

Міністерство освіти і науки України

**ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ ТЕХНІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
СІЛЬСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА імені ПЕТРА ВАСИЛЕНКА**

О. В. Панкова, В. К. Пузік, М. Л. Лисиченко

**ВПЛИВ
ЕЛЕКТРОМАГНІТНОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ
НА РОСЛИНИ**

Монографія

Харків
ТОВ «Планета-Прінт»
2021

УДК 581.1 : 631.5

Е 50

Затверджено

Вченою радою Харківського національного технічного університету
сільського господарства імені Петра Василенка
Протокол № 6 від 22 грудня 2020 р.

Рецензенти:

Кіпенський А. В., д-р техн., наук, проф., академік Академії наук прикладної радіоелектроніки та Академії технологічних наук України, декан факультету соціально-гуманітарних технологій Національного технічного університету «Харківський політехнічний інститут»;

Мельник В. І., д-р техн., наук, проф., проректор з наукової роботи Харківського національного технічного університету сільського господарства імені Петра Василенка

Панкова О. В.

Е50 Вплив електромагнітного випромінювання на рослини : монографія / О. В. Панкова, В. К. Пузік, М. Л. Лисиченко. – Харків : ТОВ «Планета-Прінт», 2021. – 159 с.

ISBN 978-916-7897-23-0

В монографії викладені дослідження схрещуваності рекомендованих Державним реєстром до поширення в Україні сортів різних видів пшениці ярої з житом ярим залежно від дії гамма-випромінювання та ячменю ярого з житом ярим залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону на насіння материнської рослини. На основі результатів досліджень теоретично і експериментально показана ефективність поєднання мутаційної і рекомбінаційної мінливості для створення вихідного матеріалу в селекції злаків. Встановлені, ефективні дози гамма-випромінювання на насіння материнської форми, доля вкладу різних чинників (генотип материнської форми, доза гамма-випромінювання, комбінація схрещування) в успіх гібридизації.

Виявлена відсутність впливу оптичного випромінювання червоного діапазону на реакцію рослин в процесі віддаленої гібридизації. Показана ефективність оптичного випромінювання червоного діапазону в підвищенні життєздатності та покращенні посівних якостей насіння, яке знизило їх після тривалого зберігання.

Селекційній практиці запропоновано теоретично обґрунтовану методику підвищення ефективності методу віддаленої гібридизації у селекції пшениці ярої, як маловитратну та просту у використанні. Допосівна обробка насіння материнських форм гамма-випромінюванням у дозі 100 Гр та 150 Гр підвищує схрещуваність різних видів пшениці ярої з житом ярим. Розроблена методика обробки застарілого насіння оптичним випромінюванням червоного діапазону рекомендована як спосіб подовження терміну зберігання насіння в національному генетичному банку рослин, для підвищення життєздатності та генетичної стабільності вихідного матеріалу, що знизило схожість в процесі природного старіння.

УДК 581.1 : 631.5

© О. В. Панкова, В. К. Пузік,
М. Л. Лисиченко, 2021

© ХНТУСГ

ISBN 978-916-7897-23-0

ВСТУП

Проблема забезпечення продуктами харчування в світі останнім часом стає все гострішою. Зменшення земельних угідь, придатних для обробки змушує шукати шляхи підвищення врожайності рослин [4]. У зв'язку з цим у сучасному сільському господарстві актуальним напрямком досліджень є обробка насіння різними методами фізичного впливу з метою активації їх росту та розвитку, отже, і підвищення врожайності і стійкості рослинного організму до захворювань та шкідників, поліпшення існуючих та створення нових сортів таких важливих для людини рослин, як пшениця, жито, ячмінь, виробництво зерна яких в Україні є одним із стратегічно важливих напрямків зміцнення економіки держави [169].

Головним злаком земної кулі є пшениця. Вона слугує необхідним продуктом харчування. Виробництво зерна пшениці високої якості для хлібопечення, макаронних і кондитерських виробів – винятково важлива й актуальна задача. Дослідниками виявлено, що більш високим потенціалом генотипичної адаптації, в порівнянні з ярою пшеницею характеризується ячмінь, який є однією з основних зернофуражних культур [108]. Потенційні можливості цієї культури реалізовані ще далеко не повністю. Розробка і освоєння на практиці оптимізованих сортових технологій її вирощування з використанням сучасних технологій передпосівної обробки рослин дозволить отримувати конкурентну сировину, що відповідає європейському рівню вимог пивоварної промисловості.

У зростанні врожайності і збільшенні виробництва зерна важлива роль належить сорту. Однією з провідних проблем біологічної науки сучасності є збагачення флори новими видами, формами і сортами рослин, які найбільш повно відповідають запитам людини. Один з можливих шляхів розширення генетичного різноманіття культивованих видів злаків – залучення видів-родичів у міжвидову і міжродову гібридизацію для перенесення (інтрогресії) генів та їх алелів в оброблювані види [41, 247]. У науковій літературі давно обговорюються можливості об'єднання в одному генотипі таких господарсько-цінних ознак жита (*Secale cereale* L.) як висока морозозимостійкість, здатність проростати і давати стабільні врожаї на бідних ґрунтах з такими позитивними ознаками пшениці, як висока потенційна врожайність і гарна якість зерна [104, 119, 165]. У реалізації можливостей віддаленої гібридизації найбільші труднощі викликають бар'єри репродуктивної несумісності, стерильність і понижена життєздатність гамет і зигот [149]. Створення віддалених гібридів вимагає подолання бар'єрів несумісності на етапах проростання пилку, росту пилкових трубок, запліднення і формування насіння. Тому, пошук шляхів, які будуть сприяти підвищенню частоти зав'язуваності гібридних зернівок та покращення їх життєздатності при схрещуванні різних видів пшениці і жита має особливе значення.

Одним із найсучасніших методів, що забезпечує вирішення цього завдання, є експериментальний мутагенез, який підвищує ефективність віддаленої гібридизації, уможливорює створення нових сортів і цінного

вихідного матеріалу для селекції. Індукований мутагенез – одне із важливих джерел одержання нової спадкової мінливості [86, 87, 99, 144]. Мутагенез дає змогу досить ефективно змінити культурну рослину з метою поліпшення як окремих її ознак, так і отримання нових ознак, що не мають аналогів серед вже існуючого селекційного матеріалу або мають додаткові негативні якості. У сьогодення відома величезна кількість мутагенних чинників. Проте безпосередній інтерес для селекційної практики представляють небагато з них. Найбільш ефективно використовується у практичній селекції іонізуюче випромінювання, зокрема гамма-промені [102, 115]. Гамма-опромінювання у всіх дозах приводить до зростання гетерогенності структурної організації польових популяцій у ряді послідовних поколінь [127, 128], що може сприяти підвищенню ефективності віддалених схрещувань.

Поряд з високоенергетичними джерелами іонізуючої радіації різні дослідники вивчали також дію на організм і таких низько енергетичних фізичних факторів, як: лазерне випромінювання [2, 3, 179], електричне поле промислової частоти [201], НВЧ-енергія [21], імпульсне концентроване сонячне і електричне світло видимого спектра [203], видиме світло [62]. Відомо, що на відміну від іонізуючого випромінювання, електромагнітне випромінювання з довжиною хвилі від 400 нм до 800 нм не має ясно-вказаних шкідливих властивостей та мутагенних ефектів, але має стимулюючий ефект фізіолого-біохімічних процесів [195]. Проте, основні дослідження були проведені більше 20-30 років тому назад, коли в якості джерел світла використовувалися розжарувальна лампа або лампа низького тиску. В останні 5-10 років набули широкого розповсюдження напівпровідникові джерела світла з відповідними особливостями генерування оптичного випромінювання видимого діапазону. Зважаючи на виняткову особливість реакції рослин на оптичне випромінювання та його характеристики (густина потоку випромінювання, спектр, когерентність та інше) виникає необхідність перевірити адекватність реакції рослин на випромінювання даних джерел.

Дослідженню питання розробки методів подолання труднощів які виникають при застосуванні віддаленої гібридизації приділялось недостатньо уваги. Враховуючи велику роль материнського організму при формуванні насіння, в наших дослідженнях зроблена спроба підвищити зав'язуваність зернівок при гібридизації твердої і м'якої пшениці з житом, шляхом дії на материнський організм гамма-опромінюванням та оптичного випромінювання.

Ще однією важливою проблемою збереження генетичних ресурсів рослин є тривале зберігання насіння у життєздатному стані в генетичних банках. У зв'язку з нею актуальним є дослідження фізіологічних процесів, пов'язаних із витривалістю насіння до стресових чинників зберігання. Збереження життєздатності насіння протягом тривалого періоду часу, створення умов, що забезпечують їх довговічність як господарську і біологічну, так генетичну, представляє проблему великої ваги. З цією метою використовують передпосівну обробку насіння. У наших дослідженнях для передпосівної обробки насіння ячменю, що знизило схожість застосовували обробку оптичним випромінюванням червоного діапазону.

УМОВНІ ПОЗНАЧЕННЯ:

ЧС	червоне світло (660 нм)
ДЧС	далеке червоне світло (730 нм)
ЧС+ДЧС	послідовне опромінення червоним і далеким червоним світлом
рРНК	рибосомальна рибонуклеїнова кислота
ДНК	дезоксирибонуклеїнова кислота
ФАО	Продовольча і сільськогосподарська організація ООН
НААН	Національна академія аграрних наук України
⁶⁰ Со	радіоактивний нуклід хімічного елемента кобальту з атомним номером 27 і масовим числом 60.

РОЗДІЛ 1

ВИКОРИСТАННЯ ФІЗИЧНИХ МЕТОДІВ ВПЛИВУ НА РОСЛИННИЙ ОРГАНІЗМ З МЕТОЮ ІНТЕНСИФІКАЦІЇ СЕЛЕКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ

1.1. Фізичний мутагенез та його генетико-селекційне значення

Пошук шляхів збереження біорізноманіття є однією з ключових проблем біології 21 століття, а збереження та розширення пула генів культивованих видів - стратегічне завдання продовольчої галузі. Сучасна селекція ґрунтується переважно на використанні вже наявного генофонду рослин. Однак,

на сьогоднішній день генетичний потенціал вирощуваних видів пшениці майже вичерпано.

Значно розширювати рамки формотворчого процесу дозволяє мутагенез: спонтанний та індукований. Як відомо, спонтанні мутації обумовлені змінами у молекулярній структурі генів, числі або структурі хромосом. Вони є єдиним джерелом появи нових ознак та властивостей живих організмів. Мутаціям, як основному джерелу генетичного різноманіття належить основне значення в еволюції рослин [41]. Індукований мутагенез – одне із важливих джерел одержання нової спадкової мінливості [63, 86, 87, 99, 144]. Сьогодні в багатьох країнах світу реалізуються програми з використання експериментального мутагенезу в селекції рослин. Загальна кількість сортів, отриманих методом експериментального мутагенезу в світі, перевищує 2000. Дуже часто висока продуктивність мутантних сортів забезпечується принципово новими генами, що детермінують окремі цінні ознаки і властивості рослин [116]. Всі мутагенні фактори, які використовуються для створення нових форм, поділяються на фізичні, хімічні та біологічні. До фізичних мутагенів належать радіація, механічний вплив, температурний фактор, ультразвук. Радіація представлена електромагнітними та корпускулярними випромінюваннями. Найбільш ефективно використовується у практичній селекції іонізуюче випромінювання, зокрема гама-промені [102, 103, 115]. Гама-опромінювання у всіх дозах приводить до зростання гетерогенності структурної організації польових популяцій у ряді послідовних поколінь [127, 128].

Серед методів використання індукованих мутантів в гібридизації, на думку В.В. Моргуна та В.Ф. Логвиненко [116], найбільш суттєве значення мають: використання індукованих мутантів в гібридизації з метою отримання гетерозисних гібридів (в разі створення гібридної пшениці); передача мутантних генів за допомогою схрещувань з метою поліпшення сортів за окремими ознаками та властивостями; використання індукованих мутантів в гібридизації для отримання гібридних популяцій та селекції на їх основі ліній, сортів та синтетиків.

Одним з основних завдань мутаційної селекції рослин є вивчення генетичної активності мутагенних факторів з метою виявлення можливості максимального отримання спадкових змін форм та розширення можливостей

мутаційної селекції рослин. Метод експериментального мутагенезу використовують для різних селекційних цілей: одержання макромутацій і мікромутацій якісних і кількісних ознак для добору чи прямого практичного використання, подолання несхрещуваності віддалених форм, вплив на кросинговер у гібридів, пригнічення реакції несумісності у рослин, підвищення частоти транслокацій в гібридів між віддаленими формами, викликання поліплоїдії, стабілізація поліплоїдів для підвищення їх фертильності [89]. Деякі з цих напрямків мутаційного методу широко використовуються інші ж розробляються і потребують вдосконалення, особливо що стосується використання гамма-променів для подолання реакцій несумісності при гібридизації.

Більшість робіт по фізичному мутагенезу присвячені дослідям з малими дозами [96, 127]. На думку деяких авторів, найбільше значення в утворенні нового вихідного матеріалу, пристосованого до умов середовища, мають мікромутації, які утворюються під дією малих доз мутагенних факторів. На підставі цього, використання малих доз радіації вважається перспективним напрямком мутаційної селекції на адаптивну здатність [127]. Використання малих доз в мутаційній селекції може мати ряд переваг: індуковані малими дозами мутанти мають адаптовану природу і не супроводжуються негативними ефектами, які мають місце при великих дозах опромінення [128]. Але, чи можливо використанням малих доз забезпечити достатню зміну генотипу, щоб було можливо подолати бар'єри несумісності та несхрещуваності. Можна вважати доведеним, що цілісність генома виду захищена каскадом генетичних систем, що каналізують процеси генетичної мінливості і обмежують спектр доступних природних і штучних відборів рекомбінантів. Тому актуальним є завдання дослідити використання в селекції високих напівлетальних доз мутагенів.

Викликаний мутагенами мутаційний процес не направлений, тому індукуються різноманітні і, в основному, негативні мутації, які хоч і розширюють спектр генотипової мінливості [285], але викликають, як правило, пошкодження генотипу. Проте, як правило, з частотою 1:1000 – 1:10000 можливе одержання мутантів з підвищеною продуктивністю. Методом індукованого мутагенезу можуть бути одержані всі відомі форми стійкості рослин проти різних експериментальних факторів, що необхідно враховувати в селекційних програмах. М.Р. Козаченко [89] в результаті застосування методів експериментального мутагенезу, зокрема гама-випромінювання, одержав різноманітні мутації ярого ячменю.

Поряд з світовими колекціями кількох мільйонів зразків насіння основних сільськогосподарських культур, в яких нерідко є лише кілька відсотків вихідних форм з певними селекційно цінними ознаками, незаперечне значення для використання в селекції, яка ведеться, в основному, методом гібридизації, мають мутанти з бажаними змінами певних ознак рослин. Звідси велике значення світового мутантного генофонду багатьох десятків видів. В дослідженнях різних авторів показано ефективність деяких методів використання мутацій: включення в гібридизацію макромутантів з морфо-

біологічною контрастністю, мутантосортова гібридизація з використанням нестабільних мутацій, використання мутантів в якості материнської форми при гібридизації. Сучасна селекція зернових культур вступила в фазу – створення сортів нового покоління, сортів інтенсивного типу за рахунок короткостебельності.

1.2. Структурно-функціональна перебудова клітини рослинного організму залежно від дії гамма-випромінювання

Як відомо, характерною особливістю іонізуючого випромінювання є здатність впливати на організм навіть у малих дозах, причому цей вплив може проявитися через певний час після опромінення [93]. Єдиного механізму, відповідального за стійкість до дії радіації, імовірно не існує, хоча відомо, що адаптивне опромінення активізує репараційні процеси, зокрема, відновлення після шкідливого впливу [244]. А.І. Газієвим [35] було встановлено, що ступінь ураження живих організмів іонізуючим опроміненням залежить від виду, стану та специфіки організму, від умов опромінення, його фізичних особливостей, величини і потужності опромінення.

Радіоактивні елементи здатні проникати всередину опроміненого об'єкта і вступати у взаємодію з його структурами і компонентами, оскільки енергія квантів і заряджених частинок істотно перевищує енергію внутрішньомолекулярних зв'язків. Іонізуюче випромінювання призводить як до пошкодження хімічних зв'язків молекул, що входять до складу клітин, так і іонізації, або порушення молекул. Це, у свою чергу, змінює клітинні структури, порушує процеси обміну речовин і фізіологічні функції організму в цілому [48, 92]. Мутанти зміни генів часто призводять до зміни кодованого ними білка і зв'язаної з цим зміни його функції.

Різні види рослин потребують різних доз мутагенів. Вважається, що чутливість до опромінення визначається в основному обсягом клітинних ядер, плоідності і числом хромосом [36]. Мутаційний процес, як і чутливість, є системним явищем, що залежить від багатьох процесів на різних рівнях організації рослин [53]. Радіочутливість організму проявляється в післядії опромінення в вигляді його реакції на радіаційне ураження. Вона залежить від взаємодії, часом антагоністичної, факторів первинного ушкодження, трансформації і проявлення його в порушенні біологічних функцій, а також від репараційних можливостей організму [6].

Э.И. Преображенская і Тимофеев-Ресовський [147] порівнюючи радіочутливість біологічних об'єктів в філогенетичному аспекті, помітили, що вона підвищується при переміщенні по філогенетичному дереві вверх тобто з ускладненням їх організації. Виявилось, що для родини злаків полуплетальні дози лежать в межах 150-250 Гр. Виявлена різниця в чутливості до мутагенів сортів однієї й тієї ж культури [147, 164]. Встановлено, що найбільшою мутабільністю володіють гексаплоїдні форми пшениці. У тетраплоїдних пшениць спостерігається низька частота мутацій, а у диплоїдних мутації - або

вкрай рідкісне явище, або відсутні. Рослини, які виростили з насіння, що отримало мутагенний вплив, відрізняються значною депресією росту протягом усього вегетаційного періоду, включаючи стадію повного дозрівання. Різне зниження інтенсивності початкового росту та кінцевої висоти рослин викликають високі дози [115, 117].

Відомо, що, ефект малих доз радіації (до 200 Гр) реалізується в експресії синтезу білків теплового шоку [93]. Після опромінення рослин високими дозами гама-радіації синтезується *de novo* група низькомолекулярних білків, які не є продуктом розпаду високомолекулярних поліпептидів [90]. Вивчення характеру експресії генів рослинних клітин у відповідь на різні види стресу показало, що в таких умовах змінюється активність антиокислювальних ферментів [274]. Іонізуюче випромінювання призводить до пошкоджень молекул ДНК, що є сигналом до синтезу *de novo* репараційних ферментів, відповідаючих за стійкість [26]. У числі неспецифічних реакцій відзначені зміни в синтезі білків.

У відновлювальних процесах у випадку впливу мутагенного фактора може мати місце клітинна конкуренція. Як один з найцікавіших прикладів клітинної конкуренції у рослин можливо розглядати активацію «меристеми очікування» після індукуючого впливу, коли клітини вегетативного апекса заміщуються активно проліферуючими клітинними клонами генеративної меристеми. Прикладами клітинної конкуренції у рослин може бути елімінація мутантних клітин, які виникають внаслідок спонтанного або індукованого мутагенезу [94]. Зараз існує точка зору, що клітинна конкуренція є одним з механізмів гомеостазу, завдяки якому визначаються чисельність клітин і розміри зростаючої тканини, в тому числі і при пошкодженнях, стабілізується диференціація клітин, елімуються мутації [233, 251].

Е.А. Кравец (2008) у своїй роботі відмічає, що підвищення дози опромінення до напівлетальних призводить до зростання числа хромосомних аберацій, мікроядер і поліплоїдних клітин, однак у діапазоні високих доз число хромосомних аберацій, як правило, знижується. Елімінація клітин проходить за типом апоптозу, морфологічно проявляється через фрагментацію ядра або пікноз хроматину. Через, так званий апоптоз здійснюється реалізація клітинної конкуренції [299]. Клітинну конкуренцію, поряд з морфогенетическим апоптозом, стали розглядати як тип клітинної загибелі, що має вирішальне значення для забезпечення нормального розвитку та підтримки здорового стану різних органів [224].

1.3. Поєднання методів фізичного мутагенезу та віддаленої гібридизації в одному селекційному прийомі

В літературі показані закономірності поєднання мутаційної і комбінаційної мінливості в одному і тому ж організмі як в хімічному, так і в радіаційному мутагенезі. Гібридне насіння, в якого індукована мутація, є гетерозиготним відносно як мутацій, так і альтернативних ознак вихідних

сортів гібридів. В потомстві проявляється незалежне поєднання мутаційної і гібридної мінливості. Це забезпечує збереження індукованої мутантної ознаки. В той же час, внаслідок гібридного розщеплення в потомстві виникають різноманітні класи рослин з новим поєднанням ознак вихідних сортів гібридів і мутантних, що розширює мінливість гетерогенних форм [89].

1.3.1. Віддалена гібридизація як джерело збільшення селекційного різноманіття зернових

Однією з головних проблем біологічної науки сучасності є збагачення флори і фауни методом створення нових видів, форм і сортів рослин, які найбільш повно відповідають запитам людини. Важливе значення у вирішенні цих завдань належить віддаленій гібридизації, методу, який дозволяє значно збагатити генофонд культурних рослин і створити особливо широкий формотворчий процес, при якому виникають унікальні форми, які значно відрізняються від тих, що існували раніше [126, 142, 172].

Пшениця - основна хлібна культура більшості країн світу - широко вирощується від північних полярних районів до південних меж 5 континентів. У даний час для сільськогосподарського виробництва потрібні сорти пшениці інтенсивного типу, що поєднують комплекс господарсько-цінних ознак і біологічних властивостей [124]. Один з можливих шляхів розширення генетичного різноманіття культивованих видів пшениць - залучення видів-родичів в міжвидову гібридизацію для перенесення (інтрогресії) генів та їх алелів в культивуєми види [41, 247].

Вирішити це завдання можливо шляхом методу віддаленої гібридизації, яка є важливим фактором формоутворення у природі. В результаті гібридизації неспоріднених видів в одному організмі об'єднуються різні не тільки ядерні, але і цитоплазматичні геноми, що призводить до міжгеномних конфліктів. Досягнення високої продуктивності міжродових гібридів, зняття міжгеномних конфліктів можливо при збалансованій роботі об'єднаних в одній клітині генетичних систем. Це може бути результатом додаткового введення хромосомних фрагментів в ядерний геном одного із батьків [168, 210, 295], або змін, які проходять з ДНК органел [167, 223].

Віддалена гібридизація і аллополіплоїдія лежать в основі видоутворення багатьох покритонасінних рослин [290]. Крім того, віддалена гібридизація сприяє переносу генів між видами без зміни їх таксономічної приналежності [272]. Такий механізм, званий інтрогресивною гібридизацією, сприяє збільшенню генетичного різноманіття в природних популяціях, а в експериментальних умовах - для створення селекційно-цінних форм культурних рослин. В результаті віддаленої гібридизації відбувається не тільки реорганізація ядерних геномів, а й порушення ядерно-цитоплазматичних взаємовідносин, що в свою чергу впливає на життєздатність, фертильність і на прояв адаптивних ознак рослин [211, 212].

У науковій літературі давно обговорюються можливості об'єднання в одному генотипі таких господарсько-цінних ознак жита (*Secale cereale* L.) як висока морозо-зимостійкість, здатність проростати і давати стабільні врожаї на бідних ґрунтах з такими позитивними ознаками пшениці, як висока потенційна врожайність і гарна якість зерна [104, 119, 165, 299].

Константні тетраплоїдні тритикале ($2n=28$) вперше було отримано в 1932 р. професором В.Н. Лебедевим. При схрещуванні сорту озимої м'якої пшениці ($2n=42$) геномного складу AABBDD з культурним житом ($2n=14$) геномного складу RR селекціонери намагались об'єднати в одній рослині ознаки пшениці та жита. Серед таких гібридів отримали перші октоплоїдні форми тритикале. Октоплоїдні види отримують схрещуванням гексаплоїдних видів пшениці з диплоїдним житом з подальшим подвоєнням числа хромосом. Для створення таких тритикале використовують м'яку пшеницю. В подальшому для отримання тритикале ($2n=56$) широке застосування знайшла техніка подвоєння хромосом за допомогою колхіцину у амфігаплоїдів, отриманих від схрещування сортів м'якої пшениці з диплоїдним житом [44, 47]. Гексаплоїдні види - це похідна культура від гібридизації пшениці твердої (AABB) та жита (RR). [47].

Ті первинні гексаплоїдні тритикале, які створені на основі цитоплазми природних тетраплоїдних пшениць *T. dicocoides*, *T. dicocum*, *T. turgidum*, *T. polonicum*, *T. persicum*, *T. durum* з диплоїдним житом, мали невідповідність цитоплазменно-ядерних співвідношень ($C:N=1:1.5$), що можливо було причиною зниженої фертильності [250]. Гібриди між тетраплоїдною пшеницею та житом в більшій мірі стерильні, ніж гібриди першого покоління з участю гексаплоїдної пшениці.

Дьячук Т.И. [65] у своїх дослідях показав, що середня зав'язуваність гібридних зернівок у схрещуваннях м'яка пшениця × жито становила 15,3 %. Схрещування твердої пшениці з житом характеризуються більш яскраво вираженою постгамною несумісністю геномів пшениці і жита з порушеннями всього ембріо-і ендоспермогенеза, що було продемонстровано під час створення первинних гексаплоїдних тритикале [42-43, 45, 46, 181]. Середня зав'язуваність гібридних зернівок у таких схрещуваннях у дослідях Т.И. Дьячука [65] склала 28 %, а вихід зародків з них - всього 31 %.

Л.П. Хлебова [193] в своїй роботі встановила, що варіювання результатів схрещуваності на третину визначається умовами гібридизації (30,7 %). Переважний вклад у варіабельність даної ознаки (69,1 %) вносять невраховані фактори, що характеризуються як випадкова мінливість. Зокрема, до неї входять травми чешуй при кастрації молодих колосків, пошкодження перистого рильця злаків при запізнюванні кастрації, а також несвоєчасність запилення.

Останнім часом з'являються роботи, які свідчать про те, що процеси реорганізації геномів ядра і цитоплазми, що відбуваються при віддаленій гібридизації, у злаків, набагато складніше, ніж вважалось досі [280]. Типове для злаків материнське одnobатьківське спадкування органел у разі віддаленої гібридизації може бути змінено на двобатьківське. Присутність в зиготі двох типів органельних ДНК може створювати передумову як для селекції на користь тільки одного з двох типів, так і для рекомбінаційних процесів. Перші

факти, що свідчать про можливість двобатьківського спадкування мітохондріальної ДНК у злаків, були отримані на міжродових гібридах ячмінь-жита [289]. У роботі Laser et al. [265] було показано присутність батьківських і змінених копій *orf25* гена мітохондріальної ДНК у тритикале. Подібні результати були виявлені у пшениці на цитоплазмі жита, де ПЛР аналіз 5'-фланкуючого району 18S/5S мітохондрій показав існування у даної форми фрагментів двох типів - жита і пшениці [209].

За даними Т. П. Бланковської та Т. А. Трочинської [184] середня кількість антипод у пшенично-житніх гібридів другого покоління значно менша, ніж у пшениці та жита, а у третього покоління займає середнє положення між батьківськими сортами. У ряді поколінь пшенично-житні гібриди наближаються до материнської форми [185]. Це підтверджують і данні І. В. Гребенюка, який вказує, що у складному геномі тритикале переважають геноми пшениці (2:1) [47]. Така суттєва перевага хромосом пшеничних геномів над хромосомами жита визначає в цілому більшу подібність тритикале з пшеничною батьківською формою. Ця подібність особливо проявляється в морфології колоса (багатоквітковість колоска, опушеність члеників колоскового стрижня, поперечне розміщення верхнього колоска в колосі та його забарвленні).

Встановлено, що житній ядерцеутворюючий організатор не функціонує в оточенні пшеничних хромосом [261, 271]. Серед припущень про причини змін у стратегії функціонування антиподального комплексу амфідиплоїдів у порівнянні з батьківськими формами - певну роль можуть відігравати такі явища, як сепарація геномів батьківських форм, певні епігенетичні процеси модифікування ДНК в процесі онтогенезу, зміна просторової конформації ядра, а також розбалансування і можливі перебудови генетичного апарата гібридів [200, 262].

1.3.2. Бар'єри несумісності при віддаленій гібридизації

У реалізації можливостей віддаленої гібридизації найбільші труднощі викликають бар'єри репродуктивної несумісності, стерильність і понижена життєздатність гамет і зигот [149]. Створення віддалених гібридів вимагає подолання бар'єрів несумісності на етапах проростання пилку, росту пилкових трубок, запліднення і формування зернівок. Найбільш суттєвий бар'єр при всіх віддалених схрещуваннях (міжвидових і особливо міжродових) – обмежений ріст пилкових трубок. Відсутність запліднення при віддаленій гібридизації обумовлена генетичною несумісністю чоловічих і жіночих гамет та їх геномів, а загибель насіння – невідповідністю ендосперма і зародка. Механізми і системи контролю несумісності у вищих рослин детально розглянуті у роботах J. Heslop-Harrison [240] та ін.

Новітні роботи по синтезу нових віддалених гібридів дають можливість суттєво розширити межі генетичної мінливості, підвищити ефективність селекції за низкою лімітуючих ознак і при постійному покращенні ще довго

будуть займати провідне місце в наукових стратегіях, спрямованих на вдосконалення рослин. Але незважаючи на потенційну здатність геномів, хромосом та індивідуальних послідовностей ДНК до дрейфу між видами в процесі еволюції, геном пшениці, завдяки еволюції є досить збалансованою системою, захищеною кількома рівнями блокування інтродукції чужорідної спадковості [38]. Причому в єдиному ланцюзі закономірних, послідовних та взаємопов'язаних перетворень гамет, зародка та тканин гінецея, найбільш значущими є, в плані виявлення несумісності, етапи росту пилкових трубок та формування насіння. Саме на подолання цих критичних періодів спрямовані зусилля в процесі підвищення ефективності інтрогресивної селекції. Ще одна система захисту від проникнення чужерідної генетичної інформації – несумісність токсономічно-віддалених партнерів через механізми, котрі зводяться, з одного боку, до невідповідностей в темпах розвитку зародка та ендосперму і, з другого, - до непридатності (токсичності) метаболітів тканин материнської рослини для живлення зародка [38].

Можливо виділити наступні причини несхрещуваності, які виникають при віддаленій гібридизації злаків: несумісність пилку з маточкою, нежиттєздатність зародку і ендосперму, генетична несумісність пшениці з житом, ядерно-цитоплазматична незбалансованість віддалених гібридів. На подолання цих проблем були спрямовані наші зусилля у процесі підвищення ефективності схрещуваності різних видів і сортів пшениці ярої з житом ярим залежно шляхом дії гамма-опромінення на насіння материнської рослини.

Відсутність коадаптації у випадку самонесумісності чи віддаленої гібридизації виявляється у порушенні взаємодії пилку і пилкових трубок з тканинами маточки [84, 85, 178]. Несумісність розподіляють на несумісність двох типів – спорофітну і гаметофітну, що ґрунтується на відмінності генетичного контролю. Реакція спорофітного типу визначається генотипом диплоїдних тканин спорофіту, в той час як реакція гаметофітного типу залежить від гаплоїдного генотипу пилку. Поряд з розходженням генетичних механізмів типів несумісності мають і різний морфологічний прояв реакції, а також різні типи пилку, рилець і стовпчиків. Дані молекулярної біології свідчать про різницю молекулярної маси продуктів гена несумісності S в двох системах і про відсутність їх гомології [279]. Останнє може вказувати на незалежне походження гаметофітної і спорофітної несумісності.

Найбільш яскравим прикладом винятку із загального правила в прояві несумісності є представники род. Poaceae. Відомо, що у них при гаметофітному контролі ознаки реакція відбувається по спорофітному типу, на поверхні приймачки або в його волосках [241, 283]. Крім того, злаки мають 3-клітинні пилкові зерна, суху приймочку, покрите пелікулою, і суцільний стовпчик, тобто всі ознаки, характерні для видів зі спорофітним контролем. Тобто, морфологічне проявлення гаметофітного контролю несумісності злаків має фенотип, властивий спорофітному типу [241]. Наявність у род. Poaceae поряд з ознаками високої морфологічної та ембріологічної організації більш примітивного типу контролю несумісності, очевидно, зумовлено особливим

характером його еволюції, яку пояснюють дуплікацією локусу S, в результаті чого злаки мають дігетний гаметофітний контроль цієї ознаки [220, 255, 264].

При міжродових схрещуваннях, незважаючи на високий відсоток аномалій, частина пилкових трубок досягає зав'язі і проникає в зародковий мішок. Разом з нормальним ембріогенезом спостерігаються різні порушення цього процесу. Одні з них несуттєві, які призводять тільки до затримки у розвитку, тоді як інші дуже суттєві і викликають різні аномалії окремих органів або загибель зародків внаслідок відсутності їх диференціації [15, 16, 141]. Запліднення може не відбуватися або здійснюється тільки запліднення однієї яйцеклітини або центрального ядра. Б.В. Ригін [154] наводить приклад утворення беззародкових зернівок при схрещуванні пшениці з житом. Таке явище може бути результатом коли утворення зиготи не супроводжується формуванням нормального первинного ядра ендосперму, або утворення ендосперму при блокуванні злиття яйцеклітини зі спермієм [178].

Несумісність у широкому значенні слова при віддаленій гібридизації спостерігається не тільки у процесі опилення-запліднення, але і на етапах ембріонального розвитку, що проявляється у формуванні нежиттєздатних зародків і ендоспермів. За умови здійснення запліднення несумісність проявляється у вигляді аномального розвитку гібридних зернівок. Т.С. Фадеева, та інші [187] виділяють наступні порушення на цьому етапі: 1) дегенерація ендосперму в період його переходу від ядерного стану до клітинного; 2) порушення мітозу в ядрах ендосперму; 3) розростання ендотелію, 4) пригнічення та загибель ембріона. Критичними етапами розвитку при віддаленій гібридизації є і етапи розвитку гібридного зародка та ендосперму, як на стадії бластомерізації, так і органогенезу. Причому, більшість зародків гине на ранніх етапах розвитку, оскільки вже в процесі перших поділів клітин проявляються фактори антагонізму між двома геномами [38].

У життєздатності гібридних зародків велика роль належить материнському організму: чим більша невідповідність живильних речовин, які продукує і дає материнський організм, тим більша загибель гібридних зародків в ембріональній фазі [228]. У літературі наведено безліч даних про вплив ендогенних і екзогенних факторів (вік рослини, температура, біологічно-активні речовини та ін.) на характер прояву несумісності. Несумісність при віддаленій гібридизації можна подолати, діючи на материнський організм низькими температурами [15], фізіолого-активними речовинами [162], гамма-опроміненням [89, 116].

Життєздатність гібридного насіння залежить від комбінації схрещування [213], стану ендосперму [298] та зародка [75]. На схожість і життєздатність гібридних зернівок при віддалених схрещуваннях істотно впливає вибір материнської рослини. Отримання нежиттєздатних зернівок пов'язано з порушенням процесів індивідуального розвитку [185]. На рослинах твердої пшениці гібридні зернівки формуються дуже шуплі, що складаються в основному з покрівних тканин, майже без ендосперму і часто без зародка, з масою 1000 зерен до 6,0 гр. Такі зернівки практично не життєздатні при звичайних умовах вирощування. Така закономірність пояснюється впливом

материнської цитоплазми і геномних складом ендосперму гібридних зернівок. Цитоплазма кожного виду має свою біохімічну та цитогенетичну структуру, властиву тільки для даного виду. У злакових рослин ендосперм триплоїдний, що виникає в результаті злиття двох полярних ядер зародкового мішка материнського виду з спермієм пилкового зерна батьківського виду, а диплоїдний зародок утворюється від злиття яйцеклітини зі спермієм. Отже, у гібридів геномна конституція зародка завжди однакова, а у ендосперму якісно різна [104].

У таких гібридів формування чоловічих і жіночих гамет у процесі мікро-і макроспорогенеза супроводжується значними аномаліями через відсутність цитогенетичної спорідненості між хромосомами геному R жита і D м'якої пшениці. У результаті цих явищ гібриди F_1 мають низьку продуктивність [104].

Важливу роль у розвитку зернівки у цілому та зокрема функціонуванні зародкового мішка відіграє антиподальний комплекс. Антиподи функціонують як метаболічний центр поглинання, трансформації, синтезу та транспорту живильних речовин до зародкового мішка [18, 76, 197]. Особливості функціонування антиподального комплексу обумовлені процесами, що відбуваються під час розвитку жіночих генеративних структур.

Т.П. Бланковська [19] виділяє критичні періоди в розвитку зародкового мішку: політенія хромосом в клітинах антипод, поділ антипод зародкового мішку. Автором встановлено, що у F_1 *Tt.aestivum* x *S.cereale* зародковий мішок, як правило, дегенерує ще до цвітіння рослин. У F_2 цих гібридів співвідношення об'ємів ядер клітин зародкового мішка перед цвітінням рослин залишається майже таким, як в сформованому зародковому мішку. Середній об'єм ядер антипод у ньому менший за об'єм ядра яйцеклітини через те, що не відбувається політехнізація хромосом. Такі зародкові мішки не життєздатні. Також встановлено, що в деяких зародкових мішках форм *Triticosecale* – антиподи, які відіграють важливу роль в синтезі і транспорті речовин, зовсім не ділились.

Пшенично-житні гібриди другого покоління являють собою організми зі складом геному AABBDDRR з певним ступенем анеуплоїдії. Саме наявність усіх або більшості гомологічних хромосом робить можливим розвиток генеративних структур, і зокрема, проходження макроспорогенезу. Тим не менш, певна генетична нестабільність у рослин другого покоління існує, і вона є причиною відхилень у розвитку зародкового мішка [18]. Цим же Т.П. Бланковська та Т.А. Трочинська [184] пояснюють і встановлену ними меншу кількість антипод у зародковому мішку другого покоління.

Утворення гібридної зернівки при міжвидовій гібридизації ще не гарантує одержання гібридних рослин, тому що на ранніх етапах їх росту спостерігається значна, а в деяких випадках і повна загибель. Основна причина загибелі гібридних рослин першого покоління полягає в порушеннях, які виникають при формуванні гібридного зародка і ендосперму, що веде до повільного або повного пригнічення проростання насіння [141]. Аномалії розвитку, які проявляються на стадіях до і після проростання насіння звичайні серед віддалених гібридів. В основі їх лежить генетичні фактори і фізіолого-

біохімічна взаємодія материнської і зародкової тканини, що призводить до абортів зародка [270].

Схожість та життєздатність гібридних зернівок залежить від комбінації схрещування та вибору материнської рослини при схрещуваннях. Так встановлено, що більш висока схожість гібридних зернівок була у комбінації схрещування, де материнською формою виступила м'яка пшениця [15, 198, 199]. Як встановила В.П. Баннікова (1986), формування гібридних зернівок у комбінації схрещування *Tr. Durum* x *Secale cereale* проходить у 25 % запліднених насінневих зачатків. Схожість їх дуже низька і складає в середньому 9 %. S. Wakakuva [296] на підставі своїх експериментальних даних прийшла до висновку, що схожість гібридних зернівок знаходиться у зворотній залежності від легкості зав'язування. Вона вважає, що при віддалених схрещуваннях використання м'якої пшениці як материнської форми хоча і приводить до утворення незначної кількості гібридних зернівок, але воно добре виповнене і має високу схожість. Висока схожість гібридних зернівок у комбінації схрещування, де материнською формою виступає м'яка пшениця, на думку А.Е. Watkins [298], пояснюється різною кількістю хромосом в ендоспермі гібридних зернівок, коли материнською формою виступає тверда пшениця.

Як вважає В.П. Баннікова [15, 16] відсутність єдиної точки зору на несхрещуваність обумовлюється не тільки недостатньою вивченістю процесів запилення-запліднення, особливо у фізіологічно-біохімічному відношенні, але і наявністю багатьох факторів, які викликають несхрещуваність. Це такі фактори: невідповідність строків цвітіння; просторова ізоляція; фізіологічна і генетична віддаленість як природний результат дивергентної еволюції; виробництво спеціальних фізіологічних і генетичних механізмів, які дозволяють відрізнити свій геном від чужого і забезпечують здатність до специфічних реакцій з похідними свого і чужого геному.

Можливо зробити висновок, що в основі труднощів при використанні методу віддаленої гібридизації в селекції рослин лежать генетичні причини, які ведуть до структурної і функціональної незбалансованості, що проявляються через різноманітні цитоембріологічні і фізіолого-біохімічні процеси. Вивчення їх дозволить більш ефективно використовувати віддалену гібридизацію з метою створення сортів рослин, стійких до несприятливих ґрунтово-кліматичних умов, хвороб і шкідників. Пов'язано це в першу чергу з тим, що потенціал адаптивної генотипової мінливості доступних селекціонеру при внутривидовій гібридизації в багатьох випадках не дозволяє значно покращити види, що вирощуються. У той же час можливості віддаленої гібридизації дозволяють задовольнити потребу людини в продуктах харчування, а промисловість в сировині. Тому пошук нових методів подолання несумісності при віддаленій гібридизації, які будуть сприяти підвищенню частоти зав'язуваності гібридних зернівок та покращення їх життєздатності при схрещуванні різних видів пшениці і жита, є актуальним завданням і має особливе значення.

Несхрещуваність, проембіональні бар'єри несумісності у пшениці долались шляхом підбору батьківських компонентів, виявленням генотипів з

високою схрещуваністю, а також за рахунок використання ефектів kr-генів, які впливають на ріст пилкових трубок, та rh-генів, що контролюють спарювання хромосом [38]. Але, питанню поєднання цих методів з фізичним мутагенезом приділено недостатньо уваги, що може буде більш результативним.

1.4. Довговічність та життєздатність насіння польових культур

Важливою ланкою в ланцюзі заходів із збереження різноманіття рослинних ресурсів є мобілізація на міжпопуляційному і внутрішньопопуляційному рівнях їх організації генотипів, що відображають всю сукупність видових ознак. Для рослинних ресурсів збереження сукупності видових ознак упирається, перш за все, в необхідність підтримки життєздатності фонду насіння в умовах, що не порушують їх генетичну цілісність. Для цього створені банки насіння. Але навіть в таких умовах насіння з часом старіє і втрачає життєздатність.

Біологічна довговічність це той проміжок часу, протягом якого хоча б якась частина насіння зберігає життєздатність і може прорости. Господарська довговічність насіння визначається тим часом, протягом якого за схожістю воно відповідає вимогам державних стандартів [177]. Під генетичною довговічністю розуміється проміжок часу, протягом якого у партії насіння зберігається генетична цілісність. На думку ФАО, генетична цілісність насіння зберігається до того часу, поки його життєздатність знаходиться на першому етапі зниження, тобто поки в партії зберігається не менше 80-90 % живого насіння. Подальше зниження життєздатності приводить до того, що в насінні різко зростає мутаційний процес.

Наявні факти видової та генотипової специфіки [105] довголіття насіння вказують на еволюційну детермірованість цієї ознаки [55]. Є підстави вважати, що в силу гетерогенності генофонду, що представляє собою сукупність диференційованих генотипів, життєздатність насіння в межах адаптивної норми видової ознаки може бути диференційованою і на популяційному рівні. У зв'язку з цим можна очікувати, що різні види, видові популяції і сорти рослин будуть відрізнятися за темпами старіння насіння. З цього приводу висловлюється думка, що старіння є тимчасовою функцією, що описує залежність між віком і вірогідністю загибелі. Відзначається, що в процесі функціонування біологічної системи надійність її окремих елементів з часом знижується за рахунок зростання в них частоти відмов [50]. У цій інтерпретації між процесами старіння насіння і рослинного організму багато спільного. Відмінності лише в тому, що в сухому насінні пошкодження, що виникають консервуються, не репаруючись до моменту їх проростання. У геронтологічній літературі вказується на системний характер явища старіння [205]. Наводяться відомості про різну, в тому числі генетичну природу цих ушкоджень [189].

1.4.1. Причини зниження життєздатності насіння польових культур в процесі зберігання

Для оцінки функціональних порушень життєздатності насіння має значення такий інтегральний показник як їх схожість. Виходячи з літературних даних, старіння обумовлює зниження показників життєздатності насіння, а значить схожості та виживаності у більшості культур [33, 50, 106, 205].

Після тривалого зберігання насіння у рослин, в них посилюється спонтанний мутагенез, одним з проявом якого є збільшення кількості хромосомних аберацій в перших мітозах, у рослин які вирости з цього насіння, також можуть спостерігатися цитологічні, генетичні та метаболічні зміни [155], у тому числі підвищення частоти хромосомних аберацій в перших мітозах. Клітини з серйозними хромосомними порушеннями можуть елімінуватися в ряду клітинних поділень на протязі онтогенезу рослин та не доходить до мейотичного поділу [277]. О.А. Задорожная з співавторами [71, 72], напроти, відмічає, деяке зменшення порушень в перших мітозах та збільшення в мейозі на стадії тетрад. Останнє, на думку авторів викликане порушеннями функції веретена поділу. Порушення в ході мейозу можуть приводити до утворення нежиттєздатного пилку, неповноцінних гамет, що в свою чергу може викликати загибель рослин у наступних поколіннях [155]. Клітини з незначними порушеннями хромосом, генетичними порушеннями в формі рецесивних мутацій можуть зберігатися, ці порушення можуть проявлятися згодом [277]. Таке явище, зокрема, може мати місце під час тривалого зберігання насіння в генбанках.

Махти-заде у своїй роботі відмічає втрату генетичної цілостності у процесі зберігання насіння [111]. Стоянова [292] відмічає, що загальний ефект старіння та регенерації насіння на генетичну цілісність зразків може бути описаний як функція насіневої продуктивності на біотип, внутрішньосортового фракційного складу, кількості репродукцій та розмірів зразка.

