначився генотип Балатон (F=8,69; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Щодо маси зерна з рослини таких випадків не зафіксовано. Фактично для всіх випадків статистично достовірно відрізнялась активність концентрації ДАБ 0,3 %, як і для інших ознак структури врожайності (F=59,34; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Можна зробити висновок, що приблизно в межах цієї концентрації розташована статистично достовірно значуща зона для прояву депресії у ДАБ незалежно від сортової реакції та механізму генетичного контролю толерантності до мутагена в генотипу.

Маса тисячі зерен як ознака в сортів пшениці, які піддавали мутагенній дії, варіювала сильно залежно від зростання концентрації ДАБ. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДАБ статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=32,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=12,43; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи сайтспецифічність дії.

Між контролем та першим варіантом (ДАБ 0,1 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але ефект мутагенної стимуляції був відсутній (F=6,77; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі

вагомою (F=6,15; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Перша концентрація мутагена вплинула достовірно на цей показник.

За дії ДАБ у концентрації 0,2 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів фіксували значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=11,56; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=5,11; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Між першою (ДАБ 0,1 %) та другою (ДАБ 0,2 %) концентраціями варіація була складною й дуже залежала від сорту. Так, для сортів Боровиця, Золото України, Нива одеська, Каланча, Полянка, Почайна різниця була значущою (F=5,67; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01); для сортів Балатон та Зелений гай статистично достовірна різниця відсутня (F=2,31; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06).

Між контролем та третім варіантом (ДАБ 0,3 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки; ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=17,43; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=5,23; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Між другою (ДАБ 0,2 %) та третьою (ДАБ 0,3 %) концентраціями зафіксували значуще зниження ознаки й відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=5,95; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Значущий ефект генотипмутагенної взаємодії спостерігався в сортів Балатон та Зелений гай, що пов’язано з вищою толерантністю до депресійних ефектів.

Таким чином, МТЗ як параметр майже в усіх варіантах чітко показує статистично значуще зниження зі зростанням концентрації ДАБ, крім генотипів Балатон та Зелений гай (F=16,99; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), де частково відсутні достовірні відмінності у ефектах мутагенної депресії в першому поколінні при переході між варіантами ДАБ 0,1 % та 0,2 %. ДАБ 0,3 % за проявом ефектів депресії в першому поколінні, як і контроль за її відсутністю, відрізняються для всіх генотипів (F=34,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для визначення ваги та остаточного рішення щодо впливовості окремих параметрів на рівень прояву ефектів мутагенної депресії в популяції першого покоління сортів після впливу ДАБ, ураховуючи загальну мінливість матеріалу,

було виконано дискримінантний аналіз за усіма параметрами, що аналізувалися в дослідженні (рис. 3.1 та табл. 3.4).

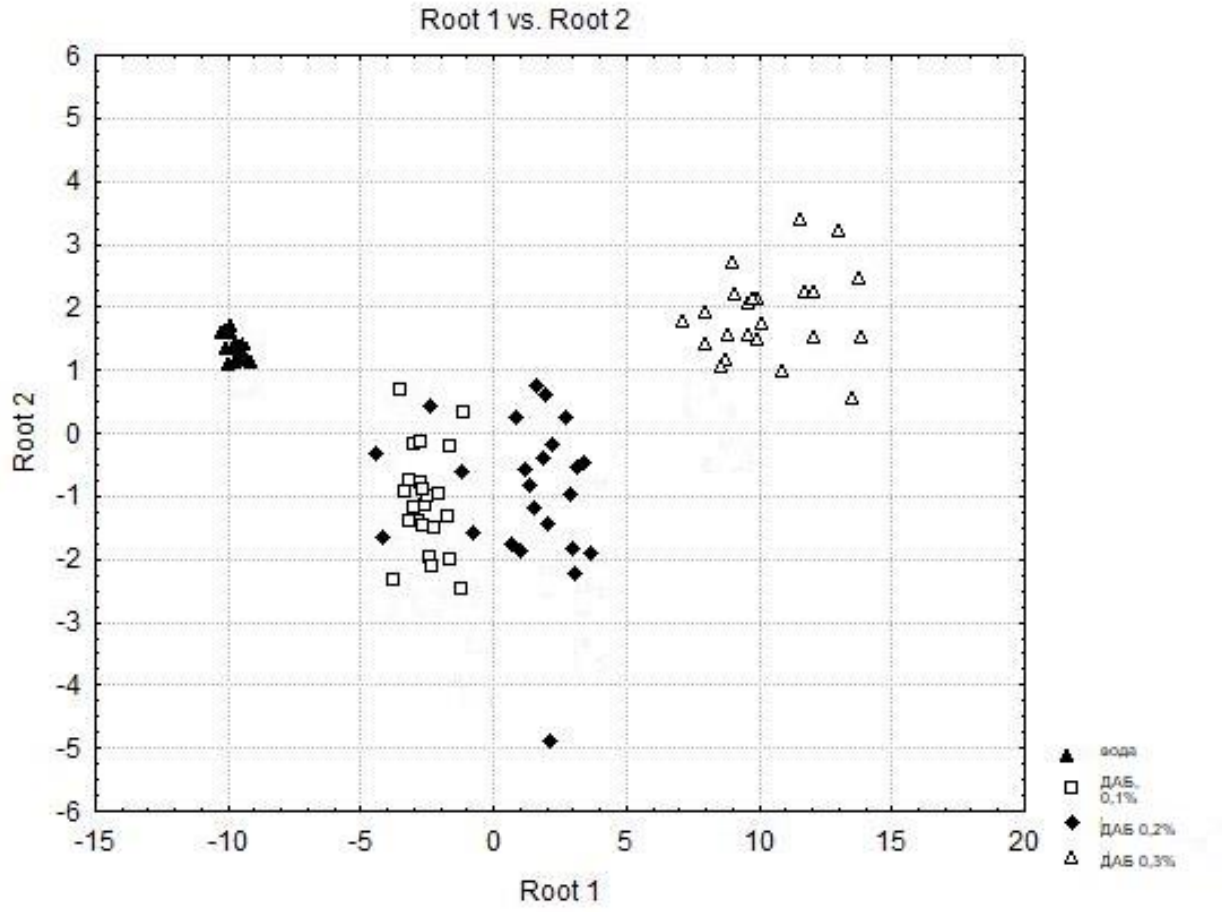


Рис 3.1. Результати класифікаційного аналізу канонічних функції за достовірними параметрами мінливості мутагенної депресії у першому поколінні

За результатами аналізу за окремими концентраціями повністю статистично достовірно вирізняється контроль та дія ДАБ 0,3 %. Існує тенденція до відсутності різниці в дії ДАБ 0,1 % та 0,2 %, хоча для більшості об’єктів у класифікації та відстані між центроїдами для більшості параметрів різниця повинна бути (що й показано аналізом окремих параметрів).

За окремими параметрами показано класифікацію ознак на основі аналізу достовірності факторного навантаження за канонічними функціями. У результаті відзначено значущість параметрів схожості, виживання, висоти рослин та МТЗ. Частково вагомими в окремих випадках є ознаки маса зерна з головного колоса,

маса зерна з рослини, але реакція на дію ДАБ вагомо залежить від вихідного матеріалу (сорту).

Таблиця 3.4

Результати дискримінантного аналізу окремих чинників у досліджені мутантної популяції залежно від зростання концентрації ДАБ, 2018/19 рр.

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,11)	p-level
Схожість, шт.	0,45	18,34	<0,01
Виживання, шт.	0,44	18,25	<0,01
Фертильність, %	0,52	19,17	<0,01
Висота, см	0,64	22,17	<0,01
Загальна кущистість	0,03	1,03	0,18
Продуктивна кущистість	0,05	1,16	0,19
Довжина головного колоса, см	0,02	1,01	0,19
Кількість колосків, шт.	0,03	0,11	0,14
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,08	2,17	0,09
Маса зерна з головного колоса, г	0,20	5,54	0,01
Маса зерна з рослини, г	0,19	5,01	0,02
МТЗ, г	0,41	18,16	<0,01

Таким чином, щодо депресії за параметром схожості достовірно можна виділити за реакцією вихідний матеріал сорту Балатон. У всіх випадках статистично достовірно відрізнялося виживання від показника схожості. Таким чином, посіяний матеріал мав суттєві проблеми через вплив ДАБ, відбувалася віддалена загибель рослин через значні проблеми з фізіологічним станом одержаного восени мутантного матеріалу. Менш толерантними до цього типу дії виявилися сорти Полянка та Почайна ($F=9,15$; $F_{0,05}=2,11$; $P=0,02$).

У разі попарного порівняння дія концентрації 0,1 % і 0,2 % та 0,2 % та 0,3 % статистично достовірно не відрізнялася, виявлені закономірності показали суттєву залежність від вихідного матеріалу для обробки. Але в будь-яких випадках, починаючи з впливу концентрації 0,1%, яка має найнижчу здатність до суттєвих ушкоджень у рослин, виявили статистично достовірну різницю до контролю. Характерним явищем є відсутність статистично достовірної різниці між концентраціями ДАБ 0,1 % та 0,2 %.

За результатами виконаного дослідження можна зробити висновок, що моніторинг за схожістю та виживанням є надійним засобом визначення ефектів мутагенної депресії в мутантній популяції для дії досліджуваного екогенетичного чинника. Для жодного варіанта не спостерігалося напівлетальності або критичності в дії, зокрема й для ДАБ з найвищою концентрацією 0,3 %: рівень загибелі не досягав відповідних значень, не був нижчим за 70 % від загального обсягу рослинного матеріалу, що був оброблений, це поширюється навіть на найменш толерантні сорти.

Можна зробити висновок, що для окремих варіантів (сорти Балатон, Зелений гай, Полянка) стерильність статистично вагомо не зростала за варіантів дії концентрації ДАБ 0,1 % ($F=2,17$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,07$). Статистично значуще не відрізнялися за активністю концентрації ДАБ 0,1 % та 0,2 % ($F=2,26$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$) тільки у разі використання як вихідного матеріалу генотипу Почайна. У всіх випадках впливу найвищої концентрації ДАБ 0,3 %, кожен варіант достовірно відрізнявся за дією від попереднього ($F=9,26$; $F_{0,05}=2,11$; $P = 0,01$). Таким чином, стерильність пилку є достовірним показником мутагенної депресії в першому поколінні, але за дії ДАБ як мутагена не обмежує кількість отриманого матеріалу з мутантної популяції будь-якого сорту.

МТЗ як параметр майже в всіх варіантах чітко демонструє статистично значуще зниження зі зростанням концентрації ДАБ, крім генотипів Балатон та Зелений гай, де частково відсутні достовірні відмінності у ефектах мутагенної депресії в першому поколінні в разі переходу між концентраціями ДАБ 0,1 % та 0,2 %. За ДАБ 0,3 % за проявом ефектів депресії в першому поколінні, як і контроль за її відсутності, показник МТЗ відрізняється для всіх генотипів. Висота рослин теж доволі достовірний показник, але поступається МТЗ. Частково також ефекти мутагенної депресії у мутантної популяції за дії ДАБ зі зростанням концентрації характеризують маса зерна з головного колосу та з рослини. Інші показники недостовірні.

Тобто ДАБ як мутаген показав низький рівень ушкоджувальної активності. Прояв ефектів мутагенної депресії навіть за найвищої концентрації ДАБ 0,3 % не

обмежував суттєво протоколи мутантного поліпшення та дозволяв отримати цілком достатню кількість життєздатного насіння для наступних етапів дослідження. Достовірними показниками для моніторингу ефектів активності чинника були ознаки схожості та виживання, фертильності пилку, висоти рослин, маса тисячі зерен. Також можливе часткове використання деяких інших ознак структури врожайності мутантної популяції, але вони є суттєво менш достовірними. Ключовим джерелом впливу ефектів мутагенної депресії в першому поколінні за активності ДАБ (раніше вважалося, що цей фактор є одним з найменш сайтспецифічних для рослинного матеріалу) є генотипмутагенна взаємодія. До того ж під час аналізу фактори генотип та концентрація мутагена здатні варіювати за значущістю залежно від вихідного матеріалу для екогенетичного впливу.

3.2. Екогенетична токсичність нітрозоетилсечовини в першому поколінні пшениці озимої

Індуковане біорізноманіття через використання мутагенних чинників стає дедалі більш перспективним напрямком у генетичному поліпшенні озимої пшениці зокрема й в аграрній науці загалом [72, 76]. Мутагенна депресія є суттєвою проблемою. Це явище відбувається, коли вплив мутагенних чинників (хімічних речовин або радіації) на рослинний матеріал спричиняє не тільки бажані зміни, які можуть привести до нових або поліпшених властивостей, але й значну кількість депресивних ефектів через вплив на фізіологічний стан рослини. Ці негативні ефекти можуть викликати зниження життєздатності, фертильності [85, 87]. Розробка нових протоколів обробки, що враховують фізіологічний стан вихідного матеріалу та генетично зумовлені механізми стійкості, урахування сайт-специфічної природи індукованого біорізноманіття є перспективним напрямком у сучасній генетиці та селекції [88].

Усього посіяли як мутантну популяцію після дії НЕС 24 варіанти, результати моніторингу схожості після дії хімічного чинника та підрахунку

рослин, які вижили після комплексної дії несприятливих чинників зимового періоду, наведено в таблиці 3.5.

Дослідження ефектів мутагенної депресії в першому поколінні здійснювали через визначення таких параметрів, як схожість (суцільний підрахунок по ділянках через два тижні після посіву сортів, що отримали мутагенну дію) та виживання після несприятливого періоду взимку (підраховували спочатку після відновлення вегетації, потім раховували рослини, які дали продуктивний колос). Встановлено, що дія НЕС за наслідками переважала дію застосованих концентрацій ДАБ ($F=3,11$; $F_{0,05}=2,88$; $P=0,05$), але все таки була доволі помірною та відповідала за діапазоном застосованих концентрацій дії попереднього чинника.

Згідно з математико-статистичним аналізом (факторний аналіз) щодо впливу генотипу вихідного матеріалу та підвищення концентрації мутагена (НЕС) на зниження (або стимуляцію) показників схожості та виживання показано, що фактор вихідного матеріалу діяв з високим рівнем достовірності для схожості ($F=8,16$; $F_{0,05}=4,11$; $P=0,01$) та виживання рослин мутантної популяції ($F=9,17$; $F_{0,05}=4,11$; $P<0,01$), але фактор підвищення концентрації продемонстрував вищий статистично достовірний вплив на зниження обох показників, що становило для схожості $F=13,97$; $F_{0,05}=3,62$; $P<0,01$ та виживання $F=15,12$; $F_{0,05}=3,62$; $P < 0,01$**.** Для обох показників було зафіксовано статистично достовірний рівень взаємодії природи вихідного матеріалу та підвищення концентрації; сорти демонстрували суттєву індивідуальну реакцію на вплив НЕС як екогенетичного чинника, що становило відповідно для схожості $F=6,71$; $F_{0,05}=5,59$; $P=0,04$ та виживання $F=6,45$; $F_{0,05}=5,59$; $P=0,02$ як параметрів мутагенної депресії.

Так, для сорту Балатон різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною ($F=8,17$; $F_{0,05}=2,98$; $P<0,01$). Але не була такою різниця між схожістю та виживанням ($F=2,07$; $F_{0,05}=3,11$; $P=0,07$) за окремими

концентраціями, крім контролю (F=5,01; $F_{0,05}$=3,11; P=0,02), де вона була достовірною.

Таблиця 3.5

Моніторинг показників онтогенезу в мутантній популяції за дії НЕС як екогенетичного чинника, 2018/19 рр.

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт.	%	шт.	%
Балатон, кт.	987	$98,7 \pm 1,4^a$	949	$94,9 \pm 1,1^a$
Балатон, НЕС 0,01 %	806	$80,6 \pm 1,2^b$	797	$79,7 \pm 1,1^b$
Балатон, НЕС 0,025 %	743	$74,3 \pm 0,9^c$	731	$73,1 \pm 1,4^c$
Боровиця, кт.	992	$99,2 \pm 1,6^a$	990	$99,0 \pm 1,5^a$
Боровиця, НЕС 0,01 %	855	$85,5 \pm 1,0^b$	843	$84,3 \pm 1,1^b$
Боровиця, НЕС 0,025 %	792	$79,2 \pm 1,3^c$	769	$76,9 \pm 1,1^c$
Зелений гай, кт.	997	$99,7 \pm 1,6^a$	981	$98,1 \pm 0,9^a$
Зелений гай, НЕС 0,01 %	849	$84,9 \pm 1,3^b$	831	$83,1 \pm 1,0^b$
Зелений гай, НЕС 0,025 %	788	$78,8 \pm 1,2^c$	761	$76,1 \pm 1,1^c$
Золото України, кт.	992	$99,2 \pm 1,3^a$	984	$98,4 \pm 1,1^a$
Золото України, НЕС 0,01 %	845	$84,5 \pm 0,9^b$	833	$83,3 \pm 1,3^b$
Золото України, НЕС 0,025 %	764	$76,4 \pm 1,4^c$	743	$74,3 \pm 1,7^c$
Каланча, кт.	988	$98,8 \pm 1,5^a$	980	$98,0 \pm 1,3^a$
Каланча, НЕС 0,01 %	855	$85,5 \pm 1,0^b$	848	$84,8 \pm 1,1^b$
Каланча, НЕС 0,025 %	788	$78,8 \pm 1,1^c$	764	$76,4 \pm 1,1^c$
Нива одеська, кт.	991	$99,1 \pm 0,9^a$	983	$98,3 \pm 1,3^a$
Нива одеська, НЕС 0,01 %	855	$85,5 \pm 1,0^b$	834	$83,4 \pm 1,2^b$
Нива одеська, НЕС 0,025 %	799	$79,9 \pm 1,3^c$	773	$77,3 \pm 1,1^c$
Полянка, кт.	990	$99,0 \pm 1,1^a$	985	$98,5 \pm 1,2^a$
Полянка, НЕС 0,01 %	866	$86,6 \pm 1,4^b$	835	$83,5 \pm 1,4^b$
Полянка, НЕС 0,025 %	788	$78,8 \pm 1,6^c$	732	$73,2 \pm 1,3^c$
Почайна, кт.	992	$99,2 \pm 1,5^a$	983	$98,3 \pm 1,6^a$
Почайна, НЕС 0,01 %	842	$84,2 \pm 1,3^b$	819	$81,9 \pm 1,0^b$
Почайна, НЕС 0,025 %	807	$80,7 \pm 1,2^c$	779	$77,9 \pm 1,4^c$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA при $P_{0,05}$

Для сорту Боровиця різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=9,92; $F_{0,05}$=2,98; P<,01). Але не була такою різниця між схожістю та виживанням (F=2,01; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07) за окремими концентраціями та контролем (F=1,77; $F_{0,05}$=3,11; P=0,09).

Для сорту Зелений гай різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=9,45; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Але не є такою різниця між схожістю та виживанням за окремими концентраціями (F=2,77; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06) та контролем (F=1,89; $F_{0,05}$=3,11; P=0,08),), крім НЕС 0,025 % (F=5,15; $F_{0,05}$=3,11; P=0,02).

Така сама тенденція спостерігалася й для сорту Золото України: різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=8,90; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01); різниця між схожістю та виживанням за окремими концентраціями (F=2,75; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06) та контролем (F=2,09; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07), крім НЕС 0,025 % (F=4,01; $F_{0,05}$=3,11; P=0,04), не відрізнялася статисичною достовірністю.

Для сорту Каланча різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=8,11; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Але не була статистично достовірною різниця між схожістю та виживанням за окремими концентраціями (F=2,78; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06) та контролем (F=2,01; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07), крім НЕС 0,025 % (F=4,26; $F_{0,05}$=3,11; P=0,03).

Для сорту Нива одеська різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=9,42; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Але не була статистично достовірною різниця між схожістю та виживанням за контролем (F=2,57; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Полянка різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01% та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=9,17; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01).

Для сорту Почайна різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій НЕС 0,01 % та 0,025 % завжди була статистично достовірною (F=9,34; $F_{0,05}$=2,98; P < 0,01). Але не була статистично достовірною різниця між схожістю та виживанням за контролем (F=2,04; $F_{0,05}$=3,11; P = 0,08).

Необхідно зауважити, що за дії НЕС віддалена загибель була менш ймовірною, і для багатьох сортів за концентрації НЕС 0,01% різниця не була статистично достовірною (F=2,19; $F_{0,05}$=3,11; P=0,09). Загалом показники схожості та виживання достовірно демонстрували депресивні наслідки дії НЕС зі зростанням концентрації для всіх генотипів, що дає нам змогу віднести ці ознаки до тих, що надійно відтворюють факт мутагенної дії для досліджуваних чинників. Сорт Балатон був більш вразливим для дії НЕС, сорти Почайна, Нива одеська – більш толерантними з вагомим відривом за обсягом отриманого матеріалу, але в жодному випадку рівень отримання дослідного матеріалу не був нижчим за 70 %, тобто навіть не сягав діапазону високих концентрацій (50 – 70 %). Різниця між схожістю та виживанням виникає в більшості сортів переважно за дії НЕС 0,025 % (крім сортів Нива одеська, Полянка, Почайна, де фіксується значуща віддалена загибель і за нижчої концентрації), на відміну від ДАБ, де вона спостерігалася за дії будь-якої концентрації.

Ще одним наслідком мутагенного впливу є суттєві проблеми з фертильністю в рослин першого покоління мутантної популяції, результати аналізу яких у сортів пшениці озимої порівняно з вихідним матеріалом наведені в таблиці 3.6. За результатами факторного аналізу цього показника можна констатувати, що він достовірніше відтворює вплив поступового підвищення концентрації НЕС (F=22,19; $F_{0,05}$=3,62; P < 0,01) та не так залежить (але все таки статистично значуще) від вихідного матеріалу (F=4,72; $F_{0,05}$=4,11; P=0,04).

Так, для сорту Балатон була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,44; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=3,99; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02).

Для сорту Боровиця була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,51; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=4,09; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Для сорту Зелений гай була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією

всіх концентрацій та контролем (F=4,47; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=3,56; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02).

Таблиця 3.6

Рівень стерильності за дії НЕС як екогенетичного чинника, 2018/19 рр.

Сорт	Контроль	НЕС 0,01 %	НЕС 0,025 %
Балатон	$94,8 \pm 0,9^a$	$84,3 \pm 1,2^b$	$79,6 \pm 1,1^c$
Боровиця	$95,9 \pm 0,7^a$	$83,2 \pm 0,9^b$	$76,4 \pm 0,9^c$
Зелений гай	$97,2 \pm 1,5^a$	$80,6 \pm 1,7^b$	$75,9 \pm 1,1^c$
Золото України	$98,0 \pm 0,8^a$	$81,4 \pm 1,2^b$	$76,7 \pm 1,4^c$
Каланча	$96,3 \pm 0,9^a$	$83,2 \pm 1,2^b$	$74,7 \pm 1,5^c$
Нива одеська	$97,8 \pm 1,0^a$	$81,8 \pm 1,4^b$	$75,0 \pm 1,7^c$
Полянка	$95,5 \pm 0,8^a$	$82,5 \pm 0,9^b$	$77,1 \pm 1,4^c$
Почайна	$95,9 \pm 0,9^a$	$82,4 \pm 0,5^b$	$76,5 \pm 1,3^c$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA при $P_{0,05}$

Для сорту Золото України була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,49; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=3,86; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02). Для сорту Каланча була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,31; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=5,09; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01).

Для сорту Нива одеська була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,45; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=4,01; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Для сорту Полянка була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,90; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=4,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01).

Для сорту Почайна також була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=4,65; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) та між парами концентрацій (F=4,20; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01).

Фактично реакція усіх генотипів була однотипною. За впливу кожної концентрації показник демонстрував більшу мінливість, ніж ДАБ. Вплив можна оцінити як більш рівномірний з огляду на окремі генотипи, хоча й цей чинник

був вагомим за факторного аналізу, як і чинник концентрація. НЕС показав стерильність отриманого матеріалу приблизно на тому самому рівні, що й ДАБ ($F=3,83$; $F_{0,05}=3,88$; $P=0,06$).

Зауважимо, фертильність пилку як ознака значно перевищує за відгуком на підвищення концентрацій попередній варіант з ознаками онтогенезу. Водночас генотип-сортова взаємодія не була значущою, як і не спостерігалося значних відмінностей за сортами взагалі. Так, для дії НЕС 0,01 % характерна фертильність на рівні 80 – 85 %, для НЕС 0,025 % рівень фертильності становив 75 – 80 %. Тобто, з одного боку, цього достатньо, щоб забезпечити ефективне запилення, з іншого – дія концентрацій НЕС суттєво не відрізнялась від дії ДАБ в усіх випадках.

У таблиці 3.7 показано особливості прояву ефектів мутагенної депресії (стимуляції не відмічалося на жодній ознаці) у елементів структури врожайності рослин пшениці в першому поколінні після фактмутагенної дії НЕС. Дослідження виконували загалом за дев’ятьма основними ознаками. У таблиці відображено лише ті параметри, які проявили більш-менш належну мінливість та які можна використовувати в перспективі як моніторингові для вивчення ефектів депресії в першому поколінні.

Так, параметри загальної та продуктивної кущистості, довжини головного колоса, кількості колосків у головному колосі безпосередньо в таблиці не наведені, оскільки переважно значущі відмінності від контролю спостерігалися лише за дії НЕС 0,025 %, та й то не для всіх сортів та не для всіх ознак.

Кількість зерен у головному колосі варіювала доволі слабо залежно від зростання концентрації НЕС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НЕС статистично значуще впливало на варіацію за цією ознакою ($F=2,71$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,07$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=4,12$; $F_{0,05}=3,07$; $P=0,03$).

Таблиця 3.7

Параметри структури врожайності з вищим рівнем мінливості за дії НЕС, 2018/19 рр.

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт.	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Балатон, кт.	76,2^{a}	33,0^{a}	1,01^{a}	2,14^{a}	34,9^{a}
Балатон, НЕС 0,01 %	72,3^{b}	30,0^{b}	0,82^{b}	2,10^{a}	31,0^{b}
Балатон, НЕС 0,025 %	70,1^{b}	29,0^{b}	0,79^{b}	2,02^{b}	29,1^{c}
Боровиця, кт.	92,4^{a}	28,0^{a}	0,84^{a}	2,09^{a}	49,6^{a}
Боровиця, НЕС 0,01 %	87,2^{b}	26,0^{a}	0,73^{b}	1,91^{b}	44,0^{b}
Боровиця, НЕС 0,025 %	83,4^{c}	24,0^{b}	0,61^{c}	1,63^{c}	38,4^{c}
Зелений гай, кт.	94,2^{a}	27,0^{a}	1,05^{a}	2,45^{a}	49,0^{a}
Зелений гай, НЕС 0,01 %	85,0^{b}	26,0^{a}	0,80^{b}	1,75^{b}	37,9^{b}
Зелений гай, НЕС 0,025 %	82,4^{c}	24,0^{b}	0,71^{b}	1,61^{c}	35,0^{c}
Золото України, кт.	89,9^{a}	22,0^{a}	1,02^{a}	2,67^{a}	43,5^{a}
Золото України, НЕС 0,01 %	82,9^{b}	21,0^{a}	0,90^{b}	2,29^{b}	41,0^{b}
Золото України, НЕС 0,025 %	80,2^{c}	20,0^{a}	0,81^{c}	2,01^{c}	38,1^{b}
Каланча, кт.	83,6^{a}	28,0^{a}	1,09^{a}	2,19^{a}	48,1^{a}
Каланча, НЕС 0,01 %	80,9^{b}	26,0^{a}	0,91^{b}	2,00^{b}	42,6^{b}
Каланча, НЕС 0,025 %	77,1^{b}	25,0^{a}	0,71^{c}	1,75^{c}	37,9^{c}
Нива одеська, кт.	82,0^{a}	21,0^{a}	1,18^{a}	2,59^{a}	45,1^{a}
Нива одеська, НЕС 0,01 %	75,6^{b}	20,0^{a}	0,94^{b}	2,21^{b}	41,7^{b}
Нива одеська, НЕС 0,025 %	72,5^{c}	21,0^{a}	0,81^{c}	1,91^{c}	38,1^{c}
Полянка, кт.	78,3^{a}	27,0^{a}	0,96^{a}	2,17^{a}	37,3^{a}
Полянка, НЕС 0,01 %	73,9^{b}	25,0^{ab}	0,81^{b}	1,81^{b}	33,6^{b}
Полянка, НЕС 0,025 %	70,1^{c}	24,0^{b}	0,70^{c}	1,52^{c}	31,0^{c}
Почайна, кт.	71,3^{a}	27,0^{a}	1,10^{a}	2,89^{a}	49,8^{a}
Почайна, НЕС 0,01 %	66,1^{b}	26,0^{a}	0,91^{b}	2,17^{b}	42,7^{b}
Почайна, НЕС 0,025 %	62,9^{c}	25,0^{a}	0,82^{c}	1,79^{c}	39,4^{c}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA при $P_{0,05}$

Висота рослин у сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НЕС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НЕС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=39,26$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=7,11$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості

індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайт-специфічність.

Між контролем та першим варіантом (НЕС 0,01 %) для всіх сортів зафіксовано значуще зниження ознаки, а ефект мутагенної стимуляції не спостерігався ($F=9,39$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була незначущою ($F=2,13$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Уже перша концентрація мутагену вплинула доволі відчутно на цей показник.

За дії НЕС 0,025 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=40,24$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була статистично достовірною ($F=9,05$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Між першою (НЕС 0,01 %) та другою (НЕС 0,025 %) концентраціями спостерігали значуще зниження ознаки, але ефект мутагенної стимуляції був відсутній у всіх випадках ($F=11,03$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), крім сортів Балатон та Каланча ($F=2,33$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$). У цих сортів спостерігався значущий ефект генотипмутагенної взаємодії, пов’язаний з більш високою толерантністю до депресійних ефектів. Таким чином, ця ознака за варіативністю та впливом НЕС вже сильно відрізняється від попередніх та належить до тих, що вагомо проявляють депресійний вплив.

Маса зерна з головного колоса в сортів пшениці, які піддавали мутагенній дії, варіювала сильно зі зростанням концентрації НЕС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НЕС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=23,21$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=8,89$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто все ж таки виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайтспецифічність.

Між контролем та першим варіантом (НЕС 0,01 %) для всіх сортів спостерігалося значуще зниження ознаки, а ефекту мутагенної стимуляції не було (F=13,30; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=5,13; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Уже перша концентрація мутагену вплинула доволі значуще на цей показник.

Між контролем та другим варіантом (НЕС 0,025 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не спостерігали, лише депресію (F=29,21; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично недостовірною (F=2,05; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Між першою (НЕС 0,01 %) та другою (НЕС 0,025 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=9,11; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), крім сортів Балатон та Зелений гай (F=2,39; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06), у яких спостерігався значущий ефект генотипмутагенної взаємодії, пов’язаний з більш високою толерантністю до депресійних ефектів. Таким чином ця ознака за варіативністю та впливом НЕС сильно відрізняється від слабомінливих та належить до тих, що вагомо проявляють депресійний вплив.

Маса зерна з рослини в сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НЕС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НЕС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=18,81; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=7,10; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайтспецифічність.

Між контролем та першим варіантом (НЕС 0,01 %) для всіх сортів показане значуще зниження ознаки, а ефект мутагенної стимуляції не спостерігається (F=9,31; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), крім сорту Балатон (F=9,31; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=3,13; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Навіть перша концентрація мутагену вплинула на цей показник доволі вагомо.

Між контролем та другим варіантом (НЕС 0,025 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=22,21; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично недостовірною (F=2,35; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Між першою (НЕС 0,01 %) та другою (НЕС 0,025 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=12,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) для всіх сортів.

Маса тисячі зерен у сортів пшениці, які піддавали мутагенній дії, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НЕС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НЕС статистично вагомо впливало на варіацію за ознакою (F=24,34; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще не залежить від вихідного матеріалу (F=3,00; $F_{0,05}$=3,07; P=0,06). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо ураховуючи її сайт-специфічність.

Між контролем та першим варіантом (НЕС 0,01 %) для всіх сортів зафіксовано значуще зниження ознаки, а ефект мутагенної стимуляції не спостерігався (F=8,39; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була незначною (F=2,03; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Уже перша концентрація мутагену вплинула доволі вагомо на цей показник.

За дії НЕС 0,025 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=27,48; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично недостовірною (F=2,46; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Між першою (НЕС

0,01 %) та другою (НЕС 0,025 %) концентраціями відзначили значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції ($F=22,37$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$) для всіх сортів, крім сорту Золото України ($F=2,37$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$), для якого спостерігався значущий ефект генотипмутагенної взаємодії, пов'язаний з більш високою толерантністю до депресійних ефектів. Таким чином ця ознака за варіативністю та впливом НЕС сильно відрізняється від слабомінливих і належить до тих, що вагомо проявляють депресійний вплив.

Серед наведених ознак за реакцією на вплив мутагенів виокремилися ті, що достовірно змінюються зі зміною активності екогенетичного чинника. Висота рослини завжди відрізнялася від контролю за дії всіх концентрацій, лише для деяких генотипів немає різниці між НЕС 0,01 % та НЕС 0,025 % ($F=3,14$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,09$). Підтверджено високий вплив генотипу ($F=10,10$; $F_{0,05}=3,15$; $P<0,01$), зростання концентрації ($F=21,19$; $F_{0,05}=3,55$; $P<0,01$) та генотипмутагенної взаємодії ($F=5,23$; $F_{0,05}=4,15$; $P=0,02$).

МТЗ як ознака майже в усіх випадках з підвищенням концентрації НЕС чітко демонструє статистично достовірне зниження, крім окремих випадків: у разі переходу від концентрації НЕС 0,025 % в одному випадку між діями варіантів НЕС ($F=11,33$; $F_{0,05}=3,14$; $P=0,01$).

Для визначення ваги та остаточного вирішення впливовості окремих параметрів на рівень прояву ефектів мутагенної депресії в популяції першого покоління сортів після впливу НЕС, ураховуючи загальну мінливість матеріалу, було виконано дискримінантний аналіз за всіма параметрами, що аналізувалися в дослідженні (рис. 3.2, таблиця 3.8).

За результатами аналізу окремих концентрацій вирізняється повністю статистично достовірно контроль та дія різних концентрацій НЕС. Існує тенденція до наближення в дії ДАБ 0,01 % та 0,025 %, хоча для більшості об'єктів у класифікації та відстані між центроїдами для більшості параметрів різниця достовірно наявна (що й підтверджено аналізом окремих параметрів).

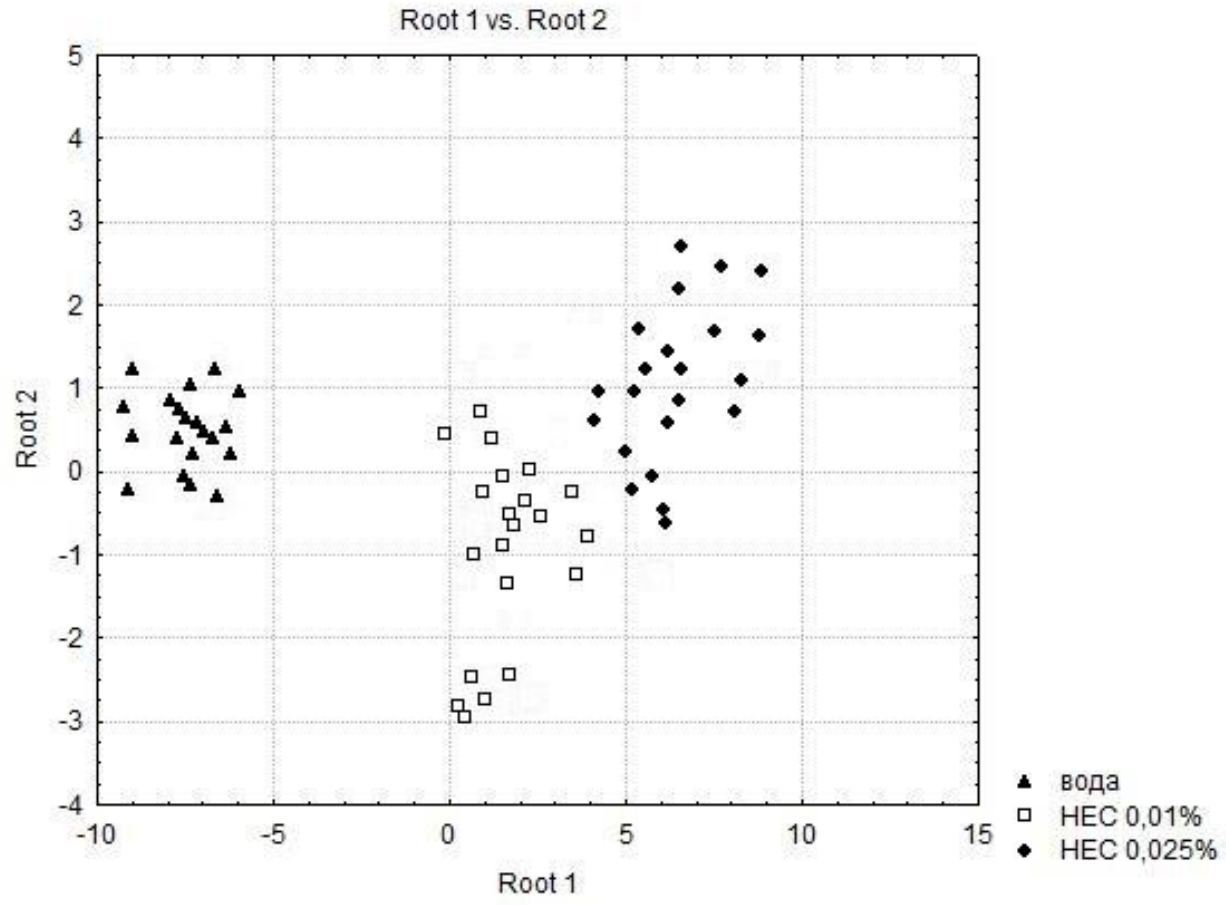


Рис 3.2. Результати класифікаційного аналізу канонічних функції за достовірними параметрами мінливості мутагенної депресії НЕС, 2018/19 рр.

За окремими параметрами показано класифікацію ознак на основі аналізу достовірності факторного навантаження за канонічними функціями. У результаті підтверджено значущість параметрів схожості, виживання, висоти рослин та МТЗ. Частково вагомими в окремих випадках є використання маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини, але реакція на дію НЕС вагомо залежить від вихідного матеріалу (сорту), хоча менше, ніж для ДАБ.

Таким чином, за дії НЕС віддалена загибель була менш ймовірною і для багатьох сортів за концентрації 0,01% різниця не була статистично достовірною. Загалом показники схожості та виживання достовірно демонстрували депресивні наслідки дії для НЕС зі зростанням концентрації та відповідно для всіх генотипів, що дозволяє нам віднести ці ознаки до тих, що надійно відтворюють факт мутагенної дії для досліджуваних чинників. Сорт Балатон був більш вразливим для дії НЕС, сорти Почайна, Нива одеська – більш толерантними з

вагомим відривом за обсягом отриманого матеріалу, але в жодному випадку рівень отримання дослідного матеріалу не був нижчим за 70 %, тобто навіть не сягав діапазону високих за дією концентрацій (50 – 70 %). Досліджені концентрації можна віднести до низьких та оптимальних.

Таблиця 3.8

Вплив на окремі ознаки факторів підвищення концентрації НЕС, 2018/19 рр.

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,55)	p-level
Схожість, шт.	0,47	23,11	<0,01
Виживання, шт.	0,38	14,91	<0,01
Фертильність, %	0,48	22,12	<0,01
Висота, см	0,42	21,12	<0,01
Загальна кущистість	0,03	1,52	0,19
Продуктивна кущистість	0,03	1,73	0,18
Довжина головного колоса, см	0,02	1,52	0,19
Кількість колосків, шт.	0,05	2,11	0,13
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,08	2,35	0,09
Маса зерна з головного колоса, г	0,20	7,17	0,01
Маса зерна з рослини, г	0,21	6,96	0,01
МТЗ, г	0,43	20,70	<0,01

Таким чином, НЕС як екогенетичний чинник показав вищий рівень депресії за впливом на мутантну популяцію, ніж раніше досліджений ДАБ, але меншу генотипмутагенну взаємодію. У будь-якому випадку навіть вищі концентрації НЕС не призвели до критичного чи навіть напівлетального зниження параметрів мутантної популяції рослин пшениці озимої, тому варіанти в дослідженні слід віднести до низьких, помірних та оптимальних. Модельними для виявлення ефектів впливу в мутантній популяції сортів, що отримали дію НЕС, подібно до впливу активності ДАБ як мутагена, виявилися показники схожості, виживання (але різниця в більшості випадків менш достовірна та віддалена загибель менш характерна ніж для ДАБ), фертильності пилку, висоти рослини та маси тисячі зерен, частково – маса зерна з головного колоса та рослини (більш вагомо, ніж для ДАБ), але генотипмутагенна взаємодія суттєво знизилась, як і кількість

фактів індивідуальної реакції сорту на вплив мутагена. Застосовані варіанти обробки були контрастні за дією.

3.3. Вплив нітрозометилсечовини на формування рослин в першому поколінні пшениці озимої

Використання екогенетичних чинників для створення господарсько-цінних форм культурних рослин є перспективною галуззю для сільськогосподарської науки [89]. Індуковане біорізноманіття через використання мутагенних чинників може відіграти ключову роль у генетичному поліпшенні озимої пшениці, особливо в умовах зміни клімату, коли традиційні агрокліматичні зони зазнають зміщень. Це потребує адаптації сільськогосподарських культур до нових умов вирощування, а саме: вищих температур, змін у режимі опадів, нових шкідників та хвороб. Використання мутагенів для індукції мутацій може допомогти швидко створити генетичну варіабельність, яка є основою для виведення нових сортів з бажаними характеристиками [93, 94].

Використання менш шкідливих хімічних речовин, таких як супермутагени, які значно підвищують мутаційну активність без пропорційного збільшення негативних фізіологічних наслідків, є важливим напрямком у генетичному поліпшенні культур, зокрема озимої пшениці. Ці речовини відкривають нові можливості для швидкого й контрольованого індукованого генетичного різноманіття, що є критично важливим для адаптації культур до принципово нових кліматичних умов і забезпечення продовольчої безпеки [251, 254].

Результати моніторингу схожості після дії хімічного чинника та підрахунку рослин, які вижили після комплексної дії несприятливих чинників зимового періоду, наведено в таблиці 3.9.

Депресивні ефекти в першому поколінні мутантної популяції також проаналізовані за показниками онтогенезу та встановлена суттєва затримка в розвитку на 3-4 дні для дії найвищої концентрації НМС 0,025 % на сорт Балатон, але різниця з дією НЕС та ДАБ у цьому аспекті не настільки достовірна.

Таблиця 3.9

Моніторинг схожості та виживання мутантної популяції під час онтогенезу за впливу НМС, 2018/19 рр.

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт.	%	шт.	%
Балатон, кт.	987	98,7 ± 1,4[a]	949	94,9 ± 1,1[a]
Балатон, НМС 0,0125 %	752	75,2 ± 1,1[b]	701	70,1 ± 1,2[b]
Балатон, НМС 0,025 %	689	68,9 ± 1,0[c]	642	64,2 ± 0,9[c]
Боровиця, кт.	992	99,2 ± 1,6[a]	990	99,0 ± 1,5[a]
Боровиця, НМС 0,0125 %	799	79,9 ± 1,2[b]	754	75,4 ± 1,1[b]
Боровиця, НМС 0,025 %	706	70,6 ± 1,1[c]	650	65,0 ± 1,2[c]
Зелений гай, кт.	997	99,7 ± 1,6[a]	981	98,1 ± 0,9[a]
Зелений гай, НМС 0,0125 %	776	77,6 ± 1,2[b]	730	73,0 ± 1,1[b]
Зелений гай, НМС 0,025 %	701	70,1 ± 1,0[c]	614	61,4 ± 1,1[c]
Золото України, кт.	992	99,2 ± 1,3[a]	984	98,4 ± 1,1[a]
Золото України, НМС 0,0125 %	771	77,1 ± 1,0[b]	716	71,6 ± 1,0[b]
Золото України, НМС 0,025 %	701	70,1 ± 1,9[c]	613	61,3 ± 1,3[c]
Каланча, кт.	988	98,8 ± 1,5[a]	980	98,0 ± 1,3[a]
Каланча, НМС 0,0125 %	777	77,7 ± 1,2[b]	714	71,4 ± 1,3[b]
Каланча, НМС 0,025 %	716	71,6 ± 1,2[c]	632	63,2 ± 1,3[c]
Нива одеська, кт.	991	99,1 ± 0,9[a]	983	98,3 ± 1,3[a]
Нива одеська, НМС 0,0125 %	783	78,3 ± 1,3[b]	750	75,0 ± 0,7[b]
Нива одеська, НМС 0,025 %	706	70,6 ± 1,8[c]	614	61,4 ± 1,9[c]
Полянка, кт.	990	99,0 ± 1,1[a]	985	98,5 ± 1,2[a]
Полянка, НМС 0,0125 %	800	80,0 ± 1,7[b]	714	71,4 ± 1,5[b]
Полянка, НМС 0,025 %	717	71,7 ± 1,3[c]	614	61,4 ± 1,9[c]
Почайна, кт.	992	99,2 ± 1,5[a]	983	98,3 ± 1,6[a]
Почайна, НМС 0,0125 %	782	78,2 ± 1,5[b]	716	71,6 ± 1,3[b]
Почайна, НМС 0,025 %	744	74,4 ± 1,9[c]	689	68,9 ± 1,8[c]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за $P_{0,05}$

Дослідження ефектів мутагенної депресії в першому поколінні виконували за обчисленням таких параметрів, як схожість (суцільний підрахунок за ділянками через два тижні після посіву сортів, що зазнали мутагенної дії) та виживання після несприятливого періоду взимку (підраховували спочатку в момент відновлення вегетації, потім рахували рослини, що дали продуктивний колос). Встановлено, що дія НМС за наслідками переважала дію застосованих концентрацій ДАБ та НЕС ($F= 4,18$; $F_{0,05} = 2,88$; $P = 0,03$), але все таки була доволі

помірною та відповідала за діапазоном застосованих концентрації дії попереднього чинника.

Згідно з математико-статистичним аналізом (факторний аналіз) щодо впливу генотипу вихідного матеріалу та підвищення концентрації мутагену (НМС) на зниження (або стимуляцію) показників схожості та виживання показано, що чинник вихідного матеріалу діяв з високим рівнем достовірності для схожості (F= 4,46; $F_{0,05}$ = 4,11; P=0,05) та виживання рослин мутантної популяції (F=9,18; $F_{0,05}$=4,11; P<0,01), але чинник підвищення концентрації показав вищий статистично-достовірний вплив на зниження обох показників, що становило: для схожості – F=19,17; $F_{0,05}$ = 3,62; P<0,01; для виживання– F=17,10; $F_{0,05}$=3,62; P<0,01. Для обох показників було продемонстровано статистично-достовірний рівень взаємодії природи вихідного матеріалу та підвищення концентрації. Сорти показали суттєву індивідуальну реакцію на вплив НМС як екогенетичного чинника, що становило відповідно: для схожості – F=5,71; $F_{0,05}$=5,59; P=0,05; для виживання – F=6,00; $F_{0,05}$=5,59; P=0,04 як параметрів мутагенної депресії. Генотипмутагенна взаємодія не була значною в жодному випадку та для кожного з показників.

Для НМС як екогенетичного чинника характерна вища віддалена загибель під час несприятливих умов зимового періоду зі статистичною достовірністю для дії обох концентрацій (F=11,22; $F_{0,05}$=3,88; P=0,01). Загалом показники схожості та виживання достовірно демонстрували депресивні наслідки дії НМС з підвищенням концентрації (F=19,45; $F_{0,05}$ = 3,62; P < 0,01) та була достовірна різниця залежно від генотипу (F=8,16; $F_{0,05}$=4,11; P=0,01), що дає змогу віднести ці ознаки до тих, що надійно відтворюють факт мутагенної дії для досліджуваних чинників. Для дії НМС більш вразливими були генотипи Зелений гай, Золото України, Нива одеська та Полянка. Сорт Почайна характеризувався високою толерантністю для дії мутагену, але рівень виживання не був нижчим від 61 %, тобто хоч концентрація наближалася до напівлетальної, вона залишалася в діапазоні високих (варіанти концентрації НМС 0,025 % для всіх сортів, НМС

0,0125 % (завжди належали до оптимальних, тому дослідження за фертильністю може бути більш критичним для дії цього мутагену).

Суттєвим наслідком мутагенного впливу є суттєві проблеми з фертильністю в рослин першого покоління мутантної популяції. Результати відповідного аналізу для сортів пшениці озимої порівняно з вихідним матеріалом наведено в таблиці 3.10. Факторний аналіз цього показника довів, що він набагато достовірніше відтворює вплив поступового підвищення концентрації НМС ($F=26,10$; $F_{0,05}=3,62$; $P<0,01$) та не так сильно, але все таки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=4,22$; $F_{0,05}=4,11$; $P=0,05$).

Таблиця 3.10

Рівень стерильності в результаті дії НМС, 2018/19 рр.

Сорт	Контроль	НМС 0,0125 %	НМС 0,025 %
Балатон	$94,8 \pm 0,9^a$	$77,1 \pm 1,4^b$	$70,5 \pm 2,1^c$
Боровиця	$95,9 \pm 0,7^a$	$77,0 \pm 0,9^b$	$69,2 \pm 1,4^c$
Зелений гай	$97,2 \pm 1,5^a$	$76,1 \pm 0,9^b$	$71,2 \pm 1,3^c$
Золото України	$98,0 \pm 0,8^a$	$77,5 \pm 1,4^b$	$68,8 \pm 1,6^c$
Каланча	$96,3 \pm 0,9^a$	$75,1 \pm 1,3^b$	$70,7 \pm 1,8^c$
Нива одеська	$97,8 \pm 1,0^a$	$76,4 \pm 1,3^b$	$69,5 \pm 1,2^c$
Полянка	$95,5 \pm 0,8^a$	$79,2 \pm 1,8^b$	$73,6 \pm 1,5^c$
Почайна	$95,9 \pm 0,9^a$	$78,5 \pm 1,2^b$	$72,0 \pm 1,1^c$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA при $P_{0,05}$

Так, для сорту Балатон була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією усіх концентрацій та контролем ($F=14,12$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$) та між парами концентрацій ($F=9,19$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Для сорту Боровиця була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем ($F=17,22$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$) та між парами концентрацій ($F=14,12$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Для сорту Зелений гай була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем ($F=15,98$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$) та між парами концентрацій ($F=12,19$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Для сорту Золото України була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій

та контролем (F=14,18; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) та між парами концентрацій (F=11,10; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для сорту Каланча була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=19,93; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) та між парами концентрацій (F=15,67; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Нива одеська була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=16,66; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) та між парами концентрацій (F=13,52; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Полянка була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=11,21; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) та між парами концентрацій (F=9,22; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для сорту Полянка була статистично достовірною різниця за фертильністю між дією всіх концентрацій та контролем (F=12,35; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) та між парами концентрацій (F=10,02; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значно більш толерантними до дії НМС з огляду на зростання стерильності були сорти Полянка та Почайна (F=4,49; $F_{0,05}$=3,11; P=0,02), потім Зелений гай (F=3,29; $F_{0,05}$=3,11; P=0,05).

Підсумовуючи, можна констатувати, що екогенетичні чинники не так сильно впливають на підвищення стерильності досліджуваної мутантної популяції, ніж відобразили депресійні ефекти показники схожості та виживання. Крім того, вплив достовірніше рівномірний через вищу монотонність реакції вихідного матеріалу, хоча й фактор генотипу був вагомим при двофакторному аналізі (F=5,07; $F_{0,05}$=4,11; P=0,03). Водночас за підвищення концентрації нітрозоалкілсечовин достовірність дії була суттєво вищою (F=25,17; $F_{0,05}$=3,62; P<0,01). НМС більш активно впливала на стерильність отриманого матеріалу, ніж НЕС (F=17,83; $F_{0,05}$ =3,88; P<0,01), але це навряд чи призведе до суттєвих проблем при доборі мутантного матеріалу.

За параметром фертильності пилку НМС перевищує ДАБ зі зміною концентрації. Водночас значення вихідного матеріалу та генотипмутагенна взаємодія є суттєво нижчими. Згідно з даними, для варіанта НЕС 0,01 % характерна фертильність на рівні 80 – 85 %, для варіанта НЕС 0,025 % рівень фертильності становив 75 – 80 %, для нижчої концентрації НМС 0,0125 % 75 –

80 %, для вищої НМС 0,025 % 68 – 74 %. Але цих значень цілком достатньо для забезпечення ефективності запилення. Наголосимо, що вища концентрація НЕС 0,025 % та нижча НМС 0,0125 % статистично достовірно не відрізнялися для всіх варіантів.

У таблиці 3.11 показані особливості прояву ефектів мутагенної депресії (стимуляції не відмічалося на жодній ознаці) у елементів структури врожайності рослин пшениці в першому поколінні після мутагенної дії НМС. Дослідження виконували загалом за дев'ятьма основними ознаками, але в таблиці зібрано лише ті параметри, які проявили більш-менш значущу мінливість та які можна використовувати в перспективі як моніторингові для вивчення ефектів депресії в першому поколінні.

Так, параметри загальної та продуктивної кущистості, довжини головного колоса, кількості колосків у головному колосі безпосередньо в таблиці не наведені, оскільки значущі відмінності від контролю спостерігалися переважно за дії НМС 0,025 %, але не для всіх сортів та не для всіх ознак.

Кількість зерен у головному колосі варіювала доволі слабо залежно від зміни концентрації НМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НМС статистично значуще впливало на варіацію за цією ознакою ($F=3,01$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,03$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=4,67$; $F_{0,05}=3,07$; $P=0,02$). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо ураховуючи її сайт-специфічність.

Між контролем та першим варіантом (НМС 0,0125 %) для сортів Золото України та Нива одеська не спостерігали значущого зниження ознаки або ефекту мутагенної стимуляції ($F=2,16$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$). Для всіх інших сортів ефект визначався як депресія ($F=3,14$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,03$). Мінливість між сортами не була вагомою ($F=2,05$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,07$).

Таблиця 3.11

Мінливість параметрів структури врожайності за дії НМС, 2018/19 рр.

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт.	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Балатон, кт.	76,2^{a}	33,0^{a}	1,01^{a}	2,14^{a}	34,9^{a}
Балатон, НМС 0,0125 %	70,0^{b}	28,0^{b}	0,80^{b}	1,99^{b}	28,9^{b}
Балатон, НМС 0,025 %	67,5^{c}	26,0^{c}	0,70^{c}	1,62^{c}	24,1^{c}
Боровиця, кт.	92,4^{a}	28,0^{a}	0,84^{a}	2,09^{a}	49,6^{a}
Боровиця, НМС 0,0125 %	86,1^{b}	24,0^{b}	0,63^{b}	1,60^{b}	37,0^{b}
Боровиця, НМС 0,025 %	80,3^{c}	23,0^{b}	0,50^{c}	1,41^{c}	35,1^{c}
Зелений гай, кт.	94,2^{a}	27,0^{a}	1,05^{a}	2,45^{a}	49,0^{a}
Зелений гай, НМС 0,0125 %	82,0^{b}	23,0^{b}	0,72^{b}	1,52^{b}	35,1^{b}
Зелений гай, НМС 0,025 %	79,6^{c}	22,0^{b}	0,61^{c}	1,11^{c}	32,2^{c}
Золото України, кт.	89,9^{a}	22,0^{a}	1,02^{a}	2,67^{a}	43,5^{a}
Золото України, НМС 0,0125 %	80,4^{b}	20,0^{a}	0,77^{b}	1,93^{b}	37,0^{b}
Золото України, НМС 0,025 %	76,1^{c}	18,0^{ab}	0,50^{c}	1,41^{c}	34,1^{c}
Каланча, кт.	83,6^{a}	28,0^{a}	1,09^{a}	2,19^{a}	48,1^{a}
Каланча, НМС 0,0125 %	74,3^{b}	21,0^{b}	0,72^{b}	1,47^{b}	34,8^{b}
Каланча, НМС 0,025 %	70,9^{c}	21,0^{b}	0,62^{c}	1,23^{c}	30,1^{c}
Нива одеська, кт.	82,0^{a}	21,0^{a}	1,18^{a}	2,59^{a}	45,1^{a}
Нива одеська, НМС 0,0125 %	72,3^{b}	20,0^{a}	0,85^{b}	1,78^{b}	36,0^{b}
Нива одеська, НМС 0,025 %	70,4^{c}	18,0 ^{ab}	0,62^{c}	1,39^{c}	33,1^{c}
Полянка, кт.	78,3^{a}	27,0^{a}	0,96^{a}	2,17^{a}	37,3^{a}
Полянка, НМС 0,0125 %	70,2^{b}	23,0^{b}	0,72^{b}	1,41^{b}	31,5^{b}
Полянка, НМС 0,025 %	68,0^{c}	20,0^{c}	0,56^{c}	1,15^{c}	28,1^{c}
Почайна, кт.	71,3^{a}	27,0^{a}	1,10^{a}	2,89^{a}	49,8^{a}
Почайна, НМС 0,0125 %	63,0^{b}	24,0^{b}	0,58^{b}	1,60^{b}	36,5^{b}
Почайна, НМС 0,025 %	60,3^{c}	20,0^{c}	0,42^{c}	1,00^{c}	34,0^{c}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA при $P_{0,05}$

Між контролем та другим варіантом (НМС 0,025 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=4,92$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,02$). Мінливість між сортами не була статистично достовірною ($F=2,34$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$). Між першою (НМС 0,0125 %) та другою (НМС 0,025 %) концентраціями в усіх випадках не фіксували значущого зниження ознаки або стимуляції ($F=2,21$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$). Тобто,

не спостерігали значущого ефекту генотип-мутагенної взаємодії у жодного сорту.

Висота рослин у сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=47,06$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=8,18$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$).

Між контролем та першим варіантом (НМС 0,0125 %) для всіх сортів показане значуще зниження ознаки, а ефекту мутагенної стимуляції немає ($F=26,32$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була вагомою ($F=5,13$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,02$), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Уже перша концентрація мутагену вплинула доволі відчутно на цей показник.

За дії НМС 0,025 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=45,20$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була статистично достовірною ($F=8,15$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Між першою (НМС 0,0125 %) та другою (НМС 0,025 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції ($F=19,93$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Маса зерна з головного колоса у сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=30,01$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=8,81$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$).

Між контролем та першим варіантом (НМС 0,0125 %) для всіх сортів показане значуще зниження ознаки, а ефекту мутагенної стимуляції немає ($F=20,30$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=5,03$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Між контролем та другим варіантом (НМС 0,025 %) для всіх сортів фіксували доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної

стимуляції не було, лише депресія (F=34,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично недостовірною (F=2,25; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Між першою (НМС 0,0125 %) та другою (НМС 0,025 %) концентраціями відзначили значуще зниження ознаки й відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=19,26; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01) для всіх сортів.

Маса зерна з рослини в сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=22,35; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=6,00; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01).

Між контролем та першим варіантом (НМС 0,0125 %) для всіх сортів фіксувалося значуще зниження ознаки, а ефекту мутагенної стимуляції немає (F=16,22; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=2,53; $F_{0,05}$=2,49; P=0,05), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Уже перша концентрація НМС вплинула доволі відчутно на цей показник.

Між контролем та другим варіантом (НМС 0,025 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не спостерігали, лише депресію (F=27,34; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично недостовірною (F=2,05; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07). Між першою (НМС 0,0125 %) та другою (НМС 0,025 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=20,01; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01) для всіх сортів.

Маса тисячі зерен (МТЗ) у сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації НМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації НМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=41,67; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично не залежить від вихідного матеріалу (F=3,02; $F_{0,05}$=3,07; P=0,06).

Між контролем та першим варіантом (НМС 0,0125 %) для всіх сортів зафіксоване значуще зниження ознаки, без ефекту мутагенної стимуляції ($F=27,41$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами не була вагомою ($F=2,23$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,06$), отже генотип-мутагенна взаємодія відсутня.

За дії НМС 0,025 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=39,26$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була статистично недостовірною ($F=2,01$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,07$). Між першою (НМС 0,0125 %) та другою (НМС 0,025 %) концентраціями спостерігали значуще зниження ознаки й відсутність ефекту мутагенної стимуляції ($F=24,32$; $F_{0,05}=2,49$; $P < 0,01$) для всіх сортів.

Серед досліджених ознак за ефектами мутагенної депресії (стимуляція відсутня) можна виокремити як більш вагомі за реакцією на підвищення концентрації (мінливі за поступового зростання концентрації чинника) висоту рослини, МТЗ. Переважно для НМС ознаки маси зерна з головного колоса та рослини дія всіх концентрацій завжди відрізнялися від контролю. У деяких генотипів не було різниці між НЕС 0,01 % та НЕС 0,025 % ($F=3,14$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,09$), НЕС 0,025 % та НМС 0,0125 % ($F=1,93$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,11$), але завжди була різниця зі зростанням концентрацій НМС. В усіх випадках чітко ідентифікується дія НМС 0,0125 % та 0,025 % ($F=43,17$; $F_{0,05}=3,55$; $P<0,01$). Підтверджено високий вплив генотипу ($F=11,10$; $F_{0,05}=3,55$; $P<0,01$), зростання концентрації ($F=29,19$; $F_{0,05}=3,55$; $P<0,01$) та природи мутагенного чинника ($F=5,14$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,02$) в комплексі для НЕС та НМС.

МТЗ як параметр, що відтворює депресивні ефекти, майже в усіх випадках чітко демонструє статистично достовірне зниження з підвищенням концентрації нітрозоалкілсечовин (НМС та НЕС), крім окремих варіантів: для деяких сортів з підвищенням концентрації від НЕС 0,025 % до НМС 0,0125 % та в одному варіанті між концентраціями НЕС ($F=11,33$; $F_{0,05}=3,14$; $P = 0,01$), коли не зафіксовано статистично достовірної різниці в ефектах мутагенної депресії. Ця ознака за дії нітрозоалкілсечовин завжди відрізняється за проявом ефектів у

першому поколінні порівняно з контролем (F=28,11; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Підтверджено вагомий вплив генотипу насамперед для НЕС, значно слабший для НМС (F=31,92; $F_{0,05}$=3,55; P<0,01), зростання концентрації (F=48,17; $F_{0,05}$=3,15; P<0,01), генотипмутагенна взаємодія доволі часто теж значуща (F=9,77; $F_{0,05}$=4,45; P<0,01). Тобто висота рослин та МТЗ є надійними параметрами ефектів негативної дії на мутантну популяцію для нітрозоалкілсечовин (як і для ДАБ).

Для визначення ваги та остаточного вирішення питання впливовості окремих параметрів на рівень прояву ефектів мутагенної депресії в популяції першого покоління сортів після впливу НМС, ураховуючи загальну мінливість матеріалу, було виконано дискримінантний аналіз за всіма параметрами, що аналізувалися в дослідженні (рис. 3.3, табл. 3.12).

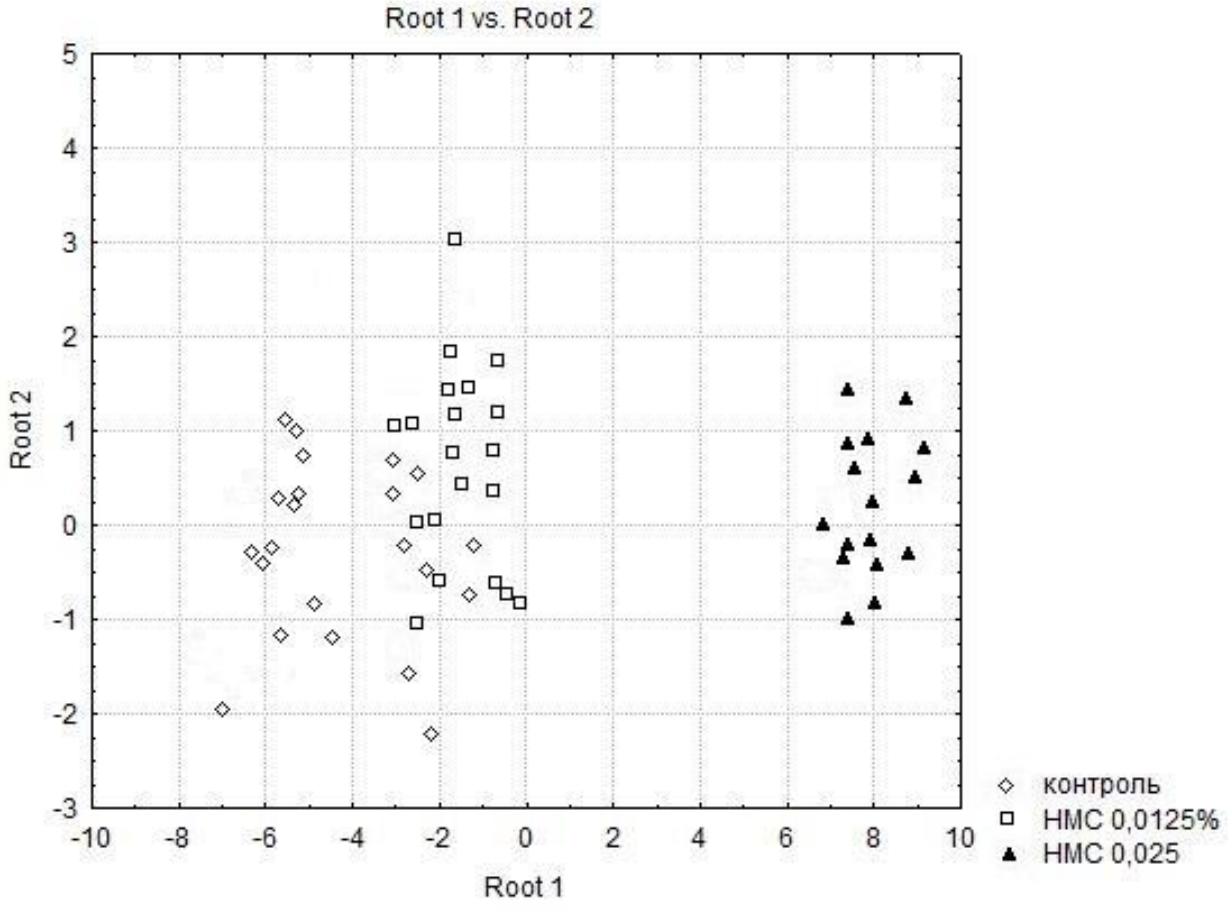


Рис. 3.3. Результати класифікаційного аналізу канонічних функцій за достовірними параметрами мінливості мутагенної депресії за дії НМС

Існує тенденція до наближення в дії між контролем та НМС 0,0125 %, хоча для більшості об’єктів у класифікації та відстані між центроїдами для більшості

параметрів різниця достовірно наявна (що й показано аналізом окремих параметрів).

У результаті доведено значущість параметрів схожості, виживання, висоти рослин, маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини та МТЗ. Частково вагомими є використання маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини, але реакція на дію НМС частково залежить від вихідного матеріалу (сорту), хоча менше, ніж для ДАБ та НЕС. НМС як екогенетичний чинник характеризувався вищою віддаленою загибеллю під час несприятливих умов зимового періоду зі статистичною достовірністю для дії обох концентрацій. Загалом для НМС як мутагену показники схожості та виживання достовірно демонстрували депресивні наслідки дії НМС (з підвищенням концентрації та була достовірна різниця залежно від генотипу, що дозволяє нам віднести ці ознаки до тих, що надійно відтворюють факт мутагенної дії для досліджуваних чинників.

Таблиця 3.12

Вплив на окремі ознаки факторів підвищення концентрації НМС

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,55)	p-level
Схожість, шт.	0,48	23,16	<0,01
Виживання, шт.	0,39	14,99	<0,01
Фертильність, %	0,49	22,10	<0,01
Висота, см	0,43	21,14	<0,01
Загальна кущистість	0,04	1,54	0,19
Продуктивна кущистість	0,04	1,76	0,18
Довжина головного колоса, см	0,03	1,56	0,19
Кількість колосків, шт.	0,06	2,18	0,13
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,09	2,34	0,09
Маса зерна з головного колоса, г	0,21	7,19	0,01
Маса зерна з рослини, г	0,20	6,92	0,01
МТЗ, г	0,44	20,76	<0,01

До дії НМС більш вразливими були генотипи Зелений гай, Золото України, Нива одеська та Полянка. Сорт Почайна характеризувався високою толерантністю до дії цього мутагену, але рівень виживання не був нижчим від 61 %, тобто хоч концентрація наближалася до напівлетальної, вона залишалася у

діапазоні високих (варіант НМС 0,025 % для усіх сортів, НМС 0,0125 % завжди відносили до оптимальних, тому дослідження за фертильністю може бути більш критичним для дії цього мутагену).

Значно більш толерантними до дії НМС, з огляду на зростання стерильності, були сорти Полянка та Почайна, потім Зелений гай. Загалом, можна зробити висновок, що активність НМС не призвела до суттєвого обмеження кількості мутантного матеріалу, отриманого з обробленої популяції для подальшого дослідження можливих спадкових змін. Генотип-мутагенна взаємодія фіксується за суттєво вищою толерантністю деяких сортів.

Підсумовуючи, можна стверджувати, що екогенетичні чинники не так сильно впливають на підвищення стерильності досліджуваної мутантної популяції, ніж відобразили депресійні ефекти показників схожості та виживання. Крім того, вплив достовірніше рівномірний через вищу монотонність реакції вихідного матеріалу, хоча й фактор генотипу був вагомим при двофакторному, у той час як з підвищенням концентрації нітрозоалкілсечовин достовірність дії була суттєво вищою. НМС більш активно впливав на стерильність отриманого матеріалу, ніж НЕС, але навряд чи це створить суттєві проблеми під час добору мутантного матеріалу.

У результаті вагомо вплинули ефекти мутагенної депресії в першому поколінні на такі ознаки, як схожість, виживання, фертильність, висота рослин та МТЗ для всіх досліджених чинників. Частково значущими є маса зерна з головного колоса та маса зерна з рослини. Інші не варто брати до уваги, крім високих концентрацій нітрозоалкілсечовин та ДАБ. Загалом, за шкодочинним впливом, починаючи зі слабшого, речовини можна ранжувати таким чином: ДАБ → НЕС → НМС.

Нітрозоалкілсечовини як екогенетичні чинники показали суттєву вагоміший вплив на мутантну популяцію в першому поколінні, ніж (ДАБ), але лише одна з концентрацій НМС 0,025 % була за впливом на показники рослин у першому поколінні віднесена до високих, проте її активність не призвела до суттєвого обмеження отриманого дослідного матеріалу для подальшого

дослідження мутаційної мінливості в рослин першого покоління, тому застосовані концентрації необхідно вважати придатними до практичного використання на дослідженому наборі сортів з урахуванням генотипмутагенної взаємодії. Модельними для виявлення мутагенної депресії були показники схожості, виживання, фертильності, висоти рослини та маси тисячі зерен, але генотипмутагенна специфічність суттєво знижується з підвищенням активності чинника (від ДАБ до НЕС), особливо для деяких показників структури врожайності мутантної популяції.

3.4. Екогенетична токсичність етилметансульфонату

Застосування хімічного мутагенезу, зокрема супермутагенів (речовин, що належать до різних типів сполук, здатних значно (до 60 разів) підвищувати генетичну активність геному рослини без значного зниження життєздатності), що прирівнюється до дії іонізуючого випромінювання, сприяє значному підвищенню темпів генетичного поліпшення основних сільськогосподарських культур [2, 275]. Значно вища генотипова мутагенна взаємодія, насамперед завдяки структурі механізму генетичної стійкості до певного впливу в самій рослині [14, 25].

Одним з ключових параметрів для визначення мутагенної депресії є фізіологічна активність, а для озимих культур особливо важливою є здатність виживати в несприятливих умовах зимового періоду [31].

Результати моніторингу схожості після дії хімічного чинника та підрахунку рослин, які вижили після комплексної дії несприятливих чинників зимового періоду, наведено в таблиці 3.13.

Наведено сорти з різною екологічною адаптивністю, які демонструють досить разючі відмінності в стійкості до обраного мутагена. Негативний вплив був статистично значущим для параметра схожості як для дисперсії зміни концентрації мутагена ($F=98,23$; $F_{0.05}=3,86$; $P<0,01$), так і для окремих генотипів ($F=7,75$; $F_{0.05}=3,86$; $P<0,01$), для виживання після зимового періоду – за зміною

концентрації мутагена (F=53,58; F0.05=3,86; P<0,01) та для окремих генотипів (F=8,44; F0.05=3,86; P<0,01).

Таблиця 3.13

Схожість та виживання сортів пшениці озимої за дії ЕМС у першому поколінні, 2018/19 рр.

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт.	%	шт.	%
Балатон, кт.	987	98,7 ± 1,4[a]	949	94,9 ± 1,1[a]
Балатон, ЕМС 0,025 %	842	84,2 ± 1,0[b]	721	72,1 ± 1,0[b]
Балатон, ЕМС 0,05 %	761	76,1 ± 0,9[c]	641	64,1 ± 1,2[c]
Балатон, ЕМС 0,1 %	682	68,2 ± 1,1[d]	533	53,3 ± 2,2[d]
Боровиця, кт.	992	99,2 ± 1,6[a]	990	99,0 ± 1,5[a]
Боровиця, ЕМС 0,025 %	881	88,1 ± 1,2[b]	800	80,0 ± 0,8[b]
Боровиця, ЕМС 0,05 %	840	84,0 ± 1,0[c]	791	79,1 ± 1,0[c]
Боровиця, ЕМС 0,1 %	741	74,1 ± 0,9[d]	700	70,0 ± 0,5[d]
Зелений гай, кт.	997	99,7 ± 1,6[a]	981	98,1 ± 0,9[a]
Зелений гай, ЕМС 0,025 %	903	90,3 ± 1,0[b]	850	85,0 ± 0,9[b]
Зелений гай, ЕМС 0,05 %	861	86,1 ± 1,1[c]	810	81,0 ± 1,2[c]
Зелений гай, ЕМС 0,1 %	781	78,1 ± 1,1[d]	740	74,0 ± 1,1[d]
Золото України, кт.	992	99,2 ± 1,3[a]	984	98,4 ± 1,1[a]
Золото України, ЕМС 0,025 %	871	87,1 ± 0,7[b]	742	74,2 ± 0,8[b]
Золото України, ЕМС 0,05 %	809	80,9 ± 0,9[c]	730	73,0 ± 1,0[c]
Золото України, ЕМС 0,1 %	731	73,1 ± 1,0[d]	621	62,1 ± 1,4[d]
Каланча, кт.	988	98,8 ± 1,5[a]	980	98,0 ± 1,3[a]
Каланча, ЕМС 0,025 %	880	88,0 ± 1,0[b]	817	81,7 ± 1,0[b]
Каланча, ЕМС 0,05 %	831	83,1 ± 1,0[c]	784	78,4 ± 0,9[c]
Каланча, ЕМС 0,1 %	732	73,2 ± 0,9[d]	682	68,2 ± 0,7[d]
Нива одеська, кт.	991	99,1 ± 0,9[a]	983	98,3 ± 1,3[a]
Нива одеська, ЕМС 0,025 %	853	85,3 ± 0,8[b]	742	74,2 ± 0,8[b]
Нива одеська, ЕМС 0,05 %	792	79,2 ± 1,1[c]	659	65,9 ± 1,2[c]
Нива одеська, ЕМС 0,1 %	653	65,3 ± 1,2[d]	512	51,2 ± 2,3[d]
Полянка, кт.	990	99,0 ± 1,1[a]	985	98,5 ± 1,2[a]
Полянка, ЕМС 0,025 %	892	89,2 ± 1,0[b]	830	83,0 ± 0,7[b]
Полянка, ЕМС 0,05 %	860	86,0 ± 1,1[c]	792	79,2 ± 1,1[c]
Полянка, ЕМС 0,1 %	760	76,0 ± 1,0[d]	722	72,2 ± 1,0[d]
Почайна, кт.	992	99,2 ± 1,5[a]	983	98,3 ± 1,6[a]
Почайна, ЕМС 0,025 %	901	90,1 ± 1,0[b]	830	83,0 ± 0,9[b]
Почайна, ЕМС 0,05 %	845	84,5 ± 1,0[c]	800	80,0 ± 1,0[c]
Почайна, ЕМС 0,1 %	761	76,1 ± 0,9[d]	719	71,9 ± 0,6[d]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Так, для сорту Балатон статистично достовірними були: різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС; різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=16,32; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01); різниця між схожістю та виживанням (F=8,22; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), зокрема й для контролю (F=3,17; $F_{0,05}$=3,11; P=0,05).

Для сорту Боровиця достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС. Також статистично достовірною завжди була різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=17,12; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01), а також різниця між схожістю та виживанням (F=8,78; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=1,33; $F_{0,05}$=3,11; P= 0,11). Для сорту Зелений гай статистично достовірними були: різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС; різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=15,11; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01), а також різниця між схожістю та виживанням (F=8,18; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=1,54; $F_{0,05}$=3,11; P=0,10).

Для сорту Золото України достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС. Також статистично достовірною завжди була різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=17,99; $F_{0,05}$=2,98; P < 0,01), а також різниця між схожістю та виживанням (F=8,56; $F_{0,05}$=3,11; P < 0,01), крім контролю (F=1,45; $F_{0,05}$=3,11; P=0,10). Для сорту Каланча статистично достовірними були: різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС; різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=18,07; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01); різниця між схожістю та виживанням (F=8,99; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=1,92; $F_{0,05}$=3,11; P=0,08).

Для сорту Нива одеська достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС. Також статистично достовірною завжди була різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=20,02; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01), а також різниця між схожістю та виживанням (F=8,01; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=2,13; $F_{0,05}$=3,11;

P=0,08). Для сорту Полянка статистично достовірними були: різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС; різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=14,72; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01); різниця між схожістю та виживанням (F=8,99; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=2,56; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Почайна статистично достовірними були: різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ЕМС; різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=14,42; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01), а також різниця між схожістю та виживанням (F=7,84; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=2,67; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Найменше матеріалу вижило за дії на сорти Балатон та Нива одеська, причому дія третьої концентрації ЕМС 0,1 % дорівнювала $ЛД_{50}$, тобто застосована концентрація може бути віднесена до напівлетальних, але в усіх інших випадках дію навіть найвищої концентрації відносили до категорії високих – для сортів Золото України та Каланча або оптимальних (до 70 %) – для інших сортів.

Результатом впливу ЕМС як екогенетичного чинника на рослинний матеріал було сповільнено проходження деяких фаз онтогенезу. У матеріалу, обробленому мутагеном, вплив був значущим уже за дії другої концентрації: затримка становила більше ніж 4-5 днів порівняно з вихідною формою.

Ще одним наслідком мутагенного впливу є суттєві проблеми з фертильністю в рослин першого покоління мутантної популяції, результати аналізу яких для сортів пшениці озимої порівняно з вихідним матеріалом наведені в таблиці 3.14. За результатами факторного аналізу цього показника можна зауважити, що він достовірніше відтворює вплив поступового підвищення концентрації ЕМС (F=98,34; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01) і не так сильно, але все таки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=4,12; $F_{0,05}$=2,48; P=0,02).

Так, для сорту Балатон була різниця за фертильністю між дією ЕМС 0,025 % та контролем (F=9,67; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), різниця з контролем для усіх

інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=11,78; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Боровиця різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=11,07; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для сорту Зелений гай різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій також завжди була статистично достовірною (F=10,34; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Золото України різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=11,24; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Таблиця 3.14

Рівень фертильності в зразках мутантної популяції в першому поколінні, 2018/19 рр.

Сорт	Контроль	ЕМС 0,025 %	ЕМС 0,05 %	ЕМС 0,1 %
Балатон	99,15 ± 1,14 [a]	80,14 ± 0,98[b]	74,33 ± 1,12[c]	70,17 ± 2,27[d]
Боровиця	99,44 ± 0,97[a]	84,03 ± 1,19[b]	78,83 ± 1,67[c]	74,19 ± 1,58[d]
Зелений гай	99,21 ± 0,99[a]	85,60 ± 1,56[b]	81,02 ± 1,80[c]	75,36 ± 2,08[d]
Золото України	98,97 ± 0,98[a]	86,01 ± 1,18[b]	79,52 ± 2,04[c]	74,10 ± 2,11[d]
Каланча	99,24 ± 1,25[a]	84,12 ± 1,52[b]	79,42 ± 2,19[c]	75,17 ± 2,14[d]
Нива одеська	98,99 ± 1,32[a]	79,09 ± 1,12[b]	73,14 ± 2,06[c]	69,53 ± 2,29[d]
Полянка	99,04 ± 1,11[a]	85,17 ± 1,12[b]	79,12 ± 2,19[c]	75,00 ± 2,14[d]
Почайна	99,07 ± 1,06[a]	85,01 ± 1,42[b]	78,44 ± 2,26[c]	73,19 ± 2,39[d]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Для сорту Каланча різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=10,71; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Нива одеська була різниця за фертильністю між дією ЕМС 0,025% та контролем (F=9,82; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=12,34; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Для сорту Полянка різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=10,57; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Почайна різниця з контролем для всіх концентрацій

та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=9,89$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Загалом фертильність змінювалася в межах 98,9 % – 99,4 % на контролі; 79,1 % (сорт Нива одеська) – 86,0 % (сорт Золото України) за дії ЕМС 0,025 %; 74,3 % (сорт Балатон) – 81,0 % (сорт Зелений гай) після обробки ЕМС 0,05 % та від 69,5 % (сорт Нива одеська) до 75,0 % (сорти Зелений гай, Каланча, Полянка) для концентрації ЕМС 0,1%. Стерильність у прогресії знижується з високим коефіцієнтом кореляції ($r = 0,93$).

У таблиці 3.15 показані особливості прояву ефектів мутагенної депресії (стимуляції не відмічалося для жодної ознаки) у елементів структури врожайності рослин пшениці в першому поколінні після факту мутагенної дії ЕМС. Параметри загальної та продуктивної кущистості, довжини головного колоса, кількості колосків у головному колосі безпосередньо в таблиці не наведені, оскільки значущі відмінності від контролю спостерігалися переважно за дії третьої та частково другої концентрації, та й то не для всіх сортів та не для всіх ознак.

Кількість зерен з головного колоса варіювала доволі значуще залежно від зростання концентрації ЕМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ЕМС статистично значуще впливало на варіацію за цією ознакою ($F=4,17$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,02$), але прояв самої ознаки не залежить від вихідного матеріалу ($F=2,77$; $F_{0,05}=3,07$; $P=0,06$). Ця ознака за варіативністю та впливом ЕМС як чинника відрізняється доволі сильно, але сама ознака варіює посередньо та не завжди може відтворити зростання концентрації екогенетичного фактору.

Висота рослин у сортів пшениці, які піддавали мутагенній дії, варіювала сильно залежно від зростання концентрації ЕМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ЕМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=143,30$; $F0,05=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=24,07$; $F0,05=3,07$; $P<0,01$).

Таблиця 3.15

Моніторингові параметри структур врожайності за дії ЕМС, 2018/19 рр.

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт.	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Балатон, кт.	76,2^{a}	33,0^{a}	1,01^{a}	2,14^{a}	34,9^{a}
Балатон, ЕМС 0,025 %	71,9^{b}	29,0^{b}	0,85^{b}	1,99^{b}	30,6^{b}
Балатон, ЕМС 0,05 %	67,9^{c}	27,0^{b}	0,72^{c}	1,75^{c}	27,2^{c}
Балатон, ЕМС 0,1 %	65,3^{d}	24,0^{c}	0,62^{d}	1,22^{d}	23,7^{d}
Боровиця, кт.	92,4^{a}	28,0^{a}	0,84^{a}	2,09^{a}	49,6^{a}
Боровиця, ЕМС 0,025 %	86,9^{b}	24,0^{b}	0,69^{b}	1,78^{b}	43,2^{b}
Боровиця, ЕМС 0,05 %	80,9^{c}	23,0^{b}	0,48^{c}	1,48^{c}	39,0^{c}
Боровиця, ЕМС 0,1 %	76,5^{d}	20,0^{c}	0,31^{d}	0,97^{d}	30,2^{d}
Зелений гай, кт.	94,2^{a}	27,0^{a}	1,05^{a}	2,45^{a}	49,0^{a}
Зелений гай, ЕМС 0,025 %	82,7^{b}	24,0^{b}	0,80^{b}	1,80^{b}	38,9^{b}
Зелений гай, ЕМС 0,05 %	76,9^{c}	22,0^{b}	0,53^{c}	1,31^{c}	34,1^{c}
Зелений гай, ЕМС 0,1 %	73,5^{d}	20,0^{bc}	0,38^{d}	0,83^{d}	28,2^{d}
Золото України, кт.	89,9^{a}	22,0^{a}	1,02^{a}	2,67^{a}	43,5^{a}
Золото України, ЕМС 0,025 %	81,9^{b}	20,0^{a}	0,79^{b}	2,07^{b}	38,5^{b}
Золото України, ЕМС 0,05 %	75,9^{c}	17,0^{b}	0,61^{c}	1,67^{c}	34,0^{c}
Золото України, ЕМС 0,1 %	73,1^{d}	17,0^{b}	0,44^{d}	1,35^{d}	29,2^{d}
Каланча, кт.	83,6^{a}	28,0^{a}	1,09^{a}	2,19^{a}	48,1^{a}
Каланча, ЕМС 0,025 %	75,7^{b}	25,0^{b}	0,88^{b}	1,72^{b}	40,4^{b}
Каланча, ЕМС 0,05 %	70,9^{c}	22,0^{c}	0,74^{c}	1,33^{c}	36,0^{c}
Каланча, ЕМС 0,1 %	67,5^{d}	22,0^{c}	0,49^{d}	1,13^{d}	30,1^{d}
Нива одеська, кт.	82,0^{a}	26,0^{a}	1,18^{a}	2,59^{a}	45,1^{a}
Нива одеська, ЕМС 0,025 %	73,6^{b}	23,0^{b}	0,90^{b}	1,95^{b}	39,9^{b}
Нива одеська, ЕМС 0,05 %	70,8^{c}	20,0^{c}	0,71^{c}	1,61^{c}	35,2^{c}
Нива одеська, ЕМС 0,1 %	66,8^{d}	19,0^{c}	0,46^{d}	1,20^{d}	29,5^{d}
Полянка, кт.	78,3^{a}	27,0^{a}	0,96^{a}	2,17^{a}	37,3^{a}
Полянка, ЕМС 0,025 %	70,9^{b}	25,0^{a}	0,81^{b}	1,51^{b}	34,4^{b}
Полянка, ЕМС 0,05 %	68,5^{c}	22,0^{b}	0,69^{c}	1,18^{c}	31,9^{c}
Полянка, ЕМС 0,1 %	65,7^{d}	19,0^{c}	0,43^{d}	0,95^{d}	26,0^{d}
Почайна, кт.	71,3^{a}	27,0^{a}	1,10^{a}	2,89^{a}	49,8^{a}
Почайна, ЕМС 0,025 %	63,7^{b}	23,0^{b}	0,79^{b}	1,91^{b}	42,8^{b}
Почайна, ЕМС 0,05 %	60,8^{c}	22,0^{b}	0,61^{c}	1,51^{c}	37,2^{c}
Почайна, ЕМС 0,1 %	57,1^{d}	19,0^{c}	0,35^{d}	0,91^{d}	34,1^{d}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Проте, як свідчать наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення

можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайтспецифічність.

Між контролем та першим варіантом (ЕМС 0,025 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції ($F=94,56$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=17,26$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. За дії ЕМС 0,05 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції ($F=181,92$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=11,14$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Між першою (ЕМС 0,025 %) та другою (ЕМС 0,05 %) концентраціями варіація була завжди значущою ($F=94,12$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Між контролем та третім варіантом (ЕМС 0,1 %) відзначили доволі значуще зниження ознаки для всіх сортів. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=234,22$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була статистично достовірною ($F=11,15$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Між другою (ЕМС 0,05 %) та третьою (ЕМС 0,1 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, і знову ж відсутність ефекту мутагенної стимуляції ($F=65,80$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$) для всіх генотипів. Не спостерігали значущий ефект генотипмутагенної взаємодії в жодного із сортів через високу депресійну дію чинника, тобто сайтспецифічність істотно знизилася. Ця ознака за варіативністю та впливом ЕМС вже сильно відрізняється від попередніх та належить до тих, що вагомо демонструють депресійний вплив, але незначну генотипмутагенну взаємодію.

Маса зерна з рослини як ознака в сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації ЕМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ЕМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою ($F=56,14$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=5,55$; $F_{0,05}=3,07$; $P=0,01$).

Між контролем та першим варіантом (ЕМС 0,025 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=55,34; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=8,82; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Перша концентрація мутагена вплинула вагомо на цей показник.

За дії ЕМС 0,05 % між контролем та цим варіантом для усіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=87,16; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=9,04; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Між першою (ЕМС 0,025 %) та другою (ЕМС 0,05 %) концентраціями варіація завжди була значущою (F=57,94; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Між контролем та третім варіантом (ЕМС 0,1 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=112,20; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=5,10; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Між другою (ЕМС 0,05 %) та третьою (ЕМС 0,1 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=43,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) для всіх генотипів. Не спостерігали значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії у жодного із сортів через високу депресійну дію чинника, тобто сайтспецифічність істотно знизилася. Таким чином, ця ознака за варіативністю та впливом ЕМС вже сильно відрізняється від попередніх та належить до тих, що вагомо відбивають депресійний вплив, але генотипмутагенна взаємодія залишається незначною.

Маса зерна з головного колоса в сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації ЕМС. Факторний аналіз продемонстрував, що підвищення концентрації ЕМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=44,92; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=5,61; $F_{0,05}$=3,07; P=0,01).

Між контролем та першим варіантом (ЕМС 0,025 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції ($F=37,30$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=6,12$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний.

За дії ЕМС 0,05 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції ($F=69,14$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була доволі вагомою ($F=6,04$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Між першою (ЕМС 0,025 %) та другою (ЕМС 0,05 %) концентраціями варіація завжди була значущою ($F=43,90$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Між контролем і третім варіантом (ЕМС 0,1 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія ($F=109,20$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Мінливість між сортами була статистично достовірною ($F=5,00$; $F_{0,05}=2,49$; $P=0,01$). Між другою (ЕМС 0,05 %) та третьою (ЕМС 0,1 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але без ефекту мутагенної стимуляції ($F=41,17$; $F_{0,05}=2,49$; $P < 0,01$) для всіх генотипів. Не спостерігали значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії у жодного із сортів через високу депресійну дію чинника, тобто сайтспецифічність істотно знизилася. Таким чином, ця ознака за варіативністю та впливом ЕМС вже сильно відрізняється від попередніх та належить до тих, що вагомо підтверджують депресійний вплив, але генотипмутагенна взаємодія залишається незначною.

Параметри маси зерна з головного колоса та з рослини загалом змінюються подібно та однаково реагують за ефектами мутагенної депресії в першому поколінні на підвищення концентрації ЕМС в цілому. Винятків, коли відбувалися б окремі ефекти генотипмутагенної взаємодії, не виявлено. Таким чином, для цього мутагена вказані ознаки також надійно відтворюють прогресію мутагенної деперсії.

Маса тисячі зерен у сортів пшениці, які отримали мутагенну дію, варіювала сильно залежно від зростання концентрації ЕМС. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ЕМС статистично вагомо впливало на варіацію за цією ознакою (F=155,11; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=27,57; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01). Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайтспецифічність.

Між контролем та першим варіантом (ЕМС 0,025 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=99,32; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=17,89; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), тобто загалом матеріал для аналізу був дібраний контрастний. Перша концентрація мутагена вагомо вплинула на цей показник.

За дії ЕМС 0,05 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів фіксували значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=187,32; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була доволі вагомою (F=10,43; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Між першою (ЕМС 0,025 %) та другою (ЕМС 0,05 %) концентраціями варіація була завжди значущою (F=112,45; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Між контролем та третім варіантом (ЕМС 0,1 %) для всіх сортів спостерігалося доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=256,19; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=9,35; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Між другою (ЕМС 0,05 %) та третьою (ЕМС 0,1 %) концентраціями фіксували значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=67,48; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01) для всіх генотипів.

Значуща генотип-мутагенна взаємодія характерна лише для сортів Балатон та Нива одеська та проявляється за ознакою продуктивної та загальної

кущистості. Повністю відтворюють динаміку наростання депресійного тиску такі показники, як висота рослини, маса зерна з колоса та рослини, МТЗ для ЕМС як мутагена. Прояву сайт-специфічності на цьому рівні перешкоджає висока шкодочинна дія екогенетичного чинника.

Для визначення ваги та остаточного вирішення питання впливовості окремих параметрів на рівень прояву ефектів мутагенної депресії в популяції першого покоління сортів пшениці після впливу ЕМС, ураховуючи загальну мінливість матеріалу, було виконано дискримінантний аналіз за всіма параметрами, що аналізувалися в дослідженні (рис. 3.4 та табл. 3.16).

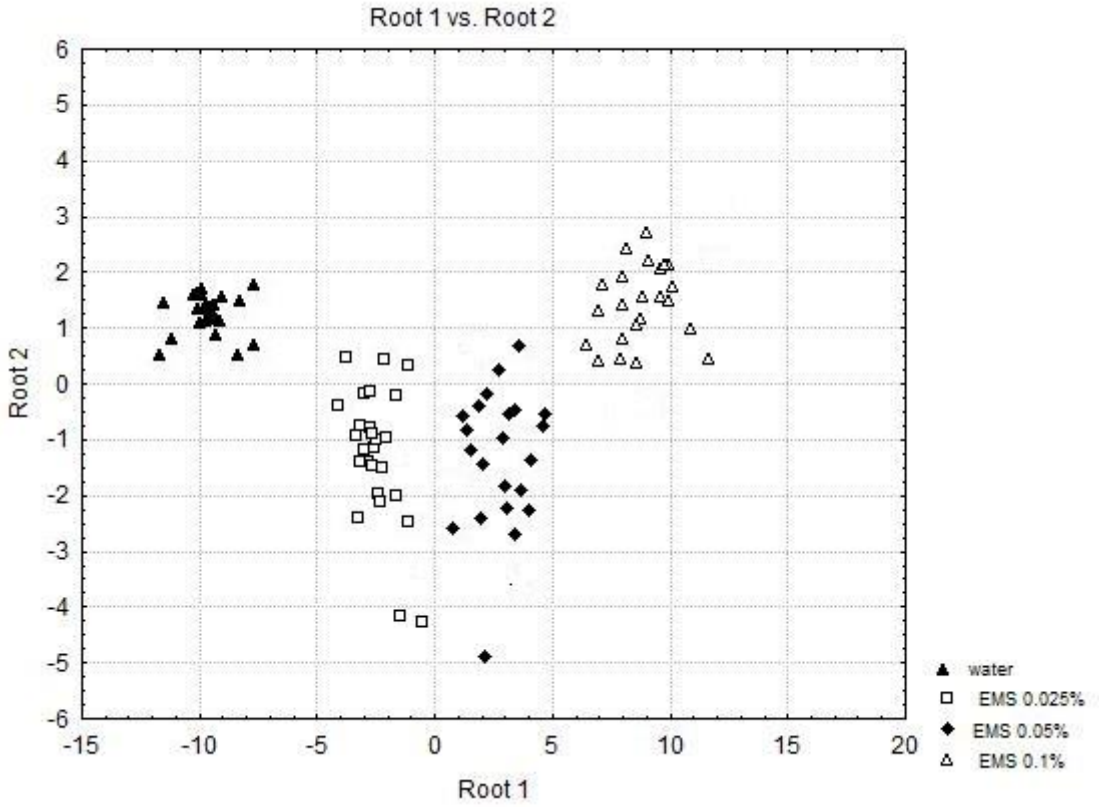


Рис 3.4. Результати класифікаційного аналізу канонічних функцій за достовірними параметрами мінливості мутагенної депресії (активність ЕМС)

Відповідно до результатів аналізу за окремими концентраціями, повністю статистично достовірно вирізняється контроль та дія ЕМС 0,1%. Існує тенденція до відсутності різниці в дії ЕМС 0,025 % та 0,05 %, хоча для більшості об’єктів у класифікації та за відстанню між центроїдами для більшості параметрів різниця повинна бути (що й показано аналізом окремих параметрів).

За окремими параметрами здійснено класифікацію ознак на основі аналізу достовірності факторного навантаження за канонічними функціями. У результаті підтверджена значущість параметрів схожості, виживання, висоти рослин та МТЗ. Вагомим є використання маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини. Реакція на дію ЕМС не залежить від вихідного матеріалу (сорту) для жодного з параметрів.

Таблиця 3.16

Результати дискримінантного аналізу окремих чинників у дослідженні мутантної популяції залежно від зростання концентрації ЕМС, 2018/19 рр.

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,11)	p-level
Схожість, шт.	0,49	22,34	<0,01
Виживання, шт.	0,49	22,25	<0,01
Фертильність, %	0,58	24,17	<0,01
Висота, см	0,69	28,17	<0,01
Загальна кущистість	0,03	1,06	0,17
Продуктивна кущистість	0,05	1,19	0,17
Довжина головного колоса, см	0,02	1,11	0,17
Кількість колосків, шт.	0,03	0,18	0,21
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,09	2,25	0,08
Маса зерна з головного колоса, г	0,40	25,54	<0,01
Маса зерна з рослини, г	0,49	25,01	<0,01
МТЗ, г	0,69	28,16	<0,01

Класифікація генотипів була особливо вагомою, якщо вони відрізнялися за генотипмутагенною взаємодією. Так, виявлено, що для сортів Балатон, Золото України та Нива одеська вона досягає ста відсотків (таблиця 3.17).

Однак генотип-мутагенна взаємодія також була надзвичайно значущою для однорідності групи, переважно для таких сортів, де принаймні 5 параметрів у будь-якому випадку виявилися значущими. Як бачимо, класифікаційна здатність виділених факторів є надзвичайно значущою, тому реальну ідентифікаційну здатність бажано перевіряти на об’єктах дослідження. Для цього було виконано кластерний аналіз (рис. 3.5).

Таблиця 3.17

Результати класифікації для генотипів озимої пшениці (частина об’єктів за параметрами відповідає попередній таблиці) в моделі для такого генотипу)

Сорт	Об’єкти в моделі, %
Балатон	100,0
Зелений гай	83,3
Золото України	100,0
Нива одеська	100,0
Боровиця	83,3
Каланча	83,3
Полянка	83,3
Почайна	83,3
Усього	89,6

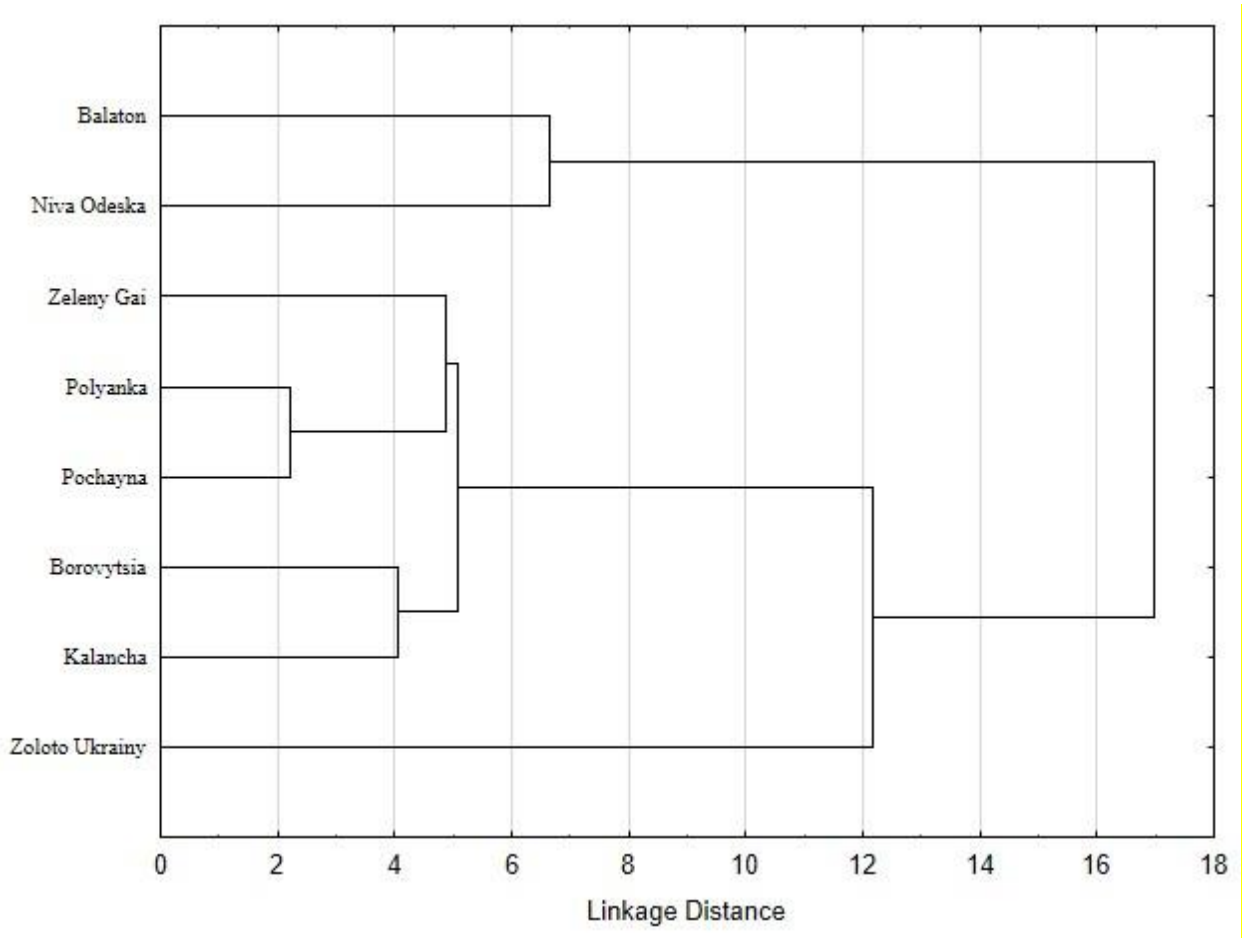


Рис 3.5. Результати класифікаційного кластерного аналізу за генотипами за варіативністю мінливих ознак (активність ЕМС)

Аналіз показав, що всі генотипи можна розділити на чітко визначені три групи. Першу групу складають Балатон та Нива одеська, які фактично в усіх випадках показали однакову вразливість до дії ЕМС.

Другу групу утворює один сорт Золото України, який займає проміжне місце між генотипами першої та третьої груп за стійкістю в умовах мутагенної дії. До третьої групи належать сорти Зелений гай, Каланча, Боровиця, Полянка, Почайна, які не завжди були повністю однорідними, деяка варіабельність проявлялася в різниці за окремими параметрами, проте вона не була значною.

3.5. Активність азиду натрію в першому поколінні сортів пшениці озимої

Вивчення специфічної дії мутагенів важливе для генетики та селекції, оскільки воно дозволяє розробляти більш цілеспрямовані підходи до отримання нових форм організмів з бажаними характеристиками [167, 180, 181].

