

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва
Української академії аграрних наук

Криворученко Роман Володимирович

УДК 633.16: 631.528

СТВОРЕННЯ ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ
ДЛЯ СЕЛЕКЦІЇ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО З ВИКОРИСТАННЯМ МАЛИХ ДОЗ
РАДІАЦІЙНОГО ОПРОМІНЕННЯ

06.01.05 - селекція рослин

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата сільськогосподарських наук

Харків – 2009

Дисертацією
є рукопис

Робота виконана
в Харківському національному аграрному університеті ім. В.В. Докучаєва Міністерства аграрної політики України

Науковий керівник – кандидат сільськогосподарських наук, професор
ПРОСКУРНІН Микола Васильович,
Харківський національний аграрний університет
ім. В.В. Докучаєва, завідувач кафедри генетики, селекції та насінництва

Офіційні опоненти: доктор сільськогосподарських наук, професор
ШЕЛЕПОВ Володимир Васильович,
Державна наукова сільськогосподарська бібліотека
УААН, головний науковий співробітник відділу інформаційної і редакційно-видавничої роботи

кандидат сільськогосподарських наук,
старший науковий співробітник
ПАНЧЕНКО Іван Архипович,
Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН,
завідувач лабораторії якості зерна

Захист відбудеться " 26 " травня 2009 р. о 10 годині
на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 64.366.01 при Інституті рослинництва
ім. В. Я. Юр'єва УААН за адресою: 61060 м. Харків, проспект Московський, 142,
тел. (057) 392-23-78, факс (057) 779-84-17

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту рослинництва
ім. В. Я. Юр'єва УААН, м. Харків, проспект Московський, 142

Автореферат розісланий " 21 " квітня 2009 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради

Петренко В.П.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. До теперішнього часу практично нез'ясованими залишаються механізми впливу малих доз радіаційного опромінення на біологічні об'єкти різних рівнів організації. Це обмежує їх використання в селекції.

Застосування малих доз опромінення в мутаційній селекції значною мірою стримується відсутністю чітких уявлень про генетичні механізми дії таких доз. Недостатньо вивченими є питання, пов'язані з впливом малих доз на гомеостаз, екологічну стабільність і адаптивність, структурну організацію польових популяцій культурних рослин. Тому існує потреба у системному вивченні особливостей радіаційного гормезису при дії малих доз на різних рівнях біологічної організації, їх взаємодії та взаємозв'язку в процесах онтогенетичного та філогенетичного розвитку, з'ясуванні генетичних механізмів ефектів таких доз, встановленні специфічності впливу малих доз на структурну організацію і адаптивний потенціал популяцій. Очевидно, лише на основі результатів таких досліджень стане можливою розробка системної стратегії використання малих доз радіації в мутаційній селекції ячменю на високий рівень адаптивності і продуктивності сортових популяцій.

Все це свідчить про актуальність теми та необхідність проведення системних досліджень з вивчення ефектів дії малих доз радіації на адаптивність ярого ячменю і розробки принципів їх ефективного селекційного використання.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана особисто автором в 1995-2002 рр., є складовою частиною досліджень кафедри генетики, селекції та насінництва ХНАУ ім. В. В. Докучаєва за темами: "Створення вихідного матеріалу для селекції ярого ячменю з роздільним і комплексним застосуванням гамма-променів і хімічних мутагенів" (номер державної реєстрації 0100U000200) та "Селекційна та генетична оцінка сортів, мутантних форм і гібридів ярого ячменю за господарськими ознаками" (номер державної реєстрації 0101U002273)

Мета і завдання досліджень. Метою досліджень було системне вивчення ефектів малих доз гамма-опромінення на польові популяції сортів ячменю різних еколого-генетичних груп в ряді послідовних післярадіаційних поколінь і розробка принципів їх використання в селекції на адаптивність та створення на цій основі вихідного селекційного матеріалу.

Для виконання мети були поставлені такі завдання:

- встановити особливості дії малих та великих доз радіації на перебіг перших післярадіаційних мітотичних циклів в меристемах коренів проростків ячменю;
- визначити специфічність дії різних доз радіації на формування репродуктивної здатності рослин ячменю та їх польових популяцій в M_1 ;
- встановити особливості мінливості в популяціях M_2 за дії великих та малих доз опромінення при різній щільності ценозу з урахуванням природного рівня мінливості вихідних сортів;
- виявити вплив різних доз радіації на характер морфогенетичного розвитку рослин ячменю в післярадіаційних поколіннях M_1 - M_3 залежно від умов вирощування польових популяцій;

- визначити дію різних доз радіації на формування структурної організації польових популяцій ячменю в ряді послідовних поколінь;
- встановити ефективність різних напрямів штучного добору за адаптивністю в експериментальних (M_3) та контрольних популяціях ячменю.

Об'єкт дослідження: радіаційний мутагенез в селекції ячменю ярого на загальну адаптивність.

Предмет дослідження: структурна організація, адаптивність, морфогенетичний розвиток польових популяцій сортів ячменю при дії різних доз опромінення в ряді післярадіаційних поколінь, ефективність різних напрямів штучного добору за адаптивністю.

Методи дослідження: цитогенетичний – для визначення специфічності дії малих та великих доз радіації на клітинному рівні; селекційно-генетичний – для визначення частоти та спектру мутаційних змін, вивчення особливостей мутаційного процесу в польових популяціях M_2 , структури елементів продуктивності і специфічності морфо-генетичних та адаптивних реакцій; статистичний аналіз даних – для узагальнення і визначення достовірності одержаних експериментальних результатів і системного моделювання реакцій ячменю на дію малих та великих доз опромінення на різних рівнях біологічної організації.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше на основі проведених системних досліджень встановлено ефекти радіаційного гормезису за дії малих доз гамма-опромінення на різних рівнях організації ячменю (клітинному, організмовому, популяційному) в їх розвитку та взаємодії в ряді післярадіаційних поколінь.

Вперше виявлено збільшення гетерогенності структурної організації польових популяцій ячменю в ряді поколінь (M_1 – M_3) від опромінення ячменю в малих дозах радіації, що відкриває можливості для добору форм зі зміненим комплексом ознак.

Встановлено ефективність різних за напрямом форм штучного добору за адаптивністю (стабілізуюча, рушійна в “плюс” та “мінус” напрямках) залежно від дози опромінення, що пов'язане з різними генетичними процесами, які відбуваються в популяціях ячменю в нормі, а також за дії малих і великих доз.

Уперше проведено типізацію індукованих різними дозами радіації морфогенетичних реакцій ячменю. Виявлено складну ієрархічну структуру впливу діючих факторів (доза, умови вирощування, генотип сорту) на специфічність цих реакцій. Встановлено, що особливості реакцій (стимуляція або депресія) на рівні цілісного фенотипу визначаються дозою опромінення та залежать від взаємодії умов вирощування популяцій та генотипу вихідних сортів.

Уперше доведено ефективність використання методів багатомірної статистики (кластерний, факторний та дискримінантний аналіз) для підвищення ефективності вивчення специфічності дії різних доз опромінення на структурну організацію популяцій, морфо-генетичні та адаптивні реакції на рівні цілісних систем різного рівня організації, а також виділення рослин зі зміненим типом епігенетичного розвитку.

Практичне значення одержаних результатів. Встановлені закономірності використання малих доз радіації в мутаційній селекції забезпечують індукування адаптивних форм ярого ячменю, які не супроводжуються негативними ефектами, що мають місце при великих дозах опромінення, оскільки в спектрі індукованої малими дозами мінливості переважають морфо-фізіологічні зміни, при відносно невеликому

рівні хлорофільних та стерильних мутацій.

Встановлена можливість проведення штучного добору в популяціях M_2 з малими дозами опромінення на підвищений рівень загальної адаптивної здатності ячменю може забезпечити створення нових високопродуктивних сортових популяцій з підвищеним адаптивним потенціалом.

В результаті проведеного добору виділено різноманітні лінії ячменю (Л 2/31, 3/14 3/27, 3/33, 7/8, 7/10 8/14, 12/26, 13/31), які характеризуються підвищеним рівнем загальної адаптивності та зміненим комплексом кількісних ознак, на основі яких створено колекцію. Найбільш цінні лінії зі змінами в комплексі ознак продуктивності та мутантні форми рекомендовано і включено в селекційні програми селекції ячменю на кафедрі генетики, селекції та насінництва ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, лабораторії селекції ячменю Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла УААН, а також включено до генбанку рослин в НЦГРРУ при Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН.

Особистий внесок здобувача. Експериментальні результати, представлені в дисертаційній роботі, одержані за безпосередньою участю автора, яка полягає в розробці методики дослідження, проведенні польових та лабораторних досліджень, аналізі результатів та їх математичній обробці, виділенні цінних ліній ячменю, їх опису і випробуванні. Частка авторства в опублікованих в співавторстві наукових працях складає 50-90%.