Якщо вплив процесу старіння насіння на кількість генетичних порушень проростків в літературі освітлено, то про хід метаболічних процесів зустрічаються лише поодинокі дані. Так Ю. О.Лінник, В. В.Жмурко, Р. Л. Богуславський [106] показали, що старіння викликає зниження активності амілаз у насіння ячменю. На думку авторів це можливо пояснюється частковою втратою білками нативної конформації, або порушенням синтезу ферменту.

1.4.2 Можливості підвищення і відновлення життєздатності насіння після тривалого зберігання

Збереження життєздатності насіння протягом тривалого періоду часу, створення умов, що забезпечують їх довговічність як господарську так і генетичну, представляє проблему великої ваги. Схожість насіння в лабораторних умовах падає досить швидко, його доводиться пересівати кожні 3-5-7 років, залежно від видових особливостей. Часті пересіви не тільки вимагають великих

економічних витрат, але і несуть небезпеку механічного та біологічного засмічення (можливо, в результаті перехресного запилення), втрату зразків під впливом несприятливих факторів зовнішнього середовища, а також відбувається природна зміна співвідношення біотипів у поліморфних зразках, що в кінцевому підсумку може призвести до втрати цінних генотипів в колекції. У зв'язку з цим актуальним є питання організації тривалого зберігання насіння, що потребує розробки методик підвищення життєздатності насіння [118, 175]. На зразках пшениці, вівса було показано, що навіть якщо схожість зразка падає до одиничних відсотків, її можна відновити [188].

За допомогою допосівної обробки насіння можливо також регулювати і життєздатність рослин, підсилюючи обмін речовин у проростків. Відповідно до сучасних концепцій для допосівної обробки насіння використовуються різноманітні фактори, які умовно можливо розділити на: 1) фактори хімічного походження: макро- і мікроелементи, вітаміни, ростактивуючі речовини, органічні кислоти, інсектициди, фунгіциди, мутагени і т.ін; 2) речовини біологічного походження: рослинні і тваринні екстракти, компости, біо- і бактеріальні препарати; 3) фізичні фактори: повітряно-тепловий підігрів насіння, геомагнітні поля, випромінювання, ультразвук, понижені і підвищені температури, стратифікація і т.д [149]. Покращення росту і розвитку рослин відбувається в результаті активізації різноманітних метаболічних процесів і покращення росту і розвитку самої клітини за рахунок активізації ферментних систем [79].

Для зупинки негативної післядії інтенсивної хімізації на екосистеми і здоров'я людини необхідні інші підходи, суть яких повинна зводитись до використання екологічно-чистих методів допосівної обробки насіння.

1.5. Оптичне випромінювання в селекції.

Вплив оптичного випромінювання на ріст та розвиток

Поряд з високоенергетичними джерелами іонізуючої радіації різні дослідники вивчали дію на організм і таких низько-енергетичних фізичних факторів, як: лазерне випромінювання [2, 3, 179], електричне поле промислової частоти [201], НВЧ-енергія [21], імпульсне концентроване сонячне і електричне світло видимого спектра [203], видиме світло [62].

В даний час отримано великий експериментальний матеріал, який вказує на можливість виникнення світлових мутацій у рослин під дією випромінювань різних джерел: природного світла, імпульсного концентрованого сонячного світла, у тому числі опромінення світлом ксенонових і різних за спектром ламп; імпульсного концентрованого електричного світла; поляризованого і монохроматичного світла; когерентного випромінювання лазерів [115].

Відомо, що на відміну від іонізуючого випромінювання, електромагнітне випромінювання з довжиною хвилі від 400 нм до 800 нм, яке належить до діапазону видимого світла не має яскраво-виражених шкідливих властивостей. Відомі роботи деяких авторів, які використовували у експериментальному

мутагенезі для створення вихідного матеріалу - лазерне випромінювання [20, 30, 34, 113, 186, 196]. В роботах О.Н. Габовой [34] показана можливість отримання під впливом лазера спадкових змін ячменю. Е.В. Устюговою [186] показана можливість отримання спадкових змін на культурі ячменю під дією червоного лазера і далекого червоного світла на сухе, замочене і насіння, що наклюнулось.

Відомо, що ріст та розвиток рослин, контролюється генетичними детермінантами, продуктами їх експресії і сигналами зовнішнього середовища. До числа головних зовнішніх факторів, які впливають на морфогенетичні процеси в клітинах рослин, належить світло. Світло – є матеріальною та енергетичною базою для реалізації генетичних програм автотрофної рослини, виступає як зовнішній сигнал, за рахунок якого здійснюється взаємодія геному з навколишнім середовищем [206].

Велике значення для фоторегуляції має спектр оптичного випромінювання. Проведено велику кількість експериментальних досліджень, які встановили, що при обробці насіння овочевих та зернових культур найбільшою фізіологічною активністю володіє випромінювання, що перебуває в червоній області спектра: 630-660 нм [98, 182].

Експресія світлорегулюючих генів у рослин контролюється різними класами фоторецепторів, діючих через різні сигнальні молекули. В детекції інтенсивності, тривалості випромінювання та довжини світлохвиль приймають участь три обширних класи фоторецепторів: фітохроми, кріптохроми і фототропіни [214, 216, 218, 221, 229, 236, 253, 260, 266, 267]. Фітохроми сприймають і трансдукують світловий сигнал у червоній області (660-730 нм) [266, 275, 286]. Рослини містять, принаймні, п'ять фітохромів - А, В, С, D і Е, які розрізняються за фізіологічною роллю [235]. Початкові етапи росту рослин – проростання насіння, морфогенез литків та стебел, розвиток хлоропластів та становлення автотрофного типу живлення – тісно пов'язане з функцією фітохрому [157, 245, 256, 287]. Відомо, що фітохром є рецептором, що регулює життєво-важливі біохімічні і фізіологічні процеси (активує проростання насіння, деетіоляцію при появі проростка над поверхнею ґрунту, формування фотосинтетичного апарату, фотоперіодизм, індукцію цвітіння, розпад запасних вуглеводів, жирів і білків, стимулює поділ клітин, впливає на біосинтез ДНК, РНК, білка, хлорофілу, каротиноїди, вуглеводів та інше [31, 194, 202].

Фітохром володіє довгохвильовими максимумами поглинання при 660 і 730 нм, тобто $\Phi_{\text{червона}}$ форма фітохрому ($\Phi_{\text{ч}}$) і $\Phi_{\text{далекло червона}}$ форма ($\Phi_{\text{дчс}}$) відповідно. Червона та далекочервона форми фітохромом розрізняються за конформацією білкового носія. Перехід форм $\Phi_{\text{ч}}$ - $\Phi_{\text{дчс}}$ супроводжується конформаційними перебудовами. Спочатку фітохромбілін переходить в електронно-збуджений стан, потім в результаті його фотохімічної дезактивації утворюється первинний фотохімічний продукт, і нарешті, утворюється активна далеко червона форма фітохромом. Як правило, ланцюг перетворень відбувається одночасно за декількома паралельними шляхами, тобто має місце гетерогенність інтермедіатів, кожен з яких характеризується своїми параметрами утворення і розпаду. Крім того, світло поглинає не тільки $\Phi_{\text{ч}}$ -форма, а й інтермедіанти [31].

В літературі останніх років наведені дані, що переривання стану спокою насіння різними способами контролюють PhyA та phyB [207]. PhyB забезпечує класичну фотозворотню реакцію, відповідаючи на дію ЧС та ДЧС, більшої інтенсивності ніж phyA. Дія phyA – нефотозворотня, вона викликає проростання насіння при дії ДЧС [254, 268, 284]. Світлові реакції фітохромів на повторне освітлення пов'язують з темною реверсією. Припускають, що з димерів фітохрома тільки гетеродимери ФчсФдчс переносять темнові звернення [237, 276].

На прикладі *Arabidopsis* виявлено, що експресія РНУ А гену негативно регулюється світлом, репресія виникає на транскрипційному рівні одразу після надходження світлових сигналів та проявляється у зниженні рівня синтезу фітохромів. Отже, біосинтез phy A білків регулюється та координується світлом на транскрипційному рівні [291].

Слід сказати, також, що оскільки фітохромів в рослинних клітинах дуже небагато і мала кількість енергії, поглинена цим пігментом, можуть викликати великі фізіологічні зрушення, очевидно, що первинне поглинання фотонів має бути пов'язане з клітинною реакцією рослин якимось механізмом. Такий механізм міг би регулюватися генами, їх активністю, активністю ферментів, властивостями мембран або вмістом гормонів. У зв'язку з тим, що ферменти є білками та їх синтез визначається процесами трансляції і транскрипції, стан фітохрому повинен впливати або на один з цих процесів, або на обидва. Не відомо, як фітохром на це впливає. Він міг би зв'язуватися з ядерним хроматином, здійснюючи таким чином дію на синтез РНК і білка [98, 282, 286].

Взаємодію червоного світла з біооб'єктом умовно можна поділити на 4 етапи: первинні процеси поглинання квантів світла молекулами акцептора-фітохромом, можлива і поляризація біомембран; іонна внутрішньо- і міжклітинна диференціація за рахунок зміни транспортних властивостей мембран; зміна співвідношення ймовірностей каналів хімічних перетворень і зміна кінетичної схеми протікання процесів: появи фізіологічно і генетично виражених реакцій на фотовплив з боку цілісної системи [64].

Більшість досліджень спрямовані на вивчення швидкої відповіді, тобто безпосередньо після опромінення або протягом доби після опромінення червоним світлом [235, 259, 266, 269]. Разом з тим, пролонговані ефекти активації фітохромом фізіолого-біохімічних процесів, ріст і розвиток рослин досліджені недостатньо.

Висновки до розділу 1

Проведений аналіз літературних даних з історії і досягнення селекції ярих злаків вказує на принципову важливість методів фізичного мутагенезу, віддаленої гібридизації та використання оптичного випромінювання. У розділі розглянуто і проаналізовано результати наукових робіт вітчизняних та закордонних авторів з питань використання фізичного мутагенезу в селекції та

зокрема віддаленої гібридизації, несумісності рослин, що використовуються у схрещуваннях.

У розділі наведено існуючі гіпотези дії гамма-випромінювання та оптичного випромінювання на рослинний організм. На підставі літературного огляду можна зробити припущення, що дія як жорсткого іонізуючого гамма-випромінювання так і оптичного випромінювання координує головні регуляторні механізми рослинної клітини, які впливають на загальний перебіг метаболізму насіння, що дуже важливо для інтенсифікації селекційного процесу ярих злаків. Недостатньо необхідних відомостей про особливості схрещуваності різних видів пшениці ярої з житом ярим залежно від дії різних доз гамма-випромінювання на насіння материнської рослини та механізмів впливу гамма-випромінювання та оптичного випромінювання на насіння.

Обгрунтована необхідність підвищення життєздатності насіння, яке частково або повністю втратили її при тривалому зберіганні і використання з цією метою передпосівної обробки насіння, зокрема такого екологічно-чистого методу як обробка оптичного випромінювання червоного діапазону. Обговорюються питання впливу даного спектру на фізіолого-біохімічні процеси рослинного організму.

Якщо акцептори світла при фотоморфогенезі, а також первинні фотохімічні реакції більш-менш з'ясовані, то питання про природу подальших стадій реалізації біологічного ефекту становить предмет жвавих дискусій. Цілком очевидно, що в першооснові морфологічних відповідей повинні лежати певні зміни метаболізму. Проте, до цих пір не вдалося виявити ключову гілку метаболізму на яку в першу чергу діяв би фітохром.

Таким чином, вищезазначені питання є актуальними, а їх опрацювання має становити вагомий внесок до селекційної науки. На вирішення цих питань і були спрямовані дослідження, представлені у даній дисертаційній роботі.

РОЗДІЛ 2

УМОВИ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Умови проведення дослідів

Полеві досліді проводили у 2008-2010 рр. на дослідному полі Харківського національного аграрного університету ім. В.В. Докучаєва. Зона, в якій розміщене дослідне поле університету, відноситься до підзони нестійкого зволоження північно-східного Лісостепу України, до якого відноситься і Харківська область. Ґрунти дослідного поля представлені слабозмитими чорноземами на лесових породах і червоно-бурих глинах і займають 94,9 % його площі. За механічним складом це важкосуглинкові ґрунти, які мають $pH=6,7$, тобто значення близьке до нейтрального, гідролітичну кислотність 1,3. Потужність гумусових горизонтів дорівнює 90-120 см. В орному горизонті 0-20 см міститься до 5,35 % гумусу, кількість якого поступово зменшується з глибиною. Ґрунти дослідного поля відносно однорідні, що є однією з умов одержання достовірних результатів і мають високу родючість [191]. Вегетаційний період основних сільськогосподарських культур в зоні характеризується нестійким зволоженням. Середньорічна температура повітря складає + 6,8 °С. Сума активних температур (вище + 10 °С) – 2600-2700 °С. Тривалість періоду з температурою вище + 10 °С – 160-170 днів. Середня багаторічна кількість опадів становить 511 мм, більша їх частина випадає під час вегетації сільськогосподарських культур. Харківський ґрунтово-кліматичний район характеризується дуже частими посухами, сухими східними вітрами, значними перепадами температури і відносною вологістю повітря у літній період, що у кінцевому результаті призводить до значних коливань врожаю зерна пшениці ярої та ячменя ярого.

Роки досліджень різнилися між собою за погодними умовами. Відмінності погодних умов дозволили дати об'єктивну агроекологічну оцінку досліджуваним варіантам основної обробітки ґрунту. З одного боку це ускладнює процес аналізу, а з іншого, дає можливість ширше дослідити багатобічність зв'язку між погодними умовами і продуктивністю зернових культур.

Інформаційною базою такого аналізу стала метеостанція ХНАУ ім. В.В. Докучаєва. Використовувались показники: середня місячна температура повітря, сума опадів за місяць, сума активних температур вище 10 °С і гідротермічний коефіцієнт Селянінова (ГТК). Два останні показники розраховувались за період активної вегетації та за період вегетації зернових (квітень-липень) окремо.

Температура повітря протягом вегетаційного періоду 2008 р. характеризувалась наступними особливостями. Середньодобова температура повітря у другій декаді квітня становила 10,9 °С, що було достатньо для проведення посіву рослин пшениці ярої. Кількість опадів у третій декаді квітня становила 44,5 мм, що сприяло накопиченню запасів вологи в орному шарі ґрунту та появі своєчасних сходів пшениці ярої (рис. 2.1).

У першій та другій декадах травня спостерігалась прохолодна з опадами погода. Середня декадна температура повітря була нижче кліматичної норми на 3,7 °С і 1,5 °С відповідно. Опадів за декади випало 141 % і 127 % від норми відповідно.

У другій декаді червня спостерігалась тепла з дощами погода. Середня декадна температура повітря була на 2,3 % вище кліматичної норми. Опадів за декаду випало 305 % від норми. Перша декада липня характеризувалась помірно теплою з дощами погодою. Середня декадна температура повітря була на 0,7 % нижче кліматичної норми. Опадів за декаду випало 260 % від норми.

Друга декада серпня характеризувалась спекотною і сухою погодою, яка сприяла настанню фази воскової стиглості для рослин ярої пшениці і дало можливість своєчасно без витрат зібрати врожай. Отже, погодні умови вегетаційного періоду 2008 р. були надзвичайно сприятливими для рослин пшениці ярої. Але прохолодна волога погода у травні викликала затримку генеративного розвитку (тобто переростання рослин) і тим самим спричинила вилягання пшениці ярої.

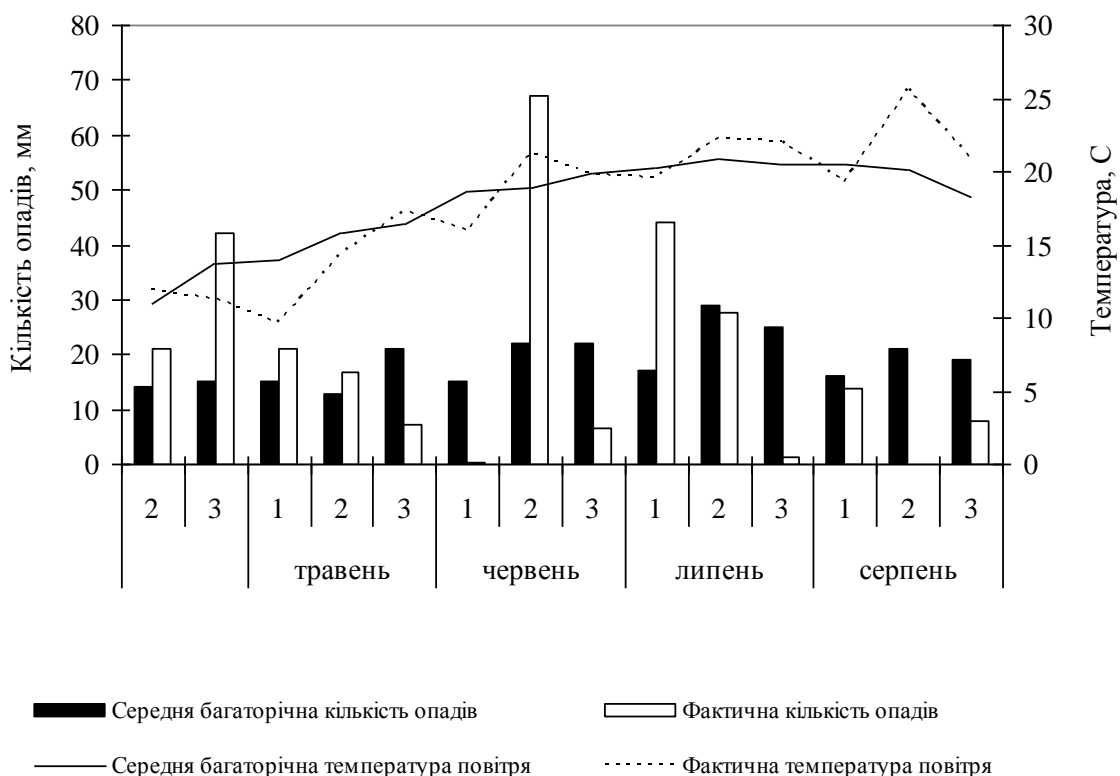


Рис. 2.1. Хід середньої декадної температури та кількості опадів за вегетаційний період пшениці ярої у порівнянні з середньобагаторічною (Дослідне поле ХНАУ, 2008 р.).

Веgetаційний період пшениці ярої у 2009 р. характеризувався наступними особливостями (рис. 2.2). Найтеплішою була третя декада червня – 24,7 °С та друга декада липня – 25,8 °С. Температура повітря протягом вегетаційного періоду 2009 р. розподілялась нерівномірно (рис. 2.2). Середньодобова

температура повітря у другій декаді квітня становила 10,8 °С, що було достатньо для проведення посіву пшениці ярої. У першій декаді травня середньодобова температура повітря досягла 20,9 °С, що сприяло появі своєчасних сходів пшениці. Сума опадів за травень склала 42,9 мм, що було на 10 мм менше порівняно із багаторічною нормою але оптимальним для періоду посів – сходи. У другій і третій декаді червня температура повітря була достатньою для проходження фаз кушіння та виходу у трубку і коливалася у межах 17,0 – 26,7 °С. У липні температура повітря поступово підвищувалась і досягала 30 °С. Опадів випало 95,3 мм, що було більше середньої багаторічної норми на 28,3 мм. Така кількість опадів була достатньою для проходження фази цвітіння. У серпні кількість опадів становила 56,1 мм, що на 2,8 мм більше середньобагаторічної норми.

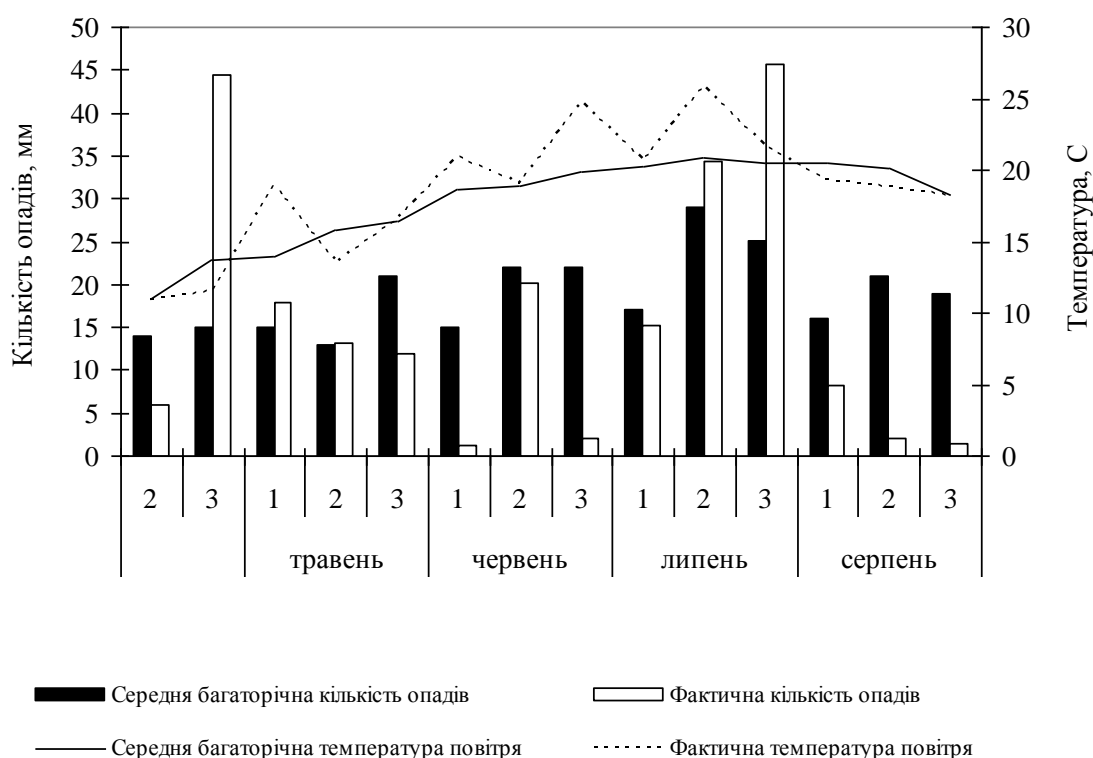


Рис. 2.2. Хід середньої декадної температури та кількості опадів за вегетаційний період пшениці ярої у порівнянні з середньобагаторічною (Дослідне поле ХНАУ, 2009 р.).

Сума активних температур за вегетаційний період склала 2432,5 °С. Для досягнення стиглості досліджуваних сортів пшениці ярої потрібна сума біологічних температур у межах 1500 – 1800 °С.

Опади протягом вегетаційного періоду розподілялись нерівномірно. Сухих декад спостерігалось п'ять, дуже зволжених три. Так, найбільше дощів випало – у третій декаді квітня, другій та третій декаді липня, відповідно 44,5, 34,3, 45,7, мм. Сума опадів за вегетаційний період склала 225,60 мм, що на 39,3 мм менше багаторічної (рис. 2.2).

Таким чином, вегетаційний період 2009 р. для пшениці ярої характеризувався достатньою температурою повітря та надмірною кількістю опадів в основні періоди росту та розвитку культури.

Веgetаційний період пшениці ярої у 2010 р. характеризувався наступними особливостями (рис. 2.3). Найтеплішою була перша та друга декада серпня – 28,9 °С та 26,9 °С відповідно, та друга декада липня – 25,6 °С.

Кількість опадів протягом вегетаційного періоду розподілялась нерівномірно. Сухих декад спостерігалось три, дуже зволжених дві. Сума опадів за вегетаційний період склала 241,4 мм, що на 23,5 мм менше багаторічної норми. У першій та другій декаді серпня не випало жодного дощу, дуже мало дощів випало у третій декаді червня. Найбільше дощів випало у першій та другій декадах липня, відповідно 31,6, 42,3 мм, що становить 109 – 365 % від норми (рис. 2.3).

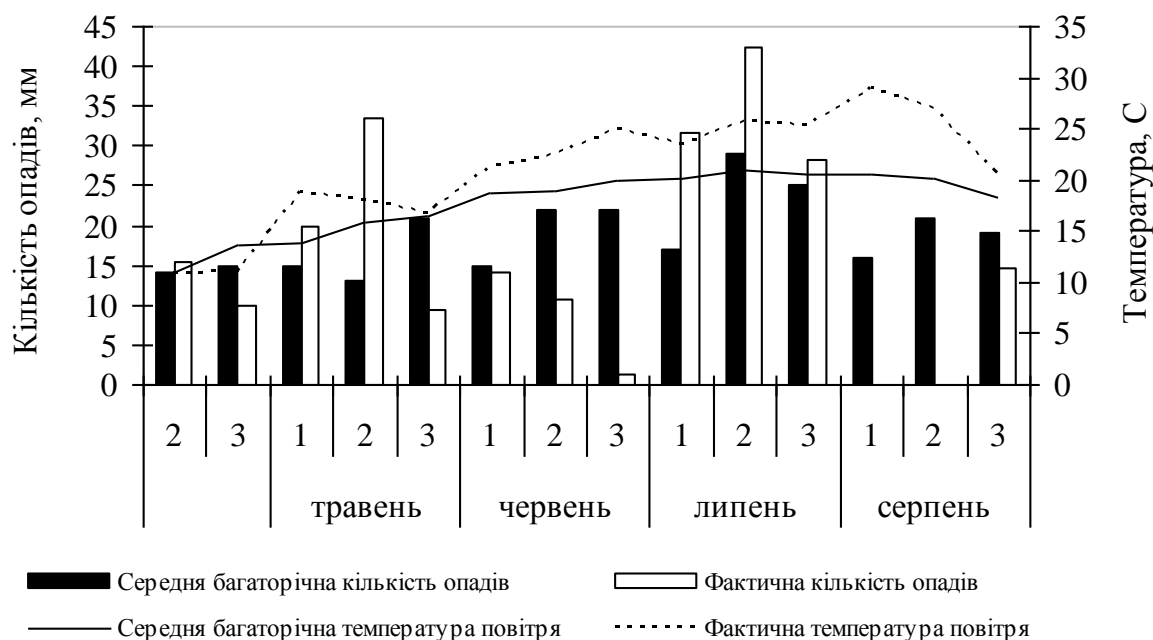


Рис. 2.3. Хід середньої декадної температури та кількості опадів за вегетаційний період пшениці ярої у порівнянні з середньобагаторічною (Дослідне поле ХНАУ, 2010 р.).

Середньодобова температура повітря у другій декаді квітня становила 10,83 °С, що було майже достатньо для проведення посіву пшениці ярої. У другій декаді травня середньодобова температура повітря становила 17,8 °С. Сума опадів за травень склала 63 мм, що було на 14 мм більшою порівняно із багаторічною нормою. Таким чином, температура повітря та сума опадів була достатньою для періоду посів – сходи. У червні місяці температура повітря коливалася у межах 17,4 – 26,9 °С. Опадів випало 26 мм, що було у 2 рази менше середньобагаторічної норми. Зазначена кількість опадів була не достатньою для проходження періоду сходи – кущіння та викликало затримку появи повних сходів порівняно з іншими роками дослідів. У липні місяці температура повітря коливалася у межах 21,4 – 27,2 °С, у серпні 16 – 30,9. Така

температура повітря була надмірною для проходження фази цвітіння та формування насіння. У липні випало 102 мм опадів, що на 21 мм більше середньобогаторічної норми. У серпні кількість опадів становила 14,7, що на 42 мм менше середньобогаторічної норми. Така кількість опадів була недостатньою для проходження фази цвітіння та формування гібридної зернівки. Вегетаційний період 2010 р. характеризувався достатньою температурою повітря та кількістю опадів лише у фази кушіння та колосіння. Тоді як у період посів – сходи та подальші періоди росту та розвитку пшениці ярої температура повітря і кількість опадів була недостатньою, що негативно вплинуло на запилення і зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних видів пшениці ярої з житом ярим.

З метою оцінки комплексного впливу атмосферних опадів і температури повітря ми використовували гідротермічний коефіцієнт Г. Т. Селянінова за вегетаційний період пшениці ярої (ГТК). Гідротермічний коефіцієнт вегетаційного періоду пшениці ярої у 2008 році характеризувався двома надмірно вологими ($ГТК < 1,6$), п'ятьма сухими ($0,5 < ГТК$) та шістьма посушливими ($0,5 < ГТК < 0,9$) декадами (рис. 2.4).

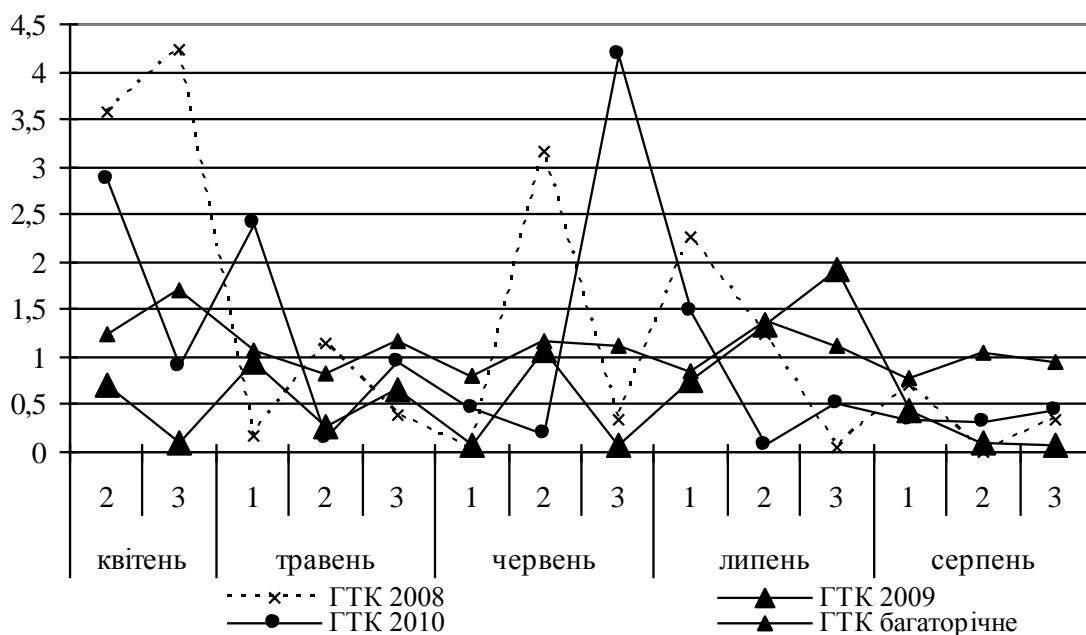


Рис. 2.4. Динаміка гідротермічного коефіцієнта Г. Т. Селянінова за вегетаційний період пшениці ярої (Дослідне поле ХНАУ, 2008-2010 рр.).

У період сівба – сходи ГТК дорівнював 1,20-1,30, що було достатнім для початкових фаз росту і розвитку рослин. Гідротермічний коефіцієнт Г. Т. Селянінова (ГТК) у цілому за вегетацію дорівнював 0,9, що визначає умови вегетації, як помірно вологі ($ГТК < 1,6$). Гідротермічні ресурси вегетаційного періоду пшениці ярої у 2009 році дорівнювали 0,6, що визначає умови вегетації, як посушливі ($0,5 < ГТК < 0,9$). Слід відмітити, що вегетаційний період характеризувався переважно надмірно вологими декадами ($ГТК < 1,6$), сьома

сухими ($0,5 < \text{ГТК}$) та трьома посушливими ($0,5 < \text{ГТК} < 0,9$) декадами (рис. 2.4). У період сівба – сходи ГТК дорівнював 0,7-0,94, що було достатнім для початкових фаз росту і розвитку пшениці ярої.

Гідротермічний коефіцієнт вегетаційного періоду пшениці ярої у 2010 році становив 0,9, що визначає умови вегетації, як помірно вологі ($\text{ГТК} < 1,6$). Слід відмітити, що вегетаційний період характеризувався одинадцятью надмірно вологими ($\text{ГТК} < 1,6$), сімома сухими ($0,5 < \text{ГТК}$) та двома посушливими ($0,5 < \text{ГТК} < 0,9$) декадами. Початок періоду сівба – сходи протікав у вологих та прохолодних умовах, коли ГТК дорівнював 2,86. У подальшому температура повітря швидко підвищувалась, а кількість опадів була незначною, що призвело до погіршення гідротермічних умов, ($\text{ГТК} = 0,14$) (рис. 2.4). Розглядаючи гідротермічні ресурси вегетаційного періоду 2010 року слід відмітити, що гістограма має три показники надмірної вологості ($\text{ГТК} > 1,6$) в декадах: друга квітня – 2,86, третя квітня – 2,42, третя червня – 4,18; та сім сухих ($\text{ГТК} < 0,5$) декади: друга травня – 0,14, перша червня – 0,46, друга червня – 0,2, друга липня – 0,07; перша, друга та третя серпня – 0,35, 0,32 та 0,44 відповідно (рис. 2.4).

2.2. Вихідний матеріал

Вихідний матеріал одержували в лабораторії рослинних ресурсів Інституту рослинництва імені В.В. Юр'єва НААН України.

Об'єктами досліджень були представники родини Poaceae: *Triticum durum* Desf. ($2n=28$); *Triticum aestivum* L. ($2n=42$); *Secale cereale* L. ($2n=14$), *Hordeum vulgare* ($2n=14$). Види злаків, які використовувалися в експериментах, представлені сортами ярої твердої пшениці Чадо, Харківська 23, Харківська 27, ярої м'якої пшениці Героїня, Харківська 6, Харківська 26. Ярий ячмінь представлений сортами Анабель, Пасадена, Джерело, які зберігались впродовж 5 років. Яре жито у дослідах представлено сортами Yazelle, Rogo.

Сорти ярих злаків, які використовуються в експериментах, володіють рядом господарчо-біологічних ознак, корисних для сільськогосподарського виробництва, а також широко використовуються у селекційній роботі як донори тієї або іншої ознаки, що і стало основним критерієм їх вибору як вихідного матеріалу для дослідів. Повна характеристика сортів наведена в вказівках з апробації сільськогосподарських культур, а також каталогах світової колекції лабораторії рослинних ресурсів Інституту рослинництва НААН України.

2.3. Методи досліджень

Досліди проводили лабораторним та польовим методами.

Відповідно до мети досліджень закладено наступні досліди.

Дослід 1. Насіння сортів різних видів пшениці перед посівом обробляли гамма-променями, джерелом яких був ^{60}Co , на установці «Theratron Elit-80» (інтенсивність випромінювача 7442 Ки). Насіння обробляли опроміненням у

дозах: 100 Гр, 150 Гр, 200 Гр, 250 Гр. Як контроль використовували насіння без обробки.

Дослід 2. З метою дослідження впливу оптичного випромінювання червоного діапазону на життєздатність насіння після довго терміну зберігання використовували насіння ячменю з п'ятирічним терміном зберігання та низькими показниками схожості. Насіння різних сортів ячменю перед обробкою замочували в дистильованій воді та поміщали в ростильні на ложе з фільтровального паперу. У кожен ростильню поміщали по 50 г насіння. Повторність 4-х кратна. Опромінювали насіння червоним світлом (ЧС) ($\lambda=660$ нм), далеким червоним світлом (ДЧС) ($\lambda=730$ нм) та послідовно ЧС та ДЧС. Для цього ростильні з насінням поміщали в камеру розміром 22 см x 30 см x 24 см, внутрішня поверхня якої представляє собою світловідбиваючу поверхню. В якості відбивача використовували алюмінієву фольгу товщиною 10 мкм. Джерелом світла слугувала фотонна матриця ($P = 120$ мВт, $D = 11$ Дж/см²), яка складається з 24 напівпровідникових світлодіодів та розташовуються в верхній частині над ростильнею. Експозиція обробки – 10 хвилин. В якості контролю використовували неопромінене насіння. Ростильні поміщали в термостат (ВТ-120) при t 23-25 °С на 7 діб. Для аналізу на активність ферментів та вміст запасних речовин брали на 4-ту та 7-му добу

Полеві дослід. Сівбу насіння проводили вручну під дошку в оптимальні для східної частини Лісостепу України строки. Попередник – сочевиця. Площа ділянки 1м², повторність 4-разова. На кожній ділянці висівали по 360 насінин. Розміщення ділянок у досліді рендомізоване. Для співпадання періоду повного цвітіння батьківських форм на ділянках гібридизації сорти ярого жита для запилення висівали в три строки: одночасно з материнськими, через 6 та 12 днів.

Полеві досліді закладали і проводили у відповідності до вимог методики дослідної справи за Б.А. Доспеховим [60]. Агротехніка у дослідях загальноприйнята для зони Лісостепу. Обліки і спостереження протягом вегетаційного періоду проводили згідно Методики держсортвипробування сільськогосподарських культур [29].

При досягненні рослинами фази колосіння проводили схрещування за загальноприйнятою методикою. В якості материнських форм були взяті рослини із здоровим, міцним і гарно розвиненим колосом. Кастрацію проводили, коли колос пшениці ярої повністю вийшов з піхви прапорцевого листка, а ячменю ярого до виходу з нього як у ранковий, так і у вечірній час у порівняно прохолодний період за загальноприйнятою методикою. Запилення кастрованих квіток проводили на 3-4-ту добу після кастрації переважно у ранковий час. У кожному варіанті запилювали по 10 колосків (200 квіток) при 4-разовій повторності. Запилення примусове і обмежено-примусове. Материнські рослини після кастрації і запилення ізолювали пергаментним ізолятором [56]. Отриманий гібридний матеріал обережно збирали окремо по кожній комбінації у пакети. Після цього кожен комбінацію аналізували вручну. Відсоток зав'язування визначали підрахуванням кількості зернівок, що сформувалися.

Гібридні зернівки висівали по чорному пару поряд з батьківськими видами. Життєздатність F_1 міжродових гібридів визначали за схожістю гібридних зернівок (відсоток схожості визначали шляхом підрахування сходів і розрахунку співвідношення кількості висіяних зерен) і виживаністю, тобто за кількістю рослин, що збереглися до моменту збирання.

Лабораторні дослідження. З метою в'яснення механізму дії різних доз гамма-променів на насіння материнської рослини вивчали лабораторну схожість відповідно до стандарту (ГОСТ 12038-66), рівень мітотичної активності і спектр хромосомних порушень у клітинах кореневої меристеми проростаючого насіння твердої і м'якої пшениці.

Після обробки насіння гамма-променями пророщували на зволоженому фільтрувальному папері у ростильнях при температурі 23 – 25 °С протягом 3-4-х діб до появи ростків не менше довжини насіння і корінців довжиною 2-3 см. Корінці фіксували у фіксаторі Кларка та зберігали у 70 % спирті в холодильнику. Цитологічні дослідження проводили за реакцією Фьольгена, методом гарячого гідролізу.

Мітотичну активність вивчали на тимчасових давлених оцтокармінних препаратах, які готували за загальноприйнятою методикою [140]. Для виявлення мітотичної активності досліджували не менше 40 корінців та 4000 клітин. Цифрові дані порівнювали з урахуванням F-критерію Фішера [13, 101]. Спектр хромосомних порушень визначали за методикою З.В. Абрамової [1]. У дослідженнях використовували мікроскоп „Біолам” (збільшення $\times 400$). Фотографування здійснювали за допомогою цифрового фотоапарата „Canon”.

Електрофоретичний аналіз запасних білків проводили у лабораторії якості зерна Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН. З цією метою насіння твердої Чадо (*var. leucurum*) та м'якої пшениці Героїня (*var. lutestens*) вологістю 14,0 – 14,5 % обробляли гамма-променями у дозах: 100 Гр, 150 Гр, 200 Гр, 250 Гр. Як контроль використовували насіння без обробки.

Експеримент розділяли на дві складові: „насіння” і „проростки”. Після опромінювання у варіанті „насіння” вивчали спектр запасних білків, а у варіанті „проростки” – насіння після опромінення пророщували при температурі 18-20 °С протягом 3-4-х діб до появи ростків не менше довжини насіння і корінців довжиною 2-3 см. Після цього досліджуваний матеріал фіксували у сушильній шафі при температурі +130 °С і проводили аналіз.

Електрофорез запасних білків у поліакріламідному гелі виконували за методикою Ф.О. Поперелі [145], яка є модифікацією методики ISTA з використанням буфера оцтова кислота – гліцин. Зразки характеризували за гліадиновими спектрами шляхом позернового аналізу. Розмір випадкової вибірки становив 50 – 60 зернівок на зразок.

З метою в'яснення механізму дії оптичного випромінювання червоного діапазону на насіння зернових культур визначали енергію проростання та лабораторну схожість, вміст запасного білку та крахмалу, активність амілолітичних та протеолітичних ферментів в ендоспермі. Лабораторну схожість та енергію проростання визначали відповідно до стандарту (ГОСТ 12038-66). Активність амілази визначали методом Сміта і Роя. В якості

субстрату використовували розтворимий крохмаль та виражали в мг на 1 г сирової маси за 10 хв. Вміст крохмалю визначали фотоколориметричним методом за Ястрембовичем і Калініним [112], основанийому на властивості крохмалю розчинятися при нагріванні в водному розчині саліцилової кіслоти та виражали в мг на 1 г сухого матеріалу. Протеолітичну активність встановлювали за швидкістю автолізу, по зростанню амінного азоту та виражали в мг на 1 г сухого матеріалу за 24 год. Білок визначали за методом Лоурі та виражали в мг на 1 г сухого матеріалу.

Статистичний аналіз отриманих результатів проводили за загально прийнятими методиками. Так для оцінки достовірності отриманих результатів використовували F-критерій Фішера [13, 101, 156]. У таблицях представлені середні арифметичні та достовірні інтервали при різних рівнях значущості (0,1; 0,05; 0,01; 0,001). Розрахунок проводили з використанням стандартного пакету статистики Microsoft Excel (ліцензія 01132-408-03-09801-26142) Для аналізу частки впливу, сили впливу та найменшої суттєвої різниці (НСР) гамма-опромінення (фактор С), комбінації схрещування (фактор В) та вибору материнської форми (фактор А) на схрещуваність та життєздатність гібридів використовували дисперсійний аналіз. Для вивчення генетичної (мутаційної) мінливості контрольних та дослідних популяцій ярої пшениці використовували кластерний аналіз, в результаті якого отримували дендрограму відстаней між популяціями сортів пшениці при різних дозах опромінення насіння. Відстані розраховані на підставі значень частоти різних типів мутаційних змін та загальної частоти мутацій, а також деяких показників структури врожаю, які на нашу думку найбільш яскраво пояснюють мутаційні зміни в першому післярадіаційному поколінні (висота рослин, продуктивна кистистість, вага 1000 зерен). Для аналізу кореляційних зв'язків між життєздатністю насіння та вуглеводним і білковим обміном в залежності від дії різних режимів оптичного випромінювання червоного діапазону розраховували кореляційні коефіцієнти. Дисперсійний, кореляційний та кластерний аналіз проводили за допомогою демо-версії прикладної програми статистики *STATISTICA 6* [58].

Висновки до розділу 2

Таким чином, метеорологічні умови за роки проведення дослідів характеризувалися різним рівнем забезпеченості теплом та опадами, що дозволило оцінити адаптивні можливості батьківських форм і гібридів в основні періоди їх росту та розвитку до конкретних умов вирощування.

Застосування класичних польових, лабораторних та математично-статистичних методів дозволило нам впевнено вирішити поставлену мету досліджень та підтвердити достовірність отриманих результатів і зроблених висновків щодо використання дії гамма-опромінення при гібридизації різних видів пшениці ярої з житом ярим та впливу оптичного випромінювання на ріст та розвиток злаків

РОЗДІЛ 3

ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ТВЕРДОЇ І М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ В ПЕРШОМУ ПОСТРАДІАЦІЙНОМУ ПОКОЛІННІ ЗАЛЕЖНО ВІД ДІЇ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ

Значно розширювати рамки формотворчого процесу дозволяє мутагенез. Індукований мутагенез – одне із важливих джерел одержання нової спадкової мінливості [86, 87, 88, 144]. Значення методів індукованого мутагенезу полягає в тому, що вони, змінюючи генетичну структуру організмів, сприяють виникненню нових мутацій, чим збагачують природні ресурси генетичної мінливості, даючи селекціонерам великий матеріал для проведення добору і створення нових сортів [99, 115, 208]. Накопичено великий фактичний матеріал, який свідчить про різноманітні реакції рослинного організму на дію іонізуючої радіації. Одним з основних завдань мутаційної селекції рослин є вивчення генетичної активності мутагенних факторів.

М.М. Назаренко [120] відмічає, що мутагенна дія в M_1 виявляється насамперед у зниженні життєздатності, фертильності, різних морфологічних і фізіологічних ушкодженнях. Як правило, фізіологічні ушкодження викликають загибель рослин і фактично визначають практичні обмеження застосування доз мутагенів. Мутанти, як правило, мають кілька змінених ознак, що визначаються численними неплейотропними мутаціями. Рецесивні мутації в M_1 не виявляються, а в наступних поколіннях їх проявлення залежить від плідності гена [204].

Ми проводили досліди лише в першому пострадіаційному поколінні, тому можливо судити лише про появу морфозів тобто рослин з морфологічними або іншими змінами. У результати обліку мутацій в M_2 Р.А. Бутенко [24] зазначає, що переважна більшість рослин зі зміненими ознаками не успадкувала виявлених змінених ознак. Ці морфологічні зміни рослин M_1 були не мутаційними, а зумовленими фізіологічними причинами.

3.1. Схожість насіння та виживаність пшениці ярої в першому пострадіаційному поколінні залежно від дії гамма-опромінення

Велике значення методів індукованого мутагенезу полягає в тому, що вони, змінюючи генетичну структуру організмів, сприяють виникненню нових мутацій, чим збагачують природні ресурси генетичної мінливості, даючи селекціонерам великий матеріал для проведення добору і створення нових сортів [99, 115, 208, 242, 278].

Накопичено великий фактичний матеріал, який свідчить про різноманітні реакції рослинного організму на дію іонізуючої радіації. При опроміненні насіння в невеликих дозах іонізуючої радіації спостерігається ефект радіостимуляції [27]. З підвищенням дози зростає вражуча дія на рослинний організм.