Результати моніторингу схожості після дії хімічного чинника та підрахунку рослин, які вижили після комплексної дії несприятливих чинників зимового періоду, наведено в таблиці 3.18.

Таблиця 3.18

Схожість та виживання сортів пшениці озимої за дії АН у першому поколінні, 2018/19 рр.

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт.	%	шт.	%
1	2	3	4	5
Балатон, кт.	987	$98,7 \pm 1,4^{a}$	949	$94,9 \pm 1,1^{a}$
Балатон, АН 0,01 %	890	$99,0 \pm 1,2^{b}$	853	$85,3 \pm 1,0^{b}$
Балатон АН 0,025 %	783	$78,3 \pm 1,2^{c}$	719	$71,9 \pm 1,3^{c}$
Балатон, АН 0,05 %	694	$69,4 \pm 1,0^{d}$	639	$63,9 \pm 1,0^{d}$
Балатон, АН 0,1 %	593	$59,3 \pm 1,4^{e}$	560	$56,0 \pm 1,4^{e}$
Боровиця, кт.	994	$99,4 \pm 1,6^{a}$	991	$99,1 \pm 1,5^{a}$
Боровиця, АН 0,01 %	862	$86,2 \pm 1,2^{b}$	796	$79,6 \pm 1,1^{b}$
Боровиця, АН 0,025 %	791	$79,1 \pm 1,3^{c}$	744	$74,4 \pm 1,0^{c}$
Боровиця, АН 0,05 %	711	$71,1 \pm 1,2^{d}$	648	$64,8 \pm 1,1^{d}$
Боровиця, АН 0,1 %	599	$59,9 \pm 1,1^{e}$	551	$55,1 \pm 1,3^{e}$
Зелений гай, кт.	994	$99,4 \pm 1,5^{a}$	976	$97,6 \pm 1,0^{a}$
Зелений гай, АН 0,01 %	843	$84,3 \pm 1,1^{b}$	801	$80,1 \pm 1,2^{b}$
Зелений гай, АН 0,025 %	768	$76,8 \pm 1,1^{c}$	722	$72,2 \pm 1,0^{c}$
Зелений гай, АН 0,05 %	701	$70,1 \pm 1,0^{d}$	614	$61,4 \pm 1,1^{d}$
Зелений гай, АН 0,1 %	573	$57,3 \pm 1,3^{e}$	522	$52,2 \pm 1,4^{e}$
Золото України, кт.	993	$99,3 \pm 1,2^{a}$	981	$98,1 \pm 1,0^{a}$
Золото України, АН 0,01 %	851	$85,1 \pm 1,2^{b}$	811	$81,1 \pm 1,1^{b}$

1	2	3	4	5
Золото України, АН 0,025 %	769	76,9 ± 1,1^{c}	703	70,3 ± 1,1^{c}
Золото України, АН 0,05 %	685	68,5 ± 1,4^{d}	599	59,9 ± 1,1^{d}
Золото України, АН 0,1 %	567	56,7 ± 1,3^{e}	523	52,3 ± 1,4^{e}
Каланча, кт.	989	98,9 ± 1,4^{a}	979	97,9 ± 1,2^{a}
Каланча, АН 0,01 %	857	85,7 ± 1,3^{b}	801	80,1 ± 1,2^{b}
Каланча, АН 0,025 %	765	76,5 ± 1,3^{c}	703	70,3 ± 1,2^{c}
Каланча, АН 0,05 %	711	71,1 ± 1,2^{d}	652	65,2 ± 1,3^{d}
Каланча, АН 0,1 %	601	60,1 ± 1,4^{e}	534	53,4 ± 1,3^{e}
Нива одеська, кт.	993	99,3 ± 1,0^{a}	982	98,2 ± 1,2^{a}
Нива одеська, АН 0,01 %	852	85,2 ± 1,3^{b}	803	80,3 ± 1,1^{b}
Нива одеська, АН 0,025 %	762	76,2 ± 1,2^{c}	732	73,2 ± 0,9^{c}
Нива одеська, АН 0,05 %	686	68,6 ± 1,4^{d}	600	60,0 ± 1,4^{d}
Нива одеська, АН 0,1 %	579	57,9 ± 1,3^{e}	513	51,3 ± 1,2^{e}
Полянка, кт.	991	99,1 ± 1,2^{a}	975	97,5 ± 1,1^{a}
Полянка, АН 0,01 %	832	83,2 ± 1,2^{b}	801	80,1 ± 1,2^{b}
Полянка, АН 0,025 %	778	77,8 ± 1,5^{c}	709	70,9 ± 1,4^{c}
Полянка, АН 0,05 %	711	71,1 ± 1,1^{d}	622	62,2 ± 1,5^{d}
Полянка, АН 0,1%	634	63,4 ± 1,2^{e}	586	58,6 ± 1,1^{e}
Почайна, кт.	993	99,3 ± 1,3^{a}	987	98,7 ± 1,4^{a}
Почайна, АН 0,01 %	842	84,2 ± 1,1^{b}	809	80,9 ± 1,3^{b}
Почайна, АН 0,025 %	791	79,1 ± 1,4^{c}	711	71,1 ± 1,2^{c}
Почайна АН 0,05%	741	74,1 ± 1,4^{d}	676	67,6 ± 1,6^{d}
Почайна, АН 0,1 %	623	62,3 ± 1,3^{e}	577	57,7 ± 1,2^{e}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Насамперед несприятливі наслідки дії супермутагенів виявлялися в першому поколінні через зниження схожості, а для озимих посівів – також приживлюваності рослин. Також важливо оцінити стан посівів перед відходом на зимівлю щодо життєздатності рослин.

Негативний вплив був статистично значущим для параметра схожості як для дисперсії зміни концентрації мутагена ($F=111,11$; $F_{0,05}=2,99$; $P<0,01$), так і для окремих генотипів ($F=41,34$; $F_{0,05}=2,33$; $P<0,01$). Для параметра кількості живих рослин до зимового періоду за зміною концентрації мутагену відповідні значення становили $F=82,14$; $F_{0,05}=2,99$; $P<0,01$), для окремих генотипів – $F=34,14$; $F_{0,05}=2,33$; $P<0,01$.

Так, для сорту Балатон була статистично достовірною різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх

концентрацій та між парами концентрацій (F=22,17; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,14; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), зокрема для контролю (F=3,17; $F_{0,05}$=3,11; P = 0,05), хоча різниця поступово знижується зі зростанням концентрації. Вища концентрація наближалася до $ЛД_{50}$.

Для сорту Боровиця статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=24,11; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=8,01; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), але не для контролю (F=3,07; $F_{0,05}$=3,11; P = 0,06).

Для сорту Зелений гай статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=23,18; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,51; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), але не для контролю (F=3,01; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Золото України статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=22,36; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,87; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), але не для контролю (F=3,00; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Каланча статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=23,75; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,99; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), але не для контролю (F=2,87; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Нива одеська статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=24,07; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=8,09; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), але не для контролю (F=2,89; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Полянка статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=20,07; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,11; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), але не для контролю (F=2,45; $F_{0,05}$=3,11; P=0,08).

Для сорту Почайна статистично достовірною була різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій АН, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій (F=20,11; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,13; $F_{0,05}$=3,11; P=0,01), але не для контролю (F=2,55; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Доволі значущою була генотип-мутагенна взаємодія, хоча сорти за деяким винятком (більш витривалими були сорти Почайна та Каланча) демонстрували приблизно однакову реакцію. В усіх варіантах для всіх сортів схожість та виживаність знижувалася зі статистично достовірним значенням у разі зростання концентрації АН, тобто факт мутагенної депресії був достовірним. Концентрація азиду натрію 0,1% для всіх генотипів, крім двох (для яких визначалася як висока), була напівлетальною.

Щодо депресії за схожістю значно відрізнялися сорти Почайна та Полянка. Виживання завжди значуще відрізнялося від схожості, крім контролю (за винятком сорту Балатон), тобто віддалена різниця внаслідок поєднання дії мутагена та несприятливих зимових умов завжди була значущою, але тут менш толерантними виявилися сорти Полянка та Почайна (F=22,05; $F_{0,05}$=2,01; P<0,01). Суттєво відрізнялася за характером дії на параметри схожості та виживання концентрація АН 0,05 % (F=19,17; $F_{0,05}$=2,87; P<0,01).

Щодо затримки під час проходження окремих фаз онтогенезу, то основні фази за дії першої та другої концентрацій АН запізнювалися порівняно з контролем на 3-4 дні (залежно від генотипу вихідного матеріалу), для третьої концентрації завжди затримувалися статистично достовірно, а для напівлетальної концентрації – на 4-5 днів.

Ще одним наслідком мутагенного впливу є значні проблеми з фертильністю в рослин першого покоління мутантної популяції, результати аналізу яких для сортів пшениці озимої наведено в таблиці 3.19 в порівнянні з вихідним матеріалом. За результатами факторного аналізу цього показника можна констатувати, що він достовірніше відтворює вплив поступового підвищення концентрації АН ($F = 176,89$; $F_{0,05}=2,99$; $P<0,01$) і не так, але все ж таки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу ($F=82,44$; $F_{0,05}=2,41$; $P<0,01$).

Так, для сорту Балатон була різниця за фертильністю між дією АН 0,01% та контролем ($F=11,14$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=16,34$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Для сорту Боровиця різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=14,13$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Таблиця 3.19

Рівень фертильності в зразках мутантної популяції в першому поколінні, 2018/19 рр.

Сорт	Контроль	АН 0,01 %	АН 0,025 %	АН 0,05 %	АН 0,1%
Балатон	$94,5 \pm 0,9^a$	$84,0 \pm 1,0^b$	$76,1 \pm 1,1^c$	$69,4 \pm 1,7^d$	$58,9 \pm 1,6^e$
Боровиця	$95,5 \pm 0,9^a$	$85,3 \pm 0,9^b$	$76,0 \pm 0,8^c$	$68,6 \pm 1,3^d$	$59,6 \pm 1,5^e$
Зелений гай	$97,4 \pm 1,2^a$	$84,6 \pm 0,9^b$	$76,6 \pm 0,9^c$	$70,0 \pm 1,1^d$	$61,3 \pm 1,4^e$
Золото України	$98,2 \pm 0,9^a$	$83,5 \pm 1,1^b$	$76,5 \pm 1,3^c$	$67,5 \pm 1,5^d$	$58,9 \pm 1,7^e$
Каланча	$96,5 \pm 0,9^a$	$84,1 \pm 1,1^b$	$76,1 \pm 1,2^c$	$69,9 \pm 1,4^d$	$57,6 \pm 1,5^e$
Нива одеська	$97,4 \pm 1,0^a$	$85,3 \pm 1,1^b$	$76,3 \pm 1,1^c$	$68,9 \pm 1,4^d$	$58,4 \pm 1,5^e$
Полянка	$95,9 \pm 0,8^a$	$87,1 \pm 1,5^b$	$77,1 \pm 1,7^c$	$72,0 \pm 1,3^d$	$61,5 \pm 1,4^e$
Почайна	$95,5 \pm 0,8^a$	$87,3 \pm 1,5^b$	$77,3 \pm 1,4^c$	$71,2 \pm 1,4^d$	$62,2 \pm 1,5^e$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Для сорту Зелений гай різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=10,22$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$). Для сорту Золото України різниця з контролем для всіх

концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=13,65; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Каланча різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=13,78; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для сорту Нива одеська різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=14,21; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для сорту Полянка різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=11,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для сорту Почайна різниця з контролем для всіх концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=10,32; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Таким чином, для всіх сортів дія навіть найвищої концентрації сягала межі високої, не наближаючись до напівлетальної. В усіх випадках фертильність статистично значуще знижувалася за дії всіх концентрацій. Параметр є повністю надійним показником мутагенної депресії, хоча й не настільки сильним, як показники схожості та виживання. При цьому він не став обмежувальним для отримання достатньої кількості рослинного матеріалу. До більш толерантних належали сорти Зелений гай, Полянка та Почайна. Суттєвої різниці за варіацією генотипмутагенної взаємодії не фіксували.

У таблиці 3.20 показано особливості прояву ефектів мутагенної депресії (стимуляції не відмічалося на жодній ознаці) у елементів структури врожайності рослин пшениці в першому поколінні після факту мутагенної дії АН. У таблиці вказано лише ті параметри, які виявляли належну мінливість та які можна використовувати в перспективі як моніторингові для вивчення ефектів депресії в першому поколінні.

Кількість зерна з головного колоса варіювала доволі слабо залежності від зростання концентрації АН. Факторний аналіз продемонстрував, що підвищення концентрації АН загалом статистично достовірно впливало на мінливість за цією

ознакою (F=4,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02), а прояв ознаки статистично значуще не залежить від вихідного матеріалу (F=3,05; $F_{0,05}$=3,07; P=0,06).

Таблиця 3.20

Моніторингові параметри структури врожайності за дії АН, 2018/19 рр.

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт.	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
1	2	3	4	5	6
Балатон, кт.	76,2^{a}	33,0^{a}	1,01^{a}	2,14^{a}	34,9^{a}
Балатон, АН 0,01 %	73,3^{b}	32,0^{a}	0,93^{b}	2,09^{a}	31,8^{b}
Балатон АН 0,025 %	70,9^{c}	28,0^{b}	0,81^{c}	1,97^{b}	28,6^{c}
Балатон, АН 0,05 %	67,9^{d}	27,0^{b}	0,70^{d}	1,65^{c}	24,2^{d}
Балатон, АН 0,1 %	60,3^{e}	20,0^{c}	0,52^{e}	0,92^{d}	19,7^{e}
Боровиця, кт.	92,4^{a}	28,0^{a}	0,84^{a}	2,09^{a}	49,6^{a}
Боровиця, АН 0,01 %	88,5^{b}	25,0^{b}	0,69^{b}	1,91^{a}	44,9^{b}
Боровиця, АН 0,025 %	86,1^{c}	24,0^{b}	0,54^{c}	1,68^{b}	40,2^{c}
Боровиця, АН 0,05%	80,4^{d}	23,0^{b}	0,43^{d}	1,38^{c}	36,0^{d}
Боровиця, АН 0,1 %	74,5^{e}	18,0^{c}	0,21^{e}	0,81^{d}	22,2^{e}
Зелений гай, кт.	94,2^{a}	27,0^{a}	1,05^{a}	2,45^{a}	49,0^{a}
Зелений гай, АН 0,01 %	88,1^{b}	25,0^{a}	0,89^{b}	2,21^{b}	40,9^{b}
Зелений гай, АН 0,025 %	82,2^{c}	24,0^{a}	0,70^{c}	1,54^{c}	36,2^{c}
Зелений гай, АН 0,05 %	76,2^{d}	21,0^{b}	0,43^{d}	1,01^{d}	31,1^{d}
Зелений гай, АН 0,1 %	70,1^{e}	19,0^{b}	0,21^{e}	0,43^{e}	23,2^{e}
Золото України, кт.	89,9^{a}	22,0^{a}	1,02^{a}	2,67^{a}	43,5^{a}
Золото України, АН 0,01 %	85,5^{b}	21,0^{a}	0,89^{b}	2,34^{b}	39,9^{b}
Золото України, АН 0,025 %	81,1^{c}	20,0^{a}	0,75^{c}	1,91^{c}	36,5^{c}
Золото України, АН 0,05 %	75,5^{d}	17,0^{ab}	0,51^{d}	1,37^{d}	32,0^{d}
Золото України, АН 0,1 %	71,1^{e}	15,0^{b}	0,30^{e}	0,95^{e}	27,2^{e}
Каланча, кт.	83,6^{a}	28,0^{a}	1,09^{a}	2,19^{a}	48,1^{a}
Каланча, АН 0,01 %	79,1^{b}	26,0^{a}	0,91^{b}	1,92^{b}	43,0^{b}
Каланча, АН 0,025 %	75,0^{c}	24,0^{ab}	0,78^{c}	1,52^{c}	36,4^{c}
Каланча, АН 0,05 %	70,2^{d}	22,0^{b}	0,64^{d}	1,13^{d}	33,0^{d}
Каланча, АН 0,1 %	64,5^{e}	21,0^{b}	0,32^{e}	0,93^{e}	28,1^{e}
Нива одеська, кт.	82,0^{a}	26,0^{a}	1,18^{a}	2,59^{a}	45,1^{a}
Нива одеська, АН 0,01 %	77,5^{b}	24,0^{a}	1,05^{b}	2,21^{d}	41,0^{b}
Нива одеська, АН 0,025 %	73,1^{c}	22,0^{ab}	0,84^{c}	1,84^{c}	36,9^{c}
Нива одеська, АН 0,05 %	70,2^{d}	18,0^{b}	0,61^{d}	1,41^{d}	32,2^{d}
Нива одеська, АН 0,1 %	65,4^{e}	17,0^{b}	0,32^{e}	1,00^{e}	27,0^{e}
Полянка, кт.	78,3^{a}	27,0^{a}	0,96^{a}	2,17^{a}	37,3^{a}
Полянка, АН 0,01 %	74,4^{b}	24,0^{a}	0,84^{b}	1,98^{b}	34,4^{b}

1	2	3	4	5	6
Полянка, АН 0,025 %	70,3^{c}	24,0^{a}	0,71^{c}	1,51^{c}	31,4^{c}
Полянка, АН 0,05 %	67,0^{d}	20,0^{b}	0,54^{d}	1,18^{d}	27,9^{d}
Полянка, АН 0,1 %	64,1^{e}	17,0^{b}	0,31^{e}	0,95^{e}	24,0^{e}
Почайна, кт.	71,3^{a}	26,0^{a}	1,10^{a}	2,89^{a}	49,8^{a}
Почайна, АН 0,01 %	67,1^{b}	24,0^{a}	0,92^{b}	2,40^{b}	44,2^{b}
Почайна, АН 0,025 %	63,2^{c}	23,0^{ab}	0,66^{c}	1,91^{c}	39,8^{c}
Почайна АН 0,05 %	59,6^{d}	20,0^{b}	0,41^{d}	1,51^{d}	35,2^{d}
Почайна, АН 0,1 %	54,1^{e}	17,0^{c}	0,22^{e}	0,91^{e}	29,1^{e}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Між контролем та першим варіантом (АН 0,01 %) для більшості сортів (Балатон, Зелений гай, Золото України, Каланча, Нива одеська, Полянка, Почайна) не відзначили якогось значущого зниження ознаки або ефекту мутагенної стимуляції (F=2,13; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07). Винятком став тільки сорт Боровиця (F=2,78; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04). Мінливість між сортами не була вагомою (F=2,41; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06).

Між контролем та другим варіантом (АН 0,025 %) для більшості сортів фіксували вагоме зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції немає (F=4,01; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02), крім сортів Зелений гай, Золото України, Полянка (F=2,22; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Мінливість між сортами не була вагомою (F=2,25; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Між першою (АН 0,01 %) та другою (АН 0,025 %) концентраціями не відзначили якогось відчутного зниження ознаки або ефекту мутагенної стимуляції (F=1,92; $F_{0,05}$=2,49; P=0,08), крім сорту Балатон (F=2,86; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04).

Між контролем та третім варіантом (АН 0,05 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=5,06; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,09; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07). Між другою (АН 0,025 %) та третьою (АН 0,05 %) концентраціями не фіксували якогось значущого зниження ознаки або ефекту мутагенної стимуляції (F=2,07; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07), крім сортів Зелений гай та Полянка (F=2,98; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04).

Між контролем та четвертим варіантом (АН 0,1%) майже для всіх сортів відзначили доволі відчутне зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=4,45; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,29; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,06). Між третім (АН 0,05 %) та четвертим (АН 0,1 %) варіантами не фіксували якогось вагомого зниження ознаки або ефекту мутагенної стимуляції (F=2,37; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06), крім сортів Балатон, Боровиця та Почайна (F=2,89; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04). Значущого ефекту генотип-мутагенної взаємодії не спостерігали.

Висота рослини варіювала сильно та достовірно залежно від збільшення концентрації АН. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації АН загалом статистично достовірно впливало на мінливість за цією ознакою (F=47,14; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=8,19; $F_{0,05}$=3,07; P<0,01). Проте, як свідчать наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотипмутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайтспецифічність.

Між контролем та першим варіантом (АН 0,01 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, а от ефекту мутагенної стимуляції не фіксували в жодному випадку (F=18,92; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=7,71; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Не спостерігався значущий ефект генотип-мутагенної взаємодії.

За дії АН 0,025 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції немає (F=62,01; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=7,45; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Для всіх сортів між першою (АН 0,01 %) та другою (АН 0,025 %) концентраціями фіксували вагоме зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=18,91; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

Між контролем та третім варіантом (АН 0,05 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=67,01; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=6,59; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Між другою (АН 0,025 %) та третьою (АН 0,05 %) концентраціями зафіксували вагоме зниження ознаки для всіх сортів, ефекту мутагенної стимуляції не було (F=19,01; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значущого ефекту генотип-мутагенної взаємодії не спостерігали.

Між контролем та четвертим варіантом (АН 0,1 %) майже для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=87,44; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=6,29; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Між третім (АН 0,05 %) та четвертим (АН 0,1 %) варіантом для всіх сортів фіксували вагоме зниження ознаки, без ефекту мутагенної стимуляції (F=21,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

Ознака маса зерна з головного колоса варіювала сильно та достовірно залежно від зростання концентрації АН. Факторний аналіз продемонстрував, що підвищення концентрації АН загалом статистично достовірно впливало на мінливість за цією ознакою (F=40,10; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=7,09; $F_{0,05}$=3,07; P=0,01).

Між контролем та першим варіантом (АН 0,01 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, а от ефекту мутагенної стимуляції не спостерігали в жодному випадку (F=14,00; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=5,89; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

Між контролем та другим варіантом (АН 0,025 %) для всіх сортів відзначили відчутне зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не фіксували (F=49,91; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=5,45; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Між першою (АН 0,01 %) та другою (АН 0,025 %) концентраціями для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але не

ефект мутагенної стимуляції (F=11,66; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

Між контролем та третім варіантом (АН 0,05 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=51,11; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=4,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,03). Між другою (АН 0,025 %) та третьою (АН 0,05 %) концентраціями для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було (F=10,01; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

Між контролем та четвертим варіантом (АН 0,1%) майже для всіх сортів фіксували доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=57,09; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=3,29; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04). Між третім (АН 0,05 %) та четвертим (АН 0,1 %) варіантами для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не фіксували (F=8,97; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

Ознака маса зерна з рослини варіювала сильно та достовірно залежно від зростання концентрації АН. Факторний аналіз показав, що підвищення концентрації АН загалом статистично достовірно впливало на мінливість за цією ознакою (F=40,10; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=7,09; $F_{0,05}$=3,07; P=0,01).

Між контролем та першим варіантом (АН 0,01 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, а от ефекту мутагенної стимуляції не фіксували в жодному випадку (F=7,17; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01)), крім сортів Балатон та Боровиця (F=2,36; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Мінливість між сортами була вагомою (F=4,19; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01). Значущий ефект генотипмутагенної взаємодії не спостерігався.

За дії АН 0,025 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було (F=11,14; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=3,45;

$F_{0,05}$=2,49; P=0,04). Між першою (АН 0,01 %) та другою (АН 0,025 %) концентраціями для всіх сортів фіксували відчутне зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=5,64; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02).

Між контролем і третім варіантом (АН 0,05 %) для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=14,01; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=2,77; $F_{0,05}$=2,49; P=0,04). Між другою (АН 0,025 %) та третьою (АН 0,05 %) концентраціями фіксували вагоме зниження ознаки для всіх сортів, ефекту мутагенної стимуляції не було (F=7,21; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01).

Між контролем та четвертим варіантом (АН 0,1 %) майже для всіх сортів відзначили доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=16,99; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,29; $F_{0,05}$=2,49; P=0,06). Між третім (АН 0,05 %) та четвертим (АН 0,1 %) варіантами для всіх сортів фіксували вагоме зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=9,14; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Значущого ефекту генотипмутагенної взаємодії не спостерігали.

МТЗ як ознака варіювала сильно та достовірно залежно від зростання концентрації АН. Факторний аналіз засвідчив, що підвищення концентрації АН загалом статистично достовірно впливало на мінливість за цією ознакою (F=57,14; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01), а прояв ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=6,19; $F_{0,05}$=3,07; P=0,01).

Між контролем та першим варіантом (АН 0,01%) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, а от ефекту мутагенної стимуляції немає в жодному випадку (F=56,14; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=5,99; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01).

Між контролем та другим варіантом (АН 0,025 %) для всіх сортів відзначили відчутне зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції немає (F=67,38; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=3,99; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02). Між першою (АН 0,01 %) та другою (АН 0,025 %)

концентраціями для усіх сортів фіксували значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=18,14; $F_{0,05}$=2,49; P=0,02).

Між контролем та третім варіантом (АН 0,05 %) для всіх сортів фіксували доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=89,14; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами була статистично недостовірною (F=2,27; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,06). Між другою (АН 0,025 %) та третьою (АН 0,05 %) концентраціями для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не було (F=19,48; $F_{0,05}$=2,49; P=0,01).

Між контролем та четвертим варіантом (АН 0,1 %) майже для всіх сортів спостерігали доволі значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було, лише депресія (F=112,54; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,01; $F_{0,05}$=2,49; P=0,07). Між третім (АН 0,05 %) та четвертим (АН 0,1 %) варіантами для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але немає ефекту мутагенної стимуляції (F=23,17; $F_{0,05}$=2,49; P<0,01).

Для остаточного визначення ваги та впливовості окремих параметрів на рівень прояву ефектів мутагенної депресії в популяції першого покоління сортів після впливу АН, ураховуючи загальну мінливість матеріалу, було виконано дискримінантний аналіз за всіма параметрами, що аналізувалися в дослідженні (рис. 3.6 та табл. 3.21).

Відповідно до результатів аналізу за окремими концентраціями, повністю статистично достовірно вирізняється контроль та дія різних концентрацій АН. Існує тенденція до відсутності різниці в дії між АН 0,01 % та 0,025 %, АН 0,05 % та 0,1 %, хоча для більшості об’єктів у класифікації та відстані між центроїдами для більшості параметрів різниця повинна бути (що й показано аналізом окремих параметрів).

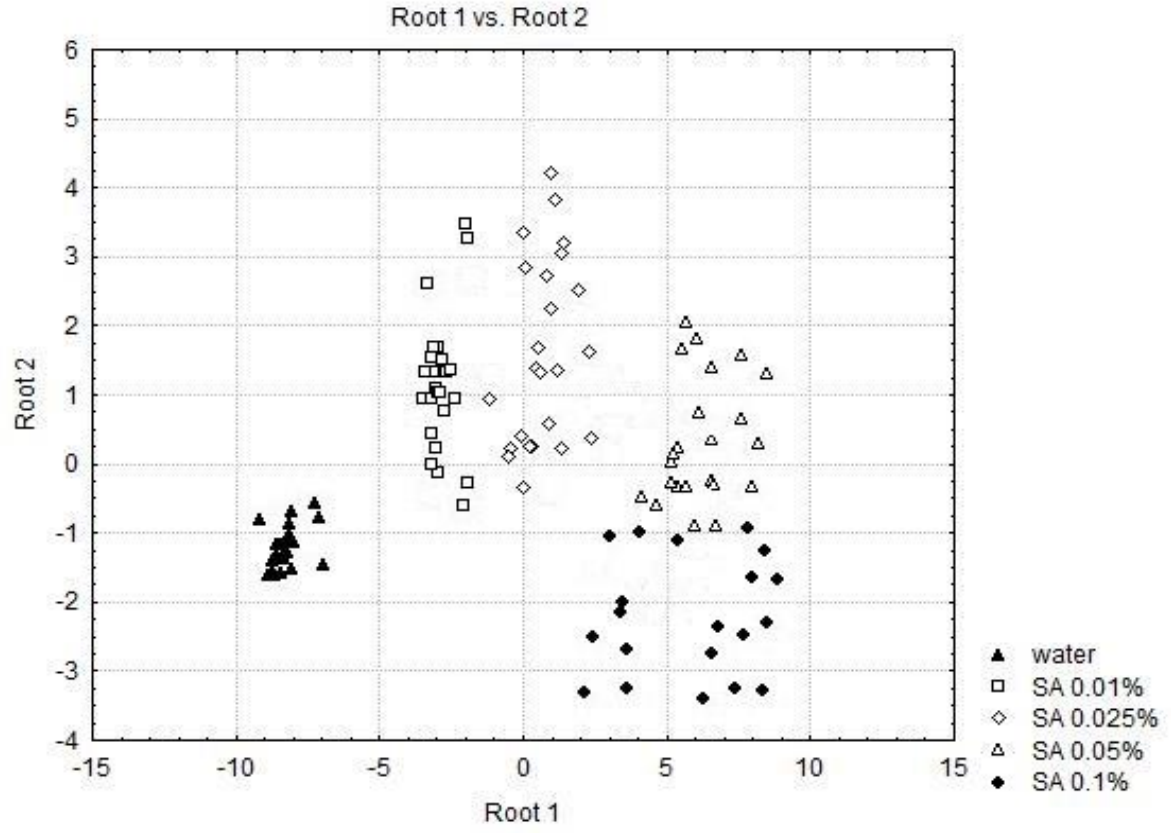


Рис 3.6. Результати класифікаційного аналізу канонічних функції за достовірними параметрами мінливості мутагенної депресії. Активність АН (SA), 2018/19 рр.

Таблиця 3.21

Результати дискримінантного аналізу окремих чинників у досліджені мутантної популяції залежно від зростання концентрації АН, 2018/19 рр.

Змінні в моделі	Коефіці-єнт Вілкса λ	F-remove (4,11)	p-level
Схожість, шт.	0,44	18,14	<0,01
Виживання, шт.	0,52	20,17	<0,01
Фертильність, %	0,63	22,34	<0,01
Висота, см	0,56	20,97	<0,01
Загальна кущистість	0,02	1,00	0,19
Продуктивна кущистість	0,02	1,01	0,19
Довжина головного колоса, см	0,01	0,84	0,21
Кількість колосків, шт.	0,01	0,74	0,22
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,07	2,22	0,08
Маса зерна з головного колоса, г	0,39	17,02	<0,01
Маса зерна з рослини, г	0,24	8,09	0,01
МТЗ, г	0,51	19,98	<0,01

За окремими параметрами показано класифікацію ознак на основі аналізу достовірності факторного навантаження за канонічними функціями. У результаті підтверджено значущість параметрів схожості, виживання, висоти рослин та МТЗ. Вагомим є використання параметрів маси зерна з головного колоса, маси зерна з рослини. Реакція на дію АН залежить від вихідного матеріалу (сорту) для більшості з параметрів.

Щодо депресії за схожістю значно відрізнялися сорти Почайна та Полянка. Виживання завжди значуще відрізнялося від схожості, крім контролю (за винятком сорту Балатон), тобто віддалена дія внаслідок поєднання дії мутагена та несприятливих зимових умов завжди була значущою, але тут менш толерантними виявилися сорти Полянка та Почайна ($F=22,05$; $F_{0,05}=2,01$; $P<0,01$). Суттєво відрізнялася за характером дії щодо різниці між схожістю та виживанням концентрація АН 0,05 % ($F=19,17$; $F_{0,05}=2,87$; $P<0,01$).

Можна зробити висновок, що достовірними показниками мутагенної депресії в мутантній популяції є параметри схожості та виживання за дії азиду натрію для усіх концентрацій. Параметри знижуються поступово, починаючи з АН 0,01 %.

Щодо затримки під час проходження окремих фаз онтогенезу, то основні фази за дії першої та другої концентрацій АН запізнювалися порівняно із контролем на 3-4 дні (залежно від генотипу вихідного матеріалу), для третьої концентрації затримка завжди була статистично достовірною та становила 4-5 днів для напівлетальної концентрації. Цей екогенетичний чинник за дією викликає суттєве зниження життєздатності сортів пшениці.

Щодо показника фертильності для всіх сортів дія навіть найвищої концентрації не перетинала межу високої й не наближалася до напівлетальної. В усіх випадках для всіх сортів фертильність статистично значуще знижувалася за дії всіх концентрацій. Тобто параметр є повністю надійним показником мутагенної депресії, хоча й не настільки сильним, як показники схожості та виживання, та не був обмежувальним для отримання достатньої кількості

рослинного матеріалу. Більш толерантними були сорти Зелений гай, Полянка, Почайна. Суттєвої різниці за варіацією генотипмутагенної взаємодії не фіксуємо.

3.6. Вплив диметилсульфату на формування рослин мутантної популяції в першому поколінні пшениці озимої

Результати моніторингу схожості після дії хімічного чинника та підрахунку рослин, які вижили після комплексної дії несприятливих чинників зимового періоду, наведено в таблиці 3.22.

Таблиця 3.22

Показники схожості та виживання сортів пшениці озимої за дії ДМС у першому поколінні, 2018/19 рр.

Варіант	Схожість		Виживання	
	шт.	%	шт.	%
Балатон, кт.	987	$98,7 \pm 1,4^{a}$	949	$94,9 \pm 1,1^{a}$
Балатон, ДМС 0,0125%	754	$75,4 \pm 1,1^{b}$	700	$70,0 \pm 1,1^{b}$
Балатон, ДМС 0,025%	632	$63,2 \pm 1,1^{c}$	542	$54,2 \pm 0,9^{c}$
Балатон, ДМС 0,05%	459	$45,9 \pm 1,2^{d}$	411	$41,1 \pm 1,2^{d}$
Боровиця, кт.	994	$99,4 \pm 1,6^{a}$	991	$99,1 \pm 1,5^{a}$
Боровиця, ДМС 0,0125%	641	$64,1 \pm 1,1^{b}$	601	$60,1 \pm 1,0^{b}$
Боровиця, ДМС 0,025%	455	$45,5 \pm 1,2^{c}$	412	$41,2 \pm 1,1^{c}$
Боровиця, ДМС 0,05%	411	$41,1 \pm 1,1^{d}$	357	$35,7 \pm 1,1^{d}$
Зелений гай, кт.	994	$99,4 \pm 1,5^{a}$	976	$97,6 \pm 1,0^{a}$
Зелений гай, ДМС 0,0125%	612	$61,2 \pm 1,1^{c}$	578	$57,8 \pm 1,0^{c}$
Зелений гай, ДМС 0,025%	471	$47,1 \pm 1,1^{d}$	414	$41,4 \pm 1,1^{d}$
Зелений гай, ДМС 0,05%	393	$39,3 \pm 1,3^{e}$	312	$31,2 \pm 1,1^{e}$
Золото України, кт.	993	$99,3 \pm 1,2^{a}$	981	$98,1 \pm 1,0^{a}$
Золото України, ДМС 0,0125%	669	$66,9 \pm 1,0^{b}$	603	$60,3 \pm 1,0^{b}$
Золото України, ДМС 0,025%	551	$55,1 \pm 1,1^{c}$	449	$49,9 \pm 1,1^{c}$
Золото України, ДМС 0,05%	467	$46,7 \pm 1,1^{d}$	373	$37,3 \pm 1,1^{d}$
Каланча, кт.	989	$98,9 \pm 1,4^{a}$	979	$97,9 \pm 1,2^{a}$
Каланча, ДМС 0,0125%	665	$66,5 \pm 1,1^{b}$	603	$60,3 \pm 1,1^{b}$
Каланча, ДМС 0,025%	471	$47,1 \pm 1,2^{c}$	412	$41,2 \pm 1,0^{c}$
Каланча, ДМС 0,05%	401	$40,1 \pm 1,0^{d}$	304	$30,4 \pm 1,1^{d}$
Нива одеська, кт.	993	$99,3 \pm 1,0^{a}$	982	$98,2 \pm 1,2^{a}$
Нива одеська, ДМС 0,0125%	592	$59,2 \pm 1,0^{b}$	517	$51,7 \pm 0,9^{b}$
Нива одеська, ДМС 0,025%	386	$38,6 \pm 0,9^{c}$	320	$32,0 \pm 0,9^{c}$
Нива одеська, ДМС 0,05%	279	$27,9 \pm 0,9^{d}$	213	$21,3 \pm 0,8^{d}$
Полянка, кт.	991	$99,1 \pm 1,2^{a}$	975	$97,5 \pm 1,1^{a}$

1	2	3	4	5
Полянка, ДМС 0,0125%	758	$75,8 \pm 1,2^{c}$	701	$70,1 \pm 1,2^{c}$
Полянка, ДМС 0,025%	534	$53,4 \pm 1,1^{d}$	492	$49,2 \pm 1,1^{d}$
Полянка, ДМС 0,05%	484	$48,4 \pm 1,2^{e}$	436	$43,6 \pm 1,1^{e}$
Почайна, кт.	993	$99,3 \pm 1,3^{a}$	987	$98,7 \pm 1,4^{a}$
Почайна, ДМС 0,0125%	751	$75,1 \pm 1,4^{c}$	708	$70,8 \pm 1,2^{c}$
Почайна, ДМС 0,025%	541	$54,1 \pm 1,0^{d}$	486	$48,6 \pm 1,0^{d}$
Почайна, ДМС 0,05%	473	$47,3 \pm 1,0^{e}$	427	$42,7 \pm 1,0^{e}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Насамперед несприятливі наслідки дії супермутагенів виявлялися в першому поколінні через зниження схожості, а для озимих посівів – також приживлюваності рослин. Також важливо оцінити стан посівів на життєздатність рослин перед відходом на зимівлю. Наведено сорти з різною екологічною адаптивністю, які демонструють досить разючі відмінності в стійкості до обраного мутагена.

Негативний вплив був статистично значущим як для дисперсії зміни концентрації мутагена ($F=162,93$; $F_{0,05}=3,07$; $P < 0,01$), так і для окремих генотипів ($F=34,12$; $F_{0,05}=2,49$; $P < 0,01$); для виживання після зимового періоду – як за зміною концентрації мутагена ($F=131,09$; $F_{0,05}=3,07$; $P<0,01$), так і для окремих генотипів ($F=32,66$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$).

Так, для сорту Балатон була достовірна різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС, різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=19,44$; $F_{0,05}=2,98$; $P<0,01$). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням ($F=7,48$; $F_{0,05}=3,11$; $P<0,01$), зокрема й для контролю ($F=3,17$; $F_{0,05}=3,11$; $P=0,05$).

Для сорту Боровиця різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС, а також різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною ($F=21,22$; $F_{0,05}=2,98$; $P<0,01$). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням ($F=8,08$; $F_{0,05}=3,11$; $P<0,01$), крім контролю ($F=1,33$; $F_{0,05}=3,11$; $P=0,11$).

Для сорту Зелений гай різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС, а також різниця з контролем для усіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=19,99; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01).

Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,76; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=1,54; $F_{0,05}$=3,11; P=0,10).

Для сорту Золото України зберігалася така сама тенденція: різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС, а також різниця з контролем для усіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=24,17; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=8,16; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=1,45; $F_{0,05}$=3,11; P=0,10).

Різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС та різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=24,00; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01) і для сорту Каланча. Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=8,57; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=1,92; $F_{0,05}$=3,11; P=0,08).

Для сорту Нива одеська фіксували достовірну різницю за схожістю та виживанням між дією усіх концентрацій ДМС. Різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=23,12; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=8,00; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=2,13; $F_{0,05}$=3,11; P=0,08).

Для сорту Полянка різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС, а також різниця з контролем для всіх концентрацій та між парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=17,77; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=8,42; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=2,56; $F_{0,05}$=3,11; P=0,06).

Для сорту Почайна різниця за схожістю та виживанням між дією всіх концентрацій ДМС, а також різниця з контролем для всіх концентрацій та між

парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=16,55; $F_{0,05}$=2,98; P<0,01). Також достовірною була різниця між схожістю та виживанням (F=7,56; $F_{0,05}$=3,11; P<0,01), крім контролю (F=2,67; $F_{0,05}$=3,11; P=0,07).

Таким чином, щодо депресійних ефектів у мутантній популяції можна констатувати, що схожість статистично достовірно відрізнялася від виживання, тобто віддалена загибель у популяції як післядія екогенетичного чинника була завжди значущою. ДМС за дією найактивніше вплинув на схожість для сорту Нива одеська (F= 45,17; $F_{0,05}$=2,44; P<0,01). Більш толерантними були сорти Почайна, Полянка, (F=113,70; $F_{0,05}$=2,19; P<0,01). Найменшою толерантністю відзначилися сорти Каланча, Зелений гай (F=98,16; $F_{0,05}$=2,32; P<0,01). Проміжне положення було в сорту Балатон (F= 34,22; $F_{0,05}$=2,44; P<0,01).

Зауважимо, що перебіг онтогенезу в популяції, що була піддана дії ДМС, навіть за найвищої його концентрації не затримувалося більше ніж на 5-7 днів по відношенню до контролю, що завжди було вагомим. Ще одним наслідком мутагенного впливу є суттєві проблеми з фертильністю в рослин першого покоління мутантної популяції, результати аналізу яких для сортів пшениці озимої наведені в порівнянні з вихідним матеріалом у таблиці 3.23. За результатами факторного аналізу цього показника можна зауважити, що він набагато достовірніше відтворює вплив поступового підвищення концентрації ДМС (F=112,47; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01) та не так залежить, але все таки статистично значуще від вихідного матеріалу (F=43,17; $F_{0,05}$=3,07; P < 0,01).

Так, для сорту Балатон була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=25,76; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=25,16; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Для сорту Боровиця була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=28,17; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=33,14; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Для сорту Зелений гай була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=31,19; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=37,88; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Таблиця 3.23

Рівень фертильності в зразках мутантної популяції в першому поколінні, 2018/19 рр.

Сорт	Контроль	ДМС 0,0125%	ДМС 0,025%	ДМС 0,05%
Балатон	$94,5 \pm 0,9^a$	$73,0 \pm 1,1^b$	$67,4 \pm 1,0^c$	$58,1 \pm 1,0^d$
Боровиця	$95,5 \pm 0,9^a$	$70,1 \pm 0,6^b$	$64,1 \pm 0,5^c$	$53,2 \pm 1,0^d$
Зелений гай	$97,4 \pm 1,2^a$	$69,4 \pm 0,5^b$	$60,1 \pm 1,0^c$	$50,2 \pm 1,0^d$
Золото України	$98,2 \pm 0,9^a$	$71,0 \pm 1,0^b$	$65,8 \pm 1,0^c$	$56,7 \pm 1,1^d$
Каланча	$96,5 \pm 0,9^a$	$69,1 \pm 0,5^b$	$59,6 \pm 1,0^c$	$50,4 \pm 1,0^d$
Нива одеська	$97,4 \pm 1,0^a$	$66,2 \pm 0,7^b$	$56,1 \pm 1,1^c$	$38,1 \pm 1,1^d$
Полянка	$95,9 \pm 0,8^a$	$74,1 \pm 1,5^b$	$67,0 \pm 1,2^c$	$59,8 \pm 1,1^d$
Почайна	$95,5 \pm 0,8^a$	$72,2 \pm 1,1^b$	$67,1 \pm 1,0^c$	$58,9 \pm 1,1^d$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Для сорту Золото України була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=26,82; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=27,14; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Для сорту Каланча була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025% та контролем (F=32,09; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=37,43; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Для сорту Нива одеська була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=39,42; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=44,11; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Для сорту Полянка була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=19,77; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для всіх інших концентрацій та між

іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=23,11; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Для сорту Почайна була різниця за фертильністю між дією ДМС 0,025 % та контролем (F=21,16; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), різниця з контролем для усіх інших концентрацій та між іншими парами концентрацій завжди була статистично достовірною (F=20,32; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). У деяких варіантах (для сорту Нива одеська) фертильність пилку статистично достовірно знижувалася сильніше, ніж для інших сортів (F= 24,19; $F_{0,05}$=2,44; P < 0,01). Більш толерантними для дії були сорти Почайна, Полянка, Балатон (F=42,26; $F_{0,05}$=2,19; P < 0,01). Менш толерантними – Каланча, Зелений гай (F=34,01; $F_{0,05}$=2,32; P < 0,01). Проміжне місце займав сорт Балатон (F= 17,43; $F_{0,05}$=2,44; P < 0,01).

У таблиці 3.24 показані особливості прояву ефектів мутагенної депресії (стимуляції не відмічалося на жодній ознаці) у елементів структури врожайності рослин пшениці в першому поколінні після факту мутагенної дії ДМС.

Ознака висоти рослин належала для високомінливих та змінювалася значуще залежно від зростання концентрації ДМС, а факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДМС статистично загалом впливало на варіацію за цією ознакою (F=49,17; F0,05=2,49; P < 0,01). Прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=4,14; F0,05=3,07; P = 0,03). Між контролем та першим варіантом (ДМС 0,0125%) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=28,17; F0,05=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами не була вагомою (F=2,35; F0,05=2,49; P = 0,06).

Між контролем та другим варіантом (ДМС 0,025%) для всіх сортів фіксували значуще зниження ознаки, відсутній ефект мутагенної стимуляції (F=54,04; F0,05=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була незначною (F=2,41; F0,05=2,49; P = 0,06).

Між першою (ДМС 0,0125 %) та другою (ДМС 0,025%) концентраціями завжди спостерігали значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=21,19; F0,05=2,49; P < 0,01).

Таблиця 3.24

Моніторингові параметри структур врожайності за дії ДМС, 2018/19 рр.

Варіант	Висота, см	Кількість зерен, шт.	Маса зерна, г		МТЗ, г
			з колоса	з рослини	
Балатон, кт.	76,2^{a}	33,0^{a}	1,01^{a}	2,14^{a}	34,9^{a}
Балатон, ДМС 0,0125%	68,1^{b}	26,0^{b}	0,71^{b}	1,64^{b}	26,4^{b}
Балатон, ДМС 0,025%	60,9^{c}	22,0^{c}	0,56^{c}	0,98^{c}	21,2^{c}
Балатон, ДМС 0,05%	58,0^{d}	20,0^{c}	0,40^{d}	0,65^{d}	18,2^{d}
Боровиця, кт.	92,4^{a}	28,0^{a}	0,84^{a}	2,09^{a}	49,6^{a}
Боровиця, ДМС 0,0125%	81,9^{b}	26,0^{a}	0,53^{b}	1,42^{b}	37,8^{b}
Боровиця, ДМС 0,025%	74,9^{c}	22,0^{b}	0,32^{c}	0,98^{c}	24,6^{c}
Боровиця, ДМС 0,05%	70,1^{e}	19,0^{b}	0,23^{d}	0,56^{d}	21,1^{d}
Зелений гай, кт.	94,2^{a}	27,0^{a}	1,05^{a}	2,45^{a}	49,0^{a}
Зелений гай, ДМС 0,0125%	78,5^{b}	23,0^{b}	0,74^{b}	0,91^{b}	34,1^{b}
Зелений гай, ДМС 0,025%	72,0^{c}	22,0^{b}	0,51^{c}	0,63^{c}	25,9^{c}
Зелений гай, ДМС 0,05%	67,2^{d}	21,0^{b}	0,31^{d}	0,43^{d}	20,1^{d}
Золото України, кт.	89,9^{a}	22,0^{a}	1,02^{a}	2,67^{a}	43,5^{a}
Золото України, ДМС 0,0125%	77,9^{b}	19,0^{a}	0,65^{b}	1,45^{b}	34,0^{b}
Золото України, ДМС 0,025%	73,1^{c}	17,0^{ab}	0,39^{c}	0,99^{c}	29,8^{c}
Золото України, ДМС 0,05%	70,8^{d}	15,0^{b}	0,30^{d}	0,49^{d}	25,8^{d}
Каланча, кт.	83,6^{a}	28,0^{a}	1,09^{a}	2,19^{a}	48,1^{a}
Каланча, ДМС 0,0125%	71,2^{b}	24,0^{a}	0,69^{b}	1,22^{b}	35,5^{b}
Каланча, ДМС 0,025%	65,5^{c}	23,0^{ab}	0,39^{c}	0,99^{c}	29,9^{c}
Каланча, ДМС 0,05%	61,9^{d}	20,0^{b}	0,31^{c}	0,71^{d}	25,5^{d}
Нива одеська, кт.	82,0^{a}	26,0^{a}	1,18^{a}	2,59^{a}	45,1^{a}
Нива одеська, ДМС 0,0125%	70,1^{b}	19,0^{b}	0,60^{b}	1,31^{b}	31,2^{b}
Нива одеська, ДМС 0,025%	64,1^{c}	17,0^{b}	0,31^{c}	0,89^{c}	26,2^{c}
Нива одеська, ДМС 0,05%	61,2^{d}	15,0^{bd}	0,19^{d}	0,62^{d}	26,2^{d}
Полянка, кт.	78,3^{a}	27,0^{a}	0,96^{a}	2,17^{a}	37,3^{a}
Полянка, ДМС 0,0125%	69,1^{b}	25,0^{a}	0,69^{b}	1,31^{b}	30,1^{b}
Полянка, ДМС 0,025%	63,0^{c}	22,0^{b}	0,57^{c}	1,00^{c}	25,8^{c}
Полянка, ДМС 0,05%	60,1^{d}	19,0^{b}	0,29^{d}	0,75^{d}	23,7^{d}
Почайна України, кт.	71,3^{a}	26,0^{a}	1,10^{a}	2,89^{a}	49,8^{a}
Почайна, ДМС 0,0125%	61,1^{b}	22,0^{b}	0,62^{b}	1,65^{b}	33,1^{b}
Почайна, ДМС 0,025%	57,1^{c}	20,0^{b}	0,44^{c}	1,00^{c}	29,2^{c}
Почайна, ДМС 0,05%	52,0^{d}	19,0^{b}	0,28^{d}	0,81^{d}	25,1^{d}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Між контролем та третім варіантом (ДМС 0,05 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не було (F=89,17; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,00; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,07). Між другою (ДМС 0,025%) та третьою (ДМС 0,05%) концентраціями завжди спостерігали значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=22,14; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Ознака маси зерна з головного колоса теж належала для високомінливих та змінювалася значуще залежно від зростання концентрації ДМС, а факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДМС статистично загалом впливало на варіацію за цією ознакою (F=37,10; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=4,56; $F_{0,05}$=3,07; P = 0,02). Між контролем та першим варіантом (ДМС 0,0125%) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=22,14; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01), мінливість між сортами була вагомою (F=2,99; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,04).

Між контролем та другим варіантом (ДМС 0,025%) для всіх сортів фіксували значуще зниження ознаки, відсутній ефект мутагенної стимуляції (F=38,17; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=2,99; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,04). Між першою (ДМС 0,0125 %) та другою (ДМС 0,025%) концентраціями завжди відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=18,76; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

За дії ДМС 0,05 % між контролем та цим варіантом для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не було (F=70,07; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,45; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,06). Між другою (ДМС 0,025%) та третьою (ДМС 0,05%) концентраціями завжди фіксували значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=16,00; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Ознака маси зерна з рослини належала для високомінливих та змінювалася значуще залежно від зростання концентрації ДМС, а факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДМС статистично загалом впливало на варіацію за

цією ознакою (F=24,92; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=4,00; $F_{0,05}$=3,07; P = 0,04). Між контролем та першим варіантом (ДМС 0,0125%) для усіх сортів відзначили відчутне зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=15,93; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=3,34; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,02).

Між контролем та другим варіантом (ДМС 0,025%) для всіх сортів фіксували значуще зниження ознаки. Ефект мутагенної стимуляції відсутній (F=22,65; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=2,59; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,05). Між першою (ДМС 0,0125 %) та другою (ДМС 0,025 %) концентраціями завжди відзначили значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=12,22; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Між контролем та третім варіантом (ДМС 0,05 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки. Ефекту мутагенної стимуляції не було (F=37,47; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами не була статистично достовірною (F=2,10; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,07). Між другою (ДМС 0,025%) та третьою (ДМС 0,05%) концентраціями завжди спостерігали значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=12,84; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Ознака МТЗ належала до високомінливих та змінювалася значуще залежно від зростання концентрації ДМС, а факторний аналіз показав, що підвищення концентрації ДМС загалом статистично впливало на варіацію за цією ознакою (F=88,03; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Прояв самої ознаки статистично значуще залежить від вихідного матеріалу (F=4,99; $F_{0,05}$=3,07; P = 0,02) . Проте, як показують наші попередні дослідження, варто виконати більш глибоке попарне порівняння між сортами та концентраціями для визначення можливості індивідуальної генотип-мутагенної взаємодії та генетичних спроможностей сортів у реагуванні на дію чинника, особливо враховуючи її сайтспецифічність. Між контролем та першим варіантом (ДМС 0,0125%) для усіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, але відсутність ефекту мутагенної стимуляції (F=31,64; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була вагома (F=3,98; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,03).

Між контролем та другим варіантом (ДМС 0,025%) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, ефект мутагенної стимуляції не спостерігався (F=69,43; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була вагомою (F=4,11; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,02). Між першою (ДМС 0,0125 %) та другою (ДМС 0,025%) концентраціями завжди фіксували значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=25,34; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01).

Між контролем та третім варіантом (ДМС 0,05 %) для всіх сортів відзначили значуще зниження ознаки, ефекту мутагенної стимуляції не було (F=115,14; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Мінливість між сортами була статистично достовірною (F=3,00; $F_{0,05}$=2,49; P = 0,04). Між другою (ДМС 0,025%) та третьою (ДМС 0,05%) концентраціями завжди фіксували значуще зниження ознаки, але не ефект мутагенної стимуляції (F=29,47; $F_{0,05}$=2,49; P < 0,01). Значущий ефект генотип-мутагенної взаємодії також не спостерігався.

Для визначення ваги та остаточного вирішення впливовості окремих параметрів на рівень прояву ефектів мутагенної депресії в популяції першого покоління сортів після впливу ДМС, ураховуючи загальну мінливість матеріалу, було виконано дискримінантний аналіз за всіма параметрами, що аналізувалися в дослідженні (рис. 3.7 та таблиця 3.25).

Відповідно до результатів аналізу за окремих концентраціях вирізняється повністю статистично достовірно контроль та дія ДМС 0,05 %. Існує тенденція до відсутності різниці в дії ДМС 0,0125 % та 0,025 %, хоча для більшості об’єктів у класифікації та відстані між центроїдами для більшості параметрів різниця повинна бути (що й показано аналізом окремих параметрів).

За окремими параметрами показано класифікацію ознак на основі аналізу достовірності факторного навантаження за канонічними функціями. У результаті досліджено значущість параметрів схожості, виживання, висоти рослин та МТЗ.

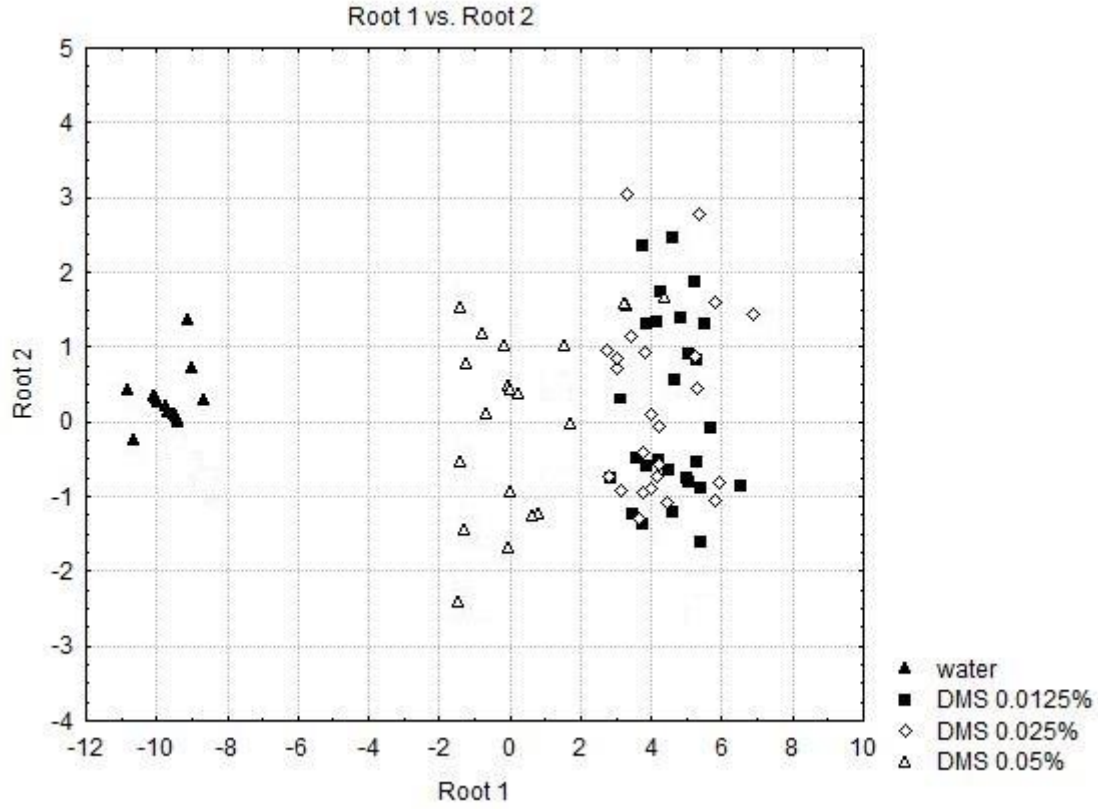


Рис 3.7. Результати класифікаційного аналізу канонічних функції за достовірними параметрами мінливості мутагенної депресії. Активність ДМС, 2018/19 рр.

Таблиця 3.25

Результати дискримінантного аналізу окремих чинників у дослідженні мутантної популяції залежно від зростання концентрації ДМС, 2018/19 рр.

Змінні в моделі	Коефіцієнт Вілкса λ	F-remove (4,19)	p-level
Схожість, шт.	0,46	20,17	<0,01
Виживання, шт.	0,59	24,44	<0,01
Фертильність, %	0,68	28,14	<0,01
Висота, см	0,54	19,17	<0,01
Загальна кущистість	0,04	1,12	0,18
Продуктивна кущистість	0,04	1,11	0,18
Довжина головного колоса, см	0,05	1,32	0,16
Кількість колосків, шт.	0,03	1,04	0,20
Кількість зерна з головного колоса, шт.	0,11	2,99	0,07
Маса зерна з головного колоса, г	0,36	15,33	<0,01
Маса зерна з рослини, г	0,26	10,39	<0,01
МТЗ, г	0,56	19,99	<0,01

Вагомим є використання маси зерна з головного колоса та маси зерна з рослини. Реакція на дію ДМС не залежить від вихідного матеріалу (сорту) для жодного з параметрів. Таким чином, щодо депресійних ефектів у мутантній популяції схожість статистично достовірно відрізнялось від виживання, тобто віддалена загибель у популяції як післядія екогенетичного чинника завжди була значущою. За показником схожості ДМС за дією активніше вплинула на сорт Нива одеська. Більш толерантними були сорти Почайна, Полянка, Балатон. Меншою толерантністю характеризувалися сорти Каланча, Зелений гай. Проміжне положення було у сорту Балатон.

Таким чином, ознаки онтогенезу за схожістю та виживанням є надійними індикаторами депресійних ефектів у першому поколінні за дії ДМС. У діапазоні дії другої-третьої концентрацій спостерігалася напівлетальність дії, але межа сублетальності була відсутньою. За крайніми концентраціями існувала ймовірність низького отримання необхідного для подальшого дослідження матеріалу, особливо для сорту Нива одеська.

У деяких варіантах (для сорту Нива одеська) фертильність пилку статистично достовірно знижувалася сильніше, ніж для інших сортів. Більш толерантними для дії були сорти Почайна, Полянка. Менш толерантними – Каланча, Зелений гай. Проміжне місце займав сорт Балатон. Ознака є надійним параметром мутагенної депресії. За дії найвищої концентрації стерильність була значущою для визначення обсягу дослідного матеріалу в дослідженнях наступних поколінь. ДМС як мутаген показав високу для хімічного супермутагену ушкоджувальну здатність за проявом депресії за моніторинговими показниками.

3.7. Фотосинтетична активність як параметр мутагенної депресії за дії супермутагенів з високою токсичністю у пшениці озимої

Перспективним показником для прояву ефектів дії екогенетичного чинника в мутантній популяції може бути асиміляційна активність рослини у першому поколінні в критичні фази розвитку (досліджували в період колосіння

пшениці озимої). Для нашого дослідження представлена як фотосинтетична активність листкового апарату рослин пшениці озимої в першому поколінні в критичні для надходження органічних речовин для формування репродуктивних органів фази. Для аналізу реакції на дію зазначених екогенетичних чинників вихідний матеріал був поділений на дві групи: першу, менш толерантну (сорти Балатон, Зелений гай, Золото України, Нива одеська) (табл. 3.26 для дії ЕМС), та другу, більш стійку (Боровиця, Каланча, Полянка, Почайна) (табл. 3.27 для дії ЕМС).

Таблиця 3.26

Результати дослідження фотосинтетичної активності у сортів першої групи за дії ЕМС (x ± SD, n = 5) , 2018/19 рр.

Варіант	Soil Plant Analysis Development (SPAD)	Chl, мкмоль/м$^{-2}$
Балатон	55,8 ± 0,6^{a}	799,5 ± 7,5
Балатон, ЕМС 0,025%	52,9 ± 0,7^{b}	730,5 ± 7,9
Балатон, ЕМС 0,05%	51,3 ± 0,7^{b}	691,3 ± 8,3
Балатон, ЕМС 0,1%	48,9 ± 0,4^{c}	636,2 ± 6,3
Зелений гай	50,5 ± 1,2^{a}	670,8 ± 11,2
Зелений гай, ЕМС 0,025%	49,2 ± 1,1^{a}	641,5 ± 10,6
Зелений гай, ЕМС 0,05%	46,2 ± 1,2^{b}	577,7 ± 11,1
Зелений гай, ЕМС 0,1%	43,7 ± 1,2^{c}	525,2 ± 11,2
Золото України	48,1 ± 1,4^{a}	618,5 ± 12,3
Золото України, ЕМС 0,025%	47,0 ± 1,3^{a}	594,5 ± 12,0
Золото України, ЕМС 0,05%	44,9 ± 1,0^{b}	550,5 ± 10,0
Золото України, ЕМС 0,1%	43,2 ± 2,1^{b}	515,5 ± 16,5
Нива одеська	45,2 ± 1,9^{a}	555,9 ± 15,3
Нива одеська, ЕМС 0,025%	44,2 ± 1,8^{a}	536,3 ± 14,7
Нива одеська, ЕМС 0,05%	41,0 ± 1,2^{b}	473,8 ± 11,3
Нива одеська, ЕМС 0,1%	40,3 ± 1,3^{b}	460,9 ± 12,0

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Згідно з таблицею 3.27 для вихідної форми вищим цей параметр був у сорту Балатон, що більш характерно для сортів іноземної селекції в усіх виконаних нами дослідженнях щодо цього параметра. Цим він дуже відрізнявся від усіх інших, навіть степових за екотипом сортів ($F = 7,98$; $F_{0.05} = 5,16$; $P < 0,01$). За дії ЕМС різниця з контролем була наявна лише для сорту Балатон; між

першою та другою концентраціями – для всіх сортів, крім сорту Балатон, між другою та третьою концентраціями різниця наявна для сортів Балатон та Зелений гай, відсутня – для сортів Золото України та Нива одеська. Загалом для першої групи сортів для усіх вихідних форм загалом статистично достовірна різниця у разі підвищення концентрації ЕМС ($F = 78,60$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$) і за вихідними формами ($F = 185,77$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$).

Для другої групи вихідного матеріалу (таблиця 3.27) за факторним аналізом з підвищенням концентрації різниця достовірна для ЕМС ($F = 71,01$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$), те саме для вихідного матеріалу ($F = 22,74$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$). За дії ЕМС різниця з контролем була наявна для всіх сортів, крім сорту Полянка; між першою та другою концентраціями – відсутня для сортів Боровиця та Каланча, наявна у двох інших; між другою та третьою різниці немає лише для сорту Почайна.

Таблиця 3.27

Результати дослідження фотосинтетичної активності в сортів другої групи за дії ЕМС (x ± SD, n = 5), 2018/19 рр.

Варіант	Soil Plant Analysis Development (SPAD)	Chl, мкмоль/м$^{-2}$
Боровиця	52,1 ± 1,0^{a}	715,4 ± 10,1
Боровиця, ЕМС 0,025%	49,2 ± 1,2^{b}	642,9 ± 11,0
Боровиця, ЕМС 0,05%	48,2 ± 1,2^{b}	619,6 ± 11,4
Боровиця, ЕМС 0,1%	45,0 ± 1,3^{c}	552,6 ± 11,9
Каланча	52,0 ± 1,5^{a}	714,1 ± 12,7
Каланча, ЕМС 0,025%	48,9 ± 1,3^{b}	635,3 ± 11,9
Каланча, ЕМС 0,05%	47,1 ± 1,2^{b}	597,3 ± 11,5
Каланча, ЕМС 0,1%	44,3 ± 1,2^{c}	538,5 ± 10,9
Полянка	54,2 ± 1,3^{a}	759,2 ± 11,9
Полянка, ЕМС 0,025%	52,5 ± 1,1^{a}	717,9 ± 10,7
Полянка, ЕМС 0,05%	49,0 ± 1,1^{b}	638,4 ± 10,6
Полянка, ЕМС 0,1%	47,2 ± 1,3^{c}	597,9 ± 11,9
Почайна	49,9 ± 0,9^{a}	660,0 ± 9,5
Почайна, ЕМС 0,025%	47,0 ± 0,8^{b}	594,7 ± 8,9
Почайна, ЕМС 0,05%	44,5 ± 0,9^{c}	541,1 ± 9,1
Почайна, ЕМС 0,1%	43,3 ± 0,8^{c}	518,5 ± 8,7

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

За дії АН як мутагену для першої групи (табл. 3.27) зі зростанням концентрацій дія достовірна (F = 54,12; F0.05 = 3,51; P < 0,01), а от за вихідним матеріалом відсутня (F = 3,34; F0.05 = 3.86; P = 0,07).

За окремими концентраціями статистично достовірної різниці за показником не встановлено: для сорту Балатон — між першою та другою концентраціями; Зеленого гаю — між контролем і першим, третім і четвертим варіантами; Золота України — між контролем і першим варіантом; Ниви одеської — між контролем і першим, другим і третім варіантами. Загалом АН як екогенетичний чинник проявляв вищу активність порівняно з ЕМС. Для другої групи вихідного матеріалу (табл. 3.28) за зростання концентрації дія достовірна (F = 61,17; $F_{0.05}$ = 3,51; P < 0,01), а от за вихідним матеріалом – ні (F = 3,45; $F_{0.05}$ = 3.86; P = 0,06).

Таблиця 3.28

Результати дослідження фотосинтетичної активності в сортів першої групи за дії АН (x ± SD, n = 5), 2018/19 рр.

Варіант	Soil Plant Analysis Development (SPAD)	Chl, мкмоль/м$^{-2}$
Балатон	55,8 ± 0,6^{a}	799,5 ± 7,5
Балатон, АН 0,01%	52,0 ± 0,6^{b}	706,8 ± 7,5
Балатон, АН 0,025%	50,1 ± 0,5^{b}	662,8 ± 6,8
Балатон, АН 0,05%	48,6 ± 0,5^{c}	629,1 ± 6,8
Балатон, АН 0,1 %	47,1 ± 0,4^{d}	596,43 ± 6,1
Зелений гай	50,5 ± 1,2^{a}	670,8 ± 11,2
Зелений гай, АН 0,01%	49,0 ± 1,0^{a}	637,9 ± 10,0
Зелений гай, АН 0,025%	45,7 ± 1,1^{b}	566,8 ± 10,6
Зелений гай, АН 0,05%	43,8 ± 1,1^{c}	528,0 ± 10,6
Зелений гай, АН 0,1 %	42,4 ± 0,9^{c}	500,4 ± 9,4
Золото України	48,1 ± 1,4^{a}	618,5 ± 12,3
Золото України, АН 0,01%	46,5 ± 1,2^{a}	583,6 ± 11,2
Золото України, АН 0,025%	44,5 ± 1,0^{ab}	542,1 ± 10,0
Золото України, АН 0,05%	42,7 ± 1,1^{b}	506,2 ± 10,6
Золото України, АН 0,1 %	40,2 ± 1,0^{c}	506,2 ± 10,6
Нива одеська	45,2 ± 1,9^{a}	458,6 ± 10,0
Нива одеська, АН 0,01%	44,0 ± 1,4^{a}	532,0 ± 12,4
Нива одеська, АН 0,025%	41,1 ± 1,3^{b}	475,5 ± 11,8
Нива одеська, АН 0,05%	40,0 ± 1,0^{b}	454,9 ± 10,0
Нива одеська, АН 0,1 %	38,2 ± 0,6^{c}	422,4 ± 7,5

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

За результатами окремих варіантів статистично достовірною є різниця за фотосинтетичною активністю, зокрема, для сорту Боровиця між другою та третьою концентраціями. У Каланчі немає різниці між першим та другим варіантом, між третім та четвертим. Для сорту Полянка немає достовірної різниці між контролем та першим варіантом, третім та четвертим, для сорту Почайна за попарного порівняння між другою, третьою та четвертою концентраціями. Група більш стійка до дії.

За дії ДМС як екогенетичного чинника депресія найвища. У першої групи сортів (таблиця 3.29) статистично достовірна різниця як за підвищення концентрацій ДМС ($F = 117,56$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$), так і за вихідного матеріалу ($F = 23,34$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$).

Для цього чинника відсутня лише статистично достовірна різниця в сорту Зелений гай між контролем та першою концентрацією, у всіх інших сортів з кожним підвищенням концентрації ознака достовірно знижується.

Щодо другої групи більш стійких сортів (табл. 3.30) статистично достовірна різниця спостерігається як за підвищеннями концентрацій ДМС ($F = 94,06$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$), так і за вихідним матеріалом ($F = 19,17$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$).

Щодо другої групи генотипів (табл. 3.31), то для сорту Боровиця відсутня різниця між першим та другим варіантом, як і для сорту Почайна, для сорту Полянка – між другою та третьою концентраціями. Загалом група більш толерантна ніж попередня.

За результатами факторного аналізу (табл. 3.32) знаходимо, що підвищення концентрації вагомо впливає на зниження фотосинтетичної активності для всіх досліджених екогенетичних чинників, але для окремих сортів може бути відсутньою різниця між окремими концентраціями (ймовірність цього суттєво нижча для дії ДМС). Вихідний матеріал не мав значення для АН та

приблизно однакове для дії ЕМС та ДМС. Дискримінантний аналіз показав модельність параметра в усіх випадках.

Таблиця 3.29

Результати дослідження фотосинтетичної активності у сортів другої групи за дії АН (x ± SD, n = 5), 2018/19 рр.

Варіант	Soil Plant Analysis Development (SPAD)	Chl, мкмоль/м$^{-2}$
Боровиця	52,1 ± 1,0^{a}	715,4 ± 10,1
Боровиця, АН 0,01%	48,7 ± 1,2^{b}	631,3 ± 11,2
Боровиця, АН 0,025%	47,9 ± 1,0^{b}	613,7 ± 10,0
Боровиця, АН 0,05%	44,8 ± 1,1^{c}	548,3 ± 10,6
Боровиця, АН 0,1 %	42,0 ± 1,0^{d}	492,6 ± 10,0
Каланча	52,0 ± 1,5^{a}	714,1 ± 12,7
Каланча, АН 0,01%	48,4 ± 1,1^{b}	624,7 ± 10,6
Каланча, АН 0,025%	46,9 ± 1,0^{b}	592,2 ± 10,0
Каланча, АН 0,05%	44,0 ± 1,0^{c}	532,0 ± 10,0
Каланча, АН 0,1 %	42,1 ± 1,1^{c}	494,6 ± 10,6
Полянка	54,2 ± 1,3^{a}	759,2 ± 11,9
Полянка, АН 0,01%	51,9 ± 1,0^{a}	704,5 ± 10,0
Полянка, АН 0,025%	48,7 ± 1,1^{b}	631,3 ± 10,6
Полянка, АН 0,05%	46,9 ± 1,1^{c}	592,2 ± 10,6
Полянка, АН 0,1 %	45,1 ± 0,9^{c}	554,4 ± 9,4
Почайна	49,9 ± 0,9^{a}	660,0 ± 9,5
Почайна, АН 0,01%	47,1 ± 0,9^{b}	596,4 ± 9,4
Почайна, АН 0,025%	44,0 ± 0,8^{c}	532,0 ± 8,8
Почайна, АН 0,05%	43,1 ± 0,7^{c}	514,1 ± 8,1
Почайна, АН 0,1 %	42,0 ± 0,5^{c}	492,6 ± 6,8

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

За результатами канонічного аналізу (табл. 3.33) показана успішність вивчених модельних параметрів у класифікації за генотипмутагенною взаємодією.

Так, лише два генотипи – Балатон та Нива одеська ідентифікуються більш-менш достовірно, інші демонструють споріднену реакцію. Тобто цю ознаку приблизно можна використовувати як моніторингову на такому самому рівні як масу зерна з рослини.

Таблиця 3.30

Результати дослідження фотосинтетичної активності в сортів першої групи за дії ЕМС (x ± SD, n = 5), 2018/19 рр.

Варіант	Soil Plant Analysis Development (SPAD)	Chl, мкмоль/м$^{-2}$
Балатон	55,8 ± 0,6^{a}	799,5 ± 7,5
Балатон, ДМС 0,0125%	51,2 ± 0,7^{b}	728,3 ± 8,1
Балатон, ДМС 0,025%	48,5 ± 0,6^{c}	690,4 ± 8,1
Балатон, ДМС 0,05%	44,2 ± 0,4^{d}	635,7 ± 6,1
Зелений гай	50,5 ± 1,2^{a}	670,8 ± 11,2
Зелений гай, ДМС 0,0125%	46,5 ± 1,3^{a}	583,6 ± 11,8
Зелений гай, ДМС 0,025%	43,4 ± 1,1^{b}	520,0 ± 10,6
Зелений гай, ДМС 0,05%	41,4 ± 1,1^{c}	481,2 ± 10,6
Золото України	48,1 ± 1,4^{a}	618,5 ± 12,3
Золото України, ДМС 0,0125%	45,1 ± 1,3^{b}	554,4 ± 11,8
Золото України, ДМС 0,025%	42,5 ± 1,0^{c}	502,3 ± 10,0
Золото України, ДМС 0,05%	40,0 ± 1,1^{d}	454,9 ± 10,6
Нива одеська	45,2 ± 1,9^{a}	555,9 ± 15,3
Нива одеська, ДМС 0,0125%	41,1 ± 0,8^{b}	475,5 ± 8,8
Нива одеська, ДМС 0,025%	39,3 ± 0,9^{c}	442,1 ± 9,4
Нива одеська, ДМС 0,05%	35,1 ± 1,4^{d}	369,4 ± 12,4

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таким чином, показник фотосинтетичної активності може бути відносно надійним для моніторингу прояву мутагенної депресії в першому поколінні за наявності наслідків зростання концентрації більш шкодочинних мутагенів, але не є достатнім для демонстрації особливостей впливу генотипу та сайт-специфічності.

Показник фотосинтетичної активності є посереднім за надійністю параметром мутагенних ефектів у першому поколінні для дослідженої популяції сортів пшениці озимої, більш-менш достовірним для чинників з високою генетичною активністю, але посереднім для визначення сайтспецифічності дії.

Таблиця 3.31

Результати дослідження фотосинтетичної активності в сортів другої групи за дії ЕМС (x ± SD, n = 5), 2018/19 рр.

Варіант	Soil Plant Analysis Development (SPAD)	Chl, мкмоль/м$^{-2}$
Боровиця	52,1 ± 1,0^{a}	715,4 ± 10,1
Боровиця, ДМС 0,0125%	48,1 ± 1,1^{b}	618,1 ± 10,6
Боровиця, ДМС 0,025%	45,3 ± 1,1^{b}	558,5 ± 10,6
Боровиця, ЕМС 0,1%	43,1 ± 1,1^{c}	514,1 ± 10,6
Каланча	52,0 ± 1,5^{a}	714,1 ± 12,7
Каланча, ДМС 0,0125%	47,2 ± 1,1^{b}	598,6 ± 10,6
Каланча, ДМС 0,025%	44,0 ± 1,3^{c}	532,0 ± 11,8
Каланча, ЕМС 0,1%	41,1 ± 1,1^{d}	475,5 ± 10,6
Полянка	54,2 ± 1,3^{a}	759,2 ± 11,9
Полянка, ДМС 0,0125%	49,5 ± 1,1^{b}	649,2 ± 10,6
Полянка, ДМС 0,025%	47,3 ± 1,1^{b}	600,7 ± 10,6
Полянка, ЕМС 0,1%	44,6 ± 1,0^{c}	544,2 ± 10,0
Почайна	49,9 ± 0,9^{a}	660,0 ± 9,5
Почайна, ДМС 0,0125%	44,7 ± 0,8^{b}	546,2 ± 8,8
Почайна, ДМС 0,025%	42,9 ± 0,9^{c}	510,2 ± 9,4
Почайна, ЕМС 0,1%	40,9 ± 0,8^{c}	471,7 ± 8,8

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця 3.32

Результати факторного та дискримінантного аналізу, 2018/19 рр.

Параметр	Концентрація	Генотип	Wilks' - Lambda	$F_{критичне}$ (4,11)	p
ЕМС	-0,912*	-0,543*	0,018	12,34	< 0,01
АН	-0,889*	0,116	0,015	10,07	< 0,01
ДМС	-0,987*	-0,671*	0,022	19,17	< 0,01
Пояснена частина	3,543	3,311	--	--	--
Непояснена частина	0,789	1,788	--	--	--

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

Мінливість залежно від вихідного матеріалу недостатньо вагома, низька, хоча й загалом значуща для двох чинників (ЕМС та ДМС) з трьох (для АН достовірної різниці не встановлено).

Таблиця 3.33

Результати канонічної класифікації за змінними дискримінантної функції у факторному просторі, 2018/19 рр.

Сорт	Об’єкти в моделі, %
Балатон	66,66
Зелений гай	33,33
Золото України	33,33
Нива одеська	66,66
Боровиця	33,33
Каланча	33,33
Полянка	33,33
Почайна	33,33

Відмінності залежно від вихідного матеріалу характерні на рівні відсутності статистично значущої різниці між діями окремих варіантів для деяких сортів та частіше трапляються для ЕМС. За цим показником ефективність чинників така: ЕМС, АН → ДМС.

Висновки до розділу 3

1. Ідентифіковано ефект наявності значущої віддаленої загибелі для більш слабких та потенційно вищих за сайт-специфічною здатністю чинників (ДАБ, частково НЕС). Встановлено, що сайт-специфічність із підвищенням дії речовини знижується, а кількість модельних параметрів зростає. Загалом сайт-специфічність активності з підвищенням генетичної активності агента суттєво знижується; для ДМС вона була найменш вираженою.

2. Переважно специфічну реакцію демонстрували сорти Балатон, Почайна, Полянка, частково Зелений гай та Нива одеська. Найвища стабільність у прояві ефектів мутантної популяції спостерігалася в сорту Каланча.

3. Найвищий ступінь генотип-мутагенної взаємодії, сайт-специфічності у дії та сортової мінливості характерний для ДАБ як екогенетичного чинника. Водночас дія помірних концентрацій досліджених чинників не призводила до суттєвого обмеження матеріалу для подальшого дослідження мутаційної мінливості. Дія високих концентрацій АН і ДМС призводила до суттєвого

обмеження матеріалу для подальшого дослідження мутаційної мінливості в наступних поколіннях, але не досягала сублетальних показників.

4. Загалом концентрації, застосовані під час дослідження, можна класифікувати таким чином: ДАБ 0,1 % – як низьку; ДАБ 0,2 % та НЕС 0,01 % – як помірні; ДАБ 0,3 %, НЕС 0,025 % та НМС 0,0125 % – як оптимальні; НМС 0,025 % – як високу. У межах досліджених концентрацій наближення до $ЛД_{50}$ не реєструвалося; лише за дії НМС 0,025 % можливе наближення до $РД_{50}$ за деякими показниками структури врожайності. АН 0,01 % та 0,025 %, ЕМС 0,025 %, ДМС 0,0125 % класифіковано як оптимальні; АН 0,05 %, ЕМС 0,05 %, ДМС 0,025 % – як високі концентрації; АН 0,1 %, ЕМС 0,1 %, ДМС 0,05 % – як напівлетальні. У більшості випадків, особливо для АН (третя–четверта концентрації) та ДМС (друга–третя концентрації), реєструвалося наближення до $ЛД_{50}$; уже для середніх концентрацій було характерним наближення до $РД_{50}$ за окремими показниками структури врожайності.

5. За депресивними наслідками застосовані чинники можна загалом ранжувати так (від менш активного): ДАБ → НЕС → НМС → ЕМС → АН → ДМС, з дещо менш контрастними межами в дії між ЕМС та АН як екогенетичними чинниками за окремими параметрами.

6. Найбільш інформативними для оцінювання негативних ефектів у мутантної популяції першого покоління були показники онтогенезу (схожість та загибель унаслідок зимового періоду), стерильність пилкових зерен, параметри структури врожайності (висота рослин, маса тисячі зерен). Частково для всіх чинників, а більшою мірою для НМС, АН та ДМС інформативними були маса зерна з головного колоса та маса зерна з рослини. Менш інформативним, навіть за дії ДМС та АН, виявився показник фотосинтетичної активності. Інші досліджені параметри мали нижчу інформативність для оцінювання негативних ефектів.

7. Факторний аналіз підтвердив, що насамперед на ефекти мутагенної депресії впливає підвищення концентрації мутагену. У більшості випадків вагомим є також генотип суб’єкта дії. Генотип-мутагенна взаємодія

проявляється у зміні толерантності зразків, причому залежно від мутагену це може відбуватися як у негативному, так і позитивному сенсі.

8. Виявлено, що з переходом від оптимальних до високих концентрацій відбувається граничне зниження окремих показників, тоді як межа між низькими, помірними та оптимальними концентраціями іноді є доволі умовною, а їх класифікація може відрізнятися залежно від обраного параметра. Порівняння досліджених екогенетичних чинників засвідчило відмінності між ними за рівнем мутагенної депресії, генетичної активності та проявом сайт-специфічності. Найвищу сайт-специфічність дії встановлено для ДАБ, тоді як із підвищенням генетичної активності чинників вона загалом знижувалася, а прояви мутагенної депресії посилювалися.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Horshchar V., Nazarenko M., Izhboldin O., Didenko V., Kryshyn R. Ecogenetic variability at the first generation after mutagen action. *Modern trends in agricultural science: problems and solutions.* Tallinn: Teadmus OÜ, 2023. P. 127–144.

2. Горщар В. І., Назаренко М. М. Депресивні наслідки дії нітрозоалкілсечовин у першому поколінні пшениці озимої. *Аграрні інновації*. 2022. № 15. С. 34–39.

3. Горщар В. І., Назаренко М. М. Мутагенна депресія при дії хімічного чинника з низькою ушкоджувальною здатністю. *Таврійський науковий вісник*. 2022. Вип. 127. С. 33–40.

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

5. Горщар В. І., Назаренко М. М. Порушення показників онтогенезу у першому поколінні пшениці озимої при дії азиду натрію. *Аграрні інновації*. 2022. Вип. 16. С. 110–116.

6. Горщар В. І., Назаренко М. М. Варіативність за депресивними наслідками за дії хімічним мутагеном у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник.* 2023. Вип. 129. С. 47–54.

7. Горщар В. І., Назаренко М. М. Фотосинтетична активність як показник мутагенної депресії. *Таврійський науковий вісник.* 2023. Вип.130. С. 42–50.

8. Horshchar V., Nazarenko M. Mutagen depression under nitrosoalkylureas action at the first generation for winter wheat. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали IV Всеукраїнської 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. 88–91.

9. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat mutagen depression under DAB (1,4-bisdiazoacetylbutane) action. *Матеріали VI Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 16–17 листопада 2022 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2022. С. 66–67.

10. Horshchar V., Nazarenko M. Germination and survival under ethylmethansulfonate action at the first winter wheat plants generation. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання).* Матеріали XII Міжнародної наук. конф. (20–22 березня 2023 р.). Умань, 2023. С. 56-58.

11. Horshchar V., Nazarenko M. Influence of sodium azide as mutagen factor on winter wheat ontogenesis at first generation. *Матеріали Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. молодих учених і спеціалістів* (Дніпро, 16–17 березня 2023 р.). Дніпро : ДУ Інститут зернових культур, 2023. С. 12–14.

12. Horshchar V., Nazarenko M. Variability by depressive effects under dimethylsulfate action for winter wheat. *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку* : матеріали IV Міжнародної науково-практ. конф. (Біла Церква, 30 березня 2023 р.). Біла Церква : БНАУ, 2023. С. 43-46.

13. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat photosynthetic activity as parameter of mutagen depression. Матеріали Всеукраїнської наукової конф. молодих учених і науково-педагогічних працівників (Умань, 24 травня 2023 р.). Умань : ВПЦ «Візаві», 2023. С. 16–18.

РОЗДІЛ 4
ОСОБЛИВОСТІ САЙТ-СПЕЦИФІЧНОЇ ЦИТОГЕНЕТИЧНОЇ АКТИВНОСТІ ДЛЯ ГЕНТОКСИЧНИХ РЕЧОВИН З УШКОДЖУВАЛЬНОЮ ЗДАТНІСТЮ

4.1. Цитогенетичні ефекти за дії ДАБ як екогенетичного чинника

Використання хромосомних аберацій для моніторингу мутагенних пошкоджень на рівні ядерного апарату клітини має досить довгу історію як щодо дослідження цитогенетичної активності окремих екогенетичних чинників, так і для моніторингу впливу різних антропогенних факторів, насамперед пов'язаних з різними типами хімічних і радіаційних забруднень [62, 63]. Хромосомні аберації також впливають на фертильність організму, що особливо суттєво й лімітує обсяг чинника, який впливає в першому поколінні [282].

За динамікою частоти перебудов можна робити висновки про порогові значення конкретного чинника з погляду практичного застосування генетичного поліпшення певного сорту/гібриду [185, 190]. Правильний підбір (який починається з тестів цитогенетичної активності) генотипу залежно від механізмів генетично зумовленої толерантності до мутагенного впливу та відмінностей у геномі дає змогу посилити активність змін спадкового апарату на 60 – 80 % за збереження життєздатності на тому самому рівні [306].

Враховуючи наявність чітко виділених філогенетичних груп сортів та спорідненість у селекційних напрямках окремих науково-дослідних установ за умови використання окремих базових компонентів зародкової плазми, дослідження активності навіть добре відомих мутагенів на новому сортовому матеріалі є досить перспективним для експериментального мутагенезу рослин [186].

Метою цього дослідження було показати генотип-мутагенну взаємодію на нових, нещодавно районованих для нашої зони генотипах пшениці озимої різного походження, але лише тих, що досить рідко використовуються як об'єкти для мутагенного впливу, тобто можливі певні нові закономірності у виникненні

певних типів хромосомних аберацій (Рис. 4.1), їх співвідношень, оптимальних порогових значень для генетичного поліпшення пшениці озимої в концентраціях мутагенів. Також інтерес становить визначення модельних для мутаційного процесу параметрів на цитогенетичному рівні.



1 2 3

Рис. 4.1. Спектр хромосомних аберацій при поділі клітин зародкових корінців пшениці за дії хімічних чинників:

1 – хроматидний міст, 2 – мікроядро, 3 – клітина з множинними аберраціями

Першим параметром, на який варто звернути увагу під час аналізу цитогенетичної активності мутагену, є загальна частота хромосомних перебудов. Так, під час аналізу даних таблиці 4.1 нас цікавить, наскільки цей параметр залежав насамперед від генотипу (сорту) суб'єкта впливу ДАБ та від концентрації мутагену. У результаті факторного аналізу знайдено, що загалом фактор генотипу не вплинув значно на загальну частоту аберацій ($F = 2,13$; $F_{0.05} = 2,48$; $P=0,08$), тоді як поступове послідовне збільшення концентрації ДАБ підвищило загальний рівень перебудов у хромосомному апараті клітини статистично достовірно ($F = 116,19$; $F_{0.05}= 3,07$; $P<0,01$).

Однак окремі генотипи значуще виділилися за попарного порівняння. Це стосується сорту Боровиця ($F = 5,16$; $F_{0.05}=2,48$; $P=0,01$) і дещо меншою мірою сорту Полянка ($F=2,96$; $F_{0.05}=2,48$; $P=0,04$), які виявилися значно менш стійкими до впливу ДАБ, ніж решта групи, що була більш-менш однакова за реакцією. Загалом, загальна частота хромосомних аберацій варіювала від 3,99 % (сорт Зелений гай) до 6,67 % (сорт Полянка) за дії ДАБ 0,1 %, для ДАБ у концентрації 0,2 % – від 5,93 % (сорт Зелений гай) до 9,00 % (сорт Балатон), за дії чинника ДАБ 0,3% показник варіював від 9,56 % (сорт Каланча) до 11,40% (сорт

Боровиця). Таким чином, не можна сказати, що цитогенетична активність цього мутагену була скільки-небудь високою.

Таблиця 4.1

Загальна частота перебудов у клітинах, що діляться (x ± SD, n = 1000)

Сорт	Варіант	Мітозів, шт.	Хромосомних аберацій	
			шт.	%
Балатон	Вода	1002	10	1,00 ± 0,12[a]
Балатон	ДАБ 0,1	1008	51	5,06 ± 0,17[b]
Балатон	ДАБ 0,2	1004	95	9,46 ± 0,30[c]
Балатон	ДАБ 0,3	1007	104	10,33 ± 0,15[d]
Зелений гай	Вода	1008	9	0,89 ± 0,32[a]
Зелений гай	ДАБ 0,1	1002	56	3,99 ± 0,21[b]
Зелений гай	ДАБ 0,2	1011	93	5,93 ± 0,10[c]
Зелений гай	ДАБ 0,3	1009	99	9,81 ± 0,10[d]
Золото України	Вода	1001	8	0,80 ± 0,21[a]
Золото України	ДАБ 0,1	1005	57	5,67 ± 0,11[b]
Золото України	ДАБ 0,2	1009	88	8,72 ± 0,10[c]
Золото України	ДАБ 0,3	1002	99	9,88 ± 0,10[d]
Нива одеська	Вода	1009	8	0,79 ± 0,23[a]
Нива одеська	ДАБ 0,1	1000	53	5,30 ± 0,15[b]
Нива одеська	ДАБ 0,2	1004	67	6,67 ± 0,12[c]
Нива одеська	ДАБ 0,3	1009	104	10,31 ± 0,06[d]
Боровиця	Вода	1001	7	0,70 ± 0,20[a]
Боровиця	ДАБ 0,1	1010	56	5,54 ± 0,16[b]
Боровиця	ДАБ 0,2	1003	77	7,68 ± 0,21[c]
Боровиця	ДАБ 0,3	1000	114	11,40 ± 0,10[d]
Каланча	Вода	1000	10	1,00 ± 0,15[a]
Каланча	ДАБ 0,1	1009	50	4,96 ± 0,15[b]
Каланча	ДАБ 0,2	1004	69	6,87 ± 0,17[c]
Каланча	ДАБ 0,3	1004	96	9,56 ± 0,10[d]
Полянка	Вода	1007	6	0,60± 0,26[a]
Полянка	ДАБ 0,1	1005	67	6,67 ± 0,36[b]
Полянка	ДАБ 0,2	1008	76	7,54 ± 0,41[b]
Полянка	ДАБ 0,3	1000	109	10,90 ± 0,35[c]
Почайна	Вода	1005	8	0,80 ± 0,06[a]
Почайна	ДАБ 0,1	1001	49	4,90 ± 0,06[b]
Почайна	ДАБ 0,2	1007	69	6,85 ± 0,17[c]
Почайна	ДАБ 0,3	1001	105	10,49 ± 0,13[d]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Ми не спостерігаємо також суттєвого зниження загальної частоти зі зростанням концентрації, тобто не можна сказати, що за переходами між окремими концентраціями досягнуто плато в дії. Таким чином, усі концентрації не сягали межі критичних.

У будь-яких випадках між контролем та концентрацією ДАБ 0,1 % спостерігали статистично значущу різницю для всіх сортів без винятку (F=23,46; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). Фактор сорт не був значущим (F=2,46; $F_{0.05}$=2,48; P=0,06), генотип-мутагенна взаємодія відсутня.

Для дії ДАБ 0,2 % порівняно з контролем спостерігали статистично значущу різницю для всіх сортів без винятку (F=29,17; $F_{0.05}$=2,77; P<0,01). Фактор сорт не був значущим (F=2,01; $F_{0.05}$=2,48; P=0,07), генотипмутагенна взаємодія відсутня. Порывняно з ДАБ 0,1 % різниці не було тільки в сорту Полянка (F=1,86; $F_{0.05}$=2,08; P=0,07). Фактор сорт не був значущим (F=2,12; $F_{0.05}$=2,48; P=0,07), генотипмутагенна взаємодія відсутня.

Для дії ДАБ 0,3 % порівняно з контролем спостерігали статистично значущу різницю для всіх сортів без винятку (F=38,24; $F_{0.05}$=2,77; P<0,01). Фактор сорт не був значущим (F=1,45; $F_{0.05}$=2,48; P=0,09), генотипмутагенна взаємодія відсутня. Порівняно з ДАБ 0,1 % різниці була достовірною для всіх сортів (F=10,78; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). Фактор сорт не був значущим (F=1,92; $F_{0.05}$= 2,48; P = 0,07), генотипмутагенна взаємодія відсутня.

Попарне порівняння підтвердило загальні результати факторного аналізу. Так, незважаючи на низьку ушкоджувальну здатність мутагену, у всіх випадках, крім сорту Полянка, при переході між концентраціями ДАБ 0,2 % та ДАБ 0,3 % (F =2,03; $F_{0.05}$=2,08; P=0,07) з кожним підвищенням концентрації мутагену зростає загальна частота. Так само у всіх випадках достовірні відмінності від контролю вже за дії найнижчої концентрації мутагену. Загальні характеристики вибірки показують, що навіть найвища концентрація не наблизилася до порогових концентрацій цієї речовини за особливостями елімінації хромосомного апарату, яка в значних кількостях відсутня. У всіх випадках не

склало труднощів набрати необхідну вибірку за приблизно однакової необхідної для цього загальної кількості зразків.

Щодо спектра перебудов хромосомного апарату клітин досліджували такі показники, як частота фрагментів (одинарні та подвійні, які загалом більш характерні для дії хімічних супермутагенів), мостів (також одинарні – хроматидні – та подвійні – хромосомні, а також інших, більш рідкісних аберацій, таких як мікроядра, відстаючі хромосоми. Окремо враховувалися клітини з множинними хромосомними аберраціями (див. додаток А.1).

Як і у випадку із загальною частотою перебудов у хромосомному апараті, для сумарної частоти фрагментів і подвійних фрагментів суттєвої різниці за фактором генотип не виявлено ($F=1,49$; $F_{0.05}=2,48$; $P=0,10$), але кількість фрагментів збільшується зі збільшенням концентрації хімічного супермутагену ($F=83,11$; $F_{0.05}=3,07$; $P<0,05$). Водночас попарне порівняння показало, що хоча перша концентрація ДАБ 0,1 % мала відчутну дію порівняно з контролем, за переходу між окремими концентраціями різниця була достовірною не завжди. Загалом, кількість фрагментів змінюється від 17,0 (сорт Зелений гай) до 46,0 (варіант Полянка) за дії ДАБ 0,1 %, за ДАБ концентрацією 0,2 % від 28,0 (сорт Зелений гай) до 54,0 (сорт Балатон), дія ДАБ 0,3 % призводить да мінливості кількості фрагментів від 45,0 (сорт Каланча) до 56,0 (сорт Нива одеська).

Так, у першої групи генотипів (Балатон, Золото України, Зелений гай, Нива одеська), більш чутливих на рівні депресійних ефектів до дії ДАБ, відсутня відмінність для сорту Балатон за переходу від ДАБ 0,2 % до ДАБ 0,3 % ($F=1,97$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,06$). Для другої групи генотипів (Боровиця, Каланча, Полянка, Почайна) немає відмінностей у сорту Полянка за переходу від ДАБ 0,1 % до ДАБ 0,2 % ($F=2,04$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,06$) (див. додаток А.1).

У випадку з мостами, які сумарно враховувалися як хромосомні та хроматидні разом, у першій групі не зазначено достовірних відмінностей за попарного порівняння в сорту Золото України за переходу від ДАБ 0,2 % до ДАБ 0,3 % ($F=1,99$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,06$) і в сорту Нива одеська за переходу від ДАБ 0,1 % до ДАБ 0,2 % ($F=2,01$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,06$) (див. додаток А.1). У всіх інших

генотипів кількість перебудов за цим типом значно відрізнялася. Зі збільшенням концентрації в більшості генотипів частіше спостерігалося усунення індукції на користь мостів. Тобто загалом сайтспецифічність як властивість з підвищенням концентрації слабшає і досить значно, хоча й не завжди. Для другої групи також немає відмінностей у сорту Каланча за переходу від ДАБ 0,1 % до ДАБ 0,2 % (F=1,24; $F_{0.05}$=2,08; P=0,13) та в сорту Полянка за переходу від ДАБ 0,1 % до ДАБ 0,2 % (F=1,71; $F_{0.05}$=2,08; P=0,08) (див. додаток А.1).

Таким чином, кількість мостів варіювала від 14,0 (сорт Балатон) до 19,0 (сорт Боровиця) за дії ДАБ 0,1 %, за концентрації ДАБ 0,2 % – від 15,0 (сорт Каланча) до 31,0 (сорти Балатон, Золото України), за дії ДАБ 0,3 % – від 27,0 (сорт Боровиця) до 38,0 (сорт Балатон).

Що стосується інших типів хромосомних перебудов, таких як відстаючі хромосоми та мікроядра, то для них фактор генотипу виявився значущим (F=2,54; $F_{0.05}$=2,48; P=0,05), проте суттєвим було й підвищення цього типу аберацій у разі підвищення концентрації (F=84,17; $F_{0.05}$=3,07; P<0,05). За попарного порівняння варіантів встановлено, що для всіх без винятку варіантів є статистично достовірні відмінності. Також зафіксовано вагомі відмінності від контролю у всіх випадках. Загалом, кількість інших перебудов коливається від 14,0 (сорт Балатон) до 19,0 (сорт Боровиця) за дії ДАБ 0,1 %, за концентрації ДАБ 0,2 % – від 15,0 (сорт Каланча) до 31,0 (сорти Балатон і Золото України), за дії ДАБ 0,3 % діапазон становив від 27,0 (сорт Боровиця) до 38,0 (сорт Балатон).

Кількість клітин з двома та більше аберраціями зазвичай є вкрай надійним та достовірним параметром, який відбиває підвищення концентрації (дози) мутагену. Водночас вплив генотипу на цей процес не є значним (F=1,32; $F_{0.05}$=2,48; P=0,19), збільшення концентрації веде до вагомого зростання частоти комплексних змін (F=117,11; $F_{0.05}$=3,07;P<0,05).

Кількість клітин з двома й більше аберраціями за дії ДАБ 0,1 % варіювала від 5,0 (сорт Почайна) до 8,0 (сорт Каланча), для ДАБ 0,2 % – від 10,0 (сорт Полянка) до 16,0 % (сорти Каланча та Нива одеська), за ДАБ 0,3 % – від 23,0 (сорт Зелений гай та Полянка) до 31,0 (сорт Боровиця). За попарного порівняння

варіантів виявлено, що для всіх без винятку варіантів є статистично достовірні відмінності. Також маємо значні відмінності від контролю в усіх випадках.

Факторний аналіз показав (табл. 4.2), що значущими за збільшення концентрації ДАБ були всі досліджені параметри, крім кількості мостів. Генотип же вплинув лише на зміни кількості аберацій на кшталт кількості мікроядер та відстаючих хромосом.

Таблиця 4.2

Результати факторного аналізу для цитогенетичної мінливості пшениці озимої

Параметр	Концентрація	Сорт
Загальна частота	0,845*	-0,441
Фрагменти	0,788*	-0,314*
Мости	0,412	-0,117
Інші	-0,611*	0,655*
Дві та більше аберацій	0,779*	0,422
Пояснена мінливість	3,111	0,789
Непояснена мінливість	0,796	1,456

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Для визначення модельності та характеристик впливу цитогенетичної активності залежно від факторів генотипу вихідного об'єкта впливу та концентрації мутагену було виконано дискримінантний аналіз (табл. 4.3, 4.4, рис. 4.2).

Таблиця 4.3

Результати дискримінантного аналізу для цитогенетичної мінливості пшениці озимої.

Параметр	Сорт			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	F_{remove} (5.85)	p-level	Лямбда Вілкса	F_{remove} (3.88)	p-level
Загальна частота	0,003	4,90	0,11	0,040	22,82	0,01
Фрагменти	0,002	4,51	0,12	0,032	12,22	0,01
Мости	0,004	4,62	0,12	0,024	2,36	0,07
Інші	0,022	7,03	0,04	0,006	1,01	0,12
Дві та більше аберацій	0,002	4,11	0,12	0,027	5,91	0,01

Як бачимо, у випадку впливу вихідного матеріалу дискримінантний аналіз показав значущість для генотипу лише одного параметра в моделі – дві та більше хромосомних перебудов у одній клітині, що цілком узгоджується з даними факторного аналізу.У разі концентрації картина характерна для дії хімічних супермутагенів (у модельні не увійшов параметр наявність мостів) та є деяка відмінність від факторного аналізу у вигляді зниження ролі в кількості модельних параметрів інших хромосомних перебудов, таких як мікроядра та відстаючі хромосоми. Таким чином, якщо роздільна здатність ознак у випадку збільшення концентрації для побудови моделі є достатньою (див. рис. 5.2), то для генотипів загалом є тільки одна вісь параметрів. Однак це не означає неможливість моделювання та класифікації випадків для окремих сортів.