Апробація результатів дисертації. Матеріали, які представлені в дисертації, заслухано і обговорено на засіданнях кафедри генетики, селекції та насінництва ХНАУ ім. В. В. Докучаєва (м. Харків, 1996–2006 рр.), наукових конференціях професорсько-викладацького складу аграрного університету (м. Харків, 1996–2004 рр.), науковій конференції молодих учених і спеціалістів ХНУ ім. В. Н. Каразіна (м. Харків, 1996 р.), науковій конференції молодих учених в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України (м. Київ, 1996 р.), науковій конференції в Житомирській державній агрокологічній академії (м. Житомир, 2000 р.), науковій конференції молодих учених ХДАУ ім. В. В. Докучаєва (м. Харків, 2000 р.), XI (м. Харків, 2001 р.) та XII з'їздах УБТ (м. Одеса, 2006 р.), Міжнародній конференції молодих учених ХДАУ ім. В. В. Докучаєва (м. Харків, 2001 р.), I національному конгресі з біоетики (м. Київ, 2001 р.), VII (м. Сімферополь, 2002 р.) та VIII з'їзді УТГіС ім. М. І. Вавилова (м. Алушта, 2007 р.), Міжнародній науково-практичній конференції в Дніпропетровському національному університеті (м. Дніпропетровськ, 2003 р.), Міжнародному науковому симпозиумі в Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН (м. Харків, 2004 р.), науковій конференції, присвяченій 70-річчю кафедри генетики ХНУ ім. В. М. Каразіна (м. Харків, 2004 р.), науковій конференції молодих вчених в БДАУ (м. Біла Церква, 2006 р.).

Публікації. За матеріалами проведених досліджень опубліковано 20 наукових праць, з них 8 наукових статей, в т.ч. 5 у фахових виданнях і 12 тез наукових конференцій.

Обсяг і структура дисертації. Дисертація викладена на 282 сторінках комп'ютерного тексту, містить вступ, шість розділів, висновки, пропозиції для селекційної практики, список використаної літератури, додатки. Робота ілюстрована 25 таблицями, 24 рисунками, 15 додатками. Список використаної літератури нараховує 441 джерел, в тому числі 111 публікацій іноземних авторів.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ЕФЕКТИ МАЛИХ ДОЗ В РАДІАЦІЙНОМУ МУТАГЕНЕЗИ І МУТАЦІЙНІЙ СЕЛЕКЦІЇ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Розглядаються питання використання методів експериментального мутагенезу в селекції на адаптивність та проблеми селекційного використання малих доз в мутаційній селекції. Обговорюються питання генетичних ефектів малих доз радіації, явища радіаційного гормезису та форм його прояву на різних рівнях біологічної організації за дії малих доз, їх можливі механізми. Наводяться існуючі гіпотези стимулюючої дії малих доз, радіаційного гормезису та їх критичний аналіз.

УМОВИ, МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Експерименти проводили в 1995-2002 рр. на дослідному полі Харківського НАУ ім. В. В. Докучаєва. Ґрунтовий покрив представлений структурним чорноземом на глинистому карбонатному лесі.

Метеорологічні умови в роки проведення дослідів відрізнялися за температурним режимом і зволоженням. Коливання температурного режиму та кількості опадів вище і нижче середньої норми негативно вплинули на ріст і розвиток рослин ячменю. В квітні 1996 р. кількість опадів була на рівні середньої багатомісячної. Це сприяло появі сходів. Однак у травні, червні та липні було сухо і середньомісячна температура перевищувала середню багатолітню. Це вплинуло на ріст і розвиток рослин, зниживши їх життєздатність в M_2 . В 1997 р. достатня кількість вологи та невисока температура сприяли росту і розвитку рослин в M_3 .

Об'єктом досліджень були сорти ярого ячменю різних еколого-географічних груп: Звершення, Спомин, Філіппе. Насінневий матеріал надійшов з Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН.

Опромінювали насіння в лабораторії кафедри молекулярної та прикладної біофізики ХНУ ім. В.Н. Каразіна γ -променями ^{60}Co у дозах 500, 1000, 2500 і 5000Р (5, 10, 25 і 50 Гр відповідно) з інтенсивністю 800 Р/хв та енергією випромінювання 1 МеВ. Контролем було неопромінене насіння.

Цитологічні дослідження проводили за методикою Абрамової З.В. (1992 р.). Визначали мітотичну активність клітин кореневої меристеми, відносну тривалість кожної фази мітозу, а також частоту та спектр хромосомних порушень за варіантами опромінення вивчених сортів.

Польові популяції в M_1 - M_3 , а також контрольні популяції сортів висівали з різною густотою посіву: 100, 300 та 500 шт/м². Загальна кількість варіантів в кожному поколінні становила 45. У кожному поколінні проводили структурний аналіз елементів продуктивності рослин популяцій за 18 кількісними ознаками. Всього за роки досліджень було проаналізовано близько 12000 рослин.

Для визначення рівня стимуляції-депресії рослин польових популяцій в трьох поколіннях обчислювали коефіцієнт депресії за методикою Володіна В. Г. та ін. (1989).

В M_2 протягом вегетаційного періоду був проведений облік хлорофілових, стерильних та морфофізіологічних мутацій. Частоту мутацій визначали за відсотком мутантних

рослин від загальної кількості рослин популяції M_2 .

Друге покоління висівали також за родинами. Всього було вивчено близько 4500 родин. Аналіз родин M_2 та M_3 був проведений шляхом візуальної оцінки з визначенням балів рівня розвитку ознаки з використанням Міжнародного класифікатора роду *Hordeum* (1983), розвиток кожної ознаки оцінювали за п'ятибальною шкалою.

На підставі результатів аналізу родин M_2 вони були об'єднані в групи за рівнем польового виживання. Таким чином, в M_3 у кожному варіанті було посіяно по 3 групи родин: 1 (M^-) – з низьким рівнем (1-2 бали), 2 (M^0) – з середнім рівнем (3 бали), 3 (M^+) – з високим рівнем (4-5 балів) виживання.

Статистичну обробку результатів проводили на комп'ютері з використанням стандартних пакетів прикладних статистичних програм, за загально прийнятими методиками. Застосовували такі види аналізу: варіаційний, кластерний, факторний, дискримінаційний.

ГЕНЕТИЧНІ ЕФЕКТИ МАЛИХ ТА ВЕЛИКИХ ДОЗ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ ЯРОГО ЯЧМЕНЮ

Цитогенетичні реакції популяцій меристематичних клітин проростків ячменю на дію гамма-опромінення в різних дозах. Дослідження особливостей перебігу проліферативних процесів в перших пострадіаційних мітотичних циклах популяцій клітин кореневих меристем проростків ячменю дозволило виявити специфічність дії різних доз опромінення на активність поділу та рівень структурних пошкоджень хромосом. Встановлено, що криві залежності взаємодії “доза - ефект” за критеріями мітотичної активності і частоти хромосомних аберацій за дії вивчених доз опромінення відрізняються від загальноприйнятої лінійної залежності (рис. 1, 2).

Популяції меристематичних клітин проростків опроміненого в різних дозах насіння сортів ячменю характеризувались підвищеним відносно контролю рівнем мітотичної активності. Максимальне зростання мітотичного індексу відбувалось за дії 500 і 1000P, а збільшення дози до 2500 і далі до 5000P призводило до поступового зниження кількості мітотично активних клітин. Зміни активності процесів поділу під впливом радіації мали неспецифічний щодо сортів характер і визначались дозою опромінення. В цілому залежність мітотичної активності від дози описується U – подібною кривою ”доза - ефект”.

Вивчення частоти хромосомних аберацій показало, що гамма-опромінення в усіх

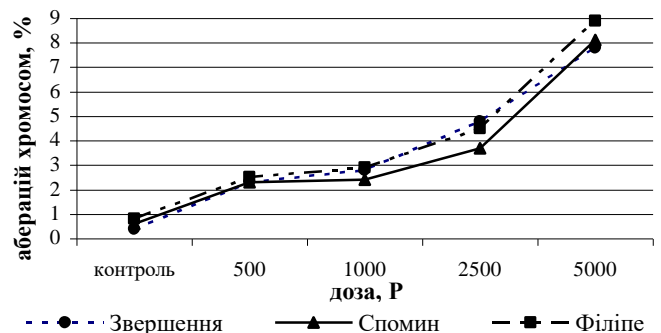
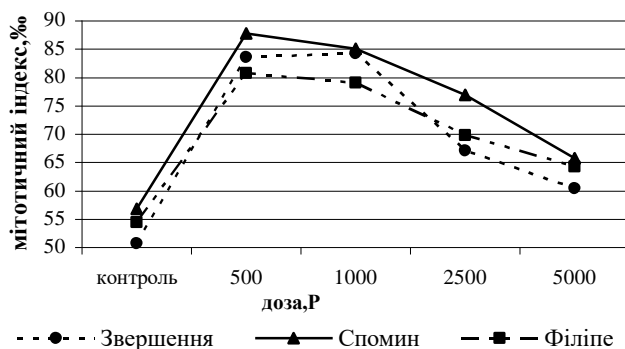


Рис. 1 Мітотична активність меристематичних клітин проростків ячменю залежно від дози гамма-опромінення, 1995 р.