Найбільш інформативними показниками дії мутагенних чинників на життєздатність рослини є схожість та їх виживаність [24]. У результаті вивчення впливу різних доз на мутаційний процес нами підтверджено літературні данні про обернено-пропорційну залежність між дозою мутагену і зазначеними вище показниками, тобто, чим вища доза мутагенного чинника, тим менші схожість насіння і виживаність рослин. Таким чином, важливим етапом, який забезпечує отримання корисних мутацій є визначення оптимальних доз мутагенів.

Дослідження першого покоління рослин є актуальною проблемою, оскільки саме депресія в першому поколінні визначає кількість отриманого матеріалу для вивчення змін у наступних поколіннях, індифікує дію мутагену, пов'язану з частотою і спектром мутацій у наступних поколіннях, уможлиблює добір домінантних мутацій [97, 153, 204].

Вплив гамма-променів на рослини нами визначалось на основі вивчення лабораторної і польової схожості, висоти рослин, продуктивної кущистості, ваги зерен з рослини, ваги 1000 зерен. Проведені дослідження показали, що ріст і розвиток рослин вирощених з насіння опроміненого гамма-променями залежить від дози опромінення.

Так, лабораторна схожість насіння ярої пшениці, не залежно від сорту і виду пшениці залежить від дії гамма-опромінення (табл. 3.1). Було встановлено, що зі збільшенням дози лабораторна схожість знижується. Так, у контрольному варіанті твердої пшениці Чадо лабораторна схожість становить 97 %, при опроміненні дозою 100 Гр - 93 %.

Таблиця 3.1.

Лабораторна схожість насіння
твердої пшениці залежно від дії гамма-опромінення

Варіанти	Чадо	Харківська 23	Харківська 27
Насіння без обробки (контроль)	97±1,3	98±1,7	98±1,2
100 Гр	93±1,3***	91±1,3***	94±1,3***
150 Гр	86±1,7**	84±1,3***	84±1,7****
200 Гр	79±1,7***	76±1,0****	77±1,0****
250 Гр	68±0,5****	64±1,0****	63±1,3***

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** - $p < 0,001$

Зі збільшенням дози показник, що вивчався знижується і досягає свого максимуму у варіанті опромінення дозою 250 Гр і становить 68 %. Отримані дані пояснюються негативною дією опромінення на процеси, що проходять, при проростанні насіння. Отримані результати підтверджуються і дослідями на інших сортах твердої пшениці Харківська 23 та Харківська 27 (табл. 3.1).

Аналіз лабораторної схожості насіння ярих м'яких пшениць залежно від гамма-опромінення показав аналогічні результати (табл. 3.2). Так на контролі схожість м'якої пшениці Героїня становила 92 %. При опроміненні насіння лабораторна схожість знижувалась обернено-пропорційно та досягала

максимуму - 70 % у варіанті 250 Гр. Така закономірність спостерігається і при вивчені сортів м'якої пшениці Харківська 28 та Харківська 26.

Вважається, що швидкість гальмування росту та розвитку рослин після опромінення великими дозами радіації залежить від віку, видової радіочутливості та дози опромінення, а також регенераційного потенціалу та ефективності репараційних процесів у меристемі [52]. Встановити ж істинні причини гальмування зростання досить складно через наявність широкого масиву реакцій, на які може впливати опромінення. Так, гальмування процесу поділу клітин меристеми визначають в якості першого ефекту, що має місце після опромінення рослин поряд з якими швидко виникають біохімічними порушеннями [54].

Таблиця 3.2.

Лабораторна схожість насіння
м'якої пшениці залежно від дії гамма-опромінення

Варіанти	Героїня	Харківська 28	Харківська 26
Насіння без обробки (контроль)	98±1,3	98±1,0	99±1,4
100 Гр	95±1,3**	93±2,5*	91±1,0***
150 Гр	88±0,8***	89±1,7****	86±1,8****
200 Гр	82±0,8****	80±2,1***	81±1,3****
250 Гр	70±1,5****	65±1,7****	66±1,7****

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** - $p < 0,001$

Мутагенна депресія в F_1 проявилась чітко і була помітна візуально за схожістю й виживаністю рослин різних варіантів. Так, аналіз результатів польової схожості різних сортів ярих пшениць наведених у табл. 3.3, 3.4 підтвердив результати отримані в лабораторних дослідах. Польова схожість зворотно-пропорційно залежить від гамма-опромінення. Так, схожість насіння ярої твердої пшениці Чадо на контрольному варіанті становила 90 %. Опромінення дозою 100 Гр істотно не змінювало польової схожості порівняно з контролем і становило 88 %. Зростання дози опромінення насіння привело до зниження схожості насіння до 57 % у варіанті опромінення 250 Гр. Отримані результати підтверджуються і результатами дослідів з іншими сортами твердої пшениці Харківська 23 та Харківська 27 (табл. 3.3).

Польова схожість, а особливо лабораторна схожість не може бути достовірним показником радіорезистентності. Показано, що насіння може проростати навіть коли воно опромінене дозами, які в декілька разів перевищують летальні. Однак, через деякий час ці проростки гинуть. На думку В.В. Моргуна [115] найбільш доцільним показником визначення оптимальних та критичних доз мутагенів в першому поколінні рослин є життєздатність рослин.

Мутагенна дія в M_1 виявляється насамперед у зниженні життєздатності, фертильності, різних морфологічних ушкодженнях. Як правило, фізіологічні

ушкодження викликають загибель рослин і фактично визначають практичне обмеження застосування доз мутагенів [120].

Так виживаність рослин ярої твердої пшениці Чадо за роки дослідів (табл. 3.3) становила на контрольному варіанті 89 %.

Таблиця 3.3

Польова схожість і виживаність рослин ярої твердої пшениці залежно від дії гамма-опромінення (2008 – 2010 рр.)

Варіанти дослідів	2008 рік		2009 рік		2010 рік		Середнє за роки	
	Польова схожість %	Виживаність %	Польова схожість %	Виживаність %	Польова схожість %	Виживаність %	Польова схожість %	Виживаність %
Чадо								
Насіння без обробки (контроль)	94±1,3	94±1,7	89±1,3	88±2,2	87±1,3	85±2,6	90±3,6	89±4,6
100 Гр	90±1,3 **	87±2,5 **	86±1,5	83±2,4 *	84±1,8 *	81±2,1 *	87±3,1	84±3,1
150 Гр	84±1,3 ****	78±1,3 ****	81±1,5 ***	75±2,2 ***	76±1,5 ***	70±2,5 ***	80±4,0	74±4,0 *
200 Гр	70±1,7 ****	61±1,3 ****	67±1,7 ****	62±1,7 ****	55±1,3 ****	48±1,7 ****	64±7,9	57±7,8
250 Гр	61±1,8 ****	50±1,7 ****	59±1,4 ****	47±2,6 ****	51±1,3 ****	38±2,1 ****	57±5,3 *	45±6,2 *
Харківська 23								
Контроль	96±1,7	96±1,3	94±1,7	94±1,3	91±1,3	90±1,8	94±2,5	93±3,1
100 Гр	88±1,7 ***	84±1,9 ****	85±1,7 ****	81±1,8 ****	83±2,2 **	79±1,7 ***	85±2,5 *	81±2,5 *
150 Гр	80±1,3 ****	73±1,9 ****	78±1,3 ****	70±1,0 ****	74±2,2 ****	70±1,3 ****	77±3,1 *	71±1,7 *
200 Гр	71±1,8 ****	65±1,8 ****	69±1,8 ****	61±1,7 ****	57±1,7 ****	45±1,9 ****	56±7,6	57±10,6
250 Гр	59±1,9 ****	50±1,7 ****	56±1,8 ****	49±1,7 ****	46±1,8 ****	31±1,7 ****	54±6,8 *	43±10,7
Харківська 27								
Контроль	95±2,2	95±2,6	93±2,4	91±1,7	92±1,7	90±1,8	93±1,5	92±2,6
100 Гр	91±1,4 **	87±1,7 ***	90±1,7 **	87±1,3 ***	89±1,8 **	86±2,4 *	90±1,0	85±0,6
150 Гр	79±1,9 ***	72±2,4 ***	76±1,8 ***	70±2,6 ****	75±1,3 ***	70±1,7 ****	77±2,1 *	71±1,2 *
200 Гр	72±2,4 ****	63±2,4 ****	70±1,7 ****	62±3,1 ****	63±1,5 ****	48±2,6 ****	68±4,7 *	58±8,4
250 Гр	60±1,7 ****	50±2,2 ****	58±1,8 ****	49±1,6 ****	44±2,2	32±1,3 ****	54±8,7	44±10,1

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** - $p < 0,001$

Опромінення знижало виживаність рослин та призводило до їх гибелі на різних стадіях розвитку. Опромінення дозою 100 Гр знижувало виживаність до 84 %, зростання дози призводило до зниження життєздатності і досягала свого максимуму у варіанті 250 Гр – 45 % від висіяного насіння (рис. 3.3).

Така закономірність щодо польової схожості та виживаності рослин спостерігалась нами незалежно від вибору сорту (табл. 3.4).

Таблиця 3.4

Польова схожість і виживаність рослин ярої м'якої пшениці
залежно від гамма-опромінення (2008 – 2010 рр.)

Варіанти дослідів	2008 рік		2009 рік		2010 рік		Середнє за роки	
	Польва схожість %	Виживаність %	Польва схожість %	Виживаність %	Польва схожість %	Виживаність %	Польва схожість %	Виживаність %
Героїня								
Насіння без обробки (контроль)	97±1,7	97±2,1	95±1,3	95±1,7	92±3,6	90±2,2	95±2,5	94±3,6
100 Гр	91±2,2 ***	88±1,7 ****	90±2,5 **	88±1,9 ***	89±2,8 *	86±1,7 **	90±1,0	87±1,2
150 Гр	82±2,8 ***	77±2,4 ****	78±2,2 ****	75±2,9 ***	77±1,9 ****	74±4,1 ***	79±2,6 *	76±1,5 *
200 Гр	78±2,2 ***	70±1,3 ****	72±3,2 ***	60±2,5 ****	62±2,1 ****	53±1,7 ****	73±8,1	61±8,5
250 Гр	66±2,2 ****	58±1,8 ****	63±3,4 ****	51±1,3 ****	50±2,2 ****	38±2,1 ****	60±8,5	49±10,1
Харківська 28								
Контроль	96±2,6	96±1,9	94±1,9	93±2,4	91±2,1	89±3,4	94±2,5	93±3,5
100 Гр	88±3,3 **	85±2,4 ****	87±2,4 **	86±2,1 **	85±2,2 ***	81±1,4 **	87±1,5	86±2,6
150 Гр	81±3,4 ***	74±1,3 ****	80±2,1 ***	73±2,5 ***	76±3,5 ****	70±2,6 ****	79±2,6 *	76±2,1 *
200 Гр	76±2,9 ****	67±2,9 ***	73±2,2 ***	62±1,9 ****	60±2,5 ****	48±1,8 ****	70±8,5	61±9,8
250 Гр	61±1,8 ****	50±1,7 ****	58±4,2 ****	43±1,7 ****	47±3,4 ****	34±2,9 ****	55±7,4 *	42±8,0 *
Харківська 26								
Контроль	98±1,3	98±1,3	97±1,7	97±1,7	95±2,2	93±2,5	97±1,5	96±2,6
100 Гр	89±1,5 ***	84±1,8 ****	87±1,3 ***	83±2,2 ****	84±1,7 ***	81±2,2 ****	87±2,5 *	85±1,5 *
150 Гр	84±2,6 ****	78±2,1 ****	81±2,6 ****	74±2,6 ***	80±2,1 ****	74±2,5 ***	82±2,1 *	77±2,3 *
200 Гр	77±2,6 ****	67±2,6 ****	75±3,5 ****	65±1,3 ****	68±1,9 ****	56±4,2 ****	73±4,7 *	63±5,9 *
250 Гр	63±1,8 ****	51±2,2 ****	60±1,9 ****	48±2,4 ****	47±1,7 ****	35±3,4 ****	57±8,5	45±8,5 *

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** - $p < 0,001$

Вживаність рослин м'якої пшениці Героїня за роки дослідів (середнє за 2008 – 2010 рр.) коливалась у межах від 94 % - на контрольному варіанті до 49 % у варіанті опромінення 250 Гр, Харківська 28 – від 93 % на контролі, до 42 % у варіанті 250 Гр, Харківська 26 – від 96 % на контролі до 45 % у варіанті 250 Гр. Тобто, загибель рослин починає спостерігатись у фазі колеоптилю, продовжує у фазі двох-трьох листків і на початку виходу в трубку.

Загибель рослин може бути обумовлена переходом летальних мутацій в гомозиготний стан або проявою мутацій, які порушують процеси життєдіяльності рослин на III – IV етапах органогенезу [110]. Такі результати спостерігались нами і при вивченні сортів твердої пшениці Харківська 23 та Харківська 27.

Проведені нами протягом вегетаційного періоду фенологічні спостереження показали мутагенну депресію та залежність довжини вегетаційного періоду від дози опромінення. У варіантах досліду з обробкою гамма-променями в дозі 100 Гр, 150 Гр рослини першого покоління вступили у фазу цвітіння й дозрівання практично одночасно з контрольними. Опромінення насіння гамма-променями дозою 200-250 Гр зумовлювало значне відставання (на 3-4 дні) за строками цвітіння і дозрівання (додатки 1-18).

3.2. Продуктивність пшениці ярої в першому пострадіаційному поколінні залежно від дії гамма-опромінення

Рослини вирощені з насіння, обробленого мутагенами, різняться помірною і значною депресією ростових процесів. За літературними даними встановлено високо вірогідну кореляцію між депресією рослин у першому поколінні за ознаками висоти рослин, числом, вагою зерен з рослини і крупністю зерен та дозою мутагену [24, 116]. Отримані нами результати підтвердили закономірність встановлені цими авторами (додатки 19-36). Так, висота рослин твердої пшениці Чадо на контролі за роки дослідів становила 99,5 см (рис. 3.1). Висота рослин у варіанті 100 Гр значно не відрізнялось від контролю, тобто була практично рівною контрольній – 96,3 см.

В інших варіантах відмічено зниження висоти рослини, з зростанням дози, яке досягає свого максимуму у варіанті 250 Гр та становить 61,2 см. Аналогічну закономірність зафіксували і інші дослідники [23], який встановив депресію за висотою озимої пшениці при радіаційному опроміненні, зниження показників структури врожаю, а також пригнічення рослин у цілому. Р.О. Бутенко [24] встановила, що з підвищенням дози гамма-променів висота рослин значно знижувалась. Отримані данні свідчать, про те, що, при опроміненні насіння спостерігалось відхилення від контролю висоти вирощених с цього насіння рослин до 38 см, тобто показник зменшувався в 1,26 разів.

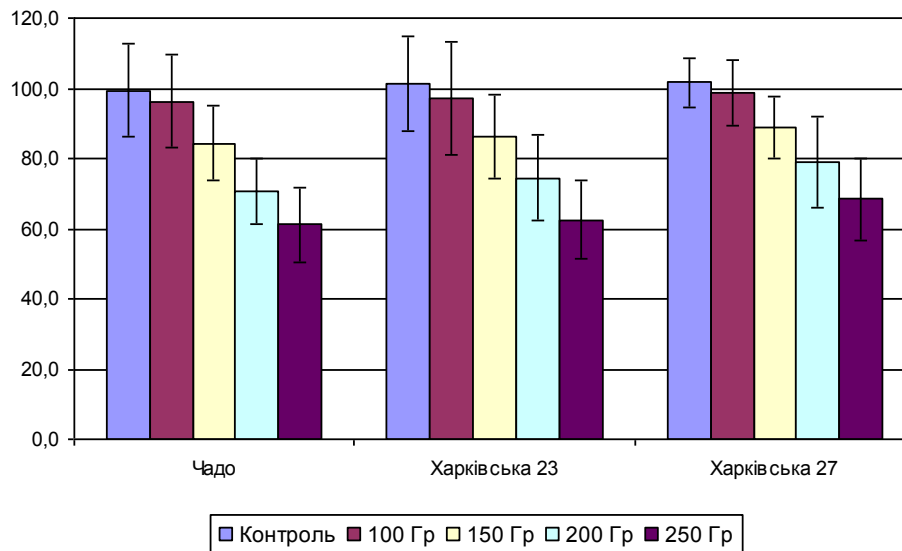


Рис. 3.1. Висота рослини твердої пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Така закономірність спостерігалась нами при проведенні дослідів з іншими сортами м'якої пшениці. Вивчення показника висоти рослин м'якої пшениці Героїня (рис. 3.2) показало аналогічну закономірність, а саме: на контрольному варіанті висота рослин за роки проведених дослідів становила – 96,7 см, у варіанті 100 Гр – 96,0 см, 150 Гр – 87,6 см, 200 Гр – 75,1 см, 250 Гр – 67,3 см.

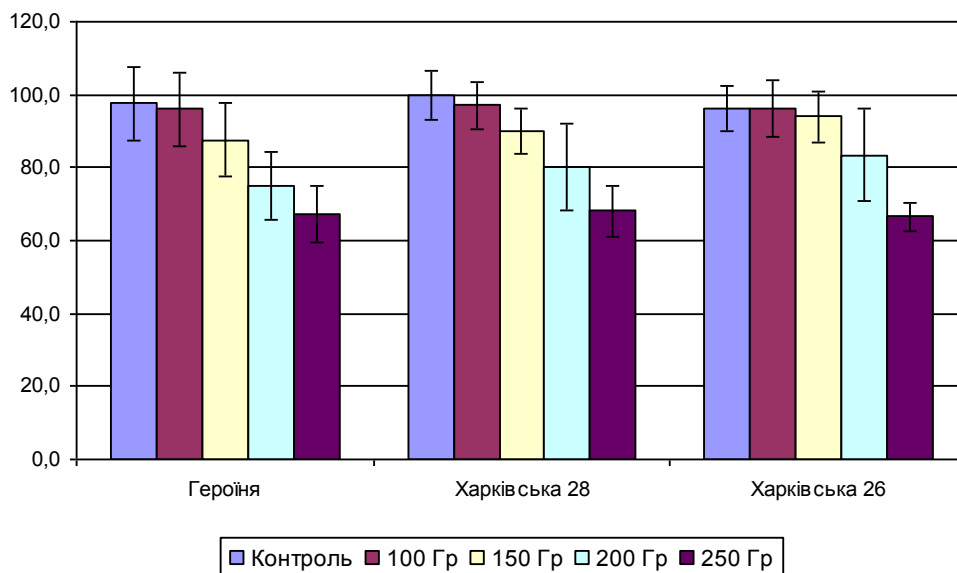


Рис. 3.2. Висота рослини м'якої пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Тобто, показник висоти рослин зменшувався в 1,4 разів, що менше ніж у твердої пшениці Чудо. Така закономірність спостерігається і при вивченні інших сортів м'якої пшениці. Так, висота рослин м'якої пшениці Харківська 28 зменшилась в 1,5 рази в порівнянні з контролем. Аналіз результатів вивчення висоти рослин пшениці Харківська 26 показав, що опромінення в дозі 100 Гр не

впливає на висоту рослин, підвищення дози опромінення викликає її зниження, яке досягає максимуму у варіанті 250 Гр і становить 66,5 см.

Наші дослідження показали, що гамма-опромінення значно впливає на продуктивну куцистість рослин (рис. 3.3, 3.4). Так, вивчення рослин твердої пшениці Чадо показало, що у контрольному варіанті показник продуктивної куцистості становив 3,7 нормально розвинутих продуктивних стебел.

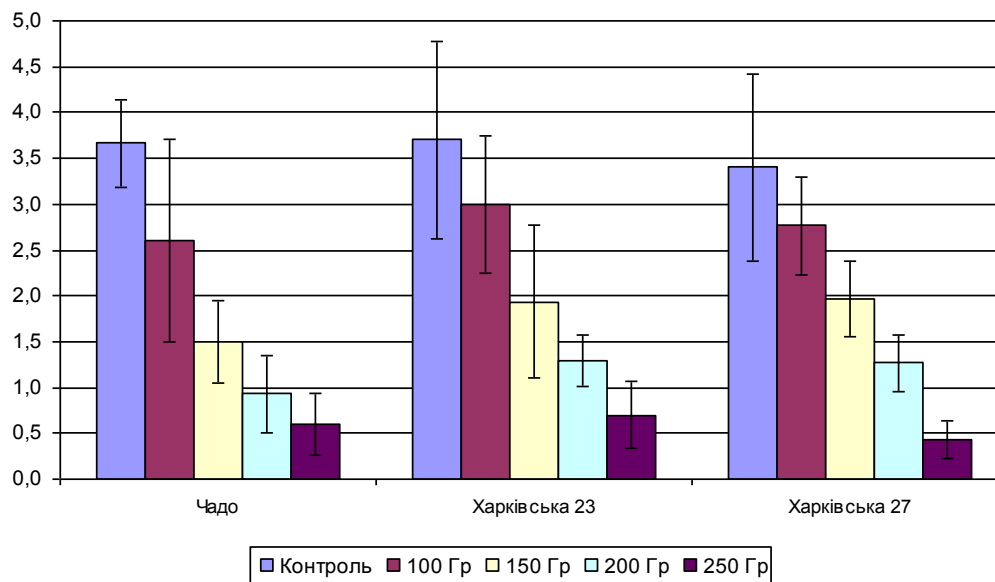


Рис. 3.3. Продуктивна куцистість твердої пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Опромінення знижувало показник продуктивної куцистості у варіанті 100 Гр – до 2,6 шт, тобто майже в 1,5 рази порівняно з контролем, у варіанті 150Гр – 1,5 шт (у 2,5 рази), 200 Гр – 0,9 шт (у 4 рази), 250 Гр – 0,6 шт (у 6 разів) (рис. 3.3). Вивчення продуктивної куцистості інших сортів ярих пшениць показало аналогічні результати (рис. 3.3., 3.4).

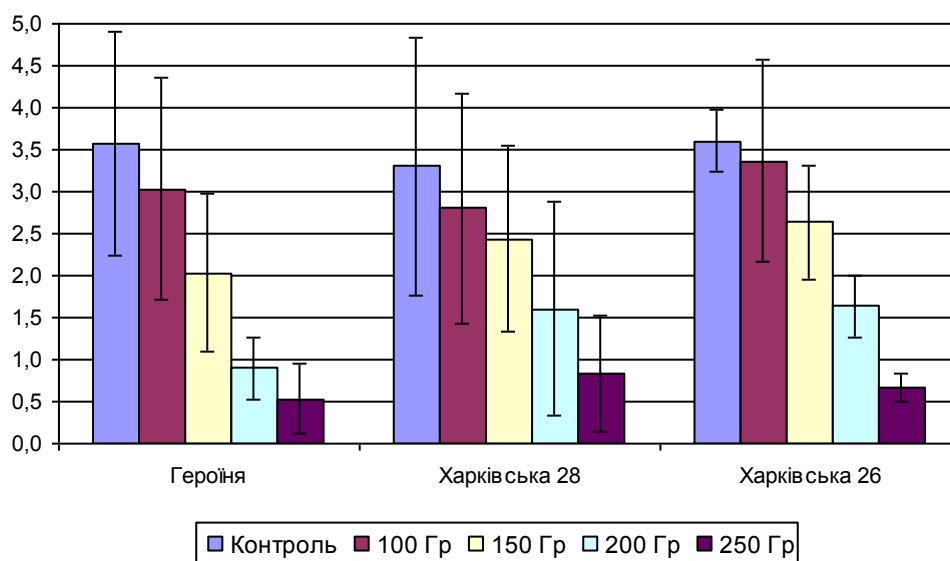


Рис. 3.4. Продуктивна куцистість різних сортів м'якої пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Опромінення впливає на озерненість рослин (рис. 3.5, 3.6). Так на контрольному варіанті сорту Чадо (рис. 3.5) показник озерненості становив 45,8 шт зерен з рослини. На дослідних варіантах вона коливалась у межах від 36,7 шт (варіант 100 Гр) до 24,8 шт у варіанті 250 Гр (рис. 3.5).

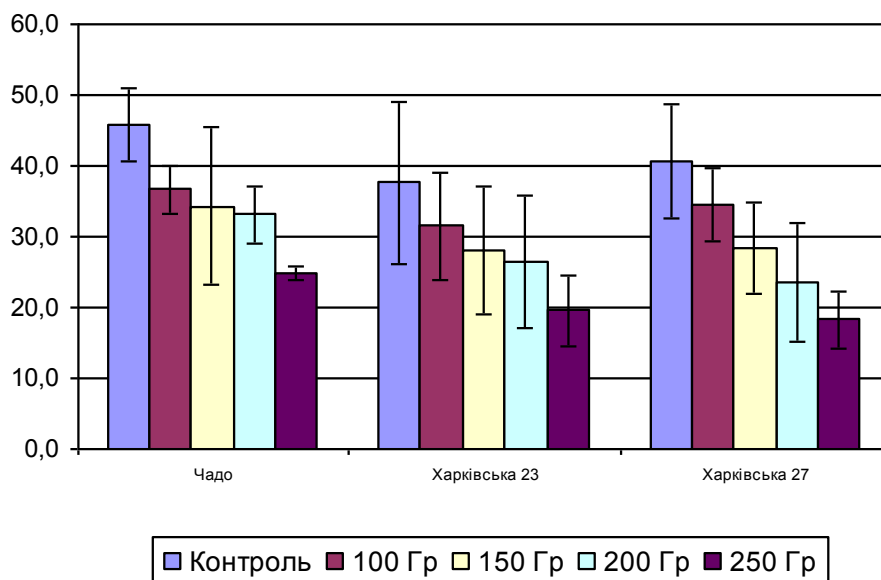


Рис. 3.5. Кількість зерна з рослини твердої ярої пшениці залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Тобто опромінення знижує досліджуємий показник майже в 2 рази. Кількість зерна з рослини сорту Харківська 23 знижується від 37,6 шт. на контролі до 19,5 шт. при опромінення дозою 250 Гр, тобто в 2 рази, сорту Харківська 27 – від 40,8 шт до 18,2 шт відповідно, тобто в 2,5 рази.

Вивчення показника кількості зерна з рослини м'якої пшениці Героїня (рис. 3.6) показало, що цей показник знижується при підвищенні дози гамма-опромінення. Так у контрольному варіанті цей показник становив 40,5 шт. На дослідних варіантах він коливався у межах від 35,7 шт. у варіанті 100 Гр, 36,0 шт – 150 Гр, 29,4 шт – 200 Гр, 28,4 шт – 250 Гр. Тобто кількість зерен з рослини знижувалась в 1,5 рази у варіанті максимальної в наших дослідях дози 250 Гр. Сказане, можливо, пояснюється різною чутливістю твердої і м'якої пшениці до дії гамма-опромінення.

Кількість зерен з рослини сорту Харківська 28 (рис.3.6) знижувалась від 42,4 шт на контролі до 20,9 шт у варіанті опромінення 250 Гр. Кількість зерен м'якої пшениці Харківська 26 на контролі становила 47,2 шт, опромінення дозою 100 Гр підвищувало цей показник до 49,1 шт, збільшення дози опромінення викликало зниження цього показника в порівнянні з контролем до 39,6 шт у варіанті 150 Гр, 26,2 шт – у варіанті 200 Гр, у 19,2 шт у варіанті 250 Гр.

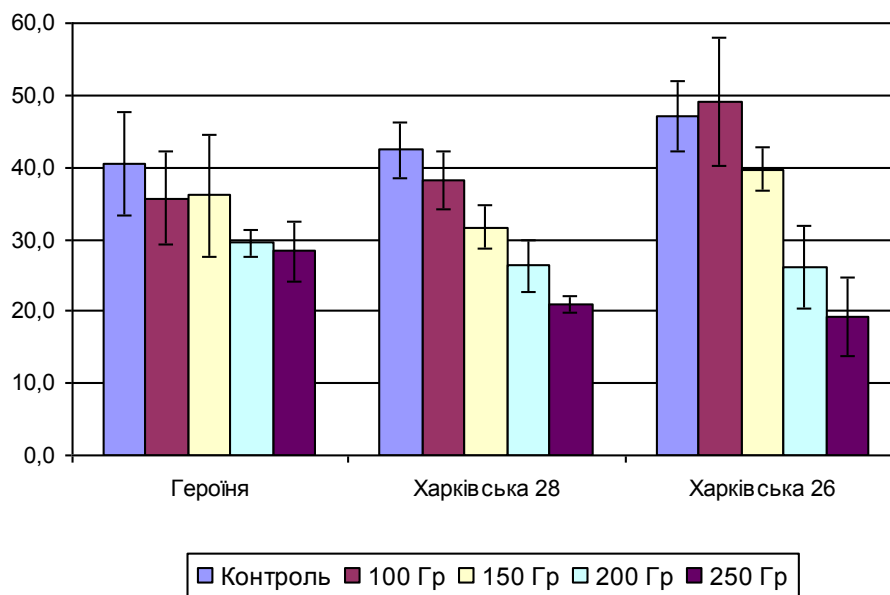


Рис. 3.6. Кількість зерна з рослини м'якої ярої пшениці залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Проведені нами досліді показали, що маса 1000 зерен при дії гамма-променів знижувалась обернено-пропорційно. Так маса 1000 зерен твердої пшениці Чадо (рис. 3.7) на контрольному варіанті становила 43,8 г. На дослідних варіантах цей показник знижувався та досягав максимуму падіння у варіанті 250 Гр і становив 23,6 г, тобто в 1,9 разів менше ніж на контрольному варіанті. Визначення цього показника у сортів твердої пшениці Харківська 28 та Харківська 26 також показало зниження ваги 1000 зерен при збільшенні дози опромінення.

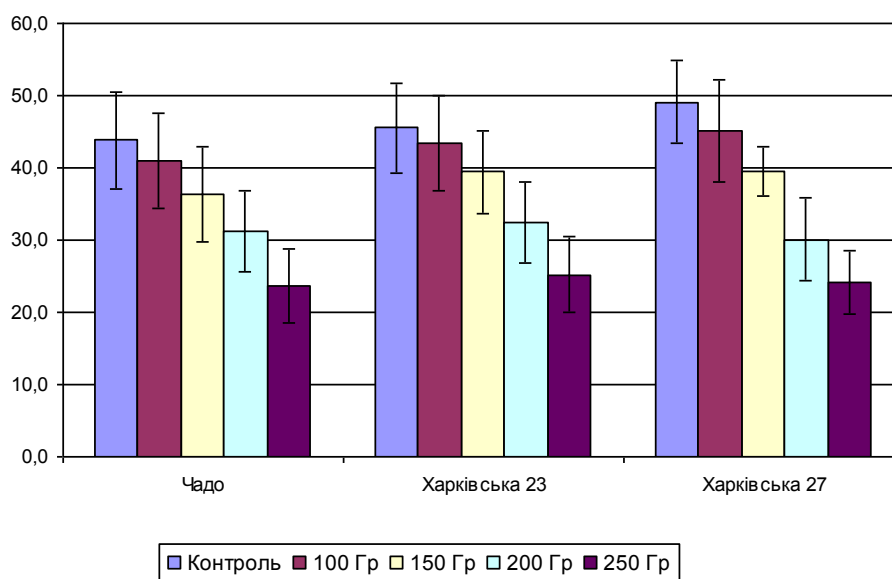


Рис. 3.7. Маса 1000 зерен різних сортів твердої ярої пшениці залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Таж закономірність спостерігалась і при вивченні маси 1000 зерен м'якої пшениці (рис. 3.8). Так, на контрольному варіанті сорту Героїня цей показник становив 42,3 г. Опромінення знижувало цей показник до 38,0 г у варіанті 100 Гр, 21,4 г – 150 Гр, 24,9 г – 200 Гр, 21,6 г – 250 г. Маса 1000 зерен сорту Харківська 28 знижувалась при опроміненні і коливалась в межах 44,5 г на контролі до 23,1 г у варіанті 250 Гр, сорту Харківська 26 – від 47,2 г до 22,0 г відповідно.

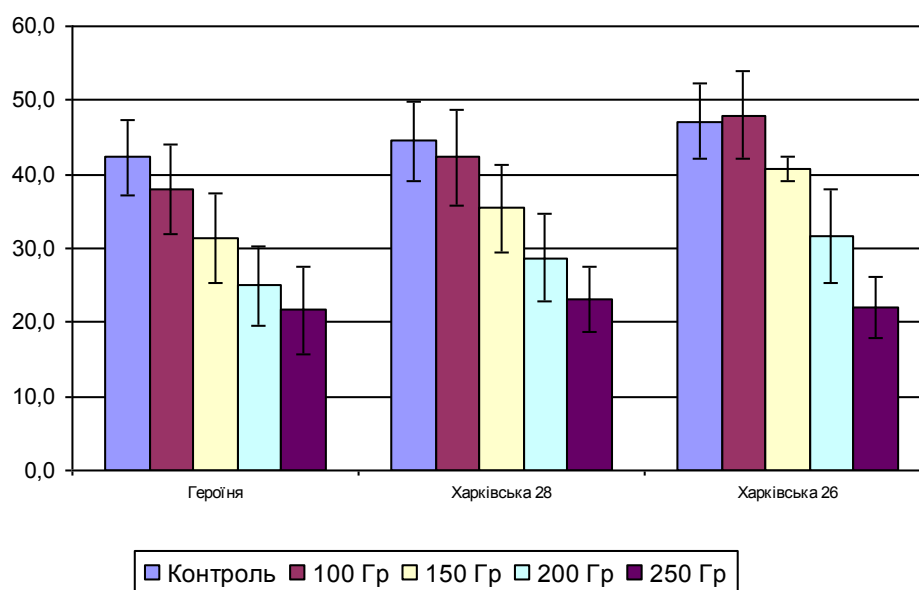


Рис. 3.8. Маса 1000 зерен різних сортів м'якої ярої пшениці залежно від дії гамма-опромінення (середнє за роки дослідів)

Зменшення показників продуктивності рослин ярої пшениці зумовлене низкою причин. Зокрема, зниження загальної і продуктивної кущистості може бути пов'язане з порушенням морфогенезу рослин, спричиненим дією іонізуючого опромінення. Достовірно зниження таких показників, як кількість зерен з рослини може бути пов'язана зі зростанням рівня стерильності пилку. Зниження ваги зерен з головного колоса, ваги зерна з рослини, ймовірно, може бути зумовлене порушенням перебігу процесів його формування і наливу у результаті пригнічення фотосинтезу [23].

Під дією опромінення ми спостерігали пригнічення росту окремих органів і рослин в цілому, що можливо пояснити зниженням інтенсивності фотосинтезу, транспірації, синтезу окремих метаболітів, зокрема багатьох білків, та інших процесів. Спостерігалась затримка настання окремих фаз онтогенезу, збільшення тривалості вегетаційного періоду [49].

Вражаюча дія в значній мірі залежить від ознаки, за якою вона враховується. Вивчення спектру змін під впливом гамма-променів показало, що найбільш мутабільними ознаками, тобто найбільш схильними до мінливості під дією гамма-опромінення в наших дослідях були продуктивна кущистість, маса 1000 зерен, швидкість дозрівання, тобто довжина вегетаційного періоду, виживаність рослин. Очевидно, генотип, що визначає деякі кількісні ознаки,

більш стабільний, ніж для інших, що напевно, пов'язано із структурою полігенних систем, які контролюють розвиток даної ознаки [100].

Аналіз результатів, середніх за роки проведення дослідів, з вивчення елементів структури врожаю показав великі значення стандартного відхилення за вибіркою. Ми пояснюємо отримані результати різницею погодних умов за роки проведення дослідів, що мало значний вплив на ріст і розвиток рослин.

Отримані результати дозволяють зробити висновок, що найбільш «м'яку» дію на рослини за показниками виживаності, структури врожаю, тривалості фенологічних фаз мали дози гамма-променів 100-150 Гр, що підтверджують аналогічні результати [7]. Отримані дані можливо пояснюється особливостями дії вказаних доз на генетичний апарат клітин, а саме їх меншою можливістю індукувати аберації, які значно знижують життєздатність рослин [110]. Тобто, дози в указаному діапазоні є оптимальними, вони не знижують значно процент проростання насіння, не здійснюють значний вплив на ріст та розвиток пшениці, але при цьому дають значний вихід селекційно-цінних ознак.

3.3. Частота та спектр морфозів пшениці ярої в першому пострадіаційному поколінні залежно від дії гамма-опромінення

Дія мутагенів суттєво пригнічуючи ріст і розвиток рослин, сприяє появі індукованих змін в першому поколінні [9]. У наших дослідях їх спектр був представлений змінами фертильності колоса, висоти рослин та будови колоса. Нами досліджувалось лише перше пострадіаційне покоління рослин, тому можливо судити лише про появу морфозів тобто рослин з морфологічними або іншими змінами. Морфологічні морфози (рис. 3.9) представлені в основному змінами в колосі: рихлий, короткий, циліндричний, скверхеда, що свідчить про виникнення мутаційних змін, яке підтвердилось визначенням хромосомних порушень в меристемах корінців. Найбільший процент цих змін зафіксовано у варіантах опромінення 100-150 Гр.

Потрібно відзначити, що переважна кількість морфологічних змін колосу спостерігалась в колосі першого порядку. Отримані нами результати підтверджуються і результатами дослідів інших авторів [10, 232]. Як відомо, в зародку пшениці знаходиться 4-6 ініціальних клітин, які утворюють центральний і бічні колосоносні пагони. Під дією мутагенних чинників на ці клітини відбувається їх ураження, ступінь якого залежить від дози опромінення. Можливо, що найбільш підвернена мутаційному процесу центральна ініціальна клітина, яка дає початок головному колосу (колос першого порядку).

Частину спектру індукованої мінливості склали зміни стерильності колоса. Також спостерігалась поява рослини з низьким або карликовим ростом, стійких до полягання. Негативним фактом було те, що чим низькоросліші були рослини з морфологічними та іншими змінами, тим дрібніше було в них зерно, а отже, і м зерна з колоса, та маса 1000 зерен знижувалась, що узгоджується с даними інших авторів [80].

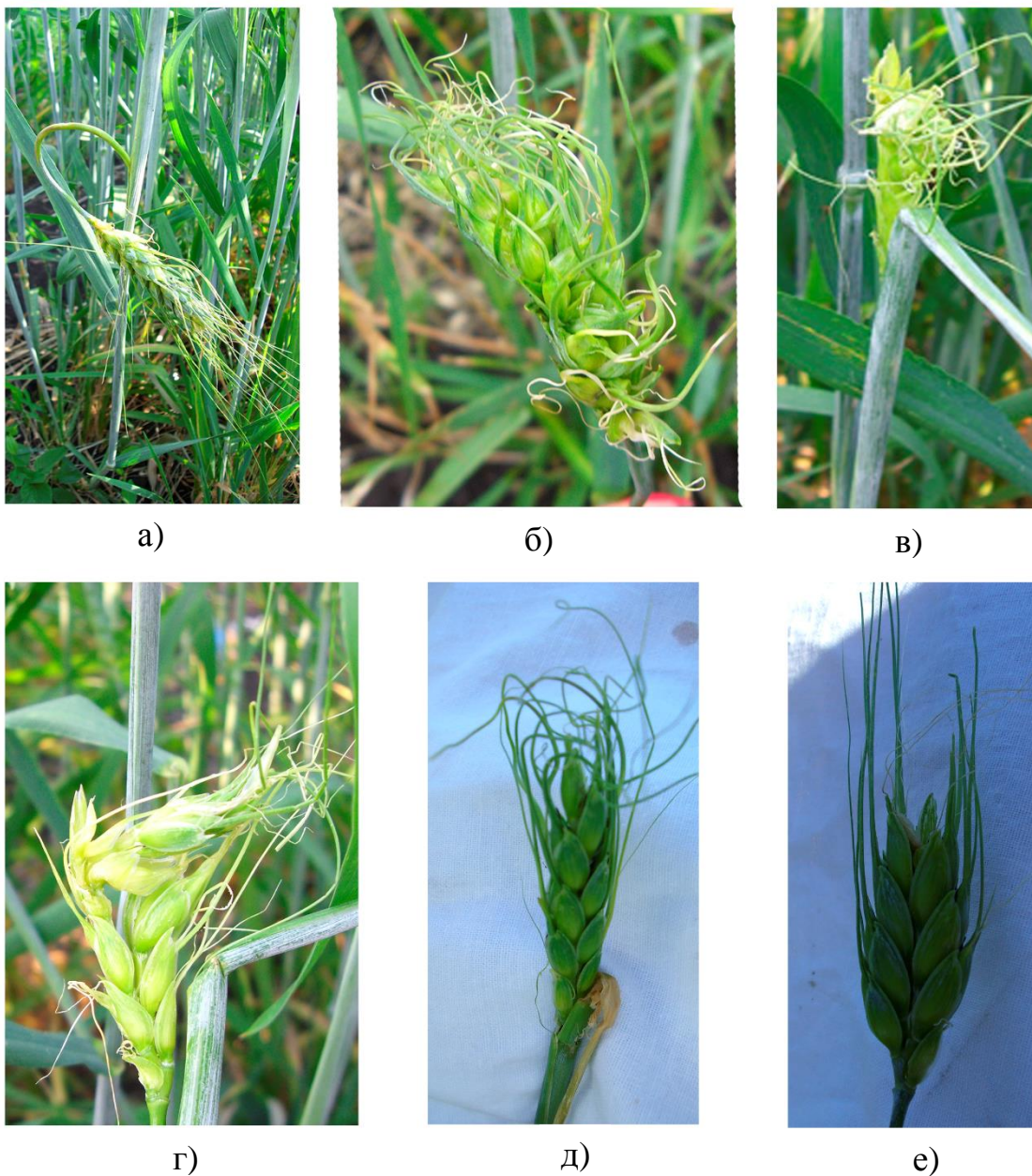


Рис. 3.9. Морфози колосу пшениці: а - циліндричний довгий колос, б - рихлий колос, в, г, д - скверхедний колос, е - короткий колос

Істотним при вивченні частоти і спектру індукованих змін є виявлення серед них частки морфо-фізіологічних сприятливих, які за умов наслідування у наступних поколіннях можуть бути селекційно-цінними мутаціями. Серед зазначених типів змін до групи сприятливих ми віднесли: пізньостиглі форми, низькорослі форми, стійкі до полягання, довгий і циліндричний колос. За результатами І.П. Артемчик та В.Ф. Логвиненко [9] зі збільшенням експозиції частка селекційно-цінних мутацій в першому поколінні у загальній частоті мутацій зменшувалась.

Вивчення кількості мутацій ярих пшениць (табл. 3.5, 3.6) показало, що загальна кількість індукованих змін та частка з них морфо-фізіологічних сприятливих залежить від гамма-опромінення. Максимально високу частоту

індукованих змін викликають дози, які за життєздатністю рослин близькі до критичних, а максимально високу частоту селекційно-цінних мутацій – дози мутагенів, при дії яких життєздатність рослин знижується на 3,2-40,5 % по відношенню до контролю [115].

Так, кількість спонтанних змін у ярої твердої пшениці Чадо (табл. 3.5) за роки проведення дослідів становила 0,3 % від кількості проаналізованих рослин. Відсоток індукованих змін у варіанті 100 Гр становило 7,3 %, з яких 4,7 % морфо-фізіологічних сприятливих. Підвищення дози опромінення призводило до збільшення загальної кількості індукованих змін до 14,5 %, тобто в 2 рази, в яких сприятливих 10,9 %. Подальше збільшення дози зменшувало загальну кількість змін в тому числі - сприятливих. Така закономірність спостерігалась нами незалежно від вибору сорту твердої пшениці.

Таблиця 3.5

Морфози ярої твердої пшениці залежно від дії гамма-променів
(середнє за роки дослідів 2008-2010 рр.)

Варіант	Кількість вивчених рослин, шт.	Сорт	Загальна кількість Індукованих змін		Частка сприятливих змін	
			шт	%	шт.	%
Контроль	400	Чадо	1,3±0,3	0,3	0±0	0
	400	Харківська 23	1,0±0,5	0,3	0±0	0
	400	Харківська 27	2,7±0,7	0,7	0±0	0
100 Гр	400	Чадо	29,3±2,7	7,3	18,7±4,3	4,7
	400	Харківська 23	28,3±3,8	7,1	13,7±3,2	3,4
	400	Харківська 27	34,3±2,8	8,6	18,0±2,0	4,5
150 Гр	400	Чадо	58,0±8,5	14,5	43,7±10,3	10,9
	400	Харківська 23	57,0±12,0	14,3	50,0±12,5	12,5
	400	Харківська 27	68,3±8,7	17,1	59,7±7,3	14,9
200 Гр	400	Чадо	48,3±1,3	12,1	31,0±3,0	7,8
	400	Харківська 23	55,7±9,2	13,9	32,7±8,7	8,2
	400	Харківська 27	55,7±7,8	13,9	25,3±4,2	6,3
250 Гр	400	Чадо	31,3±3,8	7,8	14,3±1,8	3,6
	400	Харківська 23	33,0±1,5	8,3	14,0±0,5	3,5
	400	Харківська 27	35,7±3,8	8,9	16,7±1,7	4,2

Спонтанні зміни ярої м'якої пшениці Героїня (табл. 3.6) становили 0,2 % від усіх рослин, морфо-фізіологічних сприятливих у них отримано не було. Опромінення викликало морфози у тому числі і сприятливих. Так у варіанті 100 Гр загальна кількість індукованих змін становила – 10,8 %, з них 8,6 % сприятливих, 150 Гр – 15,4 %, з них 12,5 % сприятливих; 200 Гр – 16,4 % і з них 10,6 % сприятливих. Підвищення дози до 250 Гр знижувало кількість індукованих змін до 10,3 % і з них сприятливих 4,5 %, що менше ніж у варіанті 100 Гр.

Тобто найбільша кількість морфо-фізіологічних сприятливих змін отримано у варіанті 150 Гр.

Таблиця 3.6

Морфози ярої м'якої пшениці залежно від дії гамма-променів
(середнє за роки дослідів 2008-2010 рр.)