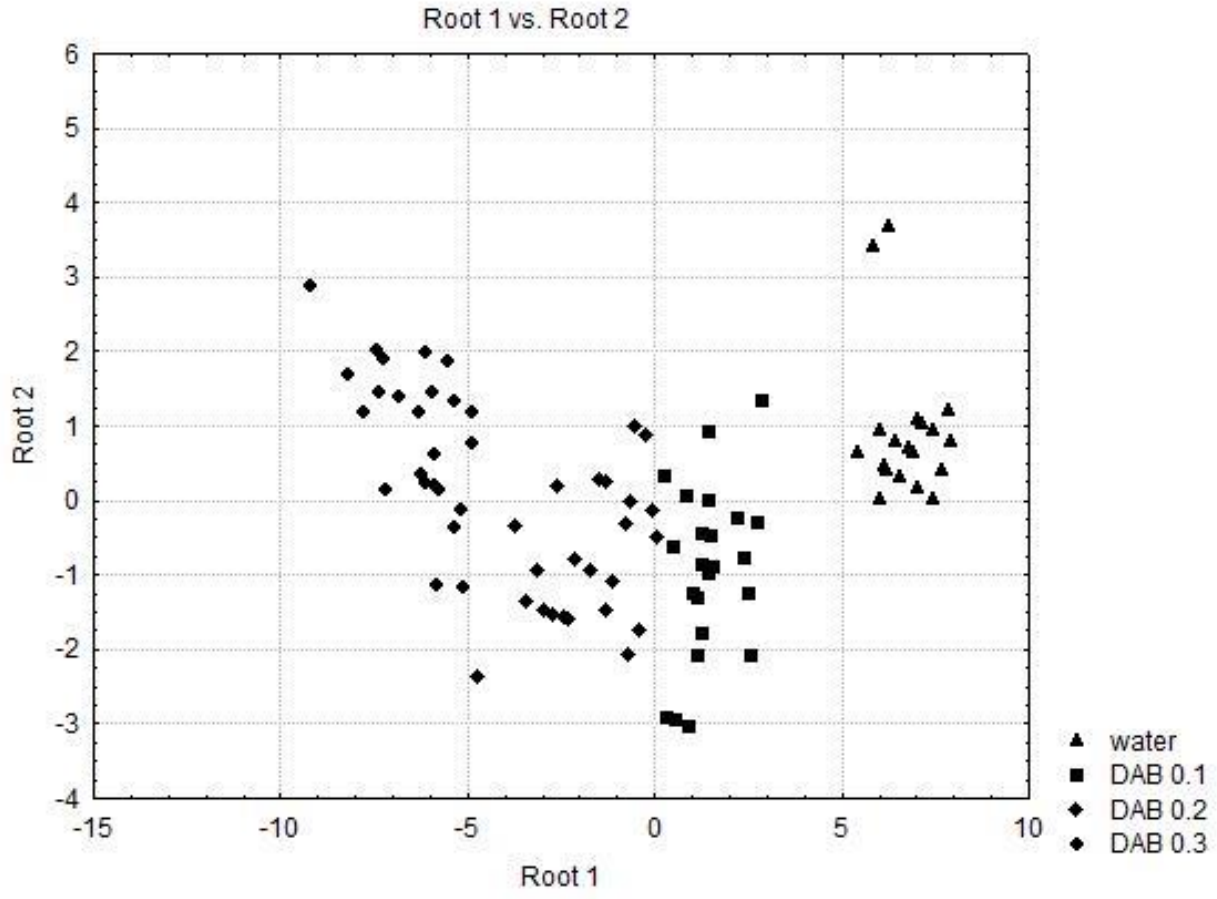


Рис 4.2. Результати класифікаційного аналізу канонічних функції за достовірними параметрами цитогенетичної мінливості пшениці озимої. Дія ДАБ

Класифікаційний аналіз за канонічним корінням (див. табл. 4.4) показав, що у випадку концентрацій мутагенів вони вкрай достовірно відображаються за всіма дослідженими параметрами. Лише у випадку з ДАБ 0,2 % класифікаційна сила трохи менша за абсолютну (97,5 % класифікаційних випадків). Це свідчить про те, що незважаючи на більш слабку ушкоджувальну дію, мутаген ефективний в індукції цитогенетичних пошкоджень. Що стосується сортів, то тут навпаки – класифікаційна сила генотипу вкрай низька. На певну увагу заслуговує лише випадок сортів Балатон та Полянка (62 % об'єктів у факторному просторі віднесено до цих сортів від загальної вибірки за вихідними формами із сукупності дат сорту).

За модельними ознаками генотипи відрізняються лише за наявністю рідкісних типів аберацій (мікроядер, відстаючих хромосом). Можна зробити висновок, що сайтспецифічні здібності мутагену проявляються саме таким чином, а не через індукцію фрагментів та мостів, які мають більш загальний характер.

Застосування різних генетично-активних речовин для індукції мінливості рослинного матеріалу постійно стикається з проблематикою особливостей генома нових сортів та гібридів сільськогосподарських рослин у плані як різних механізмів стійкості-чутливості до цього типу впливу, так і різної сприйнятливості на рівні ДНК та різної поліморфної здатності, що забезпечується одночасно і відмінностями структури та сайтспецифічним характером дії деяких агентів.

Як правило, кількість усіх типів аберацій вагомо зростала зі збільшенням концентрації, генотип вихідної форми мав значення лише для кількості мікроядер та відстаючих хромосом. Найбільш значущим показником за дії ДАБ як мутагена була кількість фрагментів, яка вагомо перевищувала за часткою будь-який інший тип аберацій. Водночас у окремих форм за показниками кількості фрагментів та мостів можлива відсутність різниці в дії зі збільшенням концентрації, чого не відмічається для інших типів аберацій та кількості клітин

з подвійними аберраціями (їх вагомість поступово зростає з підвищенням концентрацій).

Таблиця 4.4

Класифікаційна можливість факторного простору для сортів пшениці озимої

Тип	Варіант	Ймовірність, %
Об’єкти моделі за концентраціями, %	Вода	100
	ДАБ 0,1	100
	ДАБ 0,2	95,9
	ДАБ 0,3	100
	Усього	98,8
Об’єкти моделі за генотипами, %	Балатон	62,5
	Боровиця	37,5
	Зелений гай	37,5
	Золото України	37,5
	Каланча	37,5
	Нива одеська	37,5
	Полянка	62,5
	Почайна	37,5
	Усього	43,3

Чотири сорти – Боровиця та Полянка, частково Зелений гай та Балатон – дещо більш вразливі до дії цього мутагену, інші генотипи демонструють більш-менш однакову реакцію щодо частоти та типів хромосомних перебудов, причому в цілому частота досить невисока, що вказує, по-перше, на досить високий ступінь спорідненості цього мутагена до певних ключових особливостей геному у вітчизняних сортів, по-друге, на низьку ДНК-ушкоджувальну здатність цієї речовини. Також слід вказати на вищу моніторингову чутливість усіх показників цитогенетичної активності порівняно з параметрами депресії.

4.2. Цитогенетична активність нітрозоетилсечовини як параметр майбутньої мінливості пшениці озимої

Цитогенетичний моніторинг має велике значення для охорони здоров'я та безпеки, а також для збереження біологічного різноманіття [189]. Розробка протоколу для застосування будь-якого чинника, що може індукувати мутації, потребує ретельного аналізу його цитогенетичної активності [192]. Під час

первинного дослідження хімічного мутагенного чинника особлива увага приділяється аналізу хромосомних перебудов, їх загальної частоти, типів аберацій та наявності рідкісних змін [4, 13]. Різні організми та навіть різні лінії чи сорти одного виду можуть по-різному реагувати на мутагенний вплив [13, 198].

Першим параметром, на який варто звернути увагу під час аналізу цитогенетичної активності мутагену, є загальна частота хромосомних перебудов. Підраховані загальні частоти хромосомних перебудов за дії НЕС (табл. 4.5) показали, що загалом фактор вихідного матеріалу не вплинув статистично достовірно на загальну вибірку (F=2,44; $F_{0,05}$=2,76; P=0,07), у той час як поступове зростання кількості чинника статистично достовірно з дуже високою вірогідністю підвищило загальний рівень перебудов у клітинах у відповідних стадіях (F=363,82; $F_{0,05}$=3,73; P < 0,05).

У будь-яких випадках між контролем та концентрацією НЕС 0,01 % спостерігали статистично значущу різницю для всіх сортів без винятку (F=68,46; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). Фактор сорт не був значущим (F=2,34; $F_{0.05}$=2,48; P=0,06), генотипмутагенна взаємодія відсутня.

Для дії НЕС 0,025 % порівняно з контролем спостерігали статистично значущу різницю для всіх сортів без винятку (F=116,19; $F_{0.05}$=2,77; P<0,01). Фактор сорт не був значущим (F=1,56; $F_{0.05}$=2,48; P=0,10), генотипмутагенна взаємодія відсутня.

Але за особливостями реакції на дію НЕС за попарного порівняння все ж значуще виокремилися деякі генотипи. Це стосується сортів Зелений гай (F=6,32; $F_{0,05}$=2,48; P=0,01) та Боровиця (F=2,56; $F_{0,0}$ =2,48; P=0,05), які виявилися відповідно менш та більш стійкими ніж інші (слід зауважити, що специфічна реакція була характерна й для ДАБ). Кількість хромосомних перебудов за дії цього екогенетичного чинника концентрацією 0,01 % змінювалася від 5,58 % (сорт Зелений гай) до 7,94 % (сорт Боровиця), за дії НЕС 0,025% – від 7,28 % (сорт Зелений гай) до 10,35 % (сорт Боровиця). Таким чином, підсумовуючи сказане вище, можна констатувати, що є два сорти Боровиця та Зелений гай, які

дещо відрізняються у загальній вибірці отриманого матеріалу за дією цього мутагену.

Таблиця 4.5

Частота хромосомних аберацій клітин пшениці озимої за дії НЕС ($x \pm SD$, $n = 25$)

Сорт	Варіант	Мітозів, шт.	Хромосомних аберацій	
			шт.	%
Балатон	Вода	1002	10	$1,00 \pm 0,12^a$
Балатон	НЕС 0,01%	1001	67	$6,69 \pm 0,21^b$
Балатон	НЕС 0,025%	1000	101	$10,10 \pm 0,34^c$
Зелений гай	Вода	1005	9	$0,89 \pm 0,32^a$
Зелений гай	НЕС 0,01%	1004	56	$5,58 \pm 0,24^b$
Зелений гай	НЕС 0,025%	1003	73	$7,28 \pm 0,29^c$
Золото України	Вода	1001	8	$0,80 \pm 0,21^a$
Золото України	НЕС 0,01%	1004	75	$7,47 \pm 0,21^b$
Золото України	НЕС 0,025%	1008	93	$9,23 \pm 0,30^c$
Нива одеська	Вода	1009	8	$0,79 \pm 0,23^a$
Нива одеська	НЕС 0,01%	1001	62	$6,19 \pm 0,21^b$
Нива одеська	НЕС 0,025%	1005	79	$7,86 \pm 0,27^c$
Боровиця	Вода	1001	7	$0,70 \pm 0,20^a$
Боровиця	НЕС 0,01%	1008	80	$7,94 \pm 0,26^b$
Боровиця	НЕС 0,025%	1005	104	$10,35 \pm 0,34^c$
Каланча	Вода	1000	10	$1,00 \pm 0,15^a$
Каланча	НЕС 0,01%	1004	69	$6,87 \pm 0,25^b$
Каланча	НЕС 0,025%	1005	84	$8,36 \pm 0,37^c$
Полянка	Вода	1007	6	$0,60 \pm 0,26^a$
Полянка	НЕС 0,01%	1003	75	$7,48 \pm 0,29^b$
Полянка	НЕС 0,025%	1005	92	$9,15 \pm 0,37^c$
Почайна	Вода	1005	8	$0,80 \pm 0,06^a$
Почайна	НЕС 0,01%	1002	65	$6,49 \pm 0,20^b$
Почайна	НЕС 0,025%	1003	90	$8,97 \pm 0,27^c$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Інші генотипи демонструють більш-менш однакову реакцію щодо частоти хромосомних перебудов, причому загалом досить невелику, що вказує, по-перше, на досить високий ступінь спорідненості цього мутагену з певними ключовими особливостями генома у вітчизняних сортів, по-друге, на низьку ДНК-ушкоджувальну здатність цієї речовини.

Генотип-мутагенна взаємодія для показника загальної частоти хромосомних перебудов відсутня. Також необхідно вказати вищу моніторингову чутливість навіть загальної цитогенетичної активності порівняно з параметрами депресії для цього екогенетичного чинника (розділ 3).

Щодо спектра перебудов хромосомного апарату клітини (додаток А.2) досліджували такі показники, як фрагменти (одинарні та подвійні, які загалом більш характерні для дії хімічних супермутагенів), мости (також одинарні – хроматидні – та подвійні – хромосомні), а також інші, більш рідкісні аберації, таких як мікроядра, відстаючі хромосоми. Окремо враховувалися клітини з множинними хромосомними аберраціями (комплексними, дві та більше перебудов у одній клітині у відповідній стадії поділу), що є доволі потужним інтегративним показником впливу мутагену за його генетичною активністю.

Для сумарної частоти фрагментів і подвійних фрагментів суттєвої різниці за фактором генотип не виявлено ($F=2,12$; $F_{0,05}=2,76$; $P=0,08$), за фактором концентрація різниця достовірна ($F=117,13$; $F_{0,05}=3,73$; $P<0,01$).

Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НЕС 0,01 % завжди значуще діяла порівняно з контролем ($F=14,48$; $F_{0.05}=2,08$; $P<0,01$). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НЕС 0,01% до 0,025 %) різниця була достовірною не завжди. Так, для першої групи різниці не було для сорту Золото України ($F=2,01$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,06$), для другої групи – для сорту Каланча ($F=1,98$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,07$).

Загалом кількість фрагментів варіювала від 26 (сорт Зелений гай) до 49 (сорт Полянка) за дії НЕС 0,01 %, за концентрації НЕС 0,025 % – від 34 (сорт Зелений гай) до 57 (сорт Полянка). Попарне порівняння показало, що хоча перша концентрація значуще діяла порівняно з контролем, за переходу між окремими концентраціями різниця була достовірною не завжди (сорти Золото України, Каланча).

Для випадку з мостами хроматидними та хромосомними суттєвої різниці за фактором генотип знову не виявлено ($F=2,03$; $F_{0,05}=2,76$; $P=0,09$), за фактором концентрація різниця достовірна ($F=55,90$; $F_{0,05}=3,73$; $P<0,01$).

Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НЕС 0,01 % завжди значуще діяла порівняно з контролем (F=11,19; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НЕС 0,01 % до 0,025 %) різниця була достовірною не завжди. Так, у першій групі різниці не було для сортів Золото України, Зелений гай, Нива одеська (F=2,03; $F_{0.05}$=2,08; P=0,06), у другій групі – для сорту Полянка (F=1,98; $F_{0.05}$=2,08; P=0,07). Тобто групи доволі значуще відрізнялися одна від одної за реакцією за цим показником та взагалі друга група була більш вразливою.

Загалом кількість мостів варіювала від 13 (сорти Нива одеська, Полянка, Почайна) до 25 (сорт Золото України) за дії НЕС 0,01 %, за концентрації НЕС 0,025 % – від 37 (сорт Балатон) до 13 (сорт Нива одеська). Попарне порівняння показало, що хоча перша концентрація діяла значуще порівняно з контролем, за переходу між окремими концентраціями різниця була достовірна не завжди (сорти Зелений гай, Золото України, Нива одеська, Полянка). Показник менш достовірний з огляду на мінливість порівняно з попереднім, як і повинно бути для хімічних мутагенів.

Що стосується інших типів хромосомних перебудов, таких як відстаючі хромосоми та мікроядра, то для них фактор генотипу виявився значним (F=2,92; $F_{0,05}$=2,76; P=0,05), також статистично достовірним було і зростання цього типу аберацій з підвищенням концентрації (F=67,11; $F_{0,05}$=3,73; P<0,01).

Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НЕС 0,01 % завжди діяла значуще порівняно з контролем (F=19,82; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НЕС 0,01 % до 0,025 %) різниця не завжди була достовірною. Зокрема, для першої групи різниці не було для сортів Балатон та Золото України (F= 1,97; $F_{0.05}$=2,08; P=0,06), у другій групі таких винятків не було. Таким чином, для показника інших перебудов різниця в реакції між групами більш вагомою.

Кількість інших аберацій варіювала від 10 (сорти Балатон та Золото України) до 16 (сорт Боровиця) за дії НЕС 0,01 %, за концентрації НЕС 0,025 % – від 13 (сорт Балатон) до 23 (сорт Боровиця). За попарного порівняння варіантів

знаходимо, що для всіх варіантів є статистично достовірні відмінності, крім сортів Балатон та Золото України. Генотипмутагенна взаємодія у випадку сортів першої, більш вразливої групи є достовірною.

Кількість клітин з двома і більше аберaціями зазвичай є вкрай надійним і достовірним параметром, який відображає підвищення концентрації (дози) мутагену. Водночас вплив генотипу на цей процес незначний (F=2,03; $F_{0,05}$=2,76; P=0,09), збільшення концентрації веде до значного зростання частоти комплексних змін (F=129,16; $F_{0,05}$=3,73; P<0,01).

Попарне порівняння показало, що перша концентрація НЕС 0,01 % завжди значуще діяла порівняно з контролем (F=27,17; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НЕС 0,01% до 0,025 %) різниця завжди була достовірною (F=7,88; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). Таким чином, для показника інших перебудов різниця в реакції між групами відсутня.

Кількість клітин з двома і більше аберaціями за дії НЕС 0,01 % становить від 11 (сорти Почайна та Полянка) до 15 (сорт Балатон), за концентрації НЕС 0,025 % – від 18 (сорт Зелений гай) до 26 (сорт Боровиця). За попарного порівняння варіантів знаходимо, що у всіх без винятку варіантів є статистично достовірні відмінності. Також зафіксовано значні відмінності від контролю у всіх випадках. Генотипмутагенна взаємодія відсутня.

Таким чином, більш вагомими показниками для цитогенетичної мінливості є кількість фрагментів, інших типів перебудов та кількість випадків з комплексними змінами. Генотипмутагенна взаємодія мала значення лише для наявності рідкісних типів змін, таких як мікроядра та відстаючі хромосоми, вона ж демонструвала різницю між першою та другою групою сортів. Значуще виділилися лише сорти Балатон та Золото України, для інших відмінності мали фрагментарне значення.

Комплексний факторний аналіз за окремими параметрами показав (табл. 4.6), що значущими для поступового зростання кількості екогенетичного чинника були всі параметри цитогенетичної активності, крім кількості мостів

(що загалом є характерним для дії хімічних мутагенів), генотип ж вплинув лише на зміни в кількості інших аберацій (мікроядра, відстаючі хромосоми).

Таблиця 4.6

Результати факторного аналізу цитогенетичної мінливотсі пшениці озимої за дії НЕС

Параметр	Концентрація	Сорт
Загальна частота	0,993167*	0,513157
Фрагменти	0,961450*	0,343113
Мости	0,506745	0,463154
Інші аберації	-0.811343*	0,712215*
Комплексні	0,967259*	0,263153
Варіативність пояснена	3,668541	1,634532
Варіативність не пояснена	0,917135	1,017930

Примітка: * - статистично достовірно за $P < 0,05$

Як видно, процес зміни концентрації та змін у цитогенетичній активності, пов'язаних з цим, набагато придатніший для моделювання мутаційного процесу, і загалом група вибраних для дослідження генотипів є досить однорідною. У цілому цей метод дуже чутливий з урахуванням низької ушкоджувальної властивості мутагену.

Таким чином, як правило кількість усіх типів аберацій вагомо зростала зі збільшенням концентрації, генотип вихідної форми мав значення лише для кількості мікроядер та відстаючих хромосом. Найбільш значущим показником за дії НЕС як мутагену була кількість фрагментів, яка вагомо перевищувала за часткою будь-який інший тип аберацій. Водночас у окремих форм за показниками кількості фрагментів та мостів, наявності інших типів аберацій можлива відсутність різниці в дії за збільшення концентрації, чого не відмічається для кількості клітин з подвійними аберраціями (але їх вагомість як показника поступово зростає з підвищенням концентрацій).

Для визначення модельності та характеристик впливу цитогенетичної активності залежно від факторів генотипу вихідного об'єкта впливу та

концентрації мутагену було виконано дискримінантний аналіз (табл. 4.7, рис. 4.3).

Таблиця 4.7

Результати дискримінантного аналізу цитогенетичної мінливості

Параметр	Генотип			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (4,14)	p	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (2,66)	p
Загальна частота	0,298	2,17	0,11	0,029	9,06	0,01
Фрагменти	0,275	2,39	0,11	0,026	4,83	0,01
Мости	0,314	1,72	0,12	0,225	1,78	0,07
Інші аберації	0,016	5,33	0,03	0,021	4,76	0,01
Комплексні	0,183	3,12	0,10	0,040	26,03	0,01

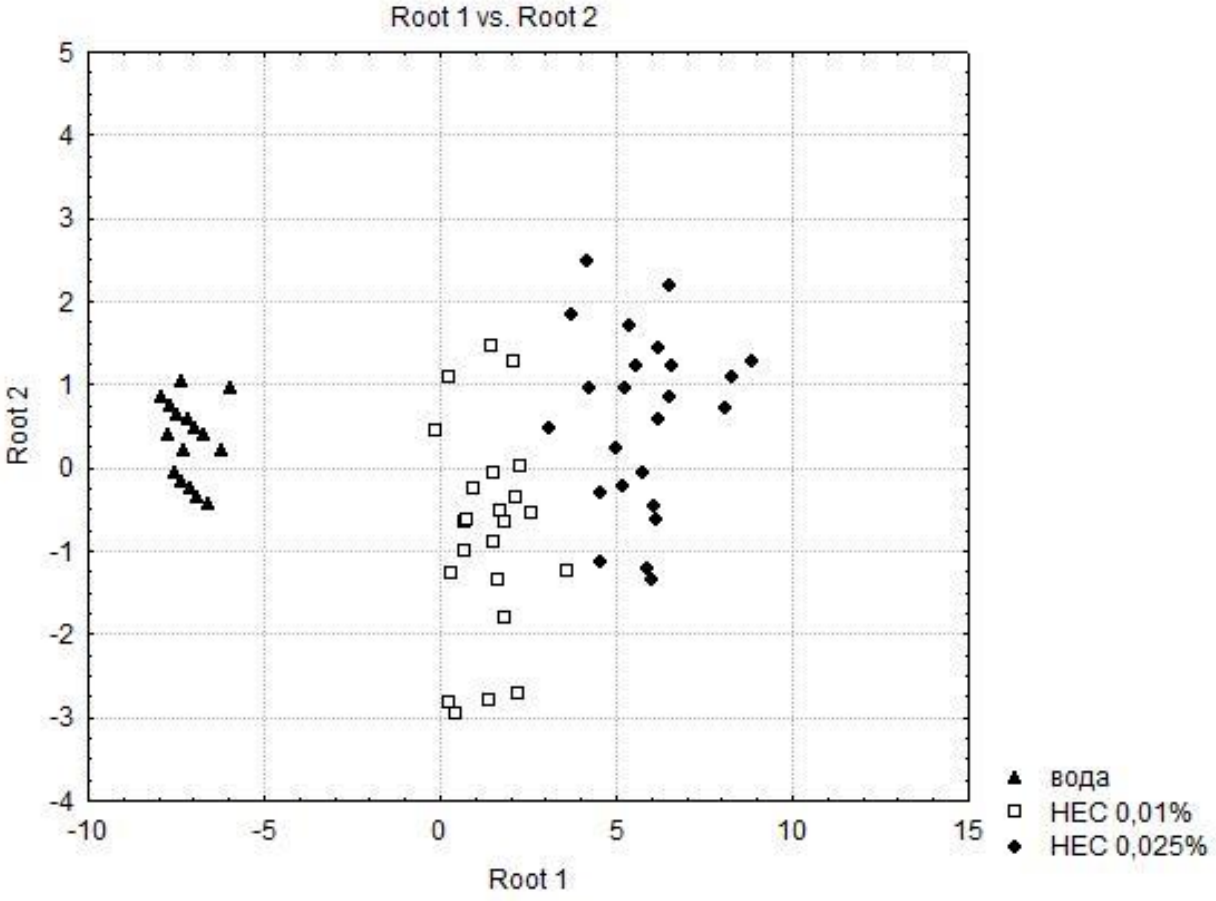


Рис 4.3. Класифікація у факторному просторі дії концентрацій НЕС

Як бачимо, у випадку впливу вихідного матеріалу дискримінантний аналіз показав значущість для генотипу лише одного параметра в моделі – дві та більше хромосомних перебудов в одній клітині, що цілком узгоджується з даними факторного аналізу. У разі дії концентрації чинника спостерігається картина, характерна для дії хімічних супермутагенів (у модельні не увійшов параметр

наявність мостів), та маємо деяку відмінність від факторного аналізу у вигляді зниження ролі для модельних параметрів інших хромосомних перебудов, таких як мікроядра та відстаючі хромосоми. Таким чином, якщо роздільна здатність ознак у випадку збільшення концентрації для побудови моделі є достатньою, то для генотипів загалом є тільки одна вісь параметрів. Моделювання та класифікації випадків для окремих сортів є недоцільним. Роздільна ж здатність для усіх концентрацій мутагенів є статистично достовірною для усіх випадків.

Таким чином, щодо модельних ознак для вихідного матеріалу статистично достовірно відрізняється лише наявність рідкісних типів аберацій (мікроядра та відстаючі хромосоми). Більше вагомих відмінностей немає. Зрозуміло, що саме ця частина спектра цитогенетичної мінливості й зумовила мінливість за загальною частотою хромосомних аберацій, які достовірно вплинули на різницю за двома сортами від інших за динамікою мінливості на клітинному рівні. Водночас збільшення концентрації екогенетичного чинника набагато вагомішим, проте лише для компонентів мінливості, характерних для хімічного сайт-специфічного мутагенезу.

За показником загальної частоти аберацій є два сорти – Боровиця та Зелений гай, які дещо відрізняються із загальної вибірки отриманого матеріалу за дії цього мутагену. Інші генотипи демонструють більш-менш однакову реакцію щодо частоти хромосомних перебудов, причому загалом досить невисоку, що вказує, по-перше, на досить високий ступінь спорідненості цього мутагену з певними ключовими особливостями генома у вітчизняних сортів, по-друге, на низьку ДНК-ушкоджувальну здатність цієї речовини. Генотипмутагенна взаємодія для показника загальної частоти хромосомних перебудов відсутня. Також необхідно вказати вищу моніторингову чутливість навіть загальної цитогенетичної активності порівняно з параметрами депресії для цього екогенетичного чинника.

За мінливістю по спектру більш вагомими показниками для цитогенетичної мінливості є кількість фрагментів, інших типів перебудов та кількість випадків з комплексними змінами. Генотипмутагенна взаємодія мала

значення лише для наявності рідкісних типів змін, таких як мікроядра та відстаючі хромосоми, вона ж демонструвала різницю між першою та другою групою сортів. Значуще виділилися лише сорти Балатон та Золото України, для інших відмінності мали фрагментарне значення.

Моделювання та класифікації випадків для окремих сортів є недоцільними. Роздільна ж здатність для всіх концентрацій мутагенів є статистично достовірною в усіх випадках.

4.3. Цитогенетична активність нітрозометилсечовини як параметр майбутньої мінливості пшениці озимої

Хімічні супермутагени алкільної групи, які належать до категорії високогенотоксичних сполук, становлять значний інтерес для генетичних досліджень, особливо в контексті поліпшення агрономічно-цінних характеристик культурних рослин [18, 27]. Специфічність дії цих супермутагенів полягає в здатності спричиняти мутації в конкретних локусах ДНК, що дозволяє точніше модифікувати генетичний матеріал організмів. Така сайт-специфічність є великою перевагою, оскільки дозволяє індукувати зміни саме в тих генах, які відповідають за бажані агрономічні характеристики, зменшуючи при цьому ймовірність небажаних мутацій [38, 39].

У моніторингових дослідженнях впливу хімічних супермутагенів на генетичний матеріал організмів особливу увагу приділяють аналізу хромосомних аберацій. Цей підхід дозволяє оцінити не тільки мутагенну активність речовини, але й потенційні ризики її використання. Оскільки різні типи хромосомних перебудов можуть мати різні біологічні наслідки, важливо аналізувати не тільки загальну кількість аберацій, але й їхні типи [51, 55].

Добір концентрації та природи мутагенного чинника важливий етап експериментів з мутагенезом, оскільки він визначає успішність і точність отриманих результатів [54]. Особливості генетичного контролю також можуть впливати на вибір концентрації та природи мутагенного чинника, оскільки різні гени та генетичні механізми можуть реагувати по-різному на мутагенну дію [61].

Метою цього дослідження було показати відмінності в цитогенетичній активності за частотами та спектром хромосомних перебудов у клітинах меристеми первинної кореневої системи в пшениці озимої в першому поколінні, а також ключові параметри залежно від генотипу та концентрації.

Першим параметром, на які варто звернути увагу під час аналізу цитогенетичної активності мутагену, є загальна частота хромосомних перебудов. Так, з аналізу даних у таблиці 4.8 нас цікавить, наскільки цей параметр залежав насамперед від генотипу (сорту) суб'єкта впливу НМС та від концентрації мутагену. У результаті факторного аналізу встановлено, що загалом фактор генотипу не вплинув значно на загальну частоту аберацій ($F=2,17$; $F_{0,05}=2,76$; $P=0,08$), тоді як поступове послідовне збільшення концентрації статистично достовірно підвищило загальний рівень перебудов у хромосомному апараті клітини ($F=567,17$; $F_{0.05}=3,07$; $P<0,01$).

У будь-яких випадках між контролем та концентрацією НМС 0,0125 % спостерігали статистично значущу різницю для всіх сортів без винятку ($F=29,06$; $F_{0.05}=2,08$; $P<0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F=2,34$; $F_{0.05}=2,48$; $P=0,06$), генотип-мутагенна взаємодія відсутня.

Для дії НМС 0,025 % порівняно з контролем спостерігали статистично значущу різницю для усіх без винятку сортів ($F=46,12$; $F_{0.05}=2,77$; $P<0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F=2,31$; $F_{0.05}=2,48$; $P=0,06$), генотипмутагенна взаємодія відсутня. Порівняно з НМС 0,0125 % різниці була для всіх сортів ($F=14,16$; $F_{0.05}=2,08$; $P<0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F=2,10$; $F_{0.05}=2,48$; $P=0,07$), генотипмутагенна взаємодія відсутня.

Окремі генотипи значуще не виділилися за попарного порівняння. Частота хромосомних аберацій змінювалася від 5,90 % (сорт Зелений гай) до 9,94 % (сорт Боровиця) за дії НМС 0,0125 %, за дії НМС 0,025 % – від 8,36 % (сорт Зелений гай) до 12,89 % (сорт Боровиця).

Таким чином, загалом цитогенетична активність цього мутагену була більш високою, ніж інших типів (ДАБ та НЕС). Генотипмутагенна взаємодія

відсутня, мінливість за сортами також відсутня. Можна зробити висновок, що зі зростанням шкодочинності дії мутагенів сайтспецифічність суттєво падає.

Таблиця 4.8

Частота хромосомних аберацій клітин пшениці озимої за дії НМС (x ± SD, n = 25)

Сорт	Варіант	Мітозів, шт.	Хромосомних аберацій	
			шт.	%
Балатон	Вода	1002	10	1,00 ± 0,12[a]
Балатон	НМС 0,0125%	1003	80	7,98 ± 0,24[b]
Балатон	НМС 0,025%	1002	113	11,28 ± 0,38[c]
Зелений гай	Вода	1005	9	0,89 ± 0,32[a]
Зелений гай	НМС 0,0125%	1000	69	6,90 ± 0,26[b]
Зелений гай	НМС 0,025%	1005	84	8,36 ± 0,31[c]
Золото України	Вода	1001	8	0,80 ± 0,21[a]
Золото України	НМС 0,0125%	1006	91	9,05 ± 0,25[b]
Золото України	НМС 0,025%	1007	115	11,42 ± 0,34[c]
Нива одеська	Вода	1009	8	0,79 ± 0,23[a]
Нива одеська	НМС 0,0125%	1003	88	8,77 ± 0,22[b]
Нива одеська	НМС 0,025%	1003	107	10,67 ± 0,29[c]
Боровиця	Вода	1001	7	0,70 ± 0,20[a]
Боровиця	НМС 0,0125%	1006	100	9,94 ± 0,29[b]
Боровиця	НМС 0,025%	1001	129	12,89 ± 0,38[c]
Каланча	Вода	1000	10	1,00 ± 0,15[a]
Каланча	НМС 0,0125%	1002	85	8,48 ± 0,28[b]
Каланча	НМС 0,025%	1001	112	11,19 ± 0,39[c]
Полянка	Вода	1007	6	0,60± 0,26[a]
Полянка	НМС 0,0125%	1000	91	9,10 ± 0,32[b]
Полянка	НМС 0,025%	1009	114	11,30 ± 0,35[c]
Почайна	Вода	1005	8	0,80 ± 0,06[a]
Почайна	НМС 0,0125%	1010	87	8,61 ± 0,22[b]
Почайна	НМС 0,025%	1005	110	10,95 ± 0,25[c]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Щодо спектра перебудов хромосомного апарату клітин досліджували такі показники, як частота фрагментів (одинарні та подвійні, які загалом більш характерні для дії хімічних супермутагенів), мостів (також одинарні – хроматидні – та подвійні – хромосомні, які більш характерні у спектрі впливу фізичних мутагенів, насамперед гамма-променів та рентгенівського

опромінення), а також інших, більш рідкісних аберацій, таких як мікроядра, відстаючі хромосоми. Окремо враховувалися клітини з множинними хромосомними аберраціями (два та більше випадків в одній клітині) (додаток А.3), які є досить потужним інтегративним показником мутагену, його ушкоджувального впливу.

Для загальної кількості фрагментів і подвійних фрагментів статистично достовірної різниці за фактором вихідного матеріалу не виявлено (F=2,45; $F_{0,05}$=2,76; P=0,06). За фактором підвищення концентрації різниця була завжди статистично достовірною (F=123,34; $F_{0,05}$=3,73; P<0,01). Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НМС 0,0125 % завжди значуще діяла порівняно з контролем (F=32,29; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НМС 0,0125 % до 0,025 %) різниця завжди була достовірною (F=20,17; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). Таким чином, для показника кількості фрагментів різниця в реакції між групами відсутня.

Загалом, кількість фрагментів варіювала від 35 (сорт Зелений гай) до 56 (сорт Полянка) за дії НМС 0,0125 %, за НМС 0,025 % – від 42 (сорт Зелений гай) до 67 (сорт Боровиця).

Для кількості фрагментів попарне порівняння показало, що за переходу між окремими концентраціями різниця була достовірною завжди, як і від контролю. Генотип-мутагенна взаємодія також відсутня.

Для випадку з хроматидними та хромосомними мостами суттєвої різниці за фактором вихідного матеріалу знову не виявлено (F=2,13; $F_{0,05}$=2,76; P=0,08), за фактором підвищення концентрації різниця достовірна (F=42,14; $F_{0,05}$=3,73; P<0,01). Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НМС 0,0125 % завжди значуще діяла порівняно з контролем (F=17,19; $F_{0.05}$=2,08; P<0,01). Між окремими концентраціями (тобто від НМС 0,0125 % до 0,025 %) різниця не була достовірною для сортів Зелений гай (F=2,07; $F_{0.05}$=2,08; P=0,06) та Нива одеська (F=2,00; $F_{0.05}$=2,08; P=0,06). Таким чином, для показника кількості мостів різниця в реакції між групами наявна через відмінності в дії на

два сорти – Зелений гай та Нива одеська у генотипів першої групи. Генотип-мутагенна взаємодія значуща.

Загалом, кількість мостів варіювала від 16 (сорт Полянка) до 29 (сорт Золото України) за дії НМС 0,0125 %, за концентрації НМС 0,025 % – від 22 (сорти Нива одеська та Полянка) до 35 (сорт Золото України). Попарне порівняння показало, що хоча перша концентрація значуще діяла порівняно з контролем, за переходу між окремими концентраціями різниця була не завжди достовірною (сорти Зелений гай, Нива одеська). Генотип-мутагенна взаємодія була значущою для сортів першої групи Зелений гай та Нива одеська, але постає питання модельності цього параметра для цитогенетичної мінливості взагалі.

Інтегративний показник співвідношення кількості фрагментів і мостів перевищував одиницю, тобто показував суттєву перевагу кількості фрагментів над мостами для всіх сортів та всіх варіантів дії НМС. Це є властивим для хімічних мутагенів, особливо з низькою ушкоджувальною здатністю. Особливо різке порушення співвідношення на користь фрагментів спостерігалося за дії на другу групу більш толерантних сортів, тому вони й відрізняються за виконання аналізу за цитогенетичною мінливістю.

Стосовно інших типів хромосомних перебудов (відстаючі хромосоми та мікроядра), то для них фактор вихідного матеріалу теж виявився незначним ($F=1,99$; $F_{0,05}=2,76$; $P=0,07$), проте статистично вагомим було підвищення цього типу аберацій зі зростанням концентрації НМС ($F=79,11$; $F_{0,05}=3,73$; $P<0,01$). Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НМС 0,0125 % завжди значуще діяла порівняно з контролем ($F=11,12$; $F_{0.05}=2,08$; $P<0,01$). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НМС 0,0125 % до 0,025 %) різниця не була достовірною для сортів Балатон ($F=1,97$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,06$) та Нива одеська ($F=1,84$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,07$). Таким чином, для показника кількості мостів різниця в реакції між групами наявна через відмінності у дії на два сорти – Зелений гай та Нива одеська у генотипів першої групи. Генотип-мутагенна взаємодія значуща.

Кількість інших аберацій варіювала від 17 (сорт Зелений гай) до 23 (сорт Балатон, Каланча, Боровиця) за дії НМС 0,0125 %, за концентрації НМС 0,025 % – від 19 (сорти Балатон, Зелений гай, Золото України) до 28 (сорт Полянка).

За попарного порівняння варіантів знаходимо, що для всіх варіантів є статистично достовірні відмінності, крім сортів Балатон та Нива одеська між НМС 0,0125 % та НМС 0,025 %. Також зафіксовано значущі відмінності від контролю в усіх випадках. За генотипмутагенною взаємодією відрізнялися сорти Балатон та Нива одеська, є значуща різниця між першою та другою групами.

Кількість клітин з двома і більше аберраціями зазвичай є вкрай надійним і достовірним параметром, який відображає підвищення концентрації (дози) мутагену. Водночас вплив генотипу на цей процес значущий ($F=2,78$; $F_{0,05}=2,76$; $P=0,05$): збільшення його концентрації веде до значного зростання частоти комплексних змін ($F=93,15$; $F_{0,05}=3,73$; $P<0,05$). Водночас попарне порівняння показало, що перша концентрація НМС 0,0125 % завжди значуще діяла порівняно з контролем ($F=17,88$; $F_{0.05}=2,08$; $P<0,01$). За переходу між окремими концентраціями (тобто від НМС 0,0125 % до 0,025 %) різниця не була достовірною для сортів Балатон ($F=1,45$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,09$) та Зелений гай ($F=1,71$; $F_{0.05}=2,08$; $P=0,08$). Таким чином, для показника кількості мостів різниця у реакції між групами наявна через відмінності у дії на два сорти – Балатон та Зелений гай у генотипів першої групи. Генотип-мутагенна взаємодія значуща.

Кількість клітин з двома і більше аберраціями за дії НМС 0,0125 % змінюється від 17 (сорт Зелений гай) до 23 (сорти Балатон, Боровиця, Каланча), за концентрації НМС 0,025 % – від 22 (сорт Зелений гай) до 32 (сорт Боровиця).

За попарного порівняння варіантів знаходимо, що у всіх варіантів є статистично достовірні відмінності, крім переходу між концентраціями в сортів Балатон та Зелений гай. Зафіксовано значні відмінності від контролю у всіх випадках. Генотипмутагенна взаємодія, як і відмінності між контролем, характерні для сортів Балатон та Зелений гай. Вагомим є вплив вихідного матеріалу. Таким чином, за ознаками спектра частково відмінності за окремими показниками проявили сорти Балатон, Нива одеська та Зелений гай. Підвищення

активності НМС була вагомим завжди для всіх параметрів, вплив генотипу був значущим лише для комплексних змін, генотипмутагенна взаємодія вагома для показників кількості мостів (залишається питання модельності), наявності мікроядер та відстаючих хромосом, комплексності змін. Перша та друга групи сортів відрізняються за ознаками співвідношення фрагментів та мостів, наявності мікроядер та відстаючих хромосом, комплексності змін. Причому активність стосується не більш ніж трьох сортів з першої, більш вразливої групи. Переважно чинник індукує фрагменти та перевершує попередні за активністю у досліджених концентраціях.

Факторний аналіз показав (табл. 4.9), що значущими за збільшення концентрації НМС були всі вивчені параметри, крім кількості мостів. Генотип вплинув лише на зміни кількості аберацій на кшталт кількості мікроядер та відстаючих хромосом. Як видно, процес зміни концентрації та змін у цитогенетичній активності, пов'язаних з цим, набагато більш придатний для моделювання мутаційного процесу. Загалом група вибраних для дослідження генотипів є досить однорідною. У цілому нині метод досить чутливий з урахуванням малої ушкоджувальної можливості мутагену.

Таблиця 4.9

Результати факторного аналізу для дії НМС

Параметр	Концентрація	Генотип
Загальна частота	0,983347*	0,223177
Фрагменти	0,971009*	0,399062
Мости	-0,596799*	0,400050
Інші аберації	0,771993*	0,414415
Комплексні	0,897110*	0,569993*
Варіативність пояснена	3,148551	1,414514
Варіативність не пояснена	1,217225	1,119298

Примітка: * - статистично достовірно за $P < 0,05$

Для визначення модельності та характеристик впливу цитогенетичної активності залежно від факторів генотипу вихідного об'єкта впливу та

концентрації мутагену було виконано дискримінантний аналіз (табл. 4.10, рис. 4.4).

Таблиця 4.10

Результати дискримінантного аналізу для дії НМС

Параметр	Генотип			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (4,14)	p	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (2,66)	p
Загальна частота	0,011	2,34	0,10	0,029	5,95	0,01
Фрагменти	0,010	2,17	0,10	0,028	3,54	0,03
Мости	0,009	1,98	0,11	0,022	2,98	0,05
Інші аберації	0,006	1,56	0,15	0,022	2,97	0,05
Комплексні аберації	0,025	4,17	0,05	0,036	12,82	0,01

Як бачимо, у випадку впливу вихідного матеріалу дискримінантний аналіз показав значущість для генотипу лише одного параметра в моделі – дві та більше хромосомних перебудов в одній клітині, що цілком узгоджується з даними факторного аналізу. У разі дії концентрації спостерігається картина, характерна для дії хімічних супермутагенів (у модельні не увійшов параметр наявність мостів), та маємо певну відмінність від факторного аналізу у вигляді зниження ролі серед модельних параметрів інших хромосомних перебудов, таких як мікроядра та відстаючі хромосоми. Таким чином, якщо роздільна здатність ознак у випадку збільшення концентрації для побудови моделі є достатньою (рис. 4.4), то для генотипів загалом є тільки одна вісь параметрів. Моделювання та класифікація випадків для окремих сортів недоцільна.

Цитогенетична активність цього мутагену була більш високою, ніж інших типів (ДАБ та НЕС). Генотипмутагенна взаємодія відсутня, мінливість за сортами також відсутня. Можна зробити висновок, що зі зростанням шкодочинності дії мутагенів сайтспецифічність суттєво знижується.

За ознаками спектра частково відмінності за окремими показниками проявили сорти Балатон, Нива одеська та Зелений гай. Підвищення активності НМС було вагомим завжди для всіх параметрів, вплив генотипу був значущим лише для комплексних змін, генотипмутагенна взаємодія вагома для показників

кількості мостів (залишається питання модельності), наявності мікроядер та відстаючих хромосом, комплексності змін.

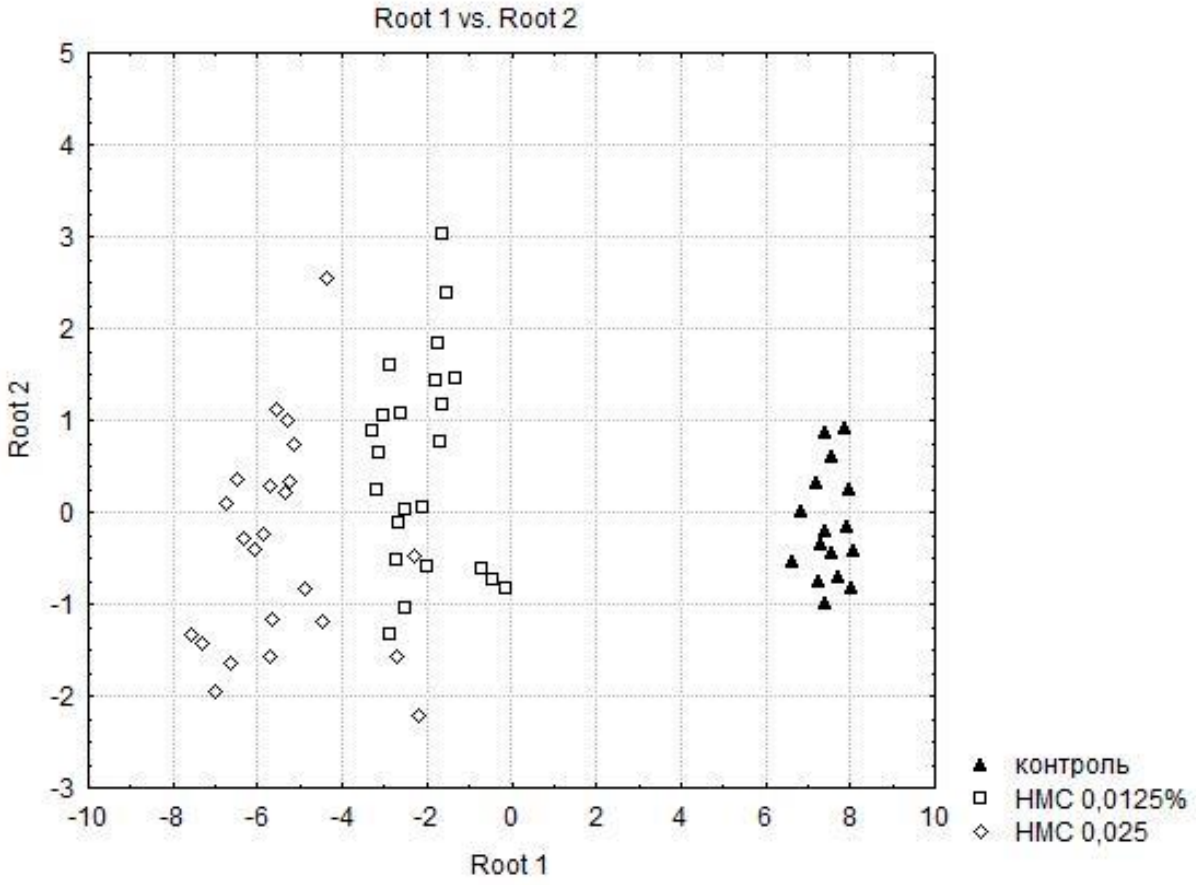


Рис. 4.4. Результати аналізу факторного простору для дії НМС

Перша та друга група сортів відрізняються за ознаками співвідношення фрагментів та мостів, наявності мікроядер та відстаючих хромосом, комплексності змін. Причому активність стосується не більш ніж трьох сортів з першої, більш вразливої групи. Переважно чинник індукує фрагменти та перевершує попередні за активністю у досліджених концентраціях.

Як результат, статистично достовірну вищу генетичну спорідненість в плані цитогенетичної мінливості до дії НМС показали сорти Зелений гай, Балатон, Нива одеська. Загалом активність досліджених екогенетичних чинників відрізнялася від тої, що вони показали за дії на рівні мутантної популяції, доволі слабо. Рекомендовані в досліджені концентрації слід віднести до діапазону умовно-помірних – високих, але суттєва елімінація та загибель клітин фактично спостерігалася обмежено.

4.4. Цитогенетичні ефекти за дії ЕМС як екогенетичного чинника

Основний інтерес у цьому відношенні становлять специфічні для сайтів високоактивні хімічні сполуки, які мають хімічну спорідненість до спадкової речовини (ДНК). Основною ознакою таких факторів впливу є не тільки переважна дія на певний генетичний локус, але й висока індукована мінливість із менш значним зниженням життєво важливих онтогенетичних характеристик (так звана мутагенна депресія) [278, 280]. Аналіз наслідків дії мутагену на хромосомному рівні дає можливість відслідковувати генетичну активність речовини, показувати її можливості щодо індукованої мінливості, що згодом призведе до аналізу змін спадкової природи у економічно- та генетично-цінних ознак [286, 289].

Роль хромосомних аберацій полягає у фіксації мутаційних змін на рівні хромосомного апарату клітини, що викликає не тільки спадкові зміни, а й проблеми в розвитку культурних рослин. Також ці явища залежать від генетично-детермінованих механізмів підвищення стійкості до генетично-активних речовин [283]. Однак механізм генетичної толерантності до дії хімічних супермутагенів вивчений значно менше, хоча вже зараз зрозуміло, що ці механізми є більш специфічними й характеризуються значно більшою різноманітністю реакції рослин, ніж чутливість до іонізуючого випромінювання [299].

Пошук можливостей адаптації класичних методів використання мутагенної дії в реаліях сучасних обмежень, усунення негативних рис відповідної діяльності у вигляді депресивних наслідків або їхнє повне врахування в програмах генетичного поліпшення озимої пшениці, регулююча взаємодія в рамках використання конкретної антропної системи та необхідності максимального залучення локальних ресурсів для підвищення стабільності отриманих результатів – усе це основні проблемні сфери, які має вирішити сучасна екологічна генетика [303, 307].

Еколого-генетичний підхід в експериментальному мутагенезі починається з комплексних досліджень: насамперед, реєстрації радіобіологічних ефектів дії

мутагенного чинника, потім виявлення специфічного ДНК-порушення на молекулярному рівні, визначення зв'язку фенологічної мінливості з конкретними змінами, пошук варіацій результуючої зміни й виявлення меж мінливості прояву зміненої ознаки або групи ключових ознак [166]. Розуміння генетичної основи виникнення мутацій (через трансформацію та спадкові зміни в ДНК) перетворило індукцію біорізноманіття з методу випадкового отримання можливих корисних змін на точну техніку [174].

Вплив мутагенної дії на насіння може призвести до багатьох типів хромосомних змін. На прикладі пшениці озимої трапляються такі хромосомні аномалії, як розриви центромер, делеції теломер хромосом, делеції одного плеча хроматиди та фрагменти хромосом. Зареєстровано всі зміни у відповідних фазах перших поколінь меристематичних клітин первинного кореня [183]. Біологічні наслідки дії мутагенів (аномальний поділ клітин, загибель клітин, мутації, порушення розвитку тканин і органів, зниження росту рослин) можуть проявлятися на різних етапах онтогенезу [169, 176].

Першим параметром, на які варто звернути увагу під час аналізу цитогенетичної активності мутагену, є загальна частота хромосомних перебудов (рис. 4.5). Так, у ході аналізу даних таблиці 4.11 нас цікавить, наскільки цей параметр залежав насамперед від генотипу (сорту) суб'єкта впливу ЕМС та від концентрації мутагену. У результаті факторного аналізу встановлено, що загалом фактор генотипу не вплинув значно на загальну частоту аберацій ($F=2,13$; $F_{0.05}=2,47$; $P=0,06$), тоді як поступове послідовне збільшення концентрації ЕМС статистично достовірно підвищило загальний рівень перебудов у хромосомному апараті клітини ($F = 542,48$; $F_{0.05}= 3,07$; $P < 0,01$).

У будь-яких випадках між контролем та концентрацією ЕМС 0,025 % спостерігали статистично значущу різницю для усіх сортів без винятку ($F = 32,84$; $F_{0.05} = 2,08$; $P < 0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F = 1,12$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,11$), генотип-мутагенна взаємодія відсутня.



1 2 3

Рис. 4.5. Спектр хромосомних аберацій у клітинах меристеми пшениці озимої за дії хімічних чинників з високою шкодочинністю:

1 – множинні аберації, 2 – відстаюча хромосома, 3 – мікроядро

Для дії ЕМС 0,05 % порівняно з контролем спостерігали статистично значущу різницю для всіх без винятку сортів ($F = 67,68$; $F_{0.05} = 2,77$; $P < 0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F = 1,01$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,14$), генотипмутагенна взаємодія відсутня. У разі порівняння з ЕМС 0,025 % різниці не було тільки для сорту Полянка ($F = 2,06$; $F_{0.05} = 2,08$; $P = 0,06$) Фактор сорт не був значущим ($F = 1,47$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,10$), генотип-мутагенна взаємодія відсутня.

Для дії ЕМС 0,1 % порівняно з контролем спостерігали статистично значущу різницю для всіх без винятку сортів ($F = 142,17$; $F_{0.05} = 2,77$; $P < 0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F = 1,01$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,14$), генотип-мутагенна взаємодія відсутня. За порівняння з ЕМС 0,05 % різниця була достовірною для всіх сортів ($F = 24,08$; $F_{0.05} = 2,08$; $P < 0,01$). Фактор сорт не був значущим ($F = 1,01$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,14$), генотип-мутагенна взаємодія відсутня.

Загалом, загальна частота хромосомних аберацій варіювала від 9,8 % (сорт Каланча) до 11,2 % (сорт Боровиця) за дії ЕМС 0,025 %, для ЕМС у концентрації 0,05 % – від 13,6 % (сорт Нива одеська) до 18,1 % (сорт Зелений гай), за дії чинника ЕМС 0,1% показник змінювався від 19,9 % (сорт Каланча) до 25,7% (сорт Боровиця).

Як бачимо, під час початкового аналізу більш-менш виділялися лише два генотипи, однак тест Тьюкі HSD показав, що лише сорт Каланча ($F = 4,18$; $F_{0.05} = 2,48$; $P < 0,01$) був найбільш вразливим до дії цього мутагену. До того ж, незважаючи на показники онтогенезу, цитогенетичний тест набагато більше залежить від особливостей генома конкретного сорту, ніж від фенологічного прояву адаптивності.

Таблиця 4.11

Загальна частота перебудов за дії ЕМС у клітинах, що діляться
(x ± SD, n = 800 - 1000)

Сорт	Варіант	Мітозів, шт.	Хромосомних аберацій	
			Шт.	%
Балатон	Вода	1002	9	1.00 ± 0.12^{a}
Балатон	ЕМС 0,025 %	1010	102	10.10 ± 0.43^{b}
Балатон	ЕМС 0,05 %	1006	161	17.99 ± 0.25^{c}
Балатон	ЕМС 0,1 %	871	211	24.23 ± 0.10^{d}
Зелений гай	Вода	1008	8	0.89 ± 0.32^{a}
Зелений гай	ЕМС 0,025%	1009	108	10.70 ± 0.30^{b}
Зелений гай	ЕМС 0,05%	1001	179	18.08 ± 0.60^{c}
Зелений гай	ЕМС 0,1%	817	201	24.48 ± 0.39^{d}
Золото України	Вода	1001	8	0.80 ± 0.21^{a}
Золото України	ЕМС 0,025%	1004	99	10.86 ± 0.29^{b}
Золото України	ЕМС 0,05%	1010	158	17.62 ± 0.30^{c}
Золото України	ЕМС 0,1%	908	209	23.02 ± 0.60^{d}
Нива одеська	Вода	1009	9	0.79 ± 0.23^{a}
Нива одеська	ЕМС 0,025%	1002	101	10.08 ± 0.12^{b}
Нива одеська	ЕМС 0,05%	1001	147	13.59 ± 0.29^{c}
Нива одеська	ЕМС 0,1%	879	213	24.23 ± 0.22^{d}
Боровиця	Вода	1001	7	0.70 ± 0.20^{a}
Боровиця	ЕМС 0,025%	1001	112	11.19 ± 0.12^{b}
Боровиця	ЕМС 0,05%	1010	161	15.94 ± 0.35^{c}
Боровиця	ЕМС 0,1%	911	234	25.69 ± 0.39^{d}
Каланча	Вода	1000	10	1.00 ± 0.15^{a}
Каланча	ЕМС 0,025%	1005	98	9.75 ± 0.21^{b}
Каланча	ЕМС 0,05%	1003	143	14.26 ± 0.29^{c}
Каланча	ЕМС 0,1%	992	201	19.86 ± 0.45^{d}
Полянка	Вода	1007	6	0.60 ± 0.26^{a}
Полянка	ЕМС 0,025%	1006	111	14.02 ± 0.16^{b}
Полянка	ЕМС 0,05%	1001	153	15.28 ± 0.36^{b}
Полянка	ЕМС 0,1%	912	221	24.23 ± 0.44^{c}
Почайна	Вода	1005	8	0.80 ± 0.06^{a}
Почайна	ЕМС 0,025%	1009	105	10.14 ± 0.30^{b}
Почайна	ЕМС 0,05%	1003	143	14.26 ± 0.21^{c}
Почайна	ЕМС 0,1%	869	217	24.97 ± 0.33^{d}

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Водночас варіативність виділених компонентів для цього виду аналізу значно нижча, ніж у випадку параметрів онтогенезу, що дозволяє зробити

висновок про переважно зовнішню причинність депресії на рівні організму в цілому.

Загальна частота хромосомних аберацій статистично достовірно знижувалася в кожному сорті зі збільшенням концентрації мутагену, за винятком сорту Полянка за переходу з концентрації ЕМС 0,025 % до ЕМС 0,05 % ($F = 1,01$; $F_{0.05} = 2,08$; $P = 0,09$), де статистично значущої різниці немає. У всіх випадках уже за першої концентрації мутагену спостерігалося різке збільшення перебудов з надзвичайно високим рівнем, що на порядок переважало попередні мутагени.

Щодо спектра перебудов хромосомного апарату клітин досліджували такі показники, як частота фрагментів (одинарні та подвійні, які в цілому більш характерні для дії хімічних супермутагенів), мостів (також одинарні – хроматидні – та подвійні – хромосомні, а також інших, більш рідкісних аберацій, таких як мікроядра, відстаючі хромосоми. Окремо враховувалися клітини з множинними хромосомними аберраціями (два та більше випадків в одній клітині) (додаток В1).

Як і у випадку із загальною частотою перебудов у хромосомному апараті, для сумарної частоти фрагментів і подвійних фрагментів суттєвої різниці за фактором генотип не виявлено ($F = 2,01$; $F_{0.05} = 2,48$; $P = 0,11$), але кількість фрагментів збільшується зі збільшенням концентрації хімічного супермутагену ($F = 214,36$; $F_{0.05} = 3,07$; $P < 0,05$).

Загалом за дії концентрації ЕМС 0,025 % частка у спектрах за фрагментами та подвійними фрагментами змінюється від 51,8 % (сорт Боровиця) до 62,0 % (сорт Зелений гай), для ЕМС 0,05 % – від 53,9 % (сорт Почайна) до 62,0 % (сорт Зелений гай) та за концентрації ЕМС 0,1% – від 44,7% (сорт Почайна) до рівня 52,6% (сорт Нива одеська). Хоча кількість фрагментів і подвійних фрагментів збільшується з кожним збільшенням концентрації, за переходу від другої до крайньої концентрації частка фрагментів у спектрі знижується настільки, що може бути меншою за загальну присутність інших типів хромосомних аберацій. Достовірно за фактором генотипу вирізнялися в поведінці сорти Почайна ($F =$

3,11; $F_{0.05}$= 2,48; P < 0,05) та Зелений гай (F = 2,74; $F_{0.05}$ = 2,48; P < 0,05). Суттєвої різниці між групами не було, також відсутня генотипмутагенна взаємодія.

Для аберацій типу міст (одинарні та подвійні) фактор генотипу також не мав статистично достовірного значення (F = 2,32; $F_{0.05}$ = 2,48; P = 0,08), але підвищення концентрації суттєво змінювало показник цього типу аберацій (F = 98,36; $F_{0.05}$ = 3,07; P < 0,05) Тест Тьюкі HSD показав, що за концентраціями є відмінності в усіх випадках, крім варіантів Полянка ЕМС 0,025 % (F = 2,11; $F_{0.05}$= 2,48; P = 0,07) та Полянка ЕМС 0,05 % (F = 2,01; $F_{0.05}$= 2,48; P = 0,08). Проте також цікаво, яка частка цього компонента цитогенетичної активності була серед загальної частоти залежно від сорту та концентрації екогенетичного чинника.

Так, питома частка мостів змінювалася у випадку ЕМС 0,025 % від 25,3 % (сорт Золото України) до 36,6 % (сорт Боровиця), для ЕМС 0,05 % – від 21,7 % (сорт Каланча) до 30,4 % (сорт Боровиця), за ЕМС 0,1 % – від 28,9 % (сорт Каланча) до 37,0 % (сорт Балатон). За дії ЕМС питома вага індукції мостів спочатку зменшується, а потім, за переходу від другої концентрації до третьої,. знову зростає. Виділено сорт Полянка з меншою мінливістю за цією ознакою (F = 2,56; $F_{0.05}$= 2,48; P = 0,03). Влив мутагену залежав від сортової варіанси для сорту Полянка через більш низьку мінливість та вищу толерантність до дії ЕМС, але генотип-мутагенна взаємодія не була значною.

Для хімічних супермутагенів характерне співвідношення фрагментів і мостів за явним переважанням фрагментів і подвійних фрагментів над мостами: у всіх випадках під дією хімічного мутагену значно більше 1. Спостерігається тенденція, коли співвідношення зростає до максимальних значень за ЕМС 0,05% і знову спадає під дією ЕМС 0,1%, тому специфічність ефекту ЕМС знижується зі збільшенням концентрації після деякого пікового значення. Але воно завжди вище за одиницю.

Що стосується інших типів аберацій (відставання хромосом і мікроядер), то фактор генотипу знову не мав значення (F = 2,13; $F_{0.05}$= 2,48; P = 0,11), збільшення концентрації значно збільшувало частоту цих типів аберацій (F = 211,79; $F_{0.05}$= 3,07; P < 0,05). Тест Тьюкі HSD показав, що зі збільшенням

концентрації відмінності були в усіх випадках для всіх сортів. Щодо загальної кількості перебудов, то частка мікроядра та відстаючих хромосом становила у випадку ЕМС 0,025 % від 7,9 % (сорт Нива одеська) до 14,3 % (сорт Почайна), для ЕМС 0,05 % – від 11,2 % (сорт Зелений гай) до 23,1% (сорт Каланча), за ЕМС 0,1 % від 14,2 % (сорт Балатон) до 23,4 % (сорт Каланча).

Таким чином, загалом зі збільшенням концентрації частка таких перебудов зростає, але процес навряд чи можна вважати лінійним. Достовірно вищим ступенем індукції цього показника у відносній величині вирізнявся сорт Каланча ($F = 4,24$; $F0,05 = 2,48$; $P < 0,05$), для якого був також вагомим вплив генотипу, але не генотипмутагенна взаємодія.

Кількість клітин з двома та більше аберраціями зазвичай є вкрай надійним та достовірним параметром, який відбиває підвищення концентрації (дози) мутагену. При цьому вплив генотипу на цей процес незначний ($F = 1,17$; $F_{0.05}= 2,48$; $P = 0,23$). Збільшення концентрації значно підвищило частоту комплексних змін ($F = 473,22$; $F_{0.05}= 3,07$; $P < 0,05$). Тест Тьюкі HSD показав, що зі збільшенням концентрації відмінності були в усіх випадках для всіх сортів. Частка клітин з двома і більше аберраціями за ЕМС 0,025% становила від 10,5 % (сорт Почайна) до 18,4 % (сорт Каланча), за ЕМС 0,05 % – від 13,4 % (сорт Зелений гай) до 22,4 % (сорт Каланча), за ЕМС 0,1 % – від 13,9 % (сорт Каланча) до 27,4 % (сорт Боровиця). Знову ж таки, зі збільшенням концентрації частина цих перебудов зростає, але не для всіх всіх сортів (крім сортів Каланча, Балатон). За динамікою зміни коефіцієнта виділяються сорти Каланча ($F = 7,11$; $F_{0.05}= 2,48$; $P < 0,05$) та Балатон ($F = 5,69$; $F_{0.05}= 2,48$; $P < 0,05$).

За результатами факторного аналіз (табл. 4.12.) зміна концентрації статистично вагомо вплинула на параметри частоти, кількості фрагментів, наявності інших типів аберацій та множинних змін. Для впливу генотипу були вагомі лише два останніх параметри.

Таким чином, статистично достовірно відрізняються за показниками спектра з урахуванням виконаного факторного аналізу лише сорти Каланча та

Балатон (за наявністю показника дві та більше аберацій), які належать відповідно до першої та другої груп за чутливістю до депресійних ефектів.

Таблиця 4.12

Результати факторного аналізу для цитогенетичної мінливості

Параметр	Концентрація	Сорт
Загальна частота	0,911*	-0,342
Фрагменти	0,817*	-0,414
Мости	0,317	-0,117
Інші	-0,799*	0,655*
Дві та більше	0,919*	0,615*
Пояснена мінливість	4,243	0,998
Непояснена мінливість	0,653	1,344

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Отже, зі зростанням шкодочинності мутагену різко зростає достовірність впливу зміни концентарцій, але суттєво менше проявляється специфічність за окремими компонентами спектра, тобто дія стає більш суцільною, хоча загалом все ще відповідає характеристикам впливу хімічних агентів. У той же час толерантність окремих генотипів до дії чинника може бути більш суттєвою, хоча й значущої генотипмутагенної взаємодії не зафіксовано.

Виконаний дискримінантний аналіз (табл. 4.6, 4.13 та рис. 4.13) підтвердив встановлені закономірності та дав змогу ідентифікувати модельні змінні з досліджуваних у цитогенетичному аналізі. Так, для фактора концентрація кількість модельних ознак значно більша, ніж для генотипів. У першому випадку це загальна частота хромосомних перебудов, частота фрагментів, відстаючі хромосоми та мікроядра, наявність двох і більше аберацій в одній клітині, що ділиться (стадія пізньої метафази – ранньої анафази, коли виконується оцінка клітини, що ділиться).

Для генотипу в моделі це була лише частота фрагментів, що дещо суперечить результатам факторного аналізу, але може бути пояснено більшою чутливістю цього методу.

Таблиця 4.13

Результати дискримінантного аналізу для цитогенетичної мінливості

Параметр	Сорт			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	F_{remove} (5.85)	p-level	Лямбда Вілкса	F_{remove} (3.88)	p-level
Загальна частота	0,004	4,95	0,08	0,018	9,30	0,01
Фрагменти	0,021	8,01	0,01	0,017	5,33	0,02
Мости	0,004	4,72	0,08	0,001	2,27	0,09
Інші	0,008	4,03	0,09	0,016	5,07	0,02
Дві та більше	0,004	3,55	0,09	0,018	9,17	0,01

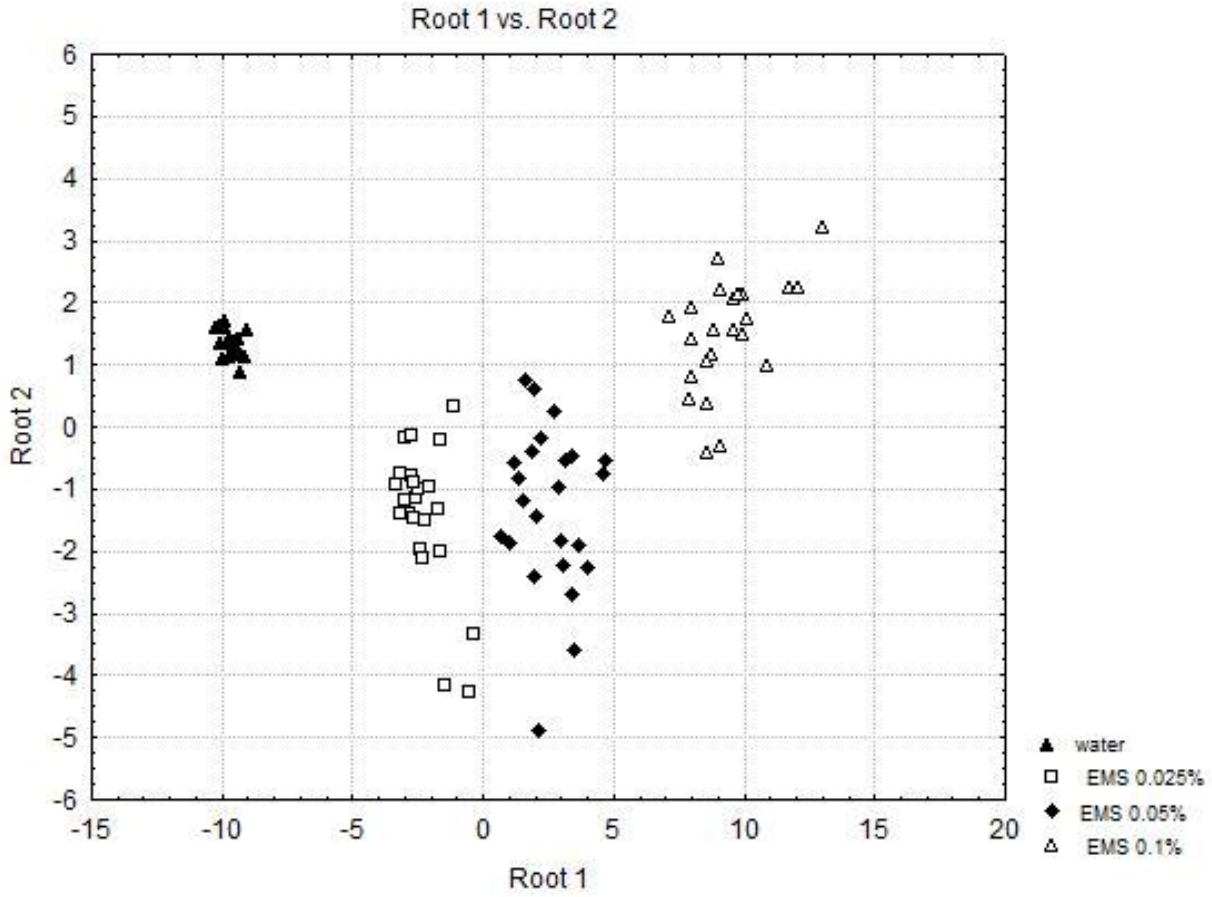


Рис 4.6. Результати класифікаційного аналізу канонічних функції за достовірними параметрами цитогенетичної мінливості. Дія ЕМС

Водночас знову підтверджено, що генотипова різноманітність під дією ЕМС значно менш важлива, ніж зазвичай для хімічних мутагенів. Як видно з рисунка 4.6 (для концентрацій, оскільки було лише значне комплексне розрізнення), усі концентрації, особливо контрольна (вода) та крайня доза ЕМС

(0,1 %), варіанти ЕМС 0,025 % та ЕМС 0,05 % можуть бути частково змішані у факторному просторі. Отже, як було показано раніше на прикладі одного сорту, відмінності можуть бути статистично не значущими (для сорту Полянка). Проте в цілому це може бути незначним.

Як видно з отриманих даних класифікації об'єктів у заданому факторному просторі генотип-мутаген (концентрація мутагену) для змінних концентрацій, успішність віднесення об'єкта до бажаної популяції коливається від 87,5 % до 100,0 %, тому лише невелика кількість даних може бути втрачена, але загалом метод визначення для концентрацій сумісності об'єктів є дуже точним.

Таблиця 4.14

Класифікаційна можливість факторного простору

Тип	Варіант	Ймовірність, %
Об'єкти в моделі за концентраціями, %	Вода	100
	ЕМС 0,025	100
	ЕМС 0,05	95,9
	ЕМС 0,1	100
	Усього	98,8
Об'єкти в моделі за генотипами, %	Балатон	62.5
	Боровиця	37.5
	Зелений гай	37.5
	Золото України	37,5
	Каланча	67,5
	Нива одеська	52,5
	Полянка	67,5
	Почайна	37,5
	Усього	47,3

Для генотипів (сортів) частота класифікації коливається від 37,5 % до 75,0 %, у середньому 53,1%, що є абсолютно недостатнім. Лише об'єкти, що належать до генотипів Каланча, Полянка та (частково) Нива одеська, можуть бути більш-менш успішно класифіковані, але навіть для них ймовірність помилки досить висока за невеликої кількості зразків.

Таким чином, можна вважати, що генотипмутагенної взаємодії недостатньо для успішного поділу на класи за дії ЕМС, що може бути зумовлено як високою однорідністю групи в генетичному сенсі, так і специфічністю

характеру дії цього мутагену, який може мати значно меншу специфічність для конкретного набору сортів.

У отриманій моделі мають значення переважно зміни концентрації мутагену. Значення сорту (генотипу) має вагомість лише для двох показників цитогенетичної мінливості, і ці ознаки у своїй зміні залежить від обох факторів. Водночас отримані дані показують, що цитогенетичний аналіз здатний істотно змінити характеристики мутагенної дії в першому поколінні.

Серед досліджуваних ознак лише частота фрагментів, яка завжди характеризувала специфіку дії хімічних мутагенних факторів, має суттєве значення для взаємодії, тобто в цьому випадку ЕМС не демонструє нічого нового. У той же час його дія на частоту хромосомних аберацій явно дуже сильна, і цей мутаген належить до тих, що викликають певні перебудови спадкового апарату за відносно низьких концентрацій (згідно з наведеним вище математичним та статистичним аналізом).

4.5. Цитогенетична активність азиду натрію як параметр майбутньої мінливості пшениці озимої

Широка варіативність вже існуючих процедур дає досить великі можливості в дослідженні різних композицій вихідного матеріалу, складових способу обробки, стану суб'єкта впливу, модифікації форм активності фактора, проте за всієї різноманітності ключовим у визначенні ефективності мутаційного агента, як і раніше, є цитогенетичний тест активності цього фактора на клітинному рівні [185, 190].

Хімічні агенти, до яких належить азид натрію, що набирає популярності як мутаген, характеризуються підвищеною сайт-специфічністю, що відбивається у вищій частоті певних типів змін [193]. Максимум порушень ядерного апарату далеко не завжди пов'язаний з критичним зменшенням мутантної популяції за фактором виживання ($ЛД_{50}$) або зниження морфометричних параметрів ($РД_{50}$) [195].

У деяких ситуаціях можливе використання доз та концентрацій на плато активності й навіть вихід за нього, якщо стоїть завдання щодо індукування деяких рідкісних змін з метою встановлення механізму генетичного контролю цієї ознаки. Подібне досить широко використовується в сучасних генетичних дослідженнях, насамперед з використанням хімічних супермутагенів [193]. Розроблені на основі тестування хромосомних аберацій методи відповідним чином стандартизовані та мають міжнародне визнання [185, 190].

Оптимальні композиції генотипу та концентрації певного мутагену сприяють отриманню саме необхідного типу змін з високою частотою, усунення супутніх негативних змін, максимального розкриття потенціалу щодо поліпшення окремих ознак та властивостей [277, 304]. Необхідно наголосити, що в цьому плані азид натрію досить погано вивчений і зовсім не вивчені (особливо в порівнянні) генотипи вітчизняних сортів озимої пшениці. Проте за механізмом дії він досить серйозно відрізняється від раніше досліджених хімічних генетично-активних речовин[279].

Першим параметром, на які варто звернути увагу під час аналізу цитогенетичної активності мутагену, є загальна частота хромосомних перебудов. Підраховані загальні частоти хромосомних перебудов за дії АН (табл. 4.15) показали, що загалом фактор вихідного матеріалу вплинув статистично достовірно на загальну вибірку ($F = 9,08$; $F_{0,05} = 2,35$; ; $P < 0,05$), у той час як поступове зростання кількості чинника статистично достовірно з дуже високою достовірністю підвищило загальний рівень перебудов у клітинах у відповідних стадіях (($F = 298,01$; $F_{0,05} = 2,71$; $P < 0,05$). Взаємодія генотипу та мутагену було доволі вагомою ($F = 19,99$; $F_{0,05} = 1,87$; $P < 0,05$). Варто також зауважити, що здебільшого відмінності між двома групами за частотою хромосомних аберацій відбувалися за дією крайньої концентрації.

Так, у першої групи спостерігалося плато зі зниженням загальної частоти, тоді як у другої частота лінійно підвищувалася аж до останньої концентрації.

Таблиця 4.15

Частота хромосомних аберацій в клітинах пшениці озимої за дії АН (x ± SD, n = 25)

Сорт	Варіант	Мітозів, шт.	Хромосомних аберацій	
			шт.	%
Балатон	Вода	1002	10	1,00 ± 0,12[a]
Балатон	АН 0,01%	1001	92	9,19 ± 0,31[b]
Балатон	АН 0,025%	1009	161	15,96 ± 0,24[c]
Балатон	АН 0,05%	912	215	23,57 ± 0,39[d]
Балатон	АН 0,1%	801	163	20,35 ± 0,30[e]
Зелений гай	Вода	1008	9	0,89 ± 0,32[a]
Зелений гай	АН 0,01%	1007	97	9,63 ± 0,27[b]
Зелений гай	АН 0,025%	1004	168	16,73 ± 0,36[c]
Зелений гай	АН 0,05%	847	218	25,74 ± 0,41[d]
Зелений гай	АН 0,1%	798	176	22,06 ± 0,32[e]
Золото України	Вода	1001	8	0,80 ± 0,21[a]
Золото України	АН 0,01%	1002	100	9,98 ± 0,27[b]
Золото України	АН 0,025%	1004	159	15,84 ± 0,35[c]
Золото України	АН 0,05%	889	201	22,61 ± 0,43[d]
Золото України	АН 0,1%	812	173	21,31 ± 0,39 [d]
Нива одеська	Вода	1009	8	0,79 ± 0,23[a]
Нива одеська	АН 0,01%	1004	92	9,16 ± 0,26[b]
Нива одеська	АН 0,025%	1010	126	12,48 ± 0,31[c]
Нива одеська	АН 0,05%	920	198	21,52 ± 0,42[d]
Нива одеська	АН 0,1%	817	164	20,07 ± 0,35[e]
Боровиця	Вода	1001	7	0,70 ± 0,20[a]
Боровиця	АН 0,01%	1007	104	10,33 ± 0,21[b]
Боровиця	АН 0,025%	1003	151	15,05 ± 0,32[c]
Боровиця	АН 0,05%	941	207	22,00 ± 0,40[d]
Боровиця	АН 0,1%	854	229	26,81 ± 0,52[e]
Каланча	Вода	1000	10	1,00 ± 0,15[a]
Каланча	АН 0,01%	1010	90	8,91 ± 0,20[b]
Каланча	АН 0,025%	1004	139	13,84 ± 0,28[c]
Каланча	АН 0,05%	980	188	19,18 ± 0,35[d]
Каланча	АН 0,1%	893	199	22,28 ± 0,42[e]
Полянка	Вода	1007	6	0,60± 0,26[a]
Полянка	АН 0,01%	1001	122	12,19 ± 0,26[b]
Полянка	АН 0,025%	1004	146	14,54 ± 0,33[b]
Полянка	АН 0,05%	968	198	20,45 ± 0,41[c]
Полянка	АН 0,1%	890	209	23,48 ± 0,52[e]
Почайна	Вода	1005	8	0,80 ± 0,06[a]
Почайна	АН 0,01%	1010	93	9,21 ± 0,19[b]

1	2	3	4	5
Почайна	АН 0,025%	1005	122	$12,14 \pm 0,22^{c}$
Почайна	АН 0,05%	954	181	$18,97 \pm 0,31^{d}$
Почайна	АН 0,1%	901	203	$22,53 \pm 0,42^{e}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Єдиним винятком був сорт Золото України, який не мав статистично значущих відмінностей між дією третьої та четвертої концентрації ($F = 2,12$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,06$). Дія фактора генотип найбільше виразилася у сортів Боровиця і Полянка, генотипмутагенна взаємодія більше характерна сорту Боровиця. Значущою була відмінність і між двома групами: більш істотне значення подібна взаємодія мала для другої групи, причому контраст між групами ще більше зріс, а всередині груп – значно знизився.

Загальна частота перебудов у контролі була незначною, на рівні трохи більше 1,0 %. Водночас уже перша концентрація АН 0,01 % різко і статистично достовірно підвищувала частоту від 8,91 % (сорт Каланча) до 12,2 % (сорт Полянка) ($F = 34,12$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$), що в цілому свідчить про високі можливості цього мутагену. За дії другої концентрації АН 0,025% кількість перебудов варіювала від 12,1 % (сорт Почайна) і до 16,7 % (сорт Зелений гай), різниця з контролем та попередньою концентрацією статистично достовірна у всіх випадках ($F = 128,17$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$), ($F = 35,3$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$). Що стосується третьої концентрації АН 0,05 %, то частота аберацій знову підвищувалася у всіх випадках – від 18, 9 % (сорт Почайна) і до 25,7 % (сорт Зелений гай) ($F = 47,02$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$).

У разі переходу до дії останньої концентрації АН 0,1 % частота достовірно знижувалася в сортів Балатон, Зелений гай, Нива одеська ($F = 34,25$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$), залишалася на тому самому рівні в сорту Золото України ($F = 2,35$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,06$) і підвищувалася у сортів Боровиця, Каланча, Полянка, Почайна ($F = 57,28$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$), змінюючись при цьому від 20,0 % (сорт Нива одеська) до 26,8 % (сорт Боровиця). Таким чином, межі варіативності у першої групи все ж таки дещо значніші за даним показником.

Таким чином, для дії АН як мутагену характерна значуща генотипмутагенна взаємодія за частотою хромосомних аберацій. За дії на першу групу менш толерантних генотипів концентрації досягли критичного рівня зі зниженням показника або утворенням плато (АН 0,1 %), друга група була більш витривалою. Єдиним випадком відсутності відмінностей за підвищення концентрації був сорт Золото України, у якого це пов'язано з досягненням за впливу АН плато стабільно-негативної дії.

Вивчення спектра змін дозволило виділити такі типи перебудов, як фрагменти та подвійні фрагменти, мости різних типів, мікроядра та відстаючі хромосоми (інші типи аберацій), окремо були враховані факти комплексних перебудов як надійний параметр посилення мутаційного процесу клітини у відповідних фазах поділу з комплексними змінами (більше двох перебудов) (додаток В.2). Розраховано також відношення фрагментів до мостів (як основних типів аберацій, що характеризують природу мутагенного фактора).

Для частоти фрагментів і подвійних фрагментів у першої групи в контролі характерна незначна кількість аберацій, проте вони присутні в обов'язковому порядку. Уже перша концентрація АН 0,01 % призводить до різкого та достовірного підвищення їхньої кількості у всіх сортів ($F = 18,21$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$) з варіацією у першої групи від 47,0 (сорт Балатон) до 61,0 (сорт Зелений гай), для другої групи від 48,0 (сорт Каланча) до 84,0 (сорт Полянка), що загалом досить значно і свідчить про переважну індукцію цього типу аберацій.

За дії другої концентрації АН 0,025 % кількість фрагментів варіювала в першій групі від 75,0 (сорт Нива одеська) до 104,0 (сорт Зелений гай), у другій групі – від 71,0 (сорт Каланча) до 92,0 (сорт Полянка), відмінність з попередньою концентрацією статистично достовірна у всіх випадках ($F = 36,12$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$). Щодо третьої концентрації АН 0,05 %, то у першій групі кількість фрагментів становила від 101,0 (сорт Балатон) до 116,0 (сорт Зелений гай), для другої групи – від 88,0 (сорти Каланча, Почайна) до 103,0 (сорт Полянка), при цьому знову всі відмінності попередньої концентрації у всіх сортів дотримуються у більший бік ($F = 27,87$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$). Відмінності за

сортами та групами починаються з переходом до останньої концентрації АН 0,1%. Так, у першій групі кількість фрагментів становить від 75,0 (сорт Нива одеська) до 91,0 (сорт Зелений гай), у другій групі – від 94,0 (сорти Каланча, Почайна) до 110,0 (сорт Боровиця) ($F = 7,11$; $F_{0,05} = 2,08$; $P = 0,01$).

Як видно, у випадку першої групи абсолютна кількість фрагментів досить різко зменшується, у другої групи збільшується, але далеко не так значно і з варіаціями за сортами. На відміну від загальної частоти немає різниці за кількістю фрагментів за третьої та четвертої концентрацій уже у двох сортів: Золото України ($F = 2,09$; $F_{0,05} = 2.48$; $P = 0,07$) та Нива одеська ($F = 1,99$; $F_{0,05} = 2.48$; $P = 0,07$), у решти сортів цей показник достовірно знижується. Для другої групи немає достовірних відмінностей у сорту Каланча ($F = 2,26$; $F_{0,05} = 2.48$; $P = 0,06$) та Полянка ($F = 2,32$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,06$), кількість фрагментів при цьому залишається на тому самому рівні.

Якщо ж проаналізувати частку від загальної кількості аберацій, то для всіх сортів першої групи характерне певне її зниження, крім сорту Балатон, у якого знову відбувається досить різке збільшення за максимальної концентрації. Для другої групи маємо таку саму тенденцію, крім схожої з попередньою поведінкою у сорту Боровиця. Для показника індукції фрагментів дія фактора генотип була достовірною ($F = 18,19$; $F_{0,05} = 2,35$; $P < 0,01$), проте збільшення концентрації значно впливало на зміну загальної кількості фрагментів ($F = 321,01$; $F_{0,05} = 2,71$; $P < 0,01$). Взаємодія генотипу і мутагену і тут була дуже значною ($F = 25,54$; $F_{0,05} = 1,87$; $P < 0,01$). При цьому знову виділилися сорти другої групи, проте на одному рівні були вже три з них, значно слабше цей ефект виявився в сорту Каланча.

Що стосується хроматидних і хромосомних мостів у всіх генотипів у контролі характерна незначна їх кількість, проте вони знову присутні в обов'язковому порядку. Знову концентрація АН 0,01% призводить до різкого та достовірного ($F = 15,92$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$) збільшення їх кількості у всіх сортів: у першої групи від 26,0 (сорт Балатон) до 32,0 (сорт Зелений гай), для другої групи – від 28,0 (сорт Полянка) до 39,0 (сорт Боровиця). Це досить значні кількості, але на порядок менше, ніж фрагментів, також бачимо, що знову задіяні

переважно ті самі генотипи. Межі варіативності груп, хоча й перетинаються, але все ж таки різні.

За дії другої концентрації АН 0,025 % кількість фрагментів варіювала в першої групи від 33,0 (сорт Нива одеська) до 56,0 (сорт Балатон), для другої групи – від 34,0 (сорт Почайна) до 46,0 (сорт Балатон). Відмінність з попередньою концентрацією є статистично достовірною у всіх випадках, крім сорту Нива одеська (F = 2,11; $F_{0,05}$ = 2,48; P = 0,06) для першої групи; у другій групі, навпаки, відмінність достовірна тільки для одного сорту Полянка (F = 3,87; $F_{0,05}$ = 2,48;P = 0,03). Групи мали подібні межі мінливості ознаки, але вже помітно, що для цього мутагенного впливу взаємодія з генотипом менш характерна.

Щодо третьої концентрації АН 0,05%, то в першій групі показник змінювався від 58,0 (сорт Нива одеська) до 85,0 (сорт Балатон), для другої групи – від 53,0 (сорт Каланча) до 69,0 (сорт Боровиця). Різниці між групами стає все меншою, більше виокремлюється сорт Балатон (F = 4,14 $F_{0,05}$ = 2,48; P = 0,02), при цьому знову всі відмінності від попередньої концентрації у всіх сортів дотримуються у більшу сторону для першої групи порівняно з попередньою концентрацією, для другої групи аналогічно (F = 11,12; $F_{0,05}$ = 2,48;P < 0,01). Відмінності за сортами та групами знову починають ідентифікуватися за переходу до останньої концентрації АН 0,1%, де в першій групі кількість фрагментів варіює від 56,0 (сорт Золото України) до 65,0 (сорт Балатон), у другій групі – від 58,0 (сорт Каланча) до 71,0 (сорт Боровиця).

Як видно, у випадку першої групи абсолютна кількість мостів також досить різко знижується, у другій групі залишається приблизно на тому самому рівні з деякою варіацією за генотипами. У цьому випадку в першої групи для сорту Балатон кількість мостів відрізняється від попередньої концентрації, але тримається на рівні другої; для сорту Зелений гай відрізняється, але суттєво знижується; для сорту Золото України маємо проміжне значення між другою та третьою концентрацією; для сорту Нива одеська незначно підвищується, на рівні попередньої. Що стосується другої групи – тільки в сорту Почайна (F = 5,56; $F_{0,05}$

= 2,48; P = 0,01) відмінності достовірні відносно попередньої концентрації, у трьох інших ознака залишається на тому самому рівні (F = 2,41; $F_{0,05}$ = 2,48; P = 0,06). Таким чином, у випадку мостів ситуація суттєво складніша й суперечливіша, у деяких випадках відмінностей зовсім немає.

Що стосується відсоткової частини від загальної кількості аберацій, то для всіх сортів першої групи характерне деяке її зниження, з подальшим збільшенням за третьої-четвертої концентрації. Це досить типова реакція для хімічного супермутагену, коли сайтспецифічність знижується за високих концентрацій. Для другої групи ця тенденція виражена ще більше. Для показника індукції мостів дія фактора генотип не була достовірною (F = 1,99; $F_{0,05}$ = 2,35; P = 0,06), збільшення концентрації значно впливало на зміну загальної кількості цього типу перебудов (F = 204,13; $F_{0,05}$ = 2,71 ;P < 0,01), взаємодія генотипу і мутагену все ж таки була значущою (F = 13,72; $F_{0,05}$ = 3,87; P < 0,01). При цьому всі сорти були приблизно на одному рівні, навіть відмінності на рівні груп важко назвати значними, дещо виділився хіба що сорт Боровиця.

Що стосується співвідношення між кількістю фрагментів і мостів, воно за всіх концентрацій було приблизно однаковим, на користь фрагментів, що характерно для хімічного мутагенезу. За динамікою для всіх сортів, крім одного, воно спочатку трохи підвищувалося (збільшення частки фрагментів), потім знову знижувалося, що теж свідчить про сайт-специфічність мінливості, проте в сорту Балатон воно змінювалося від концентрації до концентрації незначно, що може свідчити про меншу сприйнятливість цього генотипу до дії азиду натрію.

Щодо рідкісних типів хромосомних аберацій, то вони в контролі трапляються не завжди (відсутні для двох сортів) і роль їх суттєво зростає за високих концентрацій. Для всіх сортів концентрація АН 0,01% призводить до різкого та достовірного підвищення їх кількості (F = 5,71; $F_{0,05}$ = 2,48; P = 0,01) – у першій групі від 8,0 (сорт Нива одеська) до 13,0 (сорт Балатон), для другої групи – від 10,0 (сорт Полянка) до 13,0 (сорт Каланча). Це досить істотна кількість, але на порядок менше, ніж мостів. Також бачимо, що знову задіяні

переважно ті самі генотипи й межі варіативності груп повністю перетинаються, явно відсутній ефект генотипу.

За дії другої концентрації АН 0,025 % кількість рідкісних перебудов варіювала в першої групи від 17,0 (сорти Зелений гай, Золото України) до 19,0 (сорт Балатон), для другої групи – від 16,0 (сорт Полянка) до 33,0 (сорт Каланча) і різниця з попередньою концентрацією статистично достовірна у всіх випадках ($F = 12,33$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$). Межі варіювання істотно вужчі у другої групи, але загалом відмінностей знову небагато.

Що стосується третьої концентрації АН 0,05 %, то у першої групи кількість аберацій варіювала від 29,0 (сорт Балатон) до 35,0 (сорт Нива одеська), для другої групи – від 33,0 (сорт Полянка) до 47,0 (сорт Каланча), відмінності між групами незначні. Знову всі відмінності від попередньої концентрації у всіх сортів дотримуються в більший бік порівняно з попередньою концентрацією ($F = 24,17$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$).

Різниці за сортами знову спостерігаються з переходом до останньої концентрації АН 0,1 %, де у першої групи кількість інших типів перебудов становить від 22,0 (сорт Балатон) до 29,0 (сорт Золото України), у другої групи – від 34,0 (сорт Полянка) до 48,0 (сорт Боровиця). При цьому відмінності між групами знову стають достовірними ($F = 3,43$; $F_{0,05} = 2,17$; $P = 0,04$), також спостерігається відсутність статистичних достовірних відмінностей за індукцією цього типу аберацій між третьою і першою концентраціями у всіх сортів першої групи і в сортів Боровиця та Почайна другої групи ($F = 2,44$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,06$).

Що стосується відсоткової частини від загальної кількості аберацій, то для всіх сортів першої групи характерне поступово зростання частки рідкісних аберацій, з подальшою стабілізацією або деяким зменшенням за третьої-четвертої концентрації. Це також типова реакція для хімічного супермутагену, що свідчить про досягнення критичних концентрацій. Для показника індукції рідкісних типів аберацій дія фактора генотип не була достовірною ($F = 1,51$; $F_{0,05} = 2,35$; $P = 0,08$), проте збільшення концентрації значно впливало на зміну загальної кількості цього типу перебудов ($F = 345,13$; $F_{0,05} = 2,48$;$P < 0,01$),

взаємодія генотипу й мутагену вперше не була значущою (F = 1.19; F0,05 = 3.87; P = 0.09). При цьому всі сорти були приблизно на одному рівні, навіть відмінності на рівні груп не були значними. Дещо виділився хіба що сорт Нива одеська, для якого індивідуально більш характерний цей тип змін.

Наявність клітин із комплексними хромосомними аберраціями нехарактерна для контролю: зафіксовано лише один випадок у сорту Нива одеська. Уже з першою концентрацією АН 0,01% картина радикально змінюється як у першої групи – від 10,0 випадків (сорт Золото України) до 13,0 (решта три сорти), так і для другої групи – від 10,0 (сорт Почайна) до 14,0 (сорт Каланча). Це досить істотна кількість перебудов, відмінності з контролем завжди достовірні, але приблизно як для частоти рідкісних типів аберацій (F = 17,11; $F_{0,05}$ = 2,48; P < 0,01). При цьому помітно, що відмінностей між групами абсолютно немає, як і суттєвої варіації щодо генотипів.

За дії другої концентрації АН 0,025% кількість клітин з комплексними аберраціями варіювала в першої групи від 21,0 (сорт Зелений гай) до 34,0 (сорт Балатон), для другої групи – від 20,0 (сорт Полянка) до 28,0 (сорт Каланча), відмінність з попередньою концентрацією статистично достовірна у всіх випадках (F = 15,94; $F_{0,05}$ = 2,48; P < 0,01), суттєвих відмінностей між групами немає.

Щодо третьої концентрації АН 0,05 %, то в першій групі кількість таких клітин змінювалася від 44,0 (сорт Зелений гай) до 55,0 (сорт Золото України), для другої групи – від 45,0 (сорт Каланча) до 60,0 (сорт Боровиця). Різниці між групами немає, як і відмінностей за сортами. Усі значення статистично достовірно відрізняються від дії попередньої концентрації (F = 11,33; $F_{0,05}$ = 2,48; P < 0,01).

Деяка мінливість настає за дії останньої концентрації АН 0,1%: у першої групи кількість клітин з комплексними перебудовами варіює від 38,0 (сорт Зелений гай) до 50,0 (сорт Золото України), у другої групи – від 54,0 (сорт Каланча) до 65,0 (сорт Боровиця, Почайна). Відсутня статистично достовірна різниця з дією попередньої концентрації для більшості сортів (F = 2,13; $F_{0,05}$ =

2,48; P = 0,07), фактично у проміжку третього – четвертого варіантів спостерігається плато за дії екогенетичного чинника, що свідчить про досягнення критичних значень у дії речовини, крім сортів другої групи Каланча та Полянка, для яких цей показник статистично достовірно зріс ($F = 5,98$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,01$).

Що стосується відсоткової частки від загальної кількості аберацій, то у всіх сортів першої групи характерне спочатку зростання частки кількості таких клітин, потім, за досягнення третьої концентрації, показник досягає максимуму, і йде на спад за останньої концентрації. Для другої групи тенденція інша: показник хоч і набагато слабший, але зростає від третьої концентрації до четвертої. Для показника кількості клітин з комплексними аберраціями дія фактора генотип не була достовірною ($F = 1,55$; $F_{0,05} = 2,35$; $P = 0,09$), проте збільшення концентрації значно впливало на зміну загальної кількості цього типу клітин ($F = 392,7$; $F_{0,05} = 4.67$; $P < 0,01$). Взаємодія генотипу і мутагену була значущою ($F = 19,31$; $F_{0,05} = 1,87$; $P < 0,01$). При цьому всі сорти були приблизно на одному рівні, навіть відмінності на рівні груп складно назвати значними, дещо виокремлювалися сорти Боровиця та Почайна.

Комплексний факторний аналіз за окремими параметрами показав (табл. 4.14), що значущими для поступового зростання кількості екогенетичного чинника були всі параметри цитогенетичної активності, крім кількості мостів (що є характерним для дії хімічних мутагенів), генотип же вплинув на зміни в загальній частоті перебудов, кількості фрагментів, кількості інших аберацій (мікроядра, відстаючі хромосоми).

Також можна відзначити (рис. 4.7, табл. 4.15), що загалом контрастними за дією були концентрації АН 0,01 %, 0,025 %. Також значущою була відмінність між ними та останніми двома концентраціями 0,05 % та 0,1 %. Однак третя і четверта явно подаються змішаною групою, таким чином виникає питання в доцільності застосування цих обох концентрацій. Втім, очевидно, це виправдано для деякої частини генотипів, враховуючи попередній факторний аналіз, орієнтовно до чверті від загального числа.

Таблиця 4.16

Результати факторного аналізу цитогенетичної мінливості

Параметр	Концентрація	Сорт
Загальна частота	0,995677*	0,645557*
Фрагменти	0,965430*	0,340563
Мости	0,504545	0,478954
Інші аберації	-0.823343*	0,712195*
Комплексні	0,967009*	0,645153*
Варіативність пояснена	3,668519	1,456532
Варіативність не пояснена	0,834135	0,911730

Примітка: * - статистично достовірно за $P < 0,05$

Класифікація сукупності об'єктів за впливом як різних концентрацій мутагену, так і залежно від приналежності до того чи іншого сорту показала в цілому вкрай задовільні результати (табл. 4.16). Фактично помилка навіть за третьої-четвертої концентрацій незначна і цією кількістю об'єктів (не більше однієї восьмої) можна знехтувати. Дається взнаки вплив перших трьох досліджених параметрів. У випадку із сортом (генотипом) навіть у найнесприятливішому варіанті сорту Балатон більше половини об'єктів виявляється в потрібній сукупності, хоча, загалом, використання для мутагенезу в його випадку азиду натрію є малоперспективним. У середньому не менше 75 % об'єктів було чітко класифіковано, що підтверджує істотну роздільну здатність обраних для дослідження параметрів.

Таблиця 4.17

Результати дискримінантного аналізу цитогенетичної мінливотсі

Параметр	Генотип			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (7,85)	p	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (3,89)	p
Загальна частота	0,022	12,44	0,01	0,024	16,92	0,01
Фрагменти	0,020	9,14	0,02	0,021	14,51	0,01
Мости	0,003	3,12	0,09	0,014	5,33	0,03
Інші аберації	0,002	3,01	0,09	0,018	9,12	0,01
Комплексні аберації?	0,002	2,97	0,09	0,019	10,38	0,01

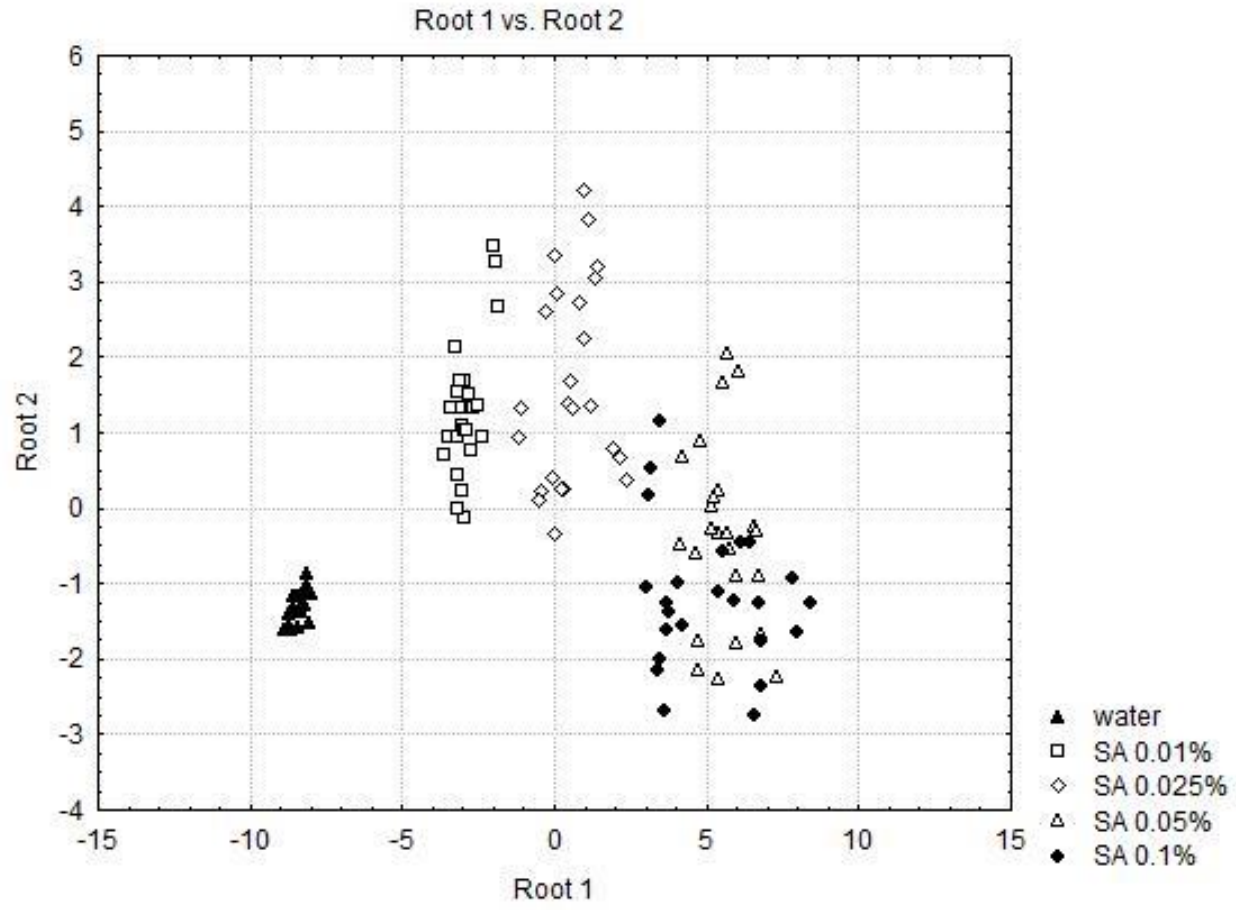


Рис 4.7. Класифікація у факторному просторі цитогенетичної мінливості

Можна сказати, що описана модель у плані внесених до неї ознак і обліку компоненти в загальній мінливості окремих факторів показала повну можливість спрогнозувати подальшу ефективність застосування азиду натрію як генетично-активної речовини щодо одержання високого рівня мінливості. Особливо це актуально для сортів Боровиця і Полянка, трохи менше для інших сортів другої групи. Сорти першої групи, особливо Балатон і Нива одеська, менш придатні для такого типу впливу, але загалом значний вихід мутантних форм цілком лежить у межах довірчого інтервалу. До того ж ця речовина явно демонструє дуже високі показники потенційної генетичної мінливості.

Виділення ключових компонентів цитогенетичної змінності дасть змогу в майбутньому суттєво спростити підбір необхідних доз і концентрацій мутагенного чинника. При цьому орієнтуються насамперед на такі моменти, як досягнення тими чи іншими значеннями відповідних лімітів з максимізацією активності або плато в активності за деякими показниками. Для хімічних супермутагенів такими варіантами неодноразово вважалися ознаки індукції

фрагментів і подвійних фрагментів у спектрі хромосомних аберацій, загальна частота перебудов.

Таблиця 4.18

Класифікаційна можливість факторного простору

Тип	Варіант	Ймовірність, %
Об’єкти в моделі за концентраціями, %	Вода	100
	АН 0,01%	93,8
	АН 0,025%	93,8
	АН 0,05%	87,5
	АН 0,1%	87,5
	Всього	92,5
Об’єкти в моделі за генотипами, %	Балатон	52,5
	Боровиця	87,5
	Зелений гай	75,0
	Золото України	75,0
	Каланча	82,5
	Нива одеська	62,5
	Полянка	87,5
	Почайна	82,5
	Всього	75,6

Таким чином, для оптимізації виходу перспективних цінних форм варто було б використовувати із цим екогенетичним фактором насамперед два сорти: Боровиця та Полянка. При цьому використання задіяних концентрацій загалом явно буде ефективним. Хоча, якщо пов'язати дані про мутаційну мінливість, варто очікувати, що більш успішним з позиції високого біорізноманіття є застосування діапазону третьої-четвертої концентрацій. З позиції оптимізації процесу отримання господарсько-цінних форм привабливим є інтервал другої-третьої концентрацій, де до того ж рівень генотипмутагенної взаємодії наростає. За більш високих концентрацій він приходить на свого роду пологе плато і в цьому варіанті більш ймовірна поява комплексних змін з додатковими негативними особливостями і великих, різких мутацій, які цікаві хіба що з позиції механізмів генетичного контролю або як вихідний матеріал для відбору.