Рис. 2 Частота хромосомних порушень в меристематичних клітинах проростків ячменю в перших мітотичних циклах залежно від дози гамма-опромінення, 1995 р.

дозах зумовлює збільшення кількості анафазних клітин зі структурними порушеннями хромосом порівняно з контролем. Важливою особливістю індукованих аберацій хромосом є те, що при дії 500 і 1000Р їх частота знаходилась на одному рівні і залежно від дози та сорту становила 2,3 - 2,9%. В межах цих доз на кривій взаємодії "доза - ефект" спостерігається плато, наявність якого може свідчити про активні процеси репарації первинних пошкоджень хромосом. Разом з тим збільшення дози до 2500 і 5000Р зумовлювало майже лінійне зростання кількості анафазних клітин з порушеннями в популяціях корневих меристем. Так, при 2500Р частота аберацій коливалась від 3,7 до 4,8%, а 5000Р – 8,1 - 8,2% від загальної кількості вивчених анафаз.

Згідно з літературними даними (Liu, 2000; Luckey, 1999) існування U- та J- подібних залежностей за різними радіобіологічними критеріями є доказом явища радіаційного гормезису за дії малих доз радіації. Встановлені особливості перебігу проліферативних процесів в корневих меристемах проростків ячменю за дії гамма-опромінення дозволяють виділити область малих доз – 500-1000Р, дія яких, очевидно, зумовлює ефекти радіаційного гормезису.

Таким чином, на перших етапах онтогенетичного розвитку меристематичні клітини проростків ячменю за дії малих та відносно великих доз опромінення характеризувалися принципово різним станом структурно-функціональної організації, що, очевидно, визначало особливості подальшого морфогенетичного розвитку рослин M_1 та характер їх реакції на дію різних доз опромінення.

Репродуктивна здатність рослин польових популяцій ячменю в першому пострадіаційному поколінні. Вивчення характеру реакції ознак репродуктивного та генеративного етапів розвитку польових популяцій M_1 ячменю показало, що в переважній більшості випадків малі дози опромінення зумовлювали зростання, а великі, навпаки, зниження коефіцієнтів фертильності колоса і рослини порівняно з контрольними популяціями.

Індуковані реакції змін фертильності популяцій M_1 мали виражений системний характер та авторегуляторно підтримувалися впродовж всього періоду розвитку модуля ознак “репродуктивна здатність колоса (або рослини)”. Ефекти малих та великих доз опромінення були пов’язані з різним станом процесів реалізації компонентних ознак модуля. Так, зростання фертильності в популяціях M_1 з малими дозами забезпечувалося збільшенням кількості колосків колоса і рослини та зниженням числа стерильних колосків, а ефекти великих доз були пов’язані з протилежними змінами самоорганізації ознак.

Реакції підвищення репродуктивної здатності популяцій M_1 за дії малих доз радіації можна розглядати як адаптивні реакції, спрямовані на підвищення життєздатності і продуктивності популяцій, а ефекти відносно великих доз – як гомеостатичні реакції, спрямовані на зменшення мутаційного навантаження в наступних поколіннях.

Рівень індукованої гамма-опроміненням мінливості популяцій ячменю в другому пострадіаційному поколінні. Для виявлення різних типів індукованої мінливості та встановлення характеру взаємодії між факторами мутаційного процесу, які вивчалися (доза, генотип, умови вирощування), проведено ієрархічний кластерний аналіз за комплексом показників – загальна частота мутаційних змін, відносна та абсолютна частота

різних типів мутацій (хлорофільні, стерильні, морфофізіологічні). На підставі такого аналізу всю сукупність контрольних та експериментальних популяцій M_2 було розділено на чотири кластери, кожен з яких являє специфічний тип мутаційної мінливості (рис. 3). При цьому два кластери складаються виключно з популяцій з великими дозами опромінення, один – з популяцій з малими дозами, четвертий – з контрольних популяцій ячменю за різних щільностей ценозу.

Одержані результати свідчать про значну специфічність індукованої малими дозами радіації мінливості, яка, до того ж, виявляла значну подібність до мінливості характерної для контрольних популяцій. На таку залежність вказує наближеність відповідних кластерів.

Індукований мутаційний процес в популяціях M_2 ячменю мав складний характер і реалізувався в результаті взаємодії між дозою опромінення, генотипними особливостями сортів та умовами їх вирощування. На вищих рівнях ієрархічної структури специфічність мінливості повністю визначається дозою, що відповідає утворенню чотирьох кластерів, а на нижчих рівнях особливості мутаційного процесу реалізуються в результаті взаємодії між сортовими особливостями і умовами їх вирощування (щільність ценозу).

У цілому специфічність індукованого малими дозами опромінення мутаційного процесу полягала, по-перше, в значно нижчій загальній частоті мутаційних змін (залежно від сорту та умов вирощування вона становила від 1,9 до 3,5%) порівняно з дією відносно великих доз (при 2500P вона становила від 5,2 до 10,9%, а при 5000P – від 7,5 до 15,6%). По-друге, індукована малими дозами радіації мінливість популяцій M_2 характеризувалася відсутністю стерильних, переважанням морфофізіологічних (від 51,7 до 80,0%) та незначною часткою хлорофільних (від 20,0 до 42,9%) мутацій у загальному спектрі, в той час як за великих доз відносна частота стерильних мутацій становила від 15,3 до 31,4%, хлорофільні мутації склали від 26,5 до 50,0%, а частка морфофізіологі-

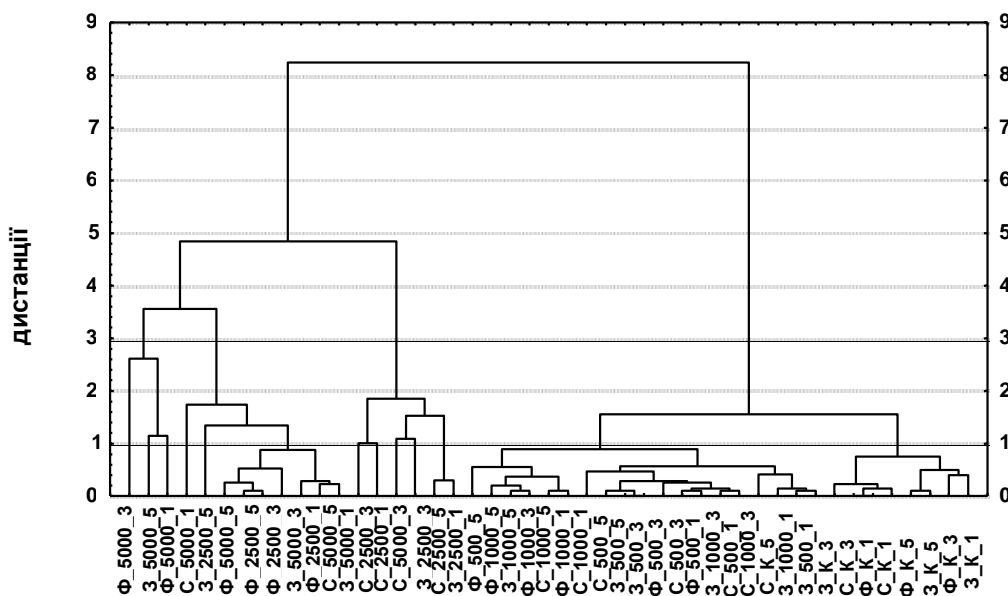


Рис. 3. Дендрограма евклідових відстаней між популяціями M_2 сортів ячменю, розрахованих на підставі комплексу показників інтенсивності мутаційної мінливості, 1996 р.

чних змін коливалась від 28,6 до 73,0%. По-третє, в спектрі індукованих малими дозами радіації хлорофільних мутацій були відсутні летальні, а в переважній більшості випадків 100% хлорофільних змін були представлені життєздатним типом "*viridis*", летальні мутації типу "*albina*" зустрічались лише

за дії великих доз і їх частка становила від 9,1 до 22,2%.

Таким чином, індуковані малими і великими дозами опромінення типи мінливості в популяціях M_2 відрізнялись як за кількісними, так і за якісними показниками інтенсивності мутаційного процесу, що свідчить про існування значної специфічності генетичної дії малих та відносно великих доз. Переважання в спектрі індукованих малими дозами радіації морфологічних, відсутність стерильних та летальних хлорофільних мутаційних змін свідчить про перспективність використання таких доз в селекції ячменю ярого.

МОРФОГЕНЕТИЧНІ ТА АДАПТИВНІ РЕАКЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ ЯЧМЕНЮ НА ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ В РІЗНИХ ДОЗАХ

Характер морфогенетичних ефектів гамма-опромінення у рослин польових популяцій ячменю в першому пострадіаційному поколінні за різних умов вирощування. Одним з найбільш інтегральних показників реакції рослин на дію радіації є ефекти стимуляції або депресії розвитку кількісних ознак в M_1 . Встановлено, що малі та великі дози радіації індукували принципово різні типи морфогенетичних і адаптивних реакцій, які виявлялись в різних напрямках зміни процесів розвитку складних ознак.