Варіант	Кількість вивчених рослин, шт.	Сорт	Загальна кількість Індукованих змін		Частка сприятливих змін	
			шт	%	шт	%
Контроль	400	Героїня	0,7±0,3	0,2	0±0	0
	400	Харківська 28	1,7±0,8	0,4	0±0	0
	400	Харківська 26	0,7±0,3	0,2	0±0	0
100 Гр	400	Героїня	43,3±6,8	10,8	34,3±4,8	8,6
	400	Харківська 28	50,7±5,3	12,7	22,3±1,7	5,6
	400	Харківська 26	40,0±8,5	10,0	16,3±2,8	4,1
150 Гр	400	Героїня	61,7±10,2	15,4	50,0±11,0	12,5
	400	Харківська 28	76,3±4,2	19,1	56,7±2,3	14,2
	400	Харківська 26	64,3±8,8	16,1	45,3±7,3	11,3
200 Гр	400	Героїня	65,7±9,2	16,4	42,3±5,3	10,6
	400	Харківська 28	70,7±1,7	17,7	57,0±8,0	14,3
	400	Харківська 26	72,3±8,7	18,1	51,7±6,2	12,9
250 Гр	400	Героїня	41,3±9,8	10,3	18,0±2,0	4,5
	400	Харківська 28	41,3±5,2	10,3	24,7±8,7	6,2
	400	Харківська 26	66,7±13,8	16,7	19,3±2,3	4,8

Отримані результати за кількістю мутацій рослин сорту м'якої ярої пшениці Харківська 28 (табл. 3.6) показало, що спонтанні зміни на контролі становили 0,4 %, у варіанті 100 Гр – 12,7 %, 150 Гр – 19,1 %. Подальше збільшення дози викликало зниження кількості індукованих змін. Найбільша кількість морфо-фізіологічних сприятливих змін отримано у варіанті 150 Гр та з незначною різницею у варіанті 200 Гр. Збільшення дози до 250 Гр викликало їх зниження більше ніж у 2 рази. Аналогічні результати отримано і при вивченні сорту м'якої пшениця Харківська 26 (табл. 3.6).

На основі одержаних даних виявлено, що оптимальною дозою, при якій отримана найбільша кількість морфо-фізіологічних сприятливих є доза 150 Гр. Опромінення дозою 150 Гр забезпечує отримання максимальної кількості різноманітних генетично-змінених форм, які можуть використовуватись в якості вихідного матеріалу для селекції нових сортів. Результати отримані нами підтверджують дані отримані В.В. Моргуном [117], який стверджує, що невисокі дози мутагенних чинників індукують специфічні спектри мутацій, не порушуючи генетичної структури вихідного сорту. Стимуляція під впливом таких доз мутагенів захисно-відновлювальних систем рослин приводить до підвищення стійкості їх до стресових умов навколишнього середовища, що

суттєво підвищує ефективність позитивного добору. Максимальна загальна кількість індукованих змін отримана при опроміненні дозами 150 Гр та 200 Гр.

Зниження загальної кількості морфозів під впливом гамма-опромінення дозою 250 Гр на нашу думку можливо пояснити загибеллю рослин, а зниження частки селекційно-цінних мутацій – значним ураженням генетичного апарату рослини.

Аналіз отриманих результатів показав, що за загальною кількістю індукованих змін, та часткою сприятливих з них найбільш мінливими є сорти м'якої пшениці, тобто цей показник знаходиться під впливом генотипу і має сортову специфічність. Отримані результати, на нашу думку свідчать про більшу радіочутливість м'якої пшениці в порівнянні з твердою, або більш інтенсивні відновлювальні процеси твердої пшениці. Диференціацію сортів за радіорезистентністю їх насіння пов'язують також з різницею в тонкій структурі організації геному і різницею активності пострадіаційного відновлювання. Опромінення може бути пусковим моментом для ланцюга подій у пострадіаційний період [115].

Той факт, що для мутаційної мінливості пшениці характерна сортова і видова специфічність на нашу думку пояснюється наступним. На рівні виду існує генетична єдність, яка виявляється у корінних суттєвих ознаках – тотожністю за складом і послідовністю розташування у хромосомних генних локусів та їх кластерів. Активність різноманітних процесів в організмі тісно пов'язана зі структурним і функціональним станом геному, хромосом, їх сегментів та окремих локусів. Саме як цілісна єдність вид зберігається, еволюціонує на основі генетичної специфічності, тобто відмінності від інших видів. Така ж закономірність характерна і для сортів, оскільки фізіолого-біохімічні процеси проходять під генетичним контролем, а він є специфічним для виду і сорту.

3.4. Кластерна модель індукованих гамма-опроміненням морфозів різних видів пшениці першого пострадіаційного покоління

Більш об'єктивну та наглядну картину розвитку індукованих змін в популяціях пшениці при різних дозах опромінення можна отримати при використанні кластерної моделі аналізу, яка дає змогу вивчення генетичної мінливості контрольних та дослідних популяцій ярої пшениці. В результаті такого аналізу отримана дендрограма відстаней між популяціями сортів пшениці при різних дозах опромінення насіння (рис. 3.10, 3.11). Відстані розраховані на підставі значень частоти загальної частоти морфозів, а також деяких показників структури врожаю, які на нашу думку найбільш яскраво пояснюють індуковані зміни в першому пострадіаційному поколінні (висота рослин, продуктивна кистистість, маса 1000 зерен).

За результатами кластерного аналізу морфо-генетичних реакцій популяцій твердої та м'якої пшениць на дію опромінення може бути виділено 4 кластера. Аналізуючи якісний склад кластерів, можна зробити висновок, що в основі їх

об'єднання в окремі групи лежить доза опромінення, тобто популяції варіантів з малими та великими дозами утворюють різні кластери. Лише в окремих випадках відбувалось об'єднання популяцій з різними дозами в одних кластерах.

Так, дендрограма відстаней між популяціями різних сортів твердих пшениць (рис. 3.10) показує, що до складу першого та другого кластера, які розташовані в лівій частині дендрограми, входять популяції варіантів з великими дозами (250 Гр та 200 Гр відповідно). При чому кластер 1 та 2 на вищих рівнях ієрархічної структури можливо об'єднати в один, що дає можливість зробити висновок про близькість прояву реакції на гамма-опромінення в дозах 200 Гр та 250 Гр. Третій кластер включає в себе популяції з дозою 150 Гр.

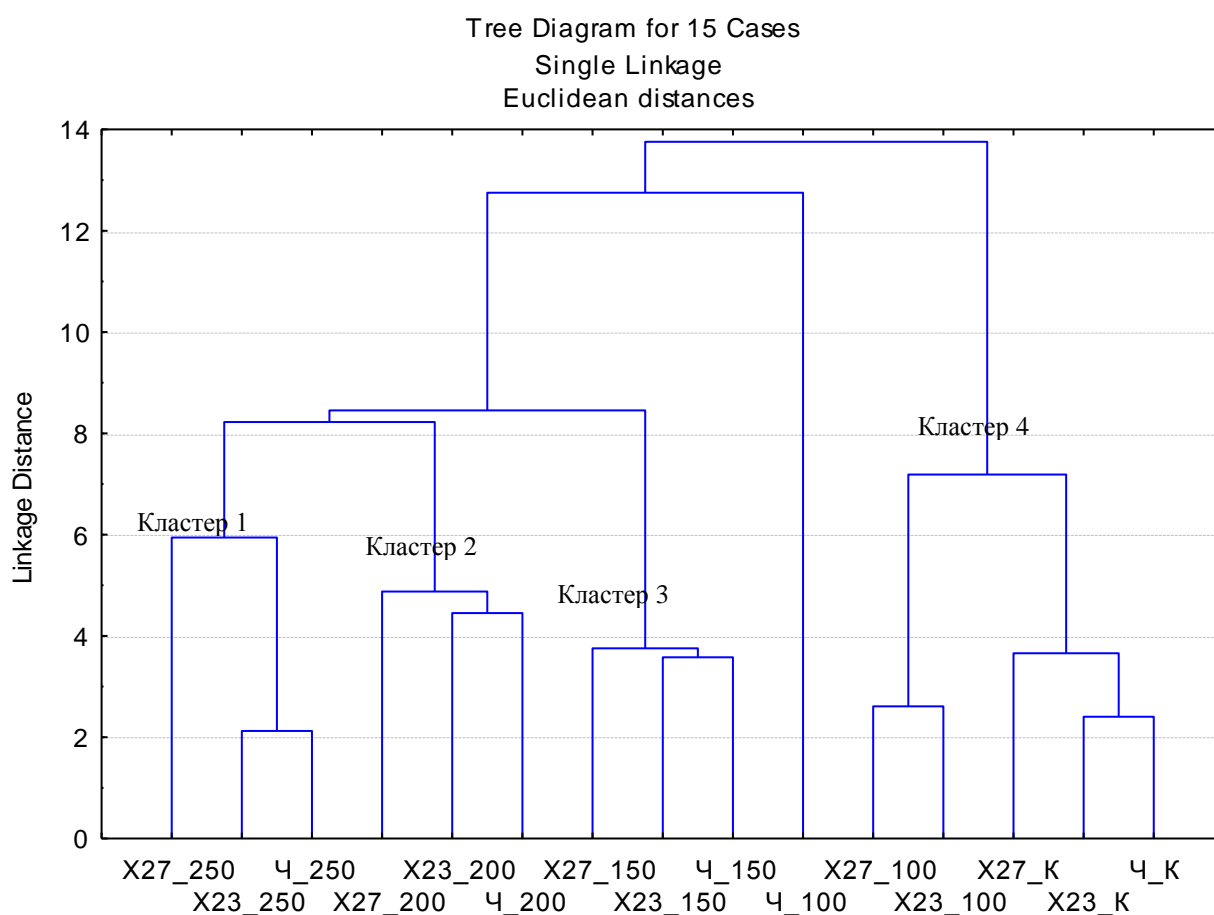


Рис. 3.10. Дендрограма відстаней між популяціями різних сортів ярої твердої пшениці (середнє за 2008-2010 рр.)

Примітка: 1. Ч, Х23, Х27 – сорти Чадо, Харківська 23, Харківська 27
2. 100, 150, 200, 250 – дози опромінення (Гр)
3. К – контроль

У правому куту дендрограми відстаней між популяціями різних сортів ярої твердої пшениці (рис. 3.10) знаходиться четвертий кластер, який складають контрольні популяції та популяції сортів твердої пшениці при опроміненні дозою 100 Гр, що вказує на наближеність індукованої малими дозами (100 Гр)

мінливості до природної (або спонтанної) мінливості популяцій пшениці. Можливо зробити припущення, що генетичні пошкодження при дії малих доз радіації напевно не може призводити до значних змін в генетичній структурі пшениці. На користь такого припущення свідчить точка зору інших дослідників, згідно з якою інтенсивність гомеостатичних функцій настільки висока, що індуковані малими (а подекуди навіть високими) дозами макромутаційні зміни не можуть значно дестабілізувати генетичний апарат пшениці [143].

Аналіз якісного складу кластерів дендрограми відстаней між популяціями різних сортів м'яких пшениць (рис. 3.11) показує, що до складу першого кластеру входять популяції варіантів з дозою 250 Гр, другого – з дозами 150 Гр та 200 Гр, третього – 100 Гр. Кластер 2 та 3 на вищих рівнях ієрархічної структури можливо об'єднати в один. Четвертий кластер складається виключно з контрольних популяцій сортів пшениці. При цьому спостерігається наближеність третього та четвертого кластерів за значеннями відстаней, що свідчить про наближеність мінливості, індукованої низькими дозами, до рівня мінливості контрольних популяцій.

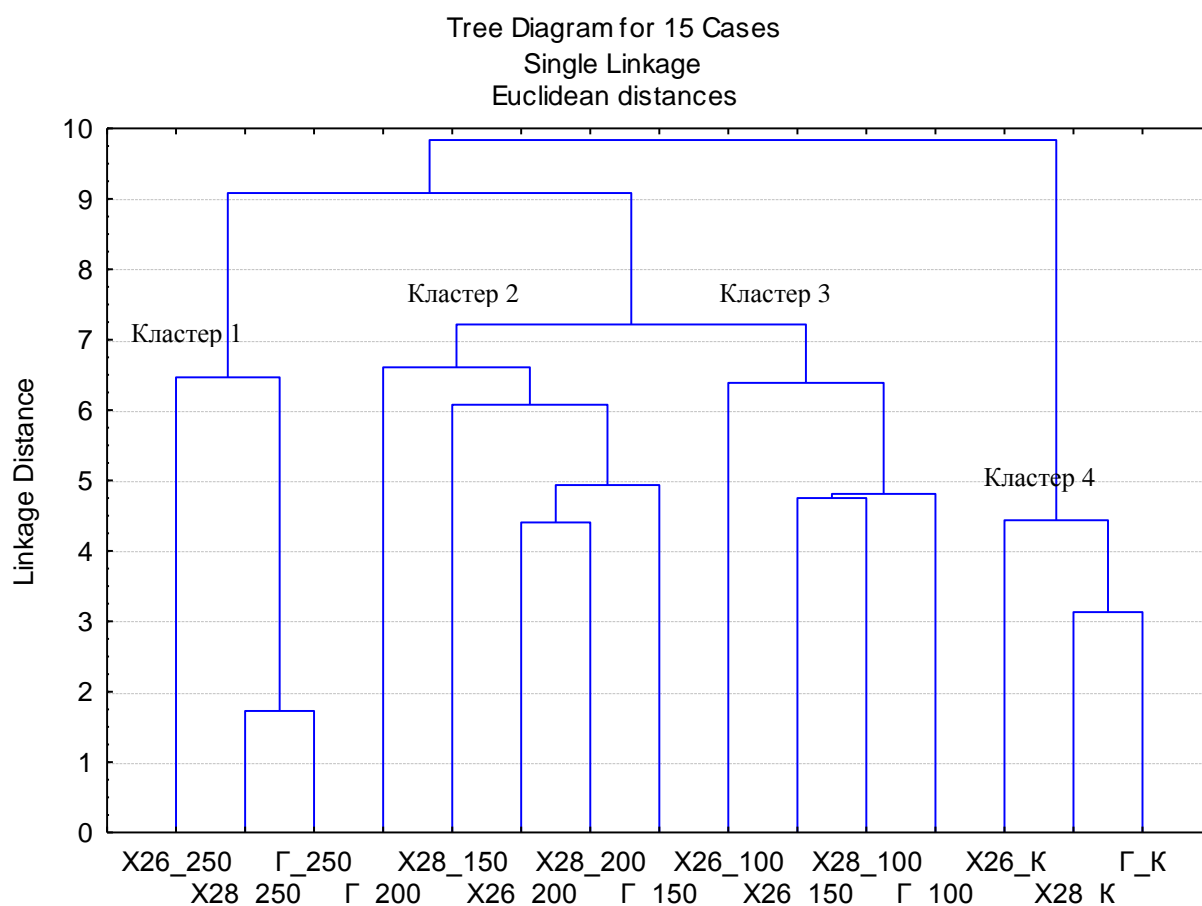


Рис. 3.11. Дендрограма відстаней між популяціями різних сортів ярої м'якої пшениці (середнє за 2008-2010 р.)

Примітка: 1. Г, X28, X26 – сорти Героїня, Харківська 28, Харківська 26
2. 100, 150, 200, 250 – дози опромінення (Гр)
3. К – контроль

Аналіз дендрограм відстаней між популяціями різних сортів твердої та м'якої пшениці показує, що на найвищому ієрархічному рівні (який відповідає утворенню кластерів) специфічність реакцій цілком визначається типом радіаційного впливу (малі або великі дози), на найнижчому рівні ієрархії (дистанції між парами найближчих сусідів) - генотипові особливості вивчених сортів. Отже, індукований мутаційний процес в популяціях пшениці носить складний характер та реалізується в результаті взаємодії між дозою опромінення та генотиповими особливостями сортів.

Приймаючи до уваги, що кожен окремих кластер є конкретним типом мінливості, в наших експериментах може бути виділено чотири типи індукованого гамма-опромінення процесу в експериментальних та контрольних популяціях ярої пшениці. Перший тип представляє собою спонтанну генетичну мінливість, другий - індуковану малими дозами мінливість і два останніх типи - індукований великими дозами процес.

Таким чином, одержані результати кластерного аналізу свідчать про існування різниці в характері та інтенсивності процесу при дії малих та великих доз опромінення, а також підтверджують зроблені нами висновки про видову специфічність у прояві дії мутагену та переважне значення дози опромінення на реакцію рослинного організму [133].

Висновки до розділу 3

Аналізуючи отримані результати, зроблено наступні висновки:

1. В першому пострадіаційному поколінні польових популяцій пшениці внаслідок дії різних доз гамма-опромінення відбуваються зміни рівня реалізації репродуктивного потенціалу головного колосу та рослини, що проявляється в зниженні схожості, виживаності, та показників елементів структури врожаю. Особливості індукованих змін репродуктивної здатності визначаються дозою опромінення, мають зворотно-пропорційну залежність та неспецифічний по відношенню до сортових особливостей характер.

2. Отримані результати дозволяють зробити висновок, що найбільш «м'яку» дію на рослини за показниками виживаності, структури врожаю, тривалості фенологічних фаз здійснювались дозою гамма-променів 100-150 Гр. Дози в указаному діапазоні є оптимальними, вони не знижують значно процент проростання насіння, не здійснюють значний вплив на ріст та розвиток пшениці, але при цьому дають значний вихід фізіолого-біохімічних сприятливих змін. Підвищення дози приводило до значного впливу, яке досягало свого максимуму у варіанті досліді 250 Гр.

3. Спостерігалась поява рослин з низьким або карликовим ростом, стійких до полягання. Відмічено, що чим низькоросліші були мутанти, тим дрібніше було в них зерно, а отже, і маса зерна з колоса, та маса 1000 зерен знижувалась.

4. Вивчення спектру індукованих змін під впливом гамма-променів показало, що найбільш мінливими ознаками в наших дослідіх були

продуктивна кущистість, маса 1000 зерен, швидкість дозрівання, виживаність рослин.

5. Гамма-опромінення в усіх дозах зумовлює збільшення частоти появи індукованих змін в популяціях першого покоління по відношенню до природного рівня в контрольних популяціях досліджених видів та сортів ярої пшениці. Максимально високу частоту морфозів, в тому числі і морфо-фізіологічних сприятливих, зумовлює доза 150 Гр, яка забезпечує отримання максимальної кількості різноманітних генетично-змінених форм, які можуть використовуватись в якості вихідного матеріалу для селекції нових сортів. Так, при дії 100 Гр загальна частота індукованих змін твердої пшениці становила 7,1-8,6 %, м'якої – 10,0-12,7 %. При дії 150 Гр досліджуємий показник збільшувався в 2 рази у випадку твердої пшениці (14,3-17,1 %) та в 1,5 рази в випадку м'якої (15,4-19,1 %) в порівнянні з варіантом досліду 100 Гр. Підвищення дози опромінення викликає поступове зниження загальної частоти морфозів, яке досягає свого максимуму у варіанті досліду 250 Гр і становить 7,8-8,9 % у твердої пшениці, та 10,3-16,7 % у м'якої пшениці. Наступні данні корелюють зі зниженням життєздатності рослин та їх загибеллю.

6. Аналіз отриманих результатів показав, що за загальною кількістю морфозів, та часткою морфо-фізіологічних сприятливих з них найбільш мутабельними є сорти м'якої пшениці, тобто досліджуємий показник знаходиться під впливом генотипу і має сортову специфічність.

Кластерний аналіз мінливості під впливом гамма-опромінення в першому пострадіаційному поколінні польових популяцій пшениці ярої показав, що на вищих рівнях ієрархічної структури типів індукованої поведінки популяцій першого покоління сортів пшениці їх специфічність цілком визначається дозою опромінення - дози 100-150 Гр не істотно впливають на реалізацію більшості кількісних ознак, а дози 200-250 Гр викликають ефект депресії. На нижчих рівнях особливості реакцій переважно залежать від генотипових особливостей сортів, що говорить про сортову специфічність ефектів гамма-опромінення.

РОЗДІЛ 4

ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ЕФЕКТИ ДІЇ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ НА НАСІННЯ ТВЕРДОЇ І М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

Відомо, що різноманітні стресові умови індукують геномну нестабільність [174]. Сукупна дія несприятливих факторів, до яких відносять і радіацію, може викликати генетичну нестабільність у статевих та соматичних клітинах. Для вищих рослин існує як мінімум три приклади, у тому числі гібридизація несхожих геномів, коли стресові чинники можуть викликати швидкі та істотні зміни генома, включаючи транспозиції та ампліфікації геномних послідовностей [222, 257, 297]. Генетичні перебудови у рослин можуть здійснюватися різними шляхами, які можна виявити у каріотипі їхнього насіння. Високоєфективним методом є оцінка цитогенетичної мінливості, що дозволяє виявити загальний вплив як на фізіологічний стан рослини, так і на апарат спадковості.

Цитологічний аналіз є однією з надійних методик оцінки та ідентифікації факту мутагенного впливу. Він широко застосовується у встановленні переходу з області радіаційної стимуляції в область лінійного індукування хромосомних аберацій [91], виявленні механізмів адаптивної відповіді і, як наслідок, підвищення репараційної активності при різних режимах обробки мутагенами [160, 161].

4.1. Цитогенетичні реакції клітин кореневої меристеми пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення

Дія екзогенних факторів може викликати генетичну нестабільність у статевих та соматичних клітинах. Генетичні перебудови у рослин можуть здійснюватися різними шляхами, які можна виявити у каріотипі їхнього насіння. Високоєфективним методом є оцінка цитогенетичної мінливості, що дозволяє виявити вплив як на фізіологічний стан рослини, так і на апарат спадковості. Вивчення спектру цитогенетичних порушень дозволяє отримати інформацію щодо мутаційної мінливості [59]. Класичними і загально визначеними об'єктами дослідження цитогенетичних ефектів радіаційного опромінення є популяції клітин кореневої меристеми проростків насіння. Меристематичні тканини рослин являються найбільш чутливими та активно реагуючими на зовнішні дії і постійно утворюючими нові клітини [217]. Вивчення рівня мітотичної активності, частоти і спектру утворення клітин з хромосомними абераціями у перших пострадіаційних мітотичних циклах клітин кореневої меристеми дозволяє отримати достовірну оцінку рівня первинних ушкоджень генетичних систем та активності репараційних процесів [115, 116]. За частотою порушень мітозу можна судити про інтенсивність мутаційного процесу в клітинних популяціях організму (оскільки патологічний мітоз може стати джерелом геномних мутацій та хромосомних аберацій), по

спектру порушень - про ступінь ушкодження генетичного матеріалу, тобто сумісності з життям виникаючих ушкоджень [8].

4.1.1. Мітотична активність клітин кореневої меристеми різних сортів твердої і м'якої пшениці ярої залежно від дії гамма-випромінювання

Мітоз є одним з найбільш важливих процесів життєдіяльності клітини, тому що від правильного та своєчасного виконання всіх умов, необхідних для його протікання та завершення, залежить подальша доля клітин: слідувати далі по клітинному циклу або піддатися апоптозу [227, 300]. Створення двох однакових дочірніх клітин в результаті мітотичного поділу забезпечується скоординованою роботою механізмів, які відстежують і виправляють пошкодження, що виникають як перед вступом клітини в мітоз, так і під час мітозу [288].

З метою в'ясування механізму дії гамма-випромінювання на насіння материнської рослини вивчали рівень мітотичної активності у клітинах кореневої меристеми проростаючого насіння різних сортів твердої та м'якої пшениці ярої. На нашу думку, вивчення мітотичної активності дозволяє у деякій мірі пояснити причини підвищення схрещуваності різних видів і сортів пшениці ярої з житом ярим.

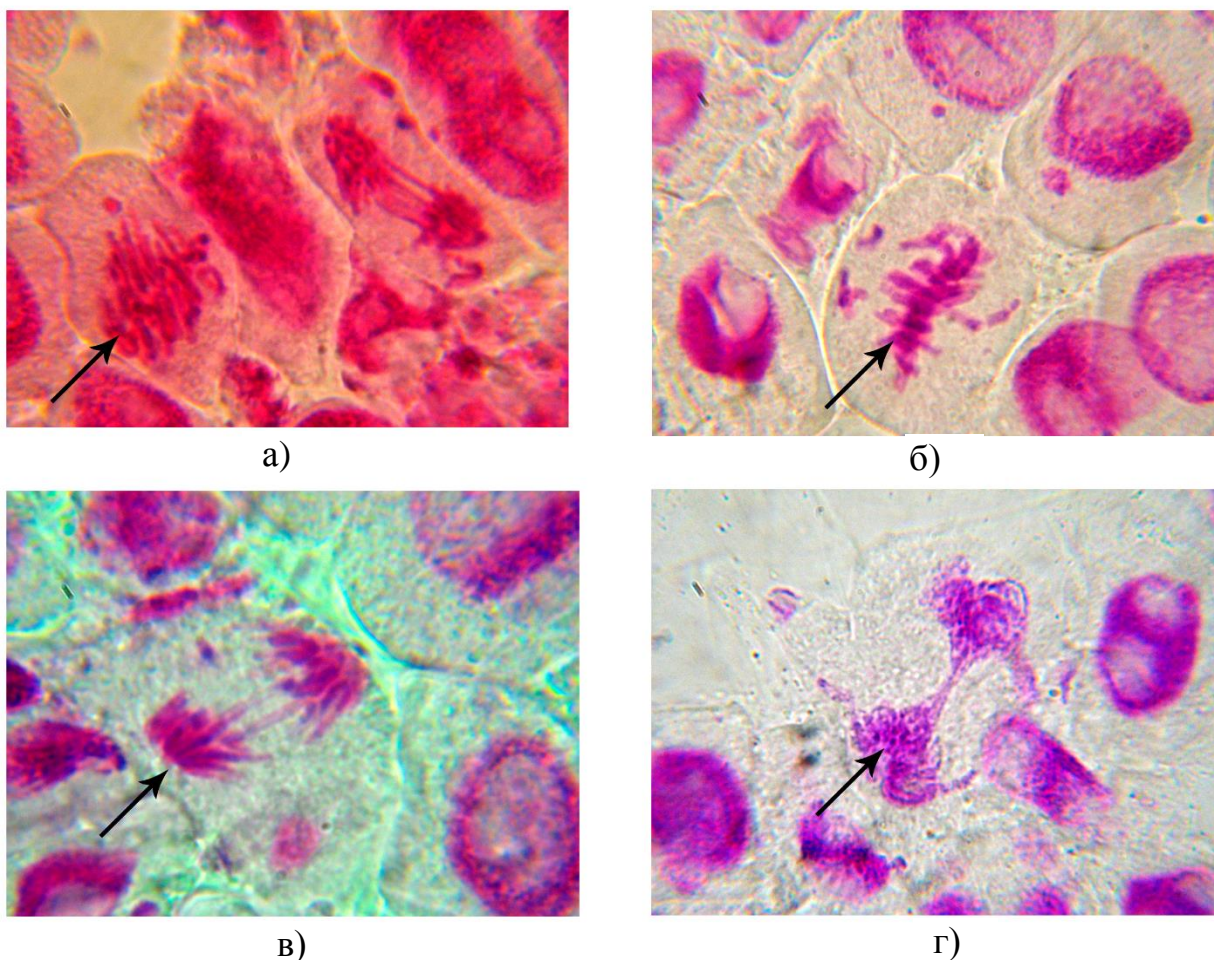


Рис. 4.1. Стадії мітотичного циклу:
а – стадія профазі, б – стадія метофазі, в – стадія анафазі, г – стадія телофазі

Має велике значення критерій процентного співвідношення кількості клітин за фазами мітозу, оскільки гамма-опромінення може викликати затримку поділу в різних фазах мітозу в результаті ураження хромосом або мітотичного веретена [8]. Облік числа клітин на кожній стадії мітозу необхідний для визначення їх тривалості та регулярності проходження клітинного циклу через точки перевірки (check point).

Для цього визначали кількість клітин на стадії профазі (рис. 4.1 а), метафазі (рис. 4.1 б), анафазі (рис. 4.1 в), телофазі (рис. 4.1 г) залежно від дози опромінення та частоту мітотичних порушень у клітинах кореневої меристеми (мости і фрагменти), кількість мікроядер.

Аналіз даних співвідношення клітин, які знаходяться в різних фазах мітозу (табл. 4.1, 4.2), показує, що переважна частина меристематичних клітин сортів, що вивчалась знаходиться у метафазі. При цьому гамма-опромінення приводить до збільшення кількості метафазних клітин, тобто підвищення мітотичної активності відбувається за рахунок накопичення метафазних клітин у перших пострадіаційних мітотичних циклах.

Аналіз результатів наведених у табл. 4.1. показує, що збільшення дози опромінення насіння сорту м'якої пшениці Героїня до 150 Гр призводить до збільшення клітин які знаходяться у метафазі мітозу. Так на контролі кількість клітин у цій фазі становить 1,1 %, в варіанті 100 Гр – 1,3 %, 150 Гр – 1,9 %.

Таблиця 4.1

Мітотична активність у клітинах кореневої меристеми
ярої м'якої пшениці залежно від дії гамма-випромінювання

Варіанти	Досліджено клітин шт	Кількість клітин на стадіях мітозу								Мітотичний індекс, %	
		профаза		метафаза		анафаза		телофаза			
		клітин, шт	%	клітин, шт	%	клітин, шт	%	клітин, шт	%		
Чадо											
Насіння без обробки (контроль)	4000	21	0,5±0,1	43	1,1±0,2	15	0,4±0,1	22	0,6±0,1	2,9	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	23	0,6±0,1	46	1,2±0,2	20	0,5±0,1	45	1,1***±0,2	3,0**
	150	4000	30	0,8±0,1	47	1,2±0,2	10	0,3±0,1	34	0,9±0,2	3,4
	200	4000	55	0,4****±0,2	61	1,5±0,2	10	0,3±0,1	47	0,2***±0,1	3,5
	250	4000	58	1,5****±0,2	58	1,5±0,2	10	0,3±0,1	34	0,9±0,2	3,2**
Харківська 23											
Насіння без обробки (контроль)	1000	30	0,8±0,1	34	0,9±0,2	10	0,3±0,1	18	0,5±0,1	3,3	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	38	1,0±0,2	51	1,3±0,2	18	0,5±0,1	33	0,8**±0,1	3,8
	150	4000	35	0,9±0,2	59	1,5****±0,2	19	0,5±0,1	38	1,0***±0,2	4,1**
	200	4000	49	1,2**±0,2	70	1,8****±0,2	23	0,6**±0,1	26	0,7±0,1	4,5**
	250	4000	54	1,4****±0,2	67	1,7****±0,2	26	0,7***±0,1	42	1,1***±0,2	3,6
Харківська 27											
Насіння без обробки (контроль)	4000	17	0,4±0,1	30	0,8±0,1	7	0,2±0,1	15	0,4±0,1	2,2	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	27	0,7±0,1	45	1,1±0,2	17	0,4**±0,1	23	0,6±0,1	2,8
	150	4000	42	1,1***±0,2	51	1,3**±0,2	26	0,7****±0,1	37	0,9***±0,2	3,7**
	200	4000	56	1,4****±0,2	66	1,7****±0,2	34	0,9****±0,2	43	1,1****±0,2	2,8**
	250	4000	66	1,7****±0,2	71	2,0****±0,2	40	1,0****±0,2	51	1,3****±0,2	2,1

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

При збільшенні дози опромінення насіння відбувається деяке зниження кількості метафазних клітин. Так у варіанті 200 Гр кількість метафазних клітин становить 1,7 %, у варіанті 250 Гр – 0,9 % (табл. 4.1). Аналогічні результати отримано і при вивченні сортів м'якої пшениці Харківська 28 та Харківська 26. Так, гамма-опромінення викликає збільшення кількості клітин у стадії метафази, яке досягає свого максимуму у варіанті 150 Гр – у Харківської 28, у варіанті 200 Гр – у Харківської 26. Подальше збільшення дози викликає зниження кількості клітин у метафазі. Можливо, це пов'язане з деякою затримкою вступу клітин до мітотичного поділу, що обумовлюється більш "ретельною" або активною роботою систем репарації при дії малих доз по відношенню до більш високих, при дії яких може відбуватись пошкодження самих систем репарації.

Отримані результати показали, що у сорту твердої пшениці Чадо (табл. 4.2) у контрольному варіанті кількість клітин у метафазі становить 1,1 % від загальної кількості мітотичних клітин, в той час як у варіанті з опроміненням в дозі 100 Гр та 150 Гр – 1,2 %.

Таблиця 4.2

Мітотична активність у клітинах кореневої меристеми
ярої твердої пшениці залежно від дії гамма-випромінювання

Варіанти	Досліджено клітин шт	Кількість клітин на стадіях мітозу								Мітотичний індекс, %	
		профаза		метафаза		анафаза		телофаза			
		клітин, шт	%	клітин, шт.	%	клітин шт	%	клітин, шт	%		
Чадо											
Насіння без обробки (контроль)	4000	21	0,5±0,1	43	1,1±0,2	15	0,4±0,1	22	0,6±0,1	2,9	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	23	0,6±0,1	46	1,2±0,2	20	0,5±0,1	45	1,1***±0,2	3,0**
	150	4000	30	0,8±0,1	47	1,2±0,2	10	0,3±0,1	34	0,9±0,2	3,4
	200	4000	55	0,4****±0,2	61	1,5±0,2	10	0,3±0,1	47	0,2***±0,1	3,5
	250	4000	58	1,5****±0,2	58	1,5±0,2	10	0,3±0,1	34	0,9±0,2	3,2**
Харківська 23											
Насіння без обробки (контроль)	1000	30	0,8±0,1	34	0,9±0,2	10	0,3±0,1	18	0,5±0,1	3,3	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	38	1,0±0,2	51	1,3±0,2	18	0,5±0,1	33	0,8**±0,1	3,8
	150	4000	35	0,9±0,2	59	1,5***±0,2	19	0,5±0,1	38	1,0***±0,2	4,1**
	200	4000	49	1,2**±0,2	70	1,8****±0,2	23	0,6**±0,1	26	0,7±0,1	4,5**
	250	4000	54	1,4****±0,2	67	1,7****±0,2	26	0,7***±0,1	42	1,1***±0,2	3,6
Харківська 27											
Насіння без обробки (контроль)	4000	17	0,4±0,1	30	0,8±0,1	7	0,2±0,1	15	0,4±0,1	2,2	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	27	0,7±0,1	45	1,1±0,2	17	0,4**±0,1	23	0,6±0,1	2,8
	150	4000	42	1,1***±0,2	51	1,3**±0,2	26	0,7****±0,1	37	0,9***±0,2	3,7**
	200	4000	56	1,4****±0,2	66	1,7****±0,2	34	0,9****±0,2	43	1,1****±0,2	2,8**
	250	4000	66	1,7****±0,2	71	2,0****±0,2	40	1,0****±0,2	51	1,3****±0,2	2,1

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

При збільшенні дози опромінення насіння до 200 Гр та 250 Гр спостерігається незначне збільшення кількості клітин та становить 1,5 %. Аналогічні результати отримано і при вивченні інших сортів твердої пшениці Харківська 23 та Харківська 27. Зазначені ефекти можливо пов'язані зі зміною

часу формування веретена поділу. Зміна часу проходження клітинами профазі мітозу може бути пов'язано з активацією системи checkpoint (перевірки цілісності генетичного матеріалу), дією механізмів checkpoint-репарації [67, 125], що дає підставу розглядати зміну часу проходження клітинами стадії профазі або анафазі-телофазі мітозу як механізм адаптації до стресових факторів середовища та підтримання гомеостазу клітинної популяції у проростків насіння. Можливо в цьому випадку діє клітинна конкуренція, як один з механізмів гомеостазу, завдяки якому визначаються чисельність клітин і розміри зростаючої тканини, в тому числі і при пошкодженнях, стабілізується диференціація клітин, елімінуються мутації [233, 251].

Опромінення гамма-променями в дозі 100 Гр викладає незначне підвищення мітотичної активності до 4,3 %, яке з підвищенням дози росте та досягає свого максимуму у варіанті 150 Гр та становить 4,7 % (рис. 4.2).

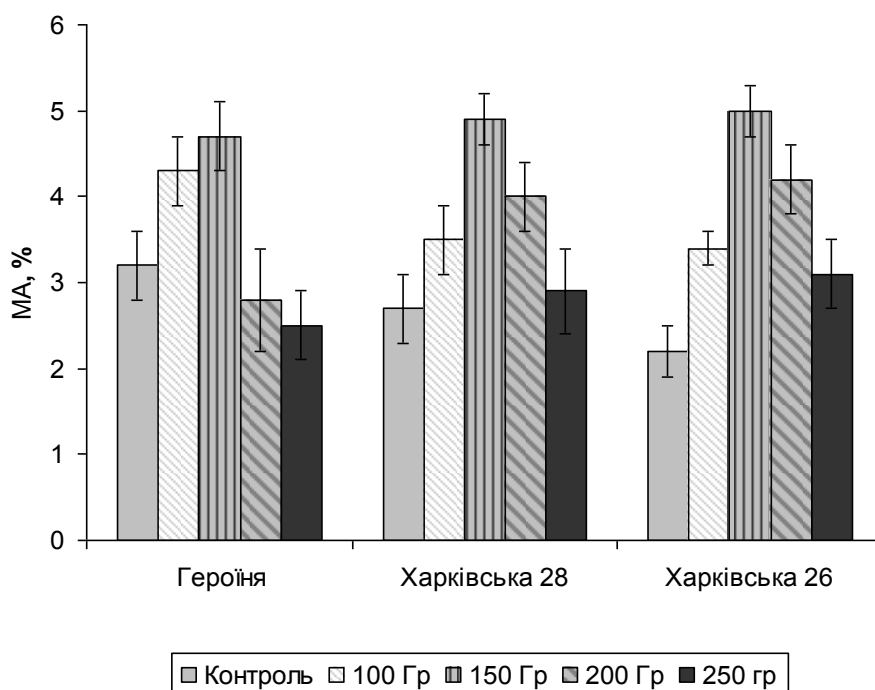


Рис. 4.2. Мітотична активність клітин кореневої меристеми ярої м'якої пшениці залежно від дії гамма-променів

Підвищення дози до 200 Гр знижує мітотичну активність до 2,8 %, 250 Гр – до 2,5 % (рис. 4.2). Така закономірність спостерігається і при вивченні твердих пшениць Харківська 28 та Харківська 26.

Проведені дослідження показали підвищення мітотичної активності при гамма-опроміненні насіння різних сортів твердої пшениці (рис. 4.3) [130]. Так, у сорту Чадо на контролі показник мітотичної активності становив 2,9 %, опромінення викликало його збільшення, яке досягає свого максимуму у варіанті 200 Гр і становить 3,5 %. Підвищення дози до 250 Гр викликає зниження мітотичної активності до 3,2 %. Така закономірність спостерігається і при вивченні інших сортів твердої пшениці Харківська 23 та Харківська 27. Аналогічні результати отримані і іншими авторами [57, 115]

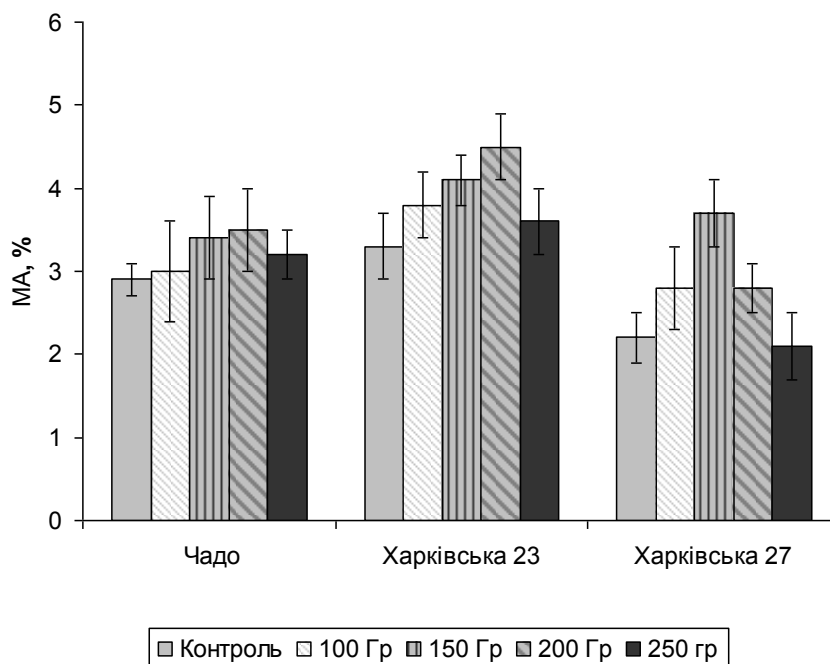


Рис. 4.3. Мітотична активність клітин кореневої меристеми ярої твердої пшениці залежно від дії гамма-променів

Підвищення мітотичної активності у клітинах кореневої меристеми проростаючого насіння ярої пшениці пояснюється дією середніх доз радіації, яка активує і регулює події у мітотичному циклі та перебіг самого мітозу, тобто призводить до прискорення поділу клітин. Зниження ж мітотичного індексу при збільшенні дози гамма-опромінення зумовлене сильнішим ураженням самих систем відновлення клітин. Імовірно, по мірі того, як дія радіації посилюється, мембранні системи клітинних органел і ендоплазматичного ретикулуму втрачають свої функціональні якості (гнучкість, еластичність).

Як відомо, при високих дозах зниження мітотичного індексу викликає пригнічення синтезу ДНК, пов'язане з порушенням роботи матричних систем клітин. При летальних і сублетальних дозах велике значення для ураження клітин має пряма або опосередкована дія радіації на компоненти хроматину. При дії високих доз уражується структура та функції геному, що проявляється в загальному збільшенні частки клітин з хромосомними абераціями, пригніченні, затримці та навіть повному подавленні мітозів.

Аналізуючи спектр порушень мітозу, треба зазначити, що мітотична активність у меристемах корінців ярої пшениці залежить не тільки від дози гамма-опромінення, а і від сорту та виду. Специфіка генотипу проявляється в різній частоті хромосомних аберацій при однакових дозах мутагену. Так, у сорту м'якої пшениці Героїня мітотична активність та частота мітотичних порушень вища, ніж у сорту твердої пшениці Чудо. Так, на контролі сорту Героїня значення мітотичної активності становить 3,2 %, сорту Чудо – 2,9 %. Опромінення гамма-променями, так же як і у сорту Чудо, викликає підвищення мітотичної активності: доза 100 Гр до 4,3 %, 150 Гр – до 4,7 %. Але, на відміну від сорту Чудо, для сорту Героїня опромінення дозою 200 Гр викликає зниження мітотичної активності в порівнянні з контролем і становить 2,8 %, 250

Гр – 2,5 %. Таким чином, м'яка пшениця Героїня є більш чутливою до дії гамма-променів. Зроблені висновки підтверджуються аналізом результатів отриманих на інших сортах.

Також треба відмітити, що у м'якої пшениці сорту Героїня спостерігається більш різкий ріст мітотичної активності. Так, у варіанті досліду 100 Гр мітотична активність збільшується на 1,1 %, а у варіанті 150 Гр на 1,6 % в порівнянні з контролем. І також стрімко падає у варіанті 200, 250 Гр на 0,4 та 0,7 % відповідно. Ці показники нижчі, ніж в інших варіантах досліду. Найвищий показник мітотичної активності спостерігається у варіанті досліду 150 Гр (4,8 %), найнижчий – у варіанті 250 Гр (2,5 %). Аналіз результатів по інших сортах м'якої пшениці підтверджує зроблені висновки.

Що стосується твердої пшениці сорту Чадо, нами виявлено, що з підвищенням дози гамма-променів мітотична активність підвищується, доза 250 Гр призводить до падіння цього показника. Найбільш низький рівень мітотичної активності спостерігається у контролі (2,9 %), найвищий – у варіанті 200 Гр. Менш значне зміння мітотичної активності в сорті Чадо під впливом гамма-променів може бути наслідком меншої пластичності сорту в порівнянні з м'якою пшеницею.

Вищесказане свідчить про те, що мітотична активність у меристемах корінців залежить від генотипових особливостей рослин ярої пшениці та дії гамма-опромінення. Очевидно, що чутливість клітин залежить від фази мітотичного циклу, яка є універсальною, генетично детермінованою властивістю, що забезпечує високу надійність у структурній і функціональній перебудові рослинної клітини при дії гамма-променів. Диференціацію сортів за радіорезистентністю їх насіння пов'язують також з різницею в тонкій структурі організації геному і різницею активності пострадіаційного відновлювання. Опромінення може бути пусковим моментом для ланцюга подій у пострадіаційний період [115].

4.1.2. Спектр хромосомних порушень у клітинах кореневої меристеми різних сортів твердої і м'якої пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення

Одним з переконливих доказів ушкоджувальної дії мутагенів і основним показником генетичної мінливості організмів на клітинному рівні є хромосомні аберації. Поява хромосомних аберацій залежить від природи і дози мутагену, чутливості клітин різних генотипів до мутагенної дії фізіологічного стану насіння чи рослини у період обробки мутагенними чинниками [24, 115, 116]. Відомо, що стабільність геному перебуває під генетичним контролем. Мутації в генах, відповідальних за репарацію ДНК, можуть призводити як до підсилення спонтанного мутагенезу, так і до підвищення чутливості клітин до мутагенного впливу. Яскравим прикладом геномної нестабільності може бути поява підвищеної частоти хромосомних аберацій [32].

Гамма-опромінення здатне індукувати широкий спектр хромосомних аберацій. Зокрема, в нашій роботі було зафіксовано появу поодиноких (рис. 4.4., а) і подвійних мостів (4.4, б), множинних мостів (рис. 4.4, в), поодиноких (рис. 4.4, г) і парних фрагментів (рис. 4.4, д), множинної фрагментації (рис. 4.4,

е), відстаючих хромосом (рис. 4.4, ж), та поява одного або декількох мікроядер у клітині (рис. 4.4, і).