4.6. Цитогенетична активність ДМС як параметр мутаційної мінливості пшениці озимої

Використанню мутагенних чинників генетичного поліпшення культурних рослин повинен передувати ретельний моніторинг їх мінливісної активності та ушкоджувальної здатності [68, 70]. Моніторинг цитогенетичної активності дає змогу не лише встановити потенційну активність хімічної речовини як мутагену, але й за характером утворених аберацій та їх співвідношенням зробити висновки щодо можливої генотипмутагенної взаємодії та придатності окремих чинників для дії на деякі генотипи [71]. Особливе значення це має для хімічного мутагенезу, ураховуючи суттєву сайт-специфічну особливість дії хімічних речовин (особливо з механізмом дії через структурну відповідність до певних ділянок ДНК) [73, 78]. Це дає можливість лише за рахунок використання особливостей будови ДНК вихідних форм, по-перше, у перспективі підсилити мутаційну мінливість або знизити можливі депресійні наслідки за використання дуже чутливих до цього чинника форм (особливо на межі напів- та сублетальності окремих показників), по-друге, прогнозувати рівень мінливості отриманого матеріалу [64, 66, 67]. Як відомо, чутливість до мутагенів зумовлена генетично, і, якщо щодо фізичних чинників, зокрема гамма-променів, відомо два основні генетично зумовлені механізми стійкості, то до хімічних агентів прогнозується суттєво більша їхня кількість [185, 190].

Першим параметром, на які варто звернути увагу під час аналізу цитогенетичної активності мутагену, є загальна частота хромосомних перебудов. Так, аналізуючи дані таблиці 4.19, загальна частота хромосомних аберацій загалом залежала від зміни концентрації згідно з даними факторного аналізу ($F = 46{,}17$; $F_{0,05} = 3{,}07$; $P < 0{,}01$) та, особливо, від генотипу вихідного матеріалу ($F = 112{,}47$; $F_{0,05} = 2.48$; $P < 0{,}01$), чим дія цього мутагену суттєво відрізнялася від раніше дослідженої генетичної активності інших, менш шкодочинних.

Загальна частота в цілому варіювали в контролі від 0,6 % у сорту Полянка до 1,00 % у сорту Балатон; від 13,47 % (сорт Нива одеська) до 17,78 % у сорту Балатон за дії концентрації ДМС 0,0125 %; за дії ДМС 0,025 % – від 14,18 % у

сорту Каланча до 20,26 % у сорту Балатон; від 12,99 % у сорту Нива одеська до 23,91 % у сорту Балатон за збільшенням концентрації ДМС до 0,05 %.

Таблиця 4.19

Частота хромосомних аберацій за поділу клітин за дії ДМС (x ± SD, n = 500-1000)

Сорт	Варіант	Мітозів, шт.	Хромосомних аберацій	
			шт.	%
Балатон	Вода	1002	9	$0,90 \pm 0,11^{a}$
Балатон	ДМС 0,0125%	1007	179	$17,78 \pm 0,51^{b}$
Балатон	ДМС 0,025%	923	187	$20,26 \pm 0,48^{c}$
Балатон	ДМС 0,05%	640	153	$23,91 \pm 0,37^{d}$
Зелений гай	Вода	1008	8	$0,79 \pm 0,12^{a}$
Зелений гай	ДМС 0,0125%	1001	175	$17,48 \pm 0,39^{b}$
Зелений гай	ДМС 0,025%	910	161	$17,69 \pm 0,50^{b}$
Зелений гай	ДМС 0,05%	610	123	$20,16 \pm 0,69^{c}$
Золото України	Вода	1001	8	$0,80 \pm 0,21^{a}$
Золото України	ДМС 0,0125%	1008	174	$17,26 \pm 0,39^{b}$
Золото України	ДМС 0,025%	890	150	$16,85 \pm 0,37^{b}$
Золото України	ДМС 0,05%	610	117	$19,18 \pm 0,43^{c}$
Нива одеська	Вода	1009	9	$0,89 \pm 0,19^{a}$
Нива одеська	ДМС 0,0125%	1010	136	$13,47 \pm 0,40^{b}$
Нива одеська	ДМС 0,025%	889	130	$14,62 \pm 0,28^{c}$
Нива одеська	ДМС 0,05%	670	87	$12,99 \pm 0,47^{b}$
Боровиця	Вода	1001	7	$0,70 \pm 0,20^{a}$
Боровиця	ДМС 0,0125%	1009	157	$15,56 \pm 0,32^{b}$
Боровиця	ДМС 0,025%	930	148	$15,91 \pm 0,33^{b}$
Боровиця	ДМС 0,05%	578	106	$18,34 \pm 0,41^{c}$
Каланча	Вода	1000	10	$1,00 \pm 0,15^{a}$
Каланча	ДМС 0,0125%	1003	139	$13,86 \pm 0,34^{b}$
Каланча	ДМС 0,025%	924	131	$14,18 \pm 0,39^{b}$
Каланча	ДМС 0,05%	619	97	$15,67 \pm 0,41^{c}$
Полянка	Вода	1007	6	$0,60 \pm 0,26^{a}$
Полянка	ДМС 0,0125%	1005	148	$14,73 \pm 0,36^{b}$
Полянка	ДМС 0,025%	917	145	$15,81 \pm 0,39^{c}$
Полянка	ДМС 0,05%	734	129	$17,57 \pm 0,51^{d}$
Почайна	Вода	1005	8	$0,80 \pm 0,06^{a}$
Почайна	ДМС 0,0125%	1002	139	$13,87 \pm 0,35^{b}$
Почайна	ДМС 0,025%	901	152	$16,87 \pm 0,33^{c}$
Почайна	ДМС 0,05%	712	118	$16,57 \pm 0,37^{c}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

На відміну від попередньо досліджених мутагенів відмічається специфічність динаміки зміни частоти в різних генотипів. Так, частота поступово зростає у сортів Балатон, Полянка, залишається на одному рівні, а потім збільшується у сортів Зелений гай, Золото України, Боровиця, Каланча (тобто це найбільш властива реакція). Частота спочатку збільшується, а потім зменшується у сорту Нива одеська; збільшується, а потім залишається на тому самому рівні у сорту Почайна.

Тест Тьюкі за попарного порівняння показав, що значуще відрізнялися від інших сорти Балатон ($F = 11,09$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$), Нива одеська ($F = 8,34$; $F_{0,05} = 2.48$; $P < 0,01$), Почайна ($F = 4,53$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$)

Таким чином, щодо різниці за реакцією між генотипами, то за попарного порівняння встановили таке: сорти Зелений гай, Золото України, Боровиця, Каланча, Полянка становлять більш-менш гомогенну групу, від них та поміж собою відрізняються сорти Балатон, Нива одеська, Почайна. Якщо подивитися на такий показник, як кількість досліджуваних клітин, то можна встановити, що лише концентрація ДМС 0,0125 % дозволила дослідити відповідну кількість клітин. Уже за концентрації ДМС 0,025% відбулася достатньо висока елімінація генетичного апарату клітин, щоб не вдалося набрати таку їх кількість (різниця між генотипами незначна), а концентрація ДМС 0,025 % призвела до високої загибелі клітин у відповідних фазах, особливо для сортів Балатон, Зелений гай, Золото України, Боровиця, Каланча.

Більш витривалими були сорти Нива одеська, Полянка, Почайна ($F = 8.90$; $F_{0,05} = 4,10$; $P < 0,01$) – але в них більш характерне плато у дії мутагену за високих концентрацій (крім сорту Полянка). Тобто, не можна пояснити загальний спад частоти у високих концентраціях лише загибеллю клітин, механізм вочевидь більш складний та включає заборону на перебудову окремих ділянок по досягненні певної межи в аберраціях. Але, можна відзначити, що в цілому пік генетичної активності повинен розташовуватися між другою та третьою концентраціями.

Окремі показники спектру хромосомних аберацій наведені відповідно до рівня депресії на рівні організму в цілому в додатках В.2 (більш висока депресія) та В.3 (більш стійкі).

У ході аналізу за окремими типами перебудов можна побачити, що згідно з даними факторного аналізу для частоти фрагментів характерна висока залежність від концентрації ($F = 34,33$; $F_{0,05} = 3,07$; $P < 0,01$) та меншою мірою від генотипу вихідного матеріалу ($F = 29,90$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$). Загалом, кількість фрагментів варіювала у ДМС 0,0125 % від 79 у сорту Нива одеська у першої групи та 73 у сортів Почайна та Каланча (друга група) до 109 у сорту Зелений гай та 85 у сорту Полянка. За дії ДМС 0,025 % – від 74 у сорту Нива одеська у першої групи, 70 у сорту Каланча до 97 у сорту Зелений гай (перша група), 87 Полянка (друга група). За дії ДМС 0,05 % – від 55 у сорту Нива одеська до 75 у сортів Балатон та Зелений гай (перша група), від 54 у сорту Каланча до 76 у сорту Полянка (друга група).

Як бачимо, у першої групи абсолютна кількість вища, а відносна вага у спектрі нижча в другої групи, крім сорту Полянка, тобто дія мутагену менш виражена. Водночас у сортів Балатон, Нива одеська, Боровиця, Полянка, Почайна ($F = 3,11$; $F_{0,05} = 4,0$; $P = 0,07$) немає статистично достовірної різниці між дією першої та другої концентрацій, у той час як у сортів Зелений гай, Золото України та Каланча ($F = 11,25$; $F_{0,05} = 4,44$; $P < 0,01$) різниця при кожній концентрації достовірна. Завжди достовірно в рамках сорту змінюється кількість фрагментів між контролем та першою концентрацією, другою та третьою концентраціями. Необхідно зауважити, що в цілому частина цього типу хромосомних аберацій варіює на рівні 50 – 60 % від загальної кількості у спектрі. За мінливістю можна виокремити такі групи – у сорту Балатон ($F = 4,45$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0.01$) частка загалом знижується, у всіх інших сортів перебуває на одному й тому самому рівні, без суттєвих варіацій.

Щодо частоти мостів, то характерна залежність від концентрації ($F = 5,09$; $F_{0,05} = 3.07$; $P = 0,02$), сильнішою була залежність від генотипу вихідного матеріалу ($F = 9,34$; $F_{0.05} = 2.48$; $P < 0,01$). Загалом, кількість мостів варіювала у

ДМС 0,0125 % від 35 у сорту Нива одеська у першої групи та 34 у сорту Каланча (друга група) до 61 у сорту Балатон та 47 у сорту Боровиця. За дії ДМС 0,025 % від 33 у сорту Нива одеська у першої групи, 30 у сорту Боровиця до 64 у сорту Балатон (перша група), 44 сорт Боровиця (друга група). За дії ДМС 0,05% – від 20 у сорту Нива одеська до 62 у сорту Балатон (перша група), від 23 у сорту Каланча до 37 у сорту Почайна (друга група).

Знов у першої групи абсолютна кількість вища, також відносна вага у спектрі приблизно рівна для обох груп, але більше залежить від окремого сорту, хоча встановити закономірності неможливо. Мінливість за концентраціями суттєво нижча. Так, у сортів Балатон та Почайна ($F = 2,46$; $F_{0,05} = 4,40$; $P = 0,09$) немає статистично достовірної різниці між дією окремих концентрацій, у той час як для інших сортів відсутня різниця між першою та другою концентрацією ($F = 1,34$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,08$), спостерігається лише між контролем та першою та третьою і всіма іншими. Загалом частина даного типу хромосомних аберацій варіює на рівні 20 – 40 % від загальної кількості у спектрі. За мінливість можна виокремити такі тенденції: у сорту Балатон частка в цілому зростає, у сорту Полянка знижується, у всіх інших сортів перебуває на одному й тому ж рівні, без суттєвих варіацій.

Щодо інтегративного показника відношення мостів до фрагментів, то в усіх випадках при дії мутагену він перевищував 1, що характерно для дії якраз хімічних мутагенів. Найменше це виражено в сорту Балатон, значна перевага фрагментів у сортів Зелений гай, Нива одеська, Каланча, Полянка.

За наявності рідкісних аберацій, то їхня кількість залежить від концентрації ($F=3,91$; $F_{0,05}=3,07$; $P=0,04$), але не залежить від генотипу вихідного матеріалу ($F=2,40$; $F_{0,05} =2,48$; $P=0,06$). Загалом, кількість мікроядер та відстаючих хромосом варіювала у ДМС 0,0125 % від 19 у сорту Зелений гай у першої групи (та 20 у сорту Полянка (друга група)) до 22 у сортів Балатон, Золото України, Нива одеська та 32 у сорту Каланча. За дії ДМС 0,025% – від 18 у сорту Зелений гай у першої групи, 17 у сорту Полянка до 23 у сорту Нива одеська (перша група), 32 у сорту Почайна (друга група). За дії ДМС 0,05% – від 14 у

трьох сортів до 16 у сорту Балатон (перша група), варіативності фактично немає, від 19 у сорту Боровиця до 22 у сорту Полянка (друга група). Загалом кількість дуже поступається іншим типам аберацій.

Мінливість за концентраціями ще нижча, ніж у мостів. Так, у сортів Зелений гай та Полянка ($F = 2,99$; $F_{0,05} = 4,40$; $P = 0,08$) немає статистично достовірної різниці між дією окремих концентрацій, у той час як для інших сортів відсутня різниця між першою та другою концентрацією ($F = 2,55$; $F_{0,05} = 3,01$; $P = 0,07$), лише між контролем та першою та третьою і всіма іншими із суттєвим зниженням кількості за дії найвищої концентрації (крім сорту Почайна, що виділився вищою кількістю за дії другої концентрації).

Загалом частина цього типу хромосомних аберацій варіює на рівні 10 – 25 % від загальної кількості у спектрі. За мінливістю можна виокремити такі групи: у першої групи та сортів Боровиця, Каланча приблизно на одному й тому самому рівні, у сорту Полянка знижується за другої концентрації та знову зростає до того ж рівня у третьої, щодо сорту Почайна – зростає до другої концентрації з наступним зниженням до того самого рівня.

Щодо наявності клітин з комплексними аберраціями (дві та більші перебудови), то їх кількість залежить від концентрації ($F = 5,99$; $F_{0,05} = 3,07$; $P = 0,03$), але не залежить від генотипу вихідного матеріалу ($F = 2,12$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,07$) згідно з факторним аналізом. У процесі підрахунку кількість клітин з комплексними хромосомними перебудовами змінювалася за дії ДМС 0,0125 % від 26 у сорту Зелений гай у першої групи та 23 у сорту Полянка (друга група) до 32 у сортів Балатон, Нива одеська та 29 у сорту Каланча. За дії ДМС 0,025% – від 23 у сорту Зелений гай у першої групи, 22 у сорту Полянка до 30 у сорту Балатон (перша група), 28 у сортів Полянка, Почайна (друга група). За дії ДМС 0,05 % – від 16 у сорту Зелений гай до 22 у сорту Балатон (перша група), від 19 у сорту Каланча до 31 у сорту Полянка (друга група). Загалом кількість таких клітин порівняно з іншими мутагенами доволі висока, але впливає летальна дії високих концентрацій.

У цьому випадку у другої групи абсолютна кількість вища за вищої концентрації, що пов’язано з підвищеною елімінацією клітин у першій групі. Частка у спектрі була більшою у другої групи (з урахуванням знов нижчої у сорту Полянка з другої групи та більш високої у сорту Нива одеська), за цим параметром висока генотипмутагенна взаємодія у вигляді реакції сорту як суб’єкта мутагенної дії. Мінливість за концентраціями доволі висока, але нижча ніж у попередніх параметрів. Так, лише у сорту Почайна дія другої концентрації частково відрізняється, у той час як у інших сортів відсутня різниця між першою та другою концентраціями ($F = 2,01$; $F_{0,05} = 3,40$; $P = 0,09$), є статистично достовірна різниця лише між контролем та першою-другою концентраціями, між першою-другою концентраціями та третьою, найвищою концентрацією. Загалом частина цього типу хромосомних аберацій варіює на рівні 10 – 25 % від загальної кількості у спектрі. За мінливістю за попарного порівняння виділилися такі сорти, як Полянка (кількість клітин з множинними аберраціями зростає у третій концентрації) ($F = 9,46$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$) та Почайна (показник не відтворює ніяк підвищення концентрації) ($F = 4,00$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,03$), що свідчить про відсутність порогових за значущістю о життєздатності концентрацій. Для всіх інших сорті характерне приблизно однакове значення за першої-другої концентрацій та різкий спад за третьої.

Аналіз з факторного навантаження окремих ознак цитогенетичної мінливості (таблиця 4.20) показав, що для генотипу достовірно мінливими були такі параметри, як загальна частота, фрагменти, мости, рідкісні типи аберацій, наявність клітин з множинними перебудовами, хоча деякі й були на грані недостовірності.

Тобто концентрація як фактор була більш значуща, оскільки у випадку генотипа значущими не були два показники наявність інших типів перебудов та комплексні перебудови, що вказує на становлений факт достовірності відхилень у реакції лише у двох сортів Полянка та Почайна (в одному випадку дещо Зелений гай).

Таблиця 4.20

Результати факторного аналізу цитогенетичної мінливості

Параметр	Концентрація	Генотип
Загальна частота	0,817*	-0,934*
Фрагменти	0,816*	0,844*
Мости	0,790*	-0,749*
Інші аберації	-0,678*	0,436
Комплексні аберації?	0,717*	0,501
Варіативність пояснена	2,983	2,114
Варіативність не пояснена	0,990	1,095

Примітка: * - статистично достовірно при $P < 0,05$

Виконаний дискримінантний аналіз (табл. 4.21, рис. 4.8) загалом підтвердив отримані дані, дещо конкретизувавши отриману картину. Від генотипу залежали загальна частота, кількість фрагментів, мостів. Необхідно зауважити, що для хімічних мутагенів, особливо більш слабких, кількість мостів входить до моделі не завжди. Усі параметри змінювалися зі зміною концентрації ДМС.

Таблиця 4.21

Результати дискримінантного аналізу цитогенетичної мінливості

Параметр	Генотип			Концентрація		
	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (4,14)	p	Лямбда Вілкса	$F_{критичне}$ (2,66)	p
Загальна частота	0,022	10,87	0,01	0,017	8,07	0,01
Фрагменти	0,020	11,34	0,01	0,018	9,76	0,01
Мости	0,015	8,77	0,03	0,015	4,56	0,03
Інші аберації	0,004	3,67	0,07	0,014	4,66	0,04
Комплексні аберації	0,003	3,16	0,08	0,014	4,19	0,05

У просторі класифікації канонічних функцій чітко з великою відстанню виділився контроль. Також групування показало статистично достовірну різницю у випадку вищої концентрації. Концентрації ДМС 0,0125 % та 0,025 % у факторному просторі не відрізнялися та становили одну суцільну змішану групу.

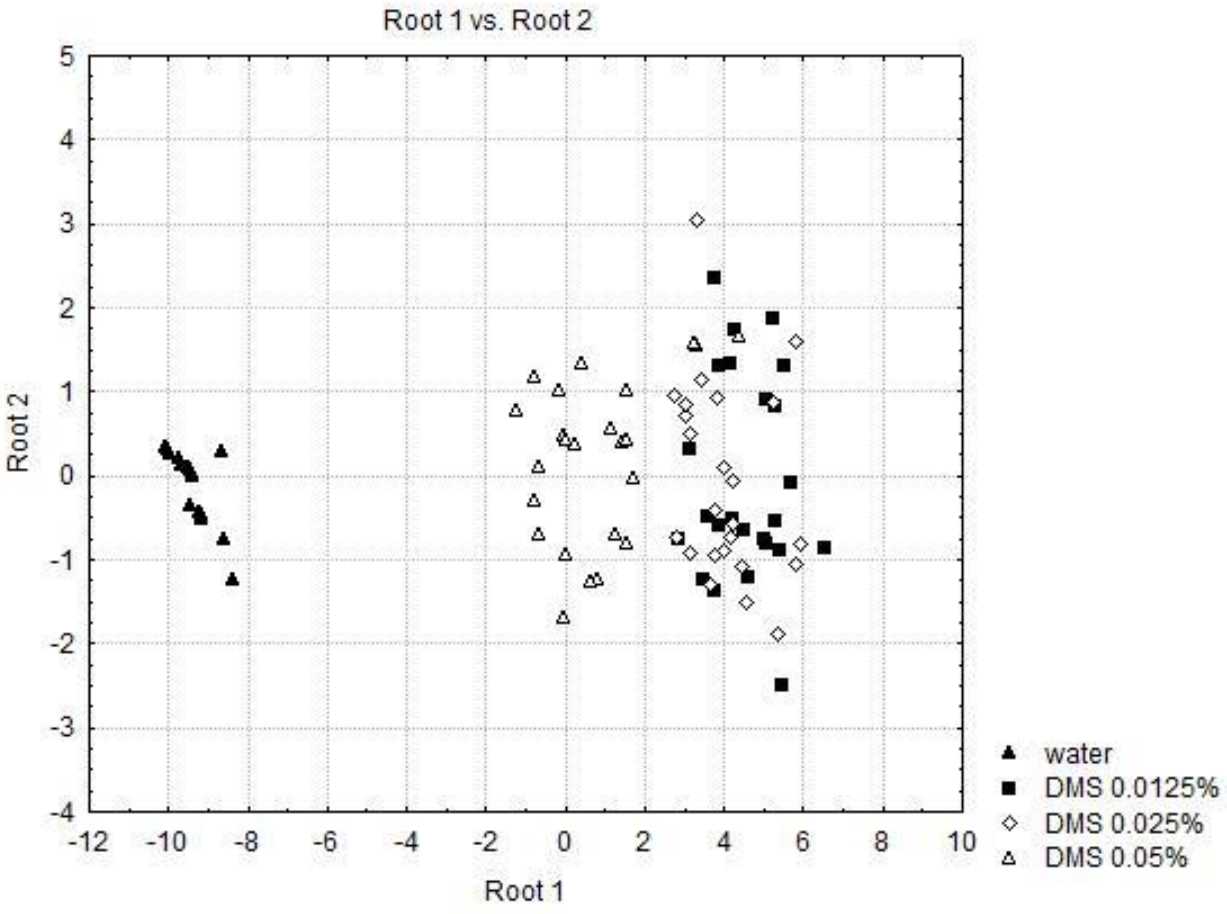


Рис. 4.8. Результати аналізу факторного простору

Сила класифікації окремих параметрів була однаковою для об’єктів як за генотипами, так і за концентраціями, що суттєво відрізняється від попередніх досліджень, де концентрації мали набагато (відсотків на 50) вищу силу при розподілі за групами (таблиця 4.22). Насамперед, це пов’язано з низькою здатністю для перших двох концентрацій, для контролю та ДМС 0,05 % вона достатньо висока.

Серед генотипів можна сподіватися на надійну класифікацію для сортів Балатон, Нива одеська, Полянка, Почайна, особливо для першого та третього. Водночас інші генотипи фактично створюють окрему групу, без достовірної різниці між собою. Тобто можна поділити досліджені сорти за ефективністю на три окремі групи: перша – Балатон та Полянка, з високою генотипмутагенною взаємодією (хоча й вона може бути різною за наслідками, але завжди з високою ідентифікаційною здатністю), друга – Нива одеська та Почайна – посередня

генотипмутагенна взаємодія (може мати різну природу), інші 4 сорти з низькою генотипмутагенною взаємодією виокремлюються в третю групу.

Таблиця 4.22

Класифікаційна здатність об’єктів, що належать до окремих концентрацій та генотипів

Тип класифікації	Варіант	Ймовірність класифікації
Об’єкти в моделі, концентрація, %	Вода	100
	ДМС 0.0125%	32,0
	ДМС 0.025%	32,0
	ДМС 0.05%	83,5
	Всього	62,0
Об’єкти в моделі, генотип, %	Балатон	92,5
	Боровиця	37,5
	Зелений гай	52,5
	Золото України	37,5
	Каланча	37,5
	Нива одеська	75,0
	Полянка	92,5
	Почайна	75,0
	Усього	62,5

Згідно з такою інтегративною ознакою летальності концентрації мутагену як кількість клітин з множинними аберраціями (з доповненням щодо загальної частоти), для більшості сортів критична концентрація може розташовуватися між ДМС 0,025 % та ДМС 0,05 % за наявності плато за дії в діапазоні ДМС 0,0125 % та ДМС 0,025 % або правіше від вищої. Ураховуючи дані, отримані під час аналізу дії інших, менш шкодочинних мутагенних чинників, можна зробити висновок, що більш обґрунтованою є перша гіпотеза. Для сортів Полянка та Балатон критична концентрація лежить далі від ДМС 0,05 %, для сорту Почайна характерне довге плато за дії всіх концентрацій.

Незважаючи на меншу значущість генотипу суб’єкта мутагенної дії (генетичних особливостей сорту) ніж впливу підвищення концентрації, необхідно зауважити, що, ураховуючи попередні дослідження, вагомість цієї складової не тільки не знижується з підвищенням активності мутагенна, а навпаки – підвищується. Це свідчить про можливу наявність окремих генетично

зумовлених механізмів стійкості до дії мутагенного чинника та зі зростанням їх значення з підвищенням сили дії мутагену, незважаючи на те, що з таким показником пов'язують також і зменшення його сайтспецифічності. Нами показана зворотна закономірність: сайтспецифічність навпаки зростає.

Незважаючи на особливості дії кожного мутагену з групи, загалом значущість таких показників, як загальна частота, кількість та співвідношення фрагментів та мостів, не знижується. Вони є основними індикаторами мутагенної активності на цитогенетичному рівні, у той час як інші показники мають більш доповнювальний характер. Вагоме значення для встановлення значущості окремих концентрацій з огляду на досягнення піку активності має показник комплексності отриманих аберацій. Зважаючи на отримані результати, більш доцільним буде використання для генетичного поліпшення концентрацій ДМС 0,0125 % та 0,025 %, крім сортів Полянка та Почайна (для першого для отримання комплексних змін можливе більш ефективне використання ДМС 0.05 %, для другого може не бути суттєвої різниці між дією окремих концентрацій).

Висновки до розділу 4

1. Загальна частота та окремі показники спектра цитогенетичної активності вихідного матеріалу збільшувалися зі зростанням концентрації всіх досліджених екогенетичних чинників із низькою ушкоджувальною здатністю. Активність чинників за цитогенетичною мінливістю приблизно можна розташувати в такому порядку: ДАБ, НЕС → НМС → ЕМС → АН → ДМС.

2. Із показників спектра генотип суб'єкта дії переважно впливав на кількість аберацій типу «мікроядро» та «відстаюча хромосома», іноді – на кількість клітин із множинними змінами; менш вираженою була його роль у варіюванні кількості фрагментів та мостів. Досліджені екогенетичні чинники за цитогенетичною активністю призводили переважно до виникнення аберацій, фрагментів та подвійних фрагментів. Співвідношення кількості фрагментів і мостів було інформативним показником впливу та мало диференціювальну здатність між окремими групами вихідного матеріалу, особливо для НМС.

Значення цього співвідношення було вищим за 1, однак із підвищенням концентрації різниця між кількістю мостів і фрагментів поступово знижувалася, а дія ставала менш сайт-специфічною.

3. Загальна частота хромосомних аберацій, кількість фрагментів та перебудов типу «мікроядро» і «відстаюча хромосома» були найбільш інформативними індикаторами мутагенного впливу в межах проведеного дослідження. Співвідношення окремих компонентів у спектрі суттєво залежало від природи агента.

4. Більша диференціація спостерігалася в менш толерантних до дії чинників сортів за наслідками на рівні рослини відповідно до проявів депресивних ефектів (перша група) – переважно Балатон, Зелений гай, Нива одеська, частково Золото України. У другої групи така мінливість мала фрагментарний характер. Суттєво нижча цитогенетична активність була характерною для сортів Боровиця, Полянка та Почайна. Більш рівномірно на цитогенетичному рівні реагували сорти Зелений гай та Каланча. Виявлені особливості були пов’язані як з ефектами на рівні мутантної популяції, так і з генотип-мутагенною взаємодією загалом.

5. Рівень генотип-мутагенної мінливості загалом знижувався зі зростанням шкодочинності доз, тоді як на клітинному рівні її прояв переважно відзначався за переходу між концентраціями. Відмінності від контролю були статистично значущими, що давало змогу ідентифікувати мутагенну дію вже за мінімальних досліджених концентрацій. За дії АН (переважно для менш толерантних сортів першої групи) та частково ДМС спостерігалося формування плато між АН 0,05 % та АН 0,1 %, ДМС 0,025 % та ДМС 0,05 % відповідно, що проявлялося у відсутності підвищення або навіть зниженні загальної частоти хромосомних аберацій. Отримані результати вказують на обмежену доцільність використання високих концентрацій АН та ДМС для індукції штучного біорізноманіття. Таким чином, порівняльний аналіз досліджених екогенетичних чинників засвідчив відмінності між ними за рівнем цитогенетичної активності, характером прояву сайт-специфічності та залежністю ефектів від генотипу і концентрації чинника.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic effects of low-damaging chemical supermutagen action on winter wheat samples. *Agrology*. 2022. Vol. 5, 4. P. 116–121.

2. Горщар В. І., Назаренко М. М. Цитогенетичні ефекти дії нітрозоетилсечовини у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник.*2023. Вип. 131. С. 56–63.

3. Горщар В. І., Назаренко М. М. Цитогенетична активність нітрозометилсечовини у пшениці озимої. Аграрні інновації. 2023. № 19. С. 134–139.

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

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

6. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of a mutagenic factor with high damaging capacity in winter wheat. *Scientific Horizons*. 2023. Vol. 26, 9. P. 131–142.

7. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of 1,4-bisdiazoacetylbutane (DAB) for winter wheat. *Хімія, біотехнологія, екологія та освіта :* зб. матеріалів VII Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. (м. Полтава, 17-18 травня 2023 року). Полтава, 2023. С. 284–288.

8. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of ethylmethansulfonate on winter wheat varieties. *Selection of agrocrops in the conditions of climate change: directions and pr10nt1es:* Collection of materials II International Scientific and Practical Conf. Odessa : Oldi+, 2023. P. 32–35.

РОЗДІЛ 5
ЧАСТОТА ТА СПЕКТР СПАДКОВОЇ МІНЛИВОСТІ В ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ДЛЯ ХІМІЧНИХ СТРЕСОРІВ

5.1. Частота та спектр мутацій за дії ДАБ під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої

Використання екогенетичної мінливості для поліпшення сільськогосподарських рослин відповідає трьом основним стратегіям. По-перше, це отримання кардинально нових форм, які насамперед мають принципово нову рослинну архітектуру [8, 46]. Другим дуже перспективним напрямком є використання так званих малих змін або мікромутацій [21], насамперед біохімічного (але не тільки) плану [16, 17]. Третій перспективний напрям – використання нових генетично-активних факторів для індукції корисного біорізноманіття [24, 40, 42].

Застосування екогенетичних чинників принципово стикається з бар'єром як з позиції зменшення кількості мутацій через летальні та сублетальні пошкодження на рівні ДНК, так і через фізіологічні наслідки впливу мутагенного чинника [48, 49].

У контексті вищезазначених основних напрямків і загальних практик поліпшення господарських властивостей культурних рослин ці дослідження спрямовані на визначення оптимальних комбінацій чиннику із структурно зумовленими низькими ушкоджувальними властивостями, генотипом вихідного матеріалу як локального, так і світового походження та індивідуальної концентрації генетично-активного чинника з позиції отримання максимального виходу цінних як безпосередньо, так і з погляду участі в програмі схрещування змін [50].

Усього для контролю та матеріалу після мутагенної дії досліджено 16000 родин у другому-третьому поколіннях. Використано концентрації мутагену, характерні для практики. Кількість сімей у середньому становила 500 без винятку на варіант дії. Навіть найвища концентрація ДАБ 0,3 % не призвела до

такого суттєвого зниження життєздатності рослинного організму, щоб мати настільки критичний вплив на об’єм отриманого матеріалу, що ще раз свідчить про низьку ушкоджувальну здатність з позиції фізіології .

Проте ми розділили матеріал на дві групи: перша – це сорти з високою чутливістю до мутагенних впливів, що призвело до більшої депресії в першому поколінні, та друга – більш стійка група генотипів (за загальною частотою мутацій наведено відповідно в таблицях 5.1 та 5.2).

Таблиця 5.1

Загальна частота мутантних випадків за сім’ями в другому-третьому поколіннях. Перша група (більш чутливі до депресійних ефектів) (x ± SD, n = 500), 2019 -2021 рр.

Сорт	Варіант	Кількість сімей	Кількість мутантних	Частота мутацій, %
Балатон	Вода	500	2	$0,40 \pm 0,09^{a}$
Балатон	ДАБ 0,1 %	500	23	$4,60 \pm 0.14^{b}$
Балатон	ДАБ 0,2 %	500	32	$6,40\pm 0,23^{c}$
Балатон	ДАБ 0,3 %	400	41	$8,20\pm0,29^{d}$
Золото України	Вода	500	6	$1,20 \pm 0,24^{a}$
Золото України	ДАБ 0,1 %	500	17	$3,40\pm 0,28^{b}$
Золото України	ДАБ 0,2 %	500	25	$5,00\pm0,41^{c}$
Золото України	ДАБ 0,3 %	500	35	$7,00\pm0,44^{d}$
Нива одеська	Вода	500	3	$0,60 \pm 0,18^{a}$
Нива одеська	ДАБ 0,1 %	500	25	$5,00\pm0,22^{b}$
Нива одеська	ДАБ 0,2 %	500	39	$7,80\pm0,26^{c}$
Нива одеська	ДАБ 0,3 %	500	58	$11,60\pm0,35^{d}$
Зелений гай	Вода	500	3	$0,60 \pm 0,06^{a}$
Зелений гай	ДАБ 0,1 %	500	22	$4,40\pm0,22^{b}$
Зелений гай	ДАБ 0,2 %	500	30	$6,00\pm0,31^{c}$
Зелений гай	ДАБ 0,3 %	500	39	$7,80\pm0,39^{d}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Суттєво на активність мутагену щодо індукції загальної частоти мутацій впливало як збільшення його концентрації ($F = 96,70$; $F_{0,05} = 3,86$; $P < 0,01$), так і відмінності генотипу вихідного матеріалу ($F = 35,44$; $F_{0,05} = 4,11$; $P < 0,01$). Як бачимо, у сортів, більш чутливих до дії мутагену, дія всіх концентрацій суттєво відрізняється як одна від одної, так і від контролю в межах одного сорту (див.

табл. 5.1). Те саме характерно для всіх сортів другої групи (Боровиця, Каланча, Полянка, Почайна) (див. табл. 5.2). Водночас лише Нива одеська (до 11,6 %) та Балатон (до 8,2 %) суттєво відрізняються від другої групи (див. табл. 5.2) вищою загальною частотою спадкових змін за межами мінливості за дії досліджених концентрацій ($F = 17,12$; $F_{0,05} = 4,99$; $P < 0,01$). Сорти Золото України (до 7,0 %) та Каланча (до 7,0 %) суттєво не відрізняються від другої групи сортів за толерантністю до мутагену за цим показником за попарного порівняння ($F = 3,92$; $F_{0,05} = 4,99$; $P = 0,07$).

Таблиця 5.2

Загальна частота мутантних випадків за сім'ями в другому-третьому поколіннях. Друга група (менш чутливі до депресійних ефектів), ($x \pm SD$, $n = 500$), 2019 -2021 рр.

Сорт	Варіант	Кількість сімей	Кількість мутантних	Частота мутацій, %
Боровиця	Вода	500	4	$0,80 \pm 0,08^a$
Боровиця	ДАБ 0,1 %	500	21	$4,20 \pm 0,25^b$
Боровиця	ДАБ 0,2 %	500	28	$5,60 \pm 0,31^c$
Боровиця	ДАБ 0,3 %	500	37	$7,40 \pm 0,34^d$
Полянка	Вода	500	2	$0,40 \pm 0,12^a$
Полянка	ДАБ 0,1 %	500	18	$3,60 \pm 0,25^b$
Полянка	ДАБ 0,2 %	500	25	$5,00 \pm 0,30^c$
Полянка	ДАБ 0,3 %	500	34	$6,80 \pm 0,42^d$
Почайна	Вода	500	2	$0,40 \pm 0,14^a$
Почайна	ДАБ 0,1 %	500	19	$3,80 \pm 0,31^b$
Почайна	ДАБ 0,2 %	500	26	$5,20 \pm 0,30^c$
Почайна	ДАБ 0,3 %	500	33	$6,60 \pm 0,41^d$
Каланча	Вода	500	5	$1,00 \pm 0,20^a$
Каланча	ДАБ 0,1 %	500	20	$4,00 \pm 0,16^b$
Каланча	ДАБ 0,2 %	500	29	$5,80 \pm 0,21^c$
Каланча	ДАБ 0,3 %	500	35	$7,00 \pm 0,35^d$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Що стосується більш стійких до мутагенної депресії сортів, то їх загальна мінливість за дії максимальної концентрації мутагену становила 6,6 – 7,8 %. При цьому група була значно більш однорідною, статистичних відмінностей між сортами не виявлено ($F = 2,34$; $F_{0,05} = 3,86$; $P = 0,09$), але збільшення концентрації

мутагену призвело до статистично значущого збільшення загальної частоти мутацій ($F = 23,17$; $F_{0,05} = 3,86$; $P < 0,01$).

Таким чином, за попарного порівняння різних концентрацій між собою та з контролем наявна статистично достовірна різниця, яка переважно відсутня за сортом у шести сортів з восьми досліджених. Генотип-мутагенна взаємодія характерна за дії ДАБ для показника загальної частоти мутацій для сортів Балатон та Нива одеська.

При цьому в усіх випадках виявлені відмінності між ефектами окремих концентрацій у межах одного сорту в усіх варіантах, зокрема й від контролю. Мінливість другої групи дещо нижча. Загалом усі сорти належать до стабільних генотипів і рівень спонтанної мінливості є низьким, а для сучасних сортів, у яких відмічається значно нижча стабільність генома, він навіть занадто низький.

Виконаний кластерний аналіз за загальною частотою мутацій показав (рис. 5.1), що в цілому сорти досить чітко поділяються на три групи за генотип-мутагенною взаємодією.

Водночас до першої групи належать такі сорти, як Балатон, Боровиця, Каланча, Зелений гай, тобто сорти як першої, так і другої груп, які відрізняються силою мутагенної депресії в першому поколінні. Таким чином, підтверджено, що в нашому випадку (за дії ДАБ) вища частота мутацій у наступних поколіннях не обов'язково буде наслідком більш високої депресії.

До другої групи увійшли генотипи сортів Золото України, Полянка, Почайна, які також належать до різних груп за проявом депресії та потрапили в одну групу при кластерному аналізі через достовірно меншу загальну частоту

спадкових змін за дії концентрацій ДАБ 0,1 % і ДАБ 0,2 %, без урахування показника за максимальної концентрації.

Окремо в третій мінорній групі виділявся сорт Нива одеська надзвичайно високою чутливістю до дії цього мутагену. У цьому самому кластері відзначений і найвищий рівень депресії в першому поколінні мутантної популяції.

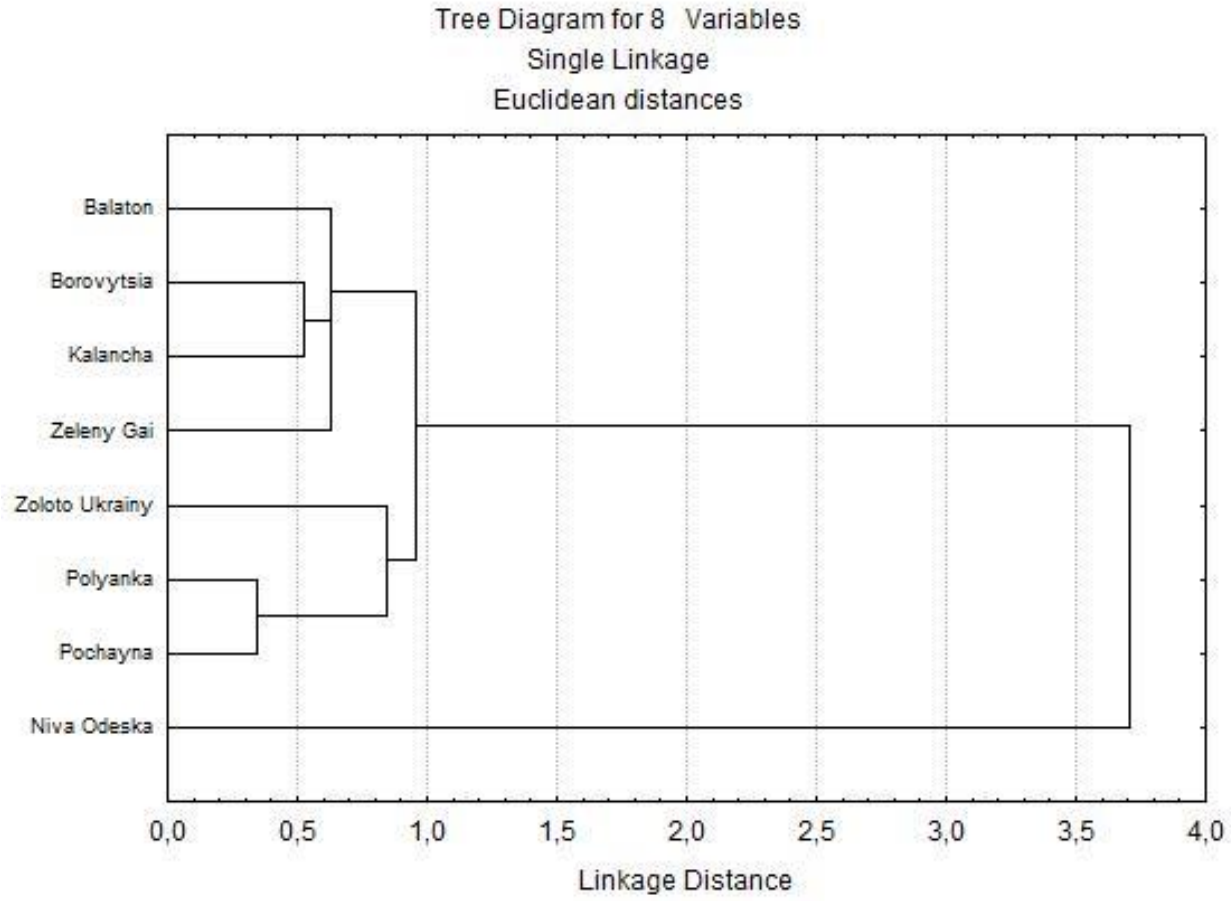


Рис. 5.1. Результати кластерного аналізу для частоти мутацій пшениці озимої

Можливо, дещо детальнішу картину дасть рівень мінливості, який, окрім загальної кількості змінених сімей, враховує ще й кількість ознак, за якими ці зміни відбулися, тобто інтегративно оцінює картину з урахуванням особливостей спектра. Варто зауважити, що в цілому внаслідок дії цього мутагену таких ознак значно менше, ніж для інших хімічних супермутагенів (табл. 5.3 для першої групи сортів та табл. 5.4 для другої групи, дані кластерного аналізу для цього параметра наведено на рис. 5.2).

Таблиця 5.3

Рівень мінливості за дії ДАБ. Перша група (x ± SD, n = 500), 2019 – 2021 рр.

Сорт	Варіант	Рівень мінливості	Змінених ознак, шт.
Балатон	Вода	0.01±0.01[a]	2
Балатон	ДАБ 0,1 %	0.78±0.10[b]	17
Балатон	ДАБ 0,2 %	1.34±0.07c	21
Балатон	ДАБ 0,3 %	1.56±0.09[c]	19
Золото України	Вода	0.07±0.02[a]	6
Золото України	ДАБ 0,1 %	0.44 ±0.13[b]	13
Золото України	ДАБ 0,2 %	0.80±0.15[c]	16
Золото України	ДАБ 0,3 %	1.54 ±0.17[d]	22
Нива одеська	Вода	0.02±0.01[a]	3
Нива одеська	ДАБ 0,1 %	0.70±0.05[b]	14
Нива одеська	ДАБ 0,2 %	1.40±0.13[c]	18
Нива одеська	ДАБ 0,3 %	2.44±0.16[d]	21
Зелений гай	Вода	0.02±0.01[a]	19
Зелений гай	ДАБ 0,1 %	0.66±0.10[b]	3
Зелений гай	ДАБ 0,2 %	0.96±0.14[c]	15
Зелений гай	ДАБ 0,3 %	1.56±0.19[d]	16

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Саме перша з таблиць показує, що далеко не завжди через зменшення або збереження на тому самому рівні кількості ознак, за якими відбулися зміни, дія наступної концентрації відрізняється від попередньої. У двох випадках, для сорту Балатон ДАБ 0,3 % та сорту Каланча ДАБ 0,3 %, вищий рівень мінливості статистично достовірно не відрізняється від ДАБ 0,2 % ($F = 3,02$; $F_{0.05} = 5,17$; $P = 0,10$).

Водночас загальне збільшення концентрації мутагену мало статистично достовірний вплив на підвищення рівня мінливості ($F = 45,15$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$), при цьому відмінності за генотипом загалом були не достовірними ($F = 4,04$; $F_{0.05} = 4,11$; $P = 0,06$), генотип-мутагенна взаємодія недостовірна, а в цілому генотипи Балатон, Золото України, Каланча достовірно не відрізнялися всередині групи за попарного порівняння, рівень мінливості становив близько 1,5, відрізнявся сорт Нива одеська ($F = 8,17$; $F_{0.05} = 5,43$; $P = 0,04$), рівень мінливості до 2,44, параметр за дії ДАБ 0,2 % вже відповідає дії ДАБ 0,3 % в

інших сортах, тобто цей сорт за своїм відгуком на дію ДАБ у плані мутаційної мінливості значно переважає інші сорти.

Що стосується другої групи сортів (табл. 5.4), то тут знову рівень мінливості залежить від концентрації мутагену ($F = 32,13$; $F_{0.05} = 3,86$; $P < 0,01$), а статистично достовірної різниці немає за генотипом (сортом) ($F = 2,17$; $F_{0.05} = 4,11$; $P = 0,10$), тобто немає сенсу порівнювати обидві групи через відсутність статистично доведеної гетерогенності. Загалом рівень мінливості в усіх сортів, крім сорту Нива одеська, однаковий.

Таблиця 5.4

Рівень мінливості за дії ДАБ. Друга група ($x \pm SD$, $n = 500$), 2019 – 2021 рр.

Сорт	Варіант	Рівень мінливості	Змінених ознак, шт
Боровиця	Вода	$0,03 \pm 0,01^a$	
Боровиця	ДАБ 0,1 %	$0,59 \pm 0,05^b$	4
Боровиця	ДАБ 0,2 %	$0,95 \pm 0,07^c$	14
Боровиця	ДАБ 0,3 %	$1,41 \pm 0,19^d$	17
Полянка	Вода	$0,01 \pm 0,01^a$	2
Полянка	ДАБ 0,1 %	$0,40 \pm 0,05^b$	11
Полянка	ДАБ 0,2 %	$0,75 \pm 0,11^c$	15
Полянка	ДАБ 0,3 %	$1,43 \pm 0,19^d$	21
Почайна	Вода	$0,01 \pm 0,01^a$	2
Почайна	ДАБ 0,1 %	$0,49 \pm 0,08^b$	13
Почайна	ДАБ 0,2 %	$0,94 \pm 0,12^c$	18
Почайна	ДАБ 0,3 %	$1,25 \pm 0,19^c$	19
Каланча	Вода	$0,05 \pm 0,01^a$	5
Каланча	ДАБ 0,1 %	$0,60 \pm 0,09^b$	15
Каланча	ДАБ 0,2 %	$1,22 \pm 0,15^c$	21
Каланча	ДАБ 0,3 %	$1,47 \pm 0,16^c$	21

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Зі свого боку, за рівнем мінливості кластерний аналіз показав поділ вже на 4 групи відповідно до змінних параметрів окремих сортів (рис. 5.2). Водночас і в цьому випадку виділялася мінорна група із сортом Нива одеська, як і при

аналізі за сумарною частотою мутацій, однак для інших сортів картина вже дещо відрізнялася.

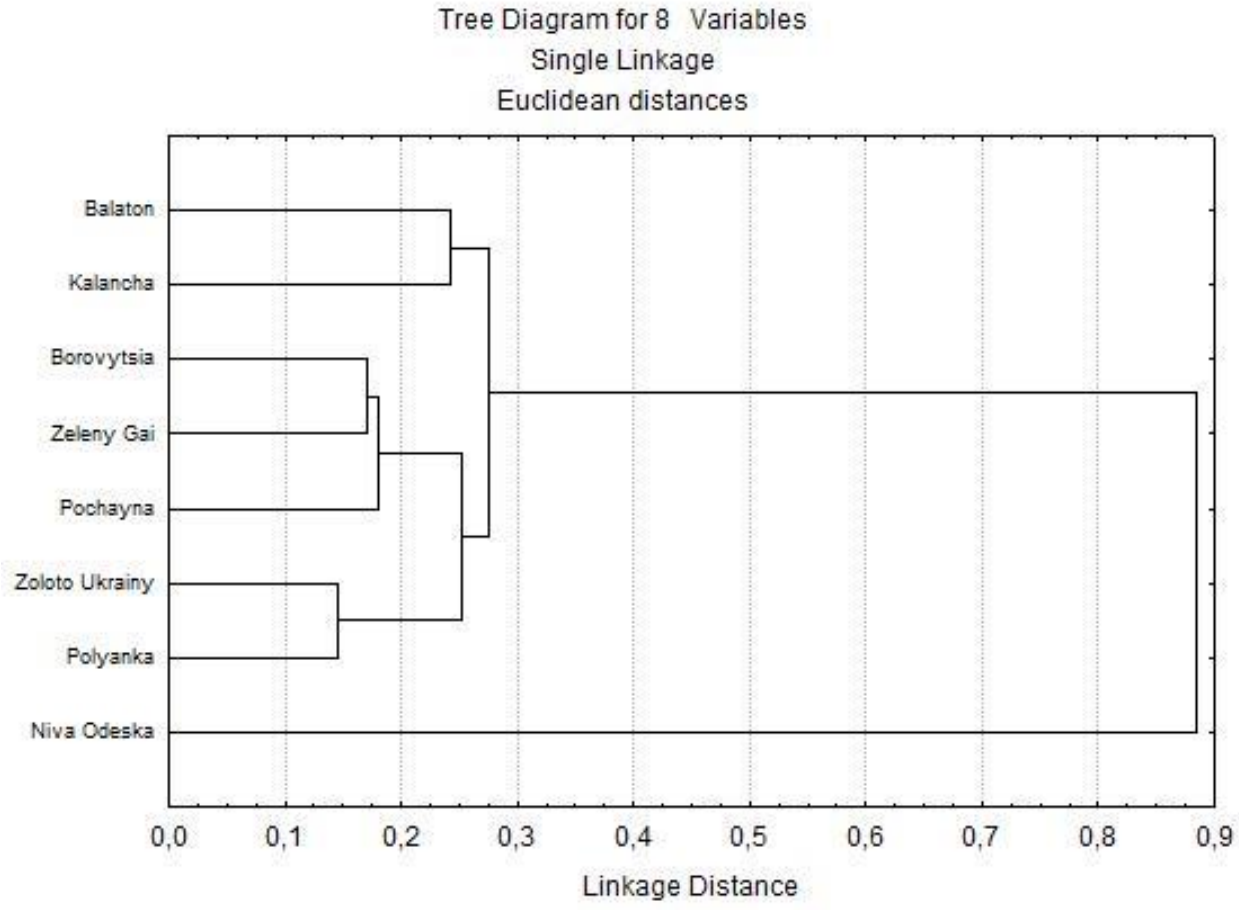


Рис. 5.2. Результати кластерного аналізу для рівня мінливості, пшениці озимої

Так, до першої групи належали сорти Балатон і Каланча, які, очевидно, відрізнялися характером переходу від концентрації 0,2 % до 0,3 %; інших варіантів немає. До другої групи належать сорти Боровиця, Зелений гай, Почайна, до третьої – сорти Золото України та Полянка. Відмінності між групами полягають у динаміці зростання мінливості залежно від зростання концентрації екогенетичного чинника. Знову кластерний аналіз є більш достовірним методом ідентифікації порівняно з попарним post hoc тестом. Також ми бачимо, що за цим показником мінливість між групами не є достовірною.

У спектрі змін ознак за дії ДАБ ідентифіковано лише 32, для котрих спадкові зміни зафіксовані під час фенологічного дослідження другого-третього

покоління, структурного аналізу або за допомогою біометричного аналізу окремих ознак.

За загальноприйнятою практикою їх поділили на 6 груп за типами змін. Факторний (табл. 5.5 і 5.7) та дискримінантний аналізи (табл. 5.6) виконували для визначення значущості окремих груп, а також таких параметрів, як загальна частота мутацій та рівень мінливості, а також їх залежність від факторів зміни концентрації мутагену та генотипу вихідного матеріалу.

До першої групи належать зміни в архітектурі будови пагону рослини. Група містить такі ознаки, як товсте стебло, тонке стебло, високе стебло, коротке стебло, напівкарликові форми, слабка воскова поволока і наявність воскової поволоки, відсутні форми з інтенсивною восковою поволокою, що свідчить про низьку ефективність ДАБ в індукції посухостійких форм за цим механізмом (рис. 5.3).

Кількість і різноманітність мутацій у цій групі в цілому зростає зі збільшенням концентрації мутагену для регулярно знайдених форм. При цьому в цій групі найчастіше трапляються мутації з високим стеблом (до 1 %), а також цілком ймовірними можуть бути низькостеблові форми. Решта мутацій в кращому випадку поодинокі, немає різких, екстремальних варіантів. Наприклад, немає форм з яскраво вираженою восковою поволокою або карликових форм, які досить характерні для хімічного мутагенезу, особливо за високих концентрацій, але не для дії ДАБ як мутагену. Так, ознака товсте стебло трапляється максимум один випадок на варіант, вірогідність появи низька, не залежить від концентрації та генотипу. Ознака тонке стебло – до двох випадків на варіант, вірогідність появи низька, не залежить від концентрації та генотипу; напівкарлик – доволі регулярна, виникає переважно при вищих концентраціях ДАБ, карликові форми відсутні. Ознака слаба воскова поволока або відсутність воскової поволоки доволі регулярна, вірогідність появи середня, не залежить від концентрації та генотипу.



1 2 3 4

Рис. 5.3. Форми пшениці озимої зі змінами за висотою стебла: 1 – високорослa, 2 – контроль, 3, 4 – низькорослі

До другої групи належать зміни форми та розміру зерна. Усього враховували три ознаки, найпоширенішими були мутації з дрібним зерном. Однак навіть цей тип змін не можна вважати регулярним, а їх значення для мутаційного процесу невелике (до 0,6 % в максимальному варіанті, але не більше 0,15 % в середньому).

Третя група є найбільшою і містить мутаційні зміни, спрямовані на зміну структури колосу, його кольору та структури (за винятком системних мутацій, які входять до п’ятої групи). Усього в групу входить 15 різних ознак, однак такі зміни, як довгий колос (до 0,6 % максимум, до 0,19 % в середньому, але регулярно за варіантами, на відміну від другої групи), щільний колос, великий

колос, а також напівостистий колос (теж до 0,6 %, у середньому показник менший, але вони регулярні) мають значення для мутаційного процесу. Їх частота дещо зростає залежно від збільшення концентрації мутагену, але більшою мірою від генотипу вихідного матеріалу, насамперед для напівостистих форм. Усі інші типи змін низькочастотні та не мають регулярного характеру та не є суттєвими.



1 2 3 4

Рис. 5.4. Форми зі змінами за формою колоса пшениці озимої: 1 – довгий колос, 2, 3 – спельтоїди, 4 – контроль

До четвертої групи увійшли 3 ознаки, зміни яких пов'язані з фізіологічними процесами росту та розвитку рослин. Це такі ознаки, як стерильність, скоростиглість, пізньостиглість. Більш частими та регулярними для всіх варіантів є такі мутації, як ранньо- і пізньостиглі (до 1 % в середньому 0,39 % та 0,36 % відповідно). Більшу частоту (до 1,2 %) продемонструвала

ознака стерильності, однак вона пов’язана лише з варіантами з високою концентрацією, що робить її менш регулярною. Таким чином, група характерна для мутаційного процесу за дії ДАБ, але визначає більше концентрацію, ніж генотип вихідного матеріалу.

Наступна група зазвичай має найнижче значення з практичної позиції, але найбільш цікава щодо моделювання мутаційного процесу та генетичного контролю. Це так звані системні мутації (спельтоїди, сверхеди, субкомпактоїди та компактоїди (останні дві відсутні), за яких фенотип культурної рослини змінюється настільки різко, що він більш характерний для фенотипу диких родичів. Однак для цього мутагену більш-менш регулярною є лише мутація типу спельтоїд (до 0,6 %). Буває також деяка кількість сверхедних колосків, але тільки у високих концентраціях. Тобто мутації такого типу для цього мутагену не характерні.

До шостої групи належать більш практично-цінні мутантні зміни, які мають високу достовірність і в майбутньому будуть використовуватися безпосередньо як комерційні сорти. Це більш продуктивні та кущисті родини, ніж контроль, які в наступному поколінні ідентифікували за такою самою ознакою, тобто підтверджували спадковість. Для цього мутагену кількість таких форм невелика, однак вони регулярні, що зазвичай не спостерігається.

Регулярність і закономірність для окремих параметрів були встановлені за допомогою дискримінантного аналізу (табл. 5.5). При цьому в модель були включені частота мутацій, рівень мінливості, мутації першої, четвертої і, що особливо цікаво, шостої груп. Зазвичай це нехарактерно для мутагенів.

Водночас під час факторного аналізу встановлено (табл. 5.6), що для рівня мінливості першої та третьої груп мутацій значущим є фактор генотипу вихідного матеріалу. Фактор концентрації був значущим для частоти мутацій та рівня мінливості першої, третьої, четвертої, шостої груп. Таким чином, ефект цього мутагену менше залежить від генотипу вихідного матеріалу і є менш специфічним для місцевості.

Таблиця 5.5

Результати дискримінантного аналізу спектру змін за дії ДАБ

Змінні у моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова Лямбда	$F_{критична}$ (4,02)	p-level
Частота мутацій	0,13	0,84	18,12	0,01
Рівень мінливості	0,14	0,77	16,02	0,01
Перша група	0,19	0,65	6,17	0,02
Друга група	0,52	0,34	1,32	0,17
Третя група	0,30	0,50	3,99	0,06
Четверта група	0,09	0,82	19,24	0,01
П’ята група	0,39	0,21	1,99	0,15
Шоста група	0,14	0,75	8,87	0,03

Результати дискримінантного аналізу та факторного аналізу узгоджуються та взаємодоповнюються. Цікаво отримати достовірне підтвердження того факту, що цей мутаген ефективний для отримання стабільної кількості селекційно-цінних мутацій незалежно від генотипу вихідного матеріалу.

Таблиця 5.6

Факторне навантаження спектру змін

Зміна	Генотип	Концентрація
Частота мутацій	0,414144	0,873611*
Рівень мінливості	0,593224*	0,815111*
Перша група	0,522511*	0,756111*
Друга група	0,257280	0,132129
Третя група	0,611711*	0,511413*
Четверта група	0,321713	0,811412*
П’ята група	0,220193	0,317279
Шоста група	0,231994	-0,678117*
Пояснена частина	1,335517	2,247220
Непояснена частина	1,773271	1,213119

Класифікація генотипів у факторному просторі показала, що найбільш значущою генотипмутагенною взаємодією виділявся сорт Нива одеська (табл. 5.7). Досить високою достовірністю взаємодії визначаються також сорти Балатон і Каланча. Інші сорти показали себе набагато слабше.

Таблиця 5.7

Класифікаційна матриця за канонічним аналізом сортів

Генотип	Відсоток класифікації
Балатон	87,5
Золото України	75,0
Каланча	87,5
Нива одеська	100,0
Боровиця	75,0
Зелений гай	75,0
Полянка	75,0
Почайна	75,0
Усього	81,3

Цей екогенетичний чинник має значно нижчу ушкоджувальну здатність здатність, ніж інші раніше вивчені типи супермутагенів хімічних речовин, що призвело як до нижчої загальної частоти мутацій, так і до нижчого рівня мінливості. Однак цей мутаген показав, що він значно менше залежить у своїй ініціації мутацій від вихідного матеріалу, принаймні для цього набору сортів, ніж повинно бути згідно з показниками мутагенної депресії в першому поколінні та цитогенетичної активності.

Вказаний екогенетичний чинник може бути цінним, по-перше, завдяки вперше відкритому нами модельному характеру та закономірності отримання господарсько-цінних родин у мутаційному процесі. Вважається, що модифіковані родини зі стабільними ознаками в успадкуванні мають найбільший успіх у майбутньому безпосередньо як комерційні сорти.

По-друге, цей мутаген досить успішно індукує мутації щодо стиглості, тож може бути цікавим подальше вивчення процесів фотосинтезу та ремобілізації в цих мутантних рослинах. Як показали дослідження, досить часто мутації під дією хімічних супермутагенів призводили до появи форм з іншим механізмом здійснення фотосинтетичної діяльності та накопичення поживних речовин.

Зі свого боку, значна кількість ранньостиглих ліній також є суттєвою для нашого регіону, оскільки наявність таких сортів у структурі посівних площ під

озиму пшеницю може значно підвищити стабільність у виробництві зерна з огляду на травневі посухи.

Таким чином, для ДАБ як для екогенетичного чинника характерна помірна ушкоджувальна дія, але загальна частота спадкових змін та рівень мінливості достовірно залежать від зміни концентрації, та, переважно для сорт Нива одеська, частково Балатон (більш мінливі) та Каланча (найменш мінливий сорт), від взаємодії з генетично зумовленою структурою вихідного матеріалу. Цей чинник ефективний в індукції високо- та низькостеблових форм, деяких варіантів структури колоса (більш цікавих для дослідження генетичного контролю), зміни за строками стиглості та регулярно, але в невеликій кількості індукує практично-цінні форми. Названий чинник обмежено придатний до використання у процесі генетичного поліпшення через загальну невисоку активність, але можливе його використання у поєднанні з більш чутливими сортами. Незважаючи на нижчу варіативність при використання рівня мінливості як параметру оцінки спадкових змін призводить до посилення класифікаційної здатності, особливо в разі застосування кластерного аналізу.

5.2. Частота та спектр змін за дії НЕС під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої

Нітрозоалкілсечовини як мутагенний чинник належать до групи так званих супермутагенів, тобто речовин, що здатні спричиняти суттєву кількість мутацій без суттєвого зниження життєздатності рослин, що виникають за дії порівнянних за ефектами доз фізичних мутагенів [163, 199]. Крім того, ці речовини через спорідненість з окремими ділянками ДНК за своїм алкілувальним ефектом здатні викликати високі частоти певних мутацій [172]. Вважається доведеним, що в оптимізованій системі природа чинника – його концентрація чи доза – генотип ефективність може зростати на 60-80 % [194, 197].

Специфікою дії хімічних мутагенів є їх висока сайтспецифічність, що виражена на рівні організму у відносно підвищеній частоті мутацій за окремими ознаками в певних напрямках відносно інших типів мутацій [290]. Окремі

генотипи за дії деяких чинників демонструють більш високу активність за ключовими параметрами, особливо це властиво для певних груп місцевих сортів, генетичні механізми толерантності до мутагенної дії в яких вивчені недостатньо [292, 293].

Тому моментом, що здатен регулювати процес мінливості у разі використання вихідного матеріалу в практичному генетичному поліпшенні культурних рослин є правильний підбір генотипів для обробки певними мутагенами [294]. А одним зі способів встановлення генетичної пластичності є розширена оцінка широко асортименту зародкової плазми.

Як зазначено в таблиці 5.8, усього було вивчено на візуальні та біометричні зміни 12 000 сімей у другому-третьому поколіннях. Використовували концентрації, які були в попередньому досліджені визначені за дією як низькі та оптимальні за виживанням.

При цьому порогові значення досягнуті не були, про що свідчить наявність не менш ніж 500 сімей за кожним варіантом без винятку. Навіть вища концентрація НЕС 0,025 % не призвела до значного зниження життєздатності. Зі статистичною достовірністю на загальну частоту мутацій вплинув показник підвищення концентрації ($F=44,51$; $F_{0,05}=2,49$; $P<0,01$), у той час як показник генотипу не був суттєвим ($F=3,55$; $F_{0,05}=4,11$; $P=0,08$). Але в процесі аналізу знаходимо, що за попарного порівняння суттєво відрізнялися сорти Полянка та Почайна ($F = 7,82$; $F_{0,05}= 5,17$; $P < 0,01$), у яких частота спадкових змін були суттєво нижчою, ніж у всіх інших генотипів, для яких характерна однорідна реакція.

За результатами впливу окремих концентрацій показано, що між контролем та НЕС 0,01 % завжди були статистично достовірні відмінності для всіх генотипів ($F = 14,12$; $F_{0,05}= 2,48$; $P < 0,01$). Також для усіх сортів була різниця в бік підвищення частоти спадкової мінливості за дії НЕС 0,025 % від контролю ($F = 25,76$; $F_{0,05}= 2,48$; $P < 0,01$) та з концентрацією НЕС 0,01 % ($F = 9,56$; $F_{0,05}= 2,48$; $P < 0,01$).

Таблиця 5.8

Загальна частота мутацій за дії НЕС у другому-третьому поколіннях пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. (x ± SD, n = 500)

Варіант	Загальна кількість сімей	Кількість мутантних сімей	Частота, %
Балатон, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,10^{a}$
Балатон, НЕС 0,01%	500	23	$4,60 \pm 0,22^{b}$
Балатон, НЕС 0,025%	500	35	$7,00 \pm 0,31^{c}$
Боровиця, кт.	500	4	$0,80 \pm 0,08^{a}$
Боровиця, НЕС 0,01%	500	20	$4,00 \pm 0,21^{b}$
Боровиця, НЕС 0,025%	500	32	$6,40 \pm 0,32^{c}$
Зелений гай, кт.	500	3	$0,60 \pm 0,06^{a}$
Зелений гай, НЕС 0,01%	500	24	$4,80 \pm 0,23^{b}$
Зелений гай, НЕС 0,025%	500	36	$7,20 \pm 0,31^{c}$
Золото України, кт.	500	6	$1,20 \pm 0,24^{a}$
Золото України, НЕС 0,01%	500	19	$3,80 \pm 0,29^{b}$
Золото України, НЕС 0,025%	500	34	$6,80 \pm 0,10^{c}$
Каланча, кт.	500	5	$1,00 \pm 0,20^{a}$
Каланча, НЕС 0,01%	500	22	$4,40 \pm 0,32^{b}$
Каланча, НЕС 0,025%	500	31	$6,20 \pm 0,41^{c}$
Нива одеська, кт.	500	3	$0,60 \pm 0,18^{a}$
Нива одеська, НЕС 0,01%	500	22	$4,40 \pm 0,27^{b}$
Нива одеська, НЕС 0,025%	500	37	$7,40 \pm 0,38^{c}$
Полянка, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,12^{a}$
Полянка, НЕС 0,01%	500	17	$3,40 \pm 0,23^{b}$
Полянка, НЕС 0,025%	500	27	$5,40 \pm 0,39^{c}$
Почайна, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,14^{a}$
Почайна, НЕС 0,01%	500	18	$3,60 \pm 0,24^{b}$
Почайна, НЕС 0,025%	500	28	$5,60 \pm 0,34^{c}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таким чином, параметр загальної частоти мутацій за дії НЕС варіював у таких межах: від 3,4 % (сорт Полянка) до 4,8 % (сорт Зелений гай) за дії НЕС 0,01 % та від 5,4 % (знов сорт Полянка) до 7,2 % (сорт Зелений гай) за дії НЕС 0,025 %. В усіх випадках варіанти відрізняються один від одного та від контролю.

Попередні дослідження ДАБ як мутагену показали суттєво вищу чутливість методу кластерного аналізу порівняно з post hoc методами попарного

порівняння до мікровідмінностей між динаміками наростання частот у комплексі. Саме за цим методом кластерного аналізу було здійснено класифікацію генотипів (рис.5.5), що підтвердила розподіл всіх сортів за двома основними групами: у першій групі 5 більш мінливих за дії НЕС сортів – Балатон, Зелений гай, Нива одеська, Боровиця, Золото України. У другій сорти Полянка та Почайна. Таким чином, у цьому випадку результати кластерного аналізу фактично підтвердили попереднє попарне порівняння.

Підсумковим показником, що також показує мінливість за спектром змінених ознак за кількістю типів (різноманіттям отриманих форм), є рівень мінливості, який обчислювали як відношення кількості змінених сімей до загальної кількості змінених ознак, за якими ідентифікували спадкові зміни (табл. 5.9).

У цьому випадку зі статистичною достовірністю на рівень мінливості вплинув як показник підвищення концентрації ($F=55,17$; $F_{0,05}=2,49$; $P < 0,01$), так і показник генотипу ($F=23,17$; $F_{0,05}=4,11$; $P=0,01$). За попарного порівняння відділилися сорти Каланча, Полянка та Почайна ($F = 11,23$; $F_{0,05}= 5,17$; $P < 0,01$).

За результатами впливу окремих концентрацій, зі свого боку, показано, що між контролем та НЕС 0,01 % завжди були статистично достовірні відмінності для всіх генотипів за рівнем мінливості ($F = 9,12$; $F_{0,05}= 2,48$; $P < 0,01$). Також для усіх сортів була різниця в бік підвищення рівня мінливості за дії НЕС 0,025 % від контролю ($F = 14,90$; $F_{0,05}= 2,48$; $P < 0,01$) та з концентрацією НЕС 0,01 % ($F = 7,16$; $F_{0,05}= 2,48$; $P = 0,01$).

Варто зауважити, що з кожним зростанням збільшувалася й кількість типів змінених ознак, особливо вагомо між контролем та першою концентрацією, але між другою та першою також, хоча для деяких сортів не так різко.

Що стосується цього параметра взагалі, то він варіював у таких межах: від 0,37 (сорт Полянка) до 0,78 (сорт Балатон) за дії НЕС 0,01% та від 0,92 (сорт Полянка) до 1,58 (сорт Зелений гай). Таким чином, за рахунок спектра вже інші сорти більш варіативні. В усіх випадках варіанти відрізняються один від одного та від контролю.

Таблиця 5.9

Рівень мінливості у другому-третьому поколіннях спадкових змін пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії НЕС

Варіант	Рівень мінливості	Кількість змінених ознак
Балатон, кт.	$0,01 \pm 0,01^{a}$	2
Балатон, НЕС 0,01%	$0,78 \pm 0,10^{b}$	17
Балатон, НЕС 0,025%	$1,47 \pm 0,19^{c}$	21
Боровиця, кт.	$0,03 \pm 0,01^{a}$	4
Боровиця, НЕС 0,01%	$0,68 \pm 0,13^{b}$	17
Боровиця, НЕС 0,025%	$1,34 \pm 0,21^{c}$	21
Зелений гай, кт.	$0,02 \pm 0,02^{a}$	3
Зелений гай, НЕС 0,01%	$0,72 \pm 0,14^{b}$	15
Зелений гай, НЕС 0,025%	$1,58 \pm 0,22^{c}$	22
Золото України, кт.	$0,07 \pm 0,01^{a}$	6
Золото України, НЕС 0,01%	$0,49 \pm 0,09^{b}$	13
Золото України, НЕС 0,025%	$1,56 \pm 0,23^{c}$	23
Каланча, кт.	$0,05 \pm 0,01^{a}$	5
Каланча, НЕС 0,01%	$0,66 \pm 0,15^{b}$	15
Каланча, НЕС 0,025%	$1,24 \pm 0,22^{c}$	20
Нива одеська, кт.	$0,02 \pm 0,01^{a}$	3
Нива одеська, НЕС 0,01%	$0,70 \pm 0,11^{b}$	16
Нива одеська, НЕС 0,025%	$1,63 \pm 0,19^{c}$	22
Полянка, кт.	$0,01 \pm 0,01^{a}$	2
Полянка, НЕС 0,01%	$0,37 \pm 0,12^{b}$	11
Полянка, НЕС 0,025%	$0,92 \pm 0,17^{c}$	17
Почайна, кт.	$0,01 \pm 0,01^{a}$	2
Почайна, НЕС 0,01%	$0,50 \pm 0,12^{b}$	14
Почайна, ДМС 0,025%	$1,12 \pm 0,23^{c}$	20

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

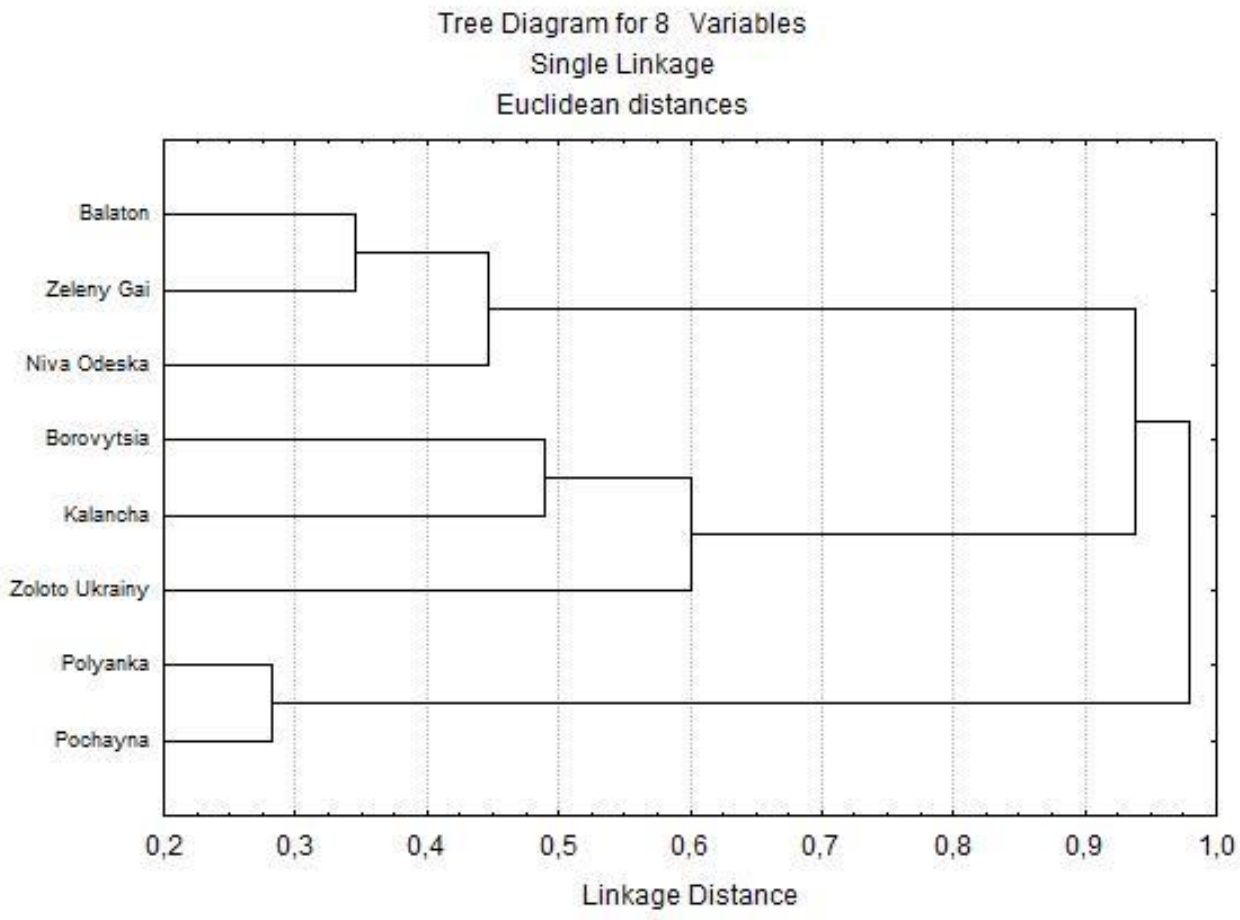


Рис.5.5. Результати кластерного аналізу за показником загальної частоти спадкових змін пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

За результатами аналізу рівня мінливості було також виконано кластерний аналіз (рис. 5.6), виокремили вже 4 групи генотипів – три мінорні та одну загальну, що знову свідчить про кращу характеристику мутаційного процесу та відмінності між генотипами за рівнем мінливості, ніж за загальною частотою мутаційних випадків.

У першій великій групі однотипні сорти Балатон, Зелений гай, Нива одеська, Боровиця, Каланча. Мінорні групи складаються відповідно із сортів Почайна, Золото України, Полянка. Тобто за генотипмутагенною взаємодією до сортів Полянка та Почайна додали сорт Нива одеська, який визначався специфічною мінливістю й за дії ДАБ.

У спектрі було отримано всього 33 змінені ознаки по 6 групах мінливості, які були проаналізовані за дискримінантним та факторним аналізом для

виявлення значущості окремих груп. Ця кількість ознак на одну більше, ніж за дії ДАБ (додався тип змін за мутаціями структури колоса, третя група).

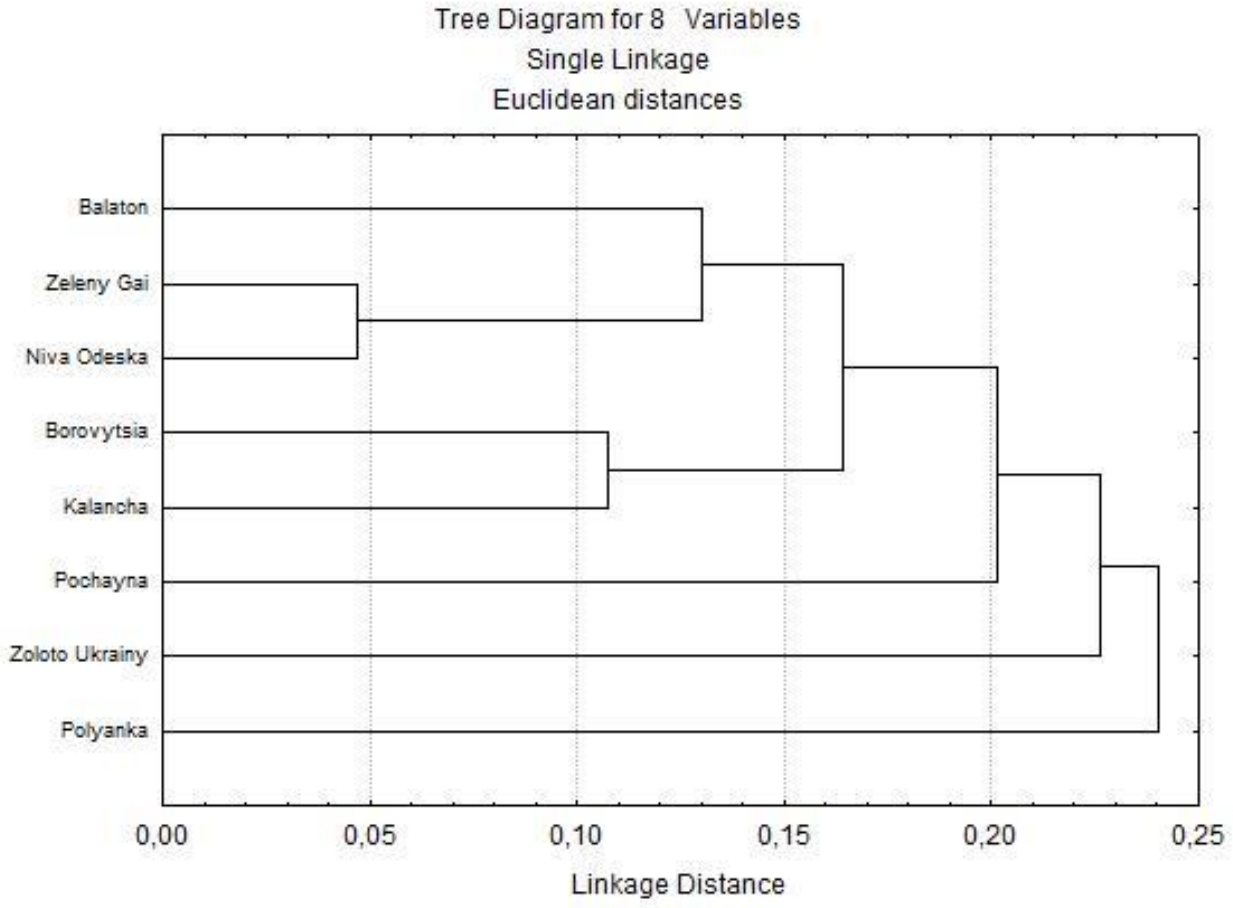


Рис.5.6. Результати кластерного аналізу за показником рівня мінливості

Перша група – мутації за структурою стебла. Це такі ознаки, як товсте стебло, тонке стебло, високостеблові, низькостеблові, напівкарлик, карлик, слаба воскова поволока, відсутність воскової поволоки, відсутні форми з інтенсивною восковою поволокою, що не є позитивним для нашого регіону з огляду на необхідність підвищувати посухостійкість.

Найвища частота серед ознак групи у високостеблових форм (до 1,0 %, у середньому 0,44%), також вагома достовірність регулярного отримання форм зі слабкою восковою поволокою та її відсутністю (максимальне до 0,6 %, у середньому відповідно 0,22 % та 0,25 %, вірогідність загальна середня, не для всіх варіантів, менш регулярна відсутність воскової поволоки, котрої немає у сорту Полянка, та відносно менше у сортів Почайна, Зелений гай, Золото

України). Виникнення інших ознак слабо ймовірно, особливо тонкого та товстого стебла, карликових форм. З’являється невелика кількість карликових форм (поодинокі форми у Ниві Одеської, Балатону, Боровиці, Зеленого Гаю лише за НЕС 0,025 %) (рис. 5.7).



1 2 3 4

Рис. 5.7. Форми зі змінами за висотою стебла пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – високорослa, 2 – контроль, 3 – низькорослa, 4 – напівкарлик

Друга група складається с ознак структури зерна. Це діжкоподібне зерно, велике зерно, дрібне зерно. Виникнення мутацій за всіма цими ознаками малоймовірно. Максимально трапляються поодинокі випадки за окремими варіантами, вони нерегулярні та залежать від окремих сортів. Трохи більше біометрично виділено форм з великим зерном, діжкоподібну форму встановлювали аналізом за зображенням. Фактично відсутні у Балатона, Боровиці, Зеленого Гаю, Полянки.

Третя група включає зміни за архітектурою та кольором колосу. У випадку дії НЕС це ознаки остистий колос, безостий колос, довгий колос, рихлий колос, циліндричний колос, веретеноподібний колос, щільний колос, великий колос, дрібний колос, напівостистий колос, ригідний колос, булавоподібний колос, загострений колос, антоціанові ості. Відсутні зміни на кшталт подвійний колос. Більшість мутацій середньоймовірні, але виділилися форми з напівостистим колосом (до 0,6 %, у середньому 0,21 %) та середньоймовірні форми з безостим (до 0,4 %, у середньому 0,16 %), довгим (до 0,4 %, у середньому 0,15 %), рихлим колосом (до 0,4 %, у середньому 0,12 %), але відносна регулярність цих форм залежить від вихідної форми. Регулярно також виникають форми з великим колосом, без залежності від генотипу. Антоціанові ості фіксувалися лише в одному випадку – Нива одеська НЕС 0,01 % (рис. 5.8).



1 2 3

Рис. 5.8. Форми зі змінами за структурою пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – великий колос, 2 – контроль, 3 – дрібний колос

Більш варіативною є четверта група (зміни за фізіологією росту та розвитку), яка містить такі ознаки: стерильність, ранньостиглість, пізньостиглість. Попередні дослідження показали, що НЕС доволі активна в індукції цього типу змін. Останні три ознаки фіксуються доволі часто. Так, для раньостиглості до 0,4 %, середнє до 0,19 %, виникає на регулярній основі, менша достовірність, ніж у попередньої, не залежить від генотипу, загалом не залежить від концентрації. Індукція стерильності, навпаки, низькоймовірна, до захворювань до 0,4 %, середня до 0,08 %, Відсутня у сортів Золото України, Каланча, Полянка, Почайна, тобто переважно залежить від генотипу, не залежить від концентрації НЕС (додаток С.2).

П’ята група складається із системних мутацій, що характерні для високих доз та концентрацій мутагену. Містить такі ознаки, як сверхедний колос, спельтоїдний колос, субкомпактоїди (останні присутні в незначній кількості), відсутні компактоїди та сферококкоїди. Доволі значна кількість спельтоїдів як у ДАБ (до 0,60 %, у середньому 0,11 %), для деяких генотипів значне виникнення сверхедних колосів (Золото України, Почайна). Субкомпактоїди – єдиний випадок Золото України, НЕС 0,025 %. Загалом, такі зміни характерні для НЕС 0,025 %, майже відсутні за дії НЕС 0,01 %.

Шоста група складається з потенційно господарсько-цінних форм з вищою за контроль кущистістю та продуктивністю. Вони доволі ймовірні для дії НЕС (до 1 % для продуктивних форм, 0,4 % для кущистих форм при середній 0,23 % для обох типів та зі стабільними проявом для всіх генотипів, але за різних комбінацій з концентраціями).

Для мутаційного процесу в процесі дискримінантного аналізу встановлено модельність окремих параметрів за групами (табл. 5.10). Суттєвими вони були за загальною частотою спадкових змін, рівнем мінливості, мутацій у першій, третій, четвертій, п'ятій, шостій групі, тобто для НЕС, як і для ДАБ, статистично достовірно вплинули ті самі групи, крім системних мутацій, котрі були вагомими тільки для НЕС. Також цікавим є наявність серед модельних господарсько-

цінних форм, ураховуючи вищу регулярність та ймовірність їх виникнення порівняно з ДАБ.

Отже, щодо дії НЕС можна достовірно прогнозувати для цього екогенетичного чинника для дослідженого вихідного матеріалу вагому кількість (у порівнянні) мутантних форм з високим стеблом, рослин з довгим (можливо великим) озерненим колосом. Статистично достовірно ймовірність впливу факторів концентрації НЕС та вихідного матеріалу для обробки показує (табл. 5.11), що значно більша кількість показників уже залежить від фактора генотип. Таким чином, генотипмутагенна взаємодія для мутаційного процесу з виникненням нових форм доволі висока.

Таким чином, генотип значуще впливав на мінливість за загальною частотою мутаційних змін, рівнем мінливості, за першою, третьою, четвертою, п’ятою та шостою групами, не були вагомими лише зміни за структурою та кольором зерна, які мали нерегулярний характер.

Що стосується концентрації мутагенів, то вона також значуще впливала на мінливість за загальною частотою мутаційних змін, рівнем мінливості, за першою, третьою, четвертою, п’ятою та шостою групами, не були вагомими лише зміни за структурою та кольором зерна, котрі мали нерегулярний характер.

Таблиця 5.10

Модельні параметри мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії НЕС

Параметр в моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова Лямбда	F-критичне (4,02)	p-рівень
Загальна частота	0,12	0,71	15,11	0,01
Рівень мінливості	0,05	0,95	34,22	0,01
Перша група	0,15	0,67	7,99	0,01
Друга група	0,61	0,28	1,85	0,15
Третя група	0,30	0,57	4,04	0,05
Четверта група	0,10	0,80	18,22	0,01
П’ята група	0,21	0,59	4,55	0,04
Шоста група	0,22	0,58	4,17	0,05

НЕС як агент мутаційної активності спричиняє статистично достовірно вагому частину різних типів мутацій (порівняно з ДАБ абсолютна кількість ознак зросла на одну, але при цьому кількість змін та їхня регулярність за ознаками зросла суттєво), до того ж біорізноманіття спрямоване на отримання мікрозмін, які ідентифікували морфометрично, вони мають більшу практичну цінність. Регулярний характер має ймовірність отримання перспективних мутантних форм зі зміненим довгим озерненим колосом, продуктивних та кущистих (менш ймовірно), ранньостиглих сімей та рослин. До небажаних високочастотних мутантних форм належали мутанти зі спельтоїдним колосом та високим стеблом.

Таблиця 5.11

Факторне навантаження параметрів мутагенної активності НЕС

Параметр	Генотип	Концентрація
Загальна частота	0,696178*	0,945617*
Рівень мінливості	0,883344*	0,985173*
Перша група	0,692141*	0,796171*
Друга група	0,311783	0,272559
Третя група	0,776512*	0,788993*
Четверта група	0,554393*	0,666222*
П’ята група	0,600173*	0,803479*
Шоста група	0,661715*	0,558347*
Пояснена компонента	2,345337	2,977040
Загальна компонента	0,553161	0,429009

Також цей екогенетичний чинник вагомо слабше впливає на індукцію стерильних форм, що є суттєвим позитивним моментом. Досліджений вихідний матеріал (набір сортів) є доволі перспективним у поєднанні з помірними та оптимальними концентраціями НЕС, тому можна вважати, що оптимальне поєднання для дослідного матеріалу – це поєднання для високого виникнення цінних форм НЕС у концентрації 0,025 % з більшою частиною досліджених сортів. Навіть у більш стійких до мутагенного впливу сортів Полянка та Почайна кількість позитивних змін у сімей та рослин достовірно вища за активності цього мутагену.

Таким чином, для НЕС як мутагену характерна помірна ушкоджувальна дія, але загальна частота спадкових змін та рівень мінливості достовірно залежать від зміни концентрації, та, переважно для сортів Полянка, Почайна (менш мінливі) та Нива одеська (більш мінливий сорт), від взаємодії з генетично зумовленою структурою вихідного матеріалу. Цей чинник ефективний в індукції високо- та низькостеблових форм, деяких варіантів структури колоса – як більш цікавих для дослідження генетичного контролю, так і практично-цінних (довгий та великий колос), змін за строками стиглості (переважно ранньостиглих форм та стійких до хвороб). Він регулярно частіше індукує практично цінні форми.

Цей чинник цілком придатний до використання в процесі генетичного поліпшення не лише через загальну генетичну активність (вищу за ДАБ, маркером чого є наявність великої кількості системних мутацій), але й завдяки більш вагомому компоненту корисних змін у загальному спектрі мутантних змін. За генотипмутагенною взаємодією з нижчою загальною варіативністю (але без вагомих відмінностей за цінною частиною спектра) виокремилися сорти Полянка та Почайна (частково), за більш високою загальною мінливістю (але не відрізнявся за характеристиками спектра) сорт Нива одеська (частково).

Незважаючи на рівну з частотою мутацій варіативність, використання рівня мінливості як параметра оцінки спадкових змін призводить до посилення класифікаційної здатності, особливо в разі застосування кластерного аналізу. Загалом НЕС як за загальною активністю в індукції мутацій, так і за цінною складовою спектра спадкових змін значуще переважав ДАБ.

5.3. Частота та спектр змін за дії НМС під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої

Нітрозоалкілсечовини є потужними хімічними мутагенами через свою здатність вступати в реакції алкілування з нуклеофільними центрами в молекулах ДНК [295, 297]. Специфічність дії нітрозоалкілсечовин зумовлена їхньою структурою та здатністю взаємодіяти з конкретними послідовностями ДНК [301, 302].

Дані щодо загальної частоти мутантних змін, наведені в таблиці 5.12 при дослідженні другого-третього поколінь, показують, що загалом на цьому етапі для виявлення спадкових змін було досліджено (як візуально, так і біометрично) 11 950 сімей.

Таблиця 5.12

Частота мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії НМС (x ± SD, n = 450-500)

Варіант	Загальна кількість сімей	Кількість мутантних сімей	Частота, %
Балатон, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,10^{a}$
Балатон, НМС 0,0125%	500	30	$6,00 \pm 0,32^{b}$
Балатон, НМС 0,025%	500	47	$9,40 \pm 0,41^{c}$
Боровиця, кт.	500	4	$0,80 \pm 0,08^{a}$
Боровиця, НМС 0,0125%	500	26	$5,20 \pm 0,29^{b}$
Боровиця, НМС 0,025%	500	41	$8,20 \pm 0,37^{c}$
Зелений гай, кт.	500	3	$0,60 \pm 0,06^{a}$
Зелений гай, НМС 0,0125%	500	30	$6,00 \pm 0,33^{b}$
Зелений гай, НМС 0,025%	450	44	$9,80 \pm 0,42^{c}$
Золото України, кт.	500	6	$1,20 \pm 0,24^{a}$
Золото України, НМС 0,0125%	500	22	$4,40 \pm 0,32^{b}$
Золото України, НМС 0,025%	500	43	$8,60 \pm 0,40^{c}$
Каланча, кт.	500	5	$1,00 \pm 0,20^{a}$
Каланча, НМС 0,0125%	500	27	$5,40 \pm 0,29^{b}$
Каланча, НМС 0,025%	500	40	$8,00 \pm 0,37^{c}$
Нива одеська, кт.	500	3	$0,60 \pm 0,18^{a}$
Нива одеська, НМС 0,0125%	500	32	$6,40 \pm 0,32^{b}$
Нива одеська, НМС 0,025%	500	54	$10,80 \pm 0,51^{c}$
Полянка, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,12^{a}$
Полянка, НМС 0,0125%	500	21	$4,20 \pm 0,21^{b}$
Полянка, НМС 0,025%	500	32	$6,40 \pm 0,35^{c}$
Почайна, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,14^{a}$
Почайна, НМС 0,0125%	500	22	$4,40 \pm 0,28^{b}$
Почайна, НМС 0,025%	500	35	$7,00 \pm 0,45^{c}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Використовували оптимальні концентрації, що вже довели свою ефективність у практиках з генетичного поліпшення пшениці озимої. У зв’язку з раніше відміченим зростанням шкодочинності для НМС порівняно з

попередніми чинниками вже в одному випадку (Зелений гай, НМС 0,025 %) не вдалося отримати необхідну вибірку з 500 сімей для другого покоління.

За результатами впливу окремих концентрацій показано, що між контролем та НМС 0,0125 % завжди були статистично достовірні відмінності для всіх генотипів за частотою мутацій (F = 11,34; F0,05= 2,48; P < 0,01). Також для усіх сортів була різниця в бік підвищення частоти мутацій за дії НМС 0,025 % від контролю (F = 22,45; F0,05= 2,48; P < 0,01) та з концентрацією НМС 0,0125 % (F = 10,01; F0,05= 2,48; P = 0,01).

Що стосується цього параметра взагалі, то він варіював у таких межах – від 4,2 % (сорт Полянка) до 6,4 % (сорт Нива одеська) за дії НМС 0,0125% та від 6,4% (знов сорт Полянка) до 10,8 % (знов сорт Нива одеська) для НМС 0,025%.

Таким чином, хоча НМС є супермутагеном з більш жорсткою ушкоджувальною здатністю, його активність щодо впливу на рослини стала причиною зниження стандартної вибірки для протоколу з дослідження мутаційного поліпшення лише для одного варіанта – сорту Зелений гай, НМС 0,025 %.

Статистичною достовірно на зміну (зростання) загальної кількості змінених форм вплинув параметр підвищення концентрації (F=205,78; $F_{0,05}$=3,73; P < 0,05), властивості вихідного матеріалу були менш суттєвим, але теж статистично достовірними (F=2,82; $F_{0,05}$=2,76; P=0,05). За попарного порівняні post hoc методом (критерій Тьюкі) знаходимо, що статистично достовірно суттєво відрізнялися від інших сорти Полянка та Почайна (F = 12,14; $F_{0,05}$= 5,17; P < 0,05) – зниженою мутаційною активністю та сорт Нива одеська – вищою мінливістю за дії НМС (F = 6,16; $F_{0,05}$= 6,00; P = 0,05). В усіх випадках варіанти відрізняються один від одного та від контролю.

Методом кластерного аналізу відповідно до спадкової мінливості за показником частоти змін здійснено класифікацію задіяного вихідного матеріалу (рис. 5.9), яка показала поділ усіх сортів на три загальні групи: у першій групі – три генотипи: Балатон, Зелений гай, Нива одеська, які показали в дослідженні високу загальну спадкову мінливість за цим показником; у другий групі –

генотипи Боровиця, Каланча, Золото України; у третьому кластері сорти Полянка та Почайна, що продемонстрували достовірно нижчу генетичну активність в індукції мутацій за дії досліджених концентрацій НМС.

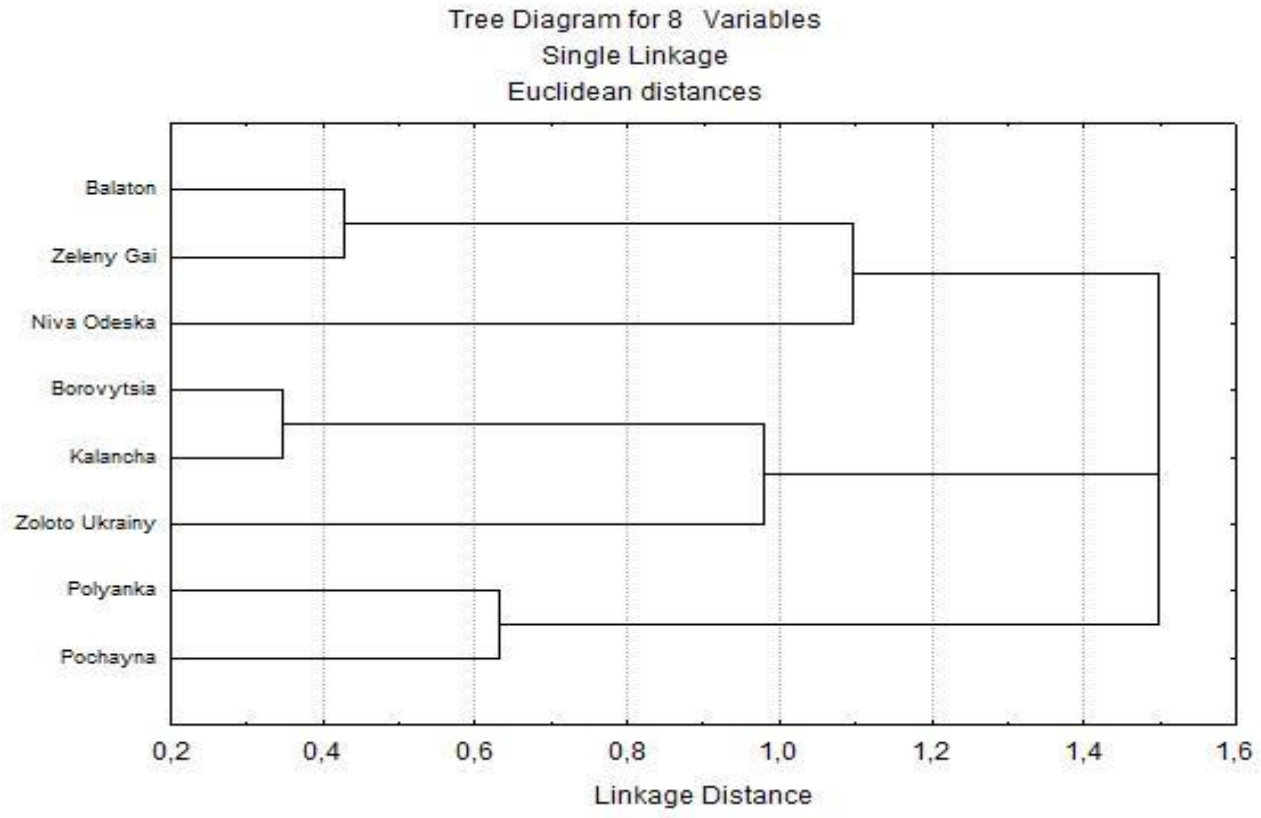


Рис.5.9. Результати кластерного аналізу за показником частоти мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Загальним показником, який показує не лише частоту змін, але й спектр типів успадкування змінених ознак, є рівень мінливості, що обчислюється як співвідношення загальної кількості мутантних випадків до кількості типів ознак, за якими зафіксовано спадкові зміни за дії цього варіанта НМС (табл. 5.13).

За результатами впливу окремих концентрацій так само показано, що між контролем та НМС 0,0125 % завжди були статистично достовірні відмінності для всіх генотипів за рівнем мінливості ($F = 10,02$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$). Також для усіх сортів була різниця в бік підвищення рівня мінливості за дії НМС 0,025 % від контролю ($F = 13,22$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$) та з концентрацією НМС 0,0125 % ($F = 9,34$; $F_{0,05} = 2,48$; $P < 0,01$), крім сорту Каланча ($F = 2,39$; $F_{0,05} = 2,48$; $P = 0,06$).

Таблиця 5.13

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії НМС (x ± SD, n = 450-500)

Варіант	Рівень мінливості	Кількість змінених ознак
Балатон, кт.	0,01 ± 0,01[a]	2
Балатон, НМС 0,0125%	1,20 ± 0,18[b]	20
Балатон, НМС 0,025%	2,54 ± 0,29[c]	27
Боровиця, кт.	0,03 ± 0,01[a]	4
Боровиця, НМС 0,0125%	0,88 ± 0,16[b]	17
Боровиця, НМС 0,025%	2,05 ± 0,25[c]	25
Зелений гай, кт.	0,02 ± 0,02[a]	3
Зелений гай, НМС 0,0125%	1,20 ± 0,16[b]	20
Зелений гай, НМС 0,025%	2,44 ± 0,25[c]	25
Золото України, кт.	0,07 ± 0,01[a]	6
Золото України, НМС 0,0125%	0,66 ± 0,10[b]	15
Золото України, НМС 0,025%	2,06 ± 0,24[c]	24
Каланча, кт.	0,05 ± 0,01[a]	5
Каланча, НМС 0,0125%	0,76 ± 0,19[b]	19
Каланча, НМС 0,025%	1,03 ± 0,21[b]	22
Нива одеська, кт.	0,02 ± 0,01[a]	3
Нива одеська, НМС 0,0125%	1,22 ± 0,21[b]	19
Нива одеська, НМС 0,025%	3,02 ± 0,29[c]	28
Полянка, кт.	0,01 ± 0,01[a]	2
Полянка, НМС 0,0125%	0,55 ± 0,15[b]	13
Полянка, НМС 0,025%	1,41 ± 0,22[c]	22
Почайна, кт.	0,01 ± 0,01[a]	2
Почайна, НМС 0,0125%	0,75 ± 0,15[b]	17
Почайна, НМС 0,025%	1,47 ± 0,29[c]	21

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Слід зауважити, що з кожним зростанням зростала і кількість типів змінених ознак, особливо вагомо між контролем та першою концентрацією, але й між другою та першою теж, хоча у деяких сортах не так різко. Те саме характерне й для сорту Каланча, але, вочевидь, цього недостатньо для суттєвого зростання мінливості.