За результатами ієрархічного кластерного аналізу сукупність популяцій M_1 за рівнем стимуляції-депресії розвитку 16 кількісних ознак розділена на 5 кластерів, або специфічних типів морфогенетичних реакцій. При цьому дві третини популяцій з малими дозами утворювали один кластер, що свідчить про специфічність дії малих доз на особливості морфогенетичної поведінки популяцій.

При розділенні сукупності популяцій M_1 методом К-середніх (рис. 4) розмаїття індукованих реакцій найбільш повно може бути представлене чотирма кластерами. Перший кластер, до складу якого входять лише популяції варіантів з великими дозами радіації, являє собою депресивний тип реакції. Для рослин популяцій цього кластеру було характерним зниження рівня фенотипічної реалізації всіх вивчених

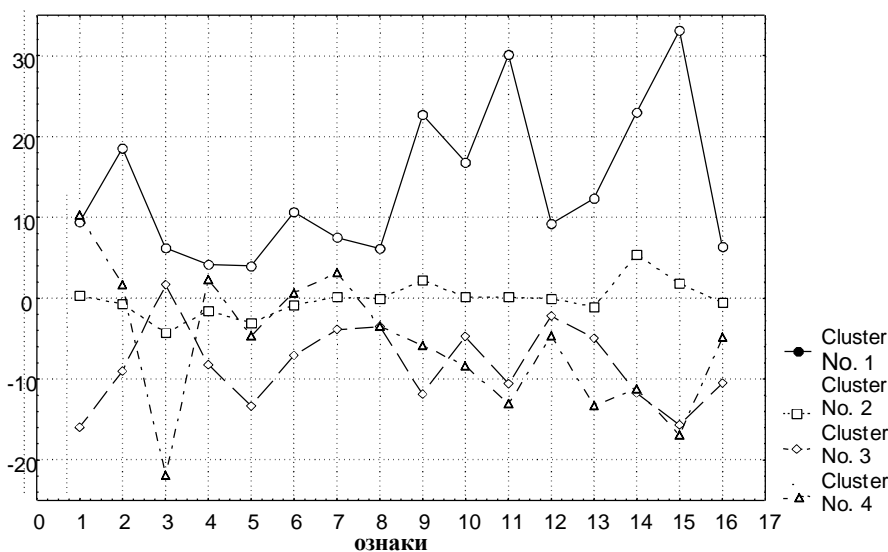


Рис.4. Графік середніх для кластерів популяцій M_1 ячменю значень стимуляції-депресії кількісних ознак, 1995 р.

кількісних ознак. Другий кластер – тип “нечіткої реакції” – до складу якого входять переважно популяції варіантів з великими дозами опромінення. Для них були характерні незначні ефекти депресії за одними ознаками і незначні стимуляційні ефекти за іншими.

Третій та четвертий кластери представлені виключно популяціями з малими дозами радіації і характеризують два стимуля-

ційні типи реакції, яка полягала в підвищенні рівня фенотипічної реалізації всіх або більшості кількісних ознак. Специфічність двох типів стимуляційної реакції визначається особливостями реакції ознак пагонової структури рослин M_1 . Для популяцій кластеру №3 характерними були ефекти значної стимуляції загальної та продуктивної кущистості і невеликий рівень депресії коефіцієнта продуктивної кущистості, а для популяцій кластеру №4 була характерна протилежна залежність. В основі такої різниці лежить вплив умов вирощування на формування реакції – популяції третього кластеру були вирощені за умов низької щільності ценозу (густота рослин 100 шт/м²), а четвертого – за більшої густоти рослин (300 та 500 шт/м²).

Таким чином, за дії малих доз опромінення спостерігалися переважно ефекти стимуляції, а за відносно великих – депресії фенотипічного рівня реалізації ознак. Такі реакції мали виражений системний характер і реалізувалися шляхом зміни всього шляху розвитку (“креоду”) польових популяцій M_1 за рахунок зміни стану структурно-функціональної організації на всіх рівнях ієрархічної організації та гомеостатичної регуляції агроценозу. При цьому максимальний прояв ефектів як стимуляції, так і депресії мали ознаки пагонової структури куща, генеративної та репродуктивної сфер рослини, які належать до вищих рівнів регуляції агроценозів.

Встановлено, що гамма-опромінення зумовлювало зміни стабільності онтогенетичної реалізації складних ознак за умов різної щільності агроценозів, особливості яких визначались як дозою, так і генотипними характеристиками вихідних сортів, що пов'язане з їх різним еколого-географічним походженням.

Специфічність впливу опромінення на морфогенетичну та адаптивну поведінку експериментальних популяцій ячменю найбільш виразно виявлялася не за окремими ознаками, а за певними етапами розвитку цілісного фенотипу.

Ефекти післядії гамма-опромінення на рівень фенотипічної реалізації кількісних ознак в популяціях ячменю другого і третього пострадіаційних поколінь. Встановлено, що в другому і третьому пострадіаційному поколіннях спостерігаються ефекти післядії опромінення на процеси морфогенетичного розвитку популяцій ячменю, при цьому в цілому зберігається специфічність дії малих та великих доз.

Існування стимуляційних ефектів післядії в M_2 - M_3 експериментальних популяцій ячменю внаслідок опромінення в малих дозах може свідчити про появу в цих популяціях рослин з мікромутаціями за кількісними ознаками продуктивності, які можуть бути об'єктом добору високопродуктивних та адаптивних форм.

СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПОЛЬОВИХ ПОПУЛЯЦІЙ ЯЧМЕНЮ ПРИ ДІЇ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ

Мінливість структурно-функціональної організації експериментальних популяцій в ряду пострадіаційних поколінь (M_1 - M_3). У результаті проведених досліджень було встановлено, що в цілому онтогенетична мінливість польових популяцій ячменю визначалась 5-6 внутрішніми факторами, які відбивають дію генетичних систем: окремих генів, груп генів або ефективних факторів епігенетичної мінливості. Багатофакторність розвитку свідчить про існування різнорідних за своїм проявом епігенетичних підп-

рограм розвитку, які й виявляються в скорельованості окремих підмножин складних ознак.

Для експериментальних популяцій в ряді поколінь (M_1 - M_3) була характерною перебудова структури головних факторів (I-III), на частку яких припадає понад 50% загальної дисперсії. При цьому малі та великі дози зумовлювали різні за характером перебудови. Так, для більшості популяцій з великими дозами місце першого фактора належало “фактору репродуктивної здатності” до складу якого входять ознаки, що відбивають особливості розвитку рослин в генеративний і репродуктивний періоди.

За дії малих доз радіації особливості організації популяцій визначаються змінами кооперативних взаємовідносин між процесами морфогенетичного розвитку при формуванні метамірних структур головного колоса і цілісної рослини. Так, у факторних моделях організації більшості популяцій з малими дозами місце першого фактора посідає “фактор продуктивності зародкового пагону”, в той час як для контрольних популяцій сортів ячменю – “фактор продуктивності рослини”.

Розглядаючи фактори як відносно автономні епігенетичні підпрограми розвитку популяцій, можна стверджувати, що ефекти опромінення в різних дозах полягали в перевизначенні окремих епігенетичних підпрограм в становленні організації експериментальних популяцій в ряду поколінь.

Структура експериментальних популяцій сортів ячменю в ряді послідовних пострадіаційних поколінь (M_1 - M_3). Представляючи популяції у вигляді сукупності точок в просторі двох головних факторів, можна одержати візуальне уявлення про структурну організацію популяцій. У такому разі кожна точка відповідає окремій рослині, а її розташування в факторному просторі складних ознак – особливостям характерного для кожної особини співвідношення процесів розвитку ознак, які входять до факторів. З іншого боку, особливості розташування сукупності точок (особин) – популяції – в просторі головних факторів відповідають специфічності взаємовідносин між елементами популяції в процесах її розвитку, тобто відбивають специфічність їх власної поведінки (мінливості) та структурної організації в конкретних агроекологічних умовах.

Встановлено, що гамма-опромінення в різних дозах зумовлювало зростання гетерогенності польових популяцій сортів ячменю в ряді послідовних поколінь (рис. 5). Ефекти відносно великих доз полягали в сильному зростанні гетерогенності популяцій, яка супроводжувалась руйнуванням “середнього фенотипу” або “ядра” популяцій. Такі перебудови структури популяцій в ряду пострадіаційних поколінь, очевидно, були пов'язані з інтенсивними процесами генетичної (мутаційної) мінливості та певним руйнуванням цілісності структурної організації популяцій в їх філогенетичному розвитку.