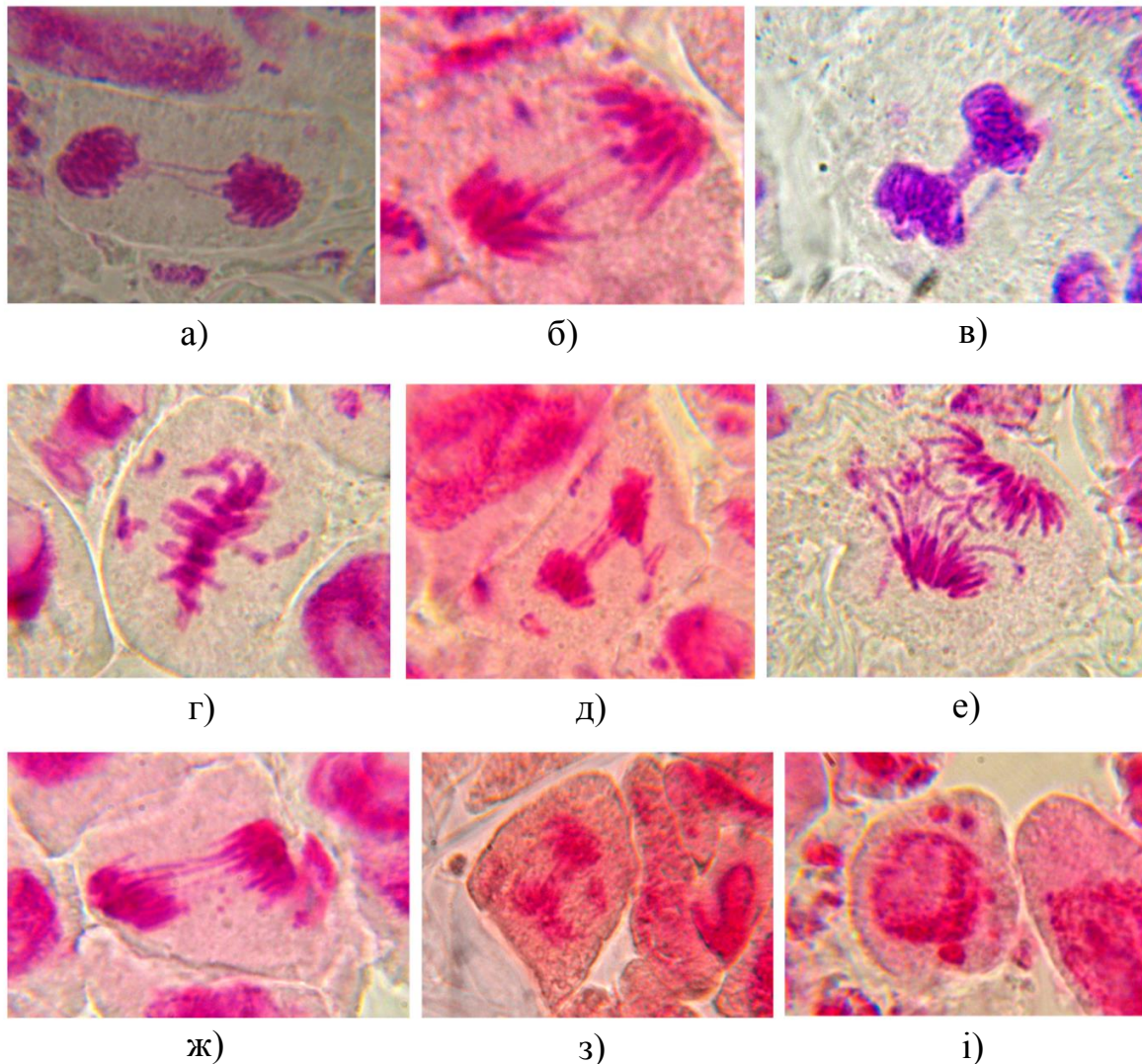


Рис. 4.4. Хромосомні аберації залежно від дії гамма-опромінення
а – два мости в телофазі, б - два подвійних мости в анафазі, в - множинні мости в телофазі, г - фрагменти в метафазі, д - Подвійний фрагмент та мости в телофазі, е - Множинна фрагментація в анафазі, ж - Відстаючі хромосоми та мости в анафазі, з - Подвійна телофаза, і - Багато мікроядер

На рис. 4.4 з відображена подвійна телофаза, що спостерігалась нами. Серед виявлених типів аберацій переважали поява одного або декількох мікроядер на клітину що свідчить про наявність значного числа нерепарированих ушкоджень хромосомного матеріалу і веде до цитогенетичної нестабільності клітинних популяцій [114]. Формувати мікроядра можуть отсталі хромосоми, а також фрагменти, які не встигли включитися в одно з ядер. Раніше було встановлено, що з цитогенетичних характеристик найбільш чутливим критерієм моніторингу є ядерцеві показники клітин, так як зміна активності ядришкоутворюючих районів відбувається при порогових впливах мутагенів [11].

Збільшення ядерцевої активності при збільшенні дози гамма-опромінення до 200-250 Гр може бути ще одним показником того, що проростки відчувають радіаційне навантаження, а також посилення метаболічної активності в стресових умовах (активації генів рРНК, рибосом, а також білків) як регуляторного механізму, що сприяє посиленню білкового метаболізму у насіння з підвищеною частотою патологій мітозу [77].

Вивчення спектра хромосомних порушень у клітинах кореневої меристеми пшениці ярої свідчить про те, що дія гамма-променів підвищує частоту клітин з хромосомними порушеннями по відношенню до контролю. (табл. 4.3, табл. 4.4).

Таблиця 4.3.

Частота клітин з мітотичними порушеннями в кореневій меристемі
твердої пшениці після гамма-опромінення

Варіанти	Досліджено клітин, шт.	Частота порушень						Мікроядра				
		фрагменти		мости		сумарна		одне		2 і більше		
		Клітин	%	Клітин	%	Клітин	%	Клітин	%	Клітин	%	
Чадо												
Насіння без обробки (контроль)	4000	-	-	-	-	-	-	5	0,13±0,1	-	-	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	13	0,33*±0,1	6	0,15±0,1	19	0,48	101	2,53*±0,3	25	0,63*±0,1
	150	4000	14	0,35*±0,1	9	0,23±0,1	23	0,58	100	2,5*±0,3	30	0,75*±0,1
	200	4000	33	0,83*±0,1	40	1,0*±0,2	76	1,9	480	12*±0,5	186	4,65*±0,3
	250	4000	25	0,63*±0,1	32	0,8*±0,1	57	1,43	240	6*±0,4	56	1,4*±0,2
Харківська 23												
Насіння без обробки (контроль)	4000	-	-	-	-	-	-	8	0,2±0,1	-	-	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	15	0,38*±0,1	4	0,1±0,1	19	0,48	85	2,13*±0,2	31	0,78*±0,1
	150	4000	19	0,48*±0,1	11	0,28*±0,1	30	0,75	104	2,6*±0,3	39	0,98*±0,2
	200	4000	25	0,63*±0,1	29	0,73*±0,1	54	1,35	297	7,43*±0,4	201	5,03*±0,3
	250	4000	28	0,7*±0,1	20	0,50*±0,1	48	1,20	203	5,08*±0,3	89	2,23*±0,2
Харківська 27												
Насіння без обробки (контроль)	4000	-	-	-	-	-	-	2	0,05±0,03	-	-	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100	4000	10	0,25±0,1	7	0,18±0,1	17	0,43	124	3,1*±0,3	20	0,5*±0,1
	150	4000	21	0,53*±0,1	15	0,38*±0,1	36	0,9	119	2,98*±0,3	42	1,05*±0,2
	200	4000	38	0,95*±0,2	31	0,78*±0,1	69	1,73	387	9,68*±0,5	197	4,93*±0,3
	250	4000	18	0,45*±0,1	26	0,65*±0,1	44	1,1	264	6,6*±0,4	78	1,95*±0,2

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * $p < 0,001$

Ми спостерігали істотне збільшення їх частоти в меристемах корінців ярої пшениці у варіанті 200 Гр по відношенню до контролю, де не відмічено жодного з хромосомних порушень. Так, опромінення насіння твердої пшениці (табл. 4.3) викликає зростання частоти мітотичних порушень при підвищенні дози опромінення. Показник сумарних порушень в меристематичних клітинах сорту Чадо у варіанті 100 Гр становить 0,48 %, 150 Гр – 0,58 %, 200 Гр – 1,9 %. Підвищення дози до 250 Гр викликає деяке зниження виходу сумарних хромосомних порушень до 1,43 %, що корелює з зниженням мітотичної активності.

Гамма-опромінення насіння сорту Харківська 23 (табл. 4.3) викликає мітотичні порушення, кількість яких зростає з підвищенням дози та досягає

свого максимуму у варіанті 200 Гр і становить 1,35 %. Підвищення дози до 250 Гр викликає зниження кількості порушень до 1,20 %, що менше ніж у варіанті 200 Гр, але більше в 2,5 рази ніж у варіанті 100 Гр. Аналогічні результати отримано при дослідженні твердої пшениці Харківська 27. Опромінення викликає зростання кількості порушень від 0,43 % у варіанті 100 Гр до 1,73 % у варіанті 200 Гр і далі у варіанті 250 Гр падає до 1,1 %.

У випадку м'якої пшениці (табл. 4.4) спостерігається падіння сумарної кількості порушень у варіантах досліду 150, 200 та 250 Гр у порівнянні з варіантом досліду 100 Гр. Так, при вивченні сорту Героїня у варіанті досліду 100 Гр спостерігаються хромосомні порушення в кількості 2,53 %.

Таблиця 4.4.

Частота клітин з мітотичними порушеннями в кореневій меристемі різних сортів м'якої пшениці після гамма-опромінення

Варіанти	Досліджено клітин, шт.	Частота порушень						Мікроядра				
		фрагменти		мости		сумарна		одне		2 і більше		
		клітин	%	Клітин	%	Клітин	%	Клітин	%	Клітин	%	
Героїня												
Насіння без обробки (контроль)	4000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Оброблено γ -променями в дозі (Гр)	100	4000	29	0,73*±0,1	72	1,8*±0,2	101	2,53	953	23,83*±0,7	694	17,35*±0,6
	150	4000	31	0,78*±0,1	28	0,7*±0,1	59*	1,48	691	17,28*±0,6	263	6,58*±0,4
	200	4000	32	0,8±0,1	37	0,93*±0,2	69	1,73	453	11,33*±0,5	186	4,65*±0,3
	250	4000	13	0,33*±0,1	11	0,28*±0,1	24*	0,6	272	6,8*±0,4	74	1,85*±0,2
Харківська 28												
Насіння без обробки (контроль)	4000	-	-	-	-	-	-	2	0,05±0,03	-	-	
Оброблено γ -променями в дозі (Гр)	100	4000	21	0,53*±0,1	64	1,6*±0,2	85	2,13	605	15,13*±0,6	498	12,45*±0,5
	150	4000	28	0,70*±0,1	49	1,23*±0,2	77	1,93	879	21,98*±0,7	376	9,4*±0,5
	200	4000	34	0,85*±0,1	40	1,0*±0,2	74	1,85	521	13,03*±0,5	205	5,13*±0,3
	250	4000	11	0,28±0,1	21	0,53*±0,2	32	0,8	189	4,73*±0,3	65	1,63*±0,2
Харківська 26												
Насіння без обробки (контроль)	4000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Оброблено γ -променями в дозі (Гр)	100	4000	34	0,85*±0,1	89	2,23*±0,2	123	3,08	786	19,65*±0,6	708	17,7*±0,6
	150	4000	41	1,03*±0,2	75	1,88*±0,2	116	2,9	604	15,1*±0,6	401	10,03*±0,5
	200	4000	37	0,93*±0,2	70	1,75*±0,2	107	2,68	652	16,3*±0,6	259	6,48*±0,4
	250	4000	21	0,53*±0,1	38	0,95*±0,1	59	1,48	187	4,68*±0,3	102	2,55*±0,2

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * $p < 0,001$

Подальше підвищення дози викликає зменшення кількості порушень у варіанті 150 Гр до 1,48 %, 200 Гр – 1,73 %, 250 Гр – 0,6 % (табл. 4.4). Отримані дані можуть бути пояснені зростанням елімінації клітин з пошкодженнями генетичних структур клітинного ядра [66, 301]. Кількість мітотичних порушень в сорту Харківська 28 зменшується від 2,13 % у варіанті 100 Гр до 0,8 % у варіанті 250 Гр, у сорту Харківська 26 – від 3,08 % до 1,48 %.

Аналіз отриманих результатів відносно динаміки індукції мітотичних порушень в залежності від дози опромінення, як і у випадку мітотичної активності, (рис. 4.5, 4.6) свідчить про існування сортової залежності. У випадку твердої пшениці (рис. 4.5) спостерігається збільшення кількості

аберацій, яке досягає свого максимуму при опроміненні дозою 200 Гр і становить 0,48 – 1,35 %. Подальше збільшення дози до 250 Гр викликає зниження показника, що вивчався.

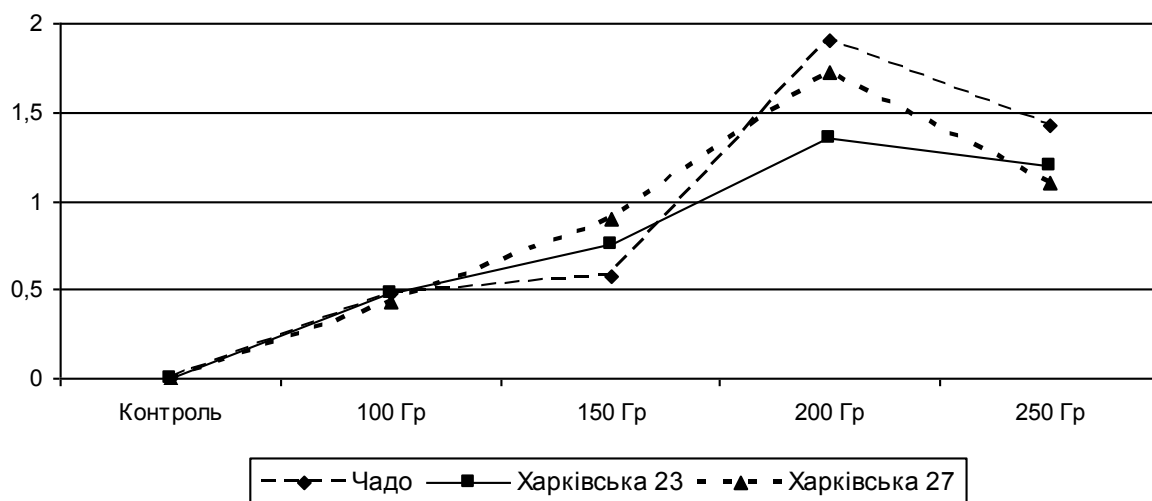


Рис. 4.5. Динаміка індукції мітотичних порушень в залежності від дози опромінення твердої ярої пшениці

У випадку м'якої пшениці (рис. 4.6) спостерігається падіння сумарної кількості порушень у варіантах досліду 150, 200 та 250 Гр у порівнянні з варіантом досліду 100 Гр. Так, при вивченні різних сортів м'якої пшениці у варіанті досліду 100 Гр спостерігаються хромосомні порушення в залежності від сорту в кількості 2,13 – 3,08 %. Подальше підвищення дози викликає зменшення кількості порушень у варіанті 150 Гр до 1,48 – 2,9 %, 200 Гр – 1,73 – 2,68 %, 250 Гр – 0,6 – 08 %. Отримані результати можуть бути пояснені зростанням елімінації клітин з пошкодженнями генетичних структур клітинного ядра.

Просліджується зв'язок між кількістю хромосомних порушень та кількістю мікроядер. Так, найбільша кількість мікроядер у клітинах корінців ярої твердої пшениці спостерігається при опроміненні гамма-променями дозою 200 Гр, а у ярої м'якої пшениці – 100 Гр, що може вказувати на значний вплив використаних доз на генетичний апарат клітин меристеми корінців.

На другому місці серед виявлених хромосомних порушень були фрагменти і мости. Присутність мостів, на думку деяких авторів [5, 166] характеризує зростання репараційних здібностей об'єктів і можливу їх адаптацію до стресового впливу. Присутність в анафазі одиночних фрагментів свідчить про делеції хроматидного типу, парних - хромосомного. Мости з фрагментами утворюються при асиметричних транслокаціях [22]. При цьому аналогічно виникненню фрагментів - поодинокі мости утворюються в результаті порушень на хроматидному рівні, а подвійні (множинні) – на хромосомному. В літературі є данні, що аномалії в якості мостів та фрагментів виникають в наслідок розривів та пов'язані з помилками поєднання хроматид в процесі кросинговеру між гомологічними хромосомами [192]. І хромосомні, і хроматидні мости

призводять до порушення синтезу ДНК та РНК, розривів молекули ДНК, а також пошкодження білкової компоненти хромосом [163].

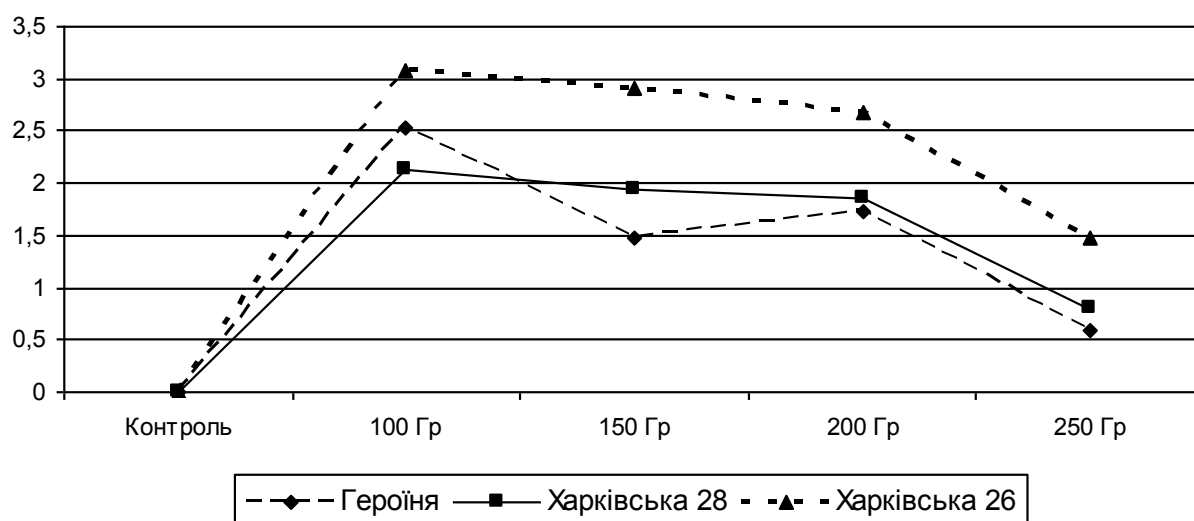


Рис. 4.6. Динаміка індукції мітотичних порушень в залежності від дози опромінення м'якої ярої пшениці

Відомо, що навіть у організмів, існуючих в оптимальних умовах, спонтанно виникають клітини, що несуть різні хромосомні зміни, хоча частота і спектр таких порушень за звичай невеликі. У нормі клітини, що мають незбалансовані хромосомні зміни, елімінуються з клітинної популяції, велика частина порушень у структурі ДНК репарується [73]. Вищесказане підтверджує наші данні, а саме відсутність хромосомних порушень у контролі. У той же час вважається, що у кожного виду система репарації захищає геном до певного рівня впливу мутагенного фактора. Після досягнення критичних навантажень захисні механізми клітини не можуть усунути шкідливу дію мутагенів, що, очевидно, відбувається в клітинах при високих дозах опромінення, таких як 250 Гр та провокує загибель цих клітин.

Таким чином, нами встановлено, що дія гамма-променів змінювала протікання мітозу, що проявилось у порушеннях формування мітотичного апарату, а саме: підвищенні мітотичних індексів, а також у збільшенні частоти порушень мітозу на рівні веретена поділу та їх сумарної частоти. Також була відмічена видова залежність прояву впливу гамма-променів на генетичний апарат ярої пшениці. Н.Н. Назаренко [121] відмічає у своїй роботі, що специфіка генотипу проявляється в різній частоті хромосомних аберацій при рівних дозах мутагенів. Генотип-мутагенна взаємодія відіграє істотну роль при утворенні хромосомних аберацій. Нами було встановлено, що найбільш ефективним індуктором мутацій є доза гамма-променів 100–150 Гр. Використання інших доз опромінення показує депресивний вплив. Більш низька частота хромосомних порушень меристематичних клітин м'якої пшениці можливо пояснити підвищеною елімінацією клітин з ушкодженнями генетичних структур клітинного ядра [66, 252].

4.2. Мінливість компонентів запасних білків пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення

Ріст – одне із первинних, основних проявлень рослинного організму яке залежить від сукупності та інтенсивності обмінних процесів і є досить чутливим до іонізуючого опромінення [54]. У зонах активного клітинного ділення інтенсивно протікають процеси обміну речовин, їх регуляцією можливо впливати на ріст рослин, продуктивність та фізіологічний стан.

Радіоактивні елементи здатні проникати всередину опроміненого об'єкта і вступати у взаємодію з його структурами і компонентами, оскільки енергія квантів і заряджених частинок істотно перевищує енергію внутрішньомолекулярних зв'язків. Іонізуюче випромінювання призводить як до пошкодження хімічних зв'язків молекул, що входять до складу клітин, так і іонізації, або порушення молекул, що у свою чергу, змінює клітинні структури, порушує процеси обміну речовин і фізіологічні функції організму в цілому [48, 92].

Встановлення функціонального зв'язку між генами і синтезом білків розширило можливість генетичного аналізу організмів. Мутанти зміни генів часто призводять до зміни кодованого ними білка і зв'язаної з цим зміни його функції. Методи електрофорезу широко використовують у наукових дослідженнях для вивчення компонентного складу білків організму [183]. Ці методи є у достатній мірі інформативними, оскільки дають змогу оцінювати функціональний стан організму за особливостями міграції білкових фракцій та на основі пофракційного перерозподілу окремих індивідуальних білків, що входять до їх складу.

Оскільки основним результатом впливу іонізуючого опромінення є окислювальні пошкодження молекул ДНК з подальшими змінами в процесі біосинтезу білка, важливим є дослідження в змінах спектрів білків після обробки гамма-променями насіння. Білок-синтезуюча система відіграє визначну роль в адаптації до різних стресів, до яких відноситься і гамма-опромінення.

Надійними білковими маркерами є запасні білки. Вони зручні для аналізу генетичної мінливості, оскільки їх експресія не залежить від умов вирощування [107]. Запасні білки злаків представляють собою важливу групу рослинних білків, які відрізняються значною гетерогенністю та більшим генетично детермінованим поліморфізмом. Гліадини є гетерогенною групою запасних білків, розчинних у спиртах. Як біохімічні маркери вони є поліморфними, і тому різні не лише у різних видів, але й у різних сортів, і точно відображають родовід генетичного матеріалу [61]. Оцінка селекційного матеріалу на основі білкового маркеру дає можливість швидко та якісно проводити відбір та контролювати передачу бажаних ознак від батьківських форм в гібридні популяції. Як білкові маркери для визначення якості зерна пшениці в селекції частіше використовують запасні білки, зокрема гліадини [81]. Гліадини кодують шість не зчеплених генів (*Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*), розташованих на хромосомах 1 та 6 гомеологічних груп. Гени гліадинів

мають множинні алелі та є кластерними – їх продукти утворюють блоки електрофоретичних компонентів. За зростанням електрофоретичної рухливості компонентів спектр гліадинів поділяють на 4 зони: ω , γ , β та α [61].

Для аналізу нами були вибрані два представники м'якої ярої пшениці – сорт Героїня та твердої пшениці – сорт Чадо. Отримані результати показали, що дія гамма-опромінення на насіння різних сортів пшениці ярої стимулює появу нових компонентів в електрофоретичному спектрі запасних білків. Так, спектр білків насіння ярої м'якої пшениці сорту Героїня (рис. 4.7 а) після дії гамма-променів в дозі 150 Гр має різницю між варіантами обробки як за кількістю, так і за інтенсивністю появи компонентів гліадину. У варіантах досліду з дозою 150 Гр (трек № 3) зафіксовано зникнення повільних компонентів в зоні ω (компоненти відзначені колом на рис. 4.7) та збільшення інтенсивності компоненту в зоні γ (компонент відзначений стрілкою на рис. 4.7 а).

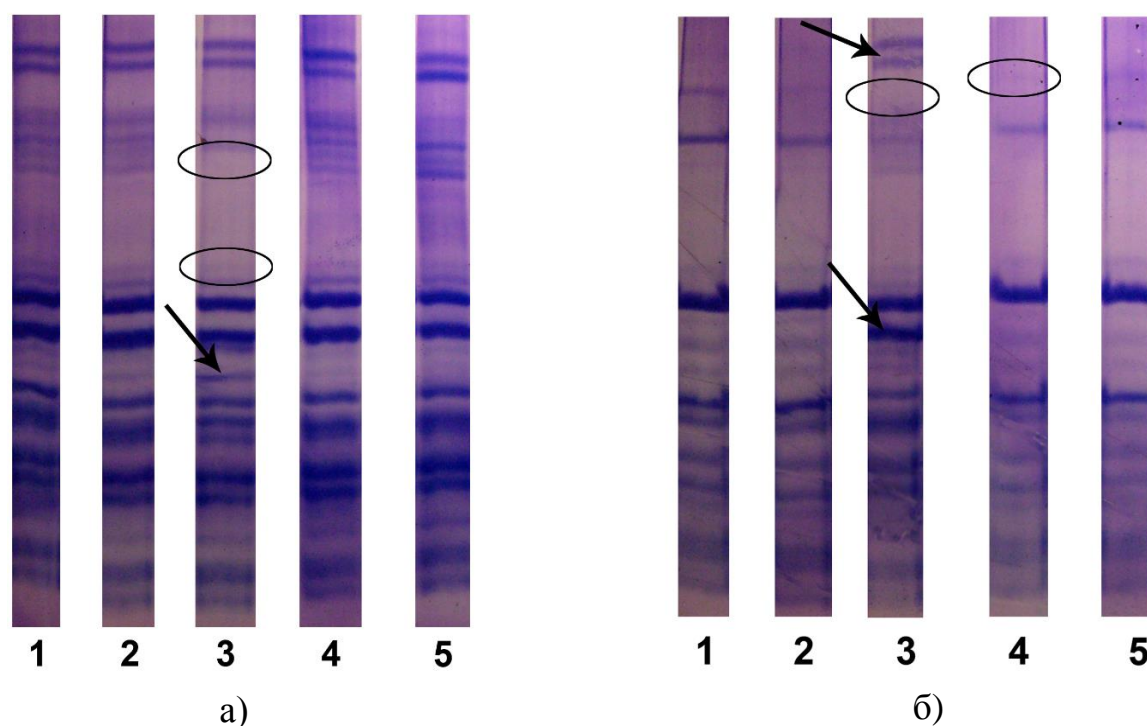


Рис. 4.7. Електрофореграма запасних білків насіння ярої м'якої пшениці сорту Героїня (а) та твердої Чадо (б) залежно від дії гамма-променів (Умовні позначки: треки 1 – контроль; 2 – 100 Гр; 3 – 150 Гр; 4 – 200 Гр; 5 – 250 Гр)

Аналіз результатів електрофореми запасних білків ярої твердої пшениці Чадо (рис. 4.7 б) показав появу одних повільних компонентів, не характерних для гліадинового спектра цього сорту (компоненти відзначені стрілкою на рис. 4.7 б) та зникнення іншого (компонент відзначений колом на рис. 4.20 б, трек №1) в ω -зоні. Порівнюючи білкові спектри варіантів досліду 100 Гр, 200 Гр, 250 Гр з контролем не було виявлено істотних змін у складі гістонових фракцій після опромінення не залежно від вибору сорту, як у випадку м'якої пшениці Героїня, так і у випадку твердої пшениці Чадо.

За літературними даними [158], появу нових білкових компонентів обумовлюють такі причини: 1. Тісний зв'язок порушень клітинних структур з вивільненням нових форм. 2. Синтез de novo. 3. Гормональна регуляція біосинтезу білкових молекул (за схемою Жакобо і Моно). Поява нових форм білка пояснюється перебудовою, яка проходить у молекулах ДНК [51]. Вона призводить до зниження мітотичної активності клітин кореневої меристеми, що підтверджується нашими дослідженнями.

Відомо, що, ефект малих доз радіації (до 200 Гр) реалізується в експресії синтезу білків теплового шоку [93]. Після опромінення рослин високими дозами гамма-радіації синтезується de novo група низкомолекулярних білків, які не є продуктом розпаду високомолекулярних поліпептидів [90]. Цим можливо пояснити появу нових компонентів в спектрі білків.

Отримані результати показують, що у проростків м'якої пшениці сорту Героїня після обробки гамма-променями спостерігалися деякі відмінності у появі компонентів гліадинового спектра. Так, у варіанті дослід з дозою 200 Гр (рис. 4.8 а, трек № 4) виявлено відсутність мажорного компоненту у ω – зоні спектра, який характерний для сорту Героїня (показано колом на рис. 4.8 а), та появу γ -компоненту (показано стрілкою на рис. 4.8 а).

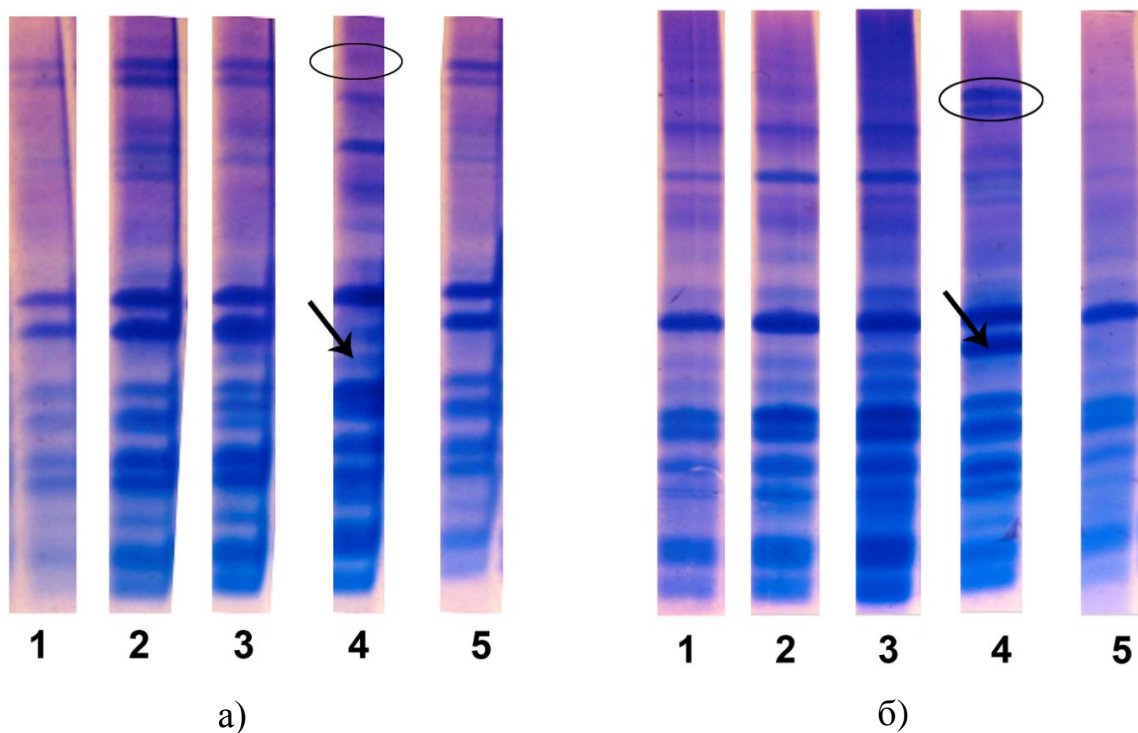


Рис. 4.8. Електрофореграма запасних білків 3-добових проростків ярої м'якої пшениці сорту Героїня (а) та твердої Чадо (б) залежно від дії гамма-променів (Умовні позначки: треки 1 – контроль; 2 – 100 Гр; 3 – 150 Гр; 4 – 200 Гр; 5 – 250 Гр)

При аналізі спектру запасних білків 3-х денних проростків твердої пшениці ярої сорту Чадо під впливом гамма-променів виявлено такі зміни. У варіанті дослід з дозою 200 Гр (трек № 4) зафіксовано виникнення іншого блоку

компонентів гліадинів у γ – зоні спектра. Цей блок не характерний для сорту Чадо (блок показано колом на рис. 4.8 б). Очевидно, що дія гамма-променів переорієнтовує регуляторний механізм рослинного організму на генетичному і метаболічному рівнях, що стимулює появу нових компонентів. Також у варіанті 200 Гр спостерігалася поява нового γ -компоненту спектра запасних білків, який відмічене стрілкою (рис. 4.8 б).

Таким чином, встановлено, що під впливом гамма-опромінення в клітинах проростків пшениці змінюється білковий обмін, зокрема, індукція нових компонентів у спектрі запасних білків насіння та проростків у малорухомій фракції легкорозчинних білків ω та γ [134], що підтверджується даними інших дослідників [28, 48, 92].

Отримані результати експерименту свідчать про високу мінливість запасних білків під впливом гамма-променів перш за все у варіанті досліду з дозою 150 Гр – в насінні, та 200 Гр – в проростках. Тобто, ми можемо зробити припущення, що зміни в спектрі запасних білків в результаті дії опромінення дозою 200 Гр має пролонговану дію і проявляються лише в проростаючому насінні. Ефект опромінення насіння гамма-променями дозою 150 Гр насіння який проявляється в змінах у спектрі гліадинів не зберігається в 3-х денних проростках. Описані результати, на нашу думку можуть свідчити про активні репараційні процеси.

Помітні зміни у спектрі легкорозчинних білків під дією гамма-променів говорять про їх вплив на генний рівень регуляції синтезу різноманітних білків та активацію експресії певних генів. У результаті цього відбувається модифікація регуляторного механізму материнської рослини на генетичному і метаболічному рівнях, що на нашу думку позитивно впливає на схрещуваність різних видів і сортів пшениці ярої з житом ярим.

Висновки до розділу 4

Аналізуючи отримані результати, зроблено наступні висновки:

1. Встановлено, що гамма-промені змінюють мітотичну активність клітин кореневої меристеми проростаючого насіння ярої пшениці, що проявилось у підвищенні мітотичних індексів, а також у збільшенні частоти порушень мітозу; викликають зміни у спектрі запасних білків насіння і проростків, що, на нашу думку, сприяє підвищенню схрещуваності різних видів і сортів ярої пшениці з ярим житом.

2. Особливості цитогенетичних ефектів опромінення в діапазоні доз 100 - 150 Гр дозволяє визначити їх як область "середніх доз", а дози 200 - 250 Гр розглядати як великі дози, які значно порушують цитогенетичні процеси меристематичних клітин. Середні та великі дози зумовлюють різні за характером цитогенетичні реакції, особливості яких визначаються активності мітотичного ділення клітин та частотою утворення структурних пошкоджень хромосом, а також активністю післярадіаційного відновлення клітин.

3. Встановлено, що гамма-опромінення в різних дозах викликає специфічні по відношенню до дози зміни в характері та рівні активності проліферативних процесів в перших мітотичних циклах клітин кореневої меристеми проростків. Залежність рівня мітотичної активності популяцій меристематичних клітин в перших післярадіаційних мітотичних циклах від дози опромінення можливо описати кривою "доза - ефект". Так, в області доз 100-150 Гр спостерігається максимальне підвищення активності клітинних поділів (в залежності від варіанту, виду та сорту становить від 2,8 до 5,0 %), по відношенню до контролю (2,2 - 3,3 %), а збільшення дози призводить до її поступового зниження та пригнічення (при 200 Гр – 2,8 – 4,5 %; 250 Гр – 2,1 – 3,6 %).

4. Аналіз даних співвідношення клітин, які знаходяться в різних фазах мітозу, показує, що переважна частина меристематичних клітин сортів, що вивчалась знаходиться у метафазі, тобто підвищення мітотичної активності відбувається за рахунок накопичення метафазних клітин у перших пострадіаційних мітотичних циклах. Подальше збільшення дози до 250 Гр викликає зниження кількості клітин у метафазі. Другою за кількістю клітин є профаза.

5. Встановлено, що цитогенетичні ефекти у меристемах корінців ярої пшениці залежить не тільки від дози гамма-опромінення, а і від сорту та виду. Специфіка генотипу проявляється в різній частоті хромосомних аберацій та рівні мітотичної активності при однакових дозах мутагену. Так, у м'якої пшениці виражена більша чутливість до дії гамма-променів в порівнянні з твердою пшеницею, що виражається в вищому рівні мітотичної активності, частоти мітотичних порушень, та більш стрімкому підйомі мітотичної активності. Так, у твердої пшениці на контролі показник мітотичної активності коливався 2,2 – 3,3 %, опромінення викликало його збільшення, яке досягає свого максимуму у варіанті 200 Гр і становило 2,8 – 4,5 %. Підвищення дози до 250 Гр викликає зниження мітотичної активності до 2,1 - 3,6 %. У м'якої пшениці показник мітотичної активності коливається на контролі 2,2 – 2,7 %, 100-150 Гр – 3,4 – 5,0 %. 200 Гр – 2,8 – 4,2 %, 250 Гр – 2,5 – 3,1 %. Очевидно, що чутливість клітин залежить від фази мітотичного циклу, яка є універсальною, генетично детермінованою властивістю, що забезпечує високу надійність у структурній і функціональній перебудові рослинної клітини при дії гамма-променів.

6. Зафіксована сортова специфічність динаміки виникнення хромосомних аберацій в результаті дії різних доз гамма-опромінення. Так, при вивченні різних сортів м'якої пшениці у варіанті досліду 100 Гр спостерігаються хромосомні порушення в кількості 2,13 – 3,08 %. Подальше підвищення дози викликає зменшення кількості порушень у варіанті 150 Гр до 1,48 – 2,9 %, 200 Гр – 1,73 – 2,68 %, 250 Гр – 0,6 – 08 %. Отримані результати можуть бути пояснені зростанням елімінації клітин з пошкодженнями генетичних структур клітинного ядра. У випадку твердої пшениці спостерігається збільшення кількості аберацій, яке досягає свого максимуму при опроміненні дозою 200 Гр і становить 0,48 – 1,35 %. Подальше збільшення дози до 250 Гр викликає зниження вивчає мого показника.

7. Просліджується зв'язок між дозою опромінення та кількістю мікроядер. Так, найбільша кількість мікроядер у клітинах корінців ярої твердої пшениці спостерігається при опроміненні гамма-променями дозою 200 Гр, а у ярої м'якої пшениці – 100-150 Гр. Така реакція різних видів пшениці може вказувати на значний вплив використаних доз на генетичний апарат клітин меристеми корінців. Виявлене збільшення ядерцевої активності при збільшенні дози гамма-опромінення може бути ще одним показником того, що проростки відчують радіаційне навантаження, а також посилення метаболічної активності в стресових умовах (активації генів рРНК, рибосом, а також білків) як регуляторного механізму, що сприяє посиленню білкового метаболізму у насіння з підвищеною частотою патологій мітозу.

8. Отримані результати показали, що дія гамма-опромінення на насіння різних видів і сортів пшениці ярої індукує появу нових компонентів в електрофоретичному спектрі запасних білків насіння та проростків у малорухомій фракції легкорозчинних білків ω та γ . Отримані результати експерименту свідчать про високу мінливість запасних білків під впливом гамма-променів перш за все у варіанті досліді з дозою 150 Гр – в насінні, та 200 Гр – в проростках. Тобто, ми можемо зробити припущення, що зміни в спектрі запасних білків в результаті дії опромінення дозою 200 Гр має пролонговану дію і проявляються лише в проростаючому насінні. Ефект опромінення насіння гамма-променями дозою 150 Гр насіння який проявляється в змінах у спектрі гліадинів не зберігається в 3-х денних проростках. Описане явище, на нашу думку, може свідчити про активні репараційні процеси.

Встановлені закономірності цитогенетичних ефектів опромінення в дозах 100 Гр та 150 Гр дозволяють рекомендувати їх для одержання вихідного матеріалу і використання в мутаційній селекції пшениці ярої.

РОЗДІЛ 5

СХРЕЩУВАНІСТЬ РІЗНИХ ВИДІВ ЯРИХ ЗЛАКІВ ЗАЛЕЖНО ВІД ДІЇ ГАММА-ПРОМЕНІВ НА НАСІННЯ МАТЕРИНСЬКОЇ РОСЛИНИ

Віддалена гібридизація використовується для створення нових форм рослин з унікальними властивостями, в результаті якої об'єднуються різні геноми неспоріднених видів в одному організмі. Але, цей метод пов'язаний з численними труднощами на шляху його практичного використання: низький рівень статевої сумісності при схрещуваннях; низька життєздатність гібридних зернівок, низька продуктивність або повна стерильність гібридів першого покоління; значні порушення в процесі мікро- і макроспорогенезу, що призводить до тривалого процесу стабілізації гібридних популяцій [104]. Створення віддалених гібридів вимагає подолання бар'єрів несумісності на етапах проростання пилку, росту пилкових трубок, запліднення і формування насіння. Відсутність запліднення при віддаленій гібридизації обумовлена генетичною несумісністю чоловічих і жіночих гамет та їх геномів [149]. Так, об'єднання в одному генотипі геномів роду *Triticum* і роду *Secale*, як правило, не приводить до прискорення селекційного успіху. Тому, пошук шляхів, які будуть сприяти підвищенню частоти зав'язуваності гібридних зернівок та покращення їх життєздатності при схрещуванні різних видів пшениці і жита має особливе значення.

5.1. Зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні пшениці ярої з житом ярим залежно від дії гамма-променів

Несумісність різних видів, що приймають участь у схрещуваннях можна подолати, використовуючи різноманітні методи [37, 149, 180]. Досягнення високої продуктивності міжродових гібридів, зняття міжгеномних конфліктів можливі при збалансованій роботі об'єднаних в одній клітині генетичних систем. Вищесказане може бути результатом або додаткового введення хромосомних фрагментів в ядерний геном одного з батьків [209, 210, 295], або змін, що відбуваються у ДНК органел [223]. Мутагени, такі як гамма-випромінювання, викликаючи широку мінливість, забезпечують абсолютно нові можливості для поліпшення сортів рослин. Враховуючи велику роль материнського організму при формуванні зернівки, нами зроблена спроба підвищити зав'язуваність зернівок при гібридизації твердої і м'якої пшениці з житом, шляхом дії на материнський організм гамма-опроміненням.

Отримані нами результати показали, що зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних видів пшениці і жита залежить від дії гамма-опромінення на насіння материнської рослини, його дози і комбінації схрещування (табл. 5.1, 5.2).

Аналіз результатів наведених у табл. 5.1 показав, що зав'язуваність гібридних зернівок залежить від дози гамма-опромінення. Найкращі результати

отримано при дії на насіння материнської форми гамма-променів у дозі 150 Гр у всіх комбінаціях схрещування. При дозі 100 Гр спостерігається підвищення зав'язуваності, яке досягає максимуму при дозі 150 Гр.

Таблиця 5.1

Зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні м'якої пшениці і жита залежно від дії гамма-опромінення (середнє за 2008-2010 рр.)

Варіант досліджу	Комбінація схрещувань		Зав'язуваність за роки, %				
	материнська форма	батьківська форма	2008	2009	2010	Середнє	
Насіння без обробки (контроль)	Героїня	Yaselle	6.3	3.5	1.5	3.8	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)			100	9.3	6.8	2.8	6.3
			150	12.8	10.0	5.8	9.5
			200	7.8	3.5	3.8	5.0
			250	1.5	1.3	1.0	1.3
Насіння без обробки (контроль)	Харківська 28	Yaselle	4.8	3.5	1.8	3.3	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)			100	8.0	5.5	2.8	5.4
			150	11.5	7.8	4.8	8.0
			200	9.5	6.0	3.8	6.4
			250	1.5	1.3	0.8	1.2
Насіння без обробки (контроль)	Харківська 26	Yaselle	6.5	5.5	3.3	5.1	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)			100 Гр	10.0	6.8	5.0	7.3
			150 Гр	13.0	10.0	5.8	9.6
			200 Гр	9.8	5.3	5.3	6.8
			250 Гр	2.5	2.0	1.0	1.8
Насіння без обробки (контроль)	Героїня	Rogo	3.5	3.5	1.0	2.7	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)			100 Гр	7.0	4.8	2.3	4.7
			150 Гр	9.8	9.3	5.0	8.0
			200 Гр	6.3	3.8	2.8	4.3
			250 Гр	1.5	1.8	1.0	1.4
Насіння без обробки (контроль)	Харківська 28	Rogo	3.3	3.0	1.0	2.4	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)			100 Гр	6.3	4.3	2.3	4.3
			150 Гр	9.8	7.0	3.8	6.8
			200 Гр	7.3	4.8	2.8	4.9
			250 Гр	1.3	1.3	1.0	1.2
Насіння без обробки (контроль)	Харківська 26	Rogo	6.5	4.3	2.5	4.4	
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)			100 Гр	9.0	5.8	4.0	6.3
			150 Гр	11.8	7.8	4.5	8.0
			200 Гр	8.5	2.5	5.0	5.8
			250 Гр	1.8	1.0	0.5	1.1

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при: * - $p < 0,1$

При дозі 200 Гр спостерігається зниження зав'язуваності гібридних зернівок, яке досягає максимуму при дії гамма-опромінення в дозі 250 Гр. Така закономірність спостерігалась нами незалежно від вибору сорту і комбінації схрещування.

Зав'язуваність гібридних зернівок залежить від вибору материнської форми при схрещуваннях і комбінації схрещування (табл. 5.1). Найкращі результати отримано при використанні в якості материнської форми сорту Харківська 26, як в комбінації схрещування Харківська 26 x Yaselle, так і в комбінації схрещування Харківська 26 x Rogo. Дещо нижчі результати спостерігались нами при використанні в якості материнської рослини сорту Героїня. Використання сорту Харківська 28 в якості материнської рослини дало найнижчі результати.