На рівень мінливості як інтегративний показник зі статистичною достовірністю вплинули як показник підвищення концентрації (F=98,44;

$F_{0,05}$=3,73; P < 0,01), так і показник особливостей вихідного матеріалу (F=21,13; $F_{0,05}$=2,76; P < 0,01). За попарного порівняння відрізнялися сорти Полянка та Почайна (F = 18,11; $F_{0,05}$= 5,17; P < 0,01) – за зниженою мінливістю за дії НМС та сорт Нива одеська – за підвищенням варіативності (F = 14,98; $F_{0,05}$= 6,00; P < 0,01). Незважаючи на нижчу варіативність сорту Каланча він за попарного порівняння не виділився, лише у кластерному аналізі.

Щодо загальних меж мінливості у рівня мінливості як показника, то він змінювався в таких лімітах: від 0,55 (сорт Полянка) до 1,22 (сорт Нива одеська) за дії НМС 0,0125 % та від 1,03 (сорт Каланча) до 3,02 (сорт Нива одеська) за впливу НМС 0,025%. Тобто, через різницю у спектрі спадкових змін вже інші сорти є більш мінливими. В усіх випадках варіанти відрізняються один від одного та від контролю, крім сорту Каланча між першою та другою концентрацією через незначні зміни за кількістю ознак, за якими були отримані зміни.

У результаті кластерного аналізу за рівнем мінливості (рис. 5.10) вихідний матеріал згрупували вже в чотири групи, одна мінорна та три основні. У першому основному кластері однотипні генотипи Балатон, Зелений гай (висока варіативність за дії екогенетичного чинника); у другій – найбільш варіативний сорт Нива одеська (мінорна група); у третій групі – Боровиця, Золото України, Каланча (займають середнє положення, крім сорту Каланча за активності НМС 0,025 % відносно НМС 0,0125 %); четверта група сортів – Почайна, Полянка (менш варіативні за дії усіх концентрацій). Таким чином, за генотипмутагенної взаємодії за дії НМС виділилися сорти Нива одеська, Полянка, Почайна, частково Каланча.

У спектрі спадкових змін за типами було отримано вже 37 змінених ознак за 6 групами за типами мінливості, що більше, ніж у ДАБ та НЕС (додаток С.3), які проаналізували за методами дискримінантного та факторного аналізу для встановлення значущості окремих кластерів (таблиці 5.14, 5.15).

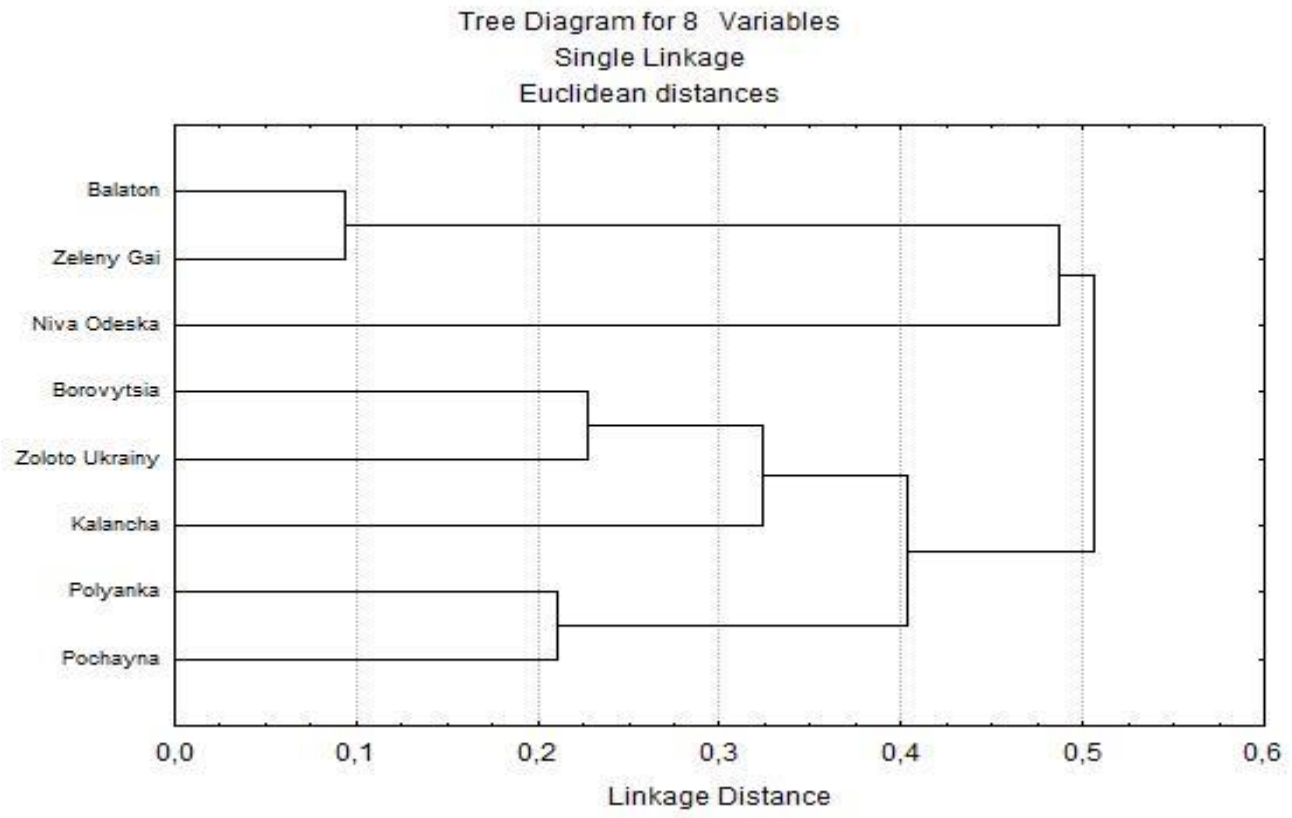


Рис. 5.10. Результати кластерного аналізу за показником рівня мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Перша група досліджених змін містила всю мінливість за архітектурою пагона, містила такі ознаки як товсте стебло, тонке стебло, високостеблові, низькостеблові, напівкарлик, карлик, слаба воскова поволока, відсутність воскової поволоки. Особливе значення має зниження висоти стебла. Більш характерними для дії НМС була індукція форм з високим стеблом (до 1,0 %, у середньому 0,55 %), значуща ймовірність (але більше до середньої) форм зі слабкою восковою поволокою (до 0,6 %, у середньому 0,29 %) та її відсутністю (до 0,4 %, у середньому 0,20 %), низькостеблових (до 0,8 %, у середньому 0,24 %), напівкарликових форм (до 0,6 %, у середньому 0,19 %), інші ознаки слабоваріативні. До регулярних змін, що слабо залежать від сорту та концентрації, віднесли ознаки лише за висотою стебла. Зниження росту рослини більш характерне для підвищення концентрації та середньостеблових сортів. У сортів Полянка, Почайна та Каланча не індукуються карликові форми, у сорту Золото України зафіксовано лише один випадок. Дуже нерегулярні та з

відсутністю залежності зміни за товщиною стебла для усіх вихідних форм та концентрацій (рис. 5.11).



1 2 3 4

Рис. 5.11. Форми зі змінами за висотою стебла пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – високорослa, 2 – контроль, 3, 4 – низькорослі

Друга група – це ознаки структури та кольору (не відмічалися) зерна. Виникнення мутацій за цими ознаками малоймовірне та за варіативністю вона не відрізнялася від попередніх екогенетичних чинників, іноді відмічається (наприклад, для сорту Зелений гай) деяка кількість форм з дрібним зерном (негативні зміни).

Третя група складається з мутацій за структурою колоса. Це такі ознаки, як остистий, безостий, довгий, рихлий, циліндричний, веретеноподібний, щільний, великий, дрібний, напівостистий, ригідний, булавоподібний, загострений, подвійний колос та антоціанові ості (поодинокі випадки, переважно для сортів Каланча та Нива одеська). Більшість мутацій низькоймовірні:остистий колос до

0,4 %, у середньому 0,03 %, регулярний характер у безостих форм; рихлий колос до 0,4 %, у середньому 0,13 %, регулярний характер у частини сортів; циліндричний колос до 0,2 %, у середньому 0,07 %, нерегулярний характер; веретеноподібний колос до 0,6 %, у середньому 0,9 %, регулярний характер у частини сортів; щільний колос до 0,44 %, у середньому 0,09 %, лише у частини вихідних форм; великий колос до 0,11 %, у середньому 0,04 %, регулярний характер; дрібний колос до 0,2 %, у середньому 0,05 %, нерегулярний характер; ригідний колос до 0,4 %, у середньому 0,07 %, нерегулярний характер, залежить від вихідної форми; булавоподібний до 0,22 %, у середньому 0,03 %, нерегулярний характер; загострений колос до 0,2 %, у середньому 0,07 %, нерегулярний характер; подвійний колос до 0,4 %, у середньому 0,03 %, лише у сортів Балатон та Нива одеська за дії НМС 0,025 %.

Виокремилися форми з напівостистим колосом (до 0,6 %, у середньому 0,23 %), форми з довгим колосом (до 0,6 %, у середньому 0,22 % відповідно) та безостим колосом (до 0,6 %, у середньому 0,22 %, нерегулярний характер).



1 2 3 4

Рис. 5.12. Форми зі змінами за структурою пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – довгий великий колос, 2 – спельтоїд, 3 – контроль, 4 – ригідний колос

Більш мінлива четверта група зі змінами за фізіологією онтогенезу. Містить форми зі змінами за стерильністю, ранньостиглістю, пізньостиглістю. Виникнення останніх двох ознак достовірно ймовірно (відповідно до 0,44 %, у середньому 0,24 %; до 0,6 %, у середньому 0,17 %; до 0,6 %, у середньому 0,23 %). Можливість виникнення стерильних форм, навпаки, низька (до 0,4 %, у середньому 0,08 %), що є сприятливим показником (додаток С.3). Таким чином, статистично достовірним є отримання ранньостиглих цінних форм. НМС демонструє ефективність саме в цьому напрямку.

П’ята група складається із системних мутацій, що характерні для високих концентрацій НМС 0,025 %. Містить такі ознаки, як скверхедний колос, спельтоїдний колос, субкомпактоїд, компактоїд, сферококкоїд. Спостерігається доволі значна кількість спельтоїдів (до 0,67 %), значне виникнення скверхедних колосів (до 0,89 %, із суттєвим виникнення у окремих вихідних форм), з’являються компактоїди та сферококкоїди у незначній кількості.

Шоста група складається з господарсько-цінних форм з високою кущистістю та продуктивністю. Вони виникають регулярно для дії НМС (до 1 % для продуктивних форм, у середньому 0,24 % та для кущистих до 0,44 %, у середньому 0,25 %).

Щодо особливостей мутаційного процесу у вихідного матеріалу в дослідженні за результатами дискримінантного аналізу встановлено, що в моделі виявлено фактично всі досліджені ознаки, крім другої (форма зерна) та третьої (структурні зміни колоса) груп змінених ознак (табл. 5.14, 5.15).

Для отриманих центроїдів груп об’єктів мінливість була суттєвою за такими параметрами, як частота змін, що успадковується, рівень мінливості, кількість мутацій у першій (структура пагона), четвертій (зміни онтогенезу), п'ятій (системні мутації), шостій (продуктивні та кущисті форми) групах.

Тобто за характером активності НМС та математичним моделюванням можна статистично достовірно прогнозувати для цієї генетично-активної речовини для дослідженого набору сортів вагому кількість мутантних перспективних комплексних змін.

Таблиця 5.14

Модельні параметри мутагенної активності у пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Параметр моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова лямбда	F-критичне (4,02)	p-рівень
Загальна частота	0,09	0,82	27,14	0,01
Рівень мінливості	0,09	0,84	30,19	0,01
Перша група	0,11	0,79	15,82	0,01
Друга група	0,55	0,32	1,97	0,12
Третя група	0,34	0,49	2,98	0,09
Четверта група	0,09	0,83	28,02	0,01
П’ята група	0,14	0,78	12,78	0,01
Шоста група	0,19	0,67	7,52	0,02

Вагома ймовірність класифікації вихідного матеріалу у факторному просторі, яка зросла порівняно з попередніми чинниками за величиною окремих компонентів.

Таблиця 5.15

Факторне навантаження параметрів

Параметр	Генотип	Концентрація
Загальна частота	0,711479*	0,959177*
Рівень мінливості	0,813990*	0,891779*
Перша група	0,710921*	0,836801*
Друга група	0,301303	0,342009
Третя група	0,696000*	0,478143
Четверта група	0,714083*	0,816162*
П’ята група	0.830911*	0,823209*
Шоста група	0,710011*	0,721440*
Пояснена компонента	2,485990	3,167999
Загальна компонента	0,433439	0,359175

НМС як агент генетичної мінливості може викликати доволі високу кількість різних типів мутантних змін, більше спрямованих на виникнення малих, переважно практично-цінних спадкових змін, але підвищується також кількість негативних перебудов, переважно системних та за структурою колоса. Відносно вагомою є ймовірність отримання практично-цінних форм з довгим озерненим колосом, продуктивних та кущистих, ранньостиглих,

низькостеблових мутантів. Водночас відчутно більша ймовірність індукції форм зі спельтоїдним, сверхедним колосом, високим стеблом, що є негативним моментом для дії НМС. Перспективним моментом є малоймовірне виникнення стерильних форм.

Використаний набір сортів є перспективним у композиції з помірними та оптимальними концентраціями НМС, тому можемо вважати, що оптимальною у випадку цього вихідного матеріалу є НМС у концентрації 0,025 % для високого виходу генетично- та селекційно-цінних форм.

Таким чином, НМС як чинник більш ефективний у концентрації 0,025 %, можливість виникнення ранньостиглих форм з довгим колосом, низькостеблових мутантів. Але порівняно з ДАБ та НЕС підвищується ймовірність несприятливих мутацій. Генотип-мутагенна взаємодія більше характерна для сортів Полянка, Почайна, Нива одеська, частково Каланча. Незважаючи на нижчу достовірність відмінностей, рівень мінливості як показник має більшу диференціюючу здатність. Кластерний аналіз допомагає виокремити з високою ймовірністю різні за варіативністю форми. Підвищується різноманітність індукованих форм, але це відбувається переважно за рахунок системних та несприятливих змін структури. За активністю екогенетичні чинники можна розташувати таким чином: ДАБ → НЕС → НМС.

5.4. Частота та спектр змін за дії ЕМС у дослідженні другого-третього поколінь пшениці озимої

Озима пшениця є основною продовольчою культурою для України та світу. Враховуючи проблеми зміни клімату, поступової міграції та просування культур на південь у районах, які раніше не гарантували стабільно високих урожаїв, генетичне вдосконалення цієї культури набуває нового стратегічного значення [276]. Одним із варіантів стабільного поліпшення є індуковане біорізноманіття шляхом використання відповідних мутагенних чинників [170, 171]. Застосування чинників, що індукують генетичне різноманіття, пов'язане з ефектом так званої мутагенної депресії, що призводить до значних проблем із

збільшенням дози або концентрації цього екогенетичного чинника [184, 188], враховуючи необхідність отримання достатньої кількості життєздатного фертильного матеріалу для дослідження [171].

Застосування сайт-специфічного мутагенезу з встановленням механізму дії специфічної природи чинника дає змогу отримати нові зміни у формах зі стабільними властивостями та ознаками, корисними з позиції селекції чи генетики, зокрема, цінні зміни біохімічної структури за короткий період. Хімічні фактори виявляють значну сайтспецифічність, тобто відношення до певних ділянок спадкової речовини, що приводить до переважної індукції лише певних типів ознак [287, 288].

Дослідження сортоспецифічної активності мутагенів ведеться з першого покоління, оскільки вплив на показники росту й розвитку, формування рослинного організму відбувається саме в ньому [284, 285].

Ключовим є процес взаємодії між генотипом сорту та природою/концентрацією мутагену з урахуванням порогової дії концентрацій агента з меншою ушкоджувальною активністю та сайт-специфічною здатністю[291]. Зменшення кількості цінних змін не тільки може не відбутися, але й їх кількість може суттєво зрости за умови оптимального поєднання концентрації, природи мутагену та генотипу вихідної форми[12, 22].

Усього для контролю та матеріалу після мутагенної дії досліджено 15800 родин у другому-третьому поколіннях. Використано концентрації мутагену, характерні для селекційної практики. Кількість сімей у середньому становила близько 500 на варіант. Винятком є екстремальна концентрація (ЕМС 0,1 %); для деяких більш сприйнятливих сортів, таких як Балатон, Нива одеська, вибірка може становити 400 родин.

Проте ми розділили матеріал на дві групи: перша – це сорти з високою чутливістю до мутагенних впливів, що призвело до більшої депресії в першому поколінні, та друга – більш стійка група генотипів (відповідно за загальною частотою мутацій наведено в таблицях 5.16 та 5.17). Наголосимо, що для обох груп мутагенна дія була статистично значущою як для мінливості за зміни

концентрації екогенетичного чинника (частота збільшується з кожним збільшенням концентрації зі статистичною достовірністю) (F = 127,23; $F_{0,05}$ = 3,86; P <0,01), так і для окремих генотипів (F = 55,16; $F_{0,05}$ = 3,86; P <0,01).

Таблиця 5.16

Загальна частота мутантних випадків за сім'ями в другому-третьому поколіннях пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.. Перша група (більш чутливі до депресійних ефектів) (x ± SD, n = 400-500)

Сорт	Варіант	Кількість сімей	Кількість мутантних випадків
Балатон	Вода	500	2
Балатон	ЕМС 0,025 %	500	34
Балатон	ЕМС 0,05 %	500	45
Балатон	ЕМС 0,1 %	400	60
Золото України	Вода	500	6
Золото України	ЕМС 0,025 %	500	38
Золото України	ЕМС 0,05 %	500	55
Золото України	ЕМС 0,1 %	500	71
Зелений гай	Вода	500	5
Зелений гай	ЕМС 0,025 %	500	31
Зелений гай	ЕМС 0,05 %	500	41
Зелений гай	ЕМС 0,1 %	500	65
Нива одеська	Вода	500	3
Нива одеська	ЕМС 0,025 %	500	35
Нива одеська	ЕМС 0,05 %	500	48
Нива одеська	ЕМС 0,1 %	400	64

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

У результаті факторного аналізу встановлено статистично значущу відмінність від сортів другої групи (F = 12,17; $F_{0,05}$ = 5,16; P = 0,01), частоти за найвищої концентрації коливаються від 13 % до 16 %, тоді як у табл. 8.2 (друга група) загальна частота мутацій за однакової концентрації була для сортів Боровиця –10,2 %, Полянка – 8,8 %, Каланча – до 9,6 %, Почайна – 9,2 %, тобто на рівні 8,8 – 10,2 %, що, по-перше, значно нижче, ніж у сортів першої групи, а по-друге, мінливість усередині групи також значно нижча.

Як можна побачити, більш варіабельні генотипи були серед тих, які продемонстрували більший депресивний вплив на ріст і розвиток у першому

поколінні. Це сорти Балатон (загальна частота до 15 %), Золото України (до 14,2 %), Зелений гай (до 13 %), Нива одеська (до 16 %).

Таблиця 5.17

Загальна частота мутантних випадків за сім'ями в другому-третьому поколіннях пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. Друга група (менш чутливі до депресійних ефектів) (x ± SD, n = 500)

Сорт	Варіант	Кількість сімей	Кількість мутантних
Боровиця	Вода	500	4
Боровиця	ЕМС 0,025 %	500	28
Боровиця	ЕМС 0,05 %	500	37
Боровиця	ЕМС 0,1 %	500	51
Каланча	Вода	500	3
Каланча	ЕМС 0,025 %	500	27
Каланча	ЕМС 0,05 %	500	36
Каланча	ЕМС 0,1 %	500	48
Полянка	Вода	500	2
Полянка	ЕМС 0,025 %	500	23
Полянка	ЕМС 0,05 %	500	33
Полянка	ЕМС 0,1 %	500	44
Почайна	Вода	500	2
Почайна	ЕМС 0,025 %	500	24
Почайна	ЕМС 0,05 %	500	32
Почайна	ЕМС 0,1 %	500	46

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таким чином, за попарного порівняння різних концентрацій між собою та з контролем наявна статистично достовірна різниця, яка переважно відсутня за сортом у шести сортів з восьми досліджених. Генотипмутагенна взаємодія характерна за дії ЕМС для показника загальної частоти мутацій для сортів першої групи. Виконаний кластерний аналіз за загальною частотою мутацій показав (рис. 5.13), що загалом сорти досить чітко поділяються на дві групи за генотипмутагенною взаємодією.

Так, у першій групі більш мінливими за частотою спадкових змін до дії ЕМС були сорти Балатон, Зелений гай, Нива одеська; у другій – Боровиця, Каланча, Полянка, Почайна. Трохи окремо виділявся сорт Золото України, який,

хоч і належав до першої групи за даними табл. 5.16, але за кластерним аналізом виділявся в особливу мінорну групу. Очевидно, це пов'язано з динамікою зміни загальної частоти залежно від концентрації екогенетичного чинника, можливо, за умов переходу між першою та другою концентраціями, інших причин бути не може.

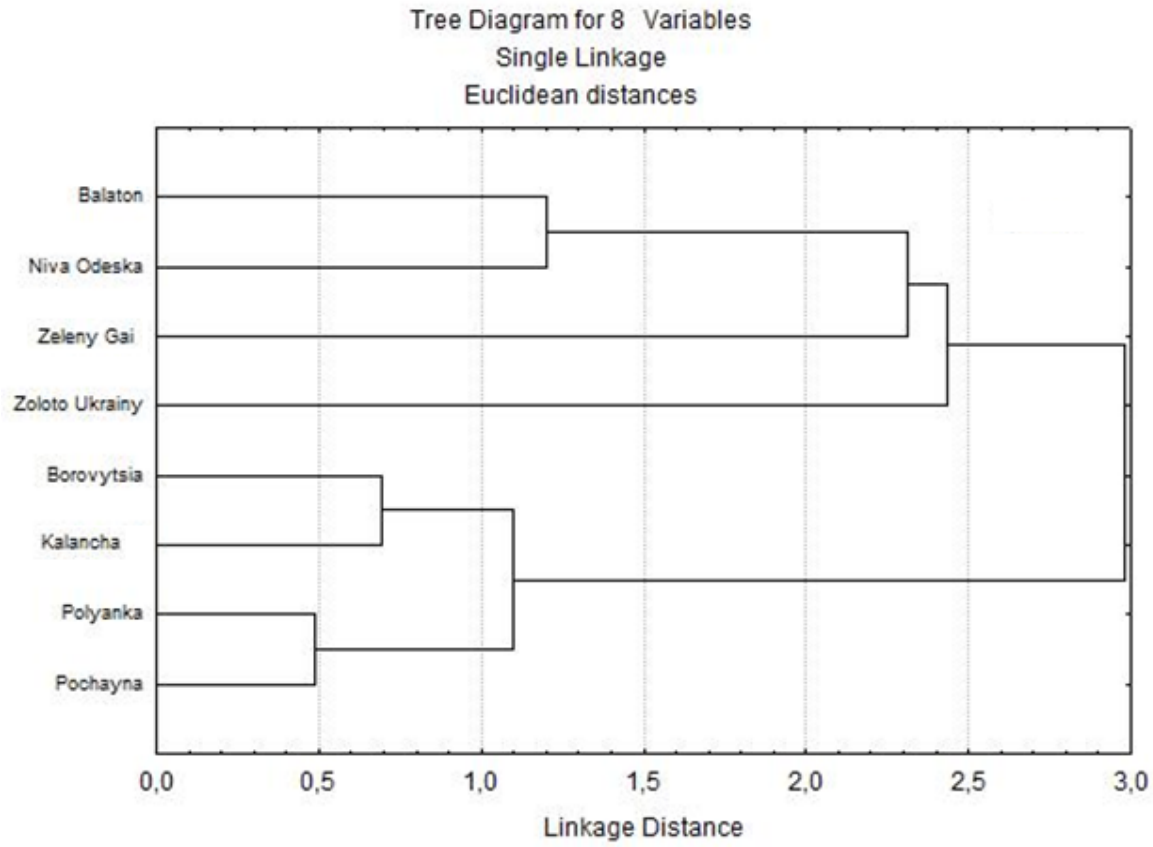


Рис. 5.13. Результати кластерного аналізу для частоти мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Можливо, дещо детальнішу картину дасть рівень мінливості, який, окрім загальної кількості змінених сімей, враховує ще й кількість ознак, за якими ці зміни пройшли, тобто інтегративно оцінює картину з урахуванням особливостей спектра. Необхідно зауважити, що загалом внаслідок дії цього мутагену таких ознак значно менше, ніж для інших хімічних супермутагенів (табл. 5.18 для першої групи сортів та табл. 5.19 для другої групи, дані кластерного аналізу для цього параметра наведено на рис. 5.14). На підставі наведених даних ми виявили також статистично значущі зміни з підвищенням між концентраціями (F =

179,13; $F_{0.05}$ = 3,86; P <0,01) та залежно від генотипу вихідного матеріалу (F = 73,18). ; $F_{0.05}$ = 3,86; P <0,01). Знову можна констатувати відмінності між двома групами сортів (F = 18,34; $F_{0.05}$ = 5,16; P < 0,01) та значну генотипмутагенну взаємодію.

Таблиця 5.18

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ЕМС. Перша група (x ± SD, n = 400-500)

Сорт	Варіант	Рівень мінливості	Змінених ознак, шт.
Балатон	Вода	0,01±0,01[a]	2
Балатон	ЕМС 0,025 %	1,43±0,11[b]	21
Балатон	ЕМС 0,05 %	2,34±0,23c	26
Балатон	ЕМС 0,1 %	4,50±0,25[d]	30
Золото України	Вода	0,07±0,02[a]	6
Золото України	ЕМС 0,025 %	1,37±0,14[b]	18
Золото України	ЕМС 0,05 %	2,86±0,22[c]	26
Золото України	ЕМС 0,1 %	4,12±0,29[d]	29
Зелений гай	Вода	0,05±0,01[a]	5
Зелений гай	ЕМС 0,025 %	1,12±0,09[b]	18
Зелений гай	ЕМС 0,05 %	1,89±0,21[c]	23
Зелений гай	ЕМС 0,1 %	3,77±0,27[d]	29
Нива одеська	Вода	0,02±0,01[a]	3
Нива одеська	ЕМС 0,025 %	1,61±0,11[b]	23
Нива одеська	ЕМС 0,05 %	2,69±0,23[c]	28
Нива одеська	ЕМС 0,1 %	5,12±0,31[d]	32

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

При цьому для першої групи рівень мінливості був за найвищої концентрації від 3,77 (сорт Зелений гай) до 5,12 (сорт Нива одеська), для другої (група більш стійка до впливу) – від 2,11 (сорт Полянка) до 2,69 (сорт Каланча). У всіх випадках відмінності є статистично значущими для всіх концентрацій у всіх сортах, незалежно від групи, як стосовно контролю, так і стосовно загальної частоти спадкових змін за попередньої концентрації. Також кожен раз підвищувалася кількість типів ознак.

Цей показник знову демонструє, що варіабельність у другій групі значно нижча, але відмінності між групами дуже значні навіть за початкової оцінки.

Кластерний аналіз у цьому випадку продемонстрував більш чіткий поділ на дві групи (див. рис. 8.2) без наявності будь-яких другорядних варіантів, а факторний простір аналізу значно менший, ніж у першому випадку. Таким чином, можна вважати математично виправданим, що оцінка є більш точною з позиції рівня мінливості, ніж з позиції загальної швидкості мутацій.

Таблиця 5.19

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ЕМС. Друга група ($x \pm SD$, $n = 400\text{-}500$)

Сорт	Варіант	Рівень мінливості	Змінених ознак, шт.
Боровиця	Вода	$0{,}03\pm0{,}01^{a}$	4
Боровиця	ЕМС 0,025 %	$0{,}95\pm0{,}08^{b}$	17
Боровиця	ЕМС 0,05 %	$1{,}63\pm0{,}17^{c}$	22
Боровиця	ЕМС 0,1 %	$2{,}65\pm0{,}25^{d}$	26
Каланча	Вода	$0{,}02\pm0{,}01^{a}$	3
Каланча	ЕМС 0,025 %	$1{,}03\pm0{,}11^{b}$	19
Каланча	ЕМС 0,05 %	$1{,}66\pm0{,}18^{c}$	23
Каланча	ЕМС 0,1 %	$2{,}69\pm0{,}22^{d}$	28
Полянка	Вода	$0{,}01\pm0{,}01^{a}$	2
Полянка	ЕМС 0,025 %	$0{,}64\pm0{,}07^{b}$	18
Полянка	ЕМС 0,05 %	$1{,}25\pm0{,}17^{c}$	23
Полянка	ЕМС 0,1 %	$2{,}11\pm0{,}21^{d}$	29
Почайна	Вода	$0{,}01\pm0{,}01^{a}$	2
Почайна	ЕМС 0,025 %	$0{,}91\pm0{,}09^{b}$	14
Почайна	ЕМС 0,05 %	$1{,}41\pm0{,}12^{c}$	19
Почайна	ЕМС 0,1 %	$2{,}39\pm0{,}19^{d}$	24

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Тобто за рівнем мінливості кластерний аналіз показав поділ вже на 2 групи відповідно до параметрів мінливості окремих сортів (див. рис. 5.14). Так, до першої групи належали сорти Балатон, Золото України, Зелений гай, Нива одеська, до другої більш толерантні Боровиця, Каланча, Полянка, Почайна.

У спектрі змін ознак за дії ЕМС ідентифіковано 37, для яких спадкові зміни зафіксовані під час фенологічного дослідження другого-третього поколінь, структурного аналізу або за допомогою біометричного аналізу окремих ознак (додаток D.1).

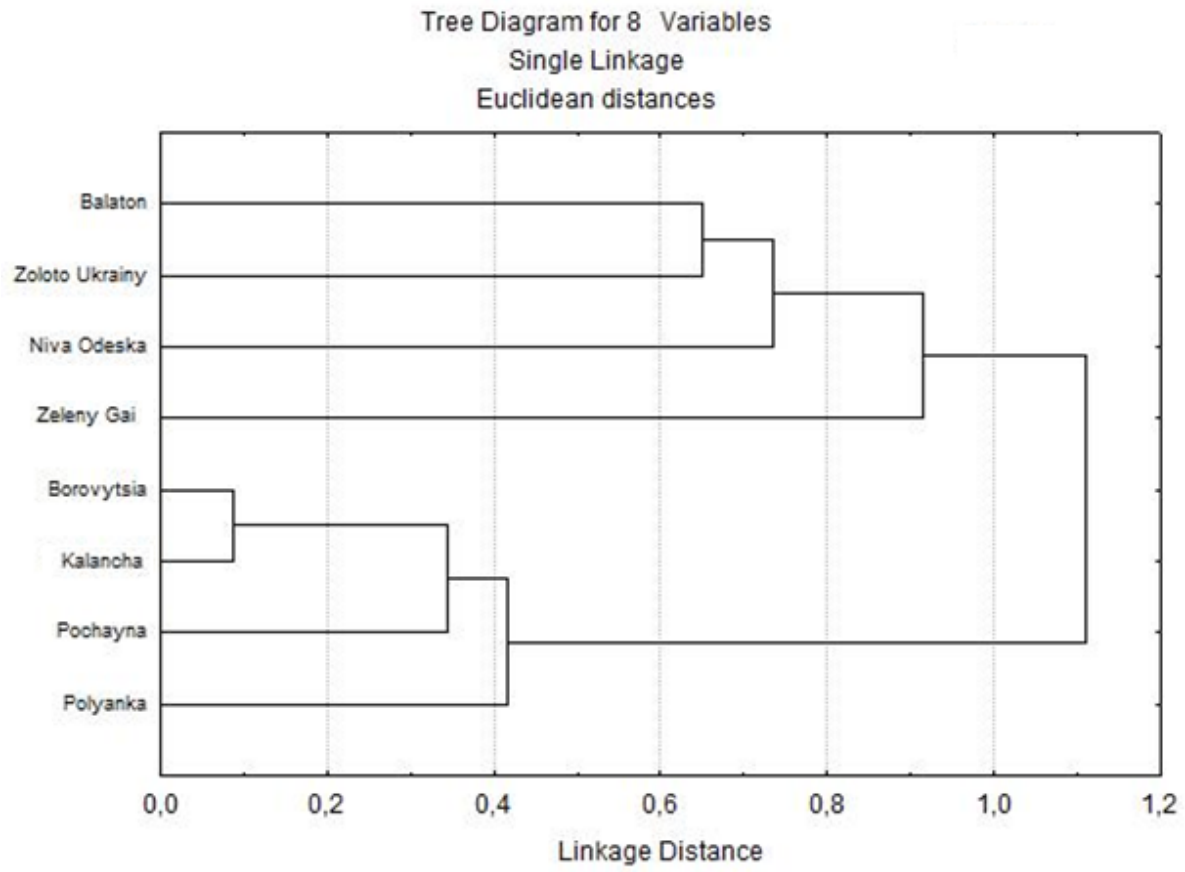


Рис. 5.14. Результати кластерного аналізу для рівня мінливості пшениці озимої за дії ЕМС, 2019 – 2021 рр.

За загальноприйнятою практикою їх поділили на 6 груп за типами змін. Факторний та дискримінантний аналізи виконували для визначення значущості окремих груп, а також таких параметрів, як загальна частота мутацій та рівень мінливості та їх залежність від факторів зміни концентрації мутагену та генотипу вихідного матеріалу.

До першої групи належать зміни в архітектурі будови пагона рослини. Група містить такі ознаки, як товсте стебло, тонке стебло, високе стебло, коротке стебло, напівкарликові форми, слабка воскова поволока і наявність воскової поволоки, відсутність форм з інтенсивною восковою поволокою, що свідчить про низьку ефективність ЕМС в індукції посухостійких форм за цим механізмом (рис. 5.15).

Кількість і різноманітність мутацій у цій групі в цілому зростає зі збільшенням концентрації мутагену для регулярно знайдених форм. При цьому

в цій групі найчастіше трапляються мутації з високим стеблом (до 1,5 %, у середньому до 0,64 %), а також цілком ймовірними можуть бути низькостеблові форми (до 0,8 %, у середньому до 0,30 %), напівкарлик (до 1,0 %, у середньому до 0,26 %), слаба воскова поволока (до 0,8 %, у середньому до 0,43 %) та відсутність воскової поволоки (до 1,0 %, у середньому до 0,36 %). Усі ці ознаки є регулярними та більш характерні для максимальної концентрації.

Решта мутацій у кращому випадку поодинокі, немає різких, присутні екстремальні варіанти, наприклад, карликові форм, які досить характерні для дії ЕМС, особливо за високих концентрацій. Так, ознака товсте стебло – максимум один випадок на варіант, ймовірність появи низька, не залежить від концентрації та генотипу; ознака тонке стебло – до двох випадків на варіант, ймовірність появи низька, не залежить від концентрації та генотипу; напівкарлик – доволі регулярна, виникає переважно за вищих концентрацій ЕМС; карликові форми трапляються за вищих концентрацій. Ознака слаба воскова поволока або відсутність воскової поволоки доволі регулярна, ймовірність появи висока, залежить від концентрації, не залежить від генотипу.

До другої групи належать зміни форми та розміру зерна. Усього враховували три ознаки. Найпоширенішими були мутації з дрібним зерном. Проте навіть цей тип змін не можна вважати регулярними, їх значення для мутаційного процесу невелике (до 0,80 % у максимальному варіанті, але не більше 0,16% у середньому).

Третя група є найбільшою і містить мутаційні зміни, спрямовані на зміну структури колоса, його кольору та структури (за винятком системних мутацій, які входять до п’ятої групи). Усього група містить 15 різних ознак, фактично за всіма ним відбулися зміни, але найбільш ймовірними та регулярними були безостий колос (до 1,0 % максимум, до 0,33 % у середньому, регулярно за варіантами з вихідною остистою формою), довгий колос (до 0,6 % максимум, до 0,25 % у середньому, регулярно за варіантами); напівостистий колос (до 1,2 % максимум, до 0,28 % у середньому, регулярно за варіантами), які мають значення для мутаційного процесу (рис. 5.16).



1 2 3 4

Рис. 5.15. Форми зі змінами за висотою стебла пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – високорослa, 2 – контроль, 3 – низькорослі, 4 – напівкарлик

Їх частота дещо зростає залежно від збільшення концентрації мутагену, але більшою мірою – від генотипу вихідного матеріалу, насамперед для напівостистих, остистих та безостих форм, що логічно. Усі інші типи змін низькочастотні та мають регулярний характер переважно за високих концентрацій.

До четвертої групи увійшли чотири ознаки, зміни яких пов'язані з фізіологічними процесами росту та розвитку рослин. Це такі ознаки, як стерильність, скоростиглість, пізньостиглість. Більш частими та регулярними для всіх варіантів є такі мутації, як ранньо- і пізньостиглі (до 1 % та 1,2 % максимум та в середньому 0,37 % та 0,25 % відповідно). Менша регулярність

пізньостиглості пов’язана з переважною індукцією за високих концентрацій, але відносно переважає для цих варіантів.



1 2 3 4

Рис. 5.16. Форми зі змінами за формою колоса пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – великий колос, 2 – спельтоїди, 3 – контроль, 4 – скверхед

Висока частота (до 1,0 %) характерна для ознаки стерильності. Вона пов’язана з варіантами з високою концентрацією, що робить її менш регулярною, але, на жаль, середній показник 0,27 %, тому вона є високоймовірною за дії ЕМС. Таким чином, група, характерна для мутаційного процесу за дії ЕМС, визначається більше концентрацією, ніж генотипом вихідного матеріалу, має небажано високий ступінь стерильних форм, є сенс для індукції більш корисного співвідношення змін використовувати ЕМС 0,025 % – 0,05 %.

Наступна група зазвичай показує найнижче значення з практичної позиції, але є найбільш цікавою щодо моделювання мутаційного процесу та

генетичного контролю. Це так звані системні мутації (спельтоїди, сверхеди, субкомпактоїди та компактоїди, сферококоїди (останні дві представлені поодинокими випадками), за яких фенотип культурної рослини змінюється настільки різко, що він більше характерний для фенотипу диких родичів. Для цього екогенетичного чинника більш-менш регулярною є лише мутація типу спельтоїд (до 0,5 %) та зміни на сверхед (до 0,75 %, у середньому в обох випадках 0,19 %). Переважно сверхедні колоси трапляються за дії екогенетичного чинника у високих концентраціях. Мутації такого типу для ЕМС як чинника більш характерні. Вперше фіксується вагома, регулярна кількість сверхедів.

До шостої групи належать більш практично-цінні мутантні зміни, які мають високу достовірність, що у майбутньому будуть використовуватися безпосередньо як комерційні сорти. Це більш продуктивні та кущисті родини, ніж контроль, які в наступному поколінні ідентифікували за такою самою ознакою, тобто підтверджували спадковість. Для цього мутагену кількість таких форм доволі вагома, але не є регулярною.

Регулярність і закономірність для окремих параметрів були встановлені за допомогою дискримінантного аналізу (табл. 5.20). При цьому в модель були включені частота мутацій, рівень мінливості, мутації першої, четвертої і п’ятої груп. Зазвичай це характерно для супермутагенів. Дані вказують, що вона переважає за перспективністю ДАБ, але поступається нітрозоалкілсечовинам.

Водночас під час факторного аналізу встановлено (табл. 5.21), що для частоти спадкових змін, рівня мінливості, першої та третьої, четвертої, п’ятої груп мутацій значущим є фактор генотипу вихідного матеріалу. Фактор концентрації був значущим для частоти мутацій та рівня мінливості, першої, третьої, четвертої, п’ятої, шостої груп. Таким чином, ефект цього мутагену менше залежить від генотипу вихідного матеріалу, але достатньо вагомо, щоб говорити про деяку сайт-специфічність.

Таблиця 5.20

Результати дискримінантного аналізу мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ЕМС

Змінні в моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова Лямбда	$F_{критична}$ (4,02)	p-level
Частота мутацій	0,11	0,79	17,23	0,01
Рівень мінливості	0,07	0,92	21,14	0,01
Перша група	0,14	0,70	8,92	0,01
Друга група	0,57	0,31	1,99	0,13
Третя група	0,32	0,55	3,69	0,06
Четверта група	0,11	0,78	16,17	0,01
П’ята група	0,19	0,61	5,14	0,03
Шоста група	0,39	0,47	2,93	0,09

Результати дискримінантного аналізу та факторного аналізу узгоджуються та взаємодоповнюються, цікаво отримати достовірне підтвердження того факту, що цей мутаген є сайт-специфічним та суттєво залежить від вихідного матеріалу в отриманні генетично- та селекційно-цінних форм.

Таблиця 5.21

Факторне навантаження

Зміна	Генотип	Концентрація
Частота мутацій	0,616148*	0,923626*
Рівень мінливості	0,783614*	0,875313*
Перша група	0,622911*	0,776561*
Друга група	0,357780	0,322229
Третя група	0,766511*	0,728113*
Четверта група	0,674513*	0,796612*
П’ята група	0,550213*	0,901179*
Шоста група	0,321734	-0,448767*
Пояснена частина	2,935617	3,347610
Непояснена частина	0,453231	0,379119

Класифікація генотипів у факторному просторі показала, що найбільш значущою генотип-мутагенною взаємодією характеризувалися сорти Балатон, Золото України, Нива одеська, Зелений гай (табл. 5.22). Досить високою

достовірністю взаємодії відзначалися також сорти Боровиця, Полянка та Почайна. Сорт Каланча характеризувався нижчим рівнем класифікації.

Таблиця 5.22

Класифікаційна матриця за канонічним аналізом мутаційної варіативності

Генотип	Відсоток класифікації
Балатон	100,0
Золото України	100,0
Каланча	75,0
Нива одеська	100,0
Боровиця	87,5
Зелений гай	100,0
Полянка	87,5
Почайна	87,5
Усього	92,2

ЕМС як мутагенний чинник демонструє надзвичайно значну залежність від особливостей генотип-мутагенної взаємодії, тобто залежить від особливостей вихідного генотипу з чітким розподілом за генетично зумовленою реактивністю на дію цього мутагенного чинника. Він може бути ефективним в індукції низькорослих та напівкарликових, ранньостиглих форм з довгим колосом, частково ефективний в індукції стійкості до хвороб, але несприятливими є висока стерильність, регулярна поява сверхедів та спельтоїдів, висока різноманітність небажаних структурних та системних змін, високих форм. Водночас він більш ефективний в індукції прогностичного високого виходу цінних форм, ніж ДАБ, але менше, ніж НЕС та НМС. Найоптимальнішим є застосування діапазону концентрації ЕМС 0,025 % - 0,05 %, на сортах першої групи Балатон, Золото України, Нива одеська, Зелений гай. Показник рівня мінливості доволі чітко ідентифікує відповідні форми за кластерним аналізом.

5.5. Частота та спектр змін за дії азиду натрію під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої

Хімічний мутагенез становить інтерес насамперед з позиції більш високої взаємодії з конкретним генотипом, сайт-специфічності стосовно нативної,

вихідної ДНК [15]. По-перше, використання нових факторів на локальному матеріалі (у цьому випадку азиду натрію) дозволяє сподіватися на суттєві зміни за спектром [32, 33]. По-друге, наявність комплексних дрібних змін, без додаткових негативних мутантних ознак, більш характерна для хімічних факторів [273], насамперед у плані біохімічних мутацій [34, 35].

І останнє, але не менш важливе: використання певного чинника, зазвичай у помірній концентрації, може привести до оптимальної системи вихідний матеріал – мутаген з позиції виходу мутації [274], яка за певних умов може збільшити вихід цінних форм, а також загальну мутаційну варіабельність, до 60 – 80%, і не факт, що такі значення можуть бути граничними, особливо для деяких класів раніше не використовуваних або обмежено використовуваних хімічних речовин. Зокрема, використання азиду натрію на деяких зернових культурах також демонструє певні надії в цьому напрямку [37].

При цьому багато хімічних речовин, особливо з високою ушкоджувальною дією, можуть змінюватися в межах однієї концентрації за ступенем пригнічення ознаки до 10-12 % від її абсолютної величини [36, 37].

Якісні відмінності генотип-мутагенної взаємодії привели до необхідності виконання відповідних досліджень частоти й спектру виникаючих змін у максимально широкому діапазоні генотипів з метою порівняння вихідного матеріалу за мінливістю й використання найрізноманітнішого набору мутагенів [165]. При цьому щоразу постає питання обмеження у використовуваних дозах або концентраціях, яке вирішується шляхом моніторингових досліджень у першому поколінні та обмеженням вибірки для встановлення об’єктивних закономірностей мутаційного процесу, його ключових критеріїв [164].

Загалом, дія досліджених концентрацій призвела до суттєвого зниження загального обсягу матеріалу для дослідження з ідентифікації спадкових змін у випадах найвищої концентрації АН 0,1 % для всіх сортів (400 сімей), за винятком Полянки та Почайни, де зниження виживання не було таким критичним та сформували вибірку з 500 вихідних сімей для дослідження дії екогенетичного чинника.

Дані про загальні частоти мутаційних змін у другому-третьому поколіннях для кожного сорту та концентрації мутагенного чинника наведено в таблицях 5.23 та 5.24 для двох груп генотипів відповідно (з вищим рівнем мутагенної депресії у сортів першого покоління для першої групи та з меншим ефектом депресії в тому самому поколінні для другої групи (згодом це буде показано кластерним аналізом). Як і в попередніх дослідженнях, рівень депресії має суттєвий зв'язок із мутаційною мінливістю в наступному поколінні. Це основна причина класифікації рослинного матеріалу такого типу.

Таблиця 5.23

Загальна частота мутацій за дії АН в другому-третьому поколіннях пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. (x ± SD, n = 500)

Сорт	Кількість сімей, шт.	Кількість мутантних випадків, шт.	Частота мутацій, %
Балатон	500,0	2,0	$0,4 \pm 0,1^{a}$
Балатон, АН 0,01%	500,0	34,0	$6,8 \pm 0,3^{b}$
Балатон, АН 0,025%	500,0	49,0	$9,8 \pm 0,4^{c}$
Балатон, АН 0,05%	500,0	69,0	$13,8 \pm 0,6^{d}$
Балатон, АН 0,1%	400,0	84,0	$21,0 \pm 0,6^{e}$
Золото України	500,0	6,0	$1,2 \pm 0,2^{a}$
Золото України, АН 0,01%	500,0	31,0	$6,2 \pm 0,3^{b}$
Золото України, АН 0,025%	500,0	39,0	$7,8 \pm 0,4^{c}$
Золото України, АН 0,05%	500,0	64,0	$12,8 \pm 0,4^{d}$
Золото України, АН 0,1%	400,0	78,0	$19,5 \pm 0,6^{e}$
Зелений гай	500,0	5,0	$1,0 \pm 0,2^{a}$
Зелений гай, АН 0,01%	500,0	27,0	$5,4 \pm 0,3^{b}$
Зелений гай, АН 0,025%	500,0	41,0	$8,2 \pm 0,4^{c}$
Зелений гай, АН 0,05%	500,0	58,0	$11,6 \pm 0,5^{d}$
Зелений гай, АН 0,1%	400,0	77,0	$19,3 \pm 0,7^{e}$
Нива одеська	500,0	3,0	$0,6 \pm 0,2^{a}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Проте, аналізуючи першу групу, ми не знаходимо дуже високої залежності. Так, у сортів першої групи спостерігалися такі показники частоти спадкових змін: Балатон (загальна частота – до 21 %), Золото України (до 19,5 %), Зелений гай (до 19,25 %), Нива одеська (до 20,5 %). Це приблизно такі самі значення, як і

в сортів другої групи. Виняток становили сорти Полянка та Почайна, де мінливість значно нижча, ніж в інших генотипах. Таким чином, можна говорити про відповідь кожного генотипу окремо, а не за групами згідно з ефектами мутагенної депресії.

Для першої групи мутагенна дія була статистично значущою для дисперсії зміни концентрації мутагену ($F = 146,23$; $F_{0,05} = 3,48$; $P < 0,01$) та для взаємодії генотип-мутаген ($F = 6,10$; $F_{0,05} = 2,72$; $P = 0,01$), але не для генотипів ($F = 3,16$; $F_{0,05} = 3,86$; $P = 0,03$).

У таблиці 5.24 зміни концентрації найбільші у сортів другої групи Боровиця (19,75 %), Каланча (21,25 %), Полянка (12,4 %) Почайна (12,2 %), тобто значно нижча для сортів Полянка та Почайна ($F = 17,21$; $F_{0,05} = 4,74$; $P = 7,98*10-4$). Варіативність усередині групи значно вища, ніж для першої.

Таблиця 5.24

Загальна частота мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії АН, друга група ($x \pm SD$, $n = 400$-500)

Сорт	Кількість сімей, шт.	Кількість мутантних випадків, шт.	Частота мутацій, %
Боровиця	500,0	4,0	$0,8 \pm 0,1^{a}$
Боровиця, АН 0,01%	500,0	29,0	$5,8 \pm 0,2^{b}$
Боровиця, АН 0,025%	500,0	40,0	$8,0 \pm 0,4^{c}$
Боровиця, АН 0,05%	500,0	60,0	$12,0 \pm 0,5^{d}$
Боровиця, АН 0,1%	400,0	79,0	$19,7 \pm 0,6^{e}$
Каланча	500,0	3,0	$0,6 \pm 0,1^{a}$
Каланча, АН 0,01%	500,0	31,0	$6,2 \pm 0,3^{b}$
Каланча, АН 0,025%	500,0	39,0	$7,8 \pm 0,4^{c}$
Каланча, АН 0,05%	500,0	65,0	$13,0 \pm 0,5^{d}$
Каланча, АН 0,1%	400,0	85,0	$21,2 \pm 0,6^{e}$
Полянка	500,0	2,0	$0,4 \pm 0,1^{a}$
Полянка, АН 0,01%	500,0	22,0	$4,4 \pm 0,3^{b}$
Полянка, АН 0,025%	500,0	33,0	$6,6 \pm 0,5^{c}$
Полянка, АН 0,05%	500,0	53,0	$10,6 \pm 0,5^{d}$
Полянка, АН 0,1%	500,0	62,0	$12,4 \pm 0,6^{e}$
Почайна	500,0	2,0	$0,4 \pm 0,1^{a}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Проте для всіх сортів у двох групах дія екогенетичного чинника була статистично значущою у всіх випадках: для варіабельності зміни концентрації мутагену ($F = 131,23$; $F_{0,05} = 3,10$; $P < 0,01$), за сортами ($F = 4,92$; $F_{0,05} = 3,59$; $P = 0,03$) і для взаємодії генотип-мутаген ($F = 11,98$; $F_{0,05} = 2,54$; $P < 0,01$).

Так, уже за дії АН 0,01 % різниця з контролем завжди була статистично достовірною з високим значенням ($F = 12,14$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$); за дії АН 0,025 % різниця з контролем теж статистично достовірна для всіх випадків ($F = 17,01$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$), завжди перевершує також вплив попередньої концентрації ($F = 11,34$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$). За дії третьої концентрації АН 0,05 % частота спадкових змін вагомо зростає порівняно з контролем ($F = 25,76$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$) та з дією попереднього варіанта ($F = 10,01$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$). За дії останньої концентрації АН 0,1 % частота спадкових змін вагомо зростає порівняно з контролем ($F = 31,09$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$) та з дією попереднього варіанта (АН 0,05 %) ($F = 8,17$; $F_{0,05} = 4,87$; $P < 0,01$). Таким чином, з поступовим підвищенням концентрації мутагену також поступово, але статистично достовірно за кожного підвищення зростає частота мутацій для другої групи генотипів.

Відмінності були статистично значущими для всіх концентрацій мутагенів у всіх сортах, незалежно від групи, як відносно контролю, так і відносно дії попередньої концентрації (див. табл. 8.8 і 8.9 відповідно).

Щоб остаточно встановити диференціюючу здатність загальної частоти мутацій як індикатора, було виконано кластерний аналіз (рис. 5.17), який продемонстрував, що в цілому всі наведені сорти поділяються на три основні групи за дії АН.

Так, до першої групи належать сорти Балатон, Нива одеська з першої групи, які характеризуються дещо іншою мінливістю за дії помірних концентрацій мутагену. У другій групі сорти Боровиця, Зелений гай, Золото України, Каланча з такою самою мінливістю, як і в першій групі.

До третьої групи належать сорти Полянка та Почайна з найменшою мінливістю за дії АН, насамперед вищих концентрацій (третя та четверта).

Помітно, що азид натрію за дією на окремі групи суттєво відрізняється від раніше досліджених речовин з високою ушкоджувальною здатністю. Можна також зробити висновок, що частота мутацій у прогресії і послідовно зростає зі збільшенням концентрації, особливо високо за останньої, найвищої, концентрації.

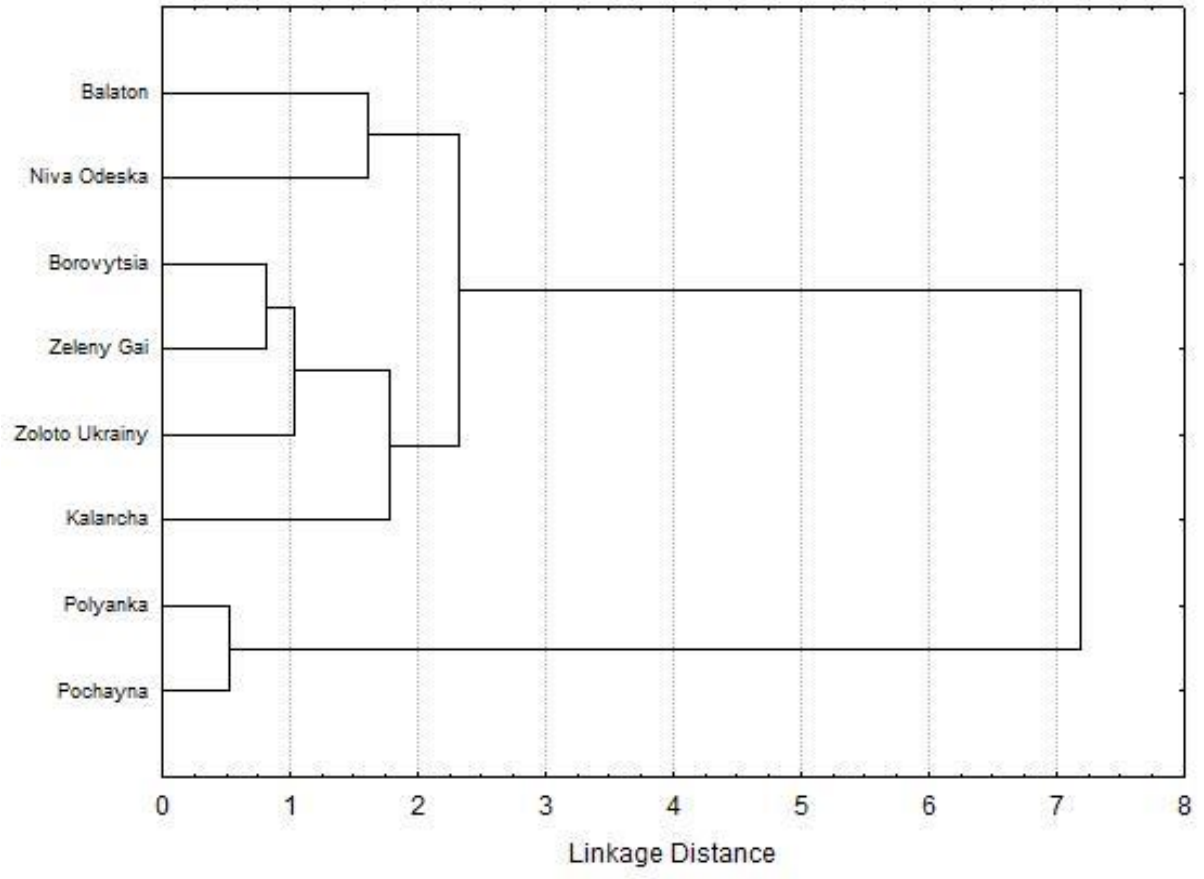


Рис. 5.17. Результати кластерного аналізу за показником загальної частоти спадкових змін пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Однак не менш цікавою, ніж частота спадкових змін, є така основна характеристика, як кількість ознак, що зазнали змін. Таким чином, збільшення загальної частоти не завжди означає збільшення різноманітності мутантного матеріалу для відбору, а в деяких ситуаціях може, навпаки, істотно знизити цей показник. Тому використовується рівень мінливості, розрахований як відношення між кількістю випадків мутантів і кількістю ознак, які зазнали змін (табл. 5.25 для першої групи сортів і табл. 5.26 для другої групи, дані кластерного аналізу для цього параметра наведено на рис. 5.18).

Таблиця 5.25

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії АН, перша група (x ± SD, n = 400-500)

Сорт	Рівень мінливості	Змінені ознаки
Балатон	0,1±0,1[a]	2,0
Балатон, АН 0,01%	1,6±0,2[b]	23,0
Балатон, АН 0,025%	3,1±0,3[c]	32,0
Балатон, АН 0,05%	4,6±0,3[d]	33,0
Балатон, АН 0,1%	6,7±0,4[e]	32,0
Золото України	0,1±0,1[a]	6,0
Золото України, АН 0,01%	1,1±0,2[b]	18,0
Золото України, АН 0,025%	1,6±0,2[c]	20,0
Золото України, АН 0,05%	3,5±0,3[d]	27,0
Золото України, АН 0,1%	6,1±0,3[e]	31,0
Зелений гай	0,1±0,1[a]	3,0
Зелений гай, АН 0,01%	1,0±0,2[b]	19,0
Зелений гай, АН 0,025%	2,1±0,3[c]	25,0
Зелений гай, АН 0,05%	3,8±0,3[d]	33,0
Зелений гай, АН 0,1%	6,4±0,4[e]	33,0
Нива одеська	0,1±0,1[a]	3,0
Нива одеська, АН 0,01%	2,0±0,1[b]	25,0
Нива одеська, АН 0,025%	3,3±0,1[c]	31,0
Нива одеська, АН 0,05%	5,0±0,2[d]	34,0
Нива одеська, АН 0,1%	6,2±0,3[e]	30,0

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Наступний рівень мінливості показали сорти першої групи Балатон (рівень до 6,72), Золото України (до 6,05), Зелений гай (до 6,35), Нива одеська (до 6,15). При цьому істотне зменшення кількості ознак, за якими відбулися мутації зі збільшенням концентрації до максимуму, спостерігається лише в сорту Нива одеська. І за цією ознакою низьким рівнем порівняно із сортами другої групи відрізняються лише Полянка та Почайна, у яких динаміка кількості ознак, однак, залишається незмінною.

Для першої групи мутагенна дія була статистично значущою для дисперсії зміни концентрації мутагену ($F = 111,23$; $F_{0,05} = 3,48$; $P < 0,01$) та для взаємодії генотип-мутаген ($F = 5,15$; $F_{0,05} = 2,72$; $P = 0,02$), але не для генотипів ($F = 3,01$; $F_{0,05} = 3,86$; $P = 0,08$).

Для другої групи дія АН була статистично значущою не лише для дисперсії зміни концентрації мутагену (F = 142,93; $F_{0,05}$ = 3,48; P < 0,01), а також для взаємодії генотип-мутаген (F = 19,34; $F_{0,05}$ = 2,72; P < 0,01) та для генотипів (F = 8,17; $F_{0,05}$ = 3,86; P < 0,01).

Таблиця 5.26

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії АН, друга група (x ± SD, n = 400-500)

Сорт	Рівень мінливості	Змінені ознаки
Боровиця	0,1±0,01[a]	4,0
Боровиця, АН 0,01%	1,2±0,1[b]	20,0
Боровиця, АН 0,025%	2,4±0,2[c]	30,0
Боровиця, АН 0,05%	3,4±0,3[d]	29,0
Боровиця, АН 0,1%	5,9±0,4[e]	30,0
Каланча	0,1±0,1[a]	5,0
Каланча, АН 0,01%	1,3±0,2[b]	22,0
Каланча, АН 0,025%	1,7±0,3[b]	23,0
Каланча, АН 0,05%	3,9±0,4[c]	30,0
Каланча, АН 0,1%	6,1±0,5[d]	29,0
Полянка	0,1±0,1[a]	2,0
Полянка, АН 0,01%	0,6±0,1[b]	15,0
Полянка, АН 0,025%	1,4±0,2[c]	22,0
Полянка, АН 0,05%	2,8±0,3[d]	27,0
Полянка, АН 0,1%	3,4±0,4[e]	28,0
Почайна	0,1±0,1[a]	2,0
Почайна, АН 0,01%	0,8±0,1[b]	18,0
Почайна, АН 0,025%	1,4±0,2[c]	21,0
Почайна, АН 0,05%	2,9±0,3[d]	29,0
Почайна, АН 0,1%	3,9±0,3[e]	32,0

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

У таблиці 5.26 рівень мінливості за найвищою концентрацією був для сортів другої групи Боровиця (5,93), Каланча (6,16), Полянка (3,47), Почайна (3,90), тобто значно нижчий для сортів Полянка та Почайна (F = 22,17; $F_{0,05}$ = 4,74; P < 0,01). Варіативність усередині групи значно вища, ніж для першої.

Для всіх генотипів у цих двох групах дія АН була статистично значущою у всіх варіантах: для мінливості зі зміною концентрації мутагену (F = 93,17; $F_{0,05}$

= 3,10; P < 0,01), за генотипами (F = 4,17; $F_{0,05}$ = 3,59; P = 0,04) і для взаємодії генотип-мутаген (F = 10,02; $F_{0,05}$ = 2,54; P < 0,01).

Відмінності були статистично значущими для всіх концентрацій мутагенів у всіх сортах, незалежно від групи, як відносно контролю, так і відносно ефекту попередньої концентрації, за одним винятком – крім різниці між варіантами Каланча, АН 0,01%, і Каланча, АН 0,025% (F = 4,08; $F_{0,05}$ = 4,82; P = 0,07).

Якщо кластерний аналіз інших хімічних мутагенів продемонстрував деякі відмінності в класифікації генотипів і більшу системність другого показника, то в цьому випадку його результати суттєво не відрізнялися (рис. 5.18). Знову всі сорти, представлені під впливом АН, поділяються на три однакові групи.

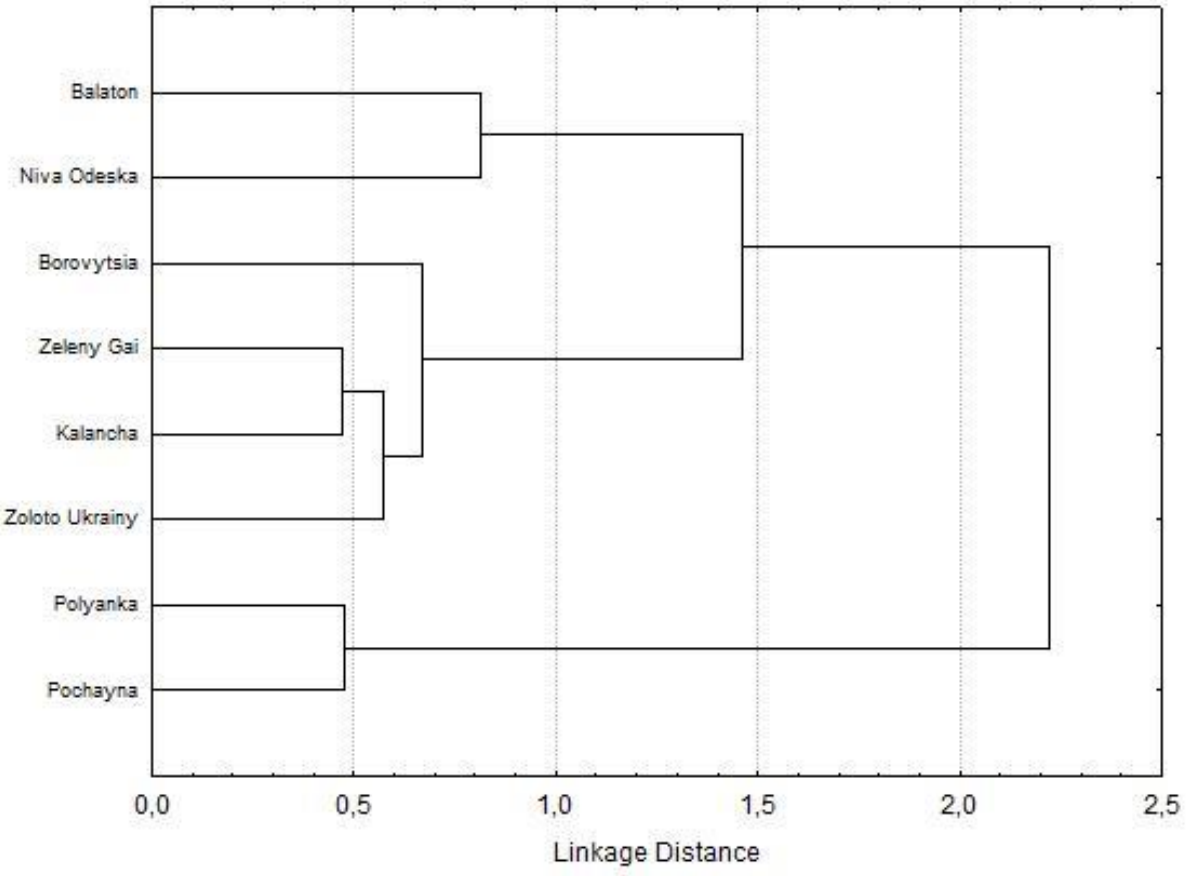


Рис. 5.18. Результати кластерного аналізу за показником рівня мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Так, до першої групи належать сорти Балатон, Нива одеська з першої групи, які характеризуються дещо іншою мінливістю за дії помірних концентрацій мутагену. У другій групі – сорти Боровиця, Зелений гай, Золото

України, Каланча з такою самою мінливістю, як і в першій групі. До третьої групи належать сорти Полянка та Почайна з найменшою мінливістю за дії АН, насамперед у найвищих концентраціях (третя та четверта).

Кластерний аналіз за рівнем мінливості продемонстрував аналогічний поділ на три групи, як і попередній параметр.

Незважаючи на попередні випадки з іншими мутагенами, не можна вважати математично виправданим, що оцінка є більш точною з позиції рівня мінливості, ніж з позиції загальної частоти мутацій. Лише в одному випадку, сорт Нива одеська, кількість змінених ознак менша зі статистичною значущістю для дії АН 0,1 %.

У спектрі було отримано всього 37 змінених ознаки за 6 групами мінливості, які були проаналізовані за дискримінантним та факторним аналізом для виявлення значущості окремих груп. Ця кількість ознак приблизно на рівні дії ЕМС як екогенетичного чинника.

Першу групу становили мутації за ознаками будови рослин. До цієї групи належать такі ознаки, як товсте, тонке, високе та коротке стебло, напівкарликові та карликові форми, рослини з інтенсивним, слабким та з наявністю або відсутністю (за ознакою батьківського сорту) воскової поволоки. Що стосується групи, новим фактом стала висока ймовірність за індукції дії АН рідкісної мутації за товщиною стебла (до 0,25 - 0,50%) і карликових або напівкарликових форм за високої концентрації (до 0,75 - 1,00%). АН як мутаген дуже ефективний для індукції будь-якого типу мутацій першою групою, лише за винятком форм без воскової поволоки. Найвища (до 1,50 - 1,75 %) ймовірність появи високорослих і низькорослих форм, слабкої воскової поволоки, які є на кожному варіанті (тобто належать до регулярних змін) (рис. 5.19).



1 2 3 4

Рис. 5.19. Форми зі змінами за висотою стебла пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – високорослa, 2 – контроль, 3 – низькорослa, 4 – напівкарлик

Другу групу складають мутанти за розміром і формою зерен. Це такі ознаки, як діжкоподібне зерно, дрібне зерно, велике зерно. Більш-менш ймовірною (до 0,20 %, для деяких сортів її ймовірність зменшується зі збільшенням концентрації) лише мутація за великим зерном, інші мутації трапляються нерегулярно. Мутанти з великим зерном частіше відмічалися в сортів першої групи ($F = 7,01$; $F_{0,05} = 4,32$; $P = 0,02$).

Третю групу становлять мутації за структурою колоса (найчисленніші, 15 різних типів). Більшість цих мутацій мають тенденцію відбуватися частіше зі збільшенням концентрації, за винятком великого колоса та деяких інших рідкісних мутацій (рис. 5.20).



1 2 3 4

Рис. 5.20. Форми зі змінами за структурою пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.: 1 – спельтоїд, 2 – спельтоїд(н, 3 – контроль, 4 – напівостистий колос

Для сортів першої групи та ще двох варіабельних генотипів з другої групи – Боровиця та Каланча – характерна наявність більшої кількості таких мутацій, як довгий та великий колос. Для менш варіабельних сортів більше притаманні антоціанові ості та напівостисті колоси. Форми зі зміною колоска від безостий до остий трапляються частіше (майже в чотири рази), ніж від остий до безостий. АН як мутаген ефективний за індукції безостих, довгих, дрібних і щільних колосків (у середньому 0,20 – 0,40 %).

Четверту групу утворюють мутантні форми зі змінами фізіології росту й розвитку рослин, які є одними з найбільш варіабельних, незважаючи лише на чотири ознаки: стерильність, ранньостиглість, пізньостиглість. Більш ймовірними (для всіх сортів, переважно для перших-других концентрацій) є мутації за раньостиглістю (до 1,75 %). Для окремих сортів (для третьої-четвертої концентрацій) пізнє дозрівання може бути більш імовірним (до 1,75 % для сорту Золото України за АН 0,1%, не більше 1,0% для інших генотипів). Стерильність

більш характерна для концентрацій АН 0,05% - 0,1% і практично не виникає за низьких концентрацій. Загалом дві ознаки (ранньостиглість, пізньостиглість) для цієї групи є модельними для процесу мутацій у рослин.

П’ята – група системних мутацій (надзвичайні зміни в структурі колоса, що виходять за межі культурної форми та призводять до фенотипу диких родичів пшениці). Такі ознаки найбільш вірогідні за дії концентрацій АН 0,05 % - АН 0,1%, а за низьких концентрацій майже не виникають. Більш ймовірна поява сверхедів (до 1,0 % для деяких сортів) та інколи спельтоїдів (особливо для Боровиці та Золота України за АН 0,1 %), часом можуть утворюватися навіть за низьких концентрацій. Інші мутації трапляються досить рідко. Цей тип мутацій не цікавий для селекційної практики.

До шостої групи належать сільськогосподарські форми з високою врожайністю зерна або здатністю до кущення. Вони є в більшості сортів, переважно для концентрацій АН 0,01% та АН 0,025%. Їх ймовірність зменшується зі збільшенням концентрації для всіх сортів. Цей тип мутацій не дуже поширений та не є регулярним.

Для мутаційного процесу в процесі дискримінантного аналізу встановлено модельність окремих параметрів за групами (табл. 5.27).

Таблиця 5.27

Модельні параметри мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії АН

Параметр у моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова Лямбда	F-критичне (4,34)	p-рівень
Загальна частота	0,09	0,57	5,66	0,02
Рівень мінливості	0,08	0,45	9,24	0,01
Перша група	0,06	0,40	11,02	0,01
Друга група	0,53	0,76	2,39	0,09
Третя група	0,11	0,56	6,49	0,01
Четверта група	0,07	0,42	10,07	0,01
П’ята група	0,18	0,62	4,04	0,06
Шоста група	0,25	0,68	2,03	0,11

Суттєвими вони були за загальною частотою спадкових змін, рівнем мінливості, мутацій у першій, третій, четвертій групах, тобто для АН

статистично достовірний вплив на меншу кількість груп, ніж для інших мутагенів, що демонструє вищу специфічність цього чинника.

Підсумково щодо дії АН, то можна достовірно прогнозувати для цього екогенетичного чинника для дослідженого вихідного матеріалу вагому кількість (у порівнянні) мутантних форм з високим стеблом та низькорослих, напівкарликових форм, рослин з довгим озерненим колосом з великим зерном. Також АН є ефективним за мутаціями по стійкості до хвороб та виникнення ранньостиглих форм. Статистично достовірно ймовірність впливу факторів концентрації АН та вихідного матеріалу для обробки показує, що значно більша кількість показників уже залежить від сайтспецифічності дії мутагену. Таким чином, генотипмутагенна взаємодія для мутаційного процесу з виникненням нових форм є дуже високою та індивідуальна взаємодія із сортом має вирішальне значення для виходу господарсько-цінних форм.

Отримані дані свідчать про достатню ефективність застосованого супермутагену як щодо індукції загальної мінливості, так і щодо впливу на окремі ознаки. Діапазон змінених ознак широкий, по суті, максимальний.

При цьому необхідно зауважити, що ефективність цього агента полягає насамперед у зміні висоти рослин (індукція низькорослих і напівкарликових форм як обов’язкової складової інтенсивного екотипу), скоростиглості та стійкості до хвороб. Однак шостої групи в моделі немає.

Крім того, дискримінантний аналіз (рис. 5.21) ще раз продемонстрував чітку різницю в ефектах окремих концентрацій мутагенів. Тоді як ефекти першої та другої концентрацій змішані, однак хмара дат у цьому випадку далека від змішування. Друга і третя концентрації можуть частково змішуватися, але не перша. Повністю виділяється високим значенням остання концентрація. Отримані дані свідчать про те, що перша-третя концентрації можуть бути більш ефективними частково (залежно від генотипу) за своєю дією. Підсумовуючи попередній аналіз, перша і друга концентрації, лише для окремих генотипів – третя (Полянка і Почайна) будуть ефективні для практики з генетичного поліпшення.

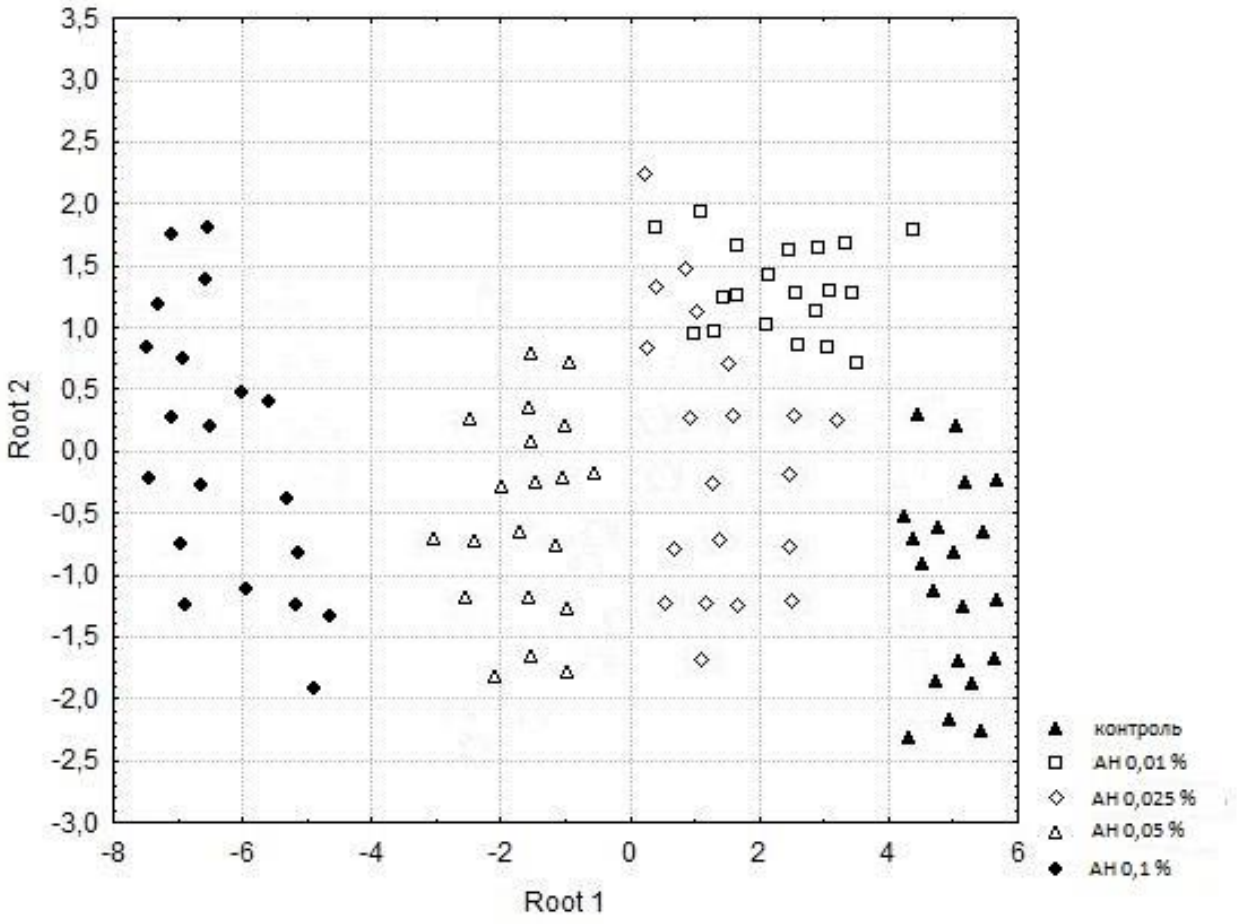


Рис. 5.21. Класифікація у факторному просторі

Класифікація у факторному просторі отриманих даних показала, що найефективніше за генотипмутагенною взаємодією проявили себе такі сорти, як Нива одеська, Полянка та Почайна. Два останніх – за показником зниження мінливості (табл. 5.28).

Таблиця 5.28

Класифікація об’єктів за сортами пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Генотип	Відсоток класифікації
Балатон	72,5
Золото України	75,0
Каланча	70,0
Нива одеська	100,0
Боровиця	72,5
Зелений гай	70,0
Полянка	100,0
Почайна	100,0
Всього	86,3

Отримані дані свідчать про те, що використання азиду натрію як мутагенного чинника має бути спрямоване насамперед на отримання форм для використання як компонентів для подальшого поліпшення існуючих сортів шляхом рекомбінантної селекції. Набагато менша ймовірність створення ліній, які можна використовувати безпосередньо як комерційні сорти.

Оптимальніше використовувати цей мутаген як чинник для індукції низькорослих форм з довгим колосом, ранньостиглих ліній, які завдяки цій особливості можуть уникнути типової травнево-червневої посухи, характерної для нашого регіону. Перспективним є використання азиду натрію в селекції на стійкість до хвороб, проте в цілому досить широкий спектр речовин продемонстрував свою ефективність для цього виду поліпшення.

На відміну від попередніх, хоча дані концентрації наближалися до напівлетальної депресії в першому поколінні, вони не демонстрували значного зниження мутаційної активності. Таким чином, навіть більш висока концентрація мутагену призвела лише до значного збільшення індукції біорізноманіття. Діапазон концентрації, що використовується, у принципі застосовний без серйозних проблем для отримання генетично-цінних форм, коли це необхідно.

Проте зсув у бік більшої складності та збільшення частки несприятливих змін приводить до висновку, що і в цьому випадку оптимальніше використовувати оптимальні та низькі концентрації, насамперед у діапазоні 0,01 % - 0,05%. При цьому першу та другу (0,025%), за результатами аналізу, потрібно використовувати без урахування генотипу вихідного матеріалу, а останню – лише для окремих вихідних форм, особливо тих, що продемонстрували малу мінливість (два сорти) у наших дослідженнях.

Досліджений вихідний матеріал (набір сортів) є доволі перспективним у поєднанні з помірними та оптимальними концентраціями АН, тому можна вважати, що оптимальне поєднання для дослідного матеріалу – це поєднання для високого виникнення цінних форм АН у концентраціях 0,025 % - 0,05 % з більшою частиною досліджених сортів (крім Каланчі, Полянки та Почайни).

Мутаген має надзвичайно високу активність лише у поєднанні з частиною генотипів (хоча у нашому досліджені це була переважна більшість), тому оптимізація виходу цінних форм особливо потребує урахування сайтспецифічної взаємодії з вихідним матеріалом.

5.6. Частота та спектр змін за дії ДМС під час дослідження другого-третього поколінь пшениці озимої

Роль екогенетичного чинника як агента мінливості проявляється насамперед як у можливості швидкого перетворення форм інтенсивного екотипу для місцевих умови, так і в удосконаленні індивідуальних ознак (зі збереженням решти в первозданному вигляді) для місцевих сортів і ландрас [168]. Перший пов'язаний з тим, що такі зміни загалом завжди мають комплексний характер, і розраховувати на отримання тільки нейтрально-позитивних зрушень досить важко [191]. Другий момент – це генетично зумовлені механізми стійкості до впливу окремих мутагенів та мутаційного тиску в цілому [187].

Водночас фактом є те, що можна знайти форми, насамперед серед місцевого генетичного різноманіття [177], з більшою чутливістю саме до сайтспецифічної дії окремих хімічних агентів, переважно за помірної дії [9].

Усього для контролю та матеріалу після мутагенної дії досліджено 13600 родин у другому-третьому поколіннях. Використано концентрації мутагену, характерні для селекційного процесу. Кількість сімей в основному варіюється від 500 до 300 на варіант. Винятком є екстремальна концентрація (ДМС 0,05%), для деяких більш сприйнятливих сортів, таких як Балатон, Нива одеська, вибірка може становити 200 родин (табл. 5.29).

Сорти були поділені на дві групи згідно з вагомістю отриманих мутагенних депресійних ефектів у першому поколінні, і дані про загальну частоту мутацій для кожного сорту та варіанта представлені таким чином, щоб більш сприйнятливі сорти (згодом це буде показано групуванням за допомогою кластерного аналізу) були в таблиці 5.29, а значно менш мінливі за дії ДМС – у таблиці 5.30 (що вже бачимо за різницею в обсязі матеріалу, що вижив).

Таблиця 5.29

Частота мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ДМС (x ± SD, n = 200-500). Перша група

Варіант	Загальна кількість сімей	Кількість мутантних сімей	Частота, %
Балатон, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,10^{a}$
Балатон, ДМС 0,0125%	500	52	$10,40 \pm 0,59^{b}$
Балатон, ДМС 0,025%	300	67	$22,33 \pm 0,92^{c}$
Балатон, ДМС 0,05%	200	43	$21,50 \pm 0,88^{c}$
Золото України, кт.	500	6	$1,20 \pm 0,24^{a}$
Золото України, ДМС 0,0125%	500	46	$9,20 \pm 0,67^{b}$
Золото України, ДМС 0,025%	400	78	$19,50 \pm 0,89^{c}$
Золото України, ДМС 0,05%	350	64	$18,29 \pm 0,84^{c}$
Зелений гай, кт.	500	3	$0,60 \pm 0,20^{a}$
Зелений гай, ДМС 0,0125%	500	51	$10,20 \pm 0,65^{b}$
Зелений гай, ДМС 0,025%	400	71	$17,75 \pm 0,78^{c}$
Зелений гай, ДМС 0,05%	300	62	$20,67 \pm 0,91^{d}$
Нива одеська, кт.	500	3	$0,60 \pm 0,21^{a}$
Нива одеська, ДМС 0,0125%	500	51	$10,20 \pm 0,54^{b}$
Нива одеська, ДМС 0,025%	300	60	$20,00 \pm 0,89^{c}$
Нива одеська, ДМС 0,05%	200	35	$17,50 \pm 0,76^{d}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Як можна побачити, більш варіабельні сорти також були серед тих, які продемонстрували вищі депресійні ефекти в онтогенезі в першому поколінні. Загальна частота спадкових змін становила для сортів: Балатон (загалом до 22,3 %), Золото України (до 19,6 %), Зелений гай (до 20,67 %), Нива одеська (до 20,0 %).

При попарному порівнянні виявлено, що немає достовірної різниці між концентраціями ДМС 0,025% та ДМС 0,05% для сортів Балатон та Золото України ($F = 4,02$; $F_{0,05} = 5,11$; $P = 0,07$), тобто з певним спадом частоти ми фактично спостерігаємо плато між концентраціями, для двох інших різновидів є відмінності в динаміці зміни. В усіх інших випадках частота статистично достовірно відрізняється за попарного порівняння та відносно контролю.

Таблиця 5.30

Частота мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ДМС (x ± SD, n = 300-500). Друга група

Варіант	Загальна кількість сімей	Кількість мутантних сімей	Частота, %
Боровиця, кт.	500	4	$0,80 \pm 0,11^{a}$
Боровиця, ДМС 0,0125%	500	48	$9,60 \pm 0,39^{b}$
Боровиця, ДМС 0,025%	400	67	$16,75 \pm 0,68^{c}$
Боровиця, ДМС 0,05%	350	65	$18,57 \pm 0,83^{d}$
Каланча, кт.	500	5	$1,00 \pm 0,22^{a}$
Каланча, ДМС 0,0125%	500	47	$9,40 \pm 0,58^{b}$
Каланча, ДМС 0,025%	400	85	$21,25 \pm 0,89^{c}$
Каланча, ДМС 0,05%	300	75	$25,00 \pm 1,09^{d}$
Полянка, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,20^{a}$
Полянка, ДМС 0,0125%	500	40	$8,00 \pm 0,33^{b}$
Полянка, ДМС 0,025%	450	57	$12,67 \pm 0,45^{c}$
Полянка, ДМС 0,05%	400	71	$17,75 \pm 0,69^{d}$
Почайна, кт.	500	2	$0,40 \pm 0,19^{a}$
Почайна, ДМС 0,0125%	500	42	$8,40 \pm 0,41^{b}$
Почайна, ДМС 0,025%	450	59	$13,11 \pm 0,50^{c}$
Почайна, ДМС 0,05%	400	73	$18,25 \pm 0,72^{d}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Так, сорт Зелений гай демонструє поступове зростання частоти зі збільшенням концентрації, тоді як частота мутацій у сорту Нива одеська значно знижується. Таким чином, концентрації, близькі до ДМС 0,025%, можна вважати оптимальними в більшості випадків (крім сорту Зелений гай), для більшості генотипів критичне значення мутагену з позиції індукованого біорізноманіття лежить в діапазоні ДМС 0,025% – ДМС 0,05%.

Тобто дію ДМС з тією самою динамікою, що й для попередніх екогенетичних чинників, демонструє лише сорт Зелений гай.

У результаті факторного аналізу встановлено статистично значущу відмінність від сортів другої групи ($F = 14,22$; $F_{0,05} = 5,16$; $P < 0,01$), показники за найвищої концентрації коливаються від 19,55 % до 22,33 %, тоді як у табл. 8.15

загальна частота мутацій за однакової концентрації була для генотипів другої групи для сорту Боровиця (18,57 %), Каланча (25,00 %), Полянка (17,75 %) Почайна (18,25 %), тобто на рівні 17 – 18 %, що, по-перше, суттєво нижче, ніж у сортів першої групи, а по-друге, мінливість усередині групи також значно нижча, з одним винятком – для сорту Каланча з дуже високим показником для ДМС 0,05. %. Саме ці винятки можуть у майбутньому стати основою для оптимального генотипмутагенного поєднання з позиції створення нових цінних форм. Однак тут необхідно розглядати кількість і значення змінених ознак у спектрі мутацій як наступний етап цього дослідження. За попарного порівняння виявляємо, що для всіх сортів характерне поступове значне збільшення змінених ознак зі збільшенням концентрації. Група стабільна та однорідна за цією ознакою, критичні значення явно перевищують ДМС 0,05%.

Проте для обох груп мутагенна дія була статистично значущою як для дисперсії зміни концентрації мутагену (для першої групи $F = 156,11$; $F_{0,05} = 3,86$; $P < 0,01$; для другої групи $F = 124,09$; $F_{0,05} = 3,86$; $P < 0,01$), так і для окремих генотипів (для першої групи $F = 17,47$; $F_{0,05} = 4,11$; $P < 0,01$; для другої групи $F = 29,36$; $F_{0,05} = 4,11$; $P < 0,01$).

Загалом усі сорти належать до стабільних генотипів і рівень спонтанної мінливості є низьким, а для сучасних сортів, у яких відзначається значно нижча стабільність генома, він навіть дуже низький.

Виконаний кластерний аналіз за загальною частотою мутацій показав (рис. 5.22), що в цілому сорти досить чітко поділяються на 4 групи за генотип-мутагенною взаємодією.

Так, до першої групи віднесли сорти, що були більш сприйнятливими до дії ДМС: Боровиця, Зелений гай, Нива одеська Золота України. У другій основній групі були сорти Полянка, Почайна, які виділялися трохи окремо, меншою мінливістю під дією всіх концентрацій. Сорт Каланча виділився в особливу мінорну групу після кластерного аналізу так само, як Балатон для наступної мінорної групи (за особливістю дії концентрації ДМС 0,025 %). Очевидно, це

пов'язано з динамікою зміни загальної частоти залежно від концентрації мутагену; інших причин бути не може.

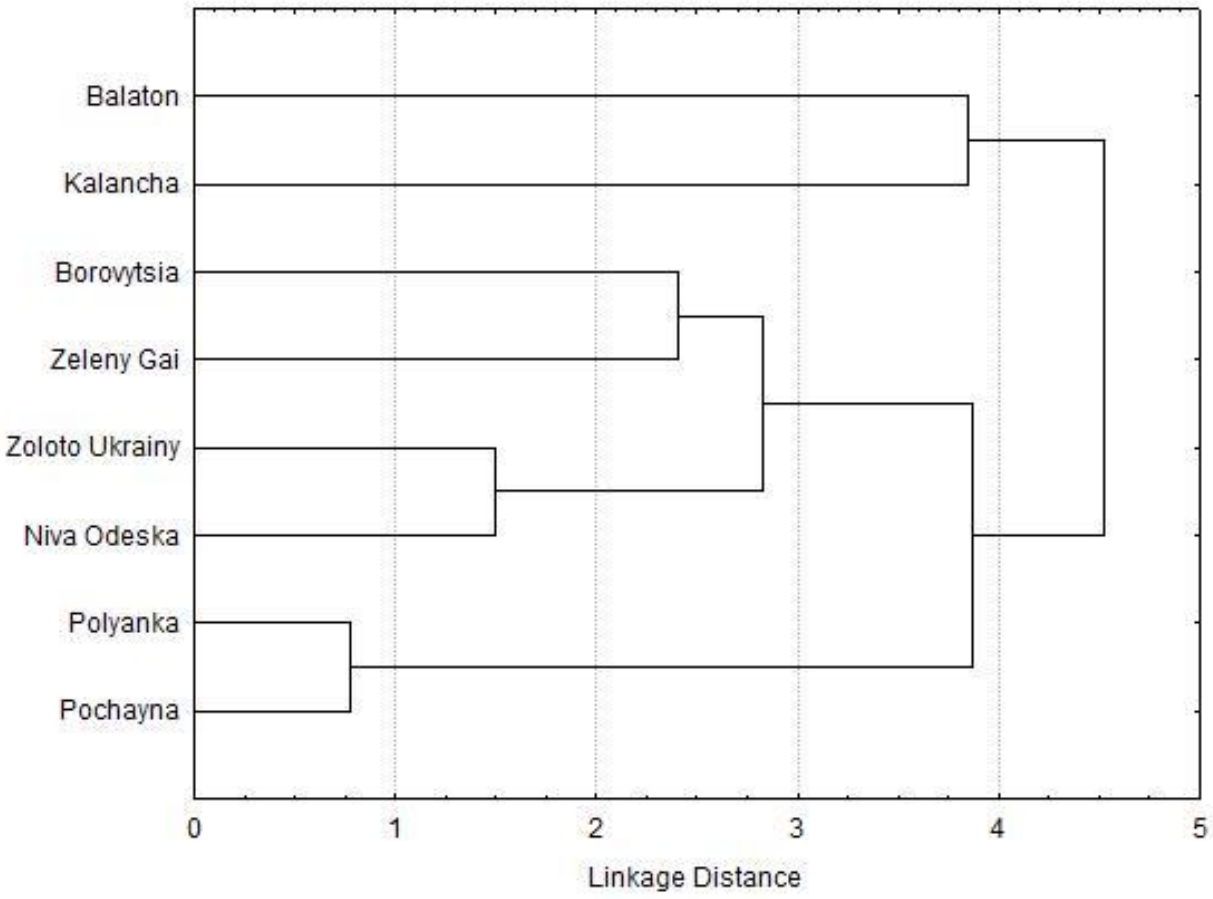


Рис.5.22. Результати кластерного аналізу за показником частоти мутацій пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Більш цікавим було дослідження за комплексним показником рівня мінливості, який враховує не лише кількість випадків мутацій під дією мутагенного чинника, а й кількість змінених ознак (спектр змін, тобто кількість ознак, які змінюються під дією певної концентрацій мутагену) (табл. 5.31 для першої групи сортів і табл. 5.32 для другої групи, дані кластерного аналізу за цим параметром наведено на рис. 5.22).

На підставі поданих даних за рівнем мінливості виявили, що також спостерігаються статистично значущі зміни з кожною концентрацією ($F = 112,26$; $F_{0,05} = 3,86$; $P < 0,01$) і залежно від генотипу вихідного матеріалу ($F =$

17,78; $F_{0,05}$ = 4,11; P < 0,01), також знову знаходимо відмінності між двома групами сортів (F = 12,34; $F_{0,05}$ = 5,16; P < 0,01).

Таблиця 5.31

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ДМС (x ± SD, n = 200-500). Перша група

Варіант	Змінені ознаки	Рівень мінливості
Балатон, кт.	2	0,01 ± 0,01[a]
Балатон, ДМС 0,0125%	23	2,39 ± 0,17[b]
Балатон, ДМС 0,025%	29	6,48± 0,26[c]
Балатон, ДМС 0,05%	25	5,38±0,18[d]
Золото України, кт.	6	0,07 ± 0,02[a]
Золото України, ДМС 0,0125%	22	2,02± 0,11[b]
Золото України, ДМС 0,025%	32	6,24±0,24[c]
Золото України, ДМС 0,05%	26	4,75±0,17[d]
Зелений гай, кт.	3	0,02 ± 0,01[a]
Зелений гай, ДМС 0,0125%	27	2,75±0,15[b]
Зелений гай, ДМС 0,025%	34	6,04±0,21[c]
Зелений гай, ДМС 0,05%	33	6,82±0,23[d]
Нива одеська, кт.	3	0,02 ± 0,01[a]
Нива одеська, ДМС 0,0125%	22	2,24±0,14[b]
Нива одеська, ДМС 0,025%	30	6,00±0,23[c]
Нива одеська, ДМС 0,05%	22	3,85±0,16[d]

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Водночас для першої групи рівень мінливості був у межах за дії концентрації ДМС 0,025 % (сорт Балатон) від 6,48 до 6,82 (сорт Зелений гай, за ДМС 0,05 %), виділявся лише один сорт. За попарного порівняння, по-перше, для всіх трьох інших сортів спостерігається різке зниження мінливості за ДМС 0,05 %, і в усіх випадках різниця між сортами є статистично значущою.

Крім того, хоча цей параметр у сортів збільшився, він уже не такий значний, а кількість змінених ознак навіть трохи зменшилася. Таким чином, враховуючи складність змін, наведених нижче, для першої групи раціональніше використовувати концентрацію ДМС 0,025 %. При цьому істотного плато варіабельності залежно від концентрації немає.

Таблиця 5.32

Рівень мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. за дії ДМС (x ± SD, n = 300-500). Друга група

Варіант	Змінені ознаки	Рівень мінливості
Боровиця, кт.	4	$0,03 \pm 0,01^{a}$
Боровиця, ДМС 0,0125%	22	$2,11 \pm 0,11^{b}$
Боровиця, ДМС 0,025%	32	$5,36 \pm 0,21^{c}$
Боровиця, ДМС 0,05%	30	$5,57 \pm 0,22^{c}$
Каланча, кт.	5	$0,05 \pm 0,02^{a}$
Каланча, ДМС 0,0125%	27	$2,54 \pm 0,18^{b}$
Каланча, ДМС 0,025%	30	$6,38 \pm 0,23^{c}$
Каланча, ДМС 0,05%	29	$7,25 \pm 0,25^{d}$
Полянка, кт.	2	$0,01 \pm 0,01^{a}$
Полянка, ДМС 0,0125%	21	$1,68 \pm 0,09^{b}$
Полянка, ДМС 0,025%	25	$3,17 \pm 0,15^{c}$
Полянка, ДМС 0,05%	28	$4,97 \pm 0,20^{d}$
Почайна, кт.	2	$0,01 \pm 0,01^{a}$
Почайна, ДМС 0,0125%	24	$2,02 \pm 0,11^{b}$
Почайна, ДМС 0,025%	28	$3,67 \pm 0,19^{c}$
Почайна, ДМС 0,05%	26	$4,75 \pm 0,22^{d}$

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Для другої (більш стійкої до дії) групи рівень мінливості становив від 4,75 (сорт Почайна) до 7,25 (сорт Каланча). При цьому друга група є вже більш гетерогенною і для всіх сортів, крім сорту Боровиця (F = 3,11; F0,05 = 5,11; P = 0,09), рівень мінливості зростає зі збільшенням концентрації, зі зменшенням за кількістю змінених ознак (незначно), за винятком сорту Полянка.

Враховуючи продемонстровану комплексність змін, для більшості сортів логічно використовувати концентрацію ДМС 0,025 %, найбільш перспективними для пошуку оптимальної мутагенної природи та вихідної форми видаються сорти Зелений гай та Каланча. Знову ж таки, цей показник виявляє, що варіабельність у другій групі значно нижча, але відмінності між групами дуже значні навіть за початкової оцінки.

Кластерний аналіз у цьому випадку показав більш чіткий поділ на 3 групи (рис. 5.22) без наявності будь-яких другорядних опцій, а факторний простір аналізу значно менший, ніж у першому випадку.

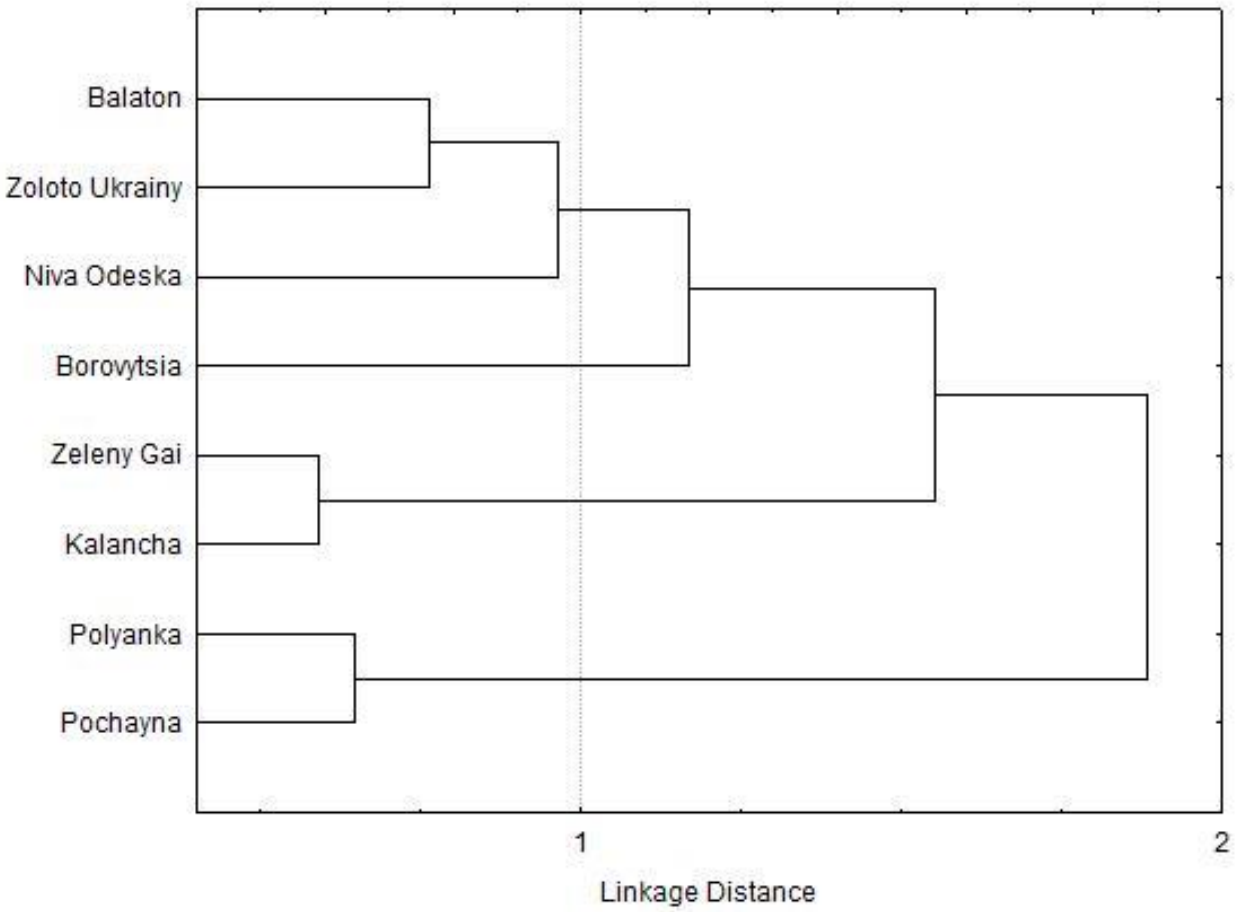


Рис. 5.22. Результати кластерного аналізу за показником рівня мінливості пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Таким чином, можна вважати математично виправданим, що оцінка є більш точною з позиції рівня мінливості, ніж щодо загальної частоти мутацій. Першу групу утворюють сорти Балатон, Золото України, Боровиця, Нива одеська, які характеризуються оптимальним значенням мінливості за ДМС 0,025 %; друга група представлена генотипами Зелений гай і Каланча, які найбільше реагують на дію цього мутагену; третя група – Полянка та Почайна – мінімально чутливі до впливу цього екогенетичного чинника.

Перша група мутацій відбувається за архітектурою рослин. До них належать такі ознаки: товсте стебло, тонке стебло, високе стебло, коротке стебло, напівкарлик, карлик, інтенсивна воскова поволока, слабка воскова поволока і

наявність воскової поволоки (рис. 5.23). Загалом у групі найбільш ймовірними та регулярними для дії ДМС є такі форми, як високостеблові (середня 0,96 %, до 2,33 %, мода 0,2 %, тобто має обов'язковий характер для усіх варіантів з високою ймовірністю), низькорослі (середня 1,5 %, максимум до 0,51 %, має високий регулярний характер), напівкарликові (середня 1,0 %, максимум до 0,43 %, має високий регулярний характер) та карликові (за високих концентрацій, середня 1,0 %, максимум до 0,27 %, має регулярний характер) та форми зі слабкою восковою поволокою (середня 2,33 %, максимум до 0,74 %, має регулярний характер) і відсутністю воскової поволоки (середня 2,33 %, максимум до 0,62 %, має регулярний характер).



1 2 3 4

Рис. 5.23. Форми зі змінами за висотою стебла пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. 1 – високорослa, 2 – контроль, 3 – низькорослa, 4 - напівкарлик

Як видно, більш характерними є менш виражені мутації, за винятком напівкарликових (але останні пов'язані з тим, що вихідний матеріал був переважно короткостебловим). Найвища (до 2,33%) ймовірність появи високих форм та мутантів зі слабкою восковою поволокою або без неї, які є практично в кожному варіанті.

До другої групи належать зміни у формі зерна пшениці. Виявлено такі ознаки, як діжкоподібне зерно, велике та дрібне зерно. Відносно часто трапляється лише мутація дрібне зерно (ймовірність її дещо зростає зі збільшенням концентрації в деяких сортах, у середньому 0,15 %, максимум до 0,5 %), інші мутації фіксують рідко. Групу важко ідентифікувати і вона має невелику вагу у факторному просторі.