Індукована малими дозами опромінення мінливість структурної організації популяцій в ряду поколінь представлена двома ієрархічними рівнями, які забезпечуються специфічними механізмами. Перший ієрархічно вищий рівень відбиває ефекти “фанерізації” кріпоструктурного рівня популяційної організації і пов'язаний з виділенням в структурі популяцій кількох “феноелементів”, які відрізняються особливостями епігенетичної організації процесів онтогенетичного розвитку. Другий рівень представлений розмаїттям особин в межах таких “феноелементів”. Максимальний прояв ефекти перебудови

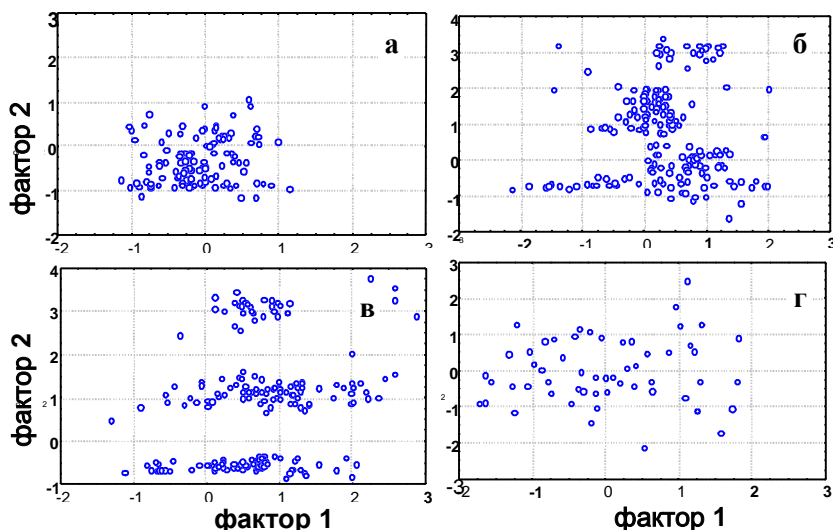


Рис. 5. Розташування польових популяцій сорту Спомин в просторі перших факторів (а – контроль; б – популяція M_2 з дозою 500 Р; в – 1000Р; г – 5000 Р).

ділення цінного вихідного матеріалу зі зміненим комплексом ознак продуктивності і адаптивності.

СТРУКТУРА АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ПОПУЛЯЦІЙ ЯЧМЕНЮ ПРИ ДІЇ РІЗНИХ ДОЗ ОПРОМІНЕННЯ ТА ВПЛИВ НА НЕЇ ДОБОРУ ЗА РІВНЕМ ЗАГАЛЬНОЇ АДАПТИВНОЇ ЗДАТНОСТІ

Гетерогенність контрольних та експериментальних популяцій M_2 ячменю за рівнем загальної адаптивної здатності родин. При вивченні родин експериментальних популяцій M_2 була виявлена значна міжродинна диференціація за рівнем польового виживання рослин, яка може слугувати критерієм загальної адаптивної здатності. В популяціях M_2 варіантів з малими дозами радіаційного опромінення спостерігалось значне підвищення відносної частоти родин з дуже високим (5 балів) та високим (4 бали) рівнем польового виживання рослин порівняно з контрольними популяціями. Разом з тим для популяцій варіантів з великими дозами радіації була характерною інша залежність – в їх структурі переважали родини з низьким (2 бали) та дуже низьким (1 бали) рівнем загальної адаптивності, а родини з дуже високим рівнем взагалі були відсутні. Особливо чітко така залежність виявлялася в популяціях сорту Спомин (табл. 1).

Отже, гамма-опромінення в малих та великих дозах зумовлювало різноспрямовані перебудови в структурній організації загальної адаптивності польових популяцій ячменю в M_2 . При цьому виявилось, що диференціація за рівнем адаптивності супроводжувалася також диференціацією між родинами за рівнем розвитку інших кількісних ознак. Так, для родин з високою і дуже високою адаптивністю був характерним і вищий рівень розвитку більшості з ознак і, навпаки, родини зі зниженою адаптивністю мали нижчий рівень фенотипічної реалізації (за винятком стерильності колоса) складних ознак.

Існування диференціації між родинами різних груп адаптивності за комплексом кількісних ознак підтверджено результатами дискримінантного аналізу. При визначенні узагальнених дистанцій Махалобіса між різними групами адаптивності виявилось, що

структурної організації за дії малих доз радіації був у другому поколінні, а в третьому виявилася тенденція до певної стабілізації внутрішньо-популяційної структури.

Встановлені ефекти зростання гетерогенності структурної організації експериментальних популяцій ячменю за дії малих доз опромінення в їх філогенетичному розвитку мають мікроеволюційний характер і можуть бути використані в селекційній практиці для виділення цінного вихідного матеріалу зі зміненим комплексом ознак продуктивності і адаптивності.

Структура контрольної та експериментальних популяцій M₂ сорту Спомин за рівнем загальної адаптивності родин, 1996 р.

Популяції	Відносна частота родин різних груп адаптивності, %					A _s
	1	2	3	4	5	
контроль	34,88	32,56	24,80	7,75	-	0,44±0,02
500 P	18,05	22,95	40,16	12,30	6,56	0,18±0,02
1000 P	17,28	20,73	34,41	20,43	7,15	-0,03±0,02
2500 P	28,80	26,40	34,40	10,40	-	0,09±0,02
5000 P	36,43	35,71	22,86	5,0	-	0,50±0,02

для популяцій з малими дозами радіації характерна більш глибока диференціація між родинами за комплексом кількісних ознак, тобто за цілісним фенотипом.

Таким чином, індуковані великими дозами опромінення процеси міжродинної диференціації необхідно розглядати як “несприятливий генетичний” процес в популяціях, пов'язаний зі зменшенням у часі частки найбільш пристосованих морфологічно середніх фенотипів та збільшення частки особин з крайніми, особливо малими, значеннями ознак. Індуковані малими дозами перебудови в структурі адаптивності популяцій M₂ спрямовані на підсилення життєздатності, продуктивності популяцій, а відтак на підвищення їх загальної адаптивності. Ефекти малих доз радіації, ймовірно, мають іншу генетичну природу і пов'язані із проявом епігенетичної мінливості.

Існування значної диференціації між родинами експериментальних популяцій M₂ дозволило провести добір за рівнем загальної адаптивності і виділити цінний вихідний матеріал зі зміненим комплексом кількісних ознак продуктивності і адаптивності.

Диференціація структурної організації популяцій M₃ в результаті добору родин за рівнем загальної адаптивної здатності. Встановлено, що проведення спрямованого добору родин за рівнем загальної адаптивної здатності в популяціях M₂ призводило до поглиблення диференціації в структурній організації адаптивного потенціалу (табл. 2).

Найбільш ефективним виявився добір в напрямі збільшення адаптивності (група добору M⁺) в популяціях з малими дозами. Так, відносна частота 4 і 5 груп адаптивності в популяції сорту Спомин з дозою 1000P становила 45,3 та 19,0% відповідно, в той час як родин першої групи не було зовсім, а родини другої групи складали лише 8,3% від загальної кількості родин. Тобто ефективність добору за елімінацією груп з низькою адаптивністю в групах M⁺ популяцій з малими дозами коливалася від 91,7 до 100%. Максимальний ефект добору в напрямі зниження адаптивності (група добору M⁻) спостерігався в популяціях з великими дозами опромінення.

Найбільш вираженим ефект добору модальної групи M⁰, до якої добирали родини з середнім рівнем адаптивності, спостерігався в контрольній популяції. Дещо меншим він був у популяціях з великими дозами. На підставі цього можна рекомендувати використання добору модальної групи M⁰ (з середнім фенотипом) для стабілізації популяційної структури при застосуванні великих доз опромінення. В той же час добір на підвищену адаптивність найбільш доцільно застосовувати при використанні малих доз.

Вплив добору на структуру загальної адаптивності контрольної та експериментальних популяцій М₃ сорту Спомин, 1997 р.

Популяція	Група добору	Відносна частота груп адаптивності, %					A _s
		1	2	3	4	5	
контроль	M ⁻	50,00	26,32	23,68	-	-	0,54±0,04
	M ⁰	10,34	37,93	37,93	13,79	-	0,04±0,04
	M ⁺	-	40,00	30,00	20,00	10,00	0,71±0,08
500P	M ⁻	27,50	40,00	25,00	7,50	-	0,39±0,04
	M ⁰	5,13	25,64	48,71	15,38	5,13	0,21±0,04
	M ⁺	4,55	-	44,54	40,91	10,00	-1,42±0,04
1000P	M ⁻	44,12	26,47	29,41	-	-	0,29±0,04
	M ⁰	37,04	14,81	40,74	7,41	-	0,05±0,04
	M ⁺	-	8,33	33,33	45,33	19,00	-1,06±0,04
2500P	M ⁻	47,37	28,95	18,42	5,26	-	0,82±0,04
	M ⁰	15,79	26,32	42,11	15,79	-	-0,24±0,04
	M ⁺	-	22,22	33,33	38,88	5,55	-0,07±0,05
5000P	M ⁻	37,50	27,50	32,50	2,50	-	0,22±0,04
	M ⁰	23,08	11,54	53,85	4,54	-	-0,52±0,04
	M ⁺	-	33,33	33,33	33,33	-	0,99±0,04

Встановлено, що добір за рівнем польового виживання родин ячменю зумовлював також диференціацію між групами добору і за рівнем фенотипічної реалізації кількісних ознак. Важливо, що у більшості випадків напрями дії добору збігалися з напрямками міжгрупової диференціації, тобто родини з модальної групи M⁰ мали середній рівень, а родини груп M⁻ та M⁺ відповідно мінімальні і максимальні середні бали оцінки.