Аналіз результатів отриманих по комбінаціях схрещувань показав, що зав'язуваність гібридних зернівок краще в комбінації схрещувань Tr. aestivum x Yaselle. Використання в якості батьківської форми сорту жита Rogo приводить до зниження зав'язуваності гібридних зернівок.

Аналогічні результати отримані нами при схрещуванні твердої пшениці і жита (табл. 5.2). Ріст зав'язуваності гібридних зернівок при схрещуванні твердої пшениці і жита спостерігався при дії гамма-опромінення в дозі 100 Гр. При 150 Гр він досягав максимуму, а при 200 Гр спостерігалось зниження зав'язуваності гібридних зернівок, яке досягало максимуму при дії гамма-опромінення в дозі 250 Гр.

Причинами зниження зав'язуваності гібридних зернівок при збільшенні дози опромінення, незалежно від варіанту схрещування, як у комбінації схрещування *Triticum durum* x *Secale cereale*, так і у комбінації схрещування *Triticum aestivum* x *Secale cereale*, можуть бути ускладнення у структурній і функціональній перебудові клітини, які виникають при збільшенні дози обробки. Відомо, що гамма-промені виступаючи у ролі мутагенного чинника, навіть при низькій дозі, здатні викликати перебудову генетичного апарату клітини і забезпечувати інформаційну базу для інтенсивного синтезу нуклеїнових кислот та стресових білків [115]. При летальних та сублетальних дозах провідне значення для ураження клітин має пряма або опосередована дія радіації на ядро, хроматин і ДНК. Процес реплікації ДНК пригнічується радіацією у зв'язку з блокуванням ініціації реплікації, а також розпадом ДНК – білкових комплексів. При дії великих доз уражається структура і функції геному [27]. У зв'язку з цим можливо припустити, що доза 250 Гр повністю блокує процеси розмноження клітин пшениці [135-137].

При гібридизації твердої пшениці ярої з житом ярим (табл. 5.2) кращі результати отримано у комбінації схрещування де в якості материнської форми використовувалась тверда пшениця сорту Харківська 27, як в комбінації схрещування Харківська 27 x Rogo, так і в комбінації Харківська 27 x Yaselle, дещо гірші результати отримано в комбінації, де в якості материнської форми використовували сорт Чадо. Використання сорту твердої пшениці Харківська 23 в якості материнської форми дало найгірші результати.

Таблиця 5.2

Зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні
твердої пшениці і жита залежно від дії гамма-опромінення
(середнє за 2008-2010 рр.)

Варіант дослідю		Комбінація схрещувань		Зав'язуваність за роки, %			
		материнська форма	батьківська форма	2008	2009	2010	Середнє
Насіння без обробки (контроль)		Чадо	Yaselle	16.5	20.5	10.5	15.8
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100			20.8	23.5	13.5	19.3
	150			29.3	33.3	16.3	26.3
	200			17.3	21.5	12.3	17.0
	250			6.3	10.0	3.5	6.6
Насіння без обробки (контроль)		Харківська 23	Yaselle	16.0	16.5	8.8	13.8
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100			19.5	20.5	12.0	17.3*
	150			23.5	26.5	15.8	21.9
	200			17.3	18.5	10.5	15.4
	250			5.5	7.3	2.3	5.0
Насіння без обробки (контроль)		Харківська 27	Yaselle	18.0	24.5	13.5	18.8
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100 Гр			22.3	30.0	16.3	22.8
	150 Гр			31.5	35.5	20.3	29.1
	200 Гр			21.3	25.8	14.3	20.4
	250 Гр			7.3	11.5	6.3	8.3
Насіння без обробки (контроль)		Чадо	Rogo	14.5	17.5	8.8	13.6
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100 Гр			18.3	22.0	11.0	17.1
	150 Гр			27.0	29.0	15.3	23.8
	200 Гр			18.0	20.5	11.3	16.6
	250 Гр			6.0	7.3	2.3	5.2
Насіння без обробки (контроль)		Харківська 23	Rogo	13.0	16.8	6.5	12.1
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100 Гр			17.3	21.5 2	10.5	16.4*
	150 Гр			24.5	26.5	14.8	21.9
	200 Гр			17.5	22.3	13.3	17.7
	250 Гр			3.3	4.5	1.3	3.0
Насіння без обробки (контроль)		Харківська 27	Rogo	19.5	24.3	13.3	19.0
Оброблено γ-променями в дозі (Гр)	100 Гр			21.5	25.8	15.5	20.9
	150 Гр			30.0	36.0	19.8	28.6
	200 Гр			20.5	24.3	12.8	19.2
	250 Гр			8.0	10.5	4.5	7.7

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при: * - $p < 0,1$

Аналіз результатів представлених в табл. 5.2, показав, що зав'язуваність гібридних зернівок краще в комбінації схрещувань *Tr. durum* x *Yaselle*.

Використання в якості батьківської форми сорту Rogo приводить до зниження зав'язуваності гібридних зернівок.

У селекційній практиці велике значення має виділення кращих по зав'язуваності комбінацій, що свідчить про те, що на формування гібридних зернівок F_0 суттєво впливає генотип батьківських форм. Так при гібридизації м'якої пшениці і жита кращі результати отримано у комбінації схрещування Харківська 26 і Yaselle (табл. 5.1). При гібридизації твердої пшениці і жита кращі результати отримано у комбінації схрещування Харківська 27 x Yaselle як у середньому, так і за роки проведення дослідів (табл. 5.2). Використання в якості батьківської форми жита Rogo привело до зниження зав'язуваності гібридних зернівок незалежно від варіанта дослідів як у комбінації схрещування *Triticum durum* x *Secale cereale*, так і у комбінації схрещування *Triticum aestivum* x *Secale cereale* (табл. 5.1, 5.2).

Можливо вищесказане пов'язано, зі здатністю батьківського генотипу жита частково інгібувати ефект домінантних Kr -генів несумісності материнських рослин пшениці у про- та постгамний періоди, що призводить до значного підвищення схрещуваності [42]. Вказані гени впливають на характер росту пилкових трубок у тканинах приймочки материнської рослини, знижуючи зав'язуваність гібридних зернівок [243]. Процеси припинення росту пилкового стовпчика були помічені в основі маточки та у пропускних волокнах стінки приймочки [249].

Аналіз результатів наведено в табл. 5.1, 5.2 показав, що зав'язуваність гібридних зернівок значно нижче в комбінації схрещувань *Tr. aestivum* x *Secale cereale*. Так, у комбінації схрещувань *Tr. durum* x *Secale cereale* зав'язуваність гібридних зернівок у середньому за роки проведення дослідів становила 16,68 %, тоді як у комбінації схрещувань *Tr. aestivum* x *Secale cereale* вона коливалась в межах від 3,92 % до 5,15 %. На подібну закономірність вказували і інші автори [39]. Вказана закономірність пояснюється різницею між генотипами видів пшениці, що приймали участь у схрещуваннях [70]. Тобто, результати схрещувань м'якої пшениці з житом свідчать про його відносно невисоку ефективність. Зроблені нами висновки узгоджуються з даними і інших авторів, які вказують на низьку схрещуваність м'якої пшениці з житом, генний контроль цієї ознаки, та припускають, що сорти м'якої пшениці мають домінантні алелі Kr_1 та Kr_2 відповідальні за схрещуваність пшениці з житом [95, 185]. Як відомо, домінантні Kr -гени несумісності материнських рослин пшениці впливають на характер росту пилкових трубок у тканинах приймочки материнської рослини, знижуючи зав'язуваність гібридних зернівок [243].

Той факт, що для схрещуваності пшениці і жита характерна видова і сортова специфічність на нашу думку пояснюється наступним. На рівні виду існує генетична єдність, яка виявляється у корінних суттєвих ознаках – тотожністю за складом і послідовністю розташування у хромосомах генних локусів та їх кластерів. Активність різноманітних процесів в організмі тісно пов'язана зі структурним і функціональним станом геному, хромосом, їх сегментів та окремих локусів. Саме як цілісна єдність вид зберігається, еволюціонує на основі генетичної специфічності, тобто відмінності від інших

видів. Також специфічність характерна і для сортів, оскільки процеси запліднення проходять під генетичним контролем, а він є специфічним для виду і сорту, то вірогідно, що і схрещуваність характеризується видовою і сортовою специфікою.

Дисперсійний аналіз проведений нами показав, що зав'язуваність гібридних зернівок залежить від вибору материнської рослини при схрещуваннях (фактор А), комбінації схрещувань (фактор В) та дії гамма-опромінення на материнську рослину (фактор С) та взаємодії цих факторів.

За допомогою трьохфакторного дисперсійного аналізу (рис. 5.1, 5.2) було показано, що доза гамма-опромінення (фактор С) сприяла визначальній дії на зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних видів пшениці ярої з житом ярим (рис. 5.1, 5.2) – частка впливу фактора С в комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* складала 55 %, в комбінації *T. durum desf* x *S. cereale* 62 %. Отримані нами результати узгоджується з даними інших авторів [109]. Вплив факторів вибору материнської рослини (фактор А) та комбінації схрещувань (фактор В) незначний, так як залишкова дисперсія значно більше факторної дисперсії (рис. 5.1, 5.2).

Проведений дисперсійний аналіз (рис. 5.1) показав, що зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні *T. aestivum* x *S. cereale* залежить від вибору материнської форми (фактор А), комбінації схрещувань (фактор В) та дози гамма-опромінення (фактор С).

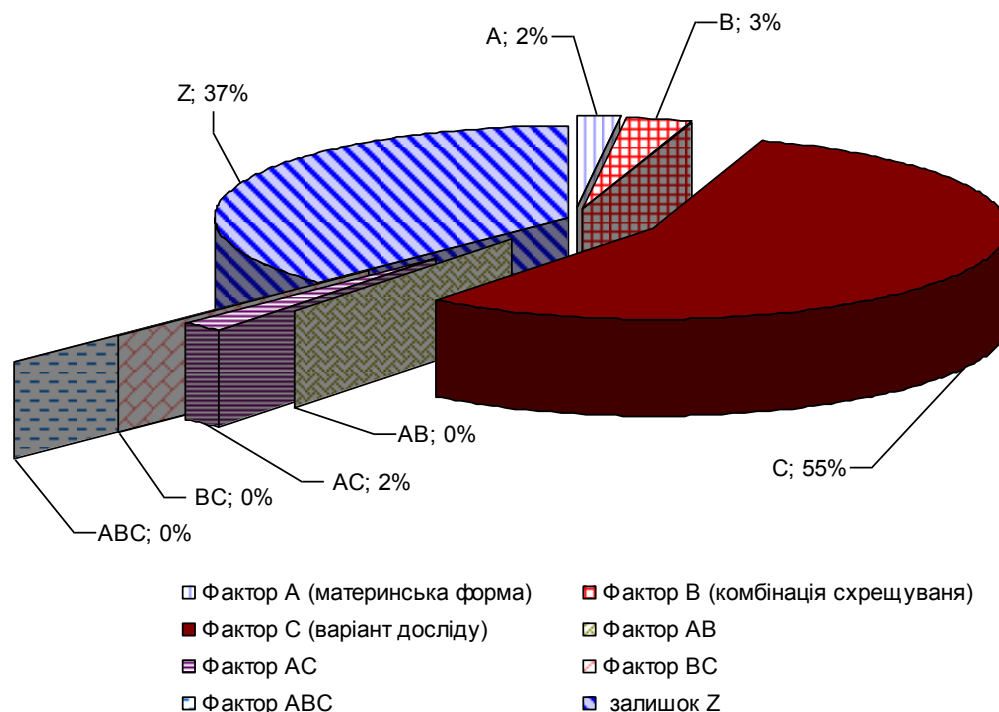


Рис. 5.1. Частка впливу факторів на схрещуваність у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale*, %

Так, частка впливу факторів у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* у середньому за роки проведення дослідів становила: фактор (А) – 2 %; фактор (В) – 3 %; фактор (С) – 55 %, взаємодія факторів (АВ) – 0 %, взаємодія

факторів (AC) – 2 %, взаємодія факторів (BC) – 0 %, взаємодія факторів (ABC) + залишок (Z) – 37 % (рис. 5.1).

Така закономірність спостерігалась нами незалежно від вибору сорту і комбінації схрещування. У комбінації схрещування *T. durum Desf* x *S. cereale* отримано аналогічні результати (рис. 5.2). Проведений трьох факторний дисперсійний аналіз показав, що зав'язуваність гібридних зернівок у даному варіанті схрещувань залежить від вибору материнської форми (фактор А) та дози гамма-опромінення (фактор С).

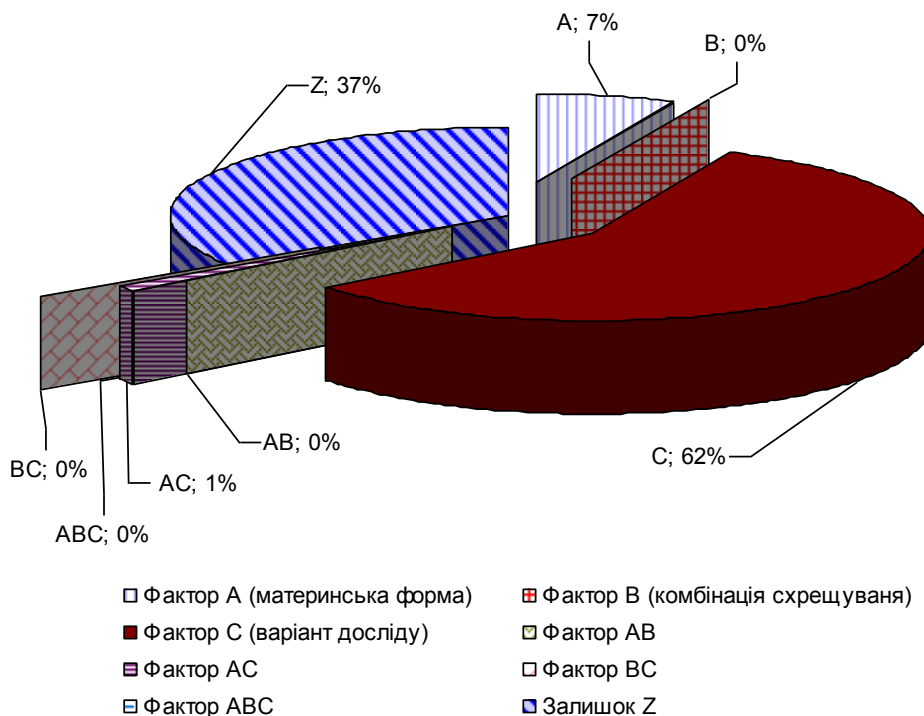


Рис. 5.2. Частка впливу факторів на схрещуваність у комбінації схрещування *T. durum* x *S. cereale*, %

Так, частка впливу факторів у комбінації схрещування *T. durum desf* x *S. cereale* у середньому за роки проведення дослідів становила: фактор (А) – 7 %; фактор (В) – 0 %; фактор (С) – 62 %, взаємодія факторів (АВ) – 0 %, взаємодія факторів (АС) – 1 %, взаємодія факторів (ВС) – 0 %, взаємодія факторів (АВС) – 0 %, залишок (Z) – 30 % (рис. 5.2). Доля впливу вибору материнської форми (фактор А) становила 7 %, що майже в 9 разів менше в порівнянні з фактором дози опромінення (фактор С).

Вивчення долі впливу різних факторів за допомогою трьохфакторного дисперсійного аналізу показав високий показник залишку (фактор Z). Як відомо, залишкова (внутрішньогрупова) дисперсія (фактор Z) характеризує розсіювання варіант у середині груп. Варіантами в нашому випадку є показники за трьома роками дослідів, тобто можливо констатувати різницю між результатами трьох років дослідів, що можливо пояснити залежністю від погодних умов, які в роки дослідів були різними. 2008 р. у цілому був сприятливим для росту і розвитку рослин, тоді як 2009-2010 рр. характеризувались підвищеною температурою повітря та малою кількістю

опадів, що призвело до запізнення вегетації та пригніченню рослин. Здатність рослин пристосуватися в процесі індивідуального розвитку до умов навколишнього середовища, що змінюється, визначається ступенем онтогенетичної адаптації, яка в свою чергу залежить від генетичної програми онтогенетичної і фізіологічної систем адаптації [70]. Мінлива амплітуда екологічних умов навколишнього середовища впливає на екологічну варіабельність, а окремі генотипи концентруються в тих середовищах, де вони володіють більш високою пристосованістю. Саме на такій основі в навколишньому середовищі і відбувається мікро- і макрогеографічна генетична диференціація організмів, що і пояснює вплив екологічних умов на схрещуваність пшениці і жита.

Але, загальна тенденція в отриманих результатах у різні роки спостерігається. Найбільший відсоток зав'язуваності отриманий в комбінаціях схрещувань, де в якості материнської форми використовувалась тверда пшениця, у варіантах 100 Гр і 150 Гр., найменша на контролі. Так в комбінації схрещувань *T. aestivum* x *S. cereale* у варіанті 100 Гр середній показник зав'язуваності становив 4,8 %, 150 Гр – 8,3 %, в комбінації *T. durum desf* x *S. cereale* – 19,1 % та 24,2 % відповідно. При опроміненні 250 Гр не зав'язалось жодної зернівки.

Таким чином, результати проведених досліджень свідчать, що дія гамма-опромінення за певних доз на насіння материнської рослини підвищує схрещуваність різних видів пшениці ярої з житом як у комбінації схрещування *T. durum* x *S. cereale*, так і у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale*. Підвищення схрещуваності пояснюється дією гамма-променів, характер якої залежить не тільки від виду і комбінації схрещування, а і від дози опромінення. [104].

5.2. Життєздатність міжродових гібридів першого покоління, отриманих від гібридизації різних видів пшениці с житом ярим залежно від дії гамма-опромінення

Пшенично-житні гібриди в сучасній генетиці та селекції слугують вихідним матеріалом для отримання нових сортів тритикале та інтрогресивних ліній пшениці, а також використовуються як модельні об'єкти для вирішення численних проблем міжродової гібридизації включаючи вивчення причин безплідності міжродових гібридів, їх генетичної нестабільності тощо. Нечисленні зернівки, одержувані в результаті віддаленої гібридизації, в деяких випадках, виявляють ряд аномалій при розвитку та при їх проростанні. Гібридні зернівки гинуть як на ранніх, так і на пізніх стадіях ембріогенезу, чим визначається невисокий відсоток їх виживаності. Часто це є результатом відсутності ендосперму, чи аномального його розвитку, або деградації алеїронового шару клітин, що перешкоджає проникненню поживних речовин від ендосперму до зародка.

Отримані нами внаслідок схрещування гібридні зернівки були малі за розміром, зморшкуваті, їх форма і розміри залежали від комбінації

схрещування. Аналогічні результати отримали Т.Г. Трочинська та Т.П. Бланковська [185]. На думку І.В. Гребенюка [47] незначна зморшкуватість на поверхні зернівки пов'язана з порушенням синхронного синтезу і накопичення різних форм крохмалю. Зернівки, отримані при схрещуванні м'якої пшениці з житом за зовнішнім виглядом нагадують усічені дрібні зернівки пшениці. Гібридні зернівки отримані при схрещуванні твердої пшениці з житом, більш крупні, зморшкуваті, часто з ледве помітним зародком.

Сходи гібридів першого покоління, одержані внаслідок гібридизації твердої і м'якої пшениці з житом, за своїм ростом і розвитком мали різкі відмінності від росту і розвитку батьківських форм, які полягали у зниженні темпів росту і розвитку рослин, у зміні характеру кущіння, наявності листя, забарвленості, яка була інтенсивнішою у батьківських форм. На думку V.Grant [234], перебудовані в процесі міжродової гібридизації сегменти хромосом зазвичай несуть гени, які контролюють життєздатність рослин, і (або) гени, які визначають морфологічні відмінності між видами. Була показана плейотропна дія генів, які контролюють ознаки життєздатності, на морфологічні ознаки і навпаки. Гени, які контролюють життєздатність, зчеплені між собою і можливо мають різні екологічні оптимуми для рослин [234]. На думку Т.Г. Трочинської, Т.П. Бланковської [185] отримання нежиттєздатних зернівок пов'язано з порушенням узгодженості процесів індивідуального розвитку, що найбільш часто проявляється формуванням нежиттєздатних зародків та ендосперму. Автори припустили, що погана схожість гібридних зернівок пов'язана з недостатньо розвиненим ендоспермом, чому свідком є зморшкуватість зернівок.

У частини гібридних рослин спостерігалось явище гібридного некрозу (рис. 5.3), яке проявляється в уповільненому розвитку, пожовтінні та загибелі листя, що призводить до зниження життєздатності або повного відмирання рослин у фазі трьох-чотирьох листків. Гібридний некроз є яскравим проявленням несумісності при гібридизації пшениці [152, 225, 239]. Тобто, проявлення міжвидової несумісності відбувається на різних етапах онтогенезу гібридів F_1 коли сингамія, про- та постгамна несумісність контролюється в основному генетичною системою кг-генів, тому життєздатність міжвидових гібридів F_1 в онтогенезі визначається, у значній мірі, наявністю генів гібридного некрозу [42, 239].

Загибель сходів спостерігали через 20-25 днів після їх появи, яке починалось з моменту усихання верхівки нижнього листя і закінчувалось відмиранням стебла. Загибель гібридів першого покоління на думку V.Grant [234] пояснюється розривами блоків коадаптивних генів, які контролюють загальну і специфічну адаптацію виду в онтогенезі. Крім блоків коадаптивних генів, життєздатність гібридів першого покоління залежить від гену *hr* [294], який знижує життєздатність проростків. У потомстві міжвидових гібридів знаходиться значна кількість карликових і стерильних рослин, які мають низьку життєздатність та інші відхилення. Результати наших дослідів підтвердили точку зору інших авторів з цього питання [146, 198].



Рис. 5.3. Явище гібридного некрозу пшенично-житнього гібриду F₁

Аналіз отриманих результатів показав, що схожість та виживаність гібридних рослин (рис. 5.4 а - г) залежить від гамма-опромінення, його дози. Так, опромінення насіння материнської рослини у дозі 100 Гр призводить до підвищення виживаності гібридних рослин, яке досягає свого максимуму при опроміненні дозою 150 Гр. Подальше підвищення дози викликає пригнічення життєздатності, що проявляється в зниженні схожості гібридних зернівок та виживаності гібридних рослин.

Як відомо, мутагенна дія виявляється насамперед у зниженні життєздатності, фертильності, фізіологічних ушкодженнях. Як правило, фізіологічні ушкодження викликають загибель рослин, що визначає практичне обмеження застосування високих доз мутагенів [120]. Як нами було встановлено, дози опромінення 100 Гр та 150 Гр викликали підвищення зав'язуваності гібридних зернівок, тоді як підвищення дози до 200 Гр та 250 Гр приводили до зниження зав'язуваності [135, 137], що на нашу думку може бути викликано ускладненням у структурній і функціональній перебудові клітини, які виникають при збільшенні дози опромінення. При дії великих доз уражається структура і функції геному [27]. Ті малочислені зернівки, що сформувалися у варіантах опромінення дозами 200 Гр є мало життєздатними.

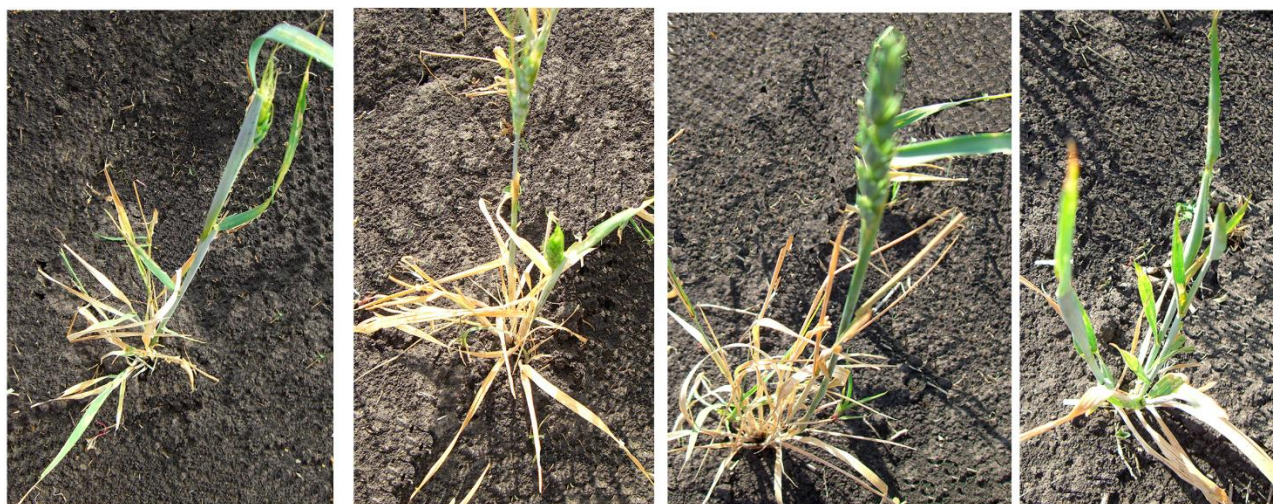


Рис. 5.4. Пшенично-житній гібрид F₁, отриманий при гібридизації:
 а - *Tr. durum* x *Yazelle*; б - *Tr. durum* x *Rogo*;
 в - *Tr. aestivum* x *Yazelle*; г - *Tr. aestivum* x *Rogo*

Таблиця 5.3.

Життєздатність міжродових гібридів першого покоління у комбінації
 схрещування *T. aestivum* x *Yazelle* залежно від дії гамма-опромінення, %

Варіант дослідження	Материнська форма	Схожість гібридних зернівок за роки				Вживаність гібридних рослин за роки			
		2008	2009	2010	середнє	2008	2009	2010	середнє
Без обробки (контроль)	Героїня	15	14	13	14±1,0	23	19	16	19±3,5
100 Гр		18	16	15	16±1,5	25	21	19	22±3,1
150 Гр		17	20	18	18±1,5	28	22	20	23±4,2
200 Гр		16	18	10	15±4,2	20	19	14	18±3,2
250 Гр		13	12	8	11±2,6	18	17	13	16±2,6
Без обробки (контроль)	Харківська 28	20	17	14	17±3,0	15	16	13	15±1,5
100 Гр		22	17	16	18±3,2	19	17	14	17±2,5
150 Гр		22	19	17	19±2,5	22	17	16	18±3,2
200 Гр		25	18	12	18*±6,5	17	11	12	13±3,2
250 Гр		17	15	11	14±3,1	14	9	7	10*±3,6
Без обробки (контроль)	Харківська 26	19	14	12	15±3,6	19	18	16	18±1,5
100 Гр		23	16	12	17±5,6	23	20	18	20±2,5
150 Гр		24	17	14	18±5,1	24	21	19	21±2,5
200 Гр		18	15	11	15*±3,5	24	17	16	19±4,4
250 Гр		18	12	9	13±4,6	18	15	10	14±4,0

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$

Проведені дослідження показали, що схожість гібридних зернівок залежить від комбінації схрещування. Так, у комбінації схрещування Харківська 28 x *Yazelle* (табл. 5.3), підвищення схожості починається при використанні дози 100 Гр і

досягає свого максимуму при дозі опромінення 150 Гр. У середньому за роки досліджень, схожість гібридних зернівок у комбінації схрещування Харківська 28 x Yaselle склала 18 % у варіанті 100 Гр, 19 % - 150 Гр, тоді як на контролі вона дорівнювала 17,0 %. Наступне збільшення дози до 200 Гр та 250 Гр знижувало схожість и становило відповідно 18 % та 14 %.

Децо нижчі показники спостерігалися у комбінації Харківська 26 x Yaselle (табл. 5.3), на контролі схожість гібридних зернівок становила 15 %, а при використанні дози 100 Гр – 17 %, 150 Гр – 18 %. З підвищенням дози схожість знижувалась до 13 %, що було нижче ніж на контролі (табл. 5.3). На нашу думку, такі результати можуть бути пов'язані з порушеннями генетичного апарату зернівок, які призвели до формування нежиттездатних зернівок [185]. Використання в якості материнської форми пшениці сорту Героїня знижувало схожість гібридних зернівок.

Така закономірність спостерігалась нами і в комбінації схрещування *Tr. aestivum* x *Rogo* (табл. 5.4). Опромінення у дозах 100 Гр та 150 Гр викликало підвищення схожості, наступне збільшення дози викликало падіння цього показника. Найкращі результати були отримані в комбінаціях в яких в якості материнської форми використовували ярову пшеницю Харківська 26, децо нижчі при використанні Харківської 28. Використання сорту Героїня знижувало схожість гібридних зернівок (табл. 5.4).

Таблиця 5.4.

Життездатність міжродових гібридів першого покоління у комбінації схрещування *T. aestivum* x *Rogo* залежно від дії гамма-опромінення, %

Варіант досліджу	Материнська форма	Схожість гібридних зернівок за роки				Вживаність гібридних рослин за роки			
		2008	2009	2010	середнє	2008	2009	2010	середнє
Без обробки (контроль)	Героїня	17	15	12	15±2,5	23	16	19	19±3,5
100 Гр		17	18	15	15±1,5	29	17	22	23±6,0
150 Гр		16	21	17	18±2,6	28	19	25	24±4,6
200 Гр		14	13	10	12±2,1	24	14	20	19±5,0
250 Гр		10	11	8	10±1,5	18	10	16	15±4,2
Без обробки	Харківська 28	15	17	14	15±1,5	20	19	14	18±3,2
100 Гр		16	18	15	16*±1,5	24	21	16	20±4,0
150 Гр		18	21	15	18±3,0	25	24	19	23*±3,2
200 Гр		14	19	12	15±3,6	20	22	17	20±2,5
250 Гр		11	16	11	13±2,9	18	17	13	16±2,6
Без обробки	Харківська 26	20	18	15	18±2,5	34	27	20	27±7,0
100 Гр		21	19	17	19±2,0	37	31	24	31±6,5
150 Гр		23	21	18	21*±2,5	38	32	26	32±6,0
200 Гр		18	16	14	16±2,0	30	26	21	26±4,5
250 Гр		17	15	12	15*±2,5	27	23	18	23±4,5

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$

Використання твердої пшениці ярої як материнської форми призводило до зниження схожості гібридних зернівок як в комбінації *Tr. durum* x *Yazelle*, так і в комбінації *Tr. durum* x *Rogo* (табл. 5.5, 5.6.). Подібна закономірність встановлена і іншими авторами [16, 78, 150, 263]. Вищесказане пояснюється різною кількістю хромосом в ендоспермі гібридного насіння, коли материнською формою виступає тверда чи м'яка пшениця [298]: гібриди першого покоління *Tr. aestivum* x *S. cereale* мають у своєму геномі 28 хромосом, тоді як у комбінації схрещування *Tr. durum* x *S. cereale* вони мають 21 хромосому. В комбінації схрещування *Tr. durum* x *S. cereale* встановлено закономірність характерну для комбінації схрещування *Tr. aestivum* x *S. cereale*.

Таблиця 5.5.

Життєздатність міжродових гібридів першого покоління у комбінації схрещування *T. durum* x *Yazelle* залежно від дії гамма-опромінення, %

Материнська форма	Варіант досліду	Схожість гібридних зернівок за роки				Вживаність гібридних рослин за роки			
		2008	2009	2010	середнє	2008	2009	2010	середнє
Чадо	Без обробки (контроль)	9	7	6	7±1,5	21	17	15	18±3,1
	100 Гр	10	11	8	10±1,5	23	18	17	19±3,2
	150 Гр	12	14	11	12±1,5	24	20	18	21*±3,1
	200 Гр	11	13	9	11±2,0	17	16	13	15±2,1
	250 Гр	8	5	7	7±1,5	14	13	11	13±1,5
Харківська 23	Без обробки (контроль)	11	10	9	10±1,0	23	20	16	20±3,5
	100 Гр	13	15	11	13±2,0	24	23	19	22±2,6
	150 Гр	17	14	12	14±2,5	24	26	21	24±2,5
	200 Гр	15	13	10	13±2,5	20	25	18	21±3,6
	250 Гр	10	11	8	10*±1,5	18	19	15	17±2,1
Харківська 27	Без обробки (контроль)	14	11	5	10±4,6	31	29	20	27±5,9
	100 Гр	15	13	8	12±3,6	34	31	22	29±6,2
	150 Гр	18	12	11	14±3,8	35	33	25	31*±5,3
	200 Гр	19	10	9	13±5,5	33	30	19	27±7,4
	250 Гр	16	9	8	11±4,4	27	25	17	23±5,3

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$

Так, у комбінації схрещування Харківська 27 x *Yaselle* (табл. 5.5) на дослідних варіантах схожість гібридних зернівок збільшувалася і досягала свого максимуму у варіанті опромінення 150 Гр і становила, у середньому за роки досліджень – 14 %, тоді як на контролі вона дорівнювала 10 %.

Подальше збільшення дози викликало зниження схожості і становило у варіанті 200 Гр – 13 %, 250 Гр – 11 %. Деяко нижчі показники спостерігалися у комбінації Харківська 23 x *Yaselle*, так, на контролі схожість гібридних зернівок становила 10 %, а на дослідних варіантах вона збільшувалась до 14 % при опроміненні дозою 150 Гр і далі при збільшуванні дози знижувалась до 10 % у варіанті 250 Гр. Найнижчі результати отримані в комбінаціях схрещування

Tr. durum x *Yaselle* де в якості материнської форми вибрано яру тверду пшеницю Чадо.

Аналогічна закономірність спостерігалась і в комбінації *Tr. durum* x *Rogo* (табл. 5.6). Найкращі результати отримані у варіантах з використанням дози опромінення 100 Гр та 150 Гр, та в комбінації де в якості материнської форми використовували яру тверду пшеницю Харківська 27.

Таблиця 5.6.

Життєздатність міжродових гібридів першого покоління у комбінації схрещування *T. durum* x *Rogo* залежно від дії гамма-опромінення, %

Варіант досліду	Материнська форма	Схожість гібридних зернівок за роки				Вживаність гібридних рослин за роки			
		2008	2009	2010	середнє	2008	2009	2010	середнє
Без обробки (контроль)	Чадо	8	10	7	8±1,5	20	14	11	15±4,6
100 Гр		9	13	11	11±2,0	24	16	12	17±6,1
150 Гр		10	14	13	12±2,1	25	17	13	18±6,1
200 Гр		11	12	10	13±1,0	19	13	10	14*±4,6
250 Гр		7	8	6	7±1,0	13	11	8	11±2,5
Без обробки (контроль)	Харківська 23	10	7	5	7±2,5	18	16	12	15±3,1
100 Гр		12	11	9	11±1,5	20	17	14	17±3,0
150 Гр		12	14	10	12±2,0	21	19	17	19*±2,0
200 Гр		12	13	7	11±3,2	19	15	16	17±2,1
250 Гр		10	9	4	8±3,2	15	11	9	12±3,1
Без обробки (контроль)	Харківська 27	15	17	10	14±3,6	26	20	18	21±4,2
100 Гр		19	20	13	17±3,8	28	20	20	23±4,6
150 Гр		21	24	15	20±4,6	27	21	19	22±4,2
200 Гр		22	23	14	20±4,9	27	18	16	20±5,9
250 Гр		16	14	11	14±2,5	22	16	15	18±3,8

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$

Деяко нижчі результати отримано при використанні сорту Чадо. Використання сорту Харківська 23 в комбінації *T. durum* x *Rogo* призвело до зниження схожості гібридних зернівок (табл. 5.6).

Таким чином, схожість гібридних зернівок залежить не тільки від комбінації схрещування, а і від вибору материнської форми при схрещуваннях. Така закономірність пояснюється впливом цитоплазми материнської рослини та геномним складом ендосперму гібридних зернівок. Цитоплазма кожного виду має свою біохімічну та цитогенетичну структуру, яка характерна тільки даному виду [104]. За О. В. Івановською [75], ранні етапи розвитку гібридного зародка відбуваються під контролем материнського організму, а пізніше, коли його розвиток підпадає під контроль і батьківського генотипу, виникають дисгармонії, які викликають структурні порушення.

Більш висока схожість гібридних зернівок була у комбінації схрещування де материнською формою виступала м'яка пшениця яра. Отримана нами

закономірність простежувалась і у роботах інших дослідників [148, 173]. Проведені нами дослідження показали, що при схрещуванні твердої пшениці з житом зав'язуваність гібридних зернівок більше, ніж за участю м'якої пшениці. Однак вони мало життєздатні в порівнянні з гібридами м'якої пшениці з житом та мають високу стерильність. Аналогічні висновки зроблені і іншими авторами [14].

Схрещування твердої пшениці характеризується чітко вираженою постгамною несумісністю геномів пшениці і жита з порушеннями усього ембріо- і ендоспермогенезу [40, 180, 190, 273]. Висока ж схожість гібридних зернівок у комбінації схрещування, де материнською формою виступає м'яка пшениця, на думку Уоткінса [298] пояснюється різною кількістю хромосом в ендоспермі гібридних зернівок.

Відомо, що тверда пшениця і жито мають гомеологічні геноми, при сполученні яких формується значно менше життєздатних зернівок, ніж у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale*. Можливо, що більш висока кількість життєздатних зернівок у цій комбінації схрещування пояснюється сприятливим сполученням гомологічних геномів м'якої пшениці та жита.

Отримані результати свідчать, що виживаність міжродових гібридів першого покоління залежить від дії гамма-опромінення на насіння материнської рослини. Так, у комбінації схрещування Героїня x Yaselle (табл. 5.3) виживаність гібридних рослин на контролі у середньому за роки досліджень склала 19 %. При дії гамма-опромінення у дозі 100 Гр виживаність гібридних рослин підвищувалась і становила 22 %, 150 Гр – 23 %. Зі збільшенням дози спостерігали зниження виживаності гібридних рослин (200 Гр – 18 %; 250 Гр – 16 %). Дещо нижче результати спостерігались в комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* де в якості материнської форми використовували пшениці сорту Харківська 26. Використання в якості материнської форми пшениці сорту Харківська 28 призводило до зниження виживаності гібридних рослин.

При використанні в якості батьківської форми жита ярого Rogo в комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* виживаність зростала. Так, в комбінації Героїня x Rogo (табл. 3.4) на контролі вона у середньому за роки досліджень складала 19 %. На дослідних варіантах виживаність зростала при використанні дози 100 Гр до 23 %, 150 Гр – до 24 %. Подальше збільшення дози викликало зниження виживаності, у варіанті 200 Гр – до 19 %, 250 Гр – 15 %. Використання в якості материнської форми пшениці сорту Харківської 28 та Харківська 26 в комбінації *T. aestivum* x Rogo підвищувало виживаності в порівнянні з комбінацією *T. aestivum* x Yaselle та Героїня x Rogo. Найкращі результати були отримані при використанні в якості материнської форми сорту Харківська 26. Так виживаність на контролі становила 27 %. Опромінення викликало підвищення виживаності, яке досягало свого максимуму у варіанті опромінення 150 Гр і становила 32 % і далі знижувалось до 23 %, що було нижче ніж на контролі.

Подібна закономірність при дослідженні виживаності гібридних рослин спостерігалась нами, як в комбінації *T. aestivum* x *S. cereale*, так і в комбінації *T.*

durum x *S. cereale*. Проте, спостерігається деяке зниження виживаності в комбінації *T. durum* x *S. cereale* (табл. 5.5, 5.6). Так найбільша виживаність в комбінації *T. Durum* x *Yaselle* була у варіантах де в якості материнської форми було використано пшеницю сорту Харківська 27 і становила на контролі – 27 %. При опроміненні вона збільшувалась у варіанті 100 Гр – до 29 %, при 150 Гр – 31 % і далі знижувалась до 23 % у варіанті 250 Гр. Деяко нижчі результати було отримано в комбінаціях, де в якості материнської форми використовували сорт Харківська 23. Використання в якості материнської форми сорту Чадо викликало зниження виживаності гібридних рослин.

Отже, схожість і виживаність міжродових гібридів першого покоління залежить від комбінації схрещування, вибору материнської форми при схрещуваннях, її генотипу. Більша висока схожість гібридних зернівок та виживаність гібридних рослин була у комбінації схрещування, де материнською формою виступала м'яка пшениця. Використання твердої пшениці як материнської форми призводить до зниження схожості гібридних зернівок. Зроблені нами висновки пояснюються біологічними і генотиповими особливостями сортів, які використовувалися в експериментах, а також дією гамма-променів.

Життєздатність міжродових гібридів першого покоління в наших дослідках обумовлена дією гамма-променів на функціональну активність геному рослинної клітини. Можливо, що внаслідок дії гамма-променів активуються механізми генетичного контролю несумісності, як на клітинному, так і на тканинному рівнях, процеси мейозу і рекомбінації, формування життєздатного зародка і ендосперму. Підвищення виживаності гібридних рослин першого покоління на дослідних варіантах пояснюється дією гамма-променів на генетичний апарат рослинної клітини. У результаті, генетичні системи, які контролюють етап ембріогенезу, здійснюють суттєвий вплив на функціонування філогенетичної адаптації, знаходячись у тісному зв'язку з генетичними підсистемами, які контролюють процеси несумісності, мейозу, гаметогенезу, сингамії [70].

Проведений трьохфакторний дисперсійний аналіз (рис. 5.5.-5.8) показав, що схожість та виживаність гібридних рослин F_1 при схрещуванні різних видів пшениці ярої з житом ярим залежить від вибору материнської форми (фактор А), комбінації схрещування (фактор В) та дози гамма-опромінення (фактор С) та взаємодії цих факторів.

Так, частка впливу факторів у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* (рис. 5.5.) у середньому за роки проведення дослідів становила: вибір материнської форми (фактор А) – 1 %, комбінації схрещування (фактор В) – 6 %, фактор дози опромінення (фактор С) – 25 %, залишок (фактор Z) – 60 %, взаємодія факторів АВ – 7 %, АС – 1 %, ВС – 0 %, АВС – 1 % (рис. 5.6). Тобто, найбільший вплив на схожість гібридного насіння має доза опромінення, менший – комбінація схрещування, найменший - вибір материнської форми. Найбільше значення мав фактор залишку – 60 %. Отримані результати пояснюються, як ми вже відмічали, різницею в показниках різних років дослідів, тобто між повтореннями дисперсійного аналізу

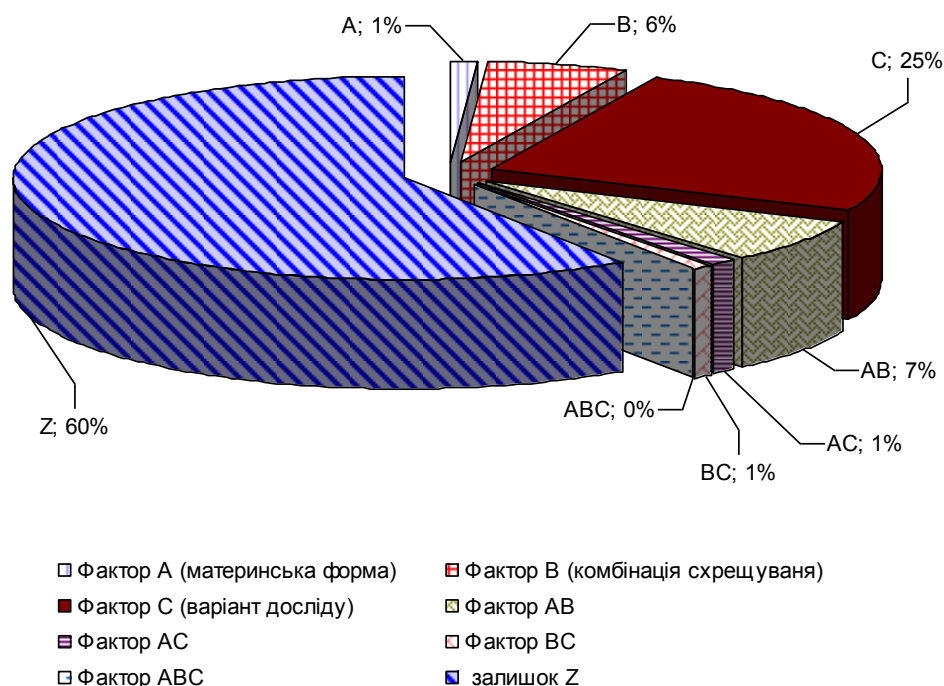


Рис. 5.5. Частка впливу факторів на схожість гібридних зернівок у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* залежно від дії гамма-опромінення, %

Аналіз результатів трьохфакторного дисперсійного аналізу схожості гібридних зернівок показав видову специфічність. Так, у найбільшій мірі на схожість гібридних зернівок отриманих при схрещуванні в комбінації *T. durum* x *S. cereale* (рис. 5.6) залежав від вибору материнської форми (фактор А) і варіанту дослід (фактор С) та становили відповідно за роки дослідів 25 % та 22 %.

Комбінація схрещування (фактор В) приводила до незначної зміни схожості гібридних зернівок – її доля становила 2 %. Частка впливу взаємодії факторів становила: фактору АВ – 14 %, АС – 1 %, ВС – 0 %, АВС – 1 %. Тобто взаємодія підбору материнської та батьківської форм має значний вплив на схожість гібридного насіння (рис. 5.6.).

Результати дисперсійного аналізу виживаності гібридних рослин в комбінації *T. aestivum* x *S. cereale* (рис. 5.7) показують таку ж закономірність як і результати схожості гібридних зернівок. Так, найбільше впливає на виживаність варіант дослід, тобто доза опромінення (фактор С) і становив 23 %.

Дещо меншу частку становив фактор вибору материнської форми (фактор А) – 21 % і найменшу, але більшу ніж у випадку аналізу схожості зернівок. Найменший вплив чинив фактор комбінації схрещування – 12 %. Взаємодія факторів не спричиняла значного впливу. Залишкова дисперсія складала 31 % (рис. 5.7.).