Третя група містить зміни в структурі колоса (найчисленніші, 15 різних ознак). Ці зміни, як правило, є більш ймовірними зі збільшенням концентрації. Деякі сорти характеризуються наявністю більшої кількості таких змін, як антоціанові остюки та подвійний колос, більша частина змін форми колосу. Мутація колоска з остистого на безостий варіант (майже в три рази, середня 0,52 %, максимум до 1,5 %, має регулярний високоймовірний характер) трапляється частіше, ніж з безостого на остистий (середня 0,12 %, загалом до 1,67 %, має нерегулярний характер). На рівні другого варіанта трапляються перехідні форми (напівостистий колос, середня 0,55 %, загалом до 2,0 %). Тобто цей тип змін доволі сильно залежить від генотипу (рис. 5.24). Регулярний характер також мають такі зміни: довгий колос (середня 0,44 %, загалом до 1,33 %), веретеноподібний колос (середня 0,31 %, загалом до 1,0 %), великий (середня 0,21 %, загалом до 0,67 %), булавоподібний (середня 0,21 %, загалом до 0,67 %) та загострений колос (середня 0,29 %, загалом до 0,67 %).

Четверта група (зміни фізіології росту й розвитку) найбільш мінлива. Усього 3 ознаки: стерильність, ранньостиглість, пізньостиглість. Більш ймовірними та регулярними (для всіх варіантів) є стерильні форми (у середньому 0,72 %, загалом до 2,33, відбувається на постійній основі), після чого змінюється раньостиглість (у середньому 0,49 %, загалом до 2,67, відбувається на регулярній

основі). Також регулярними були пізньостиглі форми (у середньому 0,44 %, загалом до 2,33 %, відбувається на регулярній основі), більш характерні для високих концнетрацій, як і стерильність. Загалом, усі ознаки для цієї групи були модельними.



1 2 3 4

Рис. 5.24. Форми зі змінами за структурою пшениці озимої, 2019 – 2021 рр. 1 – спельтоїд, 2 – контроль, 3 – циліндричний колос, 4 – спельтоїд

До п’ятої групи належать системні мутації, які призводять до надзвичайно великих змін у структурі колоска, виходячи за межі культурної форми та призводячи до фенотипу диких родичів. Такі зміни найбільш ймовірні за дії високих концентрацій мутагену, але тільки не для скверхедів (у середньому 0,31 %, загалом до 1,0 %, відбувається на регулярній основі) та спельтоїдного колоса (у середньому 0,38 %, загалом до 1,0 %, відбувається на регулярній основі). Більш ймовірною є поява спельтоїда, який може утворюватися навіть за низької концентрації ДМС 0,0125 %. Також до регулярних належить поява субкомпактоїдів (у середньому 0,23 %, загалом до 0,86 %, відбувається на

регулярній основі). Виникнення інших мутацій (компактоїди та сферококкоїди) менш ймовірне та переважно відбувається за дії високих концентрацій ДМС.

Шосту групу становлять цінні форми за вищою зерновою продуктивністю та кущенням. Трапляються в більшості сортів, за винятком деяких сортів за концентрації ДМС 0,05%, але не мають регулярного характеру та належать до модельних.

Для мутаційного процесу в процесі дискримінантного аналізу встановлено моделювання окремих параметрів за групами (табл. 5.33). У моделі були частота мутаційних змін, рівень мінливості, мутації для першої, третьої, четвертої (тільки за концентраціями), п'ятої, шостої груп.

Таблиця 5.33

Модельні параметри мутагенної активності ДМУ у пшениці озимої, 2019 – 2021 рр.

Параметр у моделі	Лямбда Вілкса λ	Часткова Лямбда	F-критичне (4,02)	p-рівень
Загальна частота	0,10	0,82	19,44	0,01
Рівень мінливості	0,06	0,93	20,67	0,01
Перша група	0,11	0,77	14,55	0,01
Друга група	0,61	0,34	2,21	0,13
Третя група	0,13	0,58	13,12	0,01
Четверта група	0,10	0,79	18,67	0,01
П’ята група	0,17	0,69	8,33	0,03
Шоста група	0,21	0,79	6,03	0,04

Таким чином, можна достовірно передбачити для цього екогенетичного чинника на цьому матеріалі отримання джерел для селекції на скоростиглість, стійкість до хвороб, висоту рослин, але складно знайти цінні форми в комплексі, без негативних змін. Що стосується значення для реалізації тієї чи іншої ознаки залежно від генотипу та концентрації мутагену (табл. 5.34), то значення концентрації мутагену все ще має велике значення, але лише у випадку двох груп не було зафіксовано вплив генотипу.

Суттєво, що як генотип вихідного матеріалу, так і концентрація мутагену впливають на частоту мутацій, рівень мінливості та частоти для першої та

третьої-п’ятої груп мутацій, що дещо суперечить результатам дискримінантного аналізу, доповнюючи його новими значимими параметрами (третя група для мутаційних змін).

Таблиця 5.34

Факторне навантаження параметрів

Параметр	Генотип	Концентрація
Загальна частота	0,796990*	0,963116*
Рівень мінливості	0,843009*	0,971632*
Перша група	0,762341*	0,876121*
Друга група	0,241799	0,312885
Третя група	-0,796361*	-0,778180*
Четверта група	0,624008*	0,816322*
П’ята група	0,480003	0,971136*
Шоста група	0,611194*	-0,588067*
Пояснена компонента	3,215345	3,789611
Загальна компонента	0,299217	0,129070

Класифікація за сортами у факторному просторі показала, що всі генотипи достовірно ідентифіковані за отриманими параметрами, найвище — сорти Каланча та Зелений гай. Загалом, усі сорти добре класифіковані.

Отримані результати дають змогу оцінити можливості хімічного мутагенезу та використання високоактивних речовин з точки зору індукції генетичних змін для отримання нових форм або внесення коректив у вихідний матеріал (сорт чи лінію), що в цілому відповідають сучасним вимогам, але потребує поліпшення за деякими параметрами.

З досліджуваного вихідного матеріалу виявлено два генотипи, які можуть бути більш перспективними як майбутні компоненти композиції з підвищеним виходом змінених форм під дією досліджуваного мутагену (сорти Зелений гай та Каланча). Загалом, сайт-специфічність навіть агента з високою ушкоджувальною здатністю цілком достатня для ідентифікації найбільш чутливих різновидів, навіть у їх досить обмеженому наборі. У більшості випадків оптимальніше використовувати концентрацію в більш помірному діапазоні; досить часто для більшої частини вихідного матеріалу збільшення концентрації не призводить до

позитивних зрушень і навіть може виявитися негативним щодо отриманого матеріалу як кількісно, так і якісно. Застосування цього фактора є перспективним з позиції отримання цінних форм, особливо низькорослих, з великим колосом, ранньостиглих, стійких до хвороб, урожайних. Але негативним є висока ймовірність комплексу цих змін із високим ростом рослин, змінами в колосі, зокрема системними, високим рівнем стерильності, особливо через високу ймовірність комплексних змін при ДМС 0,0125% – ДМС 0,025%, які має сенс використовувати. Таким чином, застосування цього мутагену з практичного погляду дещо ускладнене.

ДМС як агент генетичної мінливості призводить до дуже високої кількості різних типів мутантних змін, більше спрямованих на виникнення великих, переважно негативних спадкових змін – системних та за структурою колосу.

Підвищується різноманітність індукованих форм, але переважно за рахунок системних та несприятливих змін структури колосу. За активністю екогенетичні чинники можна розташувати таким чином (спадний порядок): ЕМС → АН → ДМС.

Висновки до розділу 5

1. Рівень мінливості за класифікаційною здатністю щодо впливу вихідного матеріалу був більш надійним для ідентифікації особливостей мутаційного процесу, за впливом концентрацій достатньо було загальної частоти мутацій. Також рівень мінливості більш ефективний у показі генотипмутагенної взаємодії. Активність чинників за спадковою мінливістю у другому-третьому поколіннях приблизно можна розташувати в такому спадному порядку: ДАБ → НЕС → НМС → ЕМС → АН → ДМС.

2. З підвищенням генетичної активності мутагену також загалом зростає кількість ознак, за якими відбуваються мутаційні зміни, але між ДАБ та НЕС різниця не є вагомою, тобто вона може проявлятися в більшій регулярності певних змін, що в попереднього чинника були наявні в мінорних значеннях. Таким чином, важливим фактором диференціації дії може бути співвідношення

певних змін, а не лише їх наявність. Зафіксовано плато (Балатон, Золото України) або спад загальної активності (Нива одеська) у найбільш шкодочинного агента ДМС залежно від вихідної форми. Вагомим фактором для диференціації дії може бути співвідношення певних змін, а не лише їх наявність, та наявність у діапазоні використаних концентрацій напівлетальних та субкритичних значень.

3. ДАБ як чинник ефективний в індукції низькостеблових форм, деяких варіантів структури колоса (більш цікавих для дослідження генетичного контролю), зміни за строками стиглості, він регулярно, але в невеликій кількості індукує практично-цінні форми. НЕС як чинник продуктивний в індукції низькостеблових форм, деяких варіантів структури колоса як більш цікавих для дослідження генетичного контролю, так і практично-цінних (довгий та крупний колос), зміни за строками стиглості (переважно ранньостиглі форми). Він регулярно і в більш високій кількості індукує практично-цінні форми. У НМС відносно більш вагома ймовірність отримання практично-цінних форм з довгим озерненим колосом, продуктивних та кущистих, ранньостиглих, низькостеблових мутантів, але підвищується ймовірність наявності небажаних змін за структурою колоса. Лише за дії НЕС та НМС виникають перспективні напівкарликові форми. ЕМС як чинник ефективний в індукції низькорослих та напівкарликових, ранньостиглих форм з довгим колосом, регулярно, але у посередній кількості індукує практично-цінні форми. АН як чинник цікавий в індукції мутантних форм з зміненим довгим озерненим колосом з великим зерном, низькорослих та напівкарликових, ранньостиглих сімей та рослин, форм, та нерегулярно, але в більш високій кількості індукує практично-цінні форми. У ДМС відносно більш вагома ймовірність отримання практично-цінних форм низькорослих, напівкарликових, з великим колосом, ранньостиглих, відносно регулярна наявність продуктивних змін, але суттєво підвищується ймовірність наявності комплексу з небажаними змінами. Лише за дії АН та ДМС достовірно виникають перспективні напівкарликові форми.

4. Прогностична цінність показників корисної мутаційної активності зростала, на відміну від показників депресійних ефектів, для кожного випадку

підвищення активності чинника, що більше пов’язує спостережувані ефекти з цитогенетичною активністю, без залежності від вихідної форми.

6. Найбільшу практичну цінність для індукції мутантних форм мали НЕС у концентрації 0,025 % та НМС у концентрації 0,025 %, ЕМС у концентрації 0,025 % - 0,05 % та АН у концентраціях 0,025 % - 0,05 %, ДМС у концентраціях 0,0125% – 0,025% (останній обмежено через високу комплексність змін).

7. Спостерігається вагома генотип-мутагенна взаємодія для усіх концентрацій застосованих екогенетичних чинників, яка зростає з підвищенням загальної генетичної активності чинника.

8. Прогнозовано високий ефект виходу корисних мутаційних випадків для системи мутаген - вихідний матеріал для комплексів ЕМС на сортах першої групи Балатон, Золото України, Нива одеська, Зелений гай, АН – на всіх сортах, особливо Каланча, Полянка та Почайна, ДМС на сортах Зелений гай та Каланча. Таким чином, менш специфічною високою цінною мутаційною активністю повинен відрізнятися сорт Зелений гай для всіх агентів, більш достовірними у позитивній системі були сорти Полянка та Почайна, потім Каланча, наступні Балатон, Золото України, Нива одеська.

9. У більшості випадків оптимальніше використовувати концентрацію в більш помірному діапазоні; досить часто для більшої частини вихідного матеріалу збільшення концентрації не призводить до позитивних зрушень і навіть може виявитися негативним щодо отриманого матеріалу як кількісно, так і якісно. Підвищується співвідношення на користь великих, комплексних змін порівняно з попередньою групою чинників.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat mutation variability under low-damage ability mutagen action. *AgroLife Scientific Journal*. 2023. Vol. 12, 2. P. 87–94.

2. Горщар В. І., Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій за дії нітрозоетилсечовини у пшениці озимої. *Аграрні інновації*. 2023. 18. С. 163–168.

3. Горщар В. І., Назаренко М. М. Особливості індукції мутацій за дії нітрозометилсечовини у пшениці озимої. *Подільський вісник: сільське господарство, техніка, економіка.* 2023. Вип. 2(39). С. 15–20.

4. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat variability under ethylmethansulfonate action. *Scientific Papers. Series A. Agronomy.* 2023. Vol. LXVI, 2. P. 264–271. Режим доступу до статті: https://agronomyjournal.usamv.ro/pdf/2023/issue_2/Art33.pdf.

5. Horshchar V., Nazarenko M. Features of the action of a highly active chemical agent for new winter wheat genotypes. *Agrology.* 2023. Vol. 6, 1. P. 15–20.

6. Горщар В. І., Назаренко М. М. Спадкові зміни при дії малопоширеного хімічного чинника у пшениці озимої. *Таврійський науковий вісник*. 2023. 134. С. 37–45.

7. Horshchar V., Nazarenko M. Ethylmethansulfonate action for winter wheat mutation breeding purposes. Сучасні напрями та досягнення селекції і насінництва сільськогосподарських культур : матеріали І Всеукраїнської науково-практ. інтернет-конф., присвяченої 75-річчю заснування кафедри селекції, насінництва і генетики (Полтава, 15 травня 2023 р.). Полтава : ПДАУ, 2023. С. 78-81.

8. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat variability under ethylmethansulfonate action. *Book of Abstracts, International Conference "Agriculture for Life, Life for Agriculture", Section 1: Agronomy.* 2023. P. 100.

9. Horshchar V., Nazarenko M. Influence of dimethylmethansulfate as mutagen factor on winter wheat variability. *Зернова галузь – проблеми та перспективи технологічного забезпечення* : матеріали міжнародної наукової конф. з нагоди 100-річчя від дня народження д-ра сільськогосподарських наук, професора, академіка НААН Валентина Сергійовича Цикова (Дніпро, 12–13 жовтня 2023 р.). Дніпро, 2023. С. 15-17.

РОЗДІЛ 6

МІНЛИВІСТЬ ГОСПОДАРСЬКО-ЦІННИХ ОЗНАК У ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

6.1. Межі мінливості вихідного матеріалу, частота та спектр цінних змін за впливу чинників з низькою ушкоджувальною дією

Успіх будь-якої програми з генетичного поліпшення культурної рослини через використання мутаційного процесу вагомо залежить від характеристик вихідного матеріалу, причому переважною особливістю є взаємодія генотипу з природою мутаційного агента. Тому важливим етапом було випробування сортів для визначення їхньої мінливості за основними цінними ознаками в локальних умовах екологічного середовища. Дослідження агроекологічної мінливості виконували протягом 2016–2018 років на базі ННЦ ДДАЕУ. Використовували насіння 14 сортів пшениці м'якої озимої різного походження переважно української селекції: Балатон, Боровиця, Вінок Поділля, Каланча, Золото України, Талісман, Полянка, Почайна, Здоба київська, Нива одеська, Наснага, Вихованка одеська, Зелений гай, Настя. Як контроль застосовували екологічно стабільний сорт Подолянка. Облікова площа ділянок становила 5 м^2, повторність трикратна. Здійснювали вивчення онтогенезу, облік врожайності та структурний аналіз елементів врожайності, визначали вміст білка та клейковини.

За результатами структурного аналізу продуктивності за показником кількості продуктивних стебел з 1 м^2 виявили, що Подолянку перевершували такі сорти, як Вінок Поділля та Золото України. Щодо ознаки кількості зерна з головного колоса більш довершеним був сорт Балатон. Істотними показниками для формування зернової продуктивності є МТЗ (Подолянку не перевершив жоден із досліджуваних генотипів, навпаки, окремі сорти статистично достовірно їй поступалися), маса зерна з головного колоса (кращими за Подолянку статистично достовірно були генотипи Талісман, Почайна, Зелений гай), маса зерна з 1 м^2 (кращими за стандарт були сорти Каланча та Золото України).

Встановлено, що статистично достовірне перевищення контрольної форми під час обліку врожайності повинно бути зумовлено щонайменше двома ознаками. Для частини сортів зернова продуктивність переважно формувалася за наявності більш високої кількості продуктивних стебел на одиницю площі, а для іншої – через підвищення виходу зерна з головного колоса, як, наприклад, у сортів Золото України та Каланча. Водночас для генотипу Нива одеська характерним є змішаний тип формування зернової продуктивності через поєднання обох цих ознак.

Вища зернова продуктивність у польових дослідах була характерна для досліджених генотипів Каланча, Золото України, Нива одеська (ця ознака перевершувала контрольний сорт Подолянка). Математично вагомими моментами, які зумовлюють вищу зернову продуктивність, була більш висока врожайність у польових умовах завдяки вищому значенню показника маси зерна з 1 $м^2$ – для Каланчі та Золота України та маси зерна з головного колоса у поєднанні з попереднім – для Ниви Одеської. Уся група сортів не показала статистично достовірної переваги за показником МТЗ, тобто є резерв перспективного поліпшення через цю ознаку.

Щодо коефіцієнта господарської придатності, тобто вмісту зерна в біомасі, виокремилися досить багато сортів, що показує основний напрямок у генетичному поліпшенні – створення інтенсивних сортів з перевагою зернової частини за рахунок зміни архітектуру пагона. Серед них бачимо відповідно три найкращі з досліджуваного набору за перевагами щодо зернової продуктивності порівняно з контрольною екологічно стабільною формою – генотипи Каланча, Золото України та Нива одеська, також цікавим щодо особливостей прояву ознак у комплексі був сорт Полянка. Так, за результатами кластерного аналізу врожайних якостей досліджувані генотипи поділилися на три групи. До першого кластера були віднесені сорти, які постійно показували врожайні якості кращі за Подолянку (Каланча, Золото України, Нива одеська). До наступної групи потрапили генотипи із врожайними якостями на рівні контрольної екологічно стабільної форми (хоча за даними випробування деяких років вони могли

показувати статистично достовірно кращу продуктивність, але ця ознака не була стабільною в просторово-часових координатах) – це такі генотипи, як Балатон, Боровиця, Талісман, Полянка, Почайна, Зелений гай. До цього самого кластера належить стандарт як екологічно стабільна форма. Таким чином, це основна частина сортового матеріалу в дослідженні, що показали високий генетично зумовлений потенціал, але він не був реалізований щодо конкретного екологічного середовища. Тобто для цього випадку, можливо, проявляється специфіка генетичного поліпшення в локальних умовах та дослідження на основі цього матеріалу буде відповідати критерію поліпшення до стандартів місцевих форм в умовах конкретного регіону. До третього кластера віднесено генотипи Вінок Поділля, Здоба київська, Наснага, Вихованка Одеська, Настя, які показали врожайність нижчу за контрольну, більш стабільну форму в усіх умовах.

Згідно з аналізом технологічних якостей зерна пшениці (вміст білка та клейковини), кращі сорти належать до другої-третьої груп, тобто для генетично зумовленого високого потенціалу якості сортів у локальних умовах регіону характерна врожайність не вища за стандарт за екологічною стабільністю. Урожайні генотипи Каланча та Золото України демонстрували якість зерна на рівні екологічно стабільного контролю та загалом відповідали вимогам до сильної пшениці, тобто нижчий загальний рівень якості не можна вважати суттєвою перешкодою. До того ж у сорту Каланча показник наявності клейковини був вищим за контрольну форму. Суттєво нижчий вміст білка, що поступається контрольній формі, показав сорт Нива одеська. Також для цієї ознаки позитивно виділився ще один сорт – Балатон. Але він не відзначився за іншими господарсько цінними ознаками. Щодо інших форм з позиції якості зерна, то вони мали вищий вміст білка та суттєво вищий вміст клейковини ніж екологічно стабільний контроль.

Таким чином, за результатами дослідження, за комплексом технологічних якостей зерна та загальної продуктивності кращими в умовах екологічного випробування були генотипи Каланча та Золото України, що більш придатні для нашого регіону. За врожайними якостями хороший результат продемонстрував

сорт Нива одеська, але він був посереднім за технологічними якостями та потребує поліпшення, тому є перспективним для використання в програмі як приклад мутаційного поліпшення за цільовою ознакою.

Тож за аналізом загального матеріалу як перспективні ми відібрали сорти першої групи: як поліпшення вдалої форми – сорти Каланча та Золото України, поліпшення за окремими елементами якості – Нива одеська та частково другої – Балатон, Боровиця, Полянка, Почайна, Зелений гай, що потребують поліпшення за двома-трьома окремими складовими. Тобто вихідний матеріал був підібраний для спектра: поліпшення досконалих форм; поліпшення за окремим елементом; комплексне поліпшення місцевих форм; комплексне поліпшення вдалого за контрастних умов сорту.

Дослідження отриманого рослинного матеріалу розпочали зі встановлення частоти позитивних змін у другому-третьому поколіннях для отриманої мутантної популяції та змін щодо врожайності та різних показників якості зерна в наступних поколіннях. Усі отримані лінії були згодом пересіяні у контрольному випробуванні для підтвердження успадкування в них змінених ознак як спадкових змін, тобто мутацій. Усього для контролю та сімей (ліній), отриманих у різних варіантах дії мутагена, досліджено 16 000 сімей у другому-третьому поколіннях та відібрано 738 ліній мутантів за всіма варіантами дії ДАБ (табл. 6.1).

Кількість цінних форм становила 314, остаточно для подальшого дослідження було відібрано 89 ліній з позитивними змінами без негативних додаткових ознак. Концентрації мутантного чинника були звичайними для протоколів генетичного поліпшення пшениці озимої через мутаційний процес. Для всіх варіантів кількість сімей становила 500 у другому поколінні.

Таблиця 6.1

Частота позитивних змін у мутантних ліній пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за дії ДАБ (x ± SD, n = 500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Від загальної, %	Кількість ліній, шт	Кількість перспективних ліній, шт	Частота перспективних ліній, %
Балатон	0,20 ± 0,04[a]	0,50	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Балатон, ДАБ 0,1%	2,00 ± 0,18[b]	0,43	10	2	0,40 ± 0,11[a]
Балатон, ДАБ 0,2%	2,40 ± 0,19[b]	0,38	11	4	0,80 ± 0,17[b]
Балатон, ДАБ 0,3%	3,40 ±0,21[c]	0,41	14	6	1,20 ± 0,24[c]
Золото України	0,60 ± 0,10[a]	0,75	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Золото України, ДАБ 0,1%	2,20 ± 0,17[b]	0,52	10	2	0,40 ± 0,04[b]
Золото України, ДАБ 0,2%	2,20 ±0,18[b]	0,39	9	4	0,80 ± 0,04[c]
Золото України, ДАБ 0,3%	3,00 ±0,22[c]	0,41	12	6	1,20 ± 0,23[d]
Зелений гай	0,40 ± 0,10[a]	0,67	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Зелений гай, ДАБ 0,1%	1,80 ±0,15[b]	0,41	8	3	0,60 ± 0,17[b]
Зелений гай, ДАБ 0,2%	2,40 ±0,18[c]	0,40	11	5	1,00 ± 0,21[c]
Зелений гай, ДАБ 0,3%	3,00 ±0,21[d]	0,38	13	5	1,00 ± 0,22[c]
Нива одеська	0,60 ± 0,21[a]	0,50	3	0	0,00 ± 0,00[a]
Нива одеська, ДАБ 0,1%	2,20 ±0,14[b]	0,65	11	1	0,20 ± 0,09[a]
Нива одеська, ДАБ 0,2%	2,80 ±0,19[c]	0,56	12	6	1,20 ± 0,24[b]
Нива одеська, ДАБ 0,3%	3,40 ±0,23[d]	0,49	14	5	1,00 ± 0,22[b]
Боровиця	0,40 ± 0,08[a]	0,40	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Боровиця, ДАБ 0,1%	1,80 ± 0,14[b]	0,45	8	2	0,40 ± 0,14[b]
Боровиця, ДАБ 0,2%	2,60 ± 0,18[c]	0,45	12	4	0,80 ± 0,18[c]
Боровиця, ДАБ 0,3%	2,80 ±0,18[c]	0,40	11	4	0,80 ± 0,18[c]
Каланча	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Каланча, ДАБ 0,1%	2,20 ± 0,18[b]	0,44	11	2	0,40 ± 0,14[b]
Каланча, ДАБ 0,2%	3,80 ±0,23[c]	0,49	16	4	0,80 ± 0,19[c]
Каланча, ДАБ 0,3%	5,40 ±1,29[d]	0,47	23	5	1,00 ± 0,24[c]
Полянка	0,20 ± 0,07[a]	0,50	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Полянка, ДАБ 0,1%	2,60 ±0,13[b]	0,72	12	2	0,40 ± 0,11[b]
Полянка, ДАБ 0,2%	4,20 ±0,25[c]	0,84	19	4	0,80 ± 0,19[c]
Полянка, ДАБ 0,3%	3,40 ±0,22[d]	0,50	15	5	1,00 ± 0,24[c]
Почайна	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Почайна, ДАБ 0,1 %	2,60 ± 0,16[b]	0,68	12	2	0,40 ± 0,12[b]
Почайна, ДАБ 0,2%	3,20 ± 0,20[c]	0,62	14	3	0,60 ± 0,14[b]
Почайна, ДАБ 0,3%	3,40 ± 0,21[c]	0,52	15	3	0,60 ± 0,14[b]

Примітка: показує достовірну різницю при P<0.05 для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

Як позитивні можна використовувати такі типи змін у мутаційних спектрах: товсте стебло, коротке стебло, напівкарлик, карлик, крупне зерно, довгий колос, великий за розмірами колос, ранньостиглість, стійкість до хвороб (оцінка та відбір у поколіннях M_2 – M_3), продуктивність, висока здатність до кущення (попередня оцінка та відбір у поколіннях M_2 – M_3, дослідження у порівняльному та контрольному випробуванні в поколіннях M_4 – M_6), вищий вміст білка, позитивні зміни білкових компонентів (вміст високо- та низькомолекулярних глютенінів та гліадинів), позитивні зміни вмісту мікроелементів (Mg, Mn, Zn, Mo, Co, Cu) (оцінка та відбір при контрольному випробуванні у досліджені поколінь M_4 – M_6). Загалом усі сорти належать до стабільних генотипів і рівень спонтанної мінливості є низьким, а для сучасних сортів, у яких відмічається значно нижча стабільність генома, він навіть занизький.

Як видно, частота позитивних змін була вищою за вищої концентрації мутагена для сортів Зелений гай, Нива одеська, Каланча, Полянка для всіх варіантів. Для сортів Балатон ($F=3,17$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,07$), Золото України ($F=3,22$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,07$) не було різниці між першою та другою концентраціями, для сортів Боровиця ($F=2,32$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,08$) і Почайна ($F=2,11$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,08$) для ДАБ 0,2 % та 0,3 %. Мінливість за позитивними змінами для всіх генотипів (до 2,8–3,4%, без достовірної різниці) фіксувалася на однаковому рівні, з одним винятком для сорту Каланча (до 5,40 %) ($F=7,62$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,03$).

Таким чином, за цим показником сорт Каланча демонструє поступове підвищення частоти отримання цінних форм, але без додаткових негативних змін форми, які відбуваються в міру збільшення складних змін із збільшенням концентрації в цілому. За факторним аналізом на індукцію загальної частоти позитивних змін впливало підвищення концентрацій ДАБ ($F=34,11$; $F_{0,05}=3,86$; $P<0,05$), але не відмінності у вихідному матеріалі ($F=3,01$; $F_{0,05}=4,11$; $P=0,07$), взаємодія генотип-мутаген була значущою лише для сорту Каланча ($F=8,77$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,03$).

Частка від загальної частоти була невисокою, близько 0,4–0,6 % для більшості варіантів, за винятком сорту Полянка. Інших статистично значущих зв'язків зі змінами концентрацій або вихідних форм для цього показника, як і для наступного параметра – кількості ліній, за одним винятком для сорту Каланча (більша кількість) і частково сорту Полянка, не виявлено. Кількість перспективних ліній показує несприятливість концентрації ДАБ 0,3 % через велику кількість додаткових негативних змін, таких як високостебловість. Іншим ключовим параметром для мутаційного поліпшення була кількість перспективних ліній (із загальної кількості сімей, 500 у всіх випадках), яка не була вищою за більшої кількості мутагена для всіх вихідних форм (зменшення показника мінливості), але на частоту перспективних ліній збільшення концентрацій ДАБ впливало ($F=11,10$; $F_{0,05}=3,86$; $P<0,05$) та були відсутні відмінності за вихідними формами ($F=2,17$; $F_{0,05}=4,11$; $P=0,07$), взаємодії генотип-мутаген також у цілому не виявлено ($F=1,27$; $F_{0,05}=3,20$; $P=0,08$).

У попарному порівнянні ми виявили, що немає істотної різниці між контролем та ДАБ 0,1% для сортів Балатон ($F=4,12$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,06$) та Нива одеська ($F=4,17$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,06$), для концентрацій ДАБ 0,1 % та 0,2 % для сортів Нива одеська ($F=3,09$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,07$) та Почайна ($F=3,16$; $F_{0,05}=4,99$; $=0,07$), між ДАБ 0,2 % та 0,3 % – для сортів Зелений гай ($F=3,22$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,07$), Нива одеська ($F=3,78$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,06$), Боровиця ($F=3,99$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,06$), Каланча ($F=4,19$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,06$), Полянка ($F=4,11$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,06$), Почайна ($F=2,77$; $F_{0,05}=4,99$; $P=0,08$). Для кожного сорту взаємодія генотип-мутаген була достовірною, в негативному сенсі – для сортів Нива одеська ($F=9,14$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,03$) та Почайна ($F=6,18$; $F_{0,05}=3,55$; $P=0,04$), жодного разу в позитивному сенсі. Таким чином, загалом ДАБ як мутаген у поєднанні із цими сортами не може бути використаний для комплексної високої індукції мутацій у будь-якій концентрації. Для більшості генотипів сприятливе значення мутагена ДАБ з позиції індукованих ліній біорізноманіття розташоване в діапазоні 0,1 %– 0,2 %.

Щодо дії НЕС, то для контролю та сімей (ліній) після мутагенної дії досліджено 12000 родин у другому-третьому поколіннях та відібрано 452 мутантних ліній (табл. 6.2). Що стосується позитивних змін для дії НЕС, то ідентифікували ті самі типи на тих самих етапах досліджень та розраховували відповідні параметри. Кількість цінних форм становила 276, 104 лінії з позитивними змінами без будь-яких негативних додаткових ознак були остаточно відібрані для наступних етапів процесу генетичного поліпшення.

Для всіх варіантів кількість сімей становила 500. Загалом НЕС становив більший інтерес як мутаген для селекційної практики щодо кількості мутацій за такими параметрами, як коротке стебло ($F = 3,49$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,04$), толерантність до хвороб ($F = 4,71$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,03$), продуктивні форми ($F = 2,66$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,05$), підвищений вміст білка ($F = 4,54$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,03$), позитивні зміни білкових компонентів ($F = 7,17$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,01$), позитивні зміни за вмістом мікроелементів ($F = 6,99$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,01$). Як бачимо, НЕС був більш ефективним для комплексних біохімічних змін у складі зерна.

Частота позитивних змін за дією НЕС була вищою зі зростанням концентрації мутагену для сортів Балатон, Золото України, Нива одеська, Боровиця, Полянка для всіх варіантів. Для всіх сортів різниця між варіантом без мутагенної дії та першою концентрацією була достовірною за ANOVA. Для сортів Зелений гай ($F = 3,22$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,08$), Каланча ($F = 3,45$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,08$), Почайна ($F = 3,98$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,07$) не було різниці між першою та другою концентрацією.

Частота змін за позитивними змінами для всіх сортів (до 4,0 – 4,4 %, без істотної різниці) перебуває на одному рівні, з одним винятком – сорт Зелений гай (до 3,40 %) ($F = 6,33$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,04$).). Таким чином, за цим показником сорт Зелений гай демонструє нижчий рівень мінливості за дії НЕС в отриманні цінних форм. За факторним аналізом на індукцію загальної частоти позитивних змін впливало підвищення концентрацій НЕС ($F = 11,01$; $F_{0,05} = 2,49$; $P = 0,002$), але не відмінності у вихідній формі ($F = 2,55$). ; $F_{0,05} = 4,11$; $P = 0,08$), взаємодія

генотип-мутаген була значущою лише для сорту Зелений гай (F = 5,53; $F_{0,05}$ = 3,80; P = 0,04).

Таблиця 6.2

Частота позитивних змін у мутантних ліній пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за дії НЕС (x ± SD, n = 500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Від загальної, %	Кількість ліній, шт	Кількість перспективних ліній,	Частота перспективних ліній, %
Балатон	0,20 ± 0,03[a]	0,50	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Балатон, НЕС 0,01%	3,20 ± 0,25[b]	0,70	14	5	1,00 ± 0,17[b]
Балатон, НЕС 0,025%	4,00 ± 0,31[c]	0,57	17	6	1,20 ± 0,22[b]
Золото України	0,60 ± 0,10[a]	0,75	3	1	0,20 ± 0,09[a]
Золото України, НЕС 0,01%	3,20 ± 0,25[b]	0,80	15	7	1,40 ± 0,14[b]
Золото України, НЕС 0,025%	4,20 ± 0,38[c]	0,66	19	8	1,60 ± 0,19[b]
Зелений гай	0,40 ± 0,09[a]	0,67	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Зелений гай, НЕС 0,01%	2,80 ± 0,25[b]	0,58	13	7	1,40 ± 0,22[b]
Зелений гай, НЕС 0,025%	3,40 ± 0,29[b]	0,47	15	7	1,40 ± 0,21[b]
Нива одеська	0,60 ± 0,11[a]	0,50	3	0	0,00 ± 0,00[a]
Нива одеська, НЕС 0,01%	2,40 ± 0,24[b]	0,63	11	5	1,00 ± 0,19[b]
Нива одеська, НЕС 0,025%	4,40 ± 0,39[c]	0,65	19	9	1,80 ± 0,25[c]
Боровиця	0,40 ± 0,11[a]	0,40	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Боровиця, НЕС 0,01%	3,20 ± 0,34[b]	0,73	14	3	0,60 ± 0,17[b]
Боровиця, НЕС 0,025%	4,20 ± 0,38[c]	0,68	18	5	1,00 ± 0,21[b]
Каланча	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Каланча, НЕС 0,01%	3,80 ± 0,38[b]	0,86	17	4	0,80 ± 0,18[b]
Каланча, НЕС 0,025%	4,40 ± 0,43[b]	0,59	19	4	0,80 ± 0,19[b]
Полянка	0,20 ± 0,08[a]	0,50	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Полянка, НЕС 0,01%	3,80 ± 0,33[b]	1,12	17	7	1,40 ± 0,27[b]
Полянка, НЕС 0,025%	5,20 ± 0,45[c]	0,96	22	11	2,20 ± 0,32[b]
Почайна	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Почайна, НЕС 0,01%	4,00 ± 0,36[b]	1,11	18	7	1,40 ± 0,26[b]
Почайна, НЕС 0,025%	4,00 ± 0,35[b]	0,71	17	8	1,60 ± 0,29[b]

Примітка: показує достовірну різницю при P < 0.05 для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні. Порівняння в рамках одного сорту

Частка від загальної частоти була не вищою, ніж для ДАБ, близько 0,5 – 0,8 % для більшості варіантів, за винятком сортів Полянка та Почайна (до 1,1 %).

Інших статистично значущих зв'язків зі змінами концентрацій або вихідних форм для цього показника, як і для наступного параметра кількості ліній, за винятком сорту Полянка (22), не виявлено.

Кількість перспективних ліній свідчить про придатність усіх концентрацій НЕС для індукції нових цінних ліній, особливо для сорту Полянка. Дуже значущим показником для селекційного процесу був показник перспективних ліній (із загальної кількості сімей, 500 у всіх випадках), без статистично значущої різниці між першою та другою концентраціями, за одним винятком для сорту Нива одеська ($F = 6,05$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,04$), але на частоту перспективних ліній вплинуло збільшення концентрації НЕС ($F = 4,12$; $F_{0,05} = 2,49$; $P < 0,05$) і відсутність відмінностей за генотипами ($F = 3,11$; $F_{0,05} = 4,11$; $P = 0,06$). Взаємодія генотип-мутаген також не була значущою в цілому ($F = 1,99$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,08$), за одним винятком для сорту Полянка ($F = 6,25$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,03$).

У попарному порівнянні ми виявили, що існує значна різниця між контролем та НЕС 0,01% для всіх сортів, для концентрацій НЕС 0,01% та НЕС 0,025% для всіх сортів немає істотної різниці, крім сорту Нива одеська ($F = 6,76$; $F_{0,05}$). $= 5,17$; $P = 0,04$). Для кожного сорту взаємодія генотип-мутаген не була значущою, крім у позитивному сенсі для сорту Полянка ($F = 6,90$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,03$), у негативному – для сорту Каланча ($F = 7,17$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,03$).). Таким чином, загалом НЕС як мутаген у поєднанні з Полянкою можна використовувати для комплексної високої індукції мутацій у всіх концентраціях, для більшості генотипів критичне значення мутагену за лініями індукованого біорізноманіття у діапазоні НЕС 0,01 % – НЕС 0,025 %.

Дія НМС більш схожа на НЕС, але не на ДАБ, з більшою мінливістю за тими самими ознаками. Для контролю та сімей (ліній) після мутагенної дії досліджено 11950 сімей у другому-третьому поколіннях та відібрано 573 мутантні лінії (табл. 6.3).

Щодо позитивних змін для дії НМС розраховували ті самі типи на тих самих етапах досліджень, що і для двох попередніх мутагенів.

Таблиця 6.3

Частота позитивних змін в мутантних ліній пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за дії НМС (x ± SD, n = 450-500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Від загальної, %	Кількість ліній, шт	Кількість перспективних ліній ,	Частота перспективних ліній, %
Балатон	0,20 ± 0,05[a]	0,0	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Балатон, НМС 0,0125 %	3,60 ± 0,38[b]	0,60	15	3	0,60 ± 0,15[b]
Балатон, НМС 0,025 %	4,20± 0,43[b]	0,45	16	4	0,80 ± 0,19[b]
Золото України	0,60 ± 0,10[a]	0,75	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Золото України, НМС 0,0125 %	4,00 ± 0,37[b]	0,77	17	3	0,60 ± 0,17[b]
Золото України, НМС 0,025 %	3,80±0,31[b]	0,46	15	5	1,00 ± 0,24[b]
Зелений гай	0,40 ± 0,10[a]	0,67	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Зелений гай, НМС 0,0125 %	3,00±0,35[b]	0,50	13	4	0,80 ± 0,14[b]
Зелений гай, НМС 0,025 %	4,20±0,38[c]	0,43	14	4	0,89 ± 0,18[b]
Нива одеська	0,60 ± 0,16[a]	0,50	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Нива одеська, НМС 0,0125 %	2,80±0,28[b]	0,64	11	3	0,60 ± 0,19[b]
Нива одеська, НМС 0,025 %	4,00±0,39[c]	0,47	15	5	1,00 ± 0,23[b]
Боровиця	0,40 ± 0,08[a]	0,40	2	0	0,00 ± 0,00[a]
Боровиця, НМС 0,0125 %	3,00 ± 0,34[b]	0,56	13	4	0,80 ± 0,17[b]
Боровиця, НМС 0,025 %	3,80± 0,38[b]	0,48	15	6	1,20 ± 0,22[b]
Каланча	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Каланча, НМС 0,0125 %	4,60± 0,38[b]	0,72	20	4	0,80 ± 0,17[b]
Каланча, НМС 0,025 %	5,20±0,43[b]	0,48	19	5	1,00 ± 0,21[b]
Полянка	0,20 ± 0,07[a]	0,50	1	0	0,00 ± 0,00[a]
Полянка, НМС 0,0125 %	3,00±0,23[b]	0,71	12	3	0,60 ± 0,15[b]
Полянка, НМС 0,025 %	3,60±0,27[b]	0,56	15	4	0,80 ± 0,19[b]
Почайна	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Почайна, НМС 0,0125 %	3,20 ± 0,36[b]	0,73	14	3	0,60 ± 0,13[b]
Почайна, НМС 0,025 %	3,00 ± 0,30[b]	0,43	13	3	0,60 ± 0,14[b]

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

Кількість цінних форм становила 247, і остаточно відібрано для наступних етапів селекційного процесу 63 лінії з позитивними змінами без негативних

додаткових ознак. Кількість сімей становила 500 для всіх варіантів, за винятком Зеленого Гаю, НМС 0,025%. Загалом НМС становив інтерес як мутаген для генетичного поліпшення пшениці озимої через вищу кількість мутацій за такими ознаками, як коротке стебло ($F = 4,67$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,03$), толерантність до хвороб ($F = 7,89$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,002$), позитивні зміни білкових компонентів ($F = 5,11$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,03$), позитивні зміни вмісту мікроелементів ($F = 4,14$; $F_{0,05} = 2,55$; $P = 0,04$). Як бачимо, НМС був не настільки ефективним, як НЕС або ДАБ з одним позитивним моментом для індукційних форм: з толерантністю до захворювань.

Частота позитивних змін за дією НМС була вищою за зростання концентрацій мутагену для сортів Зелений гай та Нива одеська, для всіх варіантів. Для всіх сортів різниця між варіантом без мутагенної дії та першою концентрацією була достовірною за аналізом ANOVA, але для сортів Балатон ($F = 5,08$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,06$), Золото України ($F = 4,98$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,06$), Нива одеська ($F = 3,77$; $F_{0,05} = 5,17$); $P = 0,07$), Боровиця ($F = 4,55$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,06$), Каланча ($F = 3,99$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,07$), Полянка ($F = 3,88$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,07$), Почайна ($F = 3,14$; $F_{0,05} = 5,17$; $P = 0,08$) не було різниці між першою та другою концентраціями.

За частотами змін за позитивними змінами для всіх сортів можна розділити вихідні форми на декілька груп: перша – сорти Балатон, Золото України, Зелений гай та Нива одеська, Боровиця (до 3,8 – 4,2%), у другій Полянка та Почайна (до 3,2 – 3,6). %), у третій Каланча (до 5,2 %).

Таким чином, за цим показником сорт Каланча демонструє більшу мінливість для НМС в отриманні цінних форм. За факторним аналізом на індукцію загальної частоти позитивних змін впливало збільшення концентрацій НМС ($F = 4,51$; $F_{0,05} = 2,49$; $P = 0,04$), але не відмінності у вихідному матеріалі ($F = 3,95$; $F_{0,05} = 4,11$; $P = 0,06$), взаємодія генотип-мутаген була значущою для сортів Зелений гай ($F = 7,13$; $F_{0,05} = 3,80$; $P = 0,02$), Полянка ($F = 5,00$; $F_{0,05} = 3,80$; $P = 0,04$) та Почайна ($F = 4,93$; $F_{0,05} = 3,80$; $P = 0,04$).

Частка від загальної частоти була не вищою, ніж для ДАБ, близько 0,5 – 0,7 для більшості варіантів. Інших статистично значущих зв'язків зі змінами концентрацій або вихідних форм для цього показника, як і для наступного параметра, кількості ліній, не було. Кількість перспективних ліній на однаковому рівні для всіх концентрацій НМС. Частота перспективних ліній (із загальної кількості сімей всього 500, тільки один варіант Зелений гай, НМС 0,025 % 450), без статистично значущої різниці між першою та другою концентраціями, але на частоту перспективних ліній впливало збільшення концентрацій НМС ($F = 3,90$; $F_{0,05} = 2,49$; $P < 0,05$) і ідентифікована відсутність відмінностей за генотипами ($F = 3,29$; $F_{0,05} = 4,11$; $P = 0,06$), взаємодія генотип-мутагену також не була значущою в цілому.

У попарному порівнянні виявили, що існує значна різниця між контролем та НМС 0,0125 % для всіх сортів, для концентрацій НМС 0,025% та НМС 0,025% для всіх сортів немає істотної різниці. Взаємодія генотип-мутаген була достовірною в позитивному сенсі для сортів Полянка ($F = 5,00$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,04$), Каланча ($F = 4,17$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,04$) та Почайна ($F = 3,87$; $F_{0,05} = 3,55$; $P = 0,05$). Таким чином, загалом НМС як мутаген у комбінації із сортами Полянка, Каланча та Почайна можна використовувати для комплексної високої індукції мутацій у всіх концентраціях; для більшості генотипів критичне значення мутагену з позиції індукованих ліній біорізноманіття розташоване в діапазоні НМС 0,0125 % – НМС 0,025 %.

Відповідно до дії мутагенів різної природи було виконано кластерний аналіз для врахування комплексної відповіді на сайт-специфічну дію всіх генотипів (рис. 6.1).

Усього було визначено три групи. До першої належали Балатон, Золото України, Нива одеська, Боровиця, які загалом не реагували інакше на жоден із застосованих мутагенів. Ми робимо висновок, що використання цих генотипів для створення високоефективної системи мутаген-початкова форма неможливе для речовин з низьким ушкоджувальним потенціалом. Це не означає, що

застосування цієї групи не призведе до появи господарсько-цінних ліній, але ефективність цього процесу матиме певно посередні значення.

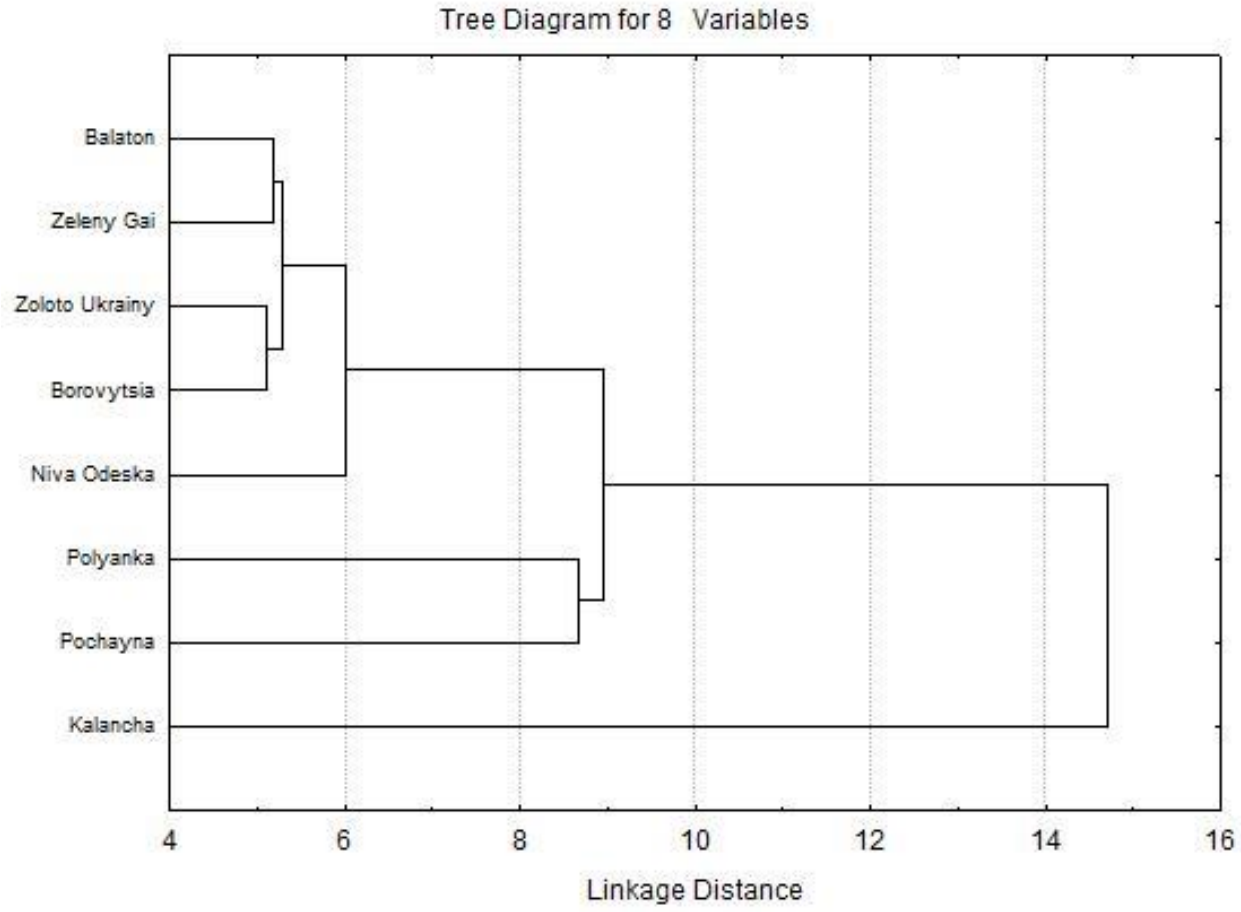


Рис. 6.1. Результати кластерного аналізу за частотою позитивних змін пшениці озимої, 2019 – 2023 рр., одинарні зв'язки, Евклідова відстань

У другій групі – один сорт Каланча, який проявив специфічну реакцію на всі три мутагени, і, очевидно, за особливостями будови генотипу використання цих факторів приведе до посилення мутаційного процесу за корисними властивостями. Третю групу складають два сорти – Полянка та Почайна, які виявили підвищену спорідненість з дією нітрозоалкілсечовин (НЕС та НМС). Враховуючи особливості дії цих речовин, слід очікувати відносно велику кількість форм з біохімічними та фізіологічними мікрозмінами.

Результати дискримінантного аналізу, виконаного для мутагенів (рис. 6.2), показали, що НЕС та НМС фактично продемонстрували однакову ефективність щодо впливу на всю групу генотипів.

Дія ДАБ була найбільш варіабельною і, мабуть, ДАБ як мутаген має більш постійний характер активності, ніж інші фактори, і незначно залежить від конкретного суб'єкта дії в діапазоні застосованого матеріалу.

У спектрі отриманих змін ознаки були класифіковані дискримінантним аналізом як більш-менш мінливі відповідно до природи мутагену. Також було виконано класифікаційний аналіз як за окремими ознаками мутаційного процесу (див. табл. 6.4 – 6.6), так і за генотипами (сортами) (табл. 6.4).

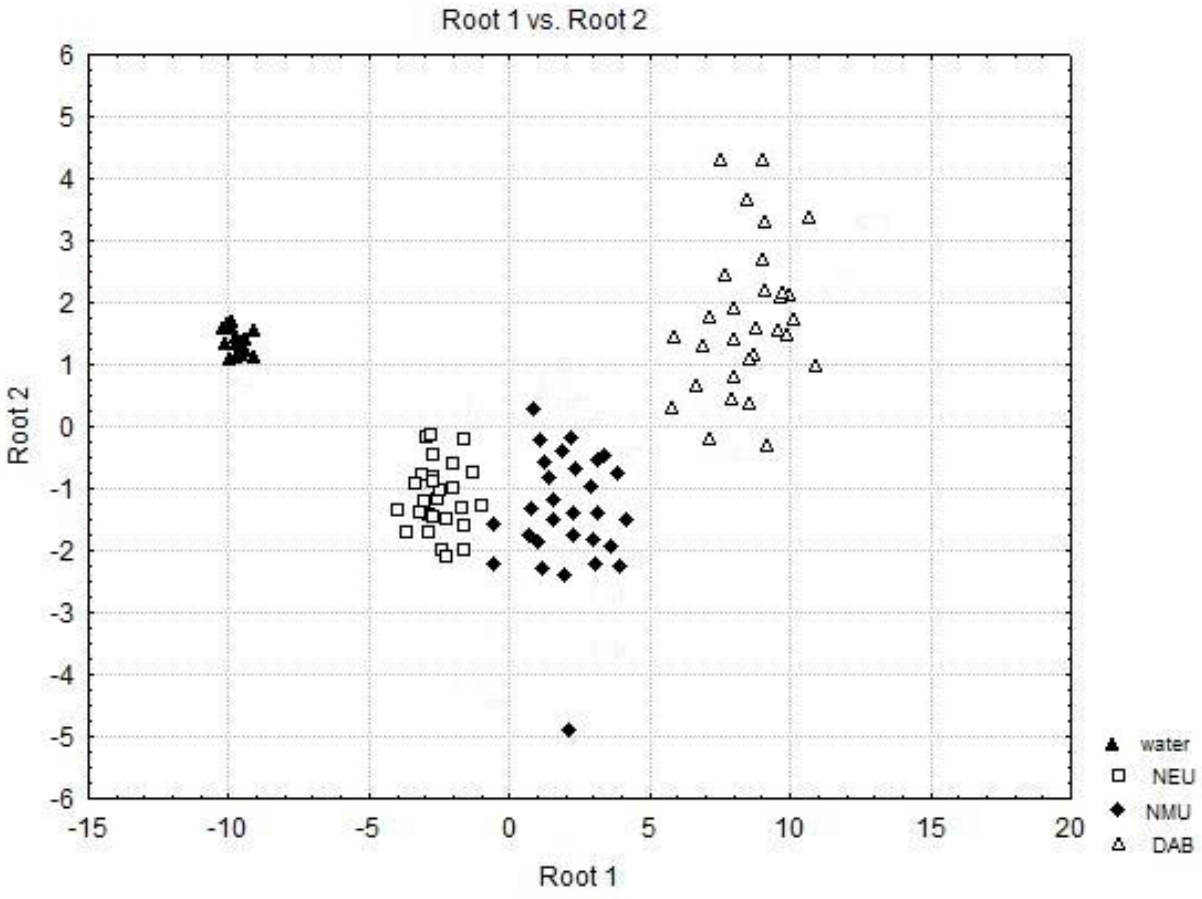


Рис. 6.2. Результати дискримінантного аналізу пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за активністю мутагенів, одинарний зв'язок, Евклідова відстань

Для ДАБ з достатньою достовірністю вірогідні мутації за такими ознаками, як коротке стебло, довгий колос, рання стиглість, здатність до кущення. Розглядаючи ДАБ як мутаген, він менш ефективний для цього вихідного матеріалу. Для НЕС більш характерні короткостеблові, ранньостиглі, продуктивні, кущисті, з підвищеним вмістом білка, позитивні зміни за білковими компонентами, позитивні зміни за вмістом мікроелементів. Для НМС:

короткостеблові, ранньостиглі, стійкі до хвороб, урожайні, здатні до кущення, з підвищеним вмістом білка, позитивні зміни за білковими компонентами, позитивні зміни за вмістом мікроелементів.

Таблиця 6.4

Позитивні зміни ознак. Результати дискримінантного аналізу мінливості пшениці озимої, 2019 – 2023 рр.

Ознака в моделі	Лямбда Вілкса λ	Мутаген у моделі	$F_{0.05}$	p-рівень
Товсте стебло	0,331	--	1,91	0,092
Коротке стебло	0,084	ДАБ, НМС, НЕС	17,34	0,001
Напівкарлик	0,221	--	3,98	0,084
Карлик	0,26	--	3,11	0,085
Велике зерно	0,223	--	3,88	0,084
Довге зерно	0,114	ДАБ	7,14	0,003
Великий колос	0,296	--	2,34	0,095
Ранньостиглий	0,123	ДАБ, НМС, НЕС	11,04	0,001
Продуктивні	0,159	НЕС	4,57	0,054
Кущисті	0,144	ДАБ, НМС, НЕС	4,90	0,042
Високий вміст білка	0,130	НЕС	5,01	0,044
Позитивні зміни за компонентами білка	0,154	НЕС, НМС	4,95	0,043
Позитивні зміни за вмістом мікроелементами	0,143	НЕС, НМС	7,68	0,002

Як можна переконатися, НЕС та НМС більш схожі в своїх діях. ДАБ був ефективним лише для індукційних мутантних форм з довгим колосом порівняно з іншими чинниками. НЕС та НМС обидва ефективні для індукції низькорослості, ранньої стиглості, стійкості до хвороб, здатності до кущення, позитивних змін за білковими компонентами, позитивних змін за вмістом мікроелементів. НМС був більш ефективним для індукційних мутацій з високою толерантністю до захворювань, НЕС – для мутантів з високим вмістом білка та продуктивних ліній. Немає надійного мутагену для індукції таких ознак, як товстостеблові, напівкарликові, карликові, з інтенсивною восковою поволокою, великозернові форми. Як висновок, дія НЕС і НМС у комплексі є найбільш

практично прийнятним варіантом для процесу генетичного поліпшення пшениці озимої.

Таблиця 6.5

Врожайні якості перспективних мутантних ліній пшениці озимої, т·га$^{-1}$

Варіант	Походження	2021	2022	2023	Середня
1	Вихідна форма	5,22 ± 0,07^{a}	5,36 ± 0,08^{a}	6,02 ± 0,10^{a}	5,52 ± 0,08^{a}
17	Балатон, НЕС 0,01%	6,29 ± 0,14^{b}	7,01 ± 0,16^{c}	6,81 ± 0,17^{b}	6,70 ± 0,15^{b}
29	Золото України, НМС, 0,0125%	6,31 ± 0,15^{b}	6,59 ± 0,14^{b}	6,89 ± 0,16^{b}	6,60 ± 0,15^{b}
213	Зелений гай, НЕС 0,01%	6,91 ± 0,17^{c}	6,38 ± 0,11^{b}	6,23 ± 0,15^{a}	6,51 ± 0,15^{b}
224	Боровиця, НЕС 0,01%	6,51 ± 0,14^{b}	6,29 ± 0,08^{b}	6,15 ± 0,14^{a}	6,32 ± 0,12^{bc}
278	Боровиця, НМС 0,0125%	6,73 ± 0,14^{c}	7,16 ± 0,13^{c}	6,69 ± 0,17^{b}	6,86 ± 0,16^{b}
311	Каланча, ДАБ 0,2%	6,69 ± 0,15^{c}	7,01 ± 0,12^{c}	6,79 ± 0,16^{b}	6,83 ± 0,15^{b}
345	Каланча, НЕС, 0,025%	6,30 ± 0,10^{b}	6,22 ± 0,09^{bd}	6,22±0,18^{a}	6,25 ± 0,14^{c}
389	Полянка, НЕС 0,01%	6,29 ± 0,09^{b}	5,92 ± 0,08^{e}	6,17 ± 0,14^{a}	6,13 ± 0,12^{c}
401	Полянка, НЕС 0,025%	6,54 ± 0,09^{bc}	6,12 ± 0,09^{de}	6,43 ± 0,15^{c}	6,36 ± 0,11^{bc}
415	Полянка, НМС 0,0125%	6,70 ± 0,15^{c}	7,14 ± 0,09^{c}	6,72 ± 0,14^{bc}	6,85 ± 0,11^{b}
442	Почайна, НЕС 0,01%	6,55 ± 0,11^{bc}	7,15 ± 0,11^{c}	6,89 ± 0,13^{b}	6,86 ± 0,12^{b}
467	Почайна, НМС 0,0125%	6,53 ± 0,11^{bc}	6,26 ± 0,10^{bd}	6,29 ± 0,16^{ac}	6,36 ± 0,13^{bc}

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

Характеристика ліній, отриманих за дії цих мутагенів, з позиції продуктивності та ознак технологічної якості зерна (що впливають на хлібопекарські показники) наведена в табл. 6.5 та 6.6. Серед більш продуктивних ліній ми знаходимо всі сорти, крім Ниви Одеської як вихідного матеріалу. Сорти Балатон і Зелений гай представлені формами, що утворилися в результаті дії НЕС, тоді як для сорту Золото України продуктивна лінія була отримана за дії НМС. Чотири інші різновиди представлені переважно під дією НЕС, НМС двома-трьома лініями. Лише в одному випадку ДАБ був ефективним як фактор індукції продуктивних ліній і лише для сорту Каланча. Усі відібрані лінії в остаточному підсумку перевищили стандарт за результатами трирічного випробування, але не були рівні між собою в цьому перевищенні.

Так, у 2021 році фактично лінії були поділені на три групи за перевищенням нормативу – лінії 213, 278, 311, 415 склали групу найпродуктивніших ліній, форми 401 і 442, 467 мали проміжне положення, лінії

17, 29, 224, 345, 389 перевищували стандарт за врожайністю, значно поступалися першій групі. У 2022 році диференціація була значно вищою. У схожій першій групі виділялися лінії 17, 278, 311, 415, 442; решта три групи займали проміжні значення, при цьому проміжних форм між групою найкращих ліній і наступною за нею не було, група була чітко відокремлена зі статистичною значущістю. У третій рік випробування відокремлення склало приблизно таку ж кількість груп, як і в перший, хоча рік був більш сприятливим для напівінтенсивних сортів, ніж для високоінтенсивних генотипів. Лінії 17, 29, 213, 278, 311, 415, 442 утворювали подібну до першої групи спільноту; форми 224, 401, 467 займали проміжне положення між двома групами ліній зі значними відмінностями в урожайності.

За результатами трирічних випробувань знову виділено три групи ліній: 17, 29, 213, 278, 311, 415, 442 склали групу найпродуктивніших ліній (F = 8,92; F0,05 = 4,11). ; P = 0,02), форми 224, 401, 467 зайняли проміжне місце, лінії 345, 389 перевищували стандарт за врожайністю (F = 12,14; F0,05 = 3,55; P = 0,005), значно поступалися першій. групі (F = 9,32; F0,05 = 3,90; P = 0,01), водночас лінії 278, 311, 415 є достовірними з позиції стабільності ознаки, решта можуть досить суттєво варіювати з року в рік.

За технологічними якостями (табл. 6.6) за вмістом білка позитивно виділилися такі лінії, як 345, 401, 415, а за вмістом клейковини – 29, 345, 401, 415, 442, 467, що в цілому свідчить про те, що характеристики досить тісно пов'язані. Більше того, в цілому всі отримані форми, крім 311, можна віднести до сильних із гарною якістю зерна, у зв’язку з чим єдину продуктивну лінію, отриману під дією ДАБ, слід вважати малоперспективною. В цілому перша і друга ознаки мають досить низьку мінливість.

Також позитивним з позиції якості зерна є високий вміст високомолекулярних глютенінів (ознака дуже мінлива), менша присутність низькомолекулярних глютенінів і високий вміст гліадину (помірно мінливий) у складі запасних білків зерна пшениці.

Таблиця 6.6

Технологічні якості зерна пшениці мутантних ліній пшениці озимої

Лінія	Білок, %	Клейковина, %	Глютеніни		Гліадини
			HMW	LMW	
Вихідна	13,92[a]	25,01[a]	0,15992[a]	0,46341[a]	0,4571[a]
17	13,97[a]	24,99[a]	0,16443[a]	0,49435[b]	0,4565[a]
29	14,12[a]	26,23[b]	0,16245[a]	0,48453[b]	0,4453[a]
213	14,01[a]	25,15[a]	0,16353[a]	0,46467[a]	0,4425[ab]
224	13,89[a]	25,16[a]	0,17356[b]	0,46465[a]	0,4131[c]
278	13,97[a]	25,54[a]	0,16435[a]	0,46100[a]	0,4424[ab]
311	13,17[b]	22,17[c]	0,15231[a]	0,45454[a]	0,4657[a]
345	14,67[c]	27,78[d]	0,19523[c]	0,42313[c]	0,4856[b]
389	13,03[b]	23,23[e]	0,15022[a]	0,50760[b]	0,4500[a]
401	14,52[c]	27,19[d]	0,20453[b]	0,47300[ad]	0,4948[b]
415	14,45[c]	27,78[d]	0,21453[bd]	0,46999[a]	0,4048[c]
442	14,22[ac]	27,12[d]	0,16444[a]	0,41545[e]	0,4148[c]
467	14,01[a]	26,34[b]	0,15789[a]	0,45934[a]	0,4848[b]

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

За першим показником позитивно відзначилися лінії 224, 345, 401, 415, за другим 345, 442, за третім 345, 401, 467. Таким чином, можна зробити висновок, що лінія 345 має повне поєднання позитивних якостей; за винятком низького вмісту низькомолекулярних глютенінів, додається лінія 401. З групи стабільно високоврожайних генотипів лінія 415 показала найкраще поєднання з високою якістю зерна (високий білок, клейковина, високомолекулярні глютеніни), 311 вибуває через низьку якість зерна.

На основі отриманого матеріалу можна зробити висновок, що для місцевого матеріалу доцільно використовувати переважно мутагени НЕС та НМС. Отримані дані свідчать про те, що використання цих чинників як мутагенних факторів може бути спрямоване насамперед на отримання форм для використання як компонентів для подальшого поліпшення існуючих ценозів.

Генетичний матеріал (три сорти) представлений досить сприятливими вихідними формами для створення високопродуктивних і високоякісних ліній з позитивними змінами структури рослин, перебігу критичних фаз розвитку рослин, вмісту та структури білково-мікроелементного комплексу.

Загалом ДАБ у поєднанні із цими сортами не може бути використаний для комплексної високої індукції змін у будь-якій концентрації, для більшості генотипів сприятливе значення мутагену з позиції індукованих ліній біорізноманіття розташоване в діапазоні ДАБ 0,1% – ДАБ 0,2%.

НЕС як мутаген у поєднанні з Полянкою можна використовувати для комплексної високої індукції мутацій у всіх концентраціях, для більшості генотипів критичне значення мутагену за лініями індукованого біорізноманіття розташоане в діапазоні НЕС 0,01 % – НЕС 0,025 %.

НМС як мутаген у комбінації з сортами Полянка, Каланча та Почайна можна використовувати для комплексної високої індукції мутацій у всіх концентраціях, для більшості генотипів критичне значення мутагену з позиції індукованих ліній біорізноманіття розташоване в діапазоні НМС 0,0125 % – НМС 0,025 %.

За результатами трирічних випробувань лінії 17 (Балатон, НЕС 0,01%), 29 (Золото України, НМС 0,0125%), 213 (Зелений гай, НЕС 0,01%), 278 (Боровиця, НМС 0,0125%), 415 (Полянка, НМС 0,0125%), 442 (Почайна, НЕС 0,01%) виокремилися за поєднанням високої врожайності із задовільними технологічними якостями (загальний вміст білка, співвідношення компонентів білка). Із цієї групи стабільно високоврожайних генотипів лінія 415 показала найкраще поєднання з високою якістю зерна (високий білок, клейковина, високомолекулярні глютеніни) і може вважатися найбільш перспективною до майбутнього використання як сорту. Лінія 345 (Каланча, НЕС 0,025%) має повне поєднання позитивних якостей, за винятком низького вмісту низькомолекулярних глютенінів додається лінія 401 (Полянка, НЕС 0,025%) та можуть бути запропоновані в генетичному поліпшенні на якість як вихідні форми. Тобто для остаточного отримання цінних форм безперечну перевагу мали НЕС та НМС у помірних концентраціях, сорти Полянка, Почайна були більш придатними для індукції практично-цінних форм як вихідний матеріал. З точки зору комплексних біохімічних змін перспективним є поєднання сортів Каланча, Полянка, Почайна з дією НЕС 0,01 – 0,025 % та НМС 0,0125 %.

6.2. Частота та спектр цінних змін за впливу чинників з високою ушкоджувальною дією

Хімічні речовини з високою ушкоджувальною здатністю є одним з найбільш популярних факторів для створення нових мутантних форм, особливо з комплексними змінами. [1]. Більша частина успішного отримання комплексних господарсько-цінних форм основних сільськогосподарських культур зумовлена їх [28, 30].

Мета досліджень виявити особливості спадкової мінливості місцевих та немісцевих сортів озимої пшениці на основі частоти та спектру позитивних змін (що містять мутації за біохімічними ознаками, можливості застосування хімічних агентів з високим ушкодженням ДНК та окремих їх концентрацій), здатність до поліпшення за допомогою взаємодії між природою чинника та особливостями генотипу через сайт-специфічність дії, виявити перспективні системи сорт–чинник (окремі концентрації).

Вивчення отриманого обробкою рослинного матеріалу відбувалося за дві стадії. Під час першої у другому-третьому поколінні візуально та за допомогою біометричного аналізу здійснювали ідентифікацію змін порівняно з вихідними формами та виявлення їх успадкування. Отримані лінії знов перевіряли на успадкування та визначали їхні врожайні параметри у випробуванні протягом четвертого-шостого покоління. Також паралельно виконували аналіз малих, прихованих мікрозмін за біохімічними складовими (вміст білка, клейковини, окремих компонентів запасних білків зерна пшениці, важливих для хлібопекарської промисловості, наявність деяких цінних мікроелементів). Усього для трьох речовин було досліджено 48800 сімей, з яких виявлено 4171 мутантну лінію.

Як позитивні мутації можна використовувати такі типи змін: товстостебельність, короткостебельність, напівкарликовість, карликовість, інтенсивну воскову поволоку (пов’язана з високою стійкістю до посухи, у моделі сорту для півночі Степу), великозернистість, довгий колос, великий колос,

ранньостиглість, толерантність до хвороб (на ці ознаки оцінка та добір починався у поколіннях M_2 – M_3), продуктивність, здатність до кущіння (попередня оцінка та відбір у поколіннях M_2 – M_3, дослідження екологічним випробуванням у поколіннях M_4 – M_6), підвищений вміст білка, позитивні зміни білкових компонентів (вміст високо- і низькомолекулярних глютенінів і гліадинів), позитивні зміни щодо вмісту мікроелементів (Mg, Mn, Zn, Mo, Co, Cu) (оцінка та відбір у екологічному випробуванні поколінь M_4 - M_6). Загалом усі сорти належать до стабільних генотипів і рівень спонтанної мінливості низький.

Результати дії першого з мутагенів, ЕМС, наведені в таблиці 6.7. Усього як контроль та варіанти було досліджено 15800 сімей, з яких 1043 мутантних лінії загалом. Кількість корисних змін (можлива наявність комплексних, дві та більше на лінію) 267, з урахуванням негативних моментів (додаткові зміни) 159 ліній. З них остаточно як перспективні форми випробовували 68 форм, які становили вагомий інтерес для безпосереднього використання, але переважно як донори ознак (генетично-цінні). Кількість сімей в кожній обробці становила 500, крім Балатон, ЕМС 0,1%, та Нива одеська, ЕМС 0,1%. Для інших генотипів та концентрацій депресійна дія на обсяг матеріалу для оцінки не вплинула.

Тільки порівняно зі стандартом кількість корисних змін в усіх сортів завжди була статистично достовірно більшою. Лише в сортів Балатон та Нива одеська відбувається достовірне підвищення частоти корисних змін з кожним підвищенням концентрації ЕМС, у сорту Золото України частота спочатку підвищується, а потім знижується за третьої концентрації до рівня першої ($F = 2.26$; $F_{0.05} = 4.99$; $P = 0,08$).

У сортів Боровиця, Зелений гай мінливість за дії всіх концентрацій на одному рівні. У сорту Каланча немає достовірної різниці за дії другої та третьої концентрацій ($F = 4.06$; $F0.05 = 4.99$; $P = 0.06$).

Таблиця 6.7

Частота позитивних мутацій пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за дії ЕМС ($x \pm SD$, $n = 400$-500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частка від загальної частоти	Кількість ліній, шт.	Кількість перспективних ліній, шт.	Частота перспективних ліній, %
Балатон	0.20 ± 0.04^{a}	0.50	1	0	0.00 ± 0.00^{a}
Балатон, ЕМС 0,025%	$1,40 \pm 0,11^{b}$	0,21	5	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Балатон, ЕМС 0,05%	$2,20 \pm 0,17^{c}$	0,24	6	2	$0,40 \pm 0,06^{c}$
Балатон, ЕМС 0,1%	$3,25 \pm 0,20^{d}$	0,22	7	2	$0,50 \pm 0,09^{bc}$
Золото України	$0,40 \pm 0,08^{a}$	0,33	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Золото України, ЕМС 0,025%	$2,00 \pm 0,17^{b}$	0,26	6	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Золото України, ЕМС 0,05%	$3,40 \pm 0,22^{c}$	0,31	11	4	$0,80 \pm 0,09^{b}$
Золото України, ЕМС 0,1%	$1,80 \pm 0,16^{b}$	0,13	6	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Зелений гай	$0,20 \pm 0,04^{a}$	0,33	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Зелений гай, ЕМС 0,025%	$2,40 \pm 0,18^{b}$	0,44	7	3	$0,60 \pm 0,06^{b}$
Зелений гай, ЕМС 0,05%	$2,60 \pm 0,19^{b}$	0,36	6	3	$0,60 \pm 0,06^{b}$
Зелений гай, ЕМС 0,1%	$2,00 \pm 0,17^{b}$	0,21	5	2	$0,40 \pm 0,04^{c}$
Нива одеська	$0,00 \pm 0,00^{a}$	0,00	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Нива одеська, ЕМС 0,025%	$1,80 \pm 0,13^{b}$	0,26	7	3	$0,60 \pm 0,08^{b}$
Нива одеська, ЕМС 0,05%	$2,40 \pm 0,18^{c}$	0,25	6	3	$0,60 \pm 0,08^{b}$
Нива одеська, ЕМС 0,1%	$3,50 \pm 0,29^{d}$	0,22	8	3	$0,75 \pm 0,11^{b}$
Боровиця	$0,20 \pm 0,06^{a}$	0,25	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Боровиця, ЕМС 0,025%	$1,20 \pm 0,11^{b}$	0,21	5	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Боровиця, ЕМС 0,05%	$2,60 \pm 0,16^{b}$	0,35	8	4	$0,80 \pm 0,11^{c}$
Боровиця, ЕМС 0,1%	$3,00 \pm 0,21^{b}$	0,29	6	2	$0,40 \pm 0,06^{ab}$
Каланча	$0,40 \pm 0,01^{a}$	0,40	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Каланча, ЕМС 0,025%	$1,40 \pm 0,12^{b}$	0,23	5	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Каланча, ЕМС 0,05%	$2,80 \pm 0,19^{c}$	0,34	9	4	$0,80 \pm 0,09^{b}$
Каланча, ЕМС 0,1%	$3,00 \pm 0,27^{c}$	0,23	8	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Полянка	$0,20 \pm 0,04^{a}$	0,50	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Полянка, ЕМС 0,025%	$1,60 \pm 0,10^{b}$	0,35	6	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Полянка, ЕМС 0,05%	$1,60 \pm 0,11^{b}$	0,24	5	2	$0,40 \pm 0,05^{b}$
Полянка, ЕМС 0,1%	$2,20 \pm 0,16^{c}$	0,25	6	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Почайна	$0,20 \pm 0,04^{a}$	0,50	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Почайна, ЕМС 0,025%	$1,40 \pm 0,10^{b}$	0,29	5	3	$0,60 \pm 0,07^{b}$
Почайна, ЕМС 0,05%	$1,60 \pm 0,11^{b}$	0,25	5	2	$0,40 \pm 0,05^{b}$
Почайна, ЕМС 0,1%	$1,80 \pm 0,12^{bc}$	0,20	5	2	$0,40 \pm 0,05^{b}$

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

У генотипу Полянка першої та другої ($F = 3.22$; $F_{0.05} = 4.99$; $P = 0.07$), для Почайни третя відрізняється від першої ($F = 7.11$; $F_{0.05} = 4.99$; $P = 0.02$), але не відрізняється від другої ($F = 4.01$; $F_{0.05} = 4.99$; $P = 0.06$), які не мають між собою достовірної

різниці (F = 3.55; $F_{0.05}$ = 4.99; P = 0.07). Щодо загальної характеристики параметра, то для концентрації мутагену мінливість загалом достовірна (F = 17.23; $F_{0.05}$ = 3.86; P = 0.001), також достовірна і відмінність в реакції для сортів (F = 18.17; $F_{0.05}$ = 4.11; P = 0.001). Щодо генотип-мутагенної взаємодії, то вона значуща лише для сортів Боровиця, Нива одеська (F = 8.33; $F_{0.05}$ = 3.10; P = 0.01).

Частка корисних змін від загальної частоти сягала 0,2 – 0,4 для різних варіантів, але переважно була трохи вищою за дії першої-третьої концентрацій. Якихось статистично значущих зав'язків не виявлено. Те саме стосується кількості цінних ліній, за винятком генотипів Каланча, Полянка, Почайна. Велика кількість додаткових негативних змін та їх комплексний характер призводив до деякого зменшення ліній за найвищої концентрації, незважаючи на вищу частоту корисних форм взагалі (переважно напівкарликів та карликів).

Доволі важливим параметром є останній – частота відібраних перспективних ліній від загального обсягу матеріалу. Показник значно менш мінливий, ніж частота цінних форм взагалі, але можна сказати, що для половини сортів (Золото України, Боровиця, Каланча, Полянка) притаманий більш-менш однакий рівень ознаки за будь-якої концентрації, але достовірна різниця з контролем. Для сортів Почайна та Зелений гай невелике поступове зниження, Нива одеська – підвищення, у сорту Балатон показник нестабільний. Але в будь-якому випадку дія різних концентрацій значуща (F = 5.01; $F_{0.05}$ = 3.86; P = 0.04), різниця за генотипами – ні (F = 3.98; $F_{0.05}$ = 4.11; P = 0.06), як і генотипмутагенна взаємодія (F = 2.03; $F_{0.05}$ = 3.10; P = 0.07). Таким чином, важко знайти серед наявних сортів за дії ЕМС перспективні композиції для створення системи з підвищеним виходом корисних форм. Можлива більш висока індукція окремих типів генетично-цінних ліній, що буде показано під час подальшого аналізу варіативності за окремими ознаками (вивчення дискримінантних функцій).

За дією азиду натрію, ураховуючи більшу різноманітність концентрацій (що пов'язано переважно з широкими межами агентів у індукції змін та суттєво меншу загальну вивченість екогенетичного чинника) було досліджено найбільший обсяг вихідного матеріалу – 19400 сімей у другому-третьому

поколіннях, з яких отримано 1692 мутантних лінії та відібрано як потенційно корисні 301 лінію. Для подальшого процесу з генетичного поліпшення як донори цінних ознак та для безпосереднього використання запропоновано 178 форм (табл. 6.8).

Таблиця 6.8

Частота позитивних мутацій пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за дії АН (x ± SD, n = 400-500)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частка від загальної частоти	Кількість ліній, шт.	Кількість перспективних ліній,	Частота перспективних ліній, %
1	2	3	4	5	6
Балатон	$0,20 \pm 0,03^{a}$	0,50	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Балатон, АН 0,01%	$2,00 \pm 0,21^{b}$	0,29	7	5	$1,00 \pm 0,17^{b}$
Балатон, АН 0,025%	$3,20 \pm 0,25^{c}$	0,33	11	7	$1,40 \pm 0,25^{b}$
Балатон, АН 0,05%	$3,60 \pm 0,28^{c}$	0,26	12	7	$1,40 \pm 0,26^{b}$
Балатон, АН 0,1%	$3,50 \pm 0,28^{c}$	0,17	6	3	$0,75 \pm 0,12^{bc}$
Золото України	$0,40 \pm 0,08^{a}$	0,33	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Золото України, АН 0,01%	$2,20 \pm 0,21^{b}$	0,35	6	5	$1,00 \pm 0,12^{b}$
Золото України, АН 0,025%	$2,60 \pm 0,22^{b}$	0,33	9	6	$1,20 \pm 0,15^{b}$
Золото України, АН 0,05%	$4,00 \pm 0,29^{c}$	0,31	11	7	$1,40 \pm 0,16^{bc}$
Золото України, АН 0,1%	$4,25 \pm 0,34^{c}$	0,22	12	5	$1,25 \pm 0,15^{b}$
Зелений гай	$0,40 \pm 0,08^{a}$	0,67	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Зелений гай, АН 0,01%	$1,80 \pm 0,17^{b}$	0,33	5	4	$0,80 \pm 0,11^{b}$
Зелений гай, АН 0,025%	$2,60 \pm 0,21^{c}$	0,32	9	5	$1,00 \pm 0,12^{b}$
Зелений гай, АН 0,05%	$3,00 \pm 0,25^{c}$	0,26	9	5	$1,00 \pm 0,12^{b}$
Зелений гай, АН 0,1%	$4,00 \pm 0,30^{d}$	0,21	10	5	$1,25 \pm 0,15^{bc}$
Нива одеська	$0,00 \pm 0,11^{a}$	0,00	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Нива одеська, АН 0,01%	$2,20 \pm 0,25^{b}$	0,28	7	4	$0,80 \pm 0,11^{b}$
Нива одеська, АН 0,025%	$3,00 \pm 0,29^{c}$	0,28	9	5	$1,80 \pm 0,21^{c}$
Нива одеська, АН 0,05%	$4,60 \pm 0,35^{d}$	0,32	12	7	$1,40 \pm 0,16^{d}$
Нива одеська, АН 0,1%	$4,00 \pm 0,30^{d}$	0,20	10	6	$1,50 \pm 0,17^{dc}$
1	2	3	4	5	6
Боровиця	$0,20 \pm 0,03^{a}$	0,25	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Боровиця, АН 0,01%	$2,20 \pm 0,21^{b}$	0,38	7	4	$0,80 \pm 0,11^{b}$
Боровиця, АН 0,025%	$2,60 \pm 0,22^{b}$	0,33	8	5	$1,00 \pm 0,12^{b}$
Боровиця, АН 0,05%	$3,60 \pm 0,31^{c}$	0,30	11	6	$1,20 \pm 0,14^{bc}$
Боровиця, АН 0,1%	$3,50 \pm 0,30^{c}$	0,18	9	5	$1,25 \pm 0,14^{bc}$

Каланча	$0,40 \pm 0,07^{a}$	0,40	1	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Каланча, АН 0,01%	$3,60 \pm 0,28^{b}$	0,58	9	6	$1,20 \pm 0,14^{b}$
Каланча, АН 0,025%	$3,40 \pm 0,31^{b}$	0,44	11	5	$1,00 \pm 0,11^{b}$
Каланча, АН 0,05%	$4,40 \pm 0,34^{c}$	0,34	11	7	$1,40 \pm 0,16^{bc}$
Каланча, АН 0,1%	$5,50 \pm 0,36^{d}$	0,26	14	8	$2,00 \pm 0,19^{d}$
Полянка	$0,00 \pm 0,00^{a}$	0,00	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Полянка, АН 0,01%	$2,60 \pm 0,23^{b}$	0,59	6	5	$1,00 \pm 0,11^{b}$
Полянка, АН 0,025%	$4,00 \pm 0,32^{c}$	0,61	11	7	$1,40 \pm 0,15^{c}$
Полянка, АН 0,05%	$2,80 \pm 0,25^{b}$	0,26	9	5	$1,00 \pm 0,11^{b}$
Полянка, АН 0,1%	$3,40 \pm 0,27^{d}$	0,27	10	5	$1,00 \pm 0,11^{b}$
Почайна	$0,00 \pm 0,00^{a}$	0,00	0	0	$0,00 \pm 0,00^{a}$
Почайна, АН 0,01%	$2,00 \pm 0,21^{b}$	0,43	6	5	$1,00 \pm 0,11^{b}$
Почайна, АН 0,025%	$3,00 \pm 0,26^{c}$	0,44	11	6	$1,20 \pm 0,14^{b}$
Почайна, АН 0,05%	$3,20 \pm 0,27^{d}$	0,31	11	6	$1,20 \pm 0,14^{b}$
Почайна, АН 0,1%	$4,00 \pm 0,32^{e}$	0,33	10	7	$1,40 \pm 0,16^{bc}$

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні. Порівняння в рамках одного сорту

Кількість сімей за варіантами для вищої концентрації знижувалась до 400, крім більш стійких сортів Почайна та Полянка. Таким чином, негативні ефекти більше вплинули на життєздатність зразків, ніж у попереднього чинника.

Для мутагену характерний той самий спектр корисних змін, але варіативність для більшості ознак була суттєво вищою, насамперед в індукції більш короткостеблових форм ($F = 21.17$; $F0.05 = 3.05$; $P < 0,05$) та позитивних біохімічних змін ($F = 52.63$; $F0.05 = 3.01$; $P < 0,05$).

Показник частоти мінливості в спектрі корисних змін демонструє, що для всіх варіантів різниця з контролем була статистично достовірною, а мінливість за генотипом ($F = 18.21$; $F_{0.05} = 3.55$; $P < 0,05$) та збільшенням концентрації достовірною ($F = 34.82$; $F_{0.05} = 3.11$; $P < 0,05$). Генотипмутагенна взаємодія була значущою ($F = 24.17$; $F_{0.05} = 3.01$; $P < 0,05$). Лише в сорту Почайна частота статистично достовірно зростала з кожною концентрацією. У сортів Золото України ($F = 4.82$; $F_{0.05} = 5.17$; $P = 0.06$), Каланча ($F = 4.44$; $F_{0.05} = 5.17$; $P = 0.07$), Боровиця ($F = 4.76$; $F_{0.05} = 5.17$; $P = 0.06$) не було різниці між дією першої та другої концентрацій. Також не було різниці між другою та третьою концентраціями в сортів Балатон ($F = 3.11$; $F_{0.05} = 5.17$; $P = 0.09$) та Зелений гай ($F = 3.82$; $F_{0.05} = 5.17$; $P = 0.08$), у сорту Полянка різниця була ($F = 7.92$; $F_{0.05} =$

5.17; P = 0.02), але частота знизилася до дії першої концентрації (F = 4.12; $F_{0.05}$ = 5.17; P = 0.08). Щодо активності третьої та найвищої концентрації – різниці не було в сортів Балатон (F = 4.82; $F_{0.05}$ = 5.05; P = 0.07), Золото України (F = 4.22; $F_{0.05}$ = 5.05; P = 0.07), Нива одеська (F = 3.81; $F_{0.05}$ = 5.05; P = 0.08), Боровиця (F = 3.42; $F_{0.05}$ = 5.05; P = 0.09), у всіх інших вона істотно зросла. Таким чином, за цим параметром застосування концентрації АН 0,1 % виправдано для більшості випадків.

У загальній частоті частка цінних змін варіювала на рівні 0,2 – 0,6, причому з поступовим зниженням за зростання концентрації для більшості генотипів по досягненню вищої концентрації, та можливим поступовим зростанням у діапазоні АН 0,01% – 0,05%. За кількістю перспективних ліній суттєвих тенденцій не помічено, крім зростання комплексних змін за підвищення концентрації.

За аналізом частоти відібраних ліній в будь-якому варіанті наявна різниця з контролем, лише у сортів Нива одеська та Каланча є деяка значуща варіативність, що виражається в суттєвому підвищенні цього показника за дії вищих концентрацій. Загалом частота поступово помірно підвищується, або не нижча від попередньої, крім сортів Балатон та Золото України, де вона знижується за дії АН 0,1%.

Генотип-мутагенна взаємодія була дійсна в позитивному сенсі для сортів Балатон (F = 9.17; $F_{0.05}$ = 4.22; P < 0,05), Каланча (F = 9.98; $F_{0.05}$ = 4.22; P < 0,05), Полянка (F = 10.10; $F_{0.05}$ = 4.22; P < 0,05), Почайна (F = 13.16; $F_{0.05}$ = 4.22; P < 0,05). Дія азиду натрію як мутагену суттєво відрізняється від ЕМС набагато вищою генетичною активністю як за частотою окремих змін за ознаками, так і за загальною кількістю генетично- та селекційно-цінних змін.

Дія ДМС призвела до суттєвого зниження обсягу рослинного матеріалу у першому поколінні, зокрема, за концентрації 0,05% кількість сімей в окремих випадках (Балатон, Нива одеська) знижувалася до 200, усього було досліджено вихідного матеріалу 13600 сімей у другому-третьому поколінні, з яких отримано 1436 мутантних ліній (вплинула дуже висока генетична активність чинника,

тому за суттєвого скорочення кількості матеріалу мінливість в окремих випадках (переважно, негативних) перевищувала за дією АН та значно перевищувала ЕМС) та відібрано як потенційно корисні 226 ліній. Для подальшого процесу з генетичного поліпшення як донори цінних ознак та для безпосереднього використання запропоновано 89 форм (табл. 6.9). Вплинула наявність великої кількості стерильних форм та небажана мінливість за формою колоса. З іншого боку, екогенетичний чинник проявив ефективність у мутаціях за структурою стебла та стійкістю до хвороб та доволі часто індукував рідкісні типи мутацій.

Щодо частоти корисних змін, вона статистично достовірно відрізняється від контролю за дії усіх концентрацій. Варіативність концентрацій у дії за сортами значно нижча, переважно у зв'язку з стрімким зростанням з підвищенням концентрації негативних мутацій. Так, для сортів Зелений гай та Почайна відсутня варіативність за зміни концентрації. З інших сортів у генотипа Боровиця ($F = 3.17$; $F_{0.05} = 4.99$; $P = 0.08$) відсутня достовірна різниця між першою та другою концентраціями. У сортів Балатон ($F = 5.06$; $F_{0.05} = 5.15$; $P = 0.06$) та Полянка ($F = 4.76$; $F_{0.05} = 5.15$; $P = 0.06$) немає різниці в активності мутагену за дії другої та третьої концентрацій, у сортів Золото України ($F = 6.76$; $F_{0.05} = 5.15$; $P = 0.02$) та Нива одеська ($F = 7.11$; $F_{0.05} = 5.15$; $P < 0,05$) різниця є, але частота корисних змін спадає до рівня дії першої концентрації ($F = 4.16$; $F_{0.05} = 5.15$; $P = 0.07$ та $F = 4.92$; $F_{0.05} = 5.15$; $P = 0.06$).

Знову лише в сорту Каланча кожна наступна концентрація приводила до достовірного підвищення кількісті корисних змін. Показник частоти мінливості у спектрі корисних змін показує, що для всіх варіанті різниця з контролем була статистично достовірною, а мінливість за генотипом ($F = 19.77$; $F_{0.05} = 3.65$; $P < 0,05$) та збільшенням концентрації достовірною ($F = 14.82$; $F_{0.05} = 3.22$; $P < 0,05$).

Таблиця 6.9

Частота позитивних мутацій пшениці озимої, 2019 – 2023 рр. за дії ДМС ($x \pm SD$, $n = 200\text{-}500$)

Варіант	Частота позитивних змін, %	Частка від загальної частоти	Кількість ліній, шт.	Кількість перспективних ліній, шт	Частота перспективних ліній, %
Балатон	0,20 ± 0,05[a]	0,50	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Балатон, ДМС 0,0125%	4,40 ± 0,38[b]	0,42	12	5	1,00 ± 0,12[b]
Балатон, ДМС 0,025%	5,97± 0,45[c]	0,27	11	4	1,33 ± 0,14[c]
Балатон, ДМС 0,05%	5,75± 0,43[c]	0,27	5	2	1,00 ± 0,12[b]
Золото України	0,40 ± 0,10[a]	0,33	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Золото України, ДМС 0,0125%	3,60 ± 0,31[b]	0,39	11	4	0,80 ± 0,10[b]
Золото України, ДМС 0,025%	4,50±0,39[c]	0,23	12	3	1,00 ± 0,12[b]
Золото України, ДМС 0,05%	3,20± 0,27[b]	0,17	5	1	0,29 ± 0,06[c]
Зелений гай	0,40 ± 0,10[a]	0,67	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Зелений гай, ДМС 0,0125%	3,80±0,33[b]	0,37	7	5	1,00 ± 0,13[b]
Зелений гай, ДМС 0,025%	4,55±0,41[b]	0,26	9	4	1,00 ± 0,12[b]
Зелений гай, ДМС 0,05%	4,00± 0,36[b]	0,19	6	2	0,67 ± 0,07[c]
Нива одеська	0,00 ± 0,16[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Нива одеська, ДМС 0,0125%	4,40±0,40[b]	0,43	11	4	0,80 ± 0,21[b]
Нива одеська, ДМС 0,025%	5,67±0,49[c]	0,28	10	4	1,33 ± 0,23[b]
Нива одеська, ДМС 0,05%	4,00± 0,43[b]	0,23	9	3	1,50 ± 0,24[bc]
Боровиця	0,60 ± 0,08[a]	0,75	1	1	0,20 ± 0,09[a]
Боровиця, ДМС 0,0125%	4,60 ± 0,34[b]	0,48	12	4	0,80 ± 0,17[b]
Боровиця, ДМС 0,025%	4,90 ± 0,38[b]	0,29	13	5	1,25 ± 0,22[b]
Боровиця, ДМС 0,05%	3,47 ± 0,36[c]	0,19	6	1	0,29 ± 0,11[a]
Каланча	0,20 ± 0,04[a]	0,20	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Каланча, ДМС 0,0125%	4,40± 0,38[b]	0,47	12	5	1,00 ± 0,17[b]
Каланча, ДМС 0,025%	6,60±0,43[c]	0,31	13	6	1,50 ± 0,21[b]
Каланча, ДМС 0,05%	8,50± 0,43[d]	0,34	11	3	1,00 ± 0,17[b]
Полянка	1,00 ± 0,11[a]	0,50	1	1	0,20 ± 0,00[a]
Полянка, ДМС 0,0125%	3,20±0,29[b]	0,40	11	5	1,00 ± 0,11[b]
Полянка, ДМС 0,025%	3,97±0,31[c]	0,31	11	6	1,33 ± 0,14[b]
Полянка, ДМС 0,05%	4,60± 0,40[c]	0,26	9	3	0,75 ± 0,09[bc]
Почайна	0,00 ± 0,00[a]	0,00	0	0	0,00 ± 0,00[a]
Почайна, ДМС 0,0125%	2,60 ± 0,26[b]	0,31	7	4	0,80 ± 0,10[b]
Почайна, ДМС 0,025%	3,13 ± 0,30[b]	0,24	6	3	0,60 ± 0,08[b]
Почайна, ДМС 0,05%	2,60± 0,26[b]	0,14	5	1	0,60 ± 0,18[b]

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні

Генотип-мутагенна взаємодія теж була значущою ($F = 5.17$; $F0.05 = 3.11$; $P = 0.02$).

Частка цінних змін від загальної частоти мутацій була на рівні 0,2 – 0,5, що трохи нижче від АН, але в цілому доволі висока. Суттєвих статистичних закономірностей не виявлено, крім переважно поступового зниження у більшості сортів з підвищенням концентрації та відносно високим рівнем за дії ДМС 0,0125 %. Велика кількість додаткових негативних змін привела до доволі низької кількості відібраних для випробування форм, що значно поступається дії попереднього мутагену, і більш коректним є порівняння з ЕМС.

Щодо частоти таких ліній, то знаходимо, що даний параметр більш варіативний, ніж у АН. Так, відсутня варіативність зі зміною концентрації у сортів Нива одеська, Каланча, Полянка, Почайна, спадає до рівня контролю за дії ДМС 0,05 % у сорту Боровиця. У сортів Балатон, Золото України та Зелений гай поступове зростання у діапазоні помірних з подальшим зниженням для вищої концентрації. Генотип-мутагенна взаємодія значуща в позитивному сенсі для сортів Нива одеська ($F = 7.08$; $F_{0.05} = 4.30$; $P < 0,05$), Каланча ($F = 6.90$; $F_{0.05} = 4.30$; $P < 0,05$), Полянка ($F = 5.07$; $F_{0.05} = 4.30$; $P = 0.02$).

Відповідно до дії різних за природою мутагенів було виконано кластерний аналіз для врахування в комплексі відгуку на сайтспецифічну дію усіх генотипів залежно від групи речовин та кожної речовини окремо (зауважимо, що суттєвої різниці при групуванні за ЕМС та ДМС не було, що надалі продемонстрував дискримінантний аналіз (рис. 6.3).

Усього знайшли чотири групи, три з яких – мінорні. До першої групи належали сорти Балатон, Зелений гай, Золото України, Боровиця, Нива одеська, для яких генотипмутагенна взаємодія фактично не виявилася суттєвою, незважаючи на попередні результати за факторним аналізом щодо окремих речовин. Доходимо висновку, що використання цих генотипів для створення високопродуктивної системи мутаген-ініціальна форма неможливе для речовин с високою ушкоджувальною здатністю. Це не означає, що застосування цієї групи не призведе до появи перспективних форм, але ефективність цього процесу буде відносно посередня.

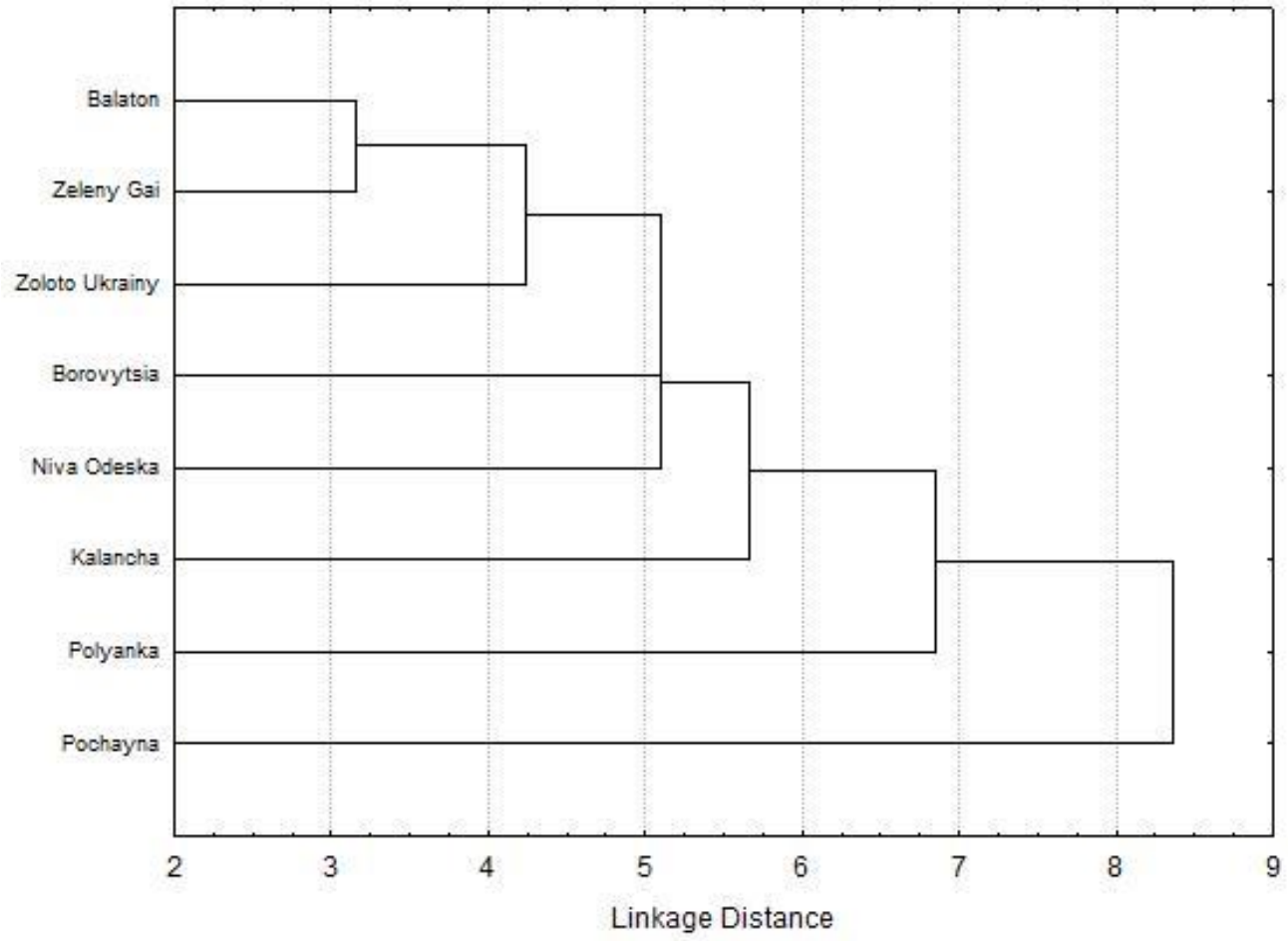


Рис. 6.3. Результати кластерного аналізу за частотою позитивних змін за генотипами пшениці озимої, 2019 – 2023 рр.

У другій групі один сорт Каланча, який показав специфічну реакцію на ЕМС та АН. За особливостями будови генотипу він може бути використаний як компонент для підсилення мутаційної активності. Третя група складається із сорту Полянка, четверта – із сорту Почайна, які продемонстрували підвищену спорідненість з дією АН. Ураховуючи особливості дії цього чинника, варто очікувати відносно велику кількість форм з біохімічними та фізіологічними мікрозмінами.

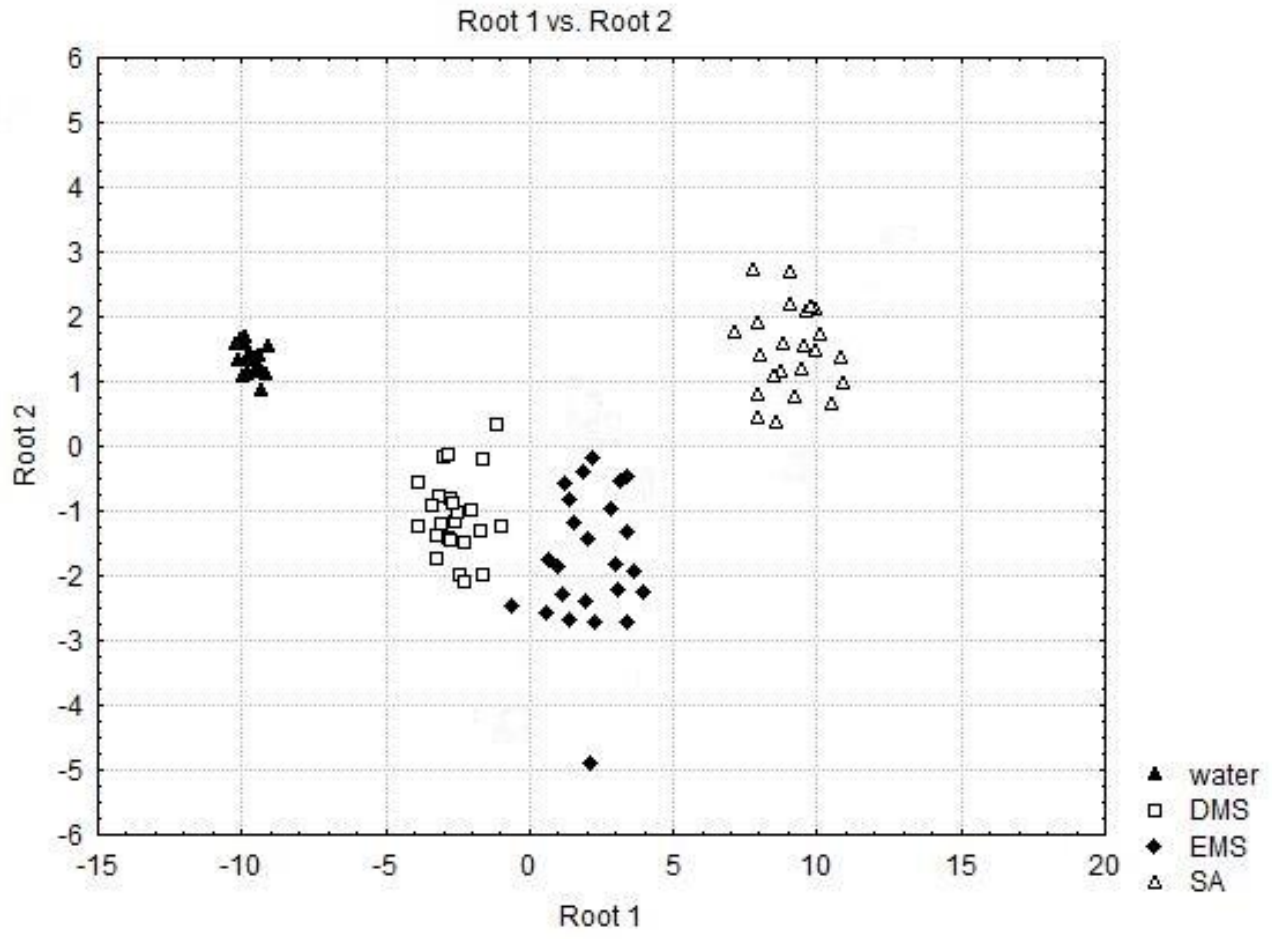


Рис. 6.4. Ідентифікація дії окремих мутагенних чинників за генотип-мутагенною взаємодією пшениці озимої, 2019 – 2023 рр.