Результати дискримінантного та факторного аналізів повністю підтверджували виявлені закономірності міжгрупової диференціації за рівнем розвитку ознак внаслідок добору. Вони дозволили зробити висновок про те, що у зв'язку з інтегрованою природою адаптивного потенціалу популяцій проведення такого добору супроводжується також добором на певний тип епігенетичної організації онтогенетичного розвитку.

Таким чином, в різних типах польових популяцій ячменю найбільш виразний прояв мали різні форми добору на загальну адаптивність: максимальний ефект стабілізуючої форми добору виявлявся в контрольних популяціях; рушійний добір в поєднанні зі стабілізуючою формою спрямованого добору - в популяціях з малими дозами; в популяціях з відносно великими дозами, ймовірно, переважала дестабілізуюча форма штучного добору. Встановлена специфічність ефектів штучного добору в контрольних та експериментальних популяціях свідчить про різну генетичну природу процесів, які в них відбуваються і потребує різного підходу при їх використанні в селекції на адаптивність.

Селекційно-цінні лінії ячменю ярого з комплексом змінених складних ознак, виділених в результаті добору за рівнем загальної адаптивної здатності. У результаті проведеного добору нами було виділено 58 ліній ячменю, які характеризуються позитивними змінами комплексу кількісних ознак продуктивності. При цьому переважна більшість (44) була виділена з груп добору M⁺ популяцій варіантів з малими дозами опромінення.

На основі проведених доборів нами було створено колекцію селекційних ліній ячменю ярого з цінним комплексом ознак адаптивності і продуктивності. За результатами порівняльного вивчення колекції селекційно-цінних ліній (табл. 3) було встановлено, що переважна більшість ліній перевищувала за продуктивністю (382-322 г/м²) стандартний

Результати вивчення за комплексом ознак продуктивності і адаптивності селекційно цінних ліній та мутантних форм, виділених з селекційних популяцій ярого ячменю, одержаних при дії різних доз опромінення, в середньому за 1999-2002 рр.

Лінія, мутантна форма, сорт	Тривалість вегетаційного періоду, днів	Висота рослини, см	Продуктивна кущистість, шт.	Маса 1000 зерен, г	Продуктив- ність, г/м ²	Стійкість до влягання, бал	Стійкість до борошністої роси, бал	Стійкість до гельмінтос- поріозу, бал	Стійкість до жовтої іржі, бал
Джерело, st	81,7	74,2	2,35	46,5	312	7,3	7,7	7,0	7,3
Л 2/27	80,5	78,5	3,05	46,5	322	6,3	8,0	6,7	7,3
Л 2/31	79,7	76,2	2,25	47,2	308	6,5	8,7	7,3	8,0
Л 3/14	83,5	79,4	3,25	46,1	310	6,6	7,5	8,3	7,0
Л 3/17	76,5	67,8	2,91	48,5	334	7,0	7,0	6,7	8,0
Л 3/33	80,3	65,4	3,75	48,1	352	7,3	8,3	7,3	8,7
Л 7/2	78,2	74,4	2,75	47,4	322	7,0	6,3	8,0	7,0
Л 7/8	81,3	75,9	3,15	47,5	382	7,0	8,7	8,7	8,3
Л 8/9	81,4	78,8	3,05	45,5	310	6,5	8,0	8,3	6,3
Л 8/14	79,8	71,1	2,45	48,8	324	8,0	7,3	7,0	8,0
Л 12/10	81,1	68,2	2,84	45,8	334	7,5	7,5	7,7	6,6
Л 13/23	78,8	77,3	3,25	46,3	302	6,7	7,7	7,3	7,7
Л 13/26	80,0	77,1	2,85	47,2	374	6,7	8,0	7,0	7,3
Щільний колос	79,3	73,2	2,04	44,4	298	6,3	8,0	6,7	7,3
Еректоїд	81,7	70,1	1,85	45,2	305	7,0	8,3	7,3	7,3

сорт Джерело (312 г/м²) та характеризувалась вищою стійкістю до основних хвороб. Разом з тим лінії які за продуктивністю знаходилися на рівні, або поступалися стандарту, відрізнялися цінним поєднанням інших ознак (скоростиглість, висота рослини, маса 1000 зерен, продуктивна кущистість тощо). Таким чином, в результаті такого вивчення колекції селекційних ліній було підтверджено ефективність використання малих доз для одержання вихідного матеріалу з цінним комплексом ознак продуктивності і адаптивності.

ВИСНОВКИ

В дисертації наведено теоретичне узагальнення і нове вирішення важливого наукового завдання, яке полягає у створенні вихідного матеріалу на основі селекційних популяцій ярого ячменю, одержаних за допомогою малих доз радіаційного опромінення, шляхом встановлення закономірностей впливу малих доз радіаційного опромінення на структурну організацію і адаптивність популяцій, морфогенетичних і цитогенетичних реакцій рослин, особливостей мутаційної мінливості і наступного добору за рівнем загальної адаптивності, внаслідок чого встановлено ефективність створення цінних ліній з високою адаптивністю та зміниним комплексом ознак продуктивності, що має суттєве значення для селекції ярого ячменю на адаптивність і продуктивність.

1. В результаті досліджень рівня хромосомних порушень та мітотичної активності клітин проростків ячменю, частоти та спектру індукованої мінливості в M₂, характеру мінливості морфо-генетичної структури і адаптивних властивостей популяцій ячменю при дії радіації виділено область доз 500 – 1000 Р (5-10 Гр), яка

може вважатись областю малих доз і використовуватися для створення вихідного матеріалу зі зміненим комплексом ознак продуктивності і адаптивності для селекції ячменю ярого.

2. Малі дози опромінення викликали переважно стимуляційні ефекти розвитку більшості кількісних ознак (коефіцієнт депресії становив від $-0,75$ до $-18,25\%$ залежно від варіанта та ознаки), а великі навпаки – ефекти депресії ($0,25 - 31,7\%$) відносно контролю. Індуковані різними дозами морфогенетичні та адаптивні реакції мали виражений системний характер і реалізувалися на рівні цілісного фенотипу популяцій M_1 .
3. Виявлена складна ієрархічна структура впливу діючих факторів (доза, сорт, умови вирощування) на специфічність морфогенетичних реакцій. На вищих рівнях ієрархічної структури типів індукованої поведінки популяцій M_1 сортів ячменю їх специфічність визначається дозою опромінення. На нижчих рівнях особливості реакцій залежать переважно від умов вирощування і генотипових особливостей.
4. У другому та третьому післярадіаційних поколіннях спостерігаються ефекти післядії опромінення на процеси морфогенетичного розвитку популяцій ячменю, при цьому в цілому зберігається специфічність дії малих та великих доз. Встановлені ефекти післядії свідчать про насиченість популяцій мікромутаціями кількісних ознак продуктивності.
5. Встановлено, що гамма-опромінення в малих ($500 - 1000$ Р) дозах зумовлює меншу частоту індукованих макромутаційних змін (загальна частота становила від $1,9$ до $3,5\%$ залежно від варіанта) порівняно з великими $2500 - 5000$ Р ($25 - 50$ Гр) дозами (частота мутацій коливалася в межах $6,0-15,6\%$).
6. Найбільш віддаленими в багатомірному просторі комплексу показників індукованої мінливості (загальна частота змін в популяціях M_2 , відносна частота різних типів змін) є експериментальні популяції, одержані у варіантах з малими та великими дозами опромінення, що свідчить про значну специфічність індукованої такими дозами мінливості.
7. Для популяцій M_2 , одержаних у варіантах з малими дозами радіаційного опромінення, характерна відсутність в спектрі змін стерильних мутантів та відносно невелика частка хлорофільних мутантів (їх відносна частка становила від $20,0$ до $42,9\%$) при цьому переважали морфо-фізіологічні селекційно цінні зміни ($57,1-80,0\%$ від загальної частоти змін). Встановлені закономірності мутаційного процесу в популяціях варіантів з малими дозами $500 - 1000$ Р дозволяють рекомендувати їх використання для індукції селекційно цінних мутацій з нерізкими змінами ознак у ячменю.
8. Гамма-опромінення призводило до зростання гетерогенності структурної організації польових популяцій в ряді поколінь. При цьому між великими та малими дозами існувала принципова різниця в характері індукованих змін. Ефекти великих доз полягали в руйнуванні цілісної структури популяцій, а малі дози зумовлювали ускладнення внутрішньої структури польових популяцій ячменю з виділенням окремих “феноелементів”, які характеризувались різними типами епігенетичної організації процесів онтогенезу. Такі ефекти відкривають можливість

для проведення спрямованого добору вихідного матеріалу зі зміненим комплексом кількісних ознак.