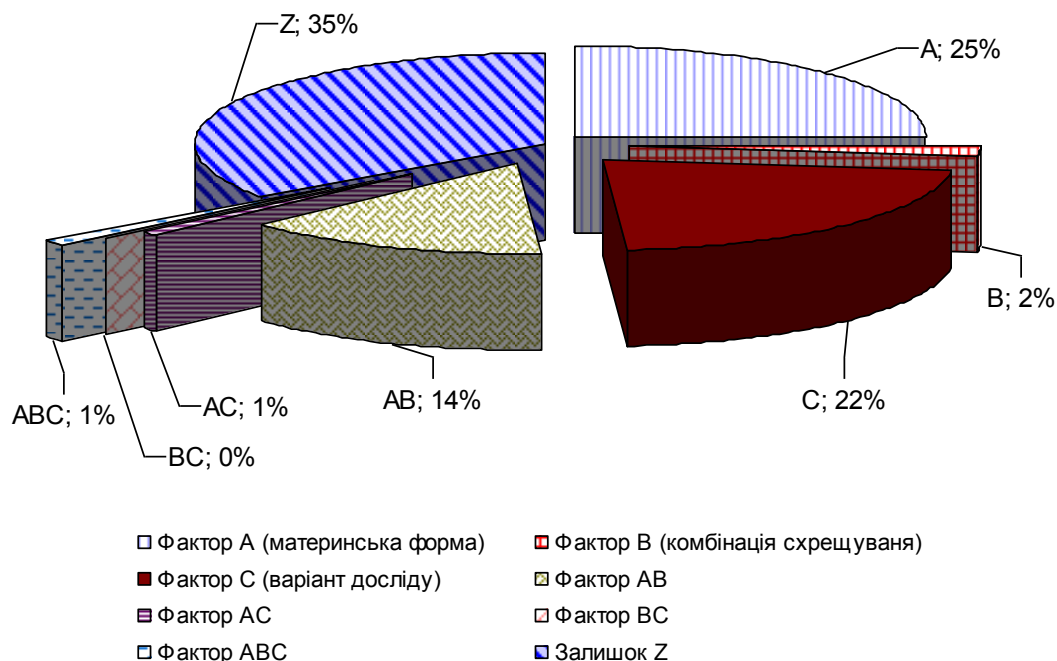


Рис. 5.6. Частка впливу факторів на схожість гібридних зернівок у комбінації схрещування *T. durum* x *S. cereale* залежно від дії гамма-опромінення, %

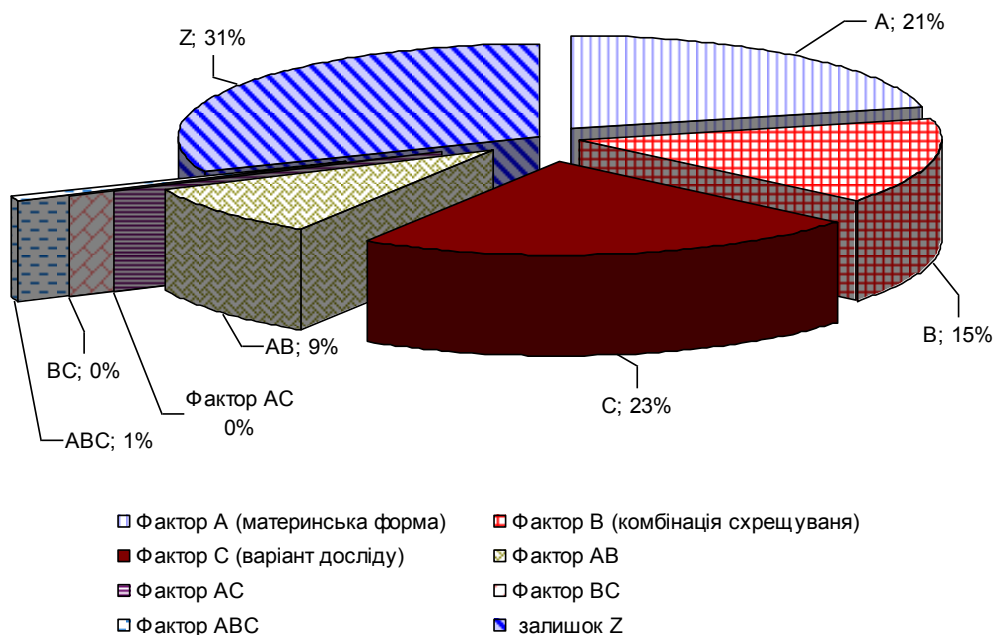


Рис. 5.7. Частка впливу факторів на виживаність гібридних рослин у комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* залежно від дії гамма-опромінення, %

Результати дисперсійного аналізу виживаності рослин у комбінації схрещування *durum* x *S. cereale* (рис. 5.8) показують аналогічну картину як і у випадку аналізу схожості гібридних зернівок у цій комбінації. Так, частка впливу вибору материнської форми (фактор А) є найбільшою і становить 31 %,

менше сказувалися фактор варіанту досліду (фактор С) – 17 % та комбінації схрещування (фактор С) – 13 %.

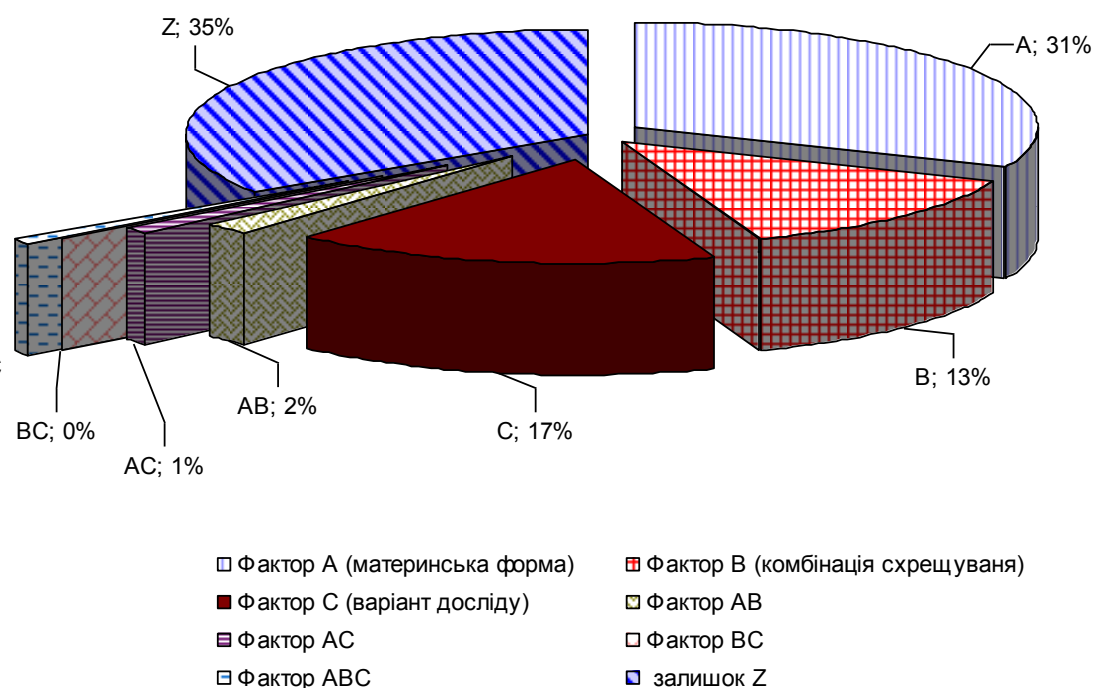


Рис. 5.8. Частка впливу факторів на виживаність гібридних рослин у комбінації схрещування *T. durum* x *S. cereale* залежно від дії гамма-опромінення, %

Тобто, можливо зробити висновок, по-перше про залежність схожості та виживаності гібридних рослин від сорту та виду батьківських форм. У випадку гібридів отриманих від схрещування де в якості материнської форми використовували м'яку пшеницю - найбільше значення мало підбір дози опромінення. Можливо, що м'яка пшениця є більш чутливою до радіаційного впливу. Менш значний вплив мав фактор вибору материнської форми, тобто сортоспецифічність. На відміну від м'якої пшениці, у випадку твердої пшениці найбільше значення мав фактор вибору материнської форми, дещо нижче фактори варіанту досліду та комбінації схрещування.

Узагальнюючи отримані результати необхідно зробити висновок, що найбільша кількість зернівок у всіх варіантах досліду формується при гібридизації *Tr. durum* x *Secale cereale*, але вони мало життєздатні. Гібридні зернівки, одержані внаслідок схрещування м'якої пшениці і жита, хоча і були малочислені, але в той же час, вони були краще виповнені та мали більш високу схожість та життєздатність. На подібну закономірність вказували і інші автори [15, 149, 198-199, 296]. Відомо, що тверда пшениця і жито володіють гомологічними геномами, при сполученні яких формується значно менше життєздатних зернівок, ніж у комбінації схрещування *Tr. aestivum* x *Secale cereale*. Причини, які пояснюють зав'язуваність більш високо життєздатних зернівок в цій комбінації схрещування однозначно назвати важко.

Висновки до розділу 5

Аналізуючи отримані результати, зроблено наступні висновки:

9. Встановлено, що зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних видів пшениці і жита залежить від дії гама-опромінення на насіння материнської рослини, його дози, комбінації схрещування та вибору материнської форми. Найкращі результати отримано при дії на насіння материнської форми гама-променів у дозі 150 Гр у всіх комбінаціях схрещування. При дозі 100 Гр спостерігається підвищення зав'язуваності у порівнянні з контрольним варіантом, яке досягає максимуму при дозі 150 Гр і коливається у межах 6,8-9,6 % у комбінації схрещування *T. aestivum* / *S. cereale* та 21,9-29,1 у комбінації *T. durum desf* / *S. cereale*. При дозі 200 Гр спостерігається зниження зав'язуваності гібридних зернівок, яке досягає максимуму при дії гама-опромінення в дозі 250 Гр і становить 1,1-1,8 % - в комбінації схрещування *T. aestivum* / *S. cereale*, 3,0-8,3 - в комбінації *T. durum desf* / *S. cereale*. Гамма-опромінення в дозі 250 Гр викликає зниження зав'язуваності.

10. Встановлено достовірний вплив гамма-опромінення, доза якого сприяла визначальній дії на зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних видів пшениці ярої з житом ярим. Так, частка впливу дози опромінення в комбінації схрещування *T. aestivum* / *S. cereale* складала 55 %, в комбінації *T. durum desf* / *S. cereale* 62 %.

11. Аналіз результатів отриманих у комбінаціях схрещувань показав, що зав'язуваність гібридних зернівок краще в комбінації схрещувань *Tr. aestivum* x *Yaselle* та *Tr. durum* x *Yaselle*. Використання в якості батьківської форми сорту жита Rogo приводить до зниження зав'язуваності гібридних зернівок.

12. Зав'язуваність гібридних зернівок значно нижче в комбінації схрещувань *Tr. aestivum* x *Secale cereale*. Так, у комбінації схрещувань *Tr. durum* x *Secale cereale* зав'язуваність гібридних зернівок у середньому за роки проведення дослідів становила 3,0-29,1 % в залежності від варіанту дослідів, тоді як у комбінації схрещувань *Tr. aestivum* x *Secale cereale* вона коливалась в межах від 1,1 % до 9,6 %.

13. Сходи гібридів першого покоління, одержані внаслідок гібридизації твердої і м'якої пшениці з житом, за своїм ростом і розвитком мали різкі відмінності від росту і розвитку батьківських форм, які полягали у зниженні темпів росту і розвитку рослин, у зміні характеру куштиння, наявності листя, забарвленості, яка була інтенсивнішою у батьківських форм. У частини гібридних рослин спостерігалось явище гібридного некрозу, яке призводило до зниження життєздатності або повного відмирання рослин у фазі трьох-чотирьох листків.

14. Встановлена зворотна залежність життєздатності гібридних зернівок від легкості зав'язування. Найбільша кількість зернівок у всіх варіантах дослідів формується при гібридизації *Tr. durum* x *Secale cereale*, але вони мало життєздатні. Гібридні зернівки, одержані внаслідок схрещування м'якої

пшениці і жита, хоча і були малочислені, але в той же час, вони були краще виповнені та мали більш високу схожість та життєздатність.

15. Максимальна ефективність дії гамма-опромінення на життєздатність міжродових гібридів першого покоління досягається у варіанті досліду 150 Гр в комбінації схрещування з використанням в якості материнської форми м'якої пшениця Харківська 28 та батьківської - жита Yaselle. Так, схожість гібридних зернівок в цій комбінації коливалась в межах 14-19 % %, виживаність – 10-18 %. Використання твердої пшениці ярої як материнської форми та жита Rogo як батьківської форми призводило до зниження життєздатності гібридних зернівок.

Проведений трьохфакторний дисперсійний аналіз показав достовірний вплив дози гамма-опромінення на життєздатність гібридів. Так частка впливу дози опромінення (фактор С) на схожість гібридних зернівок та виживаність гібридних рослин в комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* становив відповідно 25 % та 23 %, *T. durum* x *S. Cereale* – 22 % та 13 %. Життєздатність міжродових гібридів першого покоління залежить не тільки від дії гамма-опромінення і його дози, а і від комбінації схрещування і вибору материнської форми при схрещуваннях. Так, частка впливу вибору материнської форми (фактор А) та комбінації схрещування (фактор В) на схожість гібридних зернівок становив в комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* 1 % та 6 %, *T. durum* x *S. Cereale* 25 % та 2 % відповідно; на виживаність гібридних рослин в комбінації схрещування *T. aestivum* x *S. cereale* становив 21 % та 15 %, *T. durum* x *S. Cereale* 31 % та 13 %. Взаємодія факторів не оказувала значного впливу на життєздатність гібридних рослин.

РОЗДІЛ 6

ВИКОРИСТАННЯ ОПТИЧНОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ ЧЕРВОНОГО ДІАПАЗОНУ В СЕЛЕКЦІЇ ЯРИХ ЗЛАКІВ

Метод експериментального мутагенезу є одним із дієвих методів селекції, здатних створити багатий вихідний матеріал за відносно короткий проміжок часу [215], в тому числі і методом віддаленої гібридизації. Як ми показали у попередніх розділах гамма-опромінення хоча і здійснює позитивний вплив у певних дозах на підвищення зав'язуваності гібридних зернівок при схрещуванні різних видів ярих злаків та сприяє появі селекційно-цінних мутацій, але в той же самий час, як було показано нашими дослідженнями – гамма-опромінення, як жорстке іонізуюче випромінювання здійснює значну ушкоджуючу дію на генетичний апарат рослини, значно пригнічує ріст і розвиток. Подальше підвищення ефективності експериментального мутагенезу має бути пов'язане з пошуком засобів, які володіють малою токсичністю і викликають високий вихід господарсько-цінних мутацій. Так, відомо, що на відміну від іонізуючого випромінювання, електромагнітне випромінювання з довжиною хвилі від 400 нм до 800 нм, яке належить до діапазону видимого світла не має ярко-виражених шкідливих властивостей [31].

Ми вивчали вплив оптичного випромінювання червоного діапазону на зав'язуваність різних видів ячменю. Дослідниками виявлено, що більш високим потенціалом генотипичної адаптації, в порівнянні з ярою пшеницею характеризується ячмінь, який є однією з основних зернофуражних культур [108]. Проведені дослідження свідчать про відсутність впливу світла даного спектрального діапазону на схрещуваність злаків (додаток Д., табл. 1). Можливо це пов'язано з тим, що оптичне світло не володіє мутагенними властивостями, які притаманні гамма-променям та лазерному світлу, та малою енергією квантів видимого світла, а також пониженою життєздатністю насіння, яке використовувалось в дослідженнях.

Аналізуючи результати польових дослідів з вивчення оптичного випромінювання на ріст і розвиток ячменю, нами встановлено, що дія оптичного випромінювання на насіння ячменю позитивно впливає на його ріст і розвиток. Для в'яснення причин покращення росту і розвитку рослин ячменю ми вивчали вуглеводний та білковий обміни в проростаючому насінні.

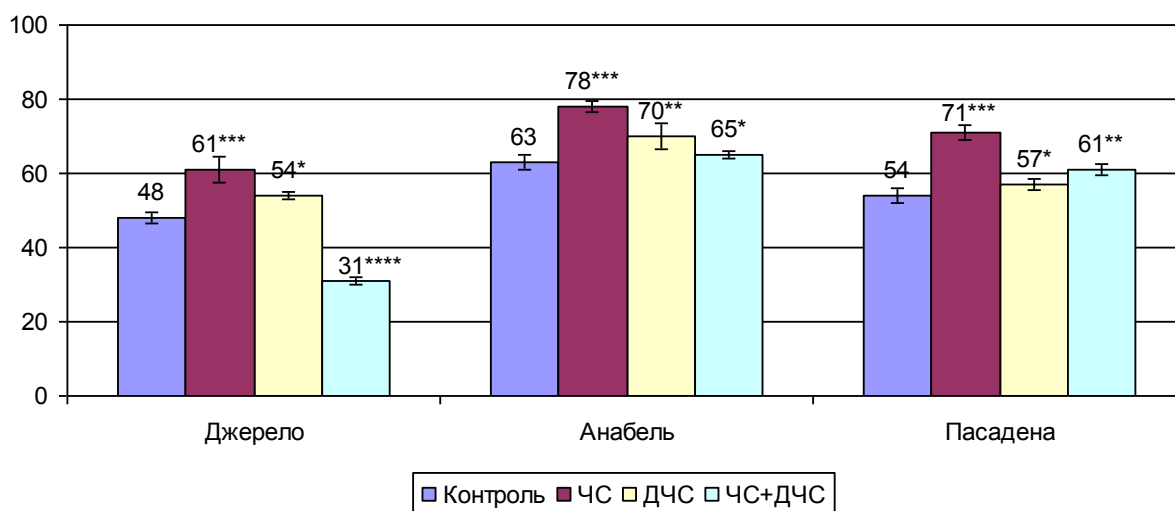
6.1. Життєздатність насіння різних сортів ячменю залежно від обробки оптичним випромінювання червоного діапазону

Стан спокою характеризується тим, що у сухому насінні максимально загальмовані біохімічні та фізіологічні процеси протягом тривалого часу. Цей період насіння не проростає в силу відсутності сприятливих умов навколишнього середовища та знаходяться в стані вимушеного спокою. При наявності необхідних умов для проростання насіння, відбувається різка

активізація усіх життєвих функцій та наступає фаза його проростання, яка характеризується мобілізацією запасних живильних речовин і особливо інтенсивним обміном, у результаті якого значно зростає активність окислювально-відновних і гідролітичних ферментів і зменшується вміст запасних речовин [122]. Проростання насіння ініціює фізіологічно активний фітохром ($\Phi dч$) [31, 98, 230].

Відомо, що при тривалому зберіганні відбувається погіршення життєздатності насіння, що проявляється в зниженні енергії проростання, лабораторної і польової схожості, а також інтенсивності початкового росту насіння. Коли порушення обмінних процесів досягають стадії незворотності, насіння повністю втрачає життєздатність. Величко О.І. [25] виявлена здатність активованого фітохрому підвищувати (до 26 %) схожість насіння крес-салату, яку було втрачено внаслідок штучного старіння. Тому нами було поставлено завдання дослідити енергію проростання, лабораторну та польову схожість насіння яке перебувало в стані спокою декілька років та втратило нормальну здатність до проростання.

Отримані нами результати показали, що енергія проростання насіння ячменя залежить від дії оптичного випромінювання на насіння та довжини хвилі (рис. 6.1.). Опромінення у всіх варіантах дослідження викликає підвищення енергії проростання в порівнянні з контролем. Найкращі результати отримано при дії на насіння ЧС, дещо нижче в варіанті обробки ДЧС. Найнижчі в варіанті послідовної обробки ЧС+ДЧС.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.1. Енергія проростання насіння різних сортів ячменю залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону (%)

Так, у сорту Джерело на контролі енергія проростання становила 48 %. Опромінення ЧС збільшувало кількість пророслого насіння на 27 %, що узгоджується з даними інших авторів про активування проростання насіння активною формою фітохрому [31, 82, 98, 170-171]. Послідовна дія ЧС+ДЧС викликала пригнічення енергії проростання насіння відносно контролю (на ~55

%) та відносно варіанту опромінення ЧС, що може свідчити про реверсійний вплив далекого червоного світла по відношенню до червоного світла. Це узгоджується з даними інших авторів [31, 98, 151].

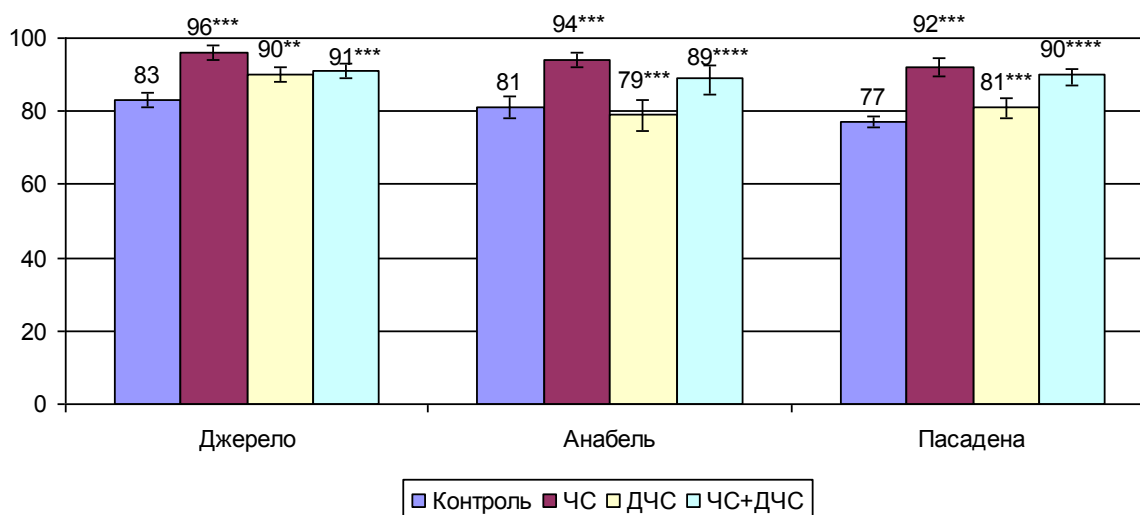
Опромінення ДЧС не тільки не затримувало проростання, але навіть дещо активувало його (на~12 %) і становило 54 %. Це може свідчити про високоенергетичну реакцію фітохрому, тобто переведення його в активну форму Phy A під впливом ДЧС. Аналогічні результати отримали і інші автори [207]. Відомо, що ступінь проростання визначається віком насіння та умовами, в яких вирощувались батьківські рослини. В залежності від цих факторів освітлення далеким червоним світлом може або стимулювати, або інгібувати проростання насіння [282].

Аналогічні результати по варіантах опромінення ЧС та ДЧС були отримані при вивченні дії освітлення на інші сорти ячменю - Анабель та Пасадена. Послідовне опромінення ЧС+ДЧС насіння сорту Анабель на відміну від сорту Джерело також як і в інших варіантах досліду викликало зростання енергії проростання в порівнянні з контролем. Це може бути пов'язано з утворенням короткоіснуючих проміжних форм фітохрому, які утворюються при фотоконверсії Фчс/Фдчс [157].

Величко О.І. [25] було виявлено відсутність реверсування стимулюючого ефекту червоного світла далеким червоним. За останні роки отримано подібні феноменологічні прояви, що вже не пояснюються відносно простою схемою взаємного фотоперетворення двох молекулярних форм фітохрому і свідчать про значну різноманітність реакцій фотохромної системи. Серед таких реакцій, відомі, зокрема ті, що відрізняються за чутливістю до інтенсивності освітлення – високо-, низько- чи наднизькоенергетичні реакції фітохрому [231]. Активація дією червоного світла фітохрому, як і те, що його дія не реверсується короткочасним освітленням далекочервоним світлом може свідчити, що в даному випадку маємо приклад високоенергетичної реакції фітохрому [25].

Проведені дослідження показали, що енергія проростання насіння залежить від вибору сорту. Найкращі результати отримано при використанні сорту Анабель, гірші у сорту Пасадена, ще гірший результати отримано при вивченні сорту Джерело. Николаева М.Г. с соавтор. [122] відмічає, що різна здатність насіння до проростання витікає із певних умов навколишнього середовища та генетичної програми насіння. Можливо, в силу гетерогенності генофонду, що представляє собою сукупність диференційних генотипів, життєздатність насіння в межах адаптивної норми видового ознаки може бути диференційованою і на популяційному рівні.

Вивчення лабораторної схожості (рис. 6.2) як і енергії проростання також показало залежність її від дії оптичного випромінювання, довжини хвилі та вибору сорту. Так, лабораторна схожість насіння сорту Джерело під впливом оптичного випромінювання збільшувалась у всіх варіантах досліду відносно до контролю і становила: в варіанті обробки ЧС – 96 %, ДЧС – 89 %, ЧС+ДЧС – 90 %.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.2. Лабораторна схожість насіння різних сортів ячменю залежно від обробки оптичного випромінювання червоного діапазону (%)

Найвищий показник схожості отриманий в варіанті ЧС, дещо нижчий в варіанті послідовного ЧС+ДЧС, що узгоджується з даними аналізу енергії проростання та свідчить про реверсію активної форми фітохрому, тобто «зняття» активуючої дії червоного світла на проростання насіння [31, 98, 151]. Дані дослідження у варіантах ЧС+ДЧС і ДЧС не мають суттєвої різниці, що може бути пов'язане з пізнішим проявом стимуляції інтермедіатів при сумісному опроміненні ЧС та ДЧС.

Вивчення лабораторної схожості насіння сортів Анабель показало її зростання після обробки ЧС та ДЧС відносно контролю, а саме: 94 % та 89 % відповідно, та зниження в варіанті ЧС+ДЧС до 79 %. Аналогічні результати були отримані при вивченні лабораторної схожості насіння Пасадена. Найнижчий рівень проростання у всіх сортів що вивчалися ячменю спостерігався в контрольному варіанті.

В польових умовах були проведені дослідження по вивченню впливу оптичного випромінювання червоного діапазону на схожість, ріст та розвиток рослин. Результати представлені в таблиці 6.1. показують, що опромінення насіння, що знизило схожість після тривалого зберігання оптичним випромінюванням червоного діапазону підвищує його життєздатність, а саме польову схожість та виживаність. Найбільш значний вплив зафіксований у варіанті дослідження ЧС, дещо нижчий в варіантах ДЧС та сумісного впливу ЧС та ДЧС. Це підтверджує отримані нами результати в лабораторних умовах.

Так, польова схожість насіння ячменю сорту Джерело (табл. 6.1) в варіанті ЧС збільшується в 1,3 рази в порівнянні з контролем, в варіанті ДЧС в 1,2 рази, в варіанті ЧС+ДЧС – в 1,1. Значного впливу оптичного випромінювання на виживаність рослин ячменю не зазначено. Зазначені закономірності спостерігались не залежно від вибору сорту.

Отже, проведені дослідження дають змогу констатувати, що опромінення насіння червоним світлом поліпшує енергію проростання і схожість ячменю,

сприяє перериванню стану спокою та активізує процеси проростання [132]. Червоне світло забезпечує високу фото-реактивність ячменю, краще сприяє виведенню насіння зі стану спокою, ймовірно, за участю фітохромних систем. Ці властивості червоного світла використовують в сільському господарстві для передпосівної обробки насіння та для активізації росту і розвитку [68, 69, 139].

Таблиця 6.1

Польова схожість і виживаність рослин різних сортів ячменю залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону (2008 р.)

Варіанти досліду	Польва схожість, %	Вживаність, %
Джерело		
Насіння без обробки (контроль)	51±1,5	90±1,8
ЧС	68±3****	91±1,9**
ДЧС	58±3,7***	89±1,1**
ЧС+ДЧС	62±3,3***	88±3,1
Анабель		
Насіння без обробки (контроль)	46±2,6	90±3,0
ЧС	60±3,7***	89±1,5*
ДЧС	51±1,9	85±2,9
ЧС+ДЧС	55±2,4**	83±8,0
Пасадена		
Насіння без обробки (контроль)	48±1,6	88±1,9
ЧС	62±3,9****	91±1,5**
ДЧС	56±2,5	89±1,9
ЧС+ДЧС	53±3,6***	83±2,6

Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** - $p < 0,001$

Можливо, в клітинах опроміненого насіння при поглинанні певної кількості енергії після обробки оптичним випромінюванням, зростає концентрація вільних радикалів, відбувається збільшення проникності мембран, що зумовлює більш інтенсивний приплив води і кисню, необхідних для пробудження і активізації зародка, розвитку рослини в цілому.

Аналіз результатів вивчення вегетаційного періоду ячменю залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону (Додаток Б, табл. 19-21) показав відсутність відмінностей між різними варіантами досліду та контролем. В процесі вегетаційного періоду спостерігалось вирівнювання рослин різних варіантів досліду. Можливо відсутність видимого ефекту пояснюється погодними умовами. Крім того, треба зазначити, що для того щоб передпосівна обробка надала необхідного ефекту ґрунтові і погодні умови повинні бути оптимальними. З огляду на те, що достовірної різниці між варіантами та контролем за результатами схрещуваності не було зафіксовано, а також у

зв'язку з труднощами проведення віддалених схрещувань з яровим ячменем польові досліді в наступні роки не проводили.

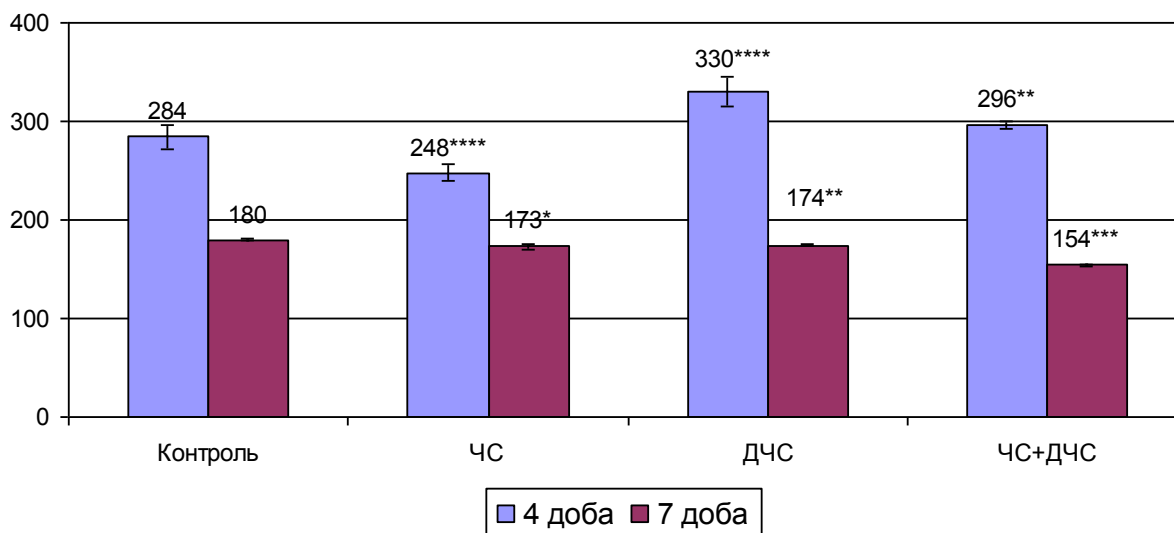
6.2. Вуглеводний обмін залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону

Проблема тривалого зберігання насіння у стані високої життєздатності є однією з актуальних з точки зору збереження генетичного різноманіття рослин *ex situ* - у генбанках. Її розробка пов'язана з дослідженням фізіологічних механізмів життєдіяльності насінини. Зокрема, здатність насіння підтримувати схожість на високому рівні у процесі тривалого зберігання пов'язана із здатністю підтримувати активність ферментів, що відіграють ключову роль у проростанні насіння. Такими є ферменти амілолітичного комплексу, які беруть участь у метаболізмі основного запасного полісахариду - крохмалю. Гідролізуючи крохмаль до мономерів, вони забезпечують залучення їх до метаболізму, що забезпечує пластичним та енергетичним матеріалом формування паростка. В рослинних організмах вуглеводи приймають участь в обміні білків, ліпідів, нуклеїнових кислот, гормонів [159], а також виконують сигнальну та регуляторну функції, експресуючи або репресуючи ряд генів, у тому числі й ті, які детермінують процеси росту та розвитку рослин [83]. Тому вивчення активності амілаз та вмісту крохмалю за різних умов зберігання насіння є важливим для пізнання фізіолого-біохімічних механізмів, що забезпечують його витривалість до зберігання.

Процес деградації запасних речовин у період проростання насіння здійснюється шляхом послідовної дії гідролаз, як тих, що утворюються при дозрівання насіння, так і тих, що синтезуються *de novo* в процесі проростання. Як відомо швидкість гідролізу запасних речовин змінюється у відповідь на дію різних зовнішніх та внутрішніх факторів. До числа найважливіших внутрішніх факторів відноситься фітогормональний фон, зокрема вміст гіберелінової кислоти, яка утворюється в зародку та у щитку та індукує синтез гідролітичних ферментів у клітинах алейронового прошарку та їх секрецію в ендосперм. Разом з тим фітогормональний статус залежить від умов середовища. Як кількість, так і співвідношення фітогормонів в тканинах рослин змінюється під впливом зовнішніх факторів. Одним з таких факторів є світло різного спектрального діапазону. Викладене дає підставу припустити, що активація системи фітохромом може приводити до зміни розпаду вуглеводів та їх відтоку до проростка. Вказані зміни можуть бути одним з важливих факторів, що визначають ріст, розвиток і продуктивність ячменю.

Аналіз отриманих результатів (рис. 6.2, 6.3, 6.4) показав, що розпад крохмалю залежить від впливу оптичного випромінювання червоного діапазону та вибору сорту. Так, найбільш інтенсивно гідроліз крохмалю в насінні ячменю сорту Джерело (рис. 6.3) спостерігається в варіанті опромінення ЧС в порівнянні з контролем та іншими варіантами досліді та його вміст на 4 добу становив 248 мг/г. Це співпадає з даними інших авторів [226, 248]. ДЧС пригнічує розпад крохмалю: в варіанті ДЧС на 16 % в порівнянні з контролем,

ЧС+ДЧС на 4 %. Очевидно, це пов'язано з пониженням активності амілази в даних варіантах щодо контролю та реверсуванням дії червоного світла далеким червоним [246]. На 7 добу досліду вміст крохмалю у всіх варіантах досліду зменшується, що говорить про його використання у процесі росту та розвитку ростка.

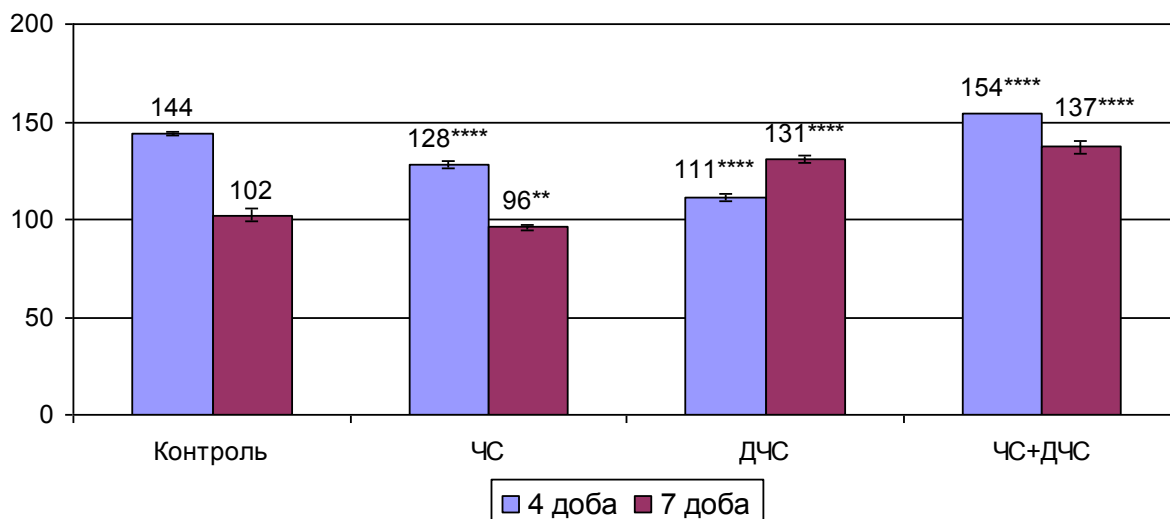


Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.3. Вміст крохмалю в ендоспермі насіння ячменю сорту Джерело залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону в процесі проростання (мг/г сухої маси)

На контролі (рис. 6.3) вміст крохмалю становив 180 мг/г. Оптичне опромінення призводить до зростання гідролізу. Так у варіанті ЧС його вміст становить 173 мг/г, що на 4 % менше ніж на контролі, ДЧС – 174 мг/г, ЧС+ДЧС – 154 %, на 17 % менше ніж на контролі. Тобто, на 7 добу досліду найбільший ефект отримано при дії ЧС та ДЧС, що можливо пояснюється тривалістю його дії.

У насінні ячменю сорту Анабель (рис. 6.4.) спостерігалось посилення гідролітичного розпаду крохмалю під впливом оптичного випромінювання червоного діапазону. Так, кількість крохмалю на 4 добу після опромінення ЧС становила 128 мг/г, що на 12,5 % менше ніж в контролі, після опромінення ДЧС – 111 мг/г, що на 30 % менше ніж в контролі. Обробка насіння ЧС + ДЧС збільшувала кількість крохмалю на 7 % по відношенню до контролю. На 7 добу спостерігається такаж закономірність як і при дослідженні вмісту крохмалю в насінні сорту Джерело. А саме, найбільш інтенсивний гідроліз спостерігається в варіанті ЧС, в якому вміст крохмалю на 6 % менший ніж на контролі. Опромінення ДЧС та ЧС+ДЧС призводить до збільшення кількості крохмалю в порівнянні з контролем на 28 % та 34 % відповідно, тобто пригнічує гідролітичний розпад.



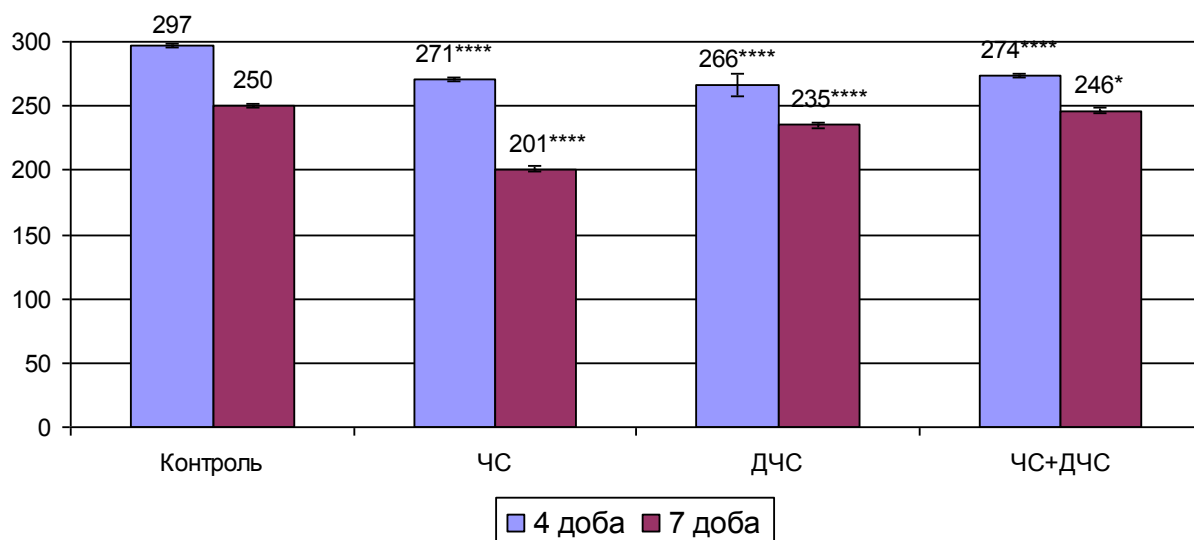
Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.4. Вміст крохмалю в ендоспермі насіння ячменю сорту Анабель залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону в процесі проростання (мг/г сухої речовини)

Збільшення гідролізу крохмалю можливо пов'язно з активізацією існуючих амілаз, або синтезом нових. Як відомо, процес деградації крохмалю при проростанні насіння здійснюється шляхом послідовного впливу кількох типів амілаз, які як утворюються при дозріванні насіння, так і синтезуються *de novo* в процесі проростання. Sharma R, Schorfer P. [281] вказують, що фітохром опосередковує синтез β -амілаз.

У насінні сорту Пасадена (рис. 6.5.) гідроліз крохмалю зростає у всіх варіантах опромінення як на 4, так і на 7 добу дослідів. Так, на 4 добу опромінення ЧС викликає зниження кількості крохмалю по відношенню до контролю на 10 %, ДЧС на 12 %, ЧС+ДЧС на 8 %. Тобто на 4 добу вміст крохмалю майже однаковий незалежно від варіанту обробки. На 7 добу спостерігали зниження вмісту крохмалю на 24 % у варіанті ЧС, 6 % - ДЧС, 2 % - ЧС+ДЧС. Тобто, найбільший ефект відмічений нами при дії ДЧС у сорту Пасадена, у якого на відміну від сортів Джерело та Анабель не тільки не пригнічувався, а навпаки спостерігалась його стимуляція.

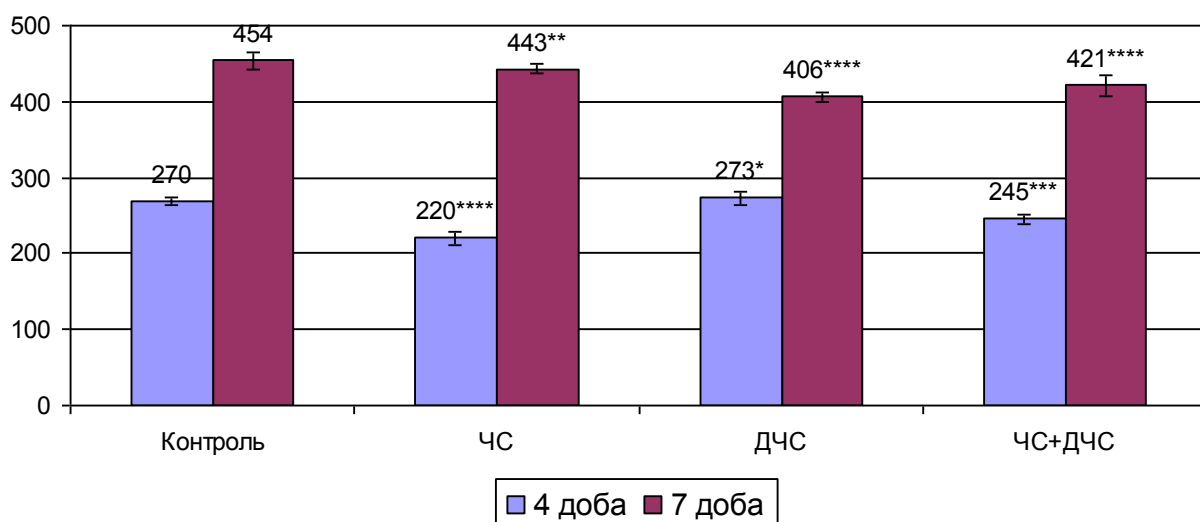
Як відомо, при проростанні насіння першими із ферментів активуються амілази, від яких залежить кількість крохмалю та швидкість його утилізації в процесі росту [106]. Рівень активації ферментів вуглеводного обміну в значній мірі визначає подальший розвиток рослини. Високий рівень активності амілаз в ендоспермі насіння сприяє швидкому його проростанню. Це пояснюється накопиченням продуктів гідролізу крохмалю, що приймають безпосередню участь у метаболізмі проростка.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.5. Вміст крохмалю в ендоспермі насіння ячменю сорту Пасадена залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону в процесі проростання (мг/г сухої маси)

Аналіз результатів приведених на рис. 6.6., 6.7, 6.8 показує, що активність амілаз залежить від дії оптичного випромінювання червоного діапазону та його довжини хвилі. Висока активність амілолітичних ферментів спостерігається впродовж перших чотирьох діб за всіма варіантами досліду включаючи контроль. Далі відбувається зниження активності ферментів, що можливо пов'язане зі зменшенням субстрату для дії ферментів в результаті гідролізу.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

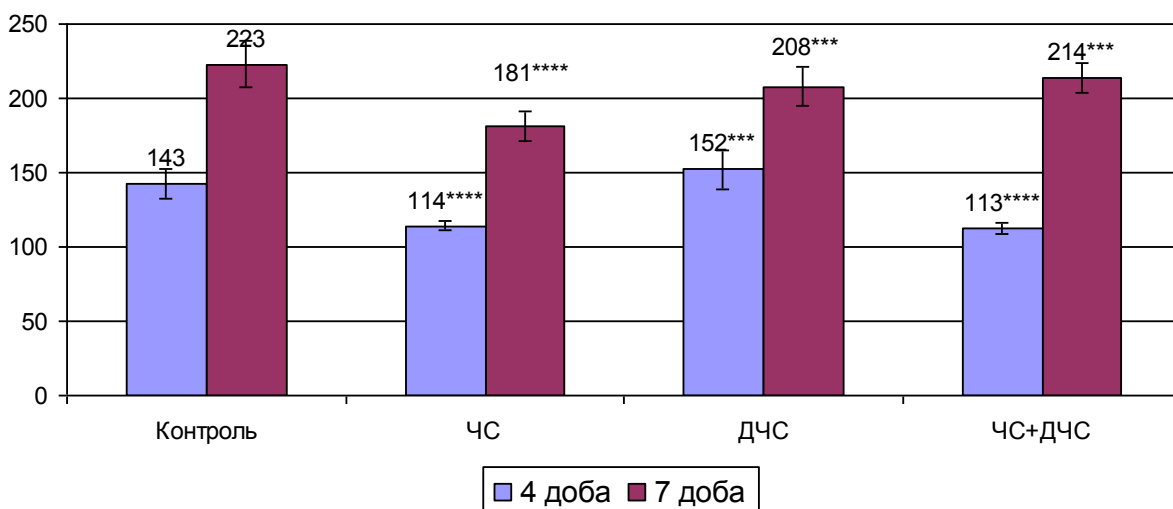
Рис. 6.6. Активність амілаз в ендоспермі насіння ячменю сорту Джерело залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону в процесі проростання (мг крохмалю/гр сухої маси за 10 хвилин)

Так активність амілаз у насінні сорту Джерело (рис. 6.6) була найвищою в варіанті опромінення ЧС і становила 270 мг/г. Послідовне опромінення ЧС та

ДЧС викликало інгібування амілолізу по відношенню до дії ЧС, що свідчить про класичний ефект реверсування дії червоного світла далеким червоним, та активувало по відношенню до дії ДЧС, що може бути пов'язано з утворенням проміжних продуктів при фотоконверсії фітохрому [129].