Результати виконаного за мутагенами дискримінантного аналізу показали (Рис. 6.4.), що ЕМС та ДМС мали більш подібну ефективність за впливом на всю групу генотипів, тоді як вплив АН був найбільш варіативним, вочевидь, АН як мутаген має більш сайтспецифічний характер дії, ніж інші фактори та більше залежить у діапазоні застосованого вихідного матеріалу від конкретного суб’єкту дії. Тобто системи з цим чинником більш ймовірні та надалі варто приділити увагу добору нових ініціальних форм. Також буде виправданим більш ретельний скринінг.

У спектрі отриманих перспективних змін дискримінантним аналізом були ідентифіковані ознаки, що достовірно показують значущу мінливість за дії певних речовин (табл. 6.10).

Таблиця 6.10

Ідентифікація значущих за мінливістю ознак пшениці озимої, 2019 – 2023 рр.

Ознака в моделі	Лямбда Вілкса λ	Мутаген в моделі	$F_{0.05}$	Р-рівень
Товсте стебло	0,234	ДМС	3,91	0,06
Короткостеблові	0,077	ЕМС, АН, ДМС	18,12	0,001
Напівкарлики	0,089	ЕМС, АН, ДМС	9,36	0,001
Карлики	0,157	АН, ДМС	6,14	0,005
Велике зерно	0,213	АН	3,58	0,079
Довгий колос	0,084	ЕМС, АН, ДМС	10,14	0,001
Великий колос	0,286	АН	2,14	0,099
Ранньостиглі	0,093	АН, ДМС	8,04	0,004
Врожайні	0,229	відсутні	2,77	0,087
Кущисті	0,214	АН	4,80	0,046
Вищий вміст білка	0,230	АН	4,43	0,039
Позитивні зміни за білковими компонентами	0,104	АН, ДМС	8,67	0,003
Позитивні зміни за вмістом мікроелементів	0,103	ЕМС, АН, ДМС	8,98	0,003

Також було виконано аналіз за індивідуальними особливостями мутаційного процесу. Так, встановлено, що більшу силу як мутаген з огляду на спектр індукованих ознак має АН (майже всі ознаки, крім товстого стебла та врожайності), на другому місті ДМС, що не був достовірно ефективним для індукції мутацій за інтенсивною восковою поволокою, великим зерном, великим колосом, врожайними кущистими формами, вищим вмістом білка в зерні пшениці. Найменш вдалим з огляду на спектр була дія на представлений сортовий набір ЕМС, що значуще вплинув на частоти мутацій за короткостебловістю, індукцію напівкарликів, форм з довгим колосом, з позитивними змінами за вмістом мікроелементів.

Якщо здійснити аналіз з боку ознак, то для форм з товстим стеблом (стійкі до вилягання) варто застосувати лише ДМС, з інтенсивною восковою поволокою (потенційно стійкі до посухи) та з великим зерном та колосом – АН, кущисті форми та з вищим вмістом білка – теж АН. Таким чином, ураховуючи вищу ефективність ДМС в індукції карликів та стійких до хвороб форм для цього набору генотипів ефективним є застосування АН та ДМС. Використання ЕМС

недоцільне. Водночас виникнення врожайних форм не є модельним та не може бути прогнозоване за отриманими даними. Тому ці дані потребують доповнення за рахунок розширення різноманіття вихідних форм.

За результатами трирічного дрібноділянкового випробування було отримано такі найбільш перспективні за стабільною високою врожайністю мутантні лінії (табл. 6.11), характеристика їх за якістю зерна наведена в таблиці 6.12.

Таблиця 6.11

Врожайні характеристики отриманих мутантних ліній пшениці озимої, т·га$^{-1}$.

Варіант	Походження	2021	2022	2023	Середня
1	Вихідна форма	$5,36 \pm 0,08^{a}$	$5,54 \pm 0,07^{a}$	$6,20 \pm 0,11^{a}$	$5,70 \pm 0,10^{a}$
26	Балатон, АН 0,025%	$6,93 \pm 0,17^{b}$	$7,12 \pm 0,19^{b}$	$6,98 \pm 0,17^{b}$	$7,01 \pm 0,16^{b}$
45	Золото України, АН 0,05%	$5,67 \pm 0,12^{c}$	$6,05 \pm 0,13^{c}$	$6,17 \pm 0,13^{a}$	$5,96 \pm 0,10^{c}$
234	Зелений гай, ЕМС 0,05%	$6,45 \pm 0,14^{d}$	$6,57 \pm 0,12^{d}$	$6,24 \pm 0,15^{a}$	$6,42 \pm 0,14^{d}$
256	Нива одеська, ДМС 0,0125%	$6,11 \pm 0,12^{e}$	$6,18 \pm 0,10^{c}$	$6,26 \pm 0,13^{a}$	$6,18 \pm 0,11^{c}$
278	Боровиця, ЕМС 0,025%	$5,98 \pm 0,14^{e}$	$6,55 \pm 0,10^{d}$	$5,99 \pm 0,11^{a}$	$6,17 \pm 0,11^{c}$
334	Каланча, ДМС 0,0125%	$6,78 \pm 0,15^{bd}$	$6,99 \pm 0,11^{b}$	$6,34 \pm 0,12^{a}$	$6,70 \pm 0,12^{bd}$
356	Каланча, АН 0,05%	$6,43 \pm 0,11^{d}$	$7,02 \pm 0,15^{b}$	$7,00 \pm 0,15^{b}$	$6,82 \pm 0,14^{bd}$
391	Полянка, АН 0,025%	$6,24 \pm 0,11^{ed}$	$6,54 \pm 0,12^{d}$	$6,43 \pm 0,13^{ac}$	$6,40 \pm 0,12^{d}$
412	Полянка, ДМС 0,0125%	$6,79 \pm 0,14^{bd}$	$7,03 \pm 0,16^{b}$	$6,74 \pm 0,14^{b}$	$6,85 \pm 0,14^{bd}$
423	Почайна, АН 0,025%	$7,01 \pm 0,15^{b}$	$7,12 \pm 0,16^{b}$	$7,07 \pm 0,14^{b}$	$7,07 \pm 0,15^{b}$
446	Почайна, АН 0,05%	$6,77 \pm 0,10^{bd}$	$6,91 \pm 0,10^{b}$	$6,84 \pm 0,12^{b}$	$6,84 \pm 0,10^{bd}$

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

Серед врожайних ліній знаходимо в походженні всі вихідні форми, але сорти Балатон, Золото України, Зелений гай, Нива одеська та Боровиця представлені тільки однією лінією кожен. Сорти Каланча, Полянка та Почайна дали по дві лінії. Застосування АН в помірних концентраціях дало 6 ліній, ДМС – три та ЕМС дві лінії. Застосування високих концентрацій, що були на рівні або перевищували ЛД50 та РД50, у першому поколінні не дало жодної форми для

прямого використання (чимала кількість генетично-цінних форм, насамперед карликів, напівкарликів, ранньостиглих та стійких до хвороб).

Усього за врожайними якостями виділено 11 ліній, роки випробування за ґрунтово-кліматичними умовами суттєво не відрізнялися, але кращим був 2023 рік з огляду на врожайність стандарту. Так, у 2021 році продуктивні лінії поділилися фактично на 6 груп: перша стандарт Подолянка, друга лінія 45, що перевищувала стандарт, але поступалася іншим лініям, третя лінії 256, 278, що перевищували першу та другу групу, але поступалися іншим, четверта лінії 234, 356, що перевищували попередні три групи, п’ята лінії 26 та 423, рекордні у 2021 році, проміжне положення займали мінорні групи лінії 334 та 412 (за врожайністю між рекордною та четвертою групою) та лінія 391 (за врожайністю між третьою та четвертою групою). Таким чином, на більшу увагу заслуговують лінії 26, 334, 412, 423, переважно сорти з високою генотипмутагенною взаємодією.

У 2022 році різноманітність була суттєво нижчою, перехідних груп немає, чітка диференціація на чотири групи, з яких перша – це стандарт, друга лінії 45, 256, що перевищували стандарт, але поступалися іншим лініям, третя 234, 278, 391, що перевищували стандарт та другу групу, четверта з найвищою продуктивністю лінії 26, 356, 412, 423, 446. У 2023 році різноманітність була найнижчою, виділилося лише три групи: перша – стандарт та лінії 45, 234, 256, 278, 334, друга перехідна лінія 391, що не відрізнялась від деяких ліній першої групи, але відрізнялась від інших та стандарту, третя лінії 26, 356, 412, 423, 446, що значуще перевищували першу та другу. За результатами трьох років знаходимо п’ять груп, з яких до найбільш врожайних віднесено кластер ліній 26, 423 ($F = 7.99$; $F_{0.05} = 3.89$; $P = 0.01$) та також цікавими є перехідні 334, 356, 412, 446 ($F = 7.14$; $F_{0.05} = 3.71$; $P = 0.01$).

Щодо технологічних якостей, то перевищили стандарт за вмістом білка 278 ($F = 5.09$; $F_{0.05} = 4.01$; $P = 0.03$) , 234 ($F = 5.69$; $F_{0.05} = 4.01$; $P = 0.02$), 446($F = 7.29$; $F_{0.05} = 4.01$; $P < 0,05$); у негативному плані відзначилися 234 ($F = 5.00$; $F_{0.05} = 4.01$; $P = 0.03$), 391 ($F = 7.99$; $F_{0.05} = 5.98$; $P = 0.01$), усі інші сформували достатню якість

для сильних пшениць. Ознаки доволі низько варіативні на відміну від наступних (вмісту компонентів запасних білків) (табл. 6.12).

Таблиця 6.12

Технологічні якості зерна пшениці мутантних ліній пшениці озимої, 2021 -2023 рр.

Лінія	Білок, %	Клейковина, %	Глютенін		Гліадин
			HMW	LMW	
Вихідна	13,96[a]	25,16[a]	0,15998[a]	0,46345[a]	0,4573[a]
26	14,07[a]	25,99[a]	0,17423[b]	0,48435[b]	0,4545[a]
45	14,02[a]	26,03[a]	0,15245[a]	0,48477[b]	0,4553[a]
234	13,51[b]	22,19[b]	0,16313[a]	0,46569[a]	0,4435[b]
256	13,78[ab]	24,56[a]	0,15356[a]	0,46223[a]	0,4101[c]
278	14,27[c]	27,74[c]	0,16405[a]	0,42100[c]	0,4124[c]
334	14,27[c]	26,97[ac]	0,17341[b]	0,45404[a]	0,4557[a]
356	14,01[a]	25,78[a]	0,18513[b]	0,45313[a]	0,4416[b]
391	13,53[b]	22,23[b]	0,18022[b]	0,40719[d]	0,4512[a]
412	14,02[a]	26,10[a]	0,19403[c]	0,46300[a]	0,4548[a]
423	14,15[ac]	26,78[c]	0,18478[b]	0,41999[d]	0,4618[a]
446	14,52[d]	28,17[d]	0,19357[c]	0,40976[d]	0,4639[ad]

Примітка: показує достовірну різницю при $P < 0.05$ для тесту Тьюкі з поправкою Бонферроні.

Бажаним для сильних пшениць є високий вміст високомолекулярних глютенинів, нижчий – низькомолекулярних та високий вміст гліадинів. За першим варіантом кращі показники мали лінії 26, 334, 356, 391, 412, 423, 446. Нижчий вміст низькомолекулярних глютенинів був у мутантних форм 278, 391, 423, 446, негативний вищий – у 26 та 45. Вищий вміст гліадинів лише у лінії 446, нижчий негативний у ліній 234, 256, 278, 356.

Таким чином поєднують високу продуктивність та кращу якість лінії 26 (негативно для високого вмісту низькомолекулярних глютенинів), 423, 334, 356, 412, окремо форма 446 (поєднувала у собі комплекс високої врожайності та кращої якості за всіма параметрами). Можливо отримати за дії помірних концентрацій мутагенів з високим ушкоджувальним ефектом форми, що поєднують поліпшення за комплексом господарсько-цінних ознак.

Аналіз отриманих даних загалом свідчить про зниження сайтспецифічності з підвищенням активності та ушкоджувальної здатності мутагену. Водночас для ДМС та АН, на відміну від ЕМС, спостерігалася інша тенденція: суттєвого

значення набувала реакція конкретного вихідного матеріалу, що підтверджується попарним порівнянням генотипів. Це частково відображалося й у кількості ознак зі значущим впливом окремого чинника та може свідчити про контрастність генотипів Каланча, Почайна і Полянка й перспективність створення на їх основі високопродуктивних систем.

Наведена закономірність мутаційного процесу дає змогу зробити використання цього виду мінливості для отримання нового матеріалу з необхідним потенціалом більш керованим, надійним та прогнозованим.

На підставі отриманого матеріалу можна зробити висновок, що для досліджених сортів доцільно використовувати як мутагени переважно АН та ДМС у комплексі і, якщо ефективність АН вже обговорювалася, то ДМС суттєво менш вивчений. Отримані дані показують, що застосування цих речовин як мутагенних чинників є доцільним, насамперед, для отримання форм для використання як компонентів для подальшого поліпшення існуючих форм шляхом рекомбінантної селекції. Набагато менш ймовірним є створення форм, які можна буде застосовувати безпосередньо як комерційні сорти в майбутньому. Цей варіант знов залишається поза прогнозом, незважаючи на доволі велику вибірку матеріалу. Вочевидь, для достовірного прогнозу в цьому напрямку треба суттєво розширити набір генотипів, що були застосовані в досліджені.

Насамперед АН та ДМС (додатково) як мутагенні фактори виявляють більш істотну залежність від особливостей генотипмутагенної взаємодії, тобто залежать від структури ДНК вихідного матеріалу сорту з чіткою диференціацією з генетично обумовленої реактивності. ЕМС набагато менш специфічний для конкретних сайтів. Урожайні лінії, отримані під впливом мутагенів, часом мають позитивні зміни якісних показників зерна в комплексі з врожайністю. Взагалі, для дії хімічних супермутагенів властиві комплексні біохімічні зміни, що робить їх більш цінними.

Закономірності, встановлення в ході дослідження, так само дають змогу показати, що досить значна кількість ознак, що є, безумовно, господарсько-цінними, належать до високомінливих для впливу досліджених чинників (за

винятком продуктивних мутацій). Це ще раз вказує на те, що у випадку з хімічними супермутагенами дуже багато залежить від вдало підібраного вихідного матеріалу залежно від конкретного чинника.

Зазначаємо, що зі збільшенням концентрації мутагенних речовин істотно зростає ризик виникнення в комплексі негативних і позитивних змін. Кількість подібних випадків досить суттєва навіть для помірних концентрацій, через що ігнорується до половини всіх отриманих перспективних мутантних форм. Якоюсь мірою це, безумовно, також залежить і від вихідного матеріалу, причому сорти, що показують високу варіативність як у першому поколінні за ефектами мутагенної депресії, так і в другому-третьому поколіннях за показниками частоти та спектра спадкових змін, не завжди виявляються більш придатними до використання. Навпаки, два з трьох перспективних сортів – Полянка та Почайна – належать до менш вразливих.

Генетичний матеріал української селекції (сорти Каланча, Почайна, Полянка) є вдалою компонентою як ініціальна форма для створення у поєднанні з дією хімічних супермутагенів високої ушкоджувальної здатності систем з високим стабільним виходом мутантів з позитивними змінами за господарсько-цінними ознаками. Дія хімічних чинників також приводила до гарантованого отримання ліній з позитивними комплексними зрушеннями за цінними біохімічними компонентами. Такі форми здатні мати додаткові цінні якості, але зі зростанням концентрації підвищується ризик отримати в комплексі також негативні наслідки, що нівелює цінність отриманого матеріалу. Доцільним є більш поглиблене вивчення отриманих від вищезгаданих генотипів сімей вже в другому-третьому поколіннях після мутагенної дії, що дозволить виявити додатковий матеріал для подальшого використання. Для процесу генетичного поліпшення варто використовувати помірну кількість азиду натрію та, як додаткове джерело мінливості, помірні концентрації ДМС. Використання ЕМС менш виправдане.

Таким чином, поєднують високу продуктивність та кращу якість лінії 26 (Балатон, АН 0,025 %, негативно для високого вмісту низькомолекулярний

глютенинів), 423 (Почайна, АН 0,025 %), 334 (Каланча, ДМС 0,0125 %), 356 (Каланча, АН 0,05 %), 412 (Полянка, ДМС 0,0125%), окремо форма 446 (Почайна, АН 0,05 %, поєднувала у собі комплекс високої врожайності та кращої якості за всіма параметрами). Доцільне використання АН 0,025 – 0,05 %, ДМС 0,0125 % переважно для сортів Каланча, Полянка, Почайна. Використання ЕМС не дало бажаних наслідків. Хімічні агенти з високою шкодочинностю більш перспективні з огляду на комплексні корисні форми.

Висновки до розділу 6

1. ДАБ як екогенетичний чинник показав обмежені можливості застосування щодо індукції цінних форм у поєднанні з дослідженим набором генотипів, обмежено ефективним було використання в діапазоні ДАБ 0,1% – ДАБ 0,2%, але воно не привело до достатньо суттєвої появи нових цінних форм. Єдине можливе застосування – індукція форм з довгим колосом.

2. НЕС та НМС як екогенетичні чинники більш ефективні в комплексі з відповідними сортами та в діапазоні НЕС 0,01 % – НЕС 0,025 %, НМС 0,0125 % – НМС 0,025 %, тобто за помірних та оптимальних концентрацій. Вони проявляють відповідну сайт-специфічність в плані індукції цінних форм. Можливе створення комплексу з високим виходом цінних форм для НЕС із сортом Полянка, для НМС із сортами Полянка, Каланча та Почайна.

3. Для чинників з низькою ушкоджувальною дією певний спад ефективності в індукції цінних форм фіксувався лише для ДАБ 0,2 %, але й там він мав спорадичний характер.

4. ЕМС не проявив високої ефективності в індукції цінних форм, але зафіксовано деякі перспективи щодо комплексного підходу в індукції високого біорізноманіття для сорту Каланча. Обмежено придатний для використання з дослідженим набором сортів.

5. Перспективним є використання АН у діапазоні 0,01% – 0,05 %. за кількістю корисних змін та відсутністю негативних послідовностей у комплексі, ДМС у концентрації 0,0125 %. Більш високі значення недоцільні та призводять

лише до вагомого зниження виходу цінних форм. Можливе створення комплексу з високим виходом цінних форм для АН із сортами Балатон, Каланча, Полянка, Почайна, для ДМС – із сортами Каланча, Полянка.

6. Для дії ДМС характерна велика кількість додаткових негативних змін, що призводить до доволі низької кількості відібраних для випробування форм.

7. Нітрозоалкілсечовини ефективні для індукції низькорослості, ранньої стиглості, здатності до кущення, позитивних змін за білковими компонентами, позитивних змін за вмістом мікроелементів. НЕС більш ефективним для мутантів з високим вмістом білка та продуктивних ліній. Дію доповнює використання як мутагенів АН та ДМС для індукції таких ознак, як напівкарликові, карликові, великозернисті форми. АН також ефективний у створенні майже всіх досліджених типів змін, крім форм із товстим стеблом та змін рівня врожайності, для ДМС характерне додаткове підсилення активності за створенням форм з товстим стеблом, короткостеблових. Таким чином, комплексне застосування АН, НЕС та НМС фактично перекриває увесь спектр необхідних змін, також доцільне додаткове застосування ДМС як екогенетичного чинника.

8. За ефективністю в комплексах з високим виходом практично-цінних форм екогенетичні чинники можна ранжувати так (від найкращого): АН → НМС, НЕС → ДМС → ЕМС, ДАБ. Досліджені сорти відповідно: Почайна → Каланча → Полянка → Балатон → Золото України, Боровиця, Зелений гай → Нива одеська. Таким чином не завжди загальна висока мінливість є релевантним показником для виходу практично-цінних спадкових змін, а сайтспецифічна взаємодія є ключовим фактором для такого показника. Групи екогенетичних чинників з низькою та високою шкодочинністю показали приблизно однакову ефективність у створенні практично-цінних форм, тому доцільне їх використання в комплексі.

9. За результатами порівняльного так контрольного випробувань встановлено, що перспективними за поєднанням високої врожайності з задовільними технологічними якостями (загальний вміст білка, співвідношення

компонентів білка) були лінії 17 (Балатон, НЕС 0,01%), 26 (Балатон, АН 0,025 %), 29 (Золото України, НЕС, 0,0125%), 213 (Зелений гай, НЕС 0,01%), 278 (Боровиця, НМС 0,0125%), 334 (Каланча, ДМС 0,0125 %), 356 (Каланча, АН 0,05 %), 412 (Полянка, ДМС 0,0125%), 442 (Почайна, НЕС 0,01%), 423 (Почайна, АН 0,025 %).

10. Довершеними за високою врожайністю та якістю з перспективою прямого застосування без додаткових циклів традиційних методів генетичного поліпшення озимої пшениці були лінії 415 (Полянка, НМС 0,0125%) та 446 (Почайна, АН 0,05 %).

11. Доцільне використання як компонентів та донорів у генетичному поліпшенні на якість лінії 345 (Каланча, НЕС, 0,025%) та лінії 401 (Полянка, НЕС 0,025%), що демонструють суттєве підвищення за цими показниками, не поєднане з будь-якими іншими негативними ознаками.

Основні положення змісту цього розділу викладені в наукових працях:

1. 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. Режим доступу до статті: DOI: 10.48077/scihor1.2024.80.

2. Назаренко М. М., Горщар В. І. Мінливість за врожайністю та якістю зерна колекції сортів пшениці озимої. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2019. № 1 (24). С. 108–115.

3. Horshchar V., Nazarenko M. Induction of positive changes for winter wheat under the action of a group of ecogenetic factors with lower damaging ability. *Agrology*. 2023. Vol. 6, 3. P. 60–66.

4. Horshchar V., Nazarenko M. Productivity of winter wheat varieties under steppe climatic conditions. *Захист і карантин рослин у XXI столітті: проблеми і перспективи.* Матеріали Міжнародної науково-практ. конф., присвяченої ювілейним датам від дня народження видатних вчених-фітопатологів д-рів біол. наук, проф. В. К. Пантєлєєва та М. М. Родігіна (м. Харків, 20−21 жовтня 2022 р.). Харків, 2022. С. 232–234.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі на аут- та демекологічному рівнях прояву екогенетичної мінливості теоретично та експериментально обґрунтовано закономірності сайт-специфічної взаємодії генотипів пшениці м’якої озимої з екогенетичними чинниками різної природи та інтенсивності. На основі одержаних результатів запропоновано системи «сорт – чинник», спрямовані на підвищення керованості формотворчого процесу та виходу господарсько цінних форм.

1. Встановлено закономірності взаємодії генотипів пшениці озимої з хімічними супермутагенами як модельними екогенетичними стресорами різної інтенсивності, особливості прояву екогенетичної токсичності, адаптивних реакцій та формування спадкової мінливості залежно від генетичних особливостей рослин. Порівняльний аналіз досліджених екогенетичних чинників засвідчив відмінності між ними за рівнем токсичності, цитогенетичної та мутагенної активності, проявом сайт-специфічності й селекційною цінністю. Зі зростанням генетичної активності чинників загалом спостерігалося зниження сайт-специфічності їх дії та підвищення комплексності індукованих змін. Найбільшу практичну цінність для індукції господарсько цінних форм мали помірні та оптимальні концентрації НЕС, НМС, ЕМС, АН і ДМС. Одержані результати поглиблюють уявлення про еколого-генетичну взаємодію в системі «генотип – чинник середовища» за умов контрольованого стресового впливу.

2. Ідентифіковано ефект значущої віддаленої загибелі для чинників із потенційно вищою сайт-специфічною здатністю (ДАБ, частково НЕС, АН). Встановлено, що з підвищенням активності чинника сайт-специфічність його дії знижується, тоді як кількість модельних параметрів зростає. За депресивними наслідками досліджені чинники загалом можна ранжувати від менш активних до більш активних таким чином: ДАБ, НЕС → НМС, ЕМС → АН → ДМС, із менш контрастними відмінностями між ЕМС та АН, а також ДАБ та НЕС за окремими параметрами.

3. Специфічну реакцію на дію досліджених чинників у негативному сенсі переважно демонстрували сорти Балатон, Нива одеська та частково Зелений гай. Найвищу стабільність прояву ефектів за підвищення концентрації зафіксовано у сорту Каланча, частково Почайна та Полянка. Отримані результати дають підстави розглядати ці генотипи як більш інформативні модельні об’єкти на ранніх етапах дослідження.

4. У межах проведеного дослідження найбільш інформативними моніторинговими показниками негативних ефектів у мутантної популяції першого покоління були показники онтогенезу (схожість та загибель унаслідок зимового періоду), стерильність пилкових зерен і параметри структури врожайності (висота рослин, маса тисячі зерен). Для дії ДМС та АН додатковим показником може бути фотосинтетична активність.

5. Загальна частота та окремі показники спектра цитогенетичної активності вихідного матеріалу зростали з підвищенням концентрації досліджених екогенетичних чинників. За цитогенетичною активністю їх приблизно можна розташувати в такій послідовності: ДАБ, НЕС → НМС → ЕМС → АН → ДМС. Загальна частота хромосомних аберацій, кількість фрагментів і перебудов типу «мікроядро» та «відстаюча хромосома» можуть бути використані як індикатори мутагенного впливу в межах проведеного дослідження. Їх прояв суттєво залежав від природи чинника, а для окремих показників — також від генотипу суб’єкта дії.

6. На цитогенетичному рівні специфічну реакцію в негативному сенсі переважно демонстрували сорти Балатон і Нива одеська. Вищу стабільність прояву цитогенетичних ефектів за підвищення концентрації встановлено для сортів Каланча, Почайна, частково Зелений гай та Полянка. Це підтверджує генотипову зумовленість реакції на дію досліджених екогенетичних чинників і можливість диференціації вихідного матеріалу за характером цитогенетичної відповіді.

7. Рівень мінливості за класифікаційною здатністю щодо впливу вихідного матеріалу був більш інформативним для ідентифікації особливостей

трансформаційного процесу, тоді як для оцінювання впливу концентрацій достатньо було загальної кількості змін. Загальну генетичну активність чинників за трансформаційною здатністю у другому–третьому поколіннях приблизно можна розташувати в такій послідовності: ДАБ → НЕС → НМС → ЕМС → АН → ДМС.

8. Найбільшу практичну цінність для підвищення виходу цінних форм мали НЕС у концентрації 0,025 %, НМС — 0,025 %, ЕМС — 0,025–0,05 %, АН — 0,025–0,05 % та ДМС — 0,0125–0,025 %. Вищий вихід корисних трансформацій залежно від системи «мутаген – вихідний матеріал» встановлено для таких комплексів: ДАБ – Нива одеська, частково Балатон (більш мінливі) та Каланча; для НЕС Полянка, Почайна (позитивно) та Нива одеська (негативно); для НМС – Полянка, Почайна (позитивно), Нива одеська (негативно), частково Каланча (умовно-позитивна); для ЕМС – Балатон, Золото України, Нива одеська, Зелений гай, АН – всі сорти, особливо Каланча, Полянка та Почайна, ДМС–сорти Зелений гай та Каланча.

9. НЕС та НМС як екогенетичні чинники найбільш ефективними були у відповідних комплексах із сортами в діапазонах концентрацій НЕС 0,01–0,025 % та НМС 0,0125–0,025 %. Практично перспективними є комплекси НЕС із сортом Полянка та НМС із сортами Полянка, Каланча і Почайна. Для АН перспективним є діапазон концентрацій 0,01–0,05 %, а для ДМС — концентрація 0,0125 %. Зважаючи на кількість корисних змін та невиявлення негативних наслідків у межах проведених досліджень, перспективними є комплекси АН із сортами Балатон, Каланча, Полянка, Почайна та ДМС із сортами Каланча і Полянка.

10. Нітрозоалкілсечовини були ефективними для одержання форм зі змінами за висотою рослин, строками стиглості, здатністю до кущення, білковими компонентами та вмістом мікроелементів. НЕС характеризувався вищою ефективністю щодо одержання мутантів із високим вмістом білка та продуктивних ліній. АН і ДМС доповнювали спектр індукованої мінливості за рахунок одержання напівкарликових, карликових і великозернових форм. АН був ефективним щодо більшості досліджених типів змін, крім форм із товстим

стеблом та змін рівня врожайності, тоді як для ДМС характерним було додаткове підвищення частоти форм із товстим стеблом і короткостеблових форм.

11. За ефективністю комплексів щодо виходу практично цінних форм досліджені екогенетичні чинники можна ранжувати таким чином: АН → НМС, НЕС → ДМС → ЕМС, ДАБ; вихідні генотипи — Почайна, Каланча → Полянка → Балатон → Золото України, Боровиця, Зелений гай → Нива одеська. Встановлено, що загальний високий рівень мінливості не завжди є достатнім показником виходу практично цінних спадкових змін, тоді як характер сайт-специфічної взаємодії має істотне значення для їх одержання.

12. За результатами порівняльного та контрольного випробувань встановлено, що лінії 415 та 446 характеризуються високими показниками врожайності та якості й мають перспективу прямого використання без додаткових циклів поліпшення. Лінії 345 та 401 доцільно використовувати як донори ознак якості.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Для генетичного поліпшення сортів пшениці озимої запропоновано використання ефекту сайт-специфічної формотворчої дії, отримання агроценозів з високою врожайністю та якістю шляхом створення оптимальних ліній з певними генотипами.

2. Для селекційних наукових центрів та оригінаторів сортів Національної академії аграрних наук України запропоновано використання супермутагенів НЕС у діапазоні 0,025 – 0,01%, НМС – 0,0125–0,025 %, АН – 0,01–0,05 % для створення перспективних ліній пшениці м’якої озимої та отримання генетичного базису для поліпшення функціонування агроценозів.

3. Одержані в результаті сайт-специфічної формотворчої дії лінії 415 та 446 пшениці озимої рекомендовано селекціонерам до використання та створення перспективних сортів з високими показниками продуктивності та якості.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Артемчук І. П., Логвиненко В. Ф. Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. *Физиология и биохимия культурных растений.* 2003. Т. 35, № 3. С. 222–228.

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

3. Бейко М. К., Назаренко М. М. Урожайність і якість зерна французських сортів пшениці озимої в умовах підзони півночі степу україни. *Таврійський науковий вісник*. 2021. № 1 (117). С. 9–16. Режим доступу до статті: https://doi.org/10.32851/2226-0099.2021.117.2

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

5. Бондаренко М. К., Назаренко М. М. Пристосування сортів пшениці м'якої озимої французької селекції до умов Північного Степу України. *Агрологія*. 2020. Vol. 3 (4). С. 193–198.

6. 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.

7. Васильківський С. П. Формотворчий процес і добір у поколіннях генетично нестабільних мутантів озимої пшениці. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть.* Київ : Логос, 2001. Т. 2. С. 207–211.

8. Васильківський С. П. Особливості використання хімічного мутагенезу при створенні вихідного матеріалу для селекції пшениці : автореф. дис. на

здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція та насінництво». Одеса, 1999. 40 с.

9. Васильківський С. П., Хоменко Т. М. Кореляційний зв'язок елементів продуктивності та структури головного колоса у мутантних ліній пшениці озимої. *Вісник Білоцерківського держ. аграрного ун-ту.* Біла Церква, 2009. Вип. 59. С. 22–26.

10. Гродзинський Д. М., Коломієць О. Д., Бурденюк Л. А. Колекція чорнобильських мутантів озимої пшениці (Чорнобиль – Київ – Біла Церква, 1986–1999 рр.) / НАН України. Ін-т клітин. біології і генет. інженерії. Київ, 1999. 29 с.

11. Гродзинський Д., Глазко В. Еколого-генетичні пріоритети інтенсифікації рослинництва *Вісник Національної Академії Наук України.* 2005. № 9. С. 57–62.

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

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

14. Дем'яненко В. В., Логвиненко В. Ф., Семерунь Т. Б. Вивчення цитогенетичної активності мутагенних чинників на прикладі озимої пшениці. *Физиология и биохимия культурных растений.* 2005. Т. 37, № 4. С. 313–318.

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

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

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

18. 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.

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

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

21. Ларченко К. А., Моргун В. В., Хроменко В. О. Ефективність низьких доз мутагенів в індукції селекційно-цінних мутацій кукурудзи. *Физиология и биохимия культурных растений.* 2002. 34, № 5. С. 419–423.

22. Ларченко К. А., Моргун В. В. Спадкова мінливість рослин кукурудзи при дії наднизьких доз мутагенів. *Физиология и биохимия культурных растений.* 2002. Т. 34, № 2. С. 102–107.

23. Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В., Мельников М. М. Фізіологія рослин. Вінниця : Нова Книга, 2006. 416 с.

24. Маринка С. М., Хоменко С. О., Шелепов В. В., Власенко В. А. Польова всхожістьта довжина вегетаційного періоду F_1M_1 озимої пшениці. *Науково-технічний бюлетень Миронівського ін-ту пшениці.* 2002. Вип. 2. С. 54–63.

25. 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.

26. 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.

27. 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.

28. Моргун В. В., Санін Є. В., Швартау В. В. Клуб 100 центнерів. Сорти та оптимальні системи вирощування озимої пшениці / Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України; Компанія «Сингента», Швейцарія. Київ : Логос, 2012. Вип. 7. 131 с.

29. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. Київ : Либідь, 2005. 255 с.

30. Мутаційна мінливість.. *Селекція, насінництво та сортознавство пшениці* / [В. В. Шелепов, М. М. Гаврилюк, М. П. Чебаков та ін.], під ред. В. В. Шелепова. Миронівка, 2007. С. 149–156.

31. Назаренко М. М. Виживаність і структура врожайності як показники мутагенної депресії у першому поколінні мутантів сортів озимої пшениці. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2007. № 5, 39. С. 438–446.

32. Назаренко М. М. Мутагенез в індукції нових цінних форм озимої пшениці. *Науково-технічний бюлетень МІП ім. В. М. Ремесла*. 2010. Вип. 10. С. 48–58.

33. Назаренко М. М. Визначення змін у мутантних ліній озимої пшениці за запасними білками. *Вісник Львівського нац. аграрного ун-ту. Агрономія*. 2011. Т. 15 (1). С. 295–299.

34. Назаренко М. М. Використання макро- та мікромутацій для селекції озимої пшениці. *Вісник ДДАУ.* 2011. № 2. С. 51–54.

35. Назаренко М. М. Особливості виникнення змін у гліадинах озимої пшениці, пов’язані з мікро- та мікромутаціями. *Індукований мутагенез в селекції рослин* : зб. наук. пр. Біла Церква, 2012. С. 61–65.

36. Назаренко М. М. Виявлення генетичних джерел для селекції на посухостійкість пшениці озимої за функціонуванням фотосистем. *Вісник ДДАУ*. 2012. № 2. С. 56–58.

37. Назаренко М. М. Розширення різноманіття вихідного матеріалу для селекції пшениці м’якої озимої. *Генетичні ресурси рослин*. 2012. Вип. 9. С. 147–154.

38. Назаренко М. М. Частота та спектр хромосомних аберацій м’якої озимої пшениці під дією гамма-променів. *Матеріали ІІ міжнародної конф. «Молодь у вирішенні екологічних та соціально-економічних проблем*

сьогодення». Одеса, 2013. С. 69–71.

39. Назаренко М. М. Прояв генотип-мутагенної взаємодії нітрозоалкілсечовин на клітинному рівні на прикладі пшениці м'якої озимої. *Матеріали IX міжнародної конф. «Біологія від молекули до біосфери».* Харків, 2014. С. 53–54.

40. 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.

41. 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.

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

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

44. 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.

45. Назаренко М. М. Особливості отримання радіомутантів пшениці м'якої озимої. *Матеріали Всеукраїнської науково-практичної 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.

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

47. Назаренко М. М. Вплив хімічних мутагенів на показники росту та розвитку пшениці озимої. *Матеріали II міжнародної науково-практ. конф.*

«Сучасні проблеми агроекології». Миколаїв : ДСДС ІЗЗ, 2016. С. 8.

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

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

50. 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.

51. 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.

52. 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).

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

54. 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

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

56. Рачовска Г., Мнгова М. Обогатяване на генетичните ресурси за продуктивності и качество при зимна та обикновена пшеница через експериментален мутагенез. *Растительные науки*. 2001. № 38. С. 302–305.

57. Сорти та технології вирощування високих урожаїв озимої пшениці / під ред. Моргун В. В. Київ, 2010. 135 с.

58. Хоменко С. О. Створення вихідного матеріалу для селекції озимої м'якої пшениці шляхом обробки насіння гібридів мутагенами : автореф. дис. … канд. с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція рослин». Київ, 2006. 22 с.

59. Хоменко С. О. Ефективність обробки гібридів мутагенами для створення конкурентоспроможних сортів пшениці озимої м'якої. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2006. № 4. С. 25–31.

60. Хоменко Т. М. Створення вихідного матеріалу в селекції озимої пшениці на базі індукованих мутацій : автореф. дис. … канд. с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція рослин». Одеса, 2006. 23 с.

61. 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

62. Abdel-Hamed A., El-Sheihk Aly M., Saber S. Effect of some mutagens for induced mutation and detected variation by SSR marker in bread wheat (Triticum aestivum L.). *Archives of Agricultural Sciences*. 2021 4(2). P. 80–92. doi: 10.21608/AASJ.2021.86747.1076

63. Abdel-Rahman W. M. Spectral karyotyping suggests additional subsets of colorectal cancers characterized by pattern of chromosome rearrangements *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2001. Vol. 98. P. 2538–2543.

64. Abdelsalam N., Kandil E., Al-Msari M., Al-Jaddadi M., Ali H., Salem, M., Elshikh M. Effect of foliar application of NPK nanoparticle fertilization on yield and genotoxicity in wheat (Triticum aestivum L.). *Science of The Total Environment*. 2019. Vol.653. P. 1128–1139. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.11.023.

65. Abdoun A., Mekki L., Hamwieh A., Badr A. Effects of γ-radiation on chickpea (Cicer arietinum) varieties and their tolerance to salinity stress. *Acta agriculturae Slovenica*. 2022. Vol. 118(2). P. 1–16. doi: 10.14720/aas.2022.118.2.2538

66. Abe T., Matsuyama T. Chlorophyll-deficient Mutant of Rice demonstrated the deletion of DNA fragment by Heavy-ion irradiation. *Journal of Radiation Research*. 2002. Vol. 43. P. 157–161.

67. Adams K. L., Cronn R., Percifeld R. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.* 2003. Vol. 100. P. 4649–4654.

68. Adlera I., Carereb A., Eichenlaub-Ritterc U. Gender differences in the induction of chromosomal aberrations and gene mutations in rodent germ cells. *Environmental Research*. 2004. Vol. 17. P. 53–59.

69. Ahloowalia B. S., Maluszynski M. Global impact of mutation-derived varieties. *Euphytica*. 2004. 135, №2. P. 187–204.

70. Ahumada-Flores S., Pando L., Cota F., de la Cruz T., Sarsu F., de los Santos 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

71. Aiyi L., Schisterman F., Chengqing W. Multistage evaluation of measurement error in a reliability study. *Biometrics*. 2006. Vol. 62. P. 1190–1196.

72. Aly A., Maraei R., Aldrussi I. Changes in peroxidase and polyphenol oxidase activity and transcript levels of related genes in two egyptian bread wheat cultivars (Triticum aestivum L.) affected by gamma irradiation and salinity stress. *Bangladesh Journal of Botany*. 2019. Vol. 48. P. 177–186.

73. Amano E. Use of induced mutants in rice breeding in Japan Myanmar. *Plant Mutation Reports.* 2006. Vol. 1, № 1. P. 21–26.

74. 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, 1568. doi: 10.3389/fpls.2018.01568

75. An innovative way of developing and improved variety utilizing both gamma ray induced and recombinalional variability in blackgram (Vinga mungo L. (Hepper) / [S. T. Kajjidoni, K. Roopalaksmi, S. Revanappa, I. Nagaral]. *Induced Plant Mutation in Genomic Era* / ed. Q. Y. Shu. IAEA, Vienna, 2009. P. 336–337.

76. 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

77. Ariraman M., Dhanavel D., Seetharaman N., Murugan S., Ramkumar R. Gamma radiation influences on growth, biochemical and yield characters of Cajanus Cajan (L.) Millsp. *Journal of Plant Stress Physiology*. 2018. Vol. 4. P. 38–40. doi: 10.25081/jpsp.2018.v4.3504

78. Asif J. Effect of different pre-treatments on seed germination of Prosopis juliflora and Dalbergia sissoo: a step towards mutation breeding. *Journal of Forest Science*. 2020. Vol. 66. P. 80–88. doi: https://doi.org/10.17221/64/2019-JFS

79. Asseng S., Ewert F., Martre P. et al. Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change*. 2015. Vol. 5.P. 143–147.

80. Badiganavar A. M., Murty M. S. Genetic enhancement of groundnut through gamma rays mutagenesis. *Plant Mutation Reports*. 2007. Vol. 2, № 1. P. 16–21.

81. Badr A., El-Shazly H., Halawa M. Cytological effects of gamma radiation and its impact on growth and yield of M1 and M2 Plants of Cowpea Cultivars. *Cytologia*. 2014. Vol. 79(2). P. 195-206. doi: 10.1508/cytologia.79.195

82. 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

83. Balme A. A comparative study of the thermal stability of Photosystem I in thermophilic and mesophilic cyanobacteria. *Photosynthesis Research*. 2001. Vol. 70. P. 281–289.

84. Baloch A. W., Soomro A. M., Javed M. A. Induction of salt tolerance in rice through mutation breeding. *Asian Journal of Plant Sciences*. 2003. Vol. 2, №3. P. 273–276.

85. Baloch A. W., Soomro A. M., Javed M. A. Impact of reduced culm length on yield and yield parameters in. *Asian Journal of Plant Sciences*. 2002. Vol. 1, № 1. P. 39–40.

86. Bashir K., Khan N., Rasheed S., Salim M. Indica rice varietal development in Pakistan : an overview. *Paddy Water Environ*. 2007. Vol. 5 P. 73–81.

87. Beiko V., Nazarenko M. Early depressive effects of epimutagen in the first generation of winter wheat varieties. *Agrology*. 2022. Vol. 5(2). doi: 10.32819/021106

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

89. Beyaz R., Telci Kahramanogullari C., Yildiz C., Darcin E. S. Yildiz M. The effect of gamma radiation on seed germination and seedling growth of Lathyrus chrysanthus Boiss. under in vitro conditions. *Journal of Environmental Radioactivity*. 2016. 162–163, 129–133. doi: 10.1016/j.jenvrad.2016.05.006

90. Bezie Y., Tilahun T., Atnaf M., Taye M. The potential applications of site-directed mutagenesis for crop improvement: A review. *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2020. Vol. 24. P. 229–244. doi: 10.1007/s12892-020-00080-3

91. Bhagwat S. G. A radiation-induced mutant in wheat. *Annual Wheat Newsletter*. 2005. № 51. P. 49.

92. Bhagwat S. G. Use of Image Analysis in Mutation Breeding for Changing Grain Shape in Durum Wheat. *BARC Newsletter*. 2007. Vol. 1. P. 173–176.

93. BhatT.,Wani A. Chromosome structure and aberrations. Springer, 2017. doi: 10.1007/978-81-322-3673-3

94. Bilgın O., Sarier S., Başer I., Balkan A. Enhancement of androgenesis and plant regeneration from wheat anther culture by seed pre-sowing gamma irradiation. *Journal of Tekirdag Agricultural Faculty*. 2022. Vol. 19, 2. P. 354-365. doi: 10.33462/jotaf.993270

95. Bondarenko M., Nazarenko M. French breeding wheat varieties adaptabiliy for the Ukrainian North Steppe conditions. *Agrology*. 2020. Vol. 3(4). P. 193–198. doi: 10.32819/020022

96. Bonnot T., Bancel E., Alvarez D. Grain subproteome responses to nitrogen and sulfur supply in diploid wheat Triticum monococcum ssp. Monococcum. *The Plant Journal*. 2017. Vol. 91 (5). P. 894–910.

97. Boyd L. A., Smith P. H., Hart N. Mutants in wheat showing multipathogen resistance to biotrophic fungal pathogens. *Plant Pathology*. 2006. Vol. 55. P. 475–484.

98. Branch W. D. Variability among advanced gamma-irradiation induced large-seeded mutant breeding lines in the 'Georgia Browne' peanut cultivar. *Plant Breeding*. 2002. Vol. 121. P. 275–277.

99. Brestic M., Zivcak M., Mohamed H., Hazem K., Kalaji M., Allakhverdiev S. I Photosystem II thermostability in situ: Environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in Triticum aestivum. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2012. Vol. 57. 93–105

100. Brooks S. A., Yan W. G., Jackson A. K. et al. A natural mutation in rc reverts white-rice-pericarp to red and results in a new, dominant, wild-type allele : Rc-g. *Theoretical and Applied Genetics*. 2008. Vol. 117. P. 575–580.

101. Cain A.J., Provine W.B. Genes and ecology in history. Genes in Ecology. Oxford : Blackwell Scientific, 1992. 512 p.

102. Caldwell D. G., McCallum C., Shaw P. A structure mutant population for forward and reverse genetics in Barley (Hordeum vulgare L.). *The Plant Journal*. 2004. Vol. 40. P. 143–150.

103. Canet W., Alvarez M., Gil M. The analysis of frictional, displacement rate and sample dimension effects on fracture parameters from uniaxial compression of potato. *Journal of Food Engineer*. 2007. Vol. 80. P. 342–352.

104. 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.

105. Caplin N., Willey N. Ionizing radiation, higher plants, and radioprotection: From acute high doses to chronic low doses. *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9,

847. doi:10.3389/fpls.2018.00847

106. Carlos E., de Oliveria C. Genetic control of aluminum tolerance in mutant lines of the wheat cultivar Anahuac. *Euphitica.* 2000. Vol. 114. P. 47–53.

107. Ceballos H., Sanchez T., Morante N. Discovery of an Amylose-free Starch Mutant in Cassava (Manihot esculenta Crantz). *Journal of Agricultural and Food Chemistry.* 2007. Vol. 55, №18. P. 7469–7476.

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

109. Chakraborty S., Mahapatra S., Hooi A., Ali N., Satdive 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

110. Chen F. A., He Z., Xia X. New purandoline b mutation present in Chinese cultivar Jingdong 11. *Journal of Cereal Science*. 2005. Vol. 42. P. 267–269.

111. Chen X., Liu X., Wu D. Recent progress of Rise mutation breeding and germplasm enhancement in China. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, №1. P. 4–6.

112. Cheng X., Chai L., Chen Z. Identification and characterization of a high kernel weight mutant induced by gamma-radiation in wheat (Triticum aestivum L.). *BMC Genetics*. 2015. Vol.17. P. 112–118.

113. Chernysky V., Gumentyk M. Innovative principles of selection of valuable genotypes in the system of competitive strain testing. *Agrology*. 2020. Vol.3(4). P. 219–224. doi: 10.32819/020026

114. Chicaco S., Tetsuo S. Early heading mutants of T. monococcum and Ae. squarossa, A- and D-genome ancentral species of hexaploid wheat. *Breeding Science*. 2001. Vol. 51. P. 95–98.

115. Chope G.A., Wan Y., Penson S. P., Bhandari D. G., Powers S.J., Shewry P. R., Hawkesford M. J. Effects of genotype, season, and nitrogen nutrition on gene expression and protein accumulation in wheat grain. *Journal of Agricultural Food Chemistry*. 2014. Vol. 62. P. 4399-4407.

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

117. Chaudhary J., Deshmukh R., Sonah H. Mutagenesis approaches and their role in crop improvement. *Plants* 2019. Vol. 8(11), article number 467. doi: 10.3390/plants8110467.

118. Collins N. C., Tardieu F., Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress : where do we stand? *Plant Physiology*. 2008. Vol.147 (2). P. 469–486.

119. Conner J.K. Artificial selection: a powerful tool for ecologists. *Ecology*. 2003. № 84. P.1650–1660.

120. Conner J.K., Hartl D. L. A Primer of Ecological Genetics. Sunderland : Sinauer Associates, Inc., 2004. 445 p.

121. Conner J.K. Ecological genetics of floral evolution. Ecology and Evolution of Flowers. New York : Oxford University Press, 2006. 277 p.

122. Das M. L., Rahman A., Malek M. A. Variability studies in the gamma irradiated population of sesame (Sesamum indicum L.) genotypes. *Bangladesh Journal of Botany*. 2003. Vol. 32, № 1. P. 1–4.

123. Das M. L., Uddin M. K. Gamma-ray induced variability in quantitative characters of sunflower and their interrelationship. *Bangladesh Journal of Botany. 2000.* Vol. 29, № 3. P. 287–295.

124. Denver D. R. A genome-wide view of Caenorhabditis elegans base substitution mutation processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2009. №106. P. 16310–16314.

125. Development and evaluation of mutant germplasm of Amaranthus / M. M. Slabbert, K. de Ronde, T. Caetano [et al.]. *Genetic improvement of underutilized and neglected crops in low income food deficit countries through irradiation and related techniques* : Proc. final research coordination meeting organized by the Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture and held in Pretoria, South Africa, May 19–23, 2003. IAAE, 2014. P. 13–23.

126. Diaza R., Gila L., Serranoa C. Comparison of three algorithms in the

classification of table olives by means of computer vision. *Journal of Food Engineer*. 2004. Vol. 61. P. 101–107.

127. Dorrani-Nejad M., Kazemipour A., Maghsoudi-Moud A., Abdolshahi R. Wheat breeding for early heading: Does it improve grain yield under drought stress and well-watered conditions? *Environmental and Experimental Botany*. 2022. Vol. 200, 104902. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104902

128. Drake J. W. Chaos and order in spontaneous mutation. *Genetics*. 2006. Vol. 173. P. 1–8.

129. Dubcovsky J., Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866.

130. Dwinanda P., Syukur S., Suliansyah I. Induction of mutations with gamma ray radiation to improve the characteristics of wheat (Triti-cum aestivum L.) genotype IS-Jarissa. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2020. 497, 012013. doi: 10.1088/1755-1315/497/1/012013

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

132. Edwards A. A. Fluorescence in situ hybridisation (FISH) in biological dosimetry. *Radiation Protection Dosimetry.* 2000. Vol. 88. P. 112.

133. 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

134. Ellis M., Spielmeyer W., Gale K.,. Rebetzke G, Richards R. «Perfect» markers for the Rht-B1b and Rht-D1b dwarfing genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics.* 2002. Vol. 105 (6–7). P. 1038–1042.

135. El-Mouhamady A., Ibrahim H. Elicitation of salt stress-tolerant mutants in bread wheat (Triticum aestivum L.) by using gamma radia-tion. *Bulletin of the National Research Centre*. 2020. Vol. 44, 108. doi: 10.1186/s42269-020-00357-1

136. Epron D. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance df photosystem II in seedlings of cedar. *Journal of Experimental Botany.* 1997. Vol. 315. P. 1835–1841.

137. 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.

138. 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.

139. Essam F., Badrya M., Aya M. Modeling and forecasting of wheat production in Egypt. *Advances and Applications in Statistics*. 2019. Vol. 59(1). P. 89–101. doi: http://dx.doi.org/10.17654/AS059010089

140. Eticha F., Belay G., Bekele E. Species diversity in wheat landrace populations from two regions of Ethiopia. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2006. Vol. 53. P. 387–393.

141. Feldman M. Origin of cultivated wheat. In : Bonjean A. P., Angus W. J. editors. The world wheat book : a history of wheat breeding. Paris : rue Lavoisier, 2001. P. 3–53.

142. Fellahi Z., Hannachi A., Oulmi A., Bouzerzour H. Analyse des aptitudes générale et spécifique à la combinaison chez le blé tendre (Triticum aestivum L.). *Revue Agriculture*. 2018. Vol. 9(1). P. 60– 0.

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

144. Fu H., Li A. A revisit of mutation induction by gamma rays in rice (Oryza sativa L.) : implications of microsatellite markers for quality control. *Molecular Breeding*. 2008. Vol. 22. P. 201–206.

145. Gabara B., Kubicka H. Comparison of lethal and semilethal chlorophyll mutants characterized by different expression of genes responsible for colour of leaves in winter rye. *Caryologia*. 2000. Vol. 53, № 3. P. 227–224.

146. Ge H., You G., Wang L. et al. Genome selection sweep and association analysis shed light on future breeding by design in wheat. *Crop Science*. 2012. Vol. 52 (3). P. 1218–1228.

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

148. Gharib M., Qabil N., Salem A., Ali M., Awaad H., Mansour E. Characterization of wheat landraces and commercial cultivars based on morpho-phenological and agronomic traits. *Cereal Research Communication*. 2021. Vol. 49. P. 149–159. https://doi.org/10.1007/s42976-020-00077-2

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

150. Gomez L., Heros E., Eguiluz A. Mejoramiento genetico de la Kiwicha (Amaranthus caudatus) empleando induction de mutaciones. *AGROENFOQUE Ano XXI.* 2006. No. 152. P. 32–37.

151. Gorbatova I., Kazakova E., Podlutskii M., Pishenin I., Bondarenko V., Dontsova A., Dontsov D., Snegirev A., Makarenko E., Bitarishvili S., Lychenkova M., Chizh T., Volkova P. Studying gene expression in irradiated barley cultivars: PM19L-like and CML31-like ex-pression as possible determinants of radiation hormesis effect. *Agronomy*. 2020. Vol. 10, 1837. doi: 10.3390/agronomy10111837

152. Gottschalk W., Wolff G. Induced Mutations in Plant Breeding. Springer Science & Business Media, 2012. 240 p.

153. Groos C., Robert N., Bervas E. Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003. Vol. 106. P. 1032–1040.

154. Guo G. H., Lu X. Z. Biological effects of high energy 7 Li ion beams implantation of wheat. *Plant Mutation Reports*. 2007. Vol. 2, №1. P. 31–35.

155. 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.

156. Handa H., Kanamori H., Tanaka T., Murata K., Kobayashi F., Robinson S., Koh C., Pozniak C., Sharpe A., Paux E., Wu J., Nasuda, S. Structural features of two major nucleolar organizer regions (NORs), nor-B1 and nor-B2, and chromosome-

specific rRNA gene expression in wheat. *The Plant Journal*. 2018. Vol. 96. P. 1148–1159. doi: 10.1111/tpj.14094

157. Harkness C., Semenov M. A., Areal F. Adverse weather conditions for UK wheat production under climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2020.1078622282–283. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.107862

158. van Harten A. M., Broertjes C. Induced mutations in vegetatively propagated crops. *Plant Breeding Review*. 1989. Vol. 6. P. 55–91.

159. van Harten A. M. Mutation Breeding, Theory and Practical Application. Cambridge University Press, 1998. 301 p.

160. Hase Y., Satoh 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

161. Haussmann B. I., Parzies H. K. Methodologies for generating variability. Plant Breeding and Farmer Participation. Part 1 : *Use of genetic resources in plant breeding and farmer participation* / S. Ceccarelli, E. P. Guimarвes, and E. Weltzien (eds); Food and Agriculture Organization of The United Nations. Rome, 2009. P. 107–194.

162. 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.

163. Henikoff S., Till B. J., Comai L. TILLING. Traditional Mutagenesis Meets Functional Genomics. *Plant Physiology*. 2004. Vol. 135. P. 146–157.

164. Hintzsche H., Hemmann U., Poth A., Utesch D., Lott J., Stopper H. Working group “In vitro micronucleus test”, Gesellschaft für umwelt-Mutationsforschung (GUM, German-speaking section of the European environmental mutagenesis and genomics society EEMGS). *Muta-tion Research*. 2017. Vol. 771. P. 85–98. doi: 10.1016/j.mrrev.2017.02.002

165. Hiroyasu Y. Mutation breeding of ornamental plants using ion beams. *Breeding Science*. 2018. Vol. 68(1). P. 71–78. doi: 10.1270/jsbbs.17086

166. Holeckova B., Schwarzbacherova V., Galdíková M., Koleničová S., Halusková J., Staničová J., Verebová V., Jutková A. Chromosomal Aberrations in Cattle. *Genes*. 2021. Vol. 12. 1330. doi: 10.3390/genes12091330

167. Hong M., Kim D., Jo Y., Choi H.-I., Ahn J.-W., Kwon S.-J., Kim S., Seo Y., Kim J.-B. Biological Effect of Gamma Rays According to Exposure Time on Germination and Plant Growth in Wheat. Applied Sciences. 2022. Vol. 12, 3208. doi: https://doi.org/10.3390/ app12063208

168. Hongjie L., Timothy D., McIntoshc R.A., Yang Z. Breeding new cultivars for sustainable wheat production. *The Crop Journal*. 2019. Vol. 7(6). P. 715–717. doi: https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.11.001

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

170. Horshchar V., Nazarenko M., Izhboldin O., Didenko V., Kryshyn R. Ecogenetic variability at the first generation after mutagen action. *Modern trends in agricultural science: problems and solutions.* Tallinn : Teadmus OÜ, 2023. P. 127–144.

171. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat variability under ethylmethansulfonate action. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2023. Vol. LXVI, 2. P. 264–271.

172. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat mutation variability under low-damage ability mutagen action. *AgroLife Scientific Journal*. 2023. Vol. 12, 2. P. 87–94.

173. Horshchar V., Nazarenko M. Features of the action of a highly active chemical agent for new winter wheat genotypes. *Agrology*. 2023. Vol. 6, 1. P. 15–20.

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

175. Horshchar V., Nazarenko M. Induction of positive changes for winter wheat under the action of a group of ecogenetic factors with lower damaging ability. *Agrology*. 2023. Vol. 6, 3. P. 60–66.

176. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of a mutagenic factor with high damaging capacity in winter wheat. *Scientific Horizons*. 2023. Vol. 26, 9. P. 131–142.

177. Horshchar V., Nazarenko M. Productivity of winter wheat varieties under steppe climatic conditions. *Захист і карантин рослин у XXI столітті: проблеми і перспективи.* Матеріали Міжнародної науково-практ. Конф., присвяченої ювілейним датам від дня народження видатних вчених-фітопатологів д-рів біологічних наук, проф. В. К. Пантєлєєва та М. М. Родігіна (м. Харків, 20−21 жовтня 2022 р.). Харків, 2022. С. 232-234.

178. Horshchar V., Nazarenko M. Mutagen depression under nitrosoalkylureas action at the first generation for winter wheat. *Досягнення та концептуальні напрями розвитку сільськогосподарської науки в сучасному світі*: матеріали IV Всеукраїнської 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. 88-91.

179. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat mutagen depression under DAB (1,4-bisdiazoacetylbutane) action. *Матеріали VI Міжнародної науково-практ. конф. «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур»* (м. Дніпро, 16–17 листопада 2022 р.). Дніпро : ДДАЕУ, 2022. С. 66-67.

180. Horshchar V., Nazarenko M. Germination and survival under ethylmethansulfonate action at the first winter wheat plants generation. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали XII Міжнародної наукової конференції (20–22 березня 2023 р.). Умань, 2023. С. 56-58.

181. Horshchar V., Nazarenko M. Influence of sodium azide as mutagen factor on winter wheat ontogenesis at first generation. *Матеріали Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. молодих учених і спеціалістів* (Дніпро, 16–17 березня 2023 р.). Дніпро : ДУ Інститут зернових культур, 2023. С. 12-14.

182. Horshchar V., Nazarenko M. Variability by depressive effects under dimethylsulfate action for winter wheat. *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку* : матеріали IV Міжнародної науково-практ. конф. (Біла Церква, 30 березня 2023 р.). Біла Церква : БНАУ, 2023. С. 43-46.

183. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of ethylmethansulfonate on winter wheat varieties. *Selection of agrocrops in the conditions of climate change: directions and pr10nt1es*: Collection of materials II International Scientific and Practical Conference. Odessa : Oldi+, 2023. P. 32-35.

184. Horshchar V., Nazarenko M. Ethylmethansulfonate action for winter wheat mutation breeding purposes. *Сучасні напрями та досягнення селекції і насінництва сільськогосподарських культур* : матеріали I Всеукраїнської науково-практ. інтернет-конф., присвяченої 75-річчю заснування кафедри селекції, насінництва і генетики (Полтава, 15 травня 2023 р.). Полтава : ПДАУ, 2023. С. 78-81.

185. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat photosynthetic activity as parameter of mutagen depression. *Матеріали Всеукраїнської наук. конф. молодих учених і науково-педагогічних працівників* (Умань, 24 травня 2023 р.). Умань : ВПЦ «Візаві», 2023. С. 16-18.

186. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of 1,4-bisdiazoacetylbutane (DAB) for winter wheat. *Хімія, біотехнологія, екологія та освіта*: зб. матеріалів VII Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. (м. Полтава, 17-18 травня 2023 року). Полтава, 2023. С. 284-288.

187. Horshchar V., Nazarenko M. Winter wheat variability under ethylmethansulfonate action. *Book of Abstracts, International Conference "Agriculture for Life, Life for Agriculture", Section 1: Agronomy*. 2023. P. 100.

188. Horshchar V., Nazarenko M. Influence of dimethylmethansulfate as mutagen factor on winter wheat variability. *Зернова галузь – проблеми та перспективи технологічного забезпечення*: матеріали міжнародної наук. конф. з нагоди 100-річчя від дня народження доктора сільськогосподарських наук, професора, академіка НААН Валентина Сергійовича Цикова (Дніпро, 12–13 жовтня 2023 р.). Дніпро, 2023. С. 15-17.

189. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic activity of 1,4-bisdiazoacetylbutane (DAB) for winter wheat. *Хімія, біотехнологія, екологія та освіта*: зб. матеріалів VII Міжнародної науково-практ. інтернет-конф. (м. Полтава, 17-18 травня 2023 року). Полтава, 2023. С. 15-288.

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

191. 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.

192. Horshchar V., Nazarenko M. Cytogenetic effects of low-damaging chemical supermutagen action on winter wheat samples. *Agrology*. 2022. Vol. 5, 4. P. 116–121.

193. Howard A., Pelc S. R. Synthesis of nucleoprotein in beanroot cells. *Nature*. 1951. Vol. 167. P. 599.

194. Hu X., Sullivan-Gilbert M., Gupta M., Thompson S. A. G-to-A mutation at a 5– splice site of *fad3c* caused impaired splicing in a low linolenic mutant of canola (*Brassica napus* L.). *Plant Biotechnology*. 2007. Vol. 24, №3. P. 397–400.

195. Huaili Q., Lanming X., Fei H. Biological effect of the seeds of Arabidopsis thaliana irradiated by MeV protons. *Radiation Effects & Defects in Solids*. 2005. Vol. 160. P. 131–136.

196. Huang C., Liang J. Plant breeding achievements in ancient China. *Agronomic History Research*. 1980. Vol. 1. P. 1–10.

197. 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

198. Husan 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

199. Hussain 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.

200. Iguchi K., Yamamoto G., Matsubara N. Morphological and genetic analysis of fish of a Carassius complex (Cyprinidae) in Lake Kasumigaura with reference to the taxonomic status of two all-female triploid morphs. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 79. P. 351–357.

201. Induced plant mutations in the Genomics era : International Symposium on Induced Mutations in Plants (12–15 August 2008 Vienna, Austria) / [ed. G. Y. Shu]. Rome : FAO, 2009. 461 p.

202. International Atomic Energy Agency (2020) Mutant varieties database. [Online] Vienna : IAEA. Available at: https://mvd.iaea.org [Accessed 16 October 2023].

203. Ismachin M., Sobrisal E. A significant Contribution of mutation techniques to rice breeding in Indonesia Myanmar. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, №1. P.18–21.

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

205. 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 Safety*. 2021. Vol. 207, 111225. doi: 10.1016/j.ecoenv.2020.111225

206. Jaradat A. Simulated climate change deferentially impacts phenotypic plasticity and stoichiometric homeostasis in major food crops. *Emir-ates Journal of Food and Agriculture*. 2018. Vol. 30(6). P. 429–442. doi: 10.9755/ejfa.2018.v30.i6.1705

207. Jacobsen E., Schouten H. Cisgenesis strongly improves introgression breeding and induced translocation breeding of plants. *TRENDS in Biotechnology*. 2007. Vol. 25, №5. P. 219–223.

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

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

210. Jambhulkar S. J. Mutagenesis : Generation and Evaluation of Induced Mutations. *Advances in Botanical Research.* 2007. Vol. 45. P. 417–434.

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

212. 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

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

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

215. Kang S. Y., Kim D. S. Genetic improvement of crop plants by mutation techniques in Corea. *Plant Mutation Reports*. 2007. Vol. 2, № 1. P. 7–15.

216. Kar G. N., Chakrabarti S. N. Induced micromutations in bread wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding.* 1983. Vol. 43, № 2. P. 218–220.

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

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

219. Kartseva T., Alqudah A. M., Aleksandrov 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.

220. Katengam S., Crane J. M., Slabaugh M. B. Genetic Mapping of a Macromutation and Quantitative Trait Loci underlying Fatty Acid Composition Differences in Meadowfoam Oil. *Crop Science*. 2001. Vol. 41. P. 1927–1930.

221. Keightley P. D. Analysis of the genome sequences of three Drosophila melanogaster spontaneous mutation accumulation lines. *Genome Research*. 2009. Vol. 19. P. 1195–1201.

222. Khan A. J., Hassan S., Tariq M. Haploidy breeding and mutagenesis for drought tolerance in wheat. *Euphytica*. 2001. Vol. 120. P. 409–414.

223. Kharkwal M. C. Induced mutation in chickpea. Types of macromutations induced. Indian Journal of Genetics and Plant *Breeding*. 2000. Vol. 60, № 3. P. 305–320.

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

225. Kharkwal M. C., Pandey R. N., Pawar S. E. Mutation Breeding for Crop Improvement. Plant Breeding – Mendelian to Molecular Approaches / H. K. Jain, M. C. Khartoval. New Delhi, India : Narosa Publishing House, 2004. P. 601–645.

226. Khin T. N. Rice mutation breeding for varietal in Myanmar. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, №1. P. 34–36.

227. Kihlman B. A. Actions of Chemicals on Dividing Cells. Prentice-Hall, Englewoods Cliffs, 1966. P. 260.

228. Kihlman B. A. Caffeine and Chromosomes. Elsevier, Amsterdam, 1977. P. 504.

229. Kimura M. On the evolutionary adjustment of spontaneous mutation rates. *Genetics Research*. 2010. Vol. 9. P. 23–34.

230. Kinane J. T. Isolation of wheat mutants with increased resistance to powdery mildew from small induced variant populations. *Euphytica*. 2001. Vol. 117. P. 251–260.

231. Kingsolver J.G., Hoekstra H.E., Hoekstra J.M. The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist*. 2001. Vol. 157. P.245–261.

232. Kiramat K., Muhammad I., Abdul A. Effect of Gamma Irradiation on Yield Components of Barley (Hordeum vulgare L.). *Pakistan Journal of Biological Science*. 2003. Vol. 19, №6. C. 1695–1697.

233. Kiribushi-Otober S., Yanagisava T. Genetic analysis of some and some properties of starch in waxy mutant wheat Tanikei A 6599-4. *Breeding Science*. 2001. Vol. 51. P. 241–245.

234. Klindworth D. L., Williams N. D., Maan S. S. Chromosomal Location of Genetic Male Sterility Genes in Four Mutants of Hexaploid Wheat. *Crop Science*. 2002. Vol. 42. P. 1447–1450.

235. Kobayashi F., Rikiishi K., Nakamura C. ABA sensitivity in seedlings of two novel mutants with reduced dormancy of a common wheat cultivar 'Norin 61'. *Wheat Information Service*. 2006. Vol. 101. P. 4–7.

236. Kumar N., Kulwal P. L., Gaur A. et al. QTL analysis for grain weight in common wheat. *Euphytica*. 2006. Vol. 151. P. 135–144.

237. Kumar P., Mishra A., Sharma H., Sharma D., Rahim M., Sharma M., Afsana P., Prateek J., Shailender K., Vikas R., Joy R. Pivotal role of bZIPs in amylose biosynthesis by genome survey and transcriptome analysis in wheat (Triticum aestivum L.) mutants. *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, 17240. doi: 10.1038/s41598-018-35366-8

238. Kusaba M., Miyahara K., Iida S. et al. Low glutelin content 1 : A dominant mutation that suppresses the glutelin multigene family via RNA silencing in rice. *Plant Cell*. 2003. Vol. 15. P. 1455–1467.

239. Lal R., Chanotiya C., Gupta P. Induced mutation breeding for qualitative and quantitative traits and varietal development in medicinal and aromatic crops at CSIR-CIMAP, Lucknow (India): Past and recent accomplishment. *International Journal of Radiation Biology*. 2020. Vol. 96(12). P. 1513-1527. doi: 10.1080/09553002.2020.1834161.

240. Landoni M., Vecchia F. D., Gavazzi G. The an1-4736 mutation of anther ear1 in maize alters scotomorphogenesis and the light response. *Plant Science*. 2007. Vol. 172. P. 172–180.

241. Li X. Y. Studies on Mutation Breeding of High-Yielding Xylanase Strains by Low-Energy Ion Beam Implantation. *Plasma Science and Technology.* 2007. Vol. 9. P. 248–251.

242. 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.

243. Li F., Shimizu A., Nishio T., Tsutsumi N., Kato H. Comparison and characterization of mutations induced by gamma ray and carbon-ion irradiation in rice (Oryza sativa L.) using whole genome resequencing. *G3 Genes Genomes Genetic*. 2019. Vol. 9. P. 3743–3751. doi:10.1534/g3.119.400555

244. Lifang W., Zengliang Y. Radiobiological effects of a low-energy ion beam on wheat. *Radiat Environ Biophys*. 2001. Vol. 40. P. 53–57.

245. Li-jun W., Jiang-long X., Jun-min W. A comparative study on mutagenic effects of Space Flight and Irradiation of γ-rays on rice. *Agricultural Sciences in China.* 2006. Vol. 5, № 11. P. 812–819.

246. Liu Y., Liang X., Zhou F., Zhang Z. Accessing the agronomic and photosynthesis-related traits of high-yielding winter wheat mutants induced by ultra-high pressure. *Field Crops Research*. 2017. Vol. 213. P. 165-173. doi: 10.1016/j.fcr.2017.08.005

247. Lykhovyd P. V. Seasonal dynamics of normalized difference vegetation index in some winter and spring crops in the South of Ukraine. *Agrology*. 2021. Vol. 4(4). P. 187–193. doi: http://doi.org/10.32819/021022

248. Lynch M. The Origins of Genome Architecture. Sinauer Associates Inc., 2007. 24 p.

249. Lynch M. The origins of eukaryotic gene structure. *Molecular Biology and Evolution.* 2006. Vol. 23. P. 450–468.

250. Lynch M. Evolution of the mutation rate. *Trends Genet*. 2010. Vol. 26 (8). P. 345–352.

251. Lynch M. A genome-wide view of the spectrum of spontaneous mutations in yeast. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA.* 2008. Vol. 105. P. 9272–9277.

252. Liu L. X., Zhao L. S., Guo H. J. A salt tolerant mutant wheat cultivar 'H6756'. *Plant Mutation Reports*. 2007. Vol. 2, № 1. P. 50–51.

253. Liu L., Van Zanten L., Shu Q. Y. Officially Released Mutant Varieties in China. *Mutation Breeding Review*. 2004. № 14. P. 1–64.

254. Loveless A. Genetic and Allied Effects of Alkylating Agents. Butterworths, London, 1966. P. 270.

255. Luxiang L., Wang J. Effective use of physical/chemical mutagensis crop hybrid breeding in China. *JAERI – Conf.* 2001. № 003. P. 39–44.

256. Mahar A. R., Hollington P. A., Virk D. S., Witcombe J. R. Selection for early heading and sault-tolerance in bread wheat. *Cereal Research Commucations.* 2003. Vol. 31, №1–2. P. 81–88.

257. Maluszynski M., Szarejko I., Barriga P., Balcerzyk A. Heterosis in crop mutant crosses and production of high yielding lines using doubled haploid system. *Euphitica.* 2001. Vol. 120. P. 387–398.

258. Maluszynski K., Nichterlein K., Van Zanten L. Officially released mutant varieties – The FAO/IAEA database. *Mutation Breeding Review.* 2000. № 12. P. 1–84.

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

260. 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 Biosystems*. 2019. Vol. 10(3). P. 331-336. doi: 10.15421/021951.

261. Mangi N., Baloch A., Khaskheli N., Ali M., Afzal W. Multivariate analysis for evaluation of mutant bread wheat lines using metric traits. *Integrative Plant Sciences*. 2021. Vol. 1(1). P. 29-34. doi: 10.52878/ipsci.2021.1.1.4.

262. Mangova M., Rachovska G. Technological characteristics of newly developed mutant common winter wheat lines. *Plant, Soil and Environ.* 2004. Vol. 50/2. P. 84–87.

263. Manual on mutation breeding. Third edition. Rome : IAEA, 2018. 301 p.

264. Mehmet A. S., Yildirim A. Determining some yield and quality characteristics of mutants induced from a durum wheat cultivar. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry.* 2005. Vol. 29. P. 61–67.

265. Meins F. Heritable variation in plant cell culture. *Annual Review of Plant Biology*. 1983. Vol. 34. P. 327–346.

266. Methodologies for generating variability / M. Maluszynski, I. Szarejko, C. Bathia [et al.]. Plant Breeding and Farmer Participation. Part 4 : Mutation techniques / Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 2009. P. 159–194.

267. Miflin B. Crop improvment in the 21th century. *Journal of Experimental Botany*. 2000. Vol. 342, №51. P. 1–8.

268. Mitelman F. A breakpoint map of recurrent chromosomal rearrangements in human neoplasia. *Nature (Genetics).* 1997. Vol. 15. P. 317–474.

269. Mohumad O., Mohd N., Alias I. Development of improve rice varieties through the use of induced mutations in Malaysia Myanmar. *Plant Mutation Reports.* 2006. Vol. 1, №1. P. 27–33.

270. Monarti A. M., Simeone M. C., Urbano M. Molecular characterization of new waxy mutants identified in bread and durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics.* 2005. Vol. 110. P. 1481–1489.

271. Morita R., Kusaba M., Iida S. Molecular characterization of mutations induced by gamma irradiation in rice. *Genes Genet Systems*. 2009. Vol. 84 (5). P. 361–370.

272. Moshou C., Bravo S., Wahlen D. Simultaneous identification of plant stresses and diseases in arable crops using proximal optical sensing and self-organising maps. *Precision Agriculture*. 2006. Vol. 7. P. 149–164.

273. Muangprom A. A., S. G. Thomas S. G., T. Sun T. Novel Dwarfing Mutation in a Green Revolution Gene from Brassica rapa. *Plant Physiology*. 2005. Vol. 137. P. 931–938.

274. Muller H. J. Artificial transmutation of the gene. *Science*. 1927. Vol. 66. P. 84–87.

275. Muralkey M., Jons M. Isolation and analysis of termotolerance mutant of wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2000. Vol. 342, №51. P. 139–146.

276. Nass H. G., Reiser B. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 1975. 55 (3). P. 673–678.

277. Natarajan A. T., Maric M. M. The time-intensity factor in dry seed irradiation. *Radiation Botany*. 1961. Vol. 1. P. 1–9.

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

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

280. Nazarenko M. Relationships between chromosomal aberrations frequency and initial material genotype after mutagen treatment. *Revue Ecologie-Environnement.* 2015. № 11. C. 40–43.

281. Nazarenko M. Rate and spectra of winter wheat mutations were inducted with chemical and physical mutagenesis. *Selection, seed production, technologies of cereals and other crops growing : progress and prospects* : collection of scientific papers of Intern. scient.-pract. confer. April 25–26, 2016. (PSAEU, Kamianets-Podilskyi). Ternopil : Krok, 2016. P. 137–139.

282. Nazarenko M., Okselenko O. Chapter 1. Grows and development of winter wheat plants at first generation after mutagen action. Innovations in technical and natural sciences : Monograph, Volume 2 / M. Nazarenko, O. Okselenko, N. Abayeva, V. Golovachyova, Y. Baidak, R. Muhamadeyeva; ed. by P. Busch; «East West» Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH. Vienna, 2016. P. 3–15.

283. Nazarenko M. Specify of nitrosoalkylureas action on cell level in winter wheat. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*. 2016. Vol. 24, № 2. P. 258–263.

284. Nazarenko M. Identification and characterization of mutants induced by gamma radiation in winter wheat (Triticum aestivum L.). *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2016. Vol. 59. P. 350–353.

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

286. 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.

287. Nazarenko M. Depression of winter wheat mutations caused by nitrothoalcylureas. *Current problems of biology and ecology* : Materials of Intern. Sci. and Practical Conf. (October, 3–7, 2016). Vinitsa : DRUK, 2016. P. 388–390.

288. Nazarenko N. N. Specific Features in the Negative Consequences of a Mutagenic Action. *Russian Journal of Genetics : Applied Research*. 2017. Vol. 7, №2. P. 195–196.

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

290. 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.

291. Nazarenko M. Optimal doses and concentrations of mutagens for winter wheat breeding purposes. Part I. Grain productivity / M. Nazarenko, Y. Lykholat, I. Grigoryuk, N. Khromykh. *Journal of Central European Agriculture*. 2018. Vol. 19, 1. P. 194–205. DOI: /10.5513/JCEA01/19.1.2037

292. Nazarenko M. Influence of relief conditions on plant growth and development / M. Nazarenko, Y. Lykholat. *Dnipro university bulletin. Geology. Geography*. 2018. Vol. 26, 1. P. 143 - 149. doi: 10.15421/111815

293. Nazarenko M., Bezus R. Interactions between agro-landscape and winter wheat agronomical-value traits. *Bulletin of Transilvania University of Brasov - series II – Forestry, Wood Industry, Agricultural, Food Engineering*. 2018. Vol. 11 (60). № 2. P. 141–150. Режим доступу до статті: http://webbut.unitbv.ro/Bulletin/Series%20II/2018/BULETIN%20I/14_Nazarenco.pdf

294. Nazarenko M., Mykolenko S., Chernysky V. Modern ukrainian winter wheat varieties grain productivity and quality at ecological exam. *Agriculture and Forestry.*

2019. Vol. 65, № 1. P. 127–136. Режим доступу до статті: DOI: 10.17707/AgricultForest.65.1.13

295. Nazarenko M., Beiko V., Bondarenko M. Induced mutations of winter wheat caused by gamma-rays fixed on plant height and stem structure. *Agriculture and Forestry.*2019. Vol. 65, № 3. P. 75–83. Режим доступу до статті: DOI: 10.17707/AgricultForest.65.3.06 (Scopus).

296. Nazarenko M., Solohub I., Izhboldin O. Winter wheat variability according to local conditions. *Acta agriculturae Slovenica*. 2019. Vol. 114, № 1. P. 113–129. Режим доступу до статті: doi:10.14720/aas.2019.114.1.13

297. Nazarenko M. Induction of Winter Wheat Plant Structure Mutations by Chemomutagenesis. *Agrology*. 2020. Vol. 3 (2). P. 57–65. Режим доступу до статті: doi: 10.32819/020008

298. Nazarenko M., Mykolenko S., Okhmat P. Variation in grain productivity and quality of modern winter wheat varieties in northern Ukrainian Steppe. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2020. Vol. 10 (4). P. 102–108. Режим доступу до статті: doi: 10.15421/2020_175

299. Nazarenko M., Gorschar V., Lykholat Yu., Kovalenko I. Winter wheat mutations by plant height and structure caused by chemical supermutagens. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2020. Vol. LXIII (1). P. 443–449. Режим доступу до статті: doi: http://agronomyjournal.usamv.ro/pdf/2020/issue_1/vol2020_1.pdf

300. Nazarenko M., Semenchenko O., Izhboldin O., Hladkikh Y. French winter wheat varieties under ukrainian north steppe condition. *Agriculture and Forestry.*2021. Vol. 67 (2). P. 89–102. Режим доступу до статті: doi: DOI: 10.17707/AgricultForest.67.2.07

301. Nazarenko M., Izhboldin O., Semenchenko O. New method for identification drought-tolerance winter wheat breeding material. *Scientific Papers. Series A. Agronomy.* 2021. Vol. LXIV (1). P. 486–491. Режим доступу до статті: doi: http://agronomyjournal.usamv.ro/pdf/2021/issue_1/vol2021_1.pdf

302. Nazarenko M. M. Comparative analysis of winter wheat varieties and lines adaptability under climate changes conditions. *Optimization of the fruit plants species*

composition and improving the quality of plant materials under climate change. LIRA, 2022. P. 167–203.

303. Nageem K. A., Sivasumg M., Nagarajan S. Induced Pusa Dwarfing Genes in Triticum turgidum and their inheritance. *Plant Mutation Reports.* 2006. Vol. 1, №2. P. 17–20.

304. 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

305. Nelson N. Photosystem II thermostability in situ: Environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in Triticum aestivum. *Biochimica et Biophysica Acta.* 2011. Vol. 1807. 856–863

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

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

308. Ockey C. H. Chromatid aberrations induced by ethylene-imines. Erwin-Bauer-Gedaechtnis Vorlesungen I, Abh. Dt. Akad. Wiss. Berl. 1960. 1. P. 47–53.

309. Okamoto Y., Nguyen A. T., Yoshioka M. Identification of quantitative trait loci controlling grain size and shape in the D genome of synthetic hexaploid wheat lines. *Breed Science.* 2013. Vol. 63 (4). P. 423–429.

310. 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.

311. OlaOlorun B., Shimelis H., Mathew I. Variability and selection among mutant families of wheat for biomass allocation, yield and yield-related traits under drought stressed and non-stressed conditions. *Journal of Agronomy and Crop Sciences*. 2021. Vol. 207(3). P. 404-421. doi: 10.1111/jac.12459.

312. 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.

313. de Oliveira C., Ferreira F., Neto T. Evalution of wheat inbred lines originated from hybridization with and without gamma irradiation. *Bragantia*. 2005. Vol. 64, №1. P. 61–74.

314. de Oliveira C., Neto A., Filho A. W. Genetic control of aluminum tolerance in mutant lines of the wheat cultivar Anahuac. *Euphytica*. 2000. Vol. 114. P. 47–53.

315. de Oliveira F. M., Villas R. M., Castiglioni V. Mutation breeding in sunflower for disae resistance and oil content. *Improvement of new and traditional industrial crops by induced mutations and related Biotechnology*. Vienna : IAEA, 2003. P. 153–159.

316. Olivieri G. Adaptive response of human lymphocytes to low concentration of radioactive thymidine. *Science*. 1984. Vol. 223. P. 594–597.

317. Oney-Birol S., Balkan A. Detection of cytogenetic and genotoxic effects of gamma radiation on M1 generation of three varieties of Triti-cum aestivum L. *Pakistan Journal of Botany*. 2019. Vol. 51(3). P. 887–894. doi: 10.30848/PJB2019-3

318. Ossowski S. The rate and molecular spectrum of spontaneous mutations in Arabidopsis ithaliana. *Science*. 2010. Vol. 327. P. 92–94.

319. Payne P. J., Lawrence G. J. Catalogue of alleles for the complex gene loci Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1 which code four high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communs*. 1983. Vol. 11. P. 29–35.

320. Pane F., Lopez S., Cantamutto M., Domenech M., Castro-Franco M. Effect of different gamma irradiation doses on the germination and seedling growth of wheat and triticale cultivars. *Australian Journal of Crop Science*. 2018. Vol. 12. P. 1921–1926. doi: 10.21475/ajcs.18.12.12.p1251

321. Pekol S., Baloglu M., Celik A. Evaluation of genotoxic and cytologic effects of environmental stress in wheat species with different ploidy levels. *Turkish Journal of Biology*. 2016. Vol. 40. P. 580–588. doi: 10.3906/biy-1506-6

322. Peng Z. S. A new mutation in wheat produsing three Pistils in a Floret. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2003. Vol. 189. P. 270–272.

323. Piganeau G., Eyre-Walker A. Evidence for variation in the effective population size of animal mitochondrial DNA. *PLoS One.* 2009. Vol. 4. P. 4272–4277.

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

325. Ram H., Soni P., Salvi 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.

326. Rascio A., Russo M., Mazzucco L. Enhanced osmotolerance of a wheat mutant selected for potassium accumulation. *Plant Science*. 2001. Vol. 160. P. 441–448.

327. Rascio A., Russo M., Platani C. Mutants of durum wheat with alterations in tissue affinity for strongly bound water. *Plant Science*. 1999. Vol. 144, №1. P. 29–34.

328. Reinhard B. Mathematical properties of mutation-selection models. *Genetica*. 1998. Vol. 102/103. P. 279–298.

329. Rekha K., Langer A. Induction and assessment of morpho-biochemical mutants in Artemisia pallens Bess. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2007. Vol. 54. P. 437–443.

330. Rhos G., Naranjo M. A., Iglesias D. J. Characterization of hemizygous deletions in Citrus using and microsynteny comparisons with the poplar genome. *BMC Genomics*. 2008. Vol. 9. P. 381–389.

331. Roberts M. A., Reader S. M., Dalgliesh C. Induction and characterization of Ph1 Wheat mutants. *Genetics*. 1999. Vol. 153. P. 1909–1918.

332. Rojas-Barros P., de Haro A., Munoz J., Fernandez-Martınez J.´ M. Isolation of a Natural Mutant in Castor with High Oleic / Low Ricinoleic Acid Content in the Oil. *Crop Science*. 2004. Vol. 44, № 2. P. 76–80.

333. Rout G. R., Das A. B. Molecular stress physiology of plants. Springer India, 2013. 440 p.

334. le Roux M., Burger N., Vlok M., Kunert K., Cullis C., Botha A. EMS derived wheat mutant BIG8-1 (Triticum aestivum L.) −A new drought tolerant mutant wheat line. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22(10), article number 5314. doi: 10.3390/ijms22105314.

335. 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

336. Rutger J. N. Thirty years of induction, evaluation and integration of useful mutants in rice genetics and breeding. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, № 2. P. 4–13.

337. Sala F., Herbei M. Interdependence relationships between the productivity elements in wheat ear and the photosynthetic pigments in leaves in relation to their position on the stem. *Agriculture and Forestry*. 2023. Vol. 69(2). P. 139-154. doi: 10.17707/AgricultForest.69.2.11.

338. Samson L. A new pathway for DNA repair in Escherichia coli. *Nature*. 1977. Vol. 400. P. 281–283.

339. Sato U., Shirosava K. Mutant selection from progeny Gamma-rate-irradieted rise by DNA heteroduplex cleaveg using Brassics petiole extract. *Breeding Science*. 2006. №56. P. 179–183.

340. Sasaki M. S. DNA damage response pathway in radioadaptive response. *Mutation Research*. 2002. Vol. 223. P. 294–297.

341. Sax K. The time factor in X-ray production of chromosome aberrations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 1939. Vol. 25. P. 225–233.

342. Schneeberger K. Using next-generation sequencing to isolate mutant genes from forward genetic screens. *Nature Reviews Genetics*. 2014. Vol. 15. P. 662–676.

343. Schuppert G. F., Tang S., Slabaugh M. B. The sunflower high-oleic mutant Ol carries variable tandem repeats of FAD2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase. *Molecular Breeding*. 2006. Vol. 17. P. 241–256.

344. Semenov A., Korotkova I., Sakhno 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

345. de Serres F. J., Ashby J. Evaluation of Short-Term Tests for Carcinogens Evaluation of Short-Term Tests for Carcinogens. Elsevier, Amsterdam, 1981. P. 827.

346. Shabani M., Alemzadeh A., Nakhoda B., Razi H., Houshmandpanah Z., Hildebrand D. Optimized gamma radiation produces physiological and morphological changes that improve seed yield in wheat. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2022. Vol. 28(8). P. 1571-1586. doi: 10.1007/s12298-022-01225-0.

347. Sharma S., Sharma N. Pattern of induced macromutations and micromutations with gamma-rays and nitroso-n-methylurea in lentil lens-culinaris. *Environmental and Experimantal Botany*. 1984. Vol. 24, №4. P. 343–352.

348. Shewry P. R., Jones H. D. Transgenic wheat : where do you stand after the first 12 years? *Annals of Applied Biology*. 2005. Vol. 147, №4. P. 1–14.

349. Shilngh N. K., Balyan H. S. Induced Mutations in Bread Wheat (Triticum aestivum L.) CV. 'Kharchia 65' for Reduced Plant Height and Improve Grain Quality Traits. *Advances in Biological Research*. 2009. Vol. 3. P. 215–221.

350. Shimelis H., Olaolorun B., Mathew I., Laing M. Optimising the dosage 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.

351. Shu Q. Y. Turning plant mutation breeding into a new era : molecular mutation breeding. *International Symposium on Induced Mutations in Plants*. 12–15 August 2008, Vienna, Austria. Vienna, 2008 – IAEA-CN-167-413. P. 188.

352. Shu Q. Y., Forster B. P., Nakagava H. Plant Mutation breeding and Biotechnology. CABI publishing. Vienna, Austria, 2011. 840 p.

353. Shu Q., Forster B., Nakagava H. Plant mutation breeding and biotechnology. Vienna : CABI publishing, 2013. doi: 10.1079/9781780640853.0000

354. Simmonds J., Scott P., Leverington-Waite M., Turner A. S. et al. Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (Triticum aestivum L.). *BMC Plant Biology*. 2014. Vol. 14 (1). P. 191–199.

355. Singh S. S., Sharma J. B., Chang N., Sharma D. N. Breaking yield Barriers in wheat – new plant type designed. *Wheat Information Service*. 2001. №93. P. 22–26.

356. Smith P. H., Howie J. A., Warland A. J. Mutations in Wheat Exhibiting Growth-Stage-Specific Resistance in Biotrophic Fungal Pathogens. *MPMI*. 2004. Vol. 17, №11. P. 1242–1249.

357. Smith D. R., Quinlan A. R., Peckham H. E. et al. Rapid whole-genome mutational profiling using next-generation sequencing technologies. *Genome Research.* 2008. Vol. 18. P. 1638–1642.

358. Soc L., Dong S. Selection and characterization of radiation-induced soil-tolerant mutant of rice. *Breeding Science*. 2003. Vol. 53. P. 313–318.

359. Soeranto H., Manurung S., Masziral I. The use of Physical/chemical mutagens for crop improvements in Indonesia. *JAERI Conf.* 2001. №003. P. 90–101.

360. Solanki I. S., Sharma B. Significance and effectiveness of classifying the M1 material based on mutagenic damage for inducing macro- and micromutations in lentil. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2000. Vol. 60, №3. P. 321–335.

361. Solanki I. S., Sharma B. Early generation selection of polygenic mutations in lentil. *Journal of Genetics and Breeding*. 2001. Vol. 61, №4. P. 330–334.

362. Spano G., Fonzo N., Perrota C. Physiological characterization of “stay green” mutants in durum wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2003. Vol. 54, №386. P. 1415–1420.

363. Sparrow A. H., Singleton W. R. The use of radiocobalt as a source of gamma rays and some effects of chronic irradiation on growing plants. *The American Naturalist.* 1953. Vol. 87. P. 29–48.

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

365. Stadler L. J. Mutations in barley induced by X-rays and radium. *Science*. 1928. Vol. 68. P. 186–187.

366. Stadler L. J. Genetic effects of X rays in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 1928. Vol. 14. P. 69–75.

367. Stamo I., Ylli A., Dodbiba A. Induced Mutations for Improving Production on Bread and Durum Wheat. *Proceedings of Sixth International Conf. of the Balkan Physical Union*. 2007. P. 747.

368. Srivastava H. K., Satpute G. K. Induction of mutations for enhanced essential oil in Palmarosa (Cymbopogon martini). *Journal of Essential Oil Research*. 2000. Vol. 10, №3. P. 287–295.

369. Srivastava H. K., Misra A., Satpute G. K. Chemical induced vigour for heterotic effects on yield and quality of essential oil in Palmarosa (Cymbopogon martinii Wats). *Journal of Sustainable Agriculture*. 2001. Vol. 17, №2–3. P. 5–15.

370. Sun X. Y., Wu K., Zhao Y. et al. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat. *Euphytica*. 2009. Vol. 165 (3). P. 469–486.

371. Svec M. Induction of macromutations in hexaploid triticale after a treatment by chemical mutagens. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Cominianae*. 1988. Vol. 19. P. 19–26.

372. Sveg M., Gregova E., Miclovicova E. Changes in expression of HMW glutenins of wheat induced by nitrosoethylurea. *Plant Breeding*. 1999. №118. P. 243–246.

373. Swaminathan M. S., Rao M. V. Frequensy of mutation induced by Radiations in Hexaploid species of Triticum. *Science*. 1960. Vol. 132, №3442. P. 1842.

374. Szarejko I., Forster B. P. Doubled haploidy and induced mutation. *Euphytica*. 2007. Vol. 158. P. 359–370.

375. Tah P. R. Induced macromutation in Mungbean [Vigna radiate L.] Wilczek. *International Journal of Botany*. 2006. Vol. 2, № 3. P. 219–228.

376. Takagi Y. The second type of gamma-ray sensitive gene RS2 in soybean Glycine max (L.) Merrill. *Gamma Field Symposia*. 1969. Vol. 8. P. 83–94.

377. Tates A. D. Biological and chemical monitoring of occupational exposure to ethylene oxide. *Mutation Research*. 1991. Vol. 250. P. 483–497.

378. Tengcong J., Jian L., Yujing G., He J. Simulation of plant height of winter wheat under soil water stress using modified growth functions. *Agricultural Water Management*. 2020. Vol. 232. 106066.

379. Thakur H. L., Sethi G. S. Characterization and segregation pattern of some macromutations induced in black gram. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding.* 1994. Vol. 53, № 2. P. 168–173.

380. The IAEA/FAO mutant variety genetic stock database [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://mvgs.iaea.org (дата звернення: 21.10.2023)

381. Tomlekova N. B. Induced Mutagenesis for Crop Improvement in Bulgaria. *Plant Mutation Reports.* 2010. Vol. 2, №2. P. 4–27.

382. 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.

383. Tsvetova M. I., Elkonin L. A. Cytological investigation of male sterility in sorghum caused by a dominant mutation (Mstc) derived from tissue culture. *Sexual Plant Reproduction.* 2003. Vol. 16. P. 43–49.

384. Uauy C., Paraiso F., Colasuonno P [et al.]. A modified TILLING approach to detect induced mutations in tetraploid and hexaploid wheat [Електронний ресурс]. Режим доступу: BMC Plant Biology, 9:115 doi:10.1471-2229-9-115, 2009.

385. 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

386. Ukai Y. Effectiveness and efficiency of mutagenic treatments. *Gamma Field Symposia*. 2006. Vol. 45. P. 1–4.

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

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

389. Verhoevena T., Fahya B., Leggettb M. Isolation and characterisation of novel starch mutants of oats. *Journal of Cereal Science*. 2004. Vol. 40. P. 69–79.

390. 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

391. Vigouroux Y., Jaqueth J. S., Matsuoka Y. et al. Rate and pattern of mutation at microsatellite loci in maize. *Molecular Biology and Evolution*. 2002. Vol. 19 (8). P. 1251–1260.

392. de Vries H. The mutation theory : experiments and observations on the origin of species in the vegetable kingdom / (Tr. by J. B. Farmer and A. D. Darbishire). Darbishire, A. D. – Farmer, J. B. Publication info : Chicago, Open Court Pub. Co, 1909. 10. 626 p.

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

394. Wang T. L., Uauy C., Robson F., Till B. TILLING in extremis. *Plant Biotechnol Journal.* 2012. Vol. 10 (7). P. 761–772.

395. Waugha R. Harvesting the potential of induced biological diversity. *Trends in Plant Science*. 2006. Vol. 11, №2. P. 71–79.

396. Weisfeld L. I. About cytogenetic mechanism of chemical mutagenesis. Ecological consequences of increasing crop productivity. Plant breeding and biotic diversity. Toronto – New Jersey : Apple Academic Press, 2015. P. 249–269.

397. Von Well E., Fossey A., Booyse M. Efficiency of energy conversion and growth of gamma irradiated embryos and young seedlings of Triticum monococcum L. cultivar Einkorn. *Journal of Radiation Research and Applied Sciences*. 2018. Vol. 11. P. 75–82. doi:10.1016/j.jrras.2017.09.004

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

399. 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

400. Von Well E., Fossey A., Booyse M. The relationship of the efficiency of energy conversion into growth as an indicator for the determina-tion of the optimal dose for mutation breeding with the appearance of chromosomal abnormalities and incomplete mitosis after gamma ir-radiation of kernels of Triticum turgidum ssp. durum L. *Radiation and Environmental Biophysics*. 2023. Vol. 62. P. 195–212. doi: 10.1007/s00411-023-01026-3

401. Wu D., Shen S. A novel thermo/photoperiod-sensitive genic male-sterile rise mutant with green-revertible albino leaf color marker induced by gamma irradiation. *Field Crops Research*. 2003. Vol. 18. P. 141–147.

402. Wu J., Zhang J., Lan F., Fan W., Li W. Morphological, cytological, and molecular variations induced by gamma rays in ground-grown chrysanthemum ‘Pinkling’. *Canadian Journal of Plant Science*. 2019. Vol. 100. P. 68–77. doi: 10.1139/cjps-2019-006

403. Xu X., Peng M. F. The direction of microsatellite mutations is dependent upon allele length. *Molecular Biology and Evolution.* 2000. Vol. 24 (4). P. 396–399.

404. 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.

405. Yakymchuk R. A., Valyuk V. F., Sobolenko L. Y., Sorokina S. I. Induction of useful mutations in Triticum aestivum in the conditions of the radionuclide-contaminated alienation zone of the Chornobyl Power Plant. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2021. Vol. 12(3). P. 506–512. doi:10.15421/022169

406. 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

407. Yamaguchi H., Morishita T., Degi K. Effect of Carbon-ion Beams irradiation on mutation induction in Rice. *Plant Mutation Reports*. 2006. Vol. 1, №1. P. 25–27.

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

409. Yang H., Irudayaraj J., Paradkar M. Discriminant analysis of edible oils and fats by FTIR, FT-NIR and FT-Raman spectroscopy. *Food Chemistry*. 2005. Vol. 93. P. 25–32.

410. Yang G., Luo W., Zhang J., Yan X., Du Y., Zhou L., Li W., Wang H., Chen Z., Guo T. Genome-wide comparisons of mutations in-duced by carbon-ion beam and gamma-rays irradiation in rice via resequencing multiple mutants. *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10, 1514. doi: 10.3389/fpls.2019.01514

411. Yilmaz A., Erkan B. The Effects of Cobalt-60 Applications on Yield and Yield Components of Cotton (Gossipium barbadense L.). *Pakistan Journal of Biological Sciences.* 2006. Vol. 9, №15. P. 2761–2769.

412. 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

413. Zaidi S. S., Vanderschuren H., Qaim M., Mahfouz M. M., Kohli A., Mansoor S., Tester M. New plant breeding technologies for food security. *Science*. 2019. Vol. 363. P. 1390–1391. doi: 10.1126/science.aav6316

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

415. Zhou X., Shen S., Wu D. Introduction of a xantha mutation for testing and increasing varietal purity in hybrid rice. *Field Crops Research*. 2006. Vol. 96. P. 71–79.