9. Внаслідок дії малих доз в другому поколінні зростала відносна частка родин з високим (4 бали) та дуже високим (5 балів) рівнем виживаності в структурі адаптивності експериментальних популяцій (їх відносна частка становила від 18,8 до 28,2%). Великі дози зумовлювали прямо протилежні ефекти (їх відносна частка становила від 0 до 17,7 % відповідно).
10. Максимальна ефективність спрямованого добору на підвищену загальну адаптивність (група добору M^+) досягається при доборі родин з 4 та 5 балами виживаності в популяціях, одержаних у варіантах з малими дозами (максимальний ефект добору становив 64,3 %), а на знижену адаптивність (група добору M) в популяціях з відносно великими дозами опромінення (ефект добору коливався в межах 54,4-78,3%).
11. На підставі проведених досліджень створена колекція селекційних ліній ярого ячменю з мікромутаційними змінами ознак продуктивності та адаптивності. Так, лінії 2/27, 2/31, 3/14, 3/17, 3/33, 7/2, 7/8, 8/9, 8/14, 12/10, 13/23 та 13/26 характеризуються зміненим комплексом кількісних ознак продуктивності і адаптивності.
12. Вперше доведена ефективність використання методів багатомірної статистики (кластерний, факторний та дискримінантний аналіз) для підвищення ефективності вивчення специфічності дії різних доз опромінення на структурну організацію популяцій, морфо-генетичні та адаптивні реакції на рівні цілісних систем різного рівня організації, а також добору рослин зі зміненим типом епігенетичного розвитку.

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

1. В селекційній роботі з ячменем при створенні високопродуктивних збалансованих популяцій з високим рівнем адаптивності використовувати лінії 2/27, 2/31, 3/14, 3/17, 3/33, 7/2, 7/8, 8/9, 8/14, 12/10, 13/23 та 13/26, які мають змінений комплекс кількісних ознак та адаптивних властивостей, відібрані з популяцій ячменю, одержаних у варіантах з малими дозами опромінення.
2. Застосовувати гамма-опромінення в малих дозах 500-1000 Р для одержання рослин ячменю з нерізкими змінами кількісних ознак та підвищеним рівнем загальної адаптивності.
3. Застосовувати добір на підвищену загальну адаптивність в популяціях M_2 за дії малих доз опромінення.
4. Використовувати для індукції широкого спектра епігенетичної мінливості структури та адаптивних властивостей популяцій ярого ячменю в ряді послідовних поколінь гамма-опромінення в дозах 500-1000 Р, а для інтенсивної мутаційної мінливості в більших дозах.
5. Використовувати методи багатомірного аналізу (кластерний, факторний та дискримінантний) для підвищення ефективності визначення специфічності в дії опромінення в різних дозах на структурну організацію, адаптивність і гомеостаз популяцій, морфогенетичні та адаптивні реакції, а також виділення рослин зі зміненим типом епігенетичної регуляції розвитку.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Криворученко Р. В. Низькодозове опромінювання ячменю : генетичні аспекти та їх можливі механізми / Р. В. Криворученко // Вісник ХДАУ : зб. наук. пр. – Х. : ХДАУ, 1998. – №1. – С. 146-151.
2. Криворученко Р. В. Специфічність реакції ярого ячменю на дію малих та високих доз радіації / Р. В. Криворученко // Вісник ХДАУ : зб.наук.пр./ Харк.держ.аграр.ун-т. – Х., 1999. – №4. – С. 78-88.
3. Криворученко Р. В. Адаптивні реакції ячменю, індуковані малими дозами опромінювання / Р. В. Криворученко, М. В. Проскурнін // Вісник ХДАУ : зб. наук. пр. – Х. : ХДАУ, 1998. – №1. – С. 60-69. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).
4. Проскурнін Н. В. Цитогенетические реакции ячменя на гамма-облучение в малых дозах / Н. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Зб. наук. пр. Інституту землеробства УААН. – К., 1998. – Вип. 1. – С. 139-143. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).
5. Проскурнін М. В. Структурно-функціональна організація польових популяцій ячменю при дії гамма-опромінення / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Труды по фундаментальной и прикладной генетике (к 100-летию юбилею генетики). – Х. : Штрих, 2001. – С.169-181. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).
6. Проскурнін М. В. Генетична структура популяцій ячменю при дії гамма-опромінення в малих дозах / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть : У 4 т. / Ред. В. В. Моргун та ін. – К. : Логос, 2001. – Т. 2. – С. 212-219. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).
7. Проскурнін М. В. Ефекти радіаційного гормезису, індуковані малими дозами гамма-опромінення ярого ячменю / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Зб. наук. пр. Полтавської держ. аграр. акад. – Полтава, 2002. – Т. 1(20). – С. 39-42. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).
8. Проскурнін М. В. Специфічність мутаційного процесу в популяціях ячменю при дії малих доз радіації / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко, С. В. Палачов // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. – К. : Логос, 2007. – Т. 2. – С. 147-151. (Частка авторства 40%, особисто здобувачем одержані результати польових дослідів стосовно впливу малих доз на мутаційний процес в популяціях ячменю, узагальнені власні і літературні дані проведено математичний аналіз даних, зроблено висновки).
9. Криворученко Р. В. Генетический эффект гамма-облучения ячменя в малых дозах / Р. В. Криворученко // Актуальні проблеми фізіології рослин і генетики : тези допов. VI конф. мол. вч. – К., 1996. – С. 102-103.
10. Криворученко Р. В. Мінливість структури популяцій ячменю, індукована малими дозами радіації / Р. В. Криворученко // Агроекологія як основа стабільності сільського господарства : матеріали Всеукр. конф. мол. вч. – Х. : ХДАУ, 2000. – С. 33-36.
11. Криворученко Р. В. Дія малих доз радіації на структуру адаптивності популяцій

ярого ячменю / Р. В. Криворученко // Рослина і середовище : матеріали Міжнар. конф. мол. вч., присвяченої 185-річчю ХДАУ. – Х. : ХДАУ, 2001. – С. 48-52.

12. Криворученко Р. В. Изменчивость ячменя под действием малых доз радиации / Р. В. Криворученко, Р. Митюрин, А. Артамонов // Матеріали наук. конф., присвяченої 180-річчю ХДАУ. – Х. : ХДАУ, 1996 – С. 16-17. (Частка авторства 80 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).

13. Криворученко Р. В. Влияние гамма-облучения на генетическую изменчивость ярого ячменя / Р. В. Криворученко, В. Тефери Йосеф // Актуальные вопросы ботаники и экологии : тезисы докладов конференции молодых ученых и специалистов. – Х. : Харьковский госуниверситет, 1996. – С. 65. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).

14. Проскурнін М. В. Онтогенетичні адаптивні реакції, індуковані малими дозами радіації / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Вісник ДААУ. – Житомир, 2000. – С. 182-183. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).

15. Проскурнін М. В. Ефекти радіаційного гормезису в польових популяціях ячменю / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Матеріали XI з'їзду Українського ботанічного товариства. – Х., 2001. – С. 315-316. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).

16. Проскурнін М. В. Еколого-генетичні аспекти дії малих доз радіації на структуру популяцій ячменю / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Тез. доп. Першого національного конгресу з біоетики. – К., 2001. – С. 125-126. (Частка авторства 50 %: отримання експериментальних даних та аналіз результатів).

17. Проскурнін М. В. Малі дози радіації в селекції ярого ячменю на адаптивність / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Динаміка наукових досліджень 2003 : матеріали II Міжнар. науково-практичної конф. – Сільське господарство. – Дніпропетровськ : Наука і освіта, 2003. – Т. 12. – С. 58-60. (Частка авторства 50%, особисто здобувачем одержані результати польових дослідів, узагальнені власні і літературні дані, зроблено висновки).

18. Криворученко Р. В. Радіаційний гормезис в популяціях ярого ячменю при гамма-опроміненні в малих дозах / Р. В. Криворученко, М. В. Проскурнін // Генетика в современном обществе : тез. докл. конф., посвященной 70-летию каф. генетики и цитологии ХНУ им. В. Н. Каразина. – Х., 2004. – С. 20-21. (Частка авторства 50%, особисто здобувачем одержані результати польових дослідів, зроблено висновки).

19. Проскурнін М. В. Адаптивність сортів ячменю під дією малих доз радіації / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко, С. В. Палачов // Сучасні технології селекційного процесу сільськогосподарських культур : тези міжнар. наук. симп. – Х., 2004. – С. 105-106. (Частка авторства 35%, особисто здобувачем одержані результати польових дослідів, зроблено висновки).

20. Проскурнін М. В. Формоутворення в популяціях ярого ячменю при дії малих доз радіації / М. В. Проскурнін, Р. В. Криворученко // Матеріали XII з'їзду Українського ботанічного товариства. – Одеса, 2006. – С. 363. (Частка авторства 50%, особисто здобувачем одержані результати польових дослідів, зроблено висновки).