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

ДОДАТКИ

Додаток А

Таблиця В.1

Спектр хромосомних аберацій за дії ДАБ. Перша група (x ± SD, n = 1000)

Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Балатон, вода	$4,0 \pm 0,4^{a}$	44,4	$4,0 \pm 1,4^{a}$	44,4	1,0	$1,0 \pm 0,9^{a}$	11,1	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Балатон, ДАБ 0,1%	$30,0 \pm 0,4^{b}$	58,8	$14,0 \pm 1,0^{b}$	27,5	2,1	$7,0 \pm 0,6^{b}$	13,7	$7,0 \pm 1,0^{b}$	13,7
Балатон, ДАБ 0,2 %	$54,0 \pm 0,7^{c}$	56,84	$31,0 \pm 1,3^{c}$	32,6	1,7	$10,0 \pm 0,7^{c}$	10,5	$15,0 \pm 1,1^{c}$	15,8
Балатон, ДАБ 0,3 %	$52,0 \pm 0,7^{c}$	50,0	$38,0 \pm 1,4^{d}$	36,5	1,3	$14,0 \pm 1,0^{d}$	13,5	$25,0 \pm 1,4^{d}$	24,0
Зелений гай,вода	$4,0 \pm 1,0^{a}$	50,0	$3,0 \pm 0,6^{a}$	37,5	1,3	$1,0 \pm 1,1^{a}$	12,5	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Зелений гай, ДАБ 0,1%	$17,0 \pm 0,5^{b}$	42,5	$16,0 \pm 1,1^{b}$	40,0	1,1	$7,0 \pm 0,7^{b}$	17,5	$7,0 \pm 0,6^{b}$	17,5
Зелений гай, ДАБ 0,2%	$28,0 \pm 0,8^{c}$	46,6	$22,0 \pm 1,3^{c}$	36,6	1,3	$10,0 \pm 1,1^{c}$	16,6	$11,0 \pm 1,0^{c}$	18,3
Зелений гай, ДАБ 0,3%	$49,0 \pm 1,2^{d}$	49,4	$34,0 \pm 1,7^{d}$	34,3	1,4	$16,0 \pm 1,4^{d}$	16,1	$23,0 \pm 1,3^{d}$	23,2
Золото України, вода	$5,0 \pm 1,5^{a}$	62,5	$3,0 \pm 1,2^{a}$	37,5	1,7	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,00	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Золото України, ДАБ 0,1%	$33,0 \pm 1,7^{b}$	57,8	$17,0 \pm 1,0^{b}$	29,8	1,9	$7,0 \pm 0,5^{b}$	12,2	$7,0 \pm 0,8^{b}$	12,2
Золото України, ДАБ 0,2%	$47,0 \pm 1,9^{c}$	53,4	$31,0 \pm 1,6^{c}$	35,2	1,5	$10,0 \pm 1,1^{c}$	11,3	$16,0 \pm 1,0^{c}$	18,1
Золото України, ДАБ 0,2%	$50,0 \pm 1,9^{d}$	50,5	$32,0 \pm 2,1^{c}$	32,3	1,5	$17,0 \pm 1,5^{d}$	17,1	$27,0 \pm 2,1^{d}$	27,2
Нива одеська, вода	$4,0 \pm 1,6^{a}$	44,4	$4,0 \pm 1,2^{a}$	44,4	1,0	$1,0 \pm 1,2^{a}$	11,1	$1,0 \pm 1,5^{a}$	11,1
Нива одеська, ДАБ 0,1%	$32,0 \pm 1,0^{b}$	60,3	$16,0 \pm 1,0^{b}$	30,1	2,0	$5,0 \pm 1,0^{b}$	9,4	$7,0 \pm 1,2^{b}$	13,2
Нива одеська, ДАБ 0,2%	$38,0 \pm 1,7^{c}$	56,7	$18,0 \pm 1,9^{b}$	26,8	2,1	$11,0 \pm 1,1^{c}$	16,4	$16,0 \pm 1,6^{c}$	23,8
Нива одеська, ДАБ 0,2%	$56,0 \pm 1,9^{d}$	53,8	$31,0 \pm 2,2^{c}$	29,8	1,8	$17,0 \pm 1,4^{d}$	16,3	$25,0 \pm 2,2^{d}$	24,0

Таблиця В.2

Спектр хромосомних аберацій за дії ДАБ. Друга група (x ± SD, n = 1000)

Сорт	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Боровиця, вода	3,0 ± 1,0[a]	42,9	3,0 ± 1,1[a]	42,9	1,0	1,0 ± 1,6[a]	14,3	0,0 ± 0,0[a]	0,0
Боровиця, ДАБ 0,1%	30,0 ± 1,6[b]	53,5	19,0 ± 1,0[b]	33,9	1,5	7,0 ± 1,0[b]	12,5	7,0 ± 1,0[b]	12,5
Боровиця, ДАБ 0,2%	42,0 ± 1,9[c]	54,5	23,0 ± 1,5[c]	29,8	1,8	12,0 ± 1,3[c]	15,5	11,0 ± 1,2[c]	14,2
Боровиця, ДАБ 0,3%	53,0 ± 2,1[d]	46,4	27,0 ± 2,0[d]	32,4	1,4	24,0 ± 1,6[d]	21,0	31,0 ± 2,1[d]	27,1
Каланча, вода	4,0 ± 0,7[a]	40,0	5,0 ± 1,7[a]	50,0	0,8	1,0 ± 0,6[a]	10,0	0,0 ± 1,0[a]	0,0
Каланча, ДАБ 0,1%	27,0 ± 0,6[b]	54,0	16,0 ± 0,6[b]	32,0	1,6	7,0 ± 0,6[b]	14,0	8,0 ± 1,0[b]	16,0
Каланча, ДАБ 0,2%	38,0 ± 1,0[c]	55,0	15,0 ± 1,0[b]	21,7	2,5	16,0 ± 1,0[c]	23,1	16,0 ± 1,5[c]	23,1
Каланча, ДАБ 0,3%	45,0 ± 1,1[d]	46,8	28,0 ± 1,6[c]	29,1	1,6	23,0 ± 1,2[d]	23,9	25,0 ± 2,1[d]	26,0
Полянка, вода	2,0 ± 1,2[a]	33,3	2,0 ± 2,0[a]	33,3	1,0	2,0 ± 1,3[a]	33,3	0,0 ± 0,0[a]	0,0
Полянка, ДАБ 0,1%	46,0 ± 1,1[b]	68,6	16,0 ± 1,1[b]	23,8	2,8	5,0 ± 1,0[b]	7,4	7,0 ± 1,0[b]	10,4
Полянка, ДАБ 0,2%	43,0 ± 1,4[b]	56,5	22,0 ± 1,6[b]	28,9	1,9	11,0 ± 1,2[c]	14,4	10,0 ± 1,2[c]	13,1
Полянка, ДАБ 0,3%	53,0 ± 1,9[c]	48,6	35,0 ± 1,9[c]	32,1	1,5	21,0 ± 1,5[d]	19,2	23,0 ± 1,6[d]	21,1
Почайна, вода	3,0 ± 1,4[a]	37,5	5,0 ± 1,2[a]	62,5	0,6	0,0 ± 0,0[a]	0,0	0,0 ± 0,0[a]	0,0
Почайна, ДАБ 0,1%	27,0 ± 0,4[b]	55,1	16,0 ± 0,5[b]	32,6	1,6	6,0 ± 0,5[b]	12,2	5,0 ± 0,6[b]	10,2
Почайна, ДАБ 0,2%	38,0 ± 1,0[c]	55,1	20,0 ± 1,0[c]	28,9	1,9	11,0 ± 1,0[c]	15,9	11,0 ± 1,0[c]	15,9
Почайна, ДАБ 0,3%	47,0 ± 1,5[d]	44,7	35,0 ± 1,4[d]	33,3	1,3	23,0 ± 1,3[d]	21,9	25,0 ± 1,5[d]	23,8

Таблиця В.3

Спектр хромосомних аберацій за дії НЕС. Перша група (x, n = 25)

Варіант	Фрагменти		Мости		Фрагменти /мости	Інші		Дві та більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Балатон	$4 \pm 0,2^a$	40,0	$4 \pm 0,3^a$	40,0	1,0	$1 \pm 0,3^a$	10,0	$0,0 \pm 0,0^a$	0,0
Балатон, НЕС 0,01%	$35 \pm 1,5^b$	52,2	$22 \pm 1,5^b$	32,8	1,6	$10 \pm 1,0^b$	14,9	$15,0 \pm 1,0^b$	22,4
Балатон, НЕС 0,025%	$51 \pm 1,7^c$	50,5	$37 \pm 1,9^c$	36,6	1,4	$13 \pm 1,0^b$	12,9	$22,0 \pm 1,3^c$	21,8
Зелений гай	$4 \pm 0,3^a$	44,4	$3 \pm 0,3^a$	33,3	1,3	$2 \pm 0,3^a$	22,2	$0,0 \pm 0,0^a$	0,0
Зелений гай, НЕС 0,01%	$26 \pm 1,6^b$	46,4	$19 \pm 1,3^b$	33,9	1,4	$11 \pm 1,0^b$	19,6	$13,0 \pm 1,1^b$	23,2
Зелений гай, НЕС 0,025%	$34 \pm 1,8^c$	46,6	$22 \pm 1,7^b$	30,1	1,6	$17 \pm 1,3^c$	23,3	$18,0 \pm 1,2^c$	24,7
Золото України	$5 \pm 0,4^a$	62,5	$3 \pm 0,3^a$	37,5	1,7	$0 \pm 0,0^a$	0,0	$0,0 \pm 0,0^a$	0,0
Золото України, НЕС 0,01%	$40 \pm 1,5^b$	53,3	$25 \pm 1,5^b$	33,3	1,6	$10 \pm 1,0^b$	13,33	$13,0 \pm 0,9^b$	17,3
Золото України, НЕС 0,025%	$47 \pm 1,3^b$	50,5	$32 \pm 0,8^b$	34,4	1,5	$14 \pm 1,1^b$	15,1	$23,0 \pm 1,1^c$	24,7
Нива одеська	$4 \pm 0,2^a$	50,0	$3 \pm 0,3^a$	37,5	1,3	$1 \pm 0,0^a$	12,5	$1,0 \pm 0,2^a$	12,5
Нива одеська, НЕС 0,01%	$38 \pm 1,4^b$	61,3	$13 \pm 1,3^b$	20,9	2,9	$11 \pm 1,0^b$	17,7	$14,0 \pm 1,0^b$	22,6
Нива одеська, НЕС 0,025%	$50 \pm 1,7^c$	63,3	$13 \pm 1,3^b$	16,5	3,9	$16 \pm 1,2^c$	20,3	$23,0 \pm 1,2^c$	29,1

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця В.4

Спектр хромосомних аберацій при дії НЕС. Друга група (x, n = 25)

Варіант	Фрагменти		Мости		Фрагменти /мости	Інші		Дві та більше	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Боровиця	$3 \pm 0,3^{a}$	42,9	$3 \pm 0,2^{a}$	42,9	1,0	$1 \pm 0,1^{a}$	14,3	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Боровиця, НЕС 0,01%	$48 \pm 1,5^{b}$	60,0	$16 \pm 1,2^{b}$	20,0	3,0	$16 \pm 1,0^{b}$	20,0	$13 \pm 1,0^{b}$	16,3
Боровиця, НЕС 0,025%	$56 \pm 1,8^{c}$	53,9	$25 \pm 1,5^{c}$	24,0	2,2	$23 \pm 1,2^{c}$	22,1	$26 \pm 1,3^{c}$	25,0
Каланча	$4 \pm 0,3^{a}$	40,0	$5 \pm 0,4^{a}$	50,0	0,8	$1 \pm 0,1^{a}$	10,0	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Каланча, НЕС 0,01%	$41 \pm 1,3^{b}$	59,4	$14 \pm 1,2^{b}$	20,3	2,9	$14 \pm 1,1^{b}$	20,3	$14 \pm 1,0^{b}$	20,3
Каланча, НЕС 0,025%	$45 \pm 1,7^{b}$	53,6	$20 \pm 1,5^{c}$	23,8	2,3	$19 \pm 1,4^{c}$	22,6	$22 \pm 1,4^{c}$	26,2
Полянка	$2 \pm 0,2^{a}$	33,3	$2 \pm 0,1^{a}$	33,3	1,0	$2 \pm 0,3^{a}$	33,3	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Полянка, НЕС 0,01%	$49 \pm 1,5^{b}$	65,3	$13 \pm 1,2^{b}$	17,3	3,8	$13 \pm 1,2^{b}$	17,3	$11 \pm 1,0^{b}$	14,7
Полянка, НЕС 0,025%	$57 \pm 1,7^{c}$	61,9	$16 \pm 1,3^{b}$	17,4	3,6	$19 \pm 1,4^{c}$	20,7	$20 \pm 1,2^{c}$	21,7
Почайна	$3 \pm 0,1^{a}$	37,5	$5 \pm 0,4^{a}$	62,5	0,6	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Почайна, НЕС 0,01%	$38 \pm 1,2^{b}$	58,5	$13 \pm 1,0^{b}$	20,0	2,9	$14 \pm 1,1^{b}$	21,5	$11 \pm 1,0^{b}$	16,9
Почайна, НЕС 0,025%	$46 \pm 1,8^{c}$	51,1	$22 \pm 1,5^{c}$	24,4	2,1	$22 \pm 1,2^{c}$	24,4	$19 \pm 1,4^{c}$	21,1

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця В.5

Спектр хромосомних аберацій за дії НМС. Перша група (x, n = 25)

Варіант	Фрагменти		мости		Фрагменти /мости	Інші		Комплексні	
	шт.	%	шт	%		шт.	%	шт.	%
Балатон	$4 \pm 0,2^{a}$	40,00	$4 \pm 0,3^{a}$	40,0	1,00	$1 \pm 0,1^{a}$	10,00	$0 \pm 0,0^{a}$	0,00
Балатон, НМС 0,0125%	$46 \pm 1,6^{b}$	57,50	$20 \pm 1,4^{b}$	25,0	2,30	$14 \pm 1,2^{b}$	17,50	$23 \pm 1,1^{b}$	28,75
Балатон, НМС 0,025%	$62 \pm 1,5^{c}$	54,87	$32 \pm 1,7^{c}$	28,3	1,94	$19 \pm 1,4^{b}$	16,81	$28 \pm 1,3^{b}$	24,78
Зелений гай	$4 \pm 0,2^{a}$	44,44	$3 \pm 0,2^{a}$	33,3	1,33	$2 \pm 0,1^{a}$	22,22	$0 \pm 0,0^{a}$	0,00
Зелений гай, НМС 0,0125%	$35 \pm 1,4^{b}$	50,72	$21 \pm 1,2^{b}$	30,4	1,67	$13 \pm 1,2^{b}$	18,84	$17 \pm 1,2^{b}$	24,64
Зелений гай, НМС 0,025%	$42 \pm 1,5^{c}$	50,00	$23 \pm 1,3^{b}$	27,4	1,83	$19 \pm 1,4^{c}$	22,62	$22 \pm 1,4^{b}$	26,19
Золото України	$5 \pm 0,2^{a}$	62,50	$3 \pm 0,2^{a}$	37,5	1,67	$0 \pm 0,0^{a}$	0,00	$0 \pm 0,0^{a}$	0,00
Золото України, НМС 0,0125%	$49 \pm 1,5^{b}$	53,85	$29 \pm 1,4^{b}$	31,9	1,69	$13 \pm 1,3^{b}$	14,29	$18 \pm 1,2^{b}$	19,78
Золото України, НМС 0,025%	$61 \pm 1,7^{c}$	53,04	$35 \pm 1,5^{c}$	30,4	1,74	$19 \pm 1,4^{c}$	16,52	$29 \pm 1,4^{c}$	25,22
Нива одеська	$4 \pm 0,2^{a}$	50,00	$3 \pm 0,2^{a}$	37,5	1,33	$1 \pm 0,1^{a}$	12,50	$1 \pm 0,1^{a}$	12,50
Нива одеська, НМС 0,0125%	$52 \pm 1,3^{b}$	59,09	$19 \pm 1,3^{b}$	21,6	2,74	$17 \pm 1,1^{b}$	19,32	$22 \pm 1,3^{b}$	25,00
Нива одеська, НМС 0,025%	$63 \pm 1,8^{c}$	58,88	$22 \pm 1,5^{b}$	20,6	2,86	$22 \pm 1,4^{b}$	20,56	$29 \pm 1,4^{c}$	27,10

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця В.6

Спектр хромосомних аберацій за дії НМС. Друга група (x, n = 25)

Варіант	Фрагменти		Мости		Фрагменти /мости	Інші		Комплексні	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Боровиця	$3 \pm 0,2^{a}$	42,9	$3 \pm 0,2^{a}$	42,9	1,0	$1 \pm 0,1^{a}$	14,3	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Боровиця, НМС 0,0125%	$55 \pm 1,6^{b}$	55,0	$22 \pm 1,4^{b}$	22,0	2,5	$23 \pm 1,3^{b}$	23,0	$23 \pm 1,3^{b}$	23,0
Боровиця, НМС 0,025%	$67 \pm 1,8^{c}$	51,9	$31 \pm 1,8^{c}$	24,0	2,2	$31 \pm 1,8^{c}$	24,0	$32 \pm 1,7^{c}$	24,8
Каланча	$4 \pm 0,3^{a}$	40,0	$5 \pm 0,3^{a}$	50,0	0,8	$1 \pm 0,1^{a}$	10,0	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Каланча, НМС 0,0125%	$46 \pm 1,7^{b}$	54,1	$19 \pm 1,3^{b}$	22,4	2,4	$20 \pm 1,1^{b}$	23,5	$23 \pm 1,3^{b}$	27,1
Каланча, НМС 0,025%	$58 \pm 1,9^{c}$	51,8	$28 \pm 1,8^{c}$	25,0	2,1	$26 \pm 2,0^{c}$	23,2	$31 \pm 1,2^{c}$	27,7
Полянка	$2 \pm 0,1^{a}$	33,3	$2 \pm 0,2^{a}$	33,3	1,0	$2 \pm 0,1^{a}$	33,3	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Полянка, НМС 0,0125%	$56 \pm 1,4^{b}$	61,5	$16 \pm 1,4^{b}$	17,6	3,5	$19 \pm 1,2^{b}$	20,9	$22 \pm 1,3^{b}$	24,2
Полянка, НМС 0,025%	$64 \pm 1,9^{c}$	56,1	$22 \pm 1,7^{c}$	19,3	2,9	$28 \pm 1,7^{c}$	24,6	$31 \pm 1,2^{c}$	27,2
Почайна	$3 \pm 0,2^{a}$	37,5	$5 \pm 0,3^{a}$	62,5	0,6	$0 \pm 0,0^{a}$	0,00	$0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Почайна, НМС 0,0125%	$47 \pm 1,9^{b}$	54,0	$20 \pm 1,3^{b}$	23,0	2,4	$20 \pm 1,3^{b}$	23,0	$22 \pm 1,4^{b}$	25,3
Почайна, НМС 0,025%	$57 \pm 2,0^{c}$	51,8	$26 \pm 1,4^{c}$	23,6	2,2	$27 \pm 1,5^{c}$	24,6	$29 \pm 1,6^{c}$	26,4

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Додаток В

Таблиця В.1

Спектр хромосомних аберацій за дії ЕМС. Перша група (x ± SD, n = 1000)

Сорт	Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
		шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Балатон	Вода	4,0 ± 0,4[a]	44,4	4,0 ± 1,4[a]	44,4	1,0	1,0 ± 0,9[a]	11,1	0,0 ± 0,0[a]	0,0
Балатон	ЕМС 0,025%	59,0 ± 0,6[b]	57,8	30,0 ± 1,9[b]	29,4	2,0	13,0 ± 1,8[b]	12,8	14,0 ± 1,4[b]	13,7
Балатон	ЕМС 0,05%	98,0 ± 1,1[c]	60,9	42,0 ± 2,4[c]	26,1	2,3	21,0 ± 1,9[c]	13,0	30,0 ± 2,5[c]	18,6
Балатон	ЕМС 0,1%	103,0 ± 1,9[d]	48,8	78,0 ± 3,9[d]	37,0	1,3	30,0 ± 3,0[d]	14,2	51,0 ± 0,5[d]	14,2
Зелений гай	Вода	4,0 ± 1,0[a]	50,0	3,0 ± 0,6[a]	37,5	1,3	1,0 ± 1,1[a]	12,5	0,0 ± 0,0[a]	0,0
Зелений гай	ЕМС 0,025%	67,0 ± 0,9[b]	62,0	31,0 ± 3,2[b]	28,7	2,2	10,0 ± 1,5[b]	9,3	16,0 ± 2,2[b]	14,8
Зелений гай	ЕМС 0,05%	111,0 ± 1,8[c]	62,0	48,0 ± 2,6[c]	26,8	2,3	20,0 ± 3,2[c]	11,2	24,0 ± 2,9[c]	13,4
Зелений гай	ЕМС 0,1%	96,0 ± 2,9[d]	47,8	69,0 ± 3,5[d]	34,3	1,4	36,0 ± 30[d]	17,9	49,0 ± 3,3[d]	24,4
Золото України	Вода	5,0 ± 1,5[a]	62,5	3,0 ± 1,2[a]	37,5	1,7	0,0 ± 0,0[a]	0,00	0,0 ± 0,0[a]	0,0
Золото України	ЕМС 0,025%	62,0 ± 3,7[b]	62,6	25,0 ± 2,5[b]	25,3	2,5	12,0 ± 1,5[b]	12,1	11,0 ± 1,1[b]	11,1
Золото України	ЕМС 0,05%	94,0± 4,3[c]	59,5	43,0 ± 3,6[c]	27,2	2,2	21,0 ± 2,5[c]	13,3	31,0 ± 3,0[c]	19,6
Золото України	ЕМС 0,1%	102,0 ± 2,9[d]	48,8	69,0 ± 4,1[d]	33,0	1,5	38,0 ± 2,5[d]	18,2	56,0 ± 4,1[d]	26,8
Нива одеська	Вода	4,0 ± 1,6[a]	44,4	4,0 ± 1,2[a]	44,4	1,0	1,0 ± 1,2[a]	11,1	1,0 ± 1,5[a]	11,1
Нива одеська	ЕМС 0,025%	62,0 ± 1,9[b]	61,4	31,0 ± 1,6[b]	30,7	2,0	8,0 ± 2,0[b]	7,9	14,0 ± 2,2[b]	13,9
Нива одеська	ЕМС 0,05%	85,0 ± 4,7[c]	57,8	41,0 ± 2,9[c]	27,9	2,1	21,0 ± 3,1[c]	14,3	32,0 ± 2,6[c]	21,8
Нива одеська	ЕМС 0,1%	112,0 ± 5,5[d]	52,6	63,0 ± 2,2[d]	29,6	1,8	38,0 ± 3,4[d]	17,8	51,0 ± 3,2[d]	23,9

Таблиця В.2

Спектр хромосомних аберацій за дії ЕМС. Друга група (x ± SD, n = 1000)

Сорт	Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
		шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Боровиця	Вода	$3,0 \pm 1,0^{a}$	42,9	$3,0 \pm 1,1^{a}$	42,9	1,0	$1,0 \pm 1,6^{a}$	14,3	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Боровиця	ЕМС 0,025%	$58,0 \pm 2,6^{b}$	51, 8	$41,0 \pm 2,0^{b}$	36,6	1,4	$13,0 \pm 2,0^{b}$	11,6	$12,0 \pm 2,2^{b}$	10,7
Боровиця	ЕМС 0,05%	$86,0 \pm 2,9^{c}$	53,4	$49,0 \pm 3,5^{c}$	30,4	1,8	$26,0 \pm 2,3^{c}$	16,2	$25,0 \pm 3,2^{c}$	15,5
Боровиця	ЕМС 0,1%	$109,0 \pm 4,1^{d}$	46,6	$76,0 \pm 4,0^{d}$	32,5	1,4	$49,0 \pm 3,6^{d}$	20,9	$64,0 \pm 4,1^{d}$	27,4
Каланча	Вода	$4,0 \pm 0,7^{a}$	40,0	$5,0 \pm 1,7^{a}$	50,0	0,8	$1,0 \pm 0,6^{a}$	10,0	$0,0 \pm 1,0^{a}$	0,0
Каланча	ЕМС 0,025%	$54,0 \pm 2,1^{b}$	55,1	$31,0 \pm 1,6^{b}$	31,6	1,7	$13,0 \pm 1,6^{b}$	13,3	$18,0 \pm 2,0^{b}$	18,4
Каланча	ЕМС 0,05%	$79,0 \pm 3,0^{c}$	55,2	$31,0 \pm 2,8^{b}$	21,7	2,6	$33,0 \pm 2,6^{c}$	23,1	$32,0 \pm 3,0^{c}$	22,4
Каланча	ЕМС 0,1%	$96,0 \pm 4,1^{d}$	47,8	$58,0 \pm 3,2^{c}$	28,9	1,7	$47,0 \pm 3,2^{d}$	23,4	$48,0 \pm 3,5^{d}$	13,9
Полянка	Вода	$2,0 \pm 1,2^{a}$	33,3	$2,0 \pm 2,0^{a}$	33,3	1,0	$2,0 \pm 1,3^{a}$	33,3	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Полянка	ЕМС 0,025%	$64,0 \pm 3,1^{b}$	57,7	$36,0 \pm 3,1^{b}$	32,4	1,8	$11,0 \pm 2,0^{b}$	9,9	$14,0 \pm 1,0^{b}$	12,6
Полянка	ЕМС 0,05%	$85,0 \pm 3,4^{c}$	55,6	$45,0 \pm 4,6^{b}$	29,4	1,9	$23,0 \pm 3,0^{c}$	15,0	$22,0 \pm 2,0^{c}$	14,4
Полянка	ЕМС 0,1%	$107,0 \pm 3,9^{d}$	48,4	$72,0 \pm 4,1^{c}$	32,6	1,5	$42,0 \pm 4,0^{c}$	19,0	$48,0 \pm 3,6^{d}$	21,7
Почайна	Вода	$3,0 \pm 1,4^{a}$	37,5	$5,0 \pm 1,2^{a}$	62,5	0,6	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Почайна	ЕМС 0,025%	$56,0 \pm 2,4^{b}$	53,3	$34,0 \pm 2,5^{b}$	32,4	1,7	$15,0 \pm 2,5^{b}$	14,3	$11,0 \pm 1,6^{b}$	10,5
Почайна	ЕМС 0,05%	$77,0 \pm 3,5^{c}$	53,9	$42,0 \pm 3,4^{c}$	29,4	1,8	$24,0 \pm 3,3^{c}$	16,8	$23,0 \pm 2,5^{c}$	16,2
Почайна	ЕМС 0,1%	$97,0 \pm 4,5^{d}$	44,7	$71,0 \pm 4,4^{d}$	32,7	1,4	$49,0 \pm 4,3^{d}$	22,6	$52,0 \pm 3,5^{d}$	24,0

Таблиця В.3

Спектр хромосомних аберацій за дії АН. Перша група (x, n = 25)

Сорт	Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
		шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Балатон	Вода	$4,0 \pm 0,4^{a}$	51,1	$4,0 \pm 1,4^{a}$	44,4	1,0	$1,0 \pm 0,9^{a}$	11,1	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Балатон	АН 0,01%	$47,0 \pm 0,7^{b}$	53,4	$32,0 \pm 1,7^{b}$	34,8	1,5	$13,0 \pm 1,3^{b}$	14,1	$13,0 \pm 1,4^{b}$	14,1
Балатон	АН 0,025%	$86,0 \pm 1,3^{c}$	47,0	$56,0 \pm 2,3^{c}$	34,8	1,5	$19,0 \pm 1,8^{c}$	11,8	$34,0 \pm 1,5^{c}$	21,1
Балатон	АН 0,05%	$101,0 \pm 1,8^{d}$	46,6	$85,0 \pm 3,2^{d}$	39,5	1,2	$29,0 \pm 2,7^{d}$	13,5	$52,0 \pm 2,9^{d}$	24,2
Балатон	АН 0,1%	$76,0 \pm 1,2^{e}$	51,1	$65,0 \pm 2,7^{c}$	39,9	1,2	$22,0 \pm 2,0^{c}$	13,5	$45,0 \pm 2,3^{d}$	27,6
Зелений гай	Вода	$4,0 \pm 1,0^{a}$	50,0	$3,0 \pm 0,6^{a}$	37,5	1,3	$1,0 \pm 1,1^{a}$	12,5	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Зелений гай	АН 0,01%	$61,0 \pm 1,1^{b}$	62,9	$26,0 \pm 2,2^{b}$	26,8	2,4	$10,0 \pm 1,5^{b}$	10,3	$13,0 \pm 2,1^{b}$	13,4
Зелений гай	АН 0,025%	$104,0 \pm 1,9^{c}$	61,9	$47,0 \pm 2,9^{c}$	28,0	2,2	$17,0 \pm 3,0^{c}$	10,1	$21,0 \pm 2,3^{c}$	12,5
Зелений гай	АН 0,05%	$116,0 \pm 2,8^{d}$	53,2	$68,0 \pm 3,4^{d}$	31,2	1,7	$34,0 \pm 3,1^{d}$	15,6	$44,0 \pm 2,9^{d}$	20,2
Зелений гай	АН 0,1%	$91,0 \pm 2,7^{e}$	51,7	$58,0 \pm 3,3^{e}$	33,0	1,6	$26,0 \pm 3,1^{e}$	15,3	$38,0 \pm 2,6^{d}$	21,6
Золото України	Вода	$5,0 \pm 1,5^{a}$	62,5	$3,0 \pm 1,2^{a}$	37,5	1,7	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,00	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Золото України	АН 0,01%	$59,0 \pm 2,7^{b}$	59,0	$31,0 \pm 2,1^{b}$	31,0	1,9	$10,0 \pm 1,7^{b}$	10,0	$10,0 \pm 1,0^{b}$	10,0
Золото України	АН 0,025%	$89,0 \pm 2,3^{c}$	55,9	$53,0 \pm 2,6^{c}$	33,3	1,7	$17,0 \pm 2,1^{c}$	10,7	$24,0 \pm 2,5^{c}$	15,1
Золото України	АН 0,05%	$106,0 \pm 2,5^{d}$	52,7	$64,0 \pm 2,1^{d}$	31,8	1,7	$31,0 \pm 2,2^{d}$	15,4	$55,0 \pm 3,1^{d}$	27,4
Золото України	АН 0,1%	$88,0 \pm 2,2^{c}$	50,9	$56,0 \pm 2,5^{cd}$	32,4	1,6	$29,0 \pm 2,0^{d}$	16,8	$50,0 \pm 3,1^{d}$	28,9
Нива одеська	Вода	$4,0 \pm 1,6^{a}$	44,4	$4,0 \pm 1,2^{a}$	44,4	1,0	$1,0 \pm 1,2^{a}$	11,1	$1,0 \pm 1,5^{a}$	11,1
Нива одеська	АН 0,01%	$55,0 \pm 1,5^{b}$	59,8	$29,0 \pm 1,4^{b}$	31,5	1,9	$8,0 \pm 1,0^{b}$	8,7	$13,0 \pm 2,2^{b}$	14,1
Нива одеська	АН 0,025%	$75,0 \pm 2,7^{c}$	59,5	$33,0 \pm 2,2^{b}$	26,2	2,3	$18,0 \pm 2,1^{c}$	14,3	$31,0 \pm 2,4^{c}$	24,6
Нива одеська	АН 0,05%	$105,0 \pm 2,5^{d}$	53,0	$58,0 \pm 2,3^{c}$	29,3	1,8	$35,0 \pm 2,4^{d}$	17,7	$49,0 \pm 2,2^{d}$	24,8
Нива одеська	АН 0,1%	$75,0 \pm 2,4^{c}$	45,7	$61,0 \pm 2,5^{c}$	37,2	1,2	$28,0 \pm 2,0^{e}$	17,1	$48,0 \pm 2,3^{d}$	29,3

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця В.4

Спектр хромосомних аберацій за дії АН. Друга група (x, n = 25)

Сорт	Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
		шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Боровиця	Вода	$3,0 \pm 1,0^{a}$	42,9	$3,0 \pm 1,1^{a}$	42,9	1,0	$1,0 \pm 1,6^{a}$	14,3	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Боровиця	АН 0,01%	$54,0 \pm 2,4^{b}$	51,9	$39,0 \pm 2,1^{b}$	37,5	1,4	$11,0 \pm 2,1^{b}$	10,6	$11,0 \pm 1,5^{b}$	10,6
Боровиця	АН 0,025%	$81,0 \pm 2,5^{c}$	53,6	$46,0 \pm 3,1^{b}$	30,5	1,8	$24,0 \pm 2,2^{c}$	15,9	$23,0 \pm 2,2^{c}$	15,2
Боровиця	АН 0,05%	$93,0 \pm 3,2^{d}$	44,9	$69,0 \pm 3,0^{c}$	33,3	1,4	$45,0 \pm 2,6^{d}$	21,7	$60,0 \pm 2,1^{d}$	29,0
Боровиця	АН 0,1%	$110,0 \pm 3,1^{e}$	48,0	$71,0 \pm 3,0^{c}$	31,0	1,6	$48,0 \pm 2,7^{d}$	21,0	$65,0 \pm 2,5^{d}$	28,4
Каланча	Вода	$4,0 \pm 0,7^{a}$	40,0	$5,0 \pm 1,7^{a}$	50,0	0,8	$1,0 \pm 0,6^{a}$	10,0	$0,0 \pm 1,0^{a}$	0,0
Каланча	АН 0,01%	$48,0 \pm 2,2^{b}$	49,0	$29,0 \pm 1,5^{b}$	29,6	1,7	$13,0 \pm 1,5^{b}$	13,3	$14,0 \pm 2,1^{b}$	14,3
Каланча	АН 0,025%	$71,0 \pm 2,7^{c}$	49,7	$35,0 \pm 2,6^{b}$	24,5	2,0	$33,0 \pm 2,4^{c}$	23,1	$28,0 \pm 2,0^{c}$	19,6
Каланча	АН 0,05%	$88,0 \pm 3,0^{d}$	43,8	$53,0 \pm 3,1^{c}$	26,4	1,7	$47,0 \pm 3,1^{d}$	23,4	$45,0 \pm 3,0^{d}$	22,4
Каланча	АН 0,1%	$94,0 \pm 3,2^{d}$	46,8	$58,0 \pm 3,0^{c}$	28,9	1,6	$47,0 \pm 3,1^{d}$	23,4	$54,0 \pm 3,1^{e}$	26,9
Полянка	Вода	$2,0 \pm 1,2^{a}$	33,3	$2,0 \pm 2,0^{a}$	33,3	1,0	$2,0 \pm 1,3^{a}$	33,3	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Полянка	АН 0,01%	$84,0 \pm 3,2^{b}$	68,9	$28,0 \pm 2,1^{b}$	23,0	3,0	$10,0 \pm 2,0^{b}$	8,2	$13,0 \pm 0,9^{b}$	10,7
Полянка	АН 0,025%	$92,0 \pm 3,0^{c}$	63,0	$38,0 \pm 2,6^{c}$	26,0	2,4	$16,0 \pm 2,1^{c}$	11,0	$20,0 \pm 1,7^{c}$	13,7
Полянка	АН 0,05%	$103,0 \pm 3,5^{d}$	52,0	$62,0 \pm 2,6^{d}$	31,3	1,7	$33,0 \pm 2,6^{d}$	16,7	$50,0 \pm 2,6^{d}$	25,3
Полянка	АН 0,1%	$107,0 \pm 4,0^{d}$	51,2	$68,0 \pm 3,1^{d}$	32,5	1,6	$34,0 \pm 2,7^{d}$	16,3	$57,0 \pm 3,1^{e}$	27,3
Почайна	Вода	$3,0 \pm 1,4^{a}$	37,5	$5,0 \pm 1,2^{a}$	62,5	0,6	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Почайна	АН 0,01%	$50,0 \pm 1,6^{b}$	53,8	$31,0 \pm 2,0^{b}$	33,3	1,6	$12,0 \pm 1,5^{b}$	12,9	$10,0 \pm 1,5^{b}$	10,8
Почайна	АН 0,025%	$68,0 \pm 2,1^{c}$	55,7	$34,0 \pm 2,4^{b}$	27,9	2,0	$20,0 \pm 2,0^{c}$	16,4	$23,0 \pm 2,0^{c}$	18,9
Почайна	АН 0,05%	$88,0 \pm 2,5^{d}$	48,6	$54,0 \pm 2,8^{c}$	29,8	1,6	$39,0 \pm 2,3^{d}$	21,5	$57,0 \pm 2,5^{d}$	31,5
Почайна	АН 0,1%	$99,0 \pm 3,1^{e}$	48,8	$62,0 \pm 3,0^{d}$	30,5	1,6	$42,0 \pm 2,6^{d}$	20,7	$65,0 \pm 3,1^{d}$	32,0

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця В.5

Спектр хромосомних аберацій за дії ДМС. Перша група (x, n = 25)

Сорт	Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
		шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Балатон	Вода	$4,0 \pm 0,4^{a}$	44,4	$4,0 \pm 1,7^{a}$	44,4	1,0	$2,0 \pm 0,9^{a}$	22,2	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Балатон	ДМС 0,0125%	$96,0 \pm 1,6^{b}$	53,6	$61,0 \pm 2,1^{b}$	34,1	1,6	$22,0 \pm 1,7^{b}$	12,3	$32,0 \pm 1,7^{b}$	17,9
Балатон	ДМС 0,025%	$101,0 \pm 1,9^{b}$	54,2	$64,0 \pm 2,2^{b}$	34,2	1,6	$22,0 \pm 1,5^{b}$	11,8	$30,0 \pm 2,7^{b}$	16,0
Балатон	ДМС 0,05%	$75,0 \pm 2,4^{c}$	49,0	$62,0 \pm 3,4^{b}$	40,5	1,2	$16,0 \pm 1,9^{c}$	10,5	$22,0 \pm 1,5^{c}$	14,4
Зелений гай	Вода	$4,0 \pm 1,0^{a}$	50,0	$3,0 \pm 0,6^{a}$	37,5	1,3	$1,0 \pm 1,1^{a}$	12,5	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Зелений гай	ДМС 0,0125%	$109,0 \pm 1,2^{b}$	62,3	$47,0 \pm 3,1^{b}$	26,9	2,3	$19,0 \pm 2,5^{b}$	10,9	$26,0 \pm 2,0^{b}$	14,9
Зелений гай	ДМС 0,025%	$97,0 \pm 1,3^{c}$	60,2	$46,0 \pm 2,7^{b}$	28,6	2,1	$18,0 \pm 2,2^{b}$	11,2	$23,0 \pm 2,5^{b}$	14,3
Зелений гай	ДМС 0,05%	$75,0 \pm 2,2^{d}$	61,0	$34,0 \pm 2,5^{c}$	27,6	2,2	$14,0 \pm 2,1^{b}$	11,4	$16,0 \pm 2,3^{c}$	13,0
Золото України	Вода	$5,0 \pm 1,5^{a}$	62,5	$3,0 \pm 1,2^{a}$	37,5	1,7	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,00	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Золото України	ДМС 0,0125%	$93,0 \pm 3,0^{b}$	53,5	$59,0 \pm 2,4^{b}$	33,9	1,6	$22,0 \pm 1,8^{b}$	12,6	$29,0 \pm 1,4^{b}$	16,7
Золото України	ДМС 0,025%	$78,0 \pm 3,3^{c}$	52,0	$52,0 \pm 3,1^{b}$	34,7	1,5	$20,0 \pm 2,0^{b}$	13,3	$29,0 \pm 2,3^{b}$	19,3
Золото України	ДМС 0,05%	$61,0 \pm 3,1^{d}$	52,1	$42,0 \pm 2,9^{c}$	35,9	1,5	$14,0 \pm 2,1^{c}$	12,0	$17,0 \pm 3,0^{c}$	14,6
Нива одеська	Вода	$4,0 \pm 1,6^{a}$	44,4	$4,0 \pm 1,2^{a}$	44,4	1,0	$1,0 \pm 1,2^{a}$	11,1	$1,0 \pm 1,5^{a}$	11,1
Нива одеська	ДМС 0,0125%	$79,0 \pm 2,3^{b}$	58,1	$35,0 \pm 1,8^{b}$	25,7	2,3	$22,0 \pm 2,0^{b}$	16,2	$32,0 \pm 2,0^{b}$	23,5
Нива одеська	ДМС 0,025%	$74,0 \pm 3,2^{b}$	56,9	$33,0 \pm 2,1^{b}$	25,4	2,2	$23,0 \pm 2,1^{b}$	17,7	$29,0 \pm 2,0^{b}$	22,3
Нива одеська	ДМС 0,05%	$55,0 \pm 4,1^{c}$	60,9	$20,0 \pm 2,1^{c}$	23,0	2,7	$14,0 \pm 2,2^{c}$	16,1	$19,0 \pm 2,2^{c}$	21,8

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Таблиця В.6

Спектр хромосомних аберацій за дії ДМС. Друга група (x, n = 25)

Сорт	Варіант	Фрагменти (одинарні + подвійні)		Мости (хромосомні + хроматидні)		Фрагменти / мости	Інші (мікроядра, відстаючі хромосоми)		Дві та більше	
		шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Боровиця	Вода	$3,0 \pm 1,0^{a}$	42,9	$3,0 \pm 1,1^{a}$	42,9	1,0	$1,0 \pm 1,6^{a}$	14,3	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Боровиця	ДМС 0,0125%	$82,0 \pm 3,1^{b}$	52, 2	$47,0 \pm 2,0^{b}$	30,0	1,7	$28,0 \pm 1,9^{b}$	17,8	$26,0 \pm 2,0^{b}$	16,6
Боровиця	ДМС 0,025%	$78,0 \pm 1,9^{b}$	52,7	$44,0 \pm 2,5^{b}$	30,0	1,8	$26,0 \pm 2,4^{b}$	17,6	$25,0 \pm 2,2^{b}$	16,9
Боровиця	ДМС 0,05%	$57,0 \pm 3,0^{c}$	53,7	$30,0 \pm 3,0^{c}$	28,3	1,9	$19,0 \pm 2,0^{c}$	17,9	$20,0 \pm 3,1^{b}$	18,9
Каланча	Вода	$4,0 \pm 0,7^{a}$	40,0	$5,0 \pm 1,7^{a}$	50,0	0,8	$1,0 \pm 0,6^{a}$	10,0	$0,0 \pm 1,0^{a}$	0,0
Каланча	ДМС 0,0125%	$73,0 \pm 2,2^{b}$	52,5	$34,0 \pm 1,8^{b}$	24,5	2,2	$32,0 \pm 1,4^{b}$	23,0	$29,0 \pm 1,5^{b}$	20,9
Каланча	ДМС 0,025%	$70,0 \pm 2,0^{b}$	53,4	$32,0 \pm 2,2^{b}$	24,4	2,2	$29,0 \pm 2,1^{b}$	22,0	$28,0 \pm 2,0^{b}$	21,4
Каланча	ДМС 0,05%	$54,0 \pm 1,1^{c}$	55,7	$23,0 \pm 2,2^{c}$	23,7	2,4	$20,0 \pm 2,2^{c}$	20,7	$19,0 \pm 2,5^{c}$	19,6
Полянка	Вода	$2,0 \pm 1,2^{a}$	33,3	$2,0 \pm 2,0^{a}$	33,3	1,0	$2,0 \pm 1,3^{a}$	33,3	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Полянка	ДМС 0,0125%	$85,0 \pm 2,1^{b}$	57,4	$43,0 \pm 2,1^{b}$	29,0	2,0	$20,0 \pm 1,4^{b}$	13,5	$23,0 \pm 1,4^{b}$	15,4
Полянка	ДМС 0,025%	$87,0 \pm 2,4^{b}$	60,0	$41,0 \pm 2,6^{b}$	28,3	2,1	$17,0 \pm 2,0^{b}$	11,7	$22,0 \pm 2,1^{b}$	15,1
Полянка	ДМС 0,05%	$76,0 \pm 2,9^{c}$	58,9	$31,0 \pm 3,1^{c}$	24,0	2,5	$22,0 \pm 3,0^{b}$	17,1	$31,0 \pm 2,6^{c}$	24,0
Почайна	Вода	$3,0 \pm 1,4^{a}$	37,5	$5,0 \pm 1,2^{a}$	62,5	0,6	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0	$0,0 \pm 0,0^{a}$	0,0
Почайна	ДМС 0,0125%	$73,0 \pm 2,1^{b}$	52,5	$40,0 \pm 2,6^{b}$	28,8	1,8	$26,0 \pm 2,4^{b}$	18,7	$25,0 \pm 1,4^{b}$	18,0
Почайна	ДМС 0,025%	$78,0 \pm 2,5^{b}$	51,3	$42,0 \pm 3,3^{b}$	27,6	1,9	$32,0 \pm 3,0^{c}$	21,1	$28,0 \pm 1,5^{bc}$	18,4
Почайна	ДМС 0,05%	$60,0 \pm 3,1^{c}$	50,9	$37,0 \pm 3,4^{b}$	31,3	1,6	$21,0 \pm 3,3^{b}$	17,8	$24,0 \pm 1,9^{b}$	20,3

Примітка: різниця статистично достовірна за факторним аналізом ANOVA за концентраціями при $P_{0,05}$

Додаток С

Таблиця С.1

Спектр мутантних змін за дії ДАБ, %

№	Ознака	Вода	ДАБ 0,1 %	ДАБ 0,2 %	ДАБ 0,3 %
1	2	3	4	5	6
Балатон					
1	Товсте стебло	0	0,2	0,2	0,2
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,8
4	Низькостеблові	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,4
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,8	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0
11	Велике зерно	0	0	0	0,2
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,6
13	Остистий колос	0	0	0,4	0
14	Безостий колос	0	0	0	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,4	0
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,4
20	Великий колос	0,2	0,2	0,2	0,4
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,4
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,4

1	2	3	4	5	6
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0,2	0,2	0,6
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,6	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0	0
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0,6
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,4
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,4
Боровиця					
1	Товсте стебло	0	0,2	0,2	0,2
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,8
4	Низькостеблові	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,4
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,8	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0
11	Велике зерно	0	0	0	0,2

1	2	3	4	5	6
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,6
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	0,4	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,2	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,4	0
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,4
20	Великий колос	0,2	0,2	0	0,4
21	Дрібний колос	0	0	0,2	0,4
22	Напівостистий колос	0	0	0	0,4
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0	0	0,6
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,6	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0	0
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0,2
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0,2	0,4	0,4	0,2
38	Кущисті форми	0,2	0,4	0,2	0,2

1	2	3	4	5	6
Зелений гай					
1	Товсте стебло	0	0	0	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0,4	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	1
4	Низькостеблові	0	0,2	0,2	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,2	0,4	0
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0
11	Велике зерно	0,2	0	0	0,2
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,4	0,4
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,4	0,4
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,6
16	Рихлий колос	0	0,2	0	0,2
17	Циліндричний колос	0	0,4	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0,2
19	Щільний колос	0	0	0	0,6
20	Великий колос	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,6	0,6
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6
27	Антоціанові ості	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0	0	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,2	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,6	0,6
32	Сквехедний колос	0	0	0	0
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,6
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,4	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0,2	0,4	0,2	0,2
Золото України					
1	Товсте стебло	0	0,2	0	0
2	Тонке стебло	0,2	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,4	0,6
4	Низькостеблові	0,2	0,2	0,2	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,4	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,4	0,4
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,2	0,2
15	Довгий колос	0	0	0,2	0,2

1	2	3	4	5	6
16	Рихлий колос	0	0	0	0
17	Циліндричний колос	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0,4
19	Щільний колос	0	0	0	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0,2
21	Дрібний колос	0	0	0	0,2
22	Напівостистий колос	0	0,2	0	0,2
23	Ригідний колос	0	0,2	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0	0,2	0,2
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,6	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,6	0,6
32	Сверхедний колос	0	0	0,2	0,2
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0,2	0,2	0,4	0,4
38	Кущисті форми	0	0,4	0,2	0,2
Каланча					
1	Товсте стебло	0	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,4	0,6
4	Низькостеблові	0,2	0,2	0,2	0,4

1	2	3	4	5	6
5	Напівкарлик	0	0	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,2	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0,2	0,2	0,2	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0,2	0
11	Велике зерно	0	0	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,4	0,4
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,2	0,2
15	Довгий колос	0	0	0	0
16	Рихлий колос	0	0	0,2	0,2
17	Циліндричний колос	0	0	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0,2	0,2
21	Дрібний колос	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0,2	0	0
28	Стерильність	0	0,4	0,4	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,6
31	Сверхедний колос	0	0	0	0,2

1	2	3	4	5	6
32	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,4
33	Субкомпактоїд	0	0	0	0
34	Компактоїд	0	0	0	0
35	Сферококкоїд	0	0	0	0
36	Продуктивні	0	0,2	0,4	0,2
37	Кущисті форми	0,2	0,2	0,4	0,4
Нива одеська					
1	Товсте стебло	0	0,2	0	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0,4	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,8
4	Низькостеблові	0	0	0,8	0,8
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,4
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,4	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,6	0,6	0,6
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0
11	Велике зерно	0	0	0,2	0,4
12	Дрібне зерно	0	0	0,4	0,4
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	0	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,4
16	Рихлий колос	0	0,4	0,4	0
17	Циліндричний колос	0	0,2	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0
19	Щільний колос	0	0,2	0	0,4
20	Великий колос	0	0	0,2	0,6

1	2	3	4	5	6
21	Дрібний колос	0	0,4	0	0,4
22	Напівостистий колос	0	0	0	0,4
23	Ригідний колос	0	0	0	0,4
24	Булавоподіний колос	0,2	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0,2	0	0	0
28	Стерильність	0	0,2	0,6	1,2
29	Ранньостиглість	0	0,4	1	1
30	Пізньостиглість	0	0,6	0,8	1
31	Сверхедний колос	0	0	0	0
32	Спельтоїдний колос	0	0	0	0,4
33	Субкомпактоїд	0	0	0	0
34	Компактоїд	0	0	0	0
35	Сферококкоїд	0	0	0	0
36	Продуктивні	0	0,4	0,2	0,4
37	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,4
Полянка					
1	Товсте стебло	0	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0	0
3	Високостеблові	1	0,4	0,4	0,6
4	Низькостеблові	0	0,4	0,4	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0	0
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,2	0,2	0,2
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0	0
11	Велике зерно	0	0	0	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,4	0,4
15	Довгий колос	0	0,2	0,4	0,4
16	Рихлий колос	0	0,4	0,4	0,4
17	Циліндричний колос	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0,2
19	Щільний колос	0	0	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0	0,2
22	Напівостистий колос	0	0	0	0
23	Ригідний колос	0	0	0,2	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0,2
25	Загострений колос	0	0	0	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0,2
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,2
28	Стерильність	0	0	0	0,2
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,6
32	Сверхедний колос	0	0	0	0,2
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	1	0,2	0,2	0,2

1	2	3	4	5	6
38	Кущисті форми	0	0,4	0,4	0,2
Почайна					
1	Товсте стебло	0	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,6	0,8
4	Низькостеблові	0	0,4	0,4	0,6
5	Напівкарлик	0	0	0	0,4
6	Карлик	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,2	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,2	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0,2
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,2	0,2
15	Довгий колос	0	0	0	0
16	Рихлий колос	0	0	0,2	0,2
17	Циліндричний колос	0	0	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0,2	0,2
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0	0	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,6	0,6	0,6
32	Сверхедний колос	0	0	0	0
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,2
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,4	0,2
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,2

Таблиця С.2

Спектр мутаційних змін за дії НЕС та НМС, %

№	Ознака	Вода	НЕС 0,01 %	НЕС 0,025 %	НМС 0,0125 %	НМС 0,025 %
1	2	3	4	5	6	7
Балатон						
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,6	1
4	Низькостеблові	0	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	0,4	0,4	0,6
6	Карлик	0	0	0,2	0,2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,4	0,4	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,4	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0
11	Велике зерно	0	0	0	0	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0,2	0,2	0,4
14	Безостий колос	0	0	0	0	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,2	0,2	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0,2
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,6	0,4	0,6
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2

1	2	3	4	5	6	7
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0,2	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0,2
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0,2
28	Стерильність	0	0,2	0,2	0	0,2
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,6	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0	0
31	Сверхедний колос	0	0	0	0	0,4
32	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,2	0,4
33	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0,2
34	Компактоїд	0	0	0	0	0
35	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
36	Продуктивні	0	0,2	0,6	0,2	0,4
37	Кущисті форми	0	0,2	0,4	0,4	0,4
Боровиця						
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,4	1
4	Низькостеблові	0	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	0,4	0,4	0,6
6	Карлик	0	0	0,2	0,2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,4	0,4	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0
11	Велике зерно	0	0	0	0	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6	7
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	0,2	0,2	0,4
15	Довгий колос	0	0,4	0,2	0	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,4
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0	0,2
20	Великий колос	0,2	0,2	0,2	0,2	0
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0	0,2
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,6	0,4	0,2
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,4
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0,2	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0,2
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0,2
28	Стерильність	0	0,2	0,2	0	0,2
29	Ранньостиглість	0	0,2	0,6	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0	0
32	Сверхедний колос	0	0	0	0	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,2	0,2
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0,2
35	Компактоїд	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2
Зелений гай						
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0,0

1	2	3	4	5	6	7
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,6	0,9
4	Низькостеблові	0	0,2	0,4	0,4	0,7
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,2	0,4
6	Карлик	0	0	0,2	0,2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0	0,2	0,2	0	0,2
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,2	0,2	0,0
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0,0
11	Велике зерно	0,2	0	0,2	0,2	0,2
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,2	0,4	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0,0
14	Безостий колос	0	0,2	0,4	0,4	0,4
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,2	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
17	Циліндричний колос	0	0,4	0	0	0,0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
19	Щільний колос	0	0	0,6	0,4	0,4
20	Великий колос	0	0	0	0	0,0
21	Дрібний колос	0	0	0	0	0,0
22	Напівостистий колос	0	0,6	0,6	0,4	0,4
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0,2
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0	0,0
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0,0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0,0
28	Стерильність	0	0	0,4	0	0,0

1	2	3	4	5	6	7
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0	0,2	0,9
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,6	0,2	0,7
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0,2
35	Компактоїд	0	0	0	0	0,0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0,2
37	Продуктивні	0	0,4	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0,2	0,4	0,2	0,4	0,4
Золото України						
1	Товсте стебло	0	0,2	0,2	0,2	0
2	Тонке стебло	0,2	0	0	0	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,6	0,6	0,6
4	Низькостеблові	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0,4	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,4	0,2	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0,2	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0,2
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,6
15	Довгий колос	0	0	0	0	0
16	Рихлий колос	0	0	0,2	0,4	0
17	Циліндричний колос	0	0	0,2	0	0

1	2	3	4	5	6	7
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0	0,6
19	Щільний колос	0	0	0	0	0
20	Великий колос	0	0	0,2	0	0,4
21	Дрібний колос	0	0	0	0,2	0
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,6
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0	0	0	0,2
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,6	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0,4	0	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0	0,2
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0	0,4
35	Компактоїд	0	0	0	0	0,4
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2
38	Кущисті форми	0	0,4	0,4	0,4	0,2
Каланча						
1	Товсте стебло	0	0	0,2	0	0
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,4	0,8
4	Низькостеблові	0,2	0,4	0,4	0,4	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6	7
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,4	0,6	0,4	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0,2	0,4	0,6	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,2	0,2
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,4	0,4	0,6
15	Довгий колос	0	0	0,4	0,4	0,6
16	Рихлий колос	0	0	0	0,2	0
17	Циліндричний колос	0	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
19	Щільний колос	0	0	0	0	0
20	Великий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,4
21	Дрібний колос	0	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,2	0,2
28	Стерильність	0	0	0	0	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,2	0,4	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0,2	0,6
32	Сверхедний колос	0	0	0	0	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0,2

1	2	3	4	5	6	7
35	Компактоїд	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,4	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0,2	0,4	0,4	0,4	0,2
Нива одеська						
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,6	1
4	Низькостеблові	0	0	0,2	0,4	0,8
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,4	0,6
6	Карлик	0	0	0,2	0,4	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,4	0,6	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0
11	Велике зерно	0	0	0	0	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,4
15	Довгий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0	0,2
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0,2
19	Щільний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0,2	0,2	0,2
21	Дрібний колос	0	0,2	0,4	0	0,2
22	Напівостистий колос	0	0	0,6	0,4	0,6

1	2	3	4	5	6	7
23	Ригідний колос	0	0,2	0,4	0,2	0,2
24	Булавоподіний колос	0,2	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0,2	0
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0,4
27	Антоціанові ості	0,2	0	0	0	0,2
28	Стерильність	0	0,2	0,4	0	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,6	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0	0
32	Сверхедний колос	0	0	0	0	0,6
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,2	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0,2
35	Компактоїд	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,4	0,2	0,4	0,4
38	Кущисті форми	0	0,4	0,4	0,4	0,4
Полянка						
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0
3	Високостеблові	1	0,4	0,4	0,4	0,6
4	Низькостеблові	0	0,4	0,4	0,4	0,4
5	Напівкарлик	0	0	0	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,2	0,2	0,2	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0	0,2
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0	0	0,2
11	Велике зерно	0	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6	7
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,4	0,4	0,4
15	Довгий колос	0	0,2	0,4	0,4	0,4
16	Рихлий колос	0	0,4	0,4	0,4	0,4
17	Циліндричний колос	0	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
19	Щільний колос	0	0	0,2	0	0
20	Великий колос	0	0	0	0	0,2
21	Дрібний колос	0	0	0,2	0	0
22	Напівостистий колос	0	0	0	0	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0,2	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0,2	0	0,2
25	Загострений колос	0	0	0	0	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	0,4	0,4	0,2	0,2
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0	0	0,2
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
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	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0	0,2	0,4	0,4	0,4
Почайна						

1	2	3	4	5	6	7
1	Товсте стебло	0	0	0	0,2	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,6	0,4	0,8
4	Низькостеблові	0	0,4	0,4	0,4	0,6
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0	0,2
6	Карлик	0	0	0	0	0
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,4	0,4	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,4	0,2	0,4
15	Довгий колос	0	0	0,2	0	0
16	Рихлий колос	0	0	0,2	0	0
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0	0	0,2
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,6	0	0,6
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,2	0

1	2	3	4	5	6	7
28	Стерильність	0	0	0	0,2	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,2	0,2	0,2	0,2
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,2	0,4	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0,2	0,2	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0	0,2
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,4	0,4
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,2	0,2

Додаток D1

Таблиця D.1

Спектр мутантних змін за дії ЕМС, %

№	Ознака	Вода	ЕМС 0,025 %	ЕМС 0,05 %	ЕМС 0,1 %
1	2	3	4	5	6
Балатон					
1	Товсте стебло	0	0	0	0,25
2	Тонке стебло	0	0	0	0,25
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,8	1,5
4	Низькостеблові	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	0,6	1
6	Карлик	0	0	0,2	0,5
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,6	0,8	0,75
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	1
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0
11	Велике зерно	0	0	0,2	0,5
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,75
13	Остистий колос	0	0,4	0,4	0,5
14	Безостий колос	0	0	0	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,5
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,25
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,25
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,25
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,5
20	Великий колос	0,2	0,2	0,2	0,25
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,25

1	2				
22	Напівостистий колос	0	0,6	0,6	0,75
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,25
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,2	0,25
25	Загострений колос	0	0	0	0,25
26	Подвійний колос	0	0	0	0,25
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,2	0,25
28	Стерильність	0	0,4	0,4	1
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,75
30	Пізньостиглість	0	0	0	0
32	Сверхедний колос	0	0	0	0,75
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,5
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,4	0,4	0,25
38	Кущисті форми	0	0,4	0,4	0,25
Боровиця					
1	Товсте стебло	0	0	0	0,4
2	Тонке стебло	0	0	0	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,8	1
4	Низькостеблові	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	0,6	0,8
6	Карлик	0	0	0,2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,6	0,8	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	0,8
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0

1	2	3	4	5	6
11	Велике зерно	0	0	0,2	0,4
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,8
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,4	0,6
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0	0,2
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0,2
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0,2	0	0,2	0,2
21	Дрібний колос	0	0,2	0	0
22	Напівостистий колос	0	0,6	0,6	0,6
23	Ригідний колос	0	0	0,2	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0	0
25	Загострений колос	0	0	0	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0,2
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,2	0,2
28	Стерильність	0	0,4	0,2	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,2	0,2
30	Пізньостиглість	0	0	0	0
32	Сверхедний колос	0	0	0	0,2
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0	0	0,2	0,2

Зелений гай					
1	2	3	4	5	6
1	Товсте стебло	0	0,2	0,2	0,4
2	Тонке стебло	0	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,6	0,6
4	Низькостеблові	0	0,6	0,4	0,4
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,2
6	Карлик	0	0	0,2	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,2	0	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	0	0,2
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,2	
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,4	
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,2	0,6
15	Довгий колос	0	0,2	0,2	0,4
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,4
17	Циліндричний колос	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0,2
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,4	0,4
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0,2
25	Загострений колос	0	0	0	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0,2	0,2

1	2	3	4	5	6
27	Антоціанові ості	0	0	0,2	0,4
28	Стерильність	0	0	0,4	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,4
32	Сквехедний колос	0	0,2	0,4	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0,2	0,4	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,2
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,4	0,4
38	Кущисті форми	0	0,4	0,4	0,4
Золото України					
1	Товсте стебло	0	0	0	0,2
2	Тонке стебло	0,2	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	1,2	1,2
4	Низькостеблові	0,2	0,4	0,8	0,6
5	Напівкарлик	0	0,4	0,6	0,2
6	Карлик	0	0	0,2	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,6	0,8	0,8
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,8	0,6
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,2
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,2	0,2
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,2	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,8	1
15	Довгий колос	0	0	0,6	0

1	2	3	4	5	6
16	Рихлий колос	0	0,4	0,4	0,4
17	Циліндричний колос	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,2	0,4
19	Щільний колос	0	0	0,2	0,4
20	Великий колос	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0,2	0,4
22	Напівостистий колос	0	0	0	1,2
23	Ригідний колос	0	0	0	0,4
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0
25	Загострений колос	0	0,4	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0,2
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,4	0,6
28	Стерильність	0	0	0,6	0,6
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,8
30	Пізньостиглість	0	0,6	0,6	0,8
31	Сверхедний колос	0	0,4	0,2	0,4
32	Спельтоїдний колос	0	0,4	0,2	0,4
33	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,2
34	Компактоїд	0	0	0	0
35	Сферококкоїд	0	0	0	0
36	Продуктивні	0,2	0,4	0,2	0,4
37	Кущисті форми	0	0,4	0,2	0,2
Каланча					
1	Товсте стебло	0	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	1,2

1	2	3	4	5	6
4	Низькостеблові	0,2	0,2	0,4	0,8
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,6
6	Карлик	0	0	0	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,2	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0,2	0,2	0,2	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,2
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2
12	Дрібне зерно	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,6	0,6
15	Довгий колос	0	0,4	0,6	0,6
16	Рихлий колос	0	0	0	0
17	Циліндричний колос	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,2
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0,2	0,4	0,4
21	Дрібний колос	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0	0	0
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0,2
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,4
28	Стерильність	0	0	0,2	1
29	Ранньостиглість	0	0,8	0,8	1
30	Пізньостиглість	0	0,6	0,8	1,2

1	2	3	4	5	6
32	Сверхедний колос	0	0	0,4	0,6
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0,2
35	Компактоїд	0	0	0	0,2
36	Сферококкоїд	0	0	0	0,2
37	Продуктивні	0	0,6	0,4	0,2
38	Кущисті форми	0,2	0,4	0,2	0,2
Нива одеська					
1	Товсте стебло	0	0	0	0,25
2	Тонке стебло	0	0	0	0,25
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,8	1,25
4	Низькостеблові	0	0,2	0,8	0,75
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,5
6	Карлик	0	0,2	0,2	0,5
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,6	0,8	0,75
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	1
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0
11	Велике зерно	0	0	0,2	0,5
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,2	0,75
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,6	0,5
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,5
16	Рихлий колос	0	0,2	0	0,25
17	Циліндричний колос	0	0	0,2	0,25
18	Веретеноподібний колос	0	0,4	0	0,25
19	Щільний колос	0	0,2	0	0,5

1	2	3	4	5	6
20	Великий колос	0	0,2	0,2	0,25
21	Дрібний колос	0	0	0,4	0,25
22	Напівостистий колос	0	0,6	0,4	0,5
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,5
24	Булавоподіний колос	0,2	0,2	0,4	0,25
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,25
26	Подвійний колос	0	0	0,2	0,5
27	Антоціанові ості	0,2	0,2	0,2	0,25
28	Стерильність	0	0,4	0,4	1
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,75
30	Пізньостиглість	0	0	0	0
32	Сверхедний колос	0	0,2	0,2	0,5
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,4	0,5
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,5
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,25
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,25
Полянка					
1	Товсте стебло	0	0,2	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,8	1
4	Низькостеблові	0	0,4	0,6	0,6
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,4
6	Карлик	0	0	0	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,6	0,6

1	2	3	4	5	6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	0,6
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0,2
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,4	0,4
15	Довгий колос	0	0	0	0,6
16	Рихлий колос	0	0	0,4	0,4
17	Циліндричний колос	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,2
19	Щільний колос	0	0	0	0
20	Великий колос	0	0	0,2	0,2
21	Дрібний колос	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0	0	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0,2	0,2
24	Булавоподіний колос	0	0	0,2	0,2
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0
28	Стерильність	0	0	0	0
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,6	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,4
32	Сверхедний колос	0	0	0	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,2
Почайна					
1	Товсте стебло	0	0,2	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0,2	0
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	0,6
4	Низькостеблові	0	0,2	0,4	0,6
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,4
6	Карлик	0	0	0	0,2
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,4	0,6	0,4
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0,4
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,2
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2
12	Дрібне зерно	0	0	0	0
13	Остистий колос	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,6	0,6
15	Довгий колос	0	0,2	0,2	0,2
16	Рихлий колос	0	0	0	0
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,2
22	Напівостистий колос	0	0	0,6	0,6
23	Ригідний колос	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0,2

1	2	3	4	5	6
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0,2
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,4
28	Стерильність	0	0,4	0,2	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,2	0,2	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,2	0,4
32	Сверхедний колос	0	0,2	0,2	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0
35	Компактоїд	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,4
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,2

Таблиця D.2

Спектр мутаційних змін за дії АН, %

№	Ознака	Вода	АН 0,01 %	АН 0,025 %	АН 0,05 %	АН 0,1 %
1	2	3	4	5	6	7
Балатон						
1	Товсте стебло	0	0	0,2	0,4	0,5
2	Тонке стебло	0	0	0	0,2	0,25
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,6	1	1,75
4	Низькостеблові	0	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,4	1
6	Карлик	0	0	0,2	0,4	0,75
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,8	0,8	0,6	1,5
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,4	0,6	1,25
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0	0
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0	0,25
13	Остистий колос	0	0,4	0,6	0,8	1
14	Безостий колос	0	0	0	0	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,8	0,8	0
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,4	0,5
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,4	0,4	0,5
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
20	Великий колос	0,2	0,2	0,2	0,4	0,5
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,6	0,75
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,4	1	1,25
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25

1	2	3	4	5	6	7
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,4	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,2	0,2	0,25
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,4	0,4	0,5
28	Стерильність	0	0,2	0,4	0,4	1
29	Ранньостиглість	0	0,8	0,6	0,6	0,75
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0,2	0,75
32	Сверхедний колос	0	0	0,2	0,2	1
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,2	0,75
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,2	0,5
35	Компактоїд	0	0	0	0,2	0,25
36	Сферококкоїд	0	0	0	0,2	0,5
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,4	0,25
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,4	0,25
Боровиця						
1	Товсте стебло	0	0	0,2	0,4	0,5
2	Тонке стебло	0	0	0	0,2	0,25
3	Високостеблові	0,2	0,2	0,6	1	1,75
4	Низькостеблові	0	0	0	0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,4	1
6	Карлик	0	0	0,2	0,4	0,75
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,8	0,8	0,6	1,5
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,4	0,6	1,25
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0	0
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0	0,75

1	2	3	4	5	6	7
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,4	0,4	0,75
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,8	0
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,4	0,25
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,4	0,75
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
20	Великий колос	0,2	0,2	0,2	0,4	0,5
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,6	0,75
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,4	1	1
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,4	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,2	0,2	0,25
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,2	0	0,5
28	Стерильність	0	0	0,2	0,4	1
29	Ранньостиглість	0	0,8	0,4	0,6	0,25
30	Пізньостиглість	0	0,2	0	0	0,75
32	Сверхедний колос	0	0	0,2	0,2	1
33	Спельтоїдний колос	0	0	0	0,2	1
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,2	0,5
35	Компактоїд	0	0	0	0,2	0,25
36	Сферококкоїд	0	0	0	0,2	0,5
37	Продуктивні	0,2	0	0,2	0	0
38	Кущисті форми	0,2	0,2	0,2	0	0
Зелений гай						
1	Товсте стебло	0	0,2	0,4	0,4	0,5

1	2	3	4	5	6	7
2	Тонке стебло	0	0,2	0	0,2	0,25
3	Високостеблові	0,2	0,8	0,8	0,8	1
4	Низькостеблові	0	0,4	0,4	0,4	0,5
5	Напівкарлик	0	0	0,2	0,2	0,5
6	Карлик	0	0	0,2	0,2	0,5
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,2	0,2	0,4	1
9	Відсутність воскової поволоки	0	0	0,2	0,4	0,75
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0,2	0,5
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,2	0,2	0,25
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,2	0,2	0,25
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,2	0,4	0,6	0,5
15	Довгий колос	0	0,2	0,2	0,6	0,5
16	Рихлий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
17	Циліндричний колос	0	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0,4	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
20	Великий колос	0	0	0	0,2	0,5
21	Дрібний колос	0	0	0	0,6	1,25
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,8	1,2	1
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,5
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0,4	0,5
25	Загострений колос	0	0,2	0,4	0,4	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,2	0,2	0,25
27	Антоціанові ості	0	0	0,2	0,2	0,25
28	Стерильність	0	0	0	0,4	1

1	2	3	4	5	6	7
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	1
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	1
32	Сверхедний колос	0	0	0,2	0,2	0,75
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,2	0,75
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0,2	0,75
35	Компактоїд	0	0	0	0,2	0,25
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0,25
37	Продуктивні	0	0,2	0,4	0	0,25
38	Кущисті форми	0,2	0,4	0,4	0,2	0
Золото України						
1	Товсте стебло	0	0	0	0,2	0,5
2	Тонке стебло	0,2	0,2	0	0	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,8	1	1,5
4	Низькостеблові	0,2	0,4	0,6	0,8	0,75
5	Напівкарлик	0	0,2	0,4	0,6	0,5
6	Карлик	0	0	0	0,2	0,5
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,4	0,6	0,6	1
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	0,8	1,25
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,2	0,25
11	Велике зерно	0,2	0,2	0	0,2	0,5
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,2	0,2	0,25
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,6	0,8	1
15	Довгий колос	0	0,2	0,4	0,4	0,75
16	Рихлий колос	0	0	0	0	0
17	Циліндричний колос	0	0	0	0,4	0,5

1	2	3	4	5	6	7
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0,2	0,25
19	Щільний колос	0	0	0	0	0
20	Великий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,5
21	Дрібний колос	0	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0	0,2	0,2	0,25
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0,25
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0	0,25
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,2	0,25
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,2	0,2	0,25
28	Стерильність	0	0	0	0,6	0,75
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,8	1,4	1,75
30	Пізньостиглість	0	0,8	0,4	1	1,25
32	Сверхедний колос	0	0,2	0,2	0,4	0,75
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,6	1
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0,2	0,5
35	Компактоїд	0	0	0	0	0,5
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0,5
37	Продуктивні	0,2	0,4	0,2	0,2	0,25
38	Кущисті форми	0	0,4	0,4	0,4	0,25
Каланча						
1	Товсте стебло	0	0	0	0,2	0,25
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0,2	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	1	1	1,75
4	Низькостеблові	0,2	0,4	0,6	0,6	1,5
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,4	0,75
6	Карлик	0	0	0	0,2	0,5

1	2	3	4	5	6	7
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,2	0,6	0,4	1
9	Відсутність воскової поволоки	0,2	0,2	0,6	0,6	1
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0,2	0	0,25
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0,25
12	Дрібне зерно	0	0	0	0,2	0
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,6	0,6	0,6	0,75
15	Довгий колос	0	0,4	0,4	0,6	1
16	Рихлий колос	0	0	0	0	0
17	Циліндричний колос	0	0	0	0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
20	Великий колос	0	0,4	0,4	0,4	0,5
21	Дрібний колос	0	0	0	0	0
22	Напівостистий колос	0	0	0	0	0
23	Ригідний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
24	Булавоподіний колос	0	0	0	0,2	0,25
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0,2	0,25
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,4	0,5
28	Стерильність	0	0	0	1	2
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	1	1,75
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	1,2	1,75
32	Сверхедний колос	0	0,2	0,2	0,6	0,75
33	Спельтоїдний колос	0	0,2	0,2	0,4	0,75
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,4	0,5

1	2	3	4	5	6	7
35	Компактоїд	0	0	0	0,4	0,5
36	Сферококкоїд	0	0	0	0,2	0,5
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,2	0,25
38	Кущисті форми	0,2	0,2	0,2	0,2	0,25
Нива одеська						
1	Товсте стебло	0	0,2	0,2	0,4	0,5
2	Тонке стебло	0	0,2	0,2	0,2	0,25
3	Високостеблові	0,2	0,6	0,8	1	1,75
4	Низькостеблові	0	0,2	0,4	0,8	0,75
5	Напівкарлик	0	0,2	0,2	0,6	1
6	Карлик	0	0	0,2	0,4	0,75
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,6	0,6	0,6	1,5
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,6	0,6	1,25
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,2	0
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0,2	0,2	0,25
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0	0,4	0,8	1,25
15	Довгий колос	0	0,4	0,8	0,8	0,5
16	Рихлий колос	0	0	0	0,4	0,5
17	Циліндричний колос	0	0	0,4	0,2	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,4	0,2	0,5
19	Щільний колос	0	0,4	0,2	0,2	0
20	Великий колос	0	0,2	0	0,4	0
21	Дрібний колос	0	0,4	0,4	0,6	0
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,4	0,4	1,25

1	2	3	4	5	6	7
23	Ригідний колос	0	0,2	0,4	0,2	0,5
24	Булавоподіний колос	0,2	0,2	0,2	0,2	0,5
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,4	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,2	0,4	0,25
27	Антоціанові ості	0,2	0,4	0,4	0,4	0,5
28	Стерильність	0	0,2	0,4	0,4	0,75
29	Ранньостиглість	0	0,8	0,6	0,6	0,5
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,2	0,2	0,5
32	Сверхедний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,5
33	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0	1
34	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,4	0,75
35	Компактоїд	0	0,2	0	0	0,5
36	Сферококкоїд	0	0	0	0,4	0,25
37	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,4	0,25
38	Кущисті форми	0	0,2	0,4	0,4	0,25
Полянка						
1	Товсте стебло	0	0,2	0	0	0
2	Тонке стебло	0	0	0,2	0,2	0
3	Високостеблові	1	0,4	0,6	0,8	1
4	Низькостеблові	0	0,4	0,6	0,6	0,8
5	Напівкарлик	0	0,2	0,4	0,4	0,4
6	Карлик	0	0	0,2	0,2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,4	0,6	0,8
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,4	0,6	0,8
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,2	0,4	0,4
11	Велике зерно	0	0,2	0	0	0

1	2	3	4	5	6	7
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,4	0,4	0,6
15	Довгий колос	0	0	0,4	0,4	0,6
16	Рихлий колос	0	0	0	0	0
17	Циліндричний колос	0	0	0	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,4
19	Щільний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0	0
21	Дрібний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
23	Ригідний колос	0	0	0	0	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0,2	0,4	0,4
25	Загострений колос	0	0	0,2	0,2	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0	0,4
27	Антоціанові ості	0	0	0	0,4	0,4
28	Стерильність	0	0	0	0,4	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	1	0,8
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	0,8	0,8
32	Сквехедний колос	0	0	0	0,4	0,4
33	Спельтоїдний колос	0	0,2	0,2	0,4	0,4
34	Субкомпактоїд	0	0	0	0,2	0,2
35	Компактоїд	0	0	0	0	0
36	Сферококкоїд	0	0	0	0	0
37	Продуктивні	1	0	0,2	0,2	0,2
38	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,2	0,2
Почайна						

1	2	3	4	5	6	7
1	Товсте стебло	0	0	0	0	0,2
2	Тонке стебло	0	0	0,2	0,2	0,2
3	Високостеблові	0,2	0,4	0,8	0,8	1
4	Низькостеблові	0	0,2	0,4	0,4	0,8
5	Напівкарлик	0	0	0	0,2	0,6
6	Карлик	0	0	0	0,2	0,4
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0	0	0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,4	0,6	0,6	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,2	0,4	0,4	0,6
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0	0	0,2
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,2	0
12	Дрібне зерно	0	0	0	0	0,2
13	Остистий колос	0	0	0	0	0
14	Безостий колос	0	0,4	0,6	0,6	0,8
15	Довгий колос	0	0,2	0,4	0,6	0,6
16	Рихлий колос	0	0	0	0,2	0,2
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
18	Веретеноподібний колос	0	0	0	0	0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,2	0,2
20	Великий колос	0	0	0	0,4	0,2
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,6	0,8
22	Напівостистий колос	0	0	0,2	0,8	0,6
23	Ригідний колос	0	0	0	0,4	0
24	Булавоподіний колос	0	0	0,2	0,2	0,2
25	Загострений колос	0	0,2	0	0	0,2
26	Подвійний колос	0	0	0	0,2	0,4
27	Антоціанові ості	0	0	0	0	0,2

1	2	3	4	5	6	7
28	Стерильність	0	0,4	0,4	0,4	0,4
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,4	0,4	0,4
30	Пізньостиглість	0	0,2	0,2	0,2	0,2
31	Сверхедний колос	0	0,2	0,4	0,4	0,4
32	Спельтоїдний колос	0	0	0,2	0,4	0,4
33	Субкомпактоїд	0	0	0	0,2	0,2
34	Компактоїд	0	0	0	0	0
35	Сферококкоїд	0	0	0	0,2	0,2
36	Продуктивні	0	0,2	0,2	0,2	0,2
37	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,2	0,2

Таблиця D.3

Спектр мутаційних змін за дії ДМС, %

№	Ознака	Вода	ДМС 0,0125 %	ДМС 0,025 %	ДМС 0,05 %
1	2	3	4	5	6
Балатон					
1	Товсте стебло	0	0,2	0,7	0
2	Тонке стебло	0	0	0,0	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	1,7	1,5
4	Низькостеблові	0	0	0,0	0
5	Напівкарлик	0	0,2	1,0	1
6	Карлик	0	0	0,3	1
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0
8	Слаба воскова поволока	0	1,2	2,3	1,5
9	Відсутність воскової поволоки	0	1	2,3	1
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,0	0
11	Велике зерно	0	0	0,3	0
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,3	0,5
13	Остистий колос	0	0,8	1,7	1,5
14	Безостий колос	0	0	0,0	0
15	Довгий колос	0	0,4	0,7	1
16	Рихлий колос	0	0,4	0,7	1
17	Циліндричний колос	0	0	0,0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,4	0,7	1
19	Щільний колос	0	0	0,0	0
20	Великий колос	0,2	0,4	0,7	0

1	2	3	4	5	6
21	Дрібний колос	0	0,2	0,3	0,5
22	Напівостистий колос	0	0,6	1,0	1
23	Ригідний колос	0	0,2	0,3	0,5
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,3	0,5
25	Загострений колос	0	0,2	0,3	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,3	0,5
27	Антоціанові ості	0	0,4	0,7	1
28	Стерильність	0	0,4	0,7	1
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,3	0,5
30	Пізньостиглість	0	0	0,0	0
31	Сверхедний колос	0	0	0,3	0,5
32	Спельтоїдний колос	0	0,2	1,0	0,5
33	Субкомпактоїд	0	0	0,3	0,5
34	Компактоїд	0	0	0,3	0,5
35	Сферококкоїд	0	0	0,0	0,5
36	Продуктивні	0	0,4	0,7	0
37	Кущисті форми	0	0,4	0,7	0
Боровиця					
1	Товсте стебло	0	0,2	0,0	0,0
2	Тонке стебло	0	0	0,3	0,3
3	Високостеблові	0,2	0,6	1,0	1,1
4	Низькостеблові	0	0	0,0	0,3
5	Напівкарлик	0	0,2	0,8	0,6
6	Карлик	0	0	0,3	0,6
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0	1,2	1,8	1,1
9	Відсутність воскової поволоки	0	1	1,0	0,6

1	2	3	4	5	6
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,3	1,1
11	Велике зерно	0	0	0,3	0,0
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,3	0,3
13	Остистий колос	0	0	0,0	0,0
14	Безостий колос	0	0,4	0,5	0,9
15	Довгий колос	0	0,4	0,8	0,6
16	Рихлий колос	0	0,4	0,5	0,6
17	Циліндричний колос	0	0	0,0	0,0
18	Веретеноподібний колос	0	0,4	0,5	0,6
19	Щільний колос	0	0	0,0	0,0
20	Великий колос	0,2	0,4	0,5	0,0
21	Дрібний колос	0	0,2	0,3	0,3
22	Напівостистий колос	0	0,2	1,5	1,4
23	Ригідний колос	0	0,2	0,3	0,3
24	Булавоподіний колос	0	0,4	0,3	0,3
25	Загострений колос	0	0,2	0,5	0,6
26	Подвійний колос	0	0	0,3	0,3
27	Антоціанові ості	0	0,6	0,5	0,6
28	Стерильність	0	0	0,8	0,6
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,3	0,3
30	Пізньостиглість	0	0	0,3	0,0
31	Сверхедний колос	0	0	0,3	0,9
32	Спельтоїдний колос	0	0,2	0,8	0,6
33	Субкомпактоїд	0	0	0,3	0,9
34	Компактоїд	0	0	0,3	0,9
35	Сферококкоїд	0	0	0,3	0,6
36	Продуктивні	0,2	0,4	0,3	0,3

1	2	3	4	5	6
37	Кущисті форми	0,2	0,4	0,3	0,3
Зелений гай					
1	Товсте стебло	0	0,4	0,5	0,7
2	Тонке стебло	0	0,2	0,3	0,3
3	Високостеблові	0,2	0,8	1,5	1,3
4	Низькостеблові	0	0,4	1,0	0,7
5	Напівкарлик	0	0,2	0,5	1,0
6	Карлик	0	0,2	0,5	0,7
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0	0,4	0,5	0,7
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,5	0,7
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0,3	0,3
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,3	0,3
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,3	0,3
13	Остистий колос	0	0	0,0	0,0
14	Безостий колос	0	0,6	0,8	1,0
15	Довгий колос	0	0,6	0,8	1,0
16	Рихлий колос	0	0,2	0,3	0,3
17	Циліндричний колос	0	0	0,0	0,0
18	Веретеноподібний колос	0	0,4	0,5	0,7
19	Щільний колос	0	0,2	0,3	0,3
20	Великий колос	0	0	0,3	0,3
21	Дрібний колос	0	0,6	0,8	1,0
22	Напівостистий колос	0	1,2	1,5	2,0
23	Ригідний колос	0	0,2	0,3	0,3
24	Булавоподіний колос	0	0,4	0,5	0,7
25	Загострений колос	0	0,4	0,5	0,7

1	2	3	4	5	6
26	Подвійний колос	0	0	0,3	0,3
27	Антоціанові ості	0	0	0,3	0,3
28	Стерильність	0	0,2	1,3	1,3
29	Ранньостиглість	0	0,4	0,5	0,7
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,5	0,7
31	Сверхедний колос	0	0,2	0,5	0,3
32	Спельтоїдний колос	0	0	0,5	0,3
33	Субкомпактоїд	0	0	0,5	0,3
34	Компактоїд	0	0	0,3	0,3
35	Сферококкоїд	0	0	0,0	0,0
36	Продуктивні	0	0	0,3	0,0
37	Кущисті форми	0,2	0,2	0,3	0,3
Золото України					
1	Товсте стебло	0	0	0,3	0,0
2	Тонке стебло	0,2	0,4	0,3	0,0
3	Високостеблові	0,2	0,8	1,8	1,1
4	Низькостеблові	0,2	0,6	1,5	1,1
5	Напівкарлик	0	0,4	0,5	0,3
6	Карлик	0	0	0,5	0,3
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,6	0,8	0,6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,6	0,8	0,6
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0,3	0,0
11	Велике зерно	0,2	0,2	0,3	0,0
1	2	3	4	5	6
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,3	0,0
13	Остистий колос	0	0	0,0	0,0

14	Безостий колос	0	0,6	1,3	1,4
15	Довгий колос	0	0,2	0,3	0,3
16	Рихлий колос	0	0	0,0	0,0
17	Циліндричний колос	0	0,4	0,5	0,6
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,8	0,9
19	Щільний колос	0	0	0,3	0,3
20	Великий колос	0	0,4	0,5	0,6
21	Дрібний колос	0	0	0,5	0,6
22	Напівостистий колос	0	0,6	1,0	1,1
23	Ригідний колос	0	0,2	0,8	0,9
24	Булавоподіний колос	0	0	0,0	0,0
25	Загострений колос	0	0	0,5	0,6
26	Подвійний колос	0	0	0,0	0,0
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,3	0,3
28	Стерильність	0	0,2	1,3	1,1
29	Ранньостиглість	0	0,6	1,0	0,6
30	Пізньостиглість	0	0,6	1,3	1,4
31	Сверхедний колос	0	0	0,5	0,6
32	Спельтоїдний колос	0	0	0,5	0,6
33	Субкомпактоїд	0	0	0,3	0,6
34	Компактоїд	0	0	0,3	0,6
35	Сферококкоїд	0	0	0,0	0,6
36	Продуктивні	0,2	0,4	0,3	0,0
37	Кущисті форми	0	0,4	0,3	0,0
Каланча					
1	Товсте стебло	0	0,2	0,3	0,3
2	Тонке стебло	0	0,2	0,0	0,0
3	Високостеблові	0,2	0,6	1,5	1,0

1	2	3	4	5	6
4	Низькостеблові	0,2	0,6	1,3	1,0
5	Напівкарлик	0	0	0,8	0,7
6	Карлик	0	0	0,8	0,7
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,6	1,3	1,0
9	Відсутність воскової поволоки	0,2	0,4	1,0	1,0
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0,5	0,0
11	Велике зерно	0	0,2	0,3	0,3
12	Дрібне зерно	0	0	0,5	0,3
13	Остистий колос	0	0	0,0	0,0
14	Безостий колос	0	0,4	0,8	1,0
15	Довгий колос	0	0,4	1,0	1,3
16	Рихлий колос	0	0	0,0	0,0
17	Циліндричний колос	0	0,4	0,0	0,0
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,3	0,3
19	Щільний колос	0	0,2	0,3	0,3
20	Великий колос	0	0	0,5	0,7
21	Дрібний колос	0	0	0,0	0,0
22	Напівостистий колос	0	0	0,0	0,0
23	Ригідний колос	0	0,2	0,3	0,3
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,3	0,3
25	Загострений колос	0	0,2	0,5	0,7
26	Подвійний колос	0	0	0,0	0,0
27	Антоціанові ості	0	0,2	0,5	0,7
28	Стерильність	0	0,6	1,3	2,3
29	Ранньостиглість	0	0,4	1,3	2,7
30	Пізньостиглість	0	0,8	1,8	2,3

1	2	3	4	5	6
31	Сверхедний колос	0	0,4	0,8	1,0
32	Спельтоїдний колос	0	0,4	0,8	1,0
33	Субкомпактоїд	0	0,2	0,5	0,7
34	Компактоїд	0	0,2	0,5	0,7
35	Сферококкоїд	0	0,2	0,8	0,3
36	Продуктивні	0	0,2	0,3	0,3
37	Кущисті форми	0,2	0,2	0,3	0,3
Нива одеська					
1	Товсте стебло	0	0,2	0,3	0
2	Тонке стебло	0	0	0,3	0
3	Високостеблові	0,2	0,6	2,3	1
4	Низькостеблові	0	0	1,3	1
5	Напівкарлик	0	0,2	1,0	1
6	Карлик	0	0	0,3	0,5
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0
8	Слаба воскова поволока	0	1,2	1,3	1
9	Відсутність воскової поволоки	0	1	1,7	0,5
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,3	0
11	Велике зерно	0	0	0,3	0
12	Дрібне зерно	0	0,2	0,3	0,5
13	Остистий колос	0	0	0,0	0
14	Безостий колос	0	0	0,7	1,5
15	Довгий колос	0	0,4	0,3	1
16	Рихлий колос	0	0,4	0,7	1
17	Циліндричний колос	0	0	0,0	0
18	Веретеноподібний колос	0	0,4	0,7	1
19	Щільний колос	0	0	0,0	0

1	2	3	4	5	6
20	Великий колос	0	0,4	0,3	0
21	Дрібний колос	0	0,4	0,3	0
22	Напівостистий колос	0	0,6	0,7	1
23	Ригідний колос	0	0,2	0,0	0,5
24	Булавоподіний колос	0,2	0,4	0,3	0
25	Загострений колос	0	0,2	0,3	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,0	0
27	Антоціанові ості	0,2	0,4	0,7	1
28	Стерильність	0	0,4	0,7	1
29	Ранньостиглість	0	0,6	0,3	0,5
30	Пізньостиглість	0	0	0,0	0
31	Сверхедний колос	0	0	0,3	0,5
32	Спельтоїдний колос	0	0,4	1,0	0,5
33	Субкомпактоїд	0	0	0,3	0,5
34	Компактоїд	0	0	0,3	0
35	Сферококкоїд	0	0	0,0	0,5
36	Продуктивні	0	0,4	0,7	0
37	Кущисті форми	0	0,4	0,7	0
Полянка					
1	Товсте стебло	0	0	0,0	0,0
2	Тонке стебло	0	0	0,0	0,0
3	Високостеблові	1	0,8	1,1	1,5
4	Низькостеблові	0	0,6	0,7	1,0
5	Напівкарлик	0	0,4	0,4	0,5
6	Карлик	0	0,2	0,2	0,3
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0	0,6	0,7	0,8

1	2	3	4	5	6
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,6	0,7	0,8
10	Діжкоподібне зерно	0	0	0,0	0,0
11	Велике зерно	0	0	0,0	0,0
12	Дрібне зерно	0	0	0,0	0,0
13	Остистий колос	0	0	0,0	0,0
14	Безостий колос	0	0,6	0,7	0,8
15	Довгий колос	0	0,6	0,7	0,8
16	Рихлий колос	0	0	0,0	0,0
17	Циліндричний колос	0	0	0,0	0,5
18	Веретеноподібний колос	0	0,2	0,2	0,3
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,3
20	Великий колос	0	0	0,0	0,5
21	Дрібний колос	0	0,2	0,2	0,0
22	Напівостистий колос	0	0,2	0,2	0,5
23	Ригідний колос	0	0	0,0	0,0
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,2	0,5
25	Загострений колос	0	0,2	0,2	0,5
26	Подвійний колос	0	0	0,0	0,5
27	Антоціанові ості	0	0	0,0	0,3
28	Стерильність	0	0,8	1,3	2,0
29	Ранньостиглість	0	0,4	1,1	1,3
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,9	1,0
31	Сверхедний колос	0	0	0,4	0,5
32	Спельтоїдний колос	0	0,2	0,7	0,8
33	Субкомпактоїд	0	0	0,4	0,5
34	Компактоїд	0	0	0,2	0,5
35	Сферококкоїд	0	0	0,2	0,3

1	2	3	4	5	6
36	Продуктивні	1	0,2	0,2	0,3
37	Кущисті форми	0	0,2	0,2	0,3
Почайна					
1	Товсте стебло	0	0	0,2	0,0
2	Тонке стебло	0	0	0,0	0,0
3	Високостеблові	0,2	0,6	1,3	2,0
4	Низькостеблові	0	0,6	0,9	1,3
5	Напівкарлик	0	0,4	0,7	1,0
6	Карлик	0	0,2	0,4	0,8
7	Інтенсивна воскова поволока	0	0	0,0	0,0
8	Слаба воскова поволока	0,2	0,4	0,7	1,0
9	Відсутність воскової поволоки	0	0,4	0,7	0,8
10	Діжкоподібне зерно	0	0,2	0,2	0,3
11	Велике зерно	0	0,2	0,2	0,3
12	Дрібне зерно	0	0	0,0	0,0
13	Остистий колос	0	0	0,0	0,0
14	Безостий колос	0	0,6	0,9	1,5
15	Довгий колос	0	0,2	0,2	0,3
16	Рихлий колос	0	0	0,0	0,0
17	Циліндричний колос	0	0,2	0,2	0,3
18	Веретеноподібний колос	0	0	0,0	0,0
19	Щільний колос	0	0,2	0,2	0,3
20	Великий колос	0	0	0,0	0,0
21	Дрібний колос	0	0	0,0	0,0
22	Напівостистий колос	0	0,4	0,4	0,5
23	Ригідний колос	0	0	0,0	0,0
24	Булавоподіний колос	0	0,2	0,2	0,3

1	2	3	4	5	6
25	Загострений колос	0	0,2	0,4	0,5
26	Подвійний колос	0	0,2	0,2	0,3
27	Антоціанові ості	0	0,4	0,4	0,5
28	Стерильність	0	0,6	1,1	2,3
29	Ранньостиглість	0	0,2	0,2	0,5
30	Пізньостиглість	0	0,4	0,4	1,0
31	Сверхедний колос	0	0,6	0,7	0,8
32	Спельтоїдний колос	0	0	0,7	0,8
33	Субкомпактоїд	0	0	0,2	0,5
34	Компактоїд	0	0	0,2	0,3
35	Сферококкоїд	0	0	0,2	0,3
36	Продуктивні	0	0,4	0,2	0,0
37	Кущисті форми	0	0,2	0,0	0,0

Додаток Е

ДЕРЖАВНА СЛУЖБА УКРАЇНИ
З ПИТАНЬ БЕЗПЕЧНОСТІ ХАРЧОВИХ
ПРОДУКТІВ ТА ЗАХИСТУ
СПОЖИВАЧІВ
Держпродспоживслужба

Державна установа «Дніпропетровська фітосанітарна випробувальна лабораторія Держпродспоживслужби» ДУ «Дніпропетровська ФВЛ ДПСС»

вул. Менахем-Мендл Шнеєрсона, 58
м. Дніпро, 49101,
тел. (0562) 32-07-31, моб.тел. (067) 885-90-83
E-mail: dnipro@dneprlab.com.ua,
сайт: www.dneprlab.com.ua,
код згідно ЄДРПОУ 38434363

STATE SERVICE OF UKRAINE
ON FOOD SAFETY
AND CONSUMERS PROTECTION
SSUFSCP

State institution «Dnipropetrovsk phytosanitary testing laboratory of the SSUFSCP»

58, Menachem-Mendl Schneerson str.,
Dnipro, 49101,
phone: (0562) 32-07-31, mob.phone: (067) 885-90-83
E-mail: dnipro@dneprlab.com.ua,
WEB: www.dneprlab.com.ua,
код згідно ЄДРПОУ 38434363

№ 05-10/16-02 від 25.04.2026 р.

Про використання результатів докторської дисертації у науково-методичній діяльності.

А К Т

Результати докторської дисертації Горщара Владислава Івановича на тему «Еколого – генетичні основи сайт – специфічного формотворчого процесу у пшениці озимої», поданої на здобуття наукового ступеня доктора сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія, використано у науково – методичній діяльності Державної установи «Дніпропетровська фітосанітарна випробувальна лабораторія Держпродспоживслужби».

Основні положення дисертаційної роботи використовуються під час науково-методичного забезпечення лабораторних досліджень насіння та рослинного матеріалу пшениці мякої озимої, оцінювання посівних якостей насіння, аналізу показників якості зерна та підготовки консультаційних матеріалів щодо використання сучасних досягнень екології, генетики і селекції у рослинництві.

Продовження додатку Е

Практичне значення для діяльності установи мають встановлені закономірності взаємодії генотип – екогенетичний чинник, які дають можливість науково обгрунтовано оцінювати екологічну адаптивність селекційного матеріалу. Прогнозувати перспективність окремих генотипів на ранніх етапах досліджень та застосовувати сучасні підходи до формування високоякісного насіннєвого матеріалу.

Положення дисертаційної роботи щодо використання екогенетичних чинників для одержання перспективного вихідного матеріалу, можливості ранього прогнозування перспективності генотипів, а також створення нових ліній пшениці озимої, придатних для формування продуктивних, екологічно стійких агроценозів зі стабільним виходом якісного зерна, використовуються при підготовці методичних рекомендацій, проведенні професійного навчання фахівців лабораторії та наданні консультацій субєктам господарювання.

Використання результатів дисертаційної роботи сприяє удосконаленню науково – методичних підходів до оцінювання насіннєвого матеріалу, поширенню сучасних екологічних принципів формування стійких агроекосистем, підвищенню якості інформаційно – консультаційного забезпечення та науковому супроводу діяльності у сфері фітосарітарної безпеки.

Результати докторської дисертації рекомендовано до подальшого використання у науково- методичній, експертній та консультаційній діяльності Державної установи «Дніпропетровська фітосанітарна випробувальна лабораторія Держпродспоживслужби».

В.о. директора лабораторії Олександр КУЖИЛЬ

Продовження додатку Е

АКТ

впровадження наукової розробки

Результати наукових досліджень за темою докторської дисертаційної роботи «Еколого-генетичні основи сайт-специфічного формотворчого процесу у пшениці озимої», виконаної доцентом кафедри рослинництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету, кандидатом сільськогосподарських наук, доцентом Горщаром Владиславом Івановичем, впроваджено у виробничу діяльність ТОВ «ХЕЛІАНТУС» Самарівського району Дніпропетровської області.

У виробничих умовах підприємства впроваджено науково обґрунтовані підходи до оцінювання та добору перспективного вихідного матеріалу пшениці м'якої озимої, створеного в результаті сайт-специфічної формотворчої дії екогенетичних чинників.

Під час впровадження здійснено оцінювання продуктивності, елементів структури врожаю, показників якості зерна та адаптивності перспективних ліній пшениці м'якої озимої.

За результатами порівняльного та контрольного випробувань встановлено, що лінії 415 та 446 характеризуються високою врожайністю і якістю зерна та є перспективними для прямого використання при створенні нових високопродуктивних сортів пшениці м'якої озимої без проведення додаткових циклів поліпшення.

Встановлено також доцільність використання ліній 345 та 401 як донорів господарсько цінних ознак під час селекційного поліпшення пшениці м'якої озимої за показниками якості зерна.

Впровадження результатів наукової розробки підтвердило практичну цінність створеного вихідного матеріалу. Лінії 415 та 446 рекомендовано до подальшого використання у селекційних програмах зі створення перспективних сортів пшениці м'якої озимої з високими показниками продуктивності та якості, а лінії 345 та 401 — як донори ознак якості зерна.

Акт складено «25» серпня 2025 року

Директор ТОВ «ХЕЛІАНТУС» ІЛЬЇН Д.І.

М.П. • Україна • Товариство з обмеженою відповідальністю «ХЕЛІАНТУС» 36267037 Дніпропетровська обл. Новомосковський р-н м. Перещепине

Продовження додатку Е

АКТ

впровадження у виробництво закінчених наукових досліджень

1. Найменування господарства – товариство з обмеженою відповідальністю «ДВК», Синельниківський район Дніпропетровської області.

2. Найменування розробки, що впроваджується – Науково обґрунтовані рекомендації щодо формування високопродуктивних агроценозів пшениці м'якої озимої на основі використання ефекту сайт-специфічної формотворчої дії.

3. Автор завершеної розробки – Горщар Владислав Іванович, доцент кафедри рослинництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету.

4. Впровадження проводили в умовах товариства з обмеженою відповідальністю «ДВК» Синельниківського району Дніпропетровської області у 2026 році.

5. Відповідальні за впровадження – доцент кафедри рослинництва Горщар Владислав Іванович, директор ТОВ «ДВК» Гапоненко Дмитро Миколайович.

6. Умови, обсяг і строки перевірки – виробничу перевірку перспективних ліній пшениці м'якої озимої, створених на основі ефекту сайт-специфічної формотворчої дії, проведено в умовах ТОВ «ДВК» у 2023–2025 роках на загальній площі 0,5 га. Лінії висівали окремими ділянками для оцінювання їх продуктивності, адаптивності до місцевих ґрунтово-кліматичних умов та показників якості зерна порівняно із сортом-стандартом.

7.Оцінка результатів впровадження – за результатами виробничої перевірки підтверджено перспективність досліджуваних ліній № 345, № 401, № 415 та № 446 як вихідного матеріалу для формування продуктивних агроценозів пшениці м'якої озимої. Зазначені лінії характеризувалися належною адаптивністю до умов господарства, стабільним формуванням продуктивності та показниками якості зерна, що обґрунтовує доцільність їх подальшого вивчення і розмноження.

Акт складено «27» березня 2026 р.

Відповідальний за перевірку:
Директор ТОВ «ДВК» _____ **Гапоненко Д.М.**

Доцент кафедри рослинництва
Дніпровського державного
аграрно-економічного університету _____ **Горщар В.І.**

Продовження додатку Е

АКТ

виробничої перевірки результатів наукових досліджень

Ми, що нижче підписалися, голова селянського (фермерського) господарства «Коробейко Василь Іванович» Коробейко Василь Іванович та доцент кафедри рослинництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету, кандидат сільськогосподарських наук Горщар Владислав Іванович, склали цей акт про те, що в умовах СФГ «Коробейко Василь Іванович» Новоукраїнського району Кіровоградської області у 2024 2026 роках проведено виробничу перевірку перспективних ліній пшениці м'якої озимої № 345, № 401, № 415 та № 446, створених у результаті досліджень за темою «Еколого-генетичні основи сайт-специфічного формотворчого процесу у пшениці озимої».

Перевірку проводили шляхом висіву перспективних ліній окремими ділянками на загальній площі 0,3 га з метою оцінювання їх екологічної адаптивності, продуктивності, стабільності прояву господарсько цінних ознак та показників якості зерна в ґрунтово-кліматичних умовах центральної частини України.

Під час виробничої перевірки встановлено, що перспективні лінії № 415 та № 446 характеризувалися високим потенціалом урожайності та формуванням якісного зерна, а лінії № 345 та № 401 підтвердили доцільність їх використання як цінного вихідного матеріалу для генетичного поліпшення показників якості зерна. Отримані результати засвідчили збереження цінних господарсько-біологічних ознак досліджуваних ліній в умовах, відмінних від місця їх створення, що підтверджує перспективність їх використання при формуванні продуктивних та екологічно стійких агроценозів пшениці м'якої озимої.

Результати виробничої перевірки підтвердили практичну цінність використання ефекту сайт-специфічної формотворчої дії для створення вихідного матеріалу пшениці м'якої озимої та доцільність подальшого екологічного випробування перспективних ліній у різних ґрунтово-кліматичних умовах України.

Перспективні лінії рекомендовано для подальшого вивчення, розмноження та використання як вихідного матеріалу при створенні нових високопродуктивних сортів пшениці м'якої озимої, адаптованих до різних екологічних умов вирощування.

Дата: 21.01.2026 р.

Голова С(Ф)Г В.І. Коробейко

Доцент кафедри рослинництва ДДАЕУ, к.с.-г.н. В.І. Горщар

Продовження додатку Е

АКТ
про впровадження результатів наукових досліджень у виробництво

У ТОВ «Промінь Поділля» Кам'янець-Подільського району Хмельницької області у 2025–2026 роках проведено впровадження результатів наукових досліджень Горщара Владислава Івановича, виконаних у межах дисертаційної роботи «Еколого-генетичні основи сайт-специфічного формотворчого процесу у пшениці озимої».

Метою впровадження було оцінювання перспективності нового селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої в умовах Лісостепу України та визначення можливості його подальшого використання у виробництві.

Для виробничого випробування використано перспективні лінії 415 та 446, які за результатами попередніх порівняльного і контрольного випробувань відзначалися високим потенціалом урожайності та якості зерна. Посів здійснювали окремими ділянками на загальній площі 0,2 га із застосуванням технології вирощування, прийнятої в господарстві.

У процесі вирощування проводили оцінювання проходження основних фаз розвитку рослин, зимостійкості, формування елементів структури врожаю, рівня врожайності та показників якості зерна в ґрунтово-кліматичних умовах Хмельницької області.

За результатами виробничого випробування встановлено, що перспективні лінії 415 та 446 підтвердили високий потенціал продуктивності та якості зерна, а також доцільність їх подальшого екологічного випробування в різних природно-кліматичних умовах України.

Результати проведених досліджень впроваджено в практику роботи ТОВ «Промінь Поділля» при оцінюванні перспективного селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої. Отримані результати будуть використані підприємством під час подальшого добору високопродуктивних генотипів, адаптованих до умов Лісостепу України.

Акт складено: «30» травня 2026 р.

Генеральний директор
ТОВ «Промінь Поділля» _____ Березовський А.П.

Доцент кафедри рослинництва
ДДАЕУ _____ Горщар В.І.

Закінчення додатку Е

ЗАТВЕРДЖУЮ
Перший проректор - проректор з навчальної роботи,
кандидат сільськогосподарських наук,
професор
_____ Дмитро ОНОПРІЄНКО
«23» 04 2026 р.

АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ

результатів дисертаційної роботи
доцента кафедри рослинництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету, кандидата сільськогосподарських наук, доцента
Горщара Владислава Івановича
на тему: **«Еколого-генетичні основи сайт-специфічного формотворчого процесу у пшениці озимої»**

Основні наукові положення та результати дисертаційного дослідження Горщара Владислава Івановича впроваджені в освітній процес Дніпровського державного аграрно-економічного університету під час викладання навчальних дисциплін освітніх програм спеціальності 201, Н1 «Агрономія» на трьох рівнях вищої освіти:

- перший (бакалаврський) рівень — «Генетика», «Селекція і насінництво», «Рослинництво»;
- другий (магістерський) рівень — «Еколого-біологічне рослинництво», «Спеціальна селекція і насінництво польових культур», «Світові агротехнології»;
- третій (освітньо-науковий) рівень — «Методи дослідження реакції сільськогосподарських культур на біотичні та абіотичні фактори», «Методологія і методи наукового аналізу».

У навчальному процесі використовуються результати досліджень еколого-генетичних закономірностей реакції пшениці озимої на дію стресових чинників середовища, особливостей прояву екогенетичної токсичності, мутагенної депресії та спадкової мінливості залежно від генотипу, природи й концентрації чинника.

Матеріали дисертаційної роботи щодо сайт-специфічності мутагенного впливу, цитогенетичних порушень та генотип-залежних реакцій рослин використовуються під час вивчення механізмів взаємодії рослин із чинниками середовища, екологічної генетики та адаптивності пшениці озимої.

Завідувач кафедри рослинництва,
доктор сільськогосподарських
наук, професор _____ Олександр ЦИЛЮРИК

Декан агрономічного факультету,
кандидат сільськогосподарських наук,
доцент _____ Олександр ІЖБОЛДІН