Криворученко Р. В. Створення вихідного матеріалу для селекції ячменю ярого з використанням малих доз радіаційного опромінення. - Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за спеціальністю 06.01.05 – селекція рослин. – Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН, Харків, 2009.

В дисертації наводяться результати системних досліджень ефектів радіаційного гормезису за дії малих доз радіаційного опромінення на різних рівнях організації ячменю (клітинному, організмовому, популяційному) в їх розвитку та взаємодії в ряді післярадіаційних поколінь, а також принципів їх використання в мутаційній селекції ярого ячменю.

Встановлено, що опромінення ячменю в малих дозах призводить до ускладнення, збільшення гетерогенності структурної організації польових популяцій ячменю в ряді поколінь (M₁–M₃). Показано, що ефекти малих доз виявляються у виділенні в структурі популяцій окремих “феноелементів”, які відрізняються за характером епігенетичної організації розвитку рослин. Встановлена гетерогенність експериментальних популяцій відкриває можливості для добору адаптивних форм.

Експериментально доведена ефективність різних форм штучного добору за адаптивністю (стабілізуюча, рушійна в “плюс” та “мінус” напрямках) залежно від дози опромінення, що пов'язане з різними генетичними процесами, які відбуваються в популяціях ячменю в нормі, а також за дії малих і великих доз.

Експериментально встановлено, що малі дози радіації індукують широкий спектр епігенетичної мінливості ячменю в ряді поколінь на різних рівнях організації, яка має переважно адаптивну спрямованість і дозволяє проводити добір цінних форм зі змінним комплексом ознак продуктивності та адаптивності.

Розроблені методичні підходи до використання багатомірних методів статистичного аналізу для ефективного вивчення індукованої мінливості структурної організації та адаптивності популяцій ячменю і їх застосування в мутаційній селекції.

За результатами проведених досліджень створено колекцію селекційно-цінних ліній ярого ячменю зі змінним комплексом ознак продуктивності і адаптивності, які було виділено з селекційних популяцій, одержаних з використанням малих доз опромінення.

Ключові слова: *ярий ячмінь, радіаційний мутагенез, добір, вихідний матеріал, епігенетична мінливість.*

Криворученко Р. В. Создание исходного материала для селекции ячменя ярого с использованием малых доз радиационного облучения. – Рукопись.

Диссертация на соискание научной степени кандидата сельскохозяйственных наук по специальности 06.01.05 – селекция растений. – Институт растениеводства им В. Я. Юрьева УААН, 2009.

В диссертации приводятся результаты системных исследований эффектов радиационного гормезиса при действии малых доз облучения на разных уровнях биологической организации ячменя (клеточном, организменном, популяционном) в их развитии и взаимодействии в ряду постредиационных поколений, а также принципов их использования в мутационной селекции ярого ячменя.

Малые дозы облучения вызвали преимущественно стимуляционные эффекты развития большинства количественных признаков (коэффициент депрессии составлял от –

0,75 к – 18,25% в зависимости от варианта облучения и признака), а большие, наоборот – эффекты депрессии (0,25-31,7%) по отношению к контролю. Индуцированные разными дозами морфогенетические и адаптивные реакции имели выраженный системный характер и реализовались на уровне целостного фенотипа популяций M_1 .

Во втором и третьем пострадиационных поколениях наблюдаются эффекты последствия облучения на процессы морфо-генетического развития популяций ячменя, при этом в целом сохраняется специфичность действия малых и больших доз. Установленные эффекты последствия свидетельствуют о насыщенности популяций микромутациями количественных признаков продуктивности.

Выявлена сложная иерархическая структура влияния действующих факторов (доза, сорт, условия выращивания) на специфичность морфогенетических реакций. На высших уровнях иерархической структуры типов индуцированного поведения популяций M_1 сортов ячменя их специфичность определяется дозой облучения. На низших уровнях характер реакций зависит преимущественно от условий выращивания и генотипических особенностей.

Установлено, что гамма-облучение в малых (500 - 1000 Р) дозах предопределяет меньшую частоту индуцированных макромутационных изменений (общая частота составляла от 1,9 до 3,5 % в зависимости от варианта) сравнительно с большими 2500 - 5000 Р (25-50 Гр) дозами (частота мутаций колебалась в пределах 6,0-15,6 %).

Наиболее отдаленными в многомерном пространстве комплекса показателей индуцированной изменчивости (общая частота изменений в популяциях M_2 , относительная частота разных типов изменений) являются экспериментальные популяции, полученные в вариантах с малыми и большими дозами облучения, что свидетельствует о значительной специфичности индуцированной такими дозами изменчивости.

Для популяций M_2 , полученных в вариантах с малыми дозами радиационного облучения было характерно отсутствие в спектре изменений стерильных мутантов и относительно небольшая доля хлорофильных мутантов (их относительное количество составляло от 20,0 до 42,9%) при этом преобладали морфо-физиологические селекционно-ценные изменения (57,1-80,0% от общей частоты изменений). Установленные закономерности мутационного процесса в популяциях вариантов с малыми дозами 500 - 1000 Р позволяют рекомендовать их использование для индукции селекционно-ценных мутаций с нерезкими изменениями признаков у ячменя.

Установлено, что облучение ячменя в малых дозах приводит к усложнению, увеличению гетерогенности структурной организации полевых популяций ячменя в ряду поколений (M_1 – M_3). Показано, что эффекты малых доз проявляются в выделении в структуре популяций отдельных “феноэлементов”, которые отличаются по характеру эпигенетической организации развития растений. Установленная гетерогенность экспериментальных популяций открывает возможности для отбора адаптивных форм.

Экспериментально доказана эффективность разных форм искусственного отбора по адаптивности (стабилизирующая, движущая в “плюс” и “минус” направлениях) в зависимости от дозы облучения, что связано с разными генетическими процессами, которые протекают в популяциях ячменя в норме, а также при действии малых и больших доз радиационного облучения.

Установлено, что малые дозы радиации индуцируют широкий спектр эпигенетической изменчивости ячменя в ряду поколений на разных уровнях организации, которая

имеет преимущественно адаптивную направленность и позволяет проводить направленный отбор ценных форм с измененным комплексом признаков продуктивности и адаптивности.

Разработаны методические подходы к использованию многомерных методов статистического анализа для эффективного изучения индуцированной изменчивости структурной организации и адаптивности популяций ячменя и их применение в мутационной селекции.

По результатам проведенных исследований создана коллекция селекционно-ценных линий ярового ячменя с измененным комплексом признаков продуктивности и адаптивности, которые были выделены из селекционных популяций, полученных с использованием малых доз радиационного облучения.

Ключевые слова: *ячмень яровой, радиационный мутагенез, отбор, исходный материал, эпигенетическая изменчивость.*

Kryvoruchenko R.V. Creation of initial material for spring barley breeding using small doses of radiation. – Manuscript.

The thesis for a masters of agricultural degree on the speciality 06.01.05 – Plant Breeding, – Plant Production Institute named after V. Ya. Yuriyev, UAAS, Kharkiv, 2009.

The dissertation presents the results of system researches devoted to the effects of radiation hormesis under radioactive radiation of small doses at different levels of barley organization (cell, organism, population) in their development and interaction in a number of after radiation generations; the principles of the found effects' use in a mutation spring barley breeding are also submitted.

It has been found out that barley radiation of small doses results in complication and increase of structural organization heterogeneity of field barley populations in a number of after radiation generations (M1 – M3). It is shown that small dose effects are displayed in excretion of certain phenoelements in a population structure, which differ in their epigenetic plant development organization. The heterogeneity that was found in experimental populations allows selecting adaptive forms.

Efficiency of artificial selection on adaptability (stabilizing, shifted to + and – directions) was experimentally proved and turned out to be depended on a radiation dose, what is related to different genetic processes occurring normally in barley populations and under small and large doses action.

It is also experimentally proved that small dose radiation induces a wide range of epigenetic variability in a number of barley populations at different levels of the plant's organization, which has preferably an adaptive direction and allows carrying out purposeful selection of valuable plant forms with a changed complex of productive and adaptive characters.

Methodical approaches are worked out as for the use of multivariable methods of statistic analysis for effective studies of the induced variability of barley populations structural organization and adaptability and their use in mutation plant breeding.

As a result of the carried out researches there has been created a collection of selectively valuable spring barley line with the changed complex of productive and adaptation characteristics which were singled out of selection populations obtained from small radiation doses action.

Key words: *spring barley, radiation mutagenesis, selection, initial material, epigenetic variability.*

**Підписано до друку 15.02.2009 р. Формат 60 х 84/16. Гарнітура Таймс.
Друк офсетний. Обсяг: 0,9 ум.-друк. арк., 0,9 обл.-вид. арк.
Тираж 100. Замовлення №**

**Редакційно-видавничий відділ Харківського національного аграрного університету ім. В. В. Докучаєва. 62483, Харківська обл., п/в “Комуніст-1”, навч. містечко,
тел. 99-72-70, E-mail: admin@agrouniver.kharkov.com**

Дільниця оперативного друку ХНАУ, тел. 99-77-80