На думку деяких авторів, зниження активності ферментів в результаті передпосівної обробки насіння може свідчити про зниження енергетичних бар'єрів реакції та більш економному протіканні обмінних процесів [17]. Обробка насіння оптичним випромінюванням червоного діапазону різних варіантів на 7 добу не привело значної зміни активності ферментів.

Результати вивчення активності амілаз у насінні ячменю сорту Анабель (рис. 6.7) показали, що найбільш високий рівень амілолітичної активності на 4 добу дослідів спостерігається в варіантах ЧС та ЧС+ДЧС, різниця між якими не суттєва і становить 114 мг/г та 113 мг/г відповідно, що в 3 рази більше ніж в контролі. ДЧС інгібувало дію амілаз у порівнянні з контролем. Це може свідчити, що в даному випадку маємо приклад високоенергетичної реакції фітохрому, тобто перевод в активну форму фітохрому А під впливом як ЧС так і ДЧС. Це підтверджує результати інших авторів [207]. На 7 добу обробка оптичним випромінюванням червоного діапазону значно не впливає на амілоліз проростаючого насіння.

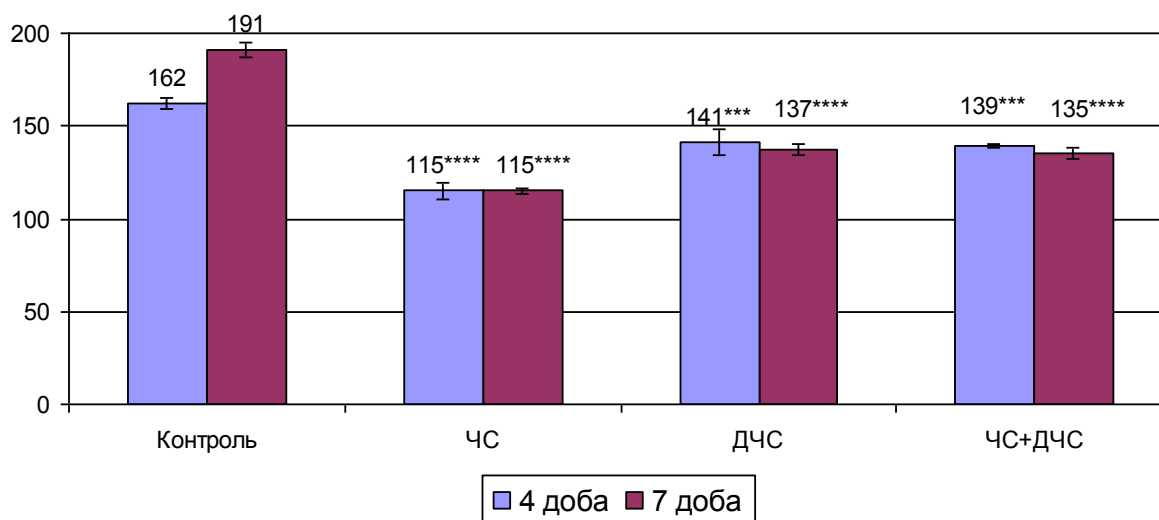


Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.7. Активність амілаз в ендоспермі насіння ячменю сорту Анабель залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону в процесі проростання (мг крохмалю/гр сухої маси за 10 хвилин)

Вивчення амілолітичної активності у насінні ячменю сорту Пасадена (рис. 6.8) показало найбільшу ефективність ДЧС – 115 мг/г, що в 4 рази більше ніж на контролі (162 мг/г). Можливо, це пов'язано з активацією фітохрому А під впливом ДЧС. Послідовне опромінення ЧС та ДЧС – привело до зниження активності 139 мг/г. У порівнянні з іншими варіантами дослідів ЧС викликало інгібування активності амілаз, яка становила 141 мг/г. На 7 добу дослідів найбільша активність амілаз спостерігалась в варіанті ЧС+ДЧС – 135 мг/г.

Деякі автори світлові реакції фітохроїв на повторне освітлення далеким червоним світлом пов'язують з темною реверсією характерною гетеродемерам фітохрому ФчсФдчс [237, 276]. Слід мати на увазі і різні властивості окремих фітохромів, що контролюють різні за енергією реакції, а також існування проміжного конформеру фітохрому А в циклі фото конверсії [219, 238, 282]. Активність амілаз в варіантах ЧС та ДЧС становила 137 та 115 мг/г відповідно.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.8. Активність амілаз в ендоспермі насіння ячменю сорту Пасадена залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону в процесі проростання (мг крохмалю/гр сухої маси за 10 хвилин)

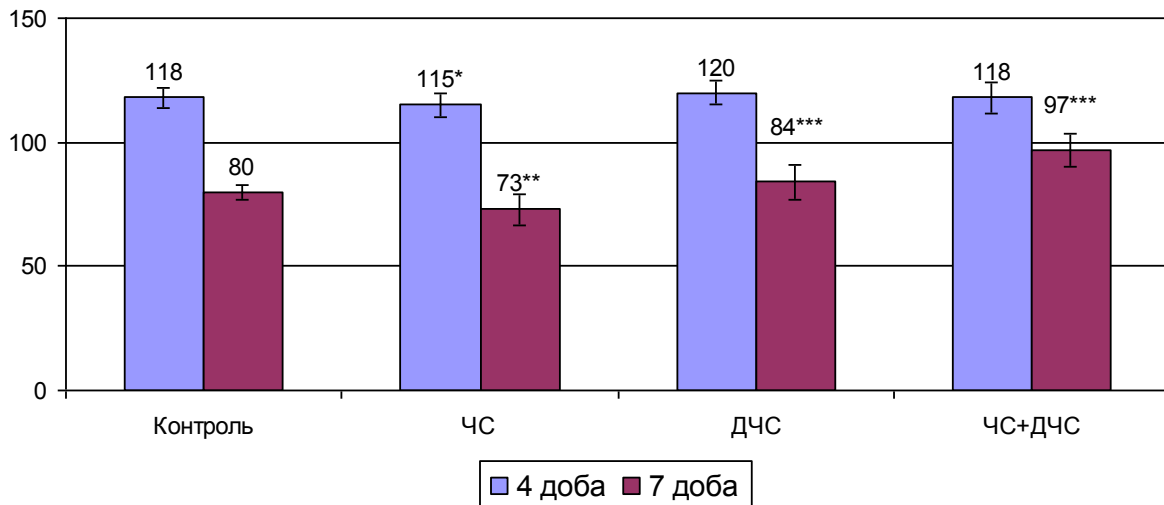
Таким чином, обробка насіння оптичним випромінюванням червоного діапазону активує систему фітохрому, яка впливає на вуглеводний обмін рослини [202]. Очевидно, що при опроміненні насіння червоним світлом на ранніх етапах онтогенезу активація фітохромом обумовлює прискорення морфогенетичних процесів, які можуть реалізуватися, у тому числі, і за рахунок посилення вуглеводного обміну на цих етапах онтогенезу.

6.3. Білковий обмін залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону

Проростання насіння рослин супроводжується активацією протеаз, що містяться в сухому насінні в комплексі з запасними білками. Цей процес супроводжується мобілізацією білка [293]. Вивільнені в результаті протеолізу амінокислоти утилізуються як в енергетичному, так і в пластичному обміні. При цьому синтезуються численні білки, у тому числі ферменти, необхідні для проростання та формування проростка.

Аналіз отриманих нами результатів показав, що вміст білка в насінні сорту Пасадена (рис. 6.9) на четверту добу проростання був однаковим у всіх

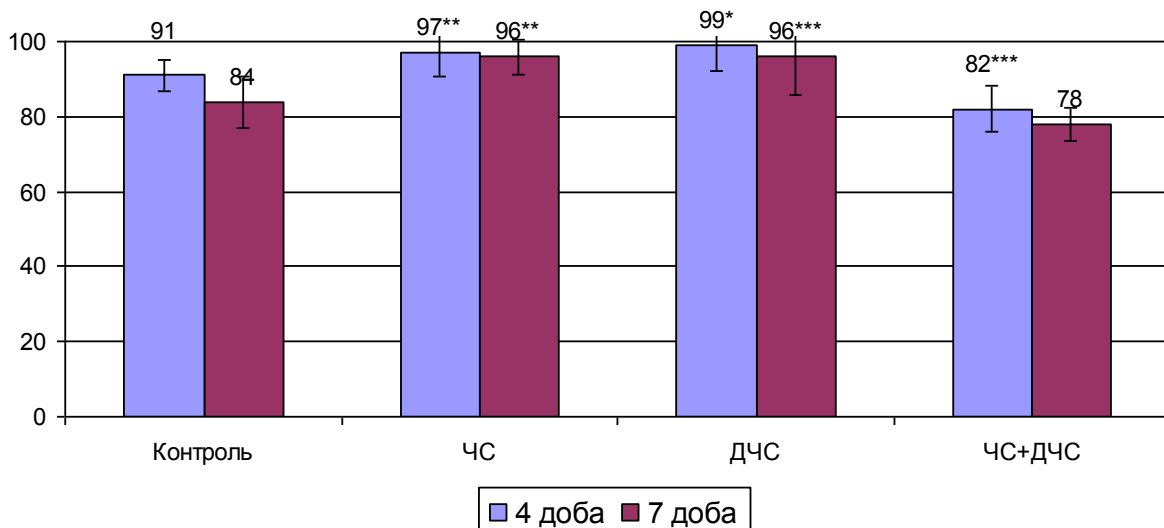
варіантах досліджу. На сьому добу в неопромінену і опромінену насінні вміст білка знижується, порівняно з даними на четверту добу проростання.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.9. Вміст білка у зародку насіння сорту Анабель залежно від обробки насіння оптичним випромінюванням різного спектрального діапазону (мг/г сирої маси)

Ймовірно, встановлений результат пов'язаний з розщепленням запасного білка для забезпечення формування проростка в процесі проростання. На сьому добу (рис. 6.9) вміст білка в зародку насіння був дещо нижче при опромінюванні ЧС, чим вміст у неопромінену насінні і при опромінюванні ДЧС. У останніх двох варіантах вміст білка був однаковим.

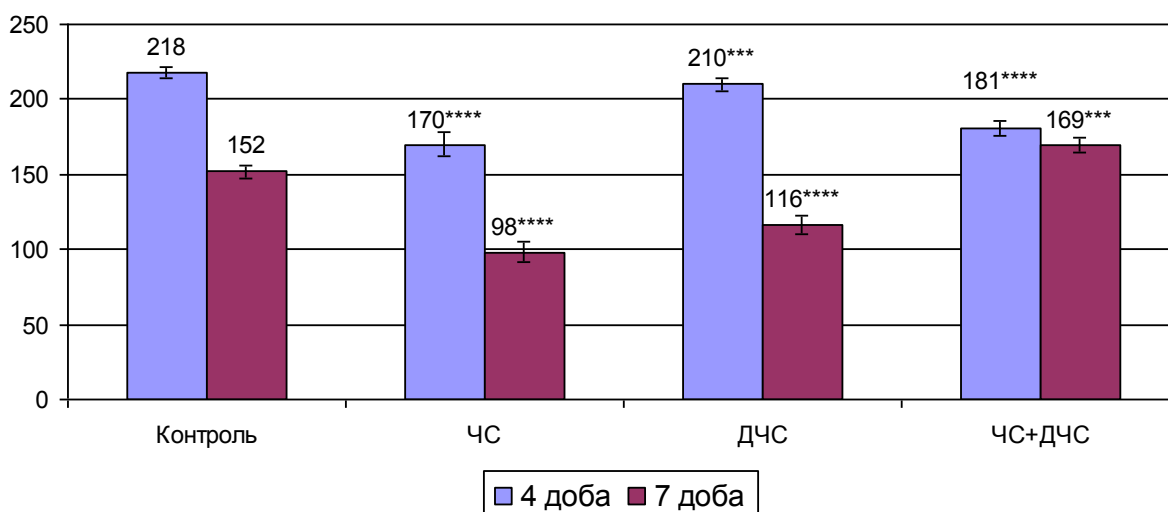


Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.10. Вміст білка у зародку насіння сорту Пасадена залежно від обробки насіння оптичним випромінюванням різного спектрального діапазону (мг/г сирої маси)

Аналіз результатів приведених на рис. 6.10 показало, що в неопромінену насінні сорту Пасадена і при опромінюванні його ЧС і ДЧС вміст білка значно не змінювався. Так, на сьому добу проростання вміст білка в насінні на всіх варіантах досліду знижувався, порівняно з його вмістом на четверту добу проростання. Найбільш низький вміст білка був у неопромінену насінні. У варіантах з опромінюванням воно було практично однаковим. Можливо це пов'язано з тим, що в процесі тривалого зберігання насіння речовини, що входять до його складу зазнали змін, в результаті яких вони стали непригодними для обміну сполуками в процесі росту і розвитку проростка [123].

Вивчення вмісту білка в насінні сорту Джерело (рис. 6.11) показало, що найбільш інтенсивний розпад білку на 4 добу спостерігався при дії ЧС і становило 170 мг/г. Дещо вищий вміст білку відмічений нами при дії ЧС+ДЧС – 181 мг/г. Вміст білку у неопромінену насінні та в насінні після опромінювання ДЧС був приблизно однаковим і становив відповідно 218 мг/г та 210 мг/г.



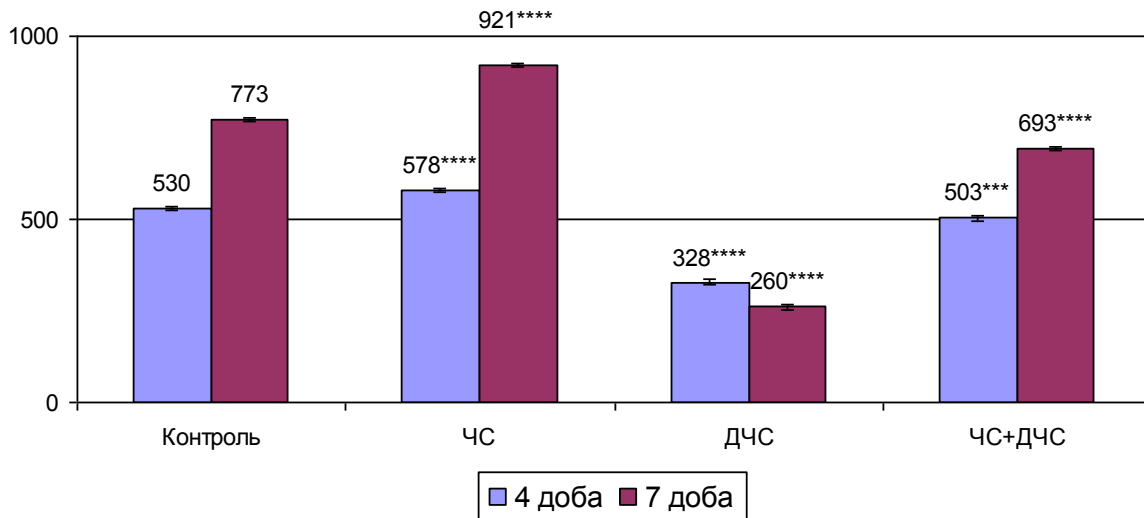
Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.11. Вміст білка у зародку насіння сорту Джерело залежно від обробки насіння оптичним випромінюванням різного спектрального діапазону (мг/г сирої маси)

Аналогічна закономірність спостерігалась нами на 7 добу після опромінення (рис. 6.11). У всіх варіантах досліду та в контролі спостерігалось зниження вмісту білку, що пов'язано з використанням білку у процесі росту проростка. На відміну від контролю, дії ЧС та ДЧС – сумісна дія ЧС+ДЧС за три доби не привела до значних змін у вмісті білку, що можливо пояснюється інгібуючим ефектом сумісного впливу червоного та далекого червоного світла на насіння.

Важливу роль в гідролізі запасних азотистих речовин під час проростання насіння відіграють протеолітичні ферменти. Продукти гідролізу потрібні не лише для синтезу нових специфічних білків - вони беруть участь в усіх метаболічних процесах проростка, що розвивається [74].

Показано, що зміна активності протеаз під впливом ОВ червоного діапазону проходить різноманітно. При вивченні активності протеаз у зародках необробленого насіння сорту Анабель (рис. 6.12), а також при опроміненні його оптичним випромінюванням ЧС та ЧС+ДЧС на четверту добу не спостерігалось значних відмінностей.



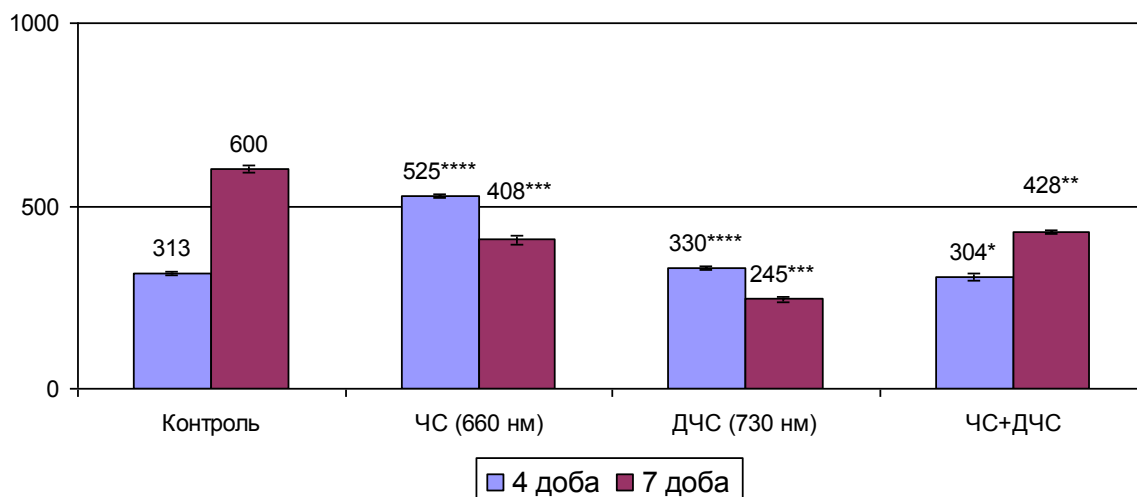
Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.12. Активність протеаз у зародку насіння сорту Анабель залежно від обробки насіння оптичним випромінюванням різного спектрального діапазону (мг амінного азоту/гр сухої маси за 24 год.)

На сьому добу проростання активність протеаз (рис. 6.12) зросла на контролі, при обробці ЧС+ДЧС, але найбільш значно при дії ЧС (на 45 %). Можливо, що активність протеаз в насінні, яке знизило життєздатність в процесі зберігання, підвищується за рахунок деградації клітинних мембран [74, 258].

Причому, найвищою активність ферментів на сьому добу проростання була в насінні, опромінену ЧС (921 мг/г), а найбільш низькою в насінні, опромінену ДЧС (260 мг/г). У варіанті ЧС+ДЧС як на 4, так і на 7 добу активність протеаз була нижче ніж на контролі та в варіанті ЧС, але вище ніж в варіанті ДЧС. Активність протеаз у варіанті ДЧС у процесі проростання знижувалась і була найнижчою в порівнянні з іншими варіантами та контролем як на 4, так і на 7 добу.

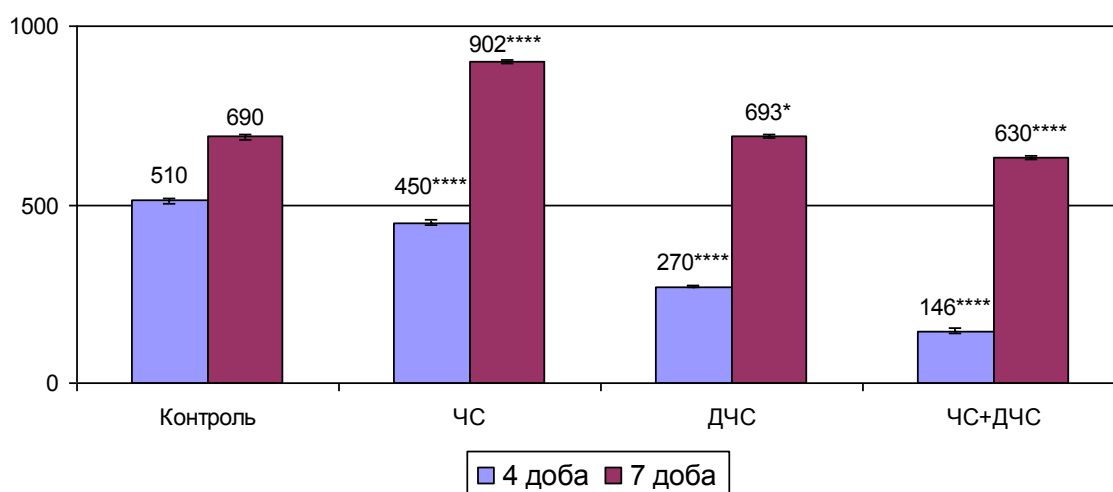
При вивченні активності протеолітичних ферментів у насінні сорту Пасадена (рис. 6.13) спостерігалась позитивна дія ЧС у порівнянні з контролем. Опромінення ЧС привело до росту активності протеолітичних ферментів (на 67 %). При дії ДЧС, сумісній дії ЧС та ДЧС та на контролі (рис. 6.13) показники активності були майже однаковими, але нижчі ніж при дії ЧС. На сьому добу проростання активність ферментів падала у варіантах дослідження ЧС та ДЧС у порівнянні з контролем, та незначимо збільшувалось в варіанті послідовної обробки ЧС та ДЧС.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.13. Активність протеаз у зародку насіння сорту Пасадена залежно від обробки насіння оптичним випромінюванням різного спектрального діапазону (мг амінного азоту/гр сухої маси за за 24 год.)

У зародках насіння сорту Джерело (рис. 6.14) на 4 добу активність протеолітичних ферментів на дослідних варіантах була більша всіх на контролі. На 7 добу спостерігалась зворотна закономірність. Найбільша активність була в варіанті ЧС і становила 902 мг/г, дещо нижче в варіантах ДЧС та ЧС+ДЧС і становила 690 мг/г та 630 мг/г відповідно (рис. 6.14). Треба відмітити, що в порівнянні з сортами Анабель та Пасадена при використанні сорту Джерело спостерігається більш стрімкий ріст активності ферментів протеаз в процесі проростання. На нашу думку, це пояснюється численними особливостями сортів, які приймали участь в експерименті.



Примітка: вірогідність відмінності від контролю при * - $p < 0,1$; ** - $p < 0,05$; *** - $p < 0,01$; **** $p < 0,001$

Рис. 6.14. Активність протеаз у зародку насіння сорту Джерело залежно від обробки насіння оптичним випромінюванням різного спектрального діапазону (мг амінного азоту/гр сухої маси за за 24 год.)

Таким чином, у наших дослідях виявлена залежність амілолізу та протеолізу в проростаючому насінні ячменю після тривалого терміну зберігання від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону [129, 131, 138]. Збільшення активності протеаз та амілаз скоріше всього, пов'язано з посиленням катаболічних процесів. Зниження же активності ферментів може бути пов'язано з гальмуванням ростових процесів та меншими потребами зростаючого зародку в будівельних матеріалах.

Позитивну дію опромінення на насіння, яке знизило свою схожість у процесі зберігання на нашу думку можна пояснити дією фотонів світла на структури клітини, завдяки чому активізується ряд ферментів, посилюються окисні ферментативні процеси, починається більш швидка мобілізація поживних речовин насіння, посилюється гідроліз складних запасних речовин ендосперму до більш простих, легкозасвоюваних зародком та проростком. У клітинах опроміненого насіння при поглинанні енергії світла зростає концентрація вільних радикалів, відбувається збільшення проникності мембран, що зумовлює більш інтенсивний приток води і кисню, необхідних для пробудження і активізації зародка, розвитку рослини в цілому [176]. Можливо під впливом оптичного випромінювання червоного діапазону при проростанні насіння активуються репараційні механізми клітини, в результаті чого відбувається покращення діяльності ферментів.

Потрібно зазначити неоднозначність впливу дії оптичного випромінювання ЧС та ДЧС на вуглеводний та білковий обмін застарілого насіння. За останні роки дослідниками отримано результати, що не можна пояснити відносно простою схемою взаємного фотоперетворення двох молекулярних форм фітохрому і свідчать про значну різноманітність реакцій фітохромної системи. За літературними даними, основним фактором, що викликає диференціальні реакції рослин, є параметри інтенсивності освітлення. Фітохром В відповідає за реакцію на дію ЧС низької інтенсивності та забезпечує ефект ЧС/ДЧС зворотності, фітохром А за реакцію на дію ЧС низької інтенсивності так і ДЧС високої інтенсивності, реакції якого незворотні [260]. Разнонаправленість змін вуглеводного та білкового обміну можливо також пояснити дисбалансом гідролітичної ферментної системи на фоні порушень ростових процесів насіння після тривалого терміну зберігання.

Відомо, що обмін речовин у живих організмів розглядається як єдина, надзвичайно складна система реакцій перетворення поживних речовин у різні продукти, які слугують безпосереднім вихідним матеріалом для синтезу нових компонентів рослинного організму. І якщо з тих чи інших причин, наприклад, в процесі тривалого зберігання, порушується функція розпаду вихідних продуктів, то тим самим, змінюється ланцюг їх подальших послідовних перетворень. Якщо ж відбувається порушення іншої фази обміну речовин - синтез нових структур, - то утворюються продукти розпаду або накопичуються в організмі в кількостях, що пригнічують його життєдіяльність, або перетворюються в сполуки інгібуючої дії.

Разом з тим, спостерігається сортоспецифічність за вмістом запасних речовин та активністю гідролітичних ферментів. Сорт у межах виду – це

генотип зі специфічним типом метаболізму. Саме завдяки генотиповій специфічності можлива індивідуальність сорту і виду, яка проявляється на морфологічному та метаболічному рівнях. Для генотипу на рівні сорту чи виду характерний специфічний метаболізм, який і визначає якісний і кількісний склад продуктів життєдіяльності на біохімічному рівні. Вірогідно, що саме цим і обумовлена різниця у отриманих результатах у сортів, що вивчались. Як відомо, успіх у тривалому зберіганні насіння пов'язаний з генотиповою (видовою, сортовою) специфічністю його біохімічного складу, бо цей склад визначає особливості перебігу фізіолого-біохімічних процесів, а відтак і різний рівень підтримання життєздатності у процесі зберігання [106].

Таким чином, проведені нами дослідження показали, що вибрані нами умови дії на насіння надають помітний позитивний вплив на його проростання, і, очевидно, на ферментативні процеси, пов'язані з мобілізацією живильних речовин. Можливо, оптичне випромінювання червоного діапазону прискорює процес набухання, який є пусковим моментом проростання та підвищення водоутримуючої здатності клітин, зміни проникності протоплазми та активізації процесу надходження речовин до клітини. Можливо, що вплив ЧС пов'язаний з дією на регуляторні механізми рослини, що веде до перебудови функціональних систем організму. Це реалізується шляхом зміни функціональної активності геному, тобто виключення одних і включення інших локусів, стимулюючих різноманітні метаболічні процеси

6.4. Кореляційний зв'язок між життєздатністю та показниками активності метаболізму насіння ячменю залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону

Для встановлення зв'язку між показниками життєздатності насіння та показниками активності метаболізму нами були розраховані коефіцієнти кореляції. В таблиці 6.2. представлені результати цих розрахунків на 4 добу пророщування. Аналіз отриманих результатів показав, що значення коефіцієнтів є середніми та високими за величиною. З таблиці 6.2. видно, що досить значущий зв'язок існує у межах контрольного варіанту та варіантів ЧС та ЧС+ДЧС між енергією проростання з одного боку та активністю амілаз та протеаз з іншого боку. Так, коефіцієнт кореляції в межах групи варіанту ЧС між енергією проростання та активністю амілаз становив -0,92 активністю протеаз 1,00, у межах групи варіанту ЧС+ДЧС -1,00 та 0,89 відповідно.

Виключенням є коефіцієнт кореляції між енергією проростання та активністю протеаз, який мав значення 0,2. Коефіцієнти у межах групи варіанту ДЧС були близькими до середніх. Тобто, необхідно зробити висновок, що існує тісний зв'язок між життєздатністю насіння після тривалого терміну зберігання та рівнем метаболізму в результаті обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону за різних режимів. Причому, ступінь зміни активності амілаз негативно корелює із ступенем зміни життєздатності насіння у всіх групах варіантів, що вивчались. Це свідчить про те, що підвищення

життєздатності, а значить і інтенсивності росту не завжди пов'язано з підвищенням активності вуглеводного обміну.

Таблиця 6.2.

Коефіцієнти кореляції між показниками життєздатності насіння та показниками активності метаболізму ячменю на 4 добу після обробки

Ознака				Коефіцієнт
Життєздатність		Активність метаболізму на 4 добу		
Контроль	Енергія проростання	Контроль	Акт-ть амілаз	-0,88
			Акт-ть протеаз	0,20
ЧС	Енергія проростання	Контроль	Акт-ть амілаз	-0,92
			Акт-ть протеаз	1,00
ДЧС	Енергія проростання	Контроль	Акт-ть амілаз	-0,59
			Акт-ть протеаз	0,62
ЧС+ДЧС	Енергія проростання	Контроль	Акт-ть амілаз	-1,00
			Акт-ть протеаз	0,89

Аналіз залежності між життєздатністю на рівнем метаболізму на 7 добу пророщування (табл. 6.3) свідчить про значний зв'язок між показниками, що вивчались. Виключенням є коефіцієнт кореляції в межах групи варіанту ЧС+ДЧС між лабораторною схожістю та активністю протеаз, який мав значення -0,23. Тобто, зв'язок між цими показниками на 7 добу пророщування при обробці ЧС+ДЧС був негативним та слабким.

Таблиця 6.3.

Коефіцієнти кореляції між показниками життєздатності насіння та показниками активності метаболізму ячменю на 7 добу після обробки

Ознака				Коефіцієнт
Життєздатність		Активність метаболізму на 7 добу		
Контроль	Лабораторна схожість	Контроль	Акт-ть амілаз	0,82
			Акт-ть протеаз	-0,99
ЧС	Лабораторна схожість	Контроль	Акт-ть амілаз	0,95
			Акт-ть протеаз	0,85
ДЧС	Лабораторна схожість	Контроль	Акт-ть амілаз	0,91
			Акт-ть протеаз	0,95
ЧС+ДЧС	Лабораторна схожість	Контроль	Акт-ть амілаз	0,70
			Акт-ть протеаз	-0,23

Аналіз результатів приведених у табл. 6.3 дає підставу зробити висновки, що у міру розвитку проростка збільшення рівня життєздатності насіння визначається підвищенням рівня метаболічних процесів, таких як розпад запасних вуглеводів. Можливо, це пояснюється відновленням фізіологічних функцій насіння, життєздатності та репарування порушень геномного апарату

насіння обумовлених процесами старіння. В цілому можливо зробити висновок, що рівень активності амілаз та протеаз пов'язаний з рівнем життєздатності насіння, але цей зв'язок залежить від інших чинників.

Висновки до розділу 6

1. Проведені дослідження свідчать про відсутність впливу оптичного випромінювання червоного діапазону на схрещуваність злаків, що пов'язано з тим, що світло не володіє мутагенними властивостями.

2. Обробка застарілого насіння оптичним випромінюванням червоного діапазону активізує фізіолого-біохімічні процеси у ньому, що приводить до покращення енергії проростання, лабораторної і польової схожості.

3. Дія оптичного випромінювання на застаріле насіння залежить від сорту і його генотипу.

4. Розроблена нами методика обробки застарілого насіння оптичним випромінюванням червоного діапазону рекомендована як спосіб подовження терміну зберігання насіння в національному генетичному банку рослин, для підвищення життєздатності та генетичної стабільності вихідного матеріалу. Зазначений метод впроваджений центром генетичних ресурсів при Інституті рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААНУ. На підставі проведених досліджень розроблені та запатентовані "Спосіб активізації схожості, росту та розвитку рослин сільськогосподарських культур" (Патент № 55816, 27.10.2010, Бюл. № 12, 2010 р.) та «Спосіб інтенсифікації гідропонного вирощування рослин» (Патент № 58168, 11.04.2011, бюл. № 7, 11.04.2011).

Встановлено, що рівень активності амілаз та протеаз залежить від рівня життєздатності насіння.

ВИСНОВКИ

У монографії наведено теоретичне узагальнення і нове вирішення важливого наукового завдання яке полягає у створенні вихідного матеріалу на основі популяцій ярої пшениці, одержаних за допомогою гамма-опромінення, шляхом встановлення закономірностей впливу різних доз гамма-опромінення на структурну організацію популяцій, морфо-генетичних і цитогенетичних реакцій рослин, особливостей мутаційної мінливості, вивчення схрещуваності сортів з селекційно-цінними властивостями різних видів пшениці ярої з житом ярим залежно від дії різних доз гамма-опромінення на насіння материнської рослини. Розроблено теоретичні і практичні пропозиції щодо підвищення ефективності методу віддаленої гібридизації при створенні нових сортів пшениці ярої шляхом використання гамма-випромінювання; та інтенсифікації селекційного процесу і підвищенні посівних якостей насіння, які погіршились в результаті тривалого зберігання при використанні оптичного випромінювання червоного діапазону.

За одержаними науковими і практичними результатами досліджень зроблено такі висновки.

1. У першому пострадіаційному поколінні польових популяцій пшениці внаслідок дії різних доз гамма-опромінення відбуваються зміни рівня реалізації репродуктивного потенціалу головного колосу та рослини, що проявляється в зниженні схожості, виживаності, та показників елементів структури врожаю. Особливості індукованих змін визначаються дозою опромінення та мають зворотньо-пропорційну залежність. Аналіз отриманих результатів показав, що сорти м'якої пшениці більш мінливими у порівнянні з сортами твердої пшениці.

2. Отримані результати дозволяють зробити висновок, що найбільш «м'яка» дія на рослини за показниками виживаності, структури врожаю, тривалості фенологічних фаз, мітотичної активності клітин кореневої меристеми проростаючого насіння ярої пшениці здійснювалась дозою гамма-променів 100-150 Гр. Дози в указаному діапазоні є оптимальними, вони не здійснюють значний вплив на ріст та розвиток пшениці, але при цьому дають найбільш значний вихід сприятливих змін та забезпечують отримання максимальної кількості різноманітних генетично-змінених форм, які можуть бути використані в якості вихідного матеріалу для подальшої селекції. Підвищення дози значно впливало на ріст і розвиток пшениці, яке досягало свого максимуму в варіанті досліду 250 Гр.

3. Виявлена складна ієрархічна структура впливу гамма-випромінювання (доза, сорт) на специфічність морфогенетичних реакцій. На вищих рівнях ієрархічної структури типів індукованої поведінки популяцій F_1 сортів пшениці їх специфічність визначається дозою опромінення - дози 100-150 Гр не істотно впливають на реалізацію більшості кількісних ознак та виходу морфозів, а дози 200-250 Гр викликають ефект депресії. На нижчих рівнях реакції залежать переважно від генотипових особливостей.

4. Встановлено, що гамма-промені змінюють мітотичну активність клітин кореневої меристеми проростаючого насіння ярої пшениці, що проявилось у підвищенні мітотичних індексів, а також у збільшенні частоти порушень мітозу; викликають зміни у спектрі запасних білків насіння і проростків, що, на нашу думку, сприяє підвищенню схрещуваності різних видів і сортів ярої пшениці з ярим житом.

5. Виявлена здатність гамма-випромінювання впливати на схрещуваність різних видів ярих злаків. На підставі вивчення закономірностей цитогенетичних ефектів опромінення, частоти та спектру індукованої мінливості в F_1 та результатів гібридизації при дії гамма-випромінювання науково-обґрунтовано використання опромінення в дозі 150 Гр для підвищення схрещуваності при віддаленій гібридизації. Це дозволило підвищити схрещуваність різних видів пшениці та жита.

6. Схрещуваність різних видів пшениці ярої з житом ярим залежить від вибору материнської форм та комбінації схрещування. Аналіз результатів отриманих по комбінаціях схрещувань показав, що зав'язуваність гібридних зернівок вище в комбінації схрещувань *Tr. durum* x *Yaselle*.

7. Існує зворотня залежність між життєздатності гібридних зернівок і легкістю зав'язування. Найбільша кількість зернівок у всіх варіантах досліджу формується в комбінації схрещування *Tr. durum* x *Secale cereale*, але вони мало життєздатні. Гібридні зернівки, одержані внаслідок схрещування м'якої пшениці і жита, хоча і були малочислені, але в той же час, вони були краще виповнені та мали більш високу схожість та життєздатність.

8. Проведені дослідження свідчать про відсутність впливу оптичного випромінювання червоного діапазону на схрещуваність злаків.

9. В результаті обробки насіння, що понизило схожість в результаті тривалого терміну зберігання оптичним випромінюванням червоного діапазону за різних режимів у насінні активізується діяльність ферментів, гідроліз запасних поживних речовин, змінюється вуглеводний і білковий обмін. Найбільшою мірою це виявляється при опромінюванні оптичним випромінюванням червоного діапазону з довжиною хвилі 660 нм.

Здатність червоного світла підвищувати схожість насіння після тривалого терміну зберігання запропонована як екологічно-чистий та економічно-вигідний спосіб подовження терміну зберігання насіння в національному банку генетичних ресурсів, для підвищення життєздатності та генетичної стабільності вихідного матеріалу. Зазначений метод впроваджений центром генетичних ресурсів при Інституті рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААНУ. На підставі проведених досліджень розроблені та запатентовані "Спосіб активізації схожості, росту та розвитку рослин сільськогосподарських культур" (Патент № 55816, 27.10.2010, Бюл. № 12, 2010 р.) та «Спосіб інтенсифікації гідропонного вирощування рослин» (Патент № 58168, 11.04.2011, бюл. № 7, 11.04.2011).

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

- На підставі вивчення закономірностей цитогенетичних ефектів опромінення, частоти та спектру індукованої мінливості в першому пострадіаційному поколінні та результату гібридизації науково-обґрунтовано використання опромінення в дозі 150 Гр для підвищення схрещуваності при віддаленій гібридизації.
- Розроблена нами методика обробки застарілого насіння оптичним випромінюванням червоного діапазону з довжиною хвилі 660 нм рекомендована як спосіб подовження терміну зберігання насіння в національному генетичному банку рослин, для підвищення життєздатності та генетичної стабільності вихідного матеріалу, що знизив схожість в процесі природного старіння.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абрамова З. В., Карлинский О. А. Практикум по генетике. Л.: Колос, 1979. 192 с.
2. Авраменко Б.И., Володин В.Г., Лисовская З.И. О перспективах применения лазерного излучения в селекции растений. 4 съезда Белорусского общества генетиков и селекционеров: тезисы докл. Минск. 1980. С. 17.
3. Авраменко Б.И., Хохлова С.А. Специфичность действия лазерного излучения при воздействии на семена яровой пшеницы. Применение физического и химического мутагенеза в сельском хозяйстве: тез. I всеос. совещания, 30 июня – 3 июля 1987. Кишенев: КСХИ, 1987. С. 116.
4. Агропромисловий комплекс України: стан та перспектива (1990-2000 рр.) / за ред. акад. УААН П.Т.Саблука. К.: ІАЕ, 1999. 335 с.
5. Акоюн Э.М. Влияние различных типов ионизирующих излучений на возникновение хромосомных аберраций у гороха. I. Пострадиационное восстановление. Генетика. 1967. Т. 3, № 5. С. 45-51.
6. Александров В.Я. Экспериментальный анализ понятия «чувствительность». Влияние температуры на повреждение клетки ультрафиолетовыми лучами. Изв. АН СССР. Сер. Биология. 1952. №4. С. 89-119.
7. Алексеева О.С. Экспериментальный мутагенез в селекции грачихи. Генетика і селекция в Україні на межі тисячоліть. 2001. Т.1. С. 197-206.
8. Алов И. А. Патология митоза. Вестник АН СССР. 1965. № 11. С. 58–66.
9. Артемчик І.П., Логвиненко В.Ф. Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. Физиология и биохимия культ. растений. 2003. Т. 35, №3. С. 222-228.
10. Артемчик І.П., Логвиненко В.Ф. Індукування мутацій у потомства колосів різних порядків розташування в озимої пшениці. Физиология и биохимия культ. Растений. 2004. Т. 36, №2. С. 116-123
11. Архипчук В. В.. Использование ядрышковых характеристик в биотестировании. Цитология и генетика. 1995. Т. 29, № 3. С. 6–12.
12. Асадов Ш.И, Гусейнова Л.А., Кулиев Ф.Ш., Абдулалиева Г.С. Химический мутагенез в создании и увеличении генетического разнообразия. Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: IX международного симпозиум: Материалы симпозиума., Пушино, 14-18 июня. 2011. Том 3. С. 12-15.
13. Атраментова Л.О., Утевська О.М. Статистичні методи в біології: підручник для студ. Вищ. Навч. Закл. Горлівка: Ліхтарб, 2008. 248 с.
14. Афанасьева Н.И. Создание гексаплоидной тритикале как исходного материала для селекции: Дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05. Ленинград, 1984. 135 С.
15. Банникова В. П. Межвидовая несовместимость у растений. К.: Наук. думка, 1986. 230 с.

16. Банникова В.П. Цитоэмбриология отдаленных гибридов. Эмбриогенез при скрещивании твердой пшеницы и ржи. Укр. Бот. Журн. 1963. Т.20, № 1. С. 3.
17. Благовещенский А.В., Рахманов Р.Р. Биохимическая природа повышения урожайности с помощью янтарной кислоты. М.: Изд. Моск. Ун-та, 1970. 62 с.
18. Бланковська Т. П., Трочинська Т. А. Розвиток зародкового мішка у другого та третього покоління пшенично-житніх гібридів. Вісник ОНУ. 2002. Т. 7, № 1. С. 243-248.
19. Бланковська Т.П. Цитометричне дослідження розвитку гаметофітів у хлібних злаків та їх гібридів. Чорноморський ботанічний журнал. 2005. Том. 1, №1. С. 99-104.
20. Бляндур О.В., Василякий М.Г., Лоскутова Т.А. Исследование влияния лазерного света на хромосомные перестройки кукурузы. Сельскохозяйственная радиобиология. Кишинев, 1979. С. 34-38.
21. Бородин И.Ф. Применение СВЧ-энергии в сельском хозяйстве. Применение низкоинтенсивных физических факторов в биологии и сельском хозяйстве: матер. всесоюз. научн. конф. г. Киров, 3-6 июля 1989. Киров: Кировский СХИ, 1989. С. 13-14.
22. Бочков Н. П., Демин Ю. С., Лучник Н. В. Классификация и методы учета хромосомных aberrаций в соматических клетках. Генетика. 1972. Т. 8, № 5. С. 133–142.
23. Братущак С.П. Вплив хронічного опромінення на елементи продуктивності рослин озимої пшениці в зоні відчуження Чорнобильської АЕС. Вісник ХНАУ. Серія Біологія. 2007. Вип. 2, № 11. С. 100-105.
24. Бутенко Р.О. Вплив різних доз і концентрацій мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. Физиология и биохимия культ. растений. 2007. Т.39, №4. С. 326–333.
25. Величко О.І. Рецепція і первинні етапи трансдукції сигналу лазерного світла насінням та проростками крес-салату: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 Київ, 2004. 19 с.
26. Вербенко В.Н., Калинин В.Л. Роль радиоустойчивости бактерио-фагов как результат экспрессии стрессовых систем клетки-хозяина. Генетика. 1995. Т. 31, № 2. С. 1630–1636.
27. Винокурова Л.В. Генетичні і цитологічні прояви реакції тритікале та його вихідних форм на гама-опромінення повітряно-сухого насіння: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15. Харків., 1994. 17 с.
28. Влияние ионизирующего излучения на синтез белков этиолированных проростков озимой пшеницы / Н.В. Гудкова, И.В. Косаковская, В.С. Кравець, П.С. Майор] // Физиол. и биохим. культ. раст. 2001. Т. 33, № 2. – С. 121–126.
29. Волкодав В. В. Методика державного сорто випробування сільськогосподарських культур. Київ. 2000. 100 с.
30. Володин В.Г., Ерышева Т.А., Лисовская З.И. Влияние лазерного света на мутационную изменчивость ячменя. Чувствительность организмов к

- мутагенным факторам и возникновение мутации: тез. докл. Вильнюс, 1980. С. 68-69.
31. Вологовский И.Д. Фитохром – регуляторный фоторецептор растений. Минск: Изд-во "Наука и техника", 1992. 186 с.
 32. Воробцова И.Е. Трансгенерационная передача радиационно-индуцированной нестабильности генома. Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46, №4. С. 441-446.
 33. Воронков Н.Ф. Влияние предпосевного обогащения семян экстрактами из прорастающих семян полевых культур на процесс естественного старения ячменя при хранении: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05. Х., 1983. 178 с.
 34. Габова О.Н. Создание исходного материала для селекции ярового ячменя с использованием лазерного излучения, гибберелловой и абсцизовой кислот: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.05. Киров, 2001. 214 стр.
 35. Газиев А.И. Повреждение ДНК в клетках под действием ионизирующей радиации. Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39, № 6. С. 630–638.
 36. Гауль Х. Индуцированные мутации в селекции растений. Агробиология, 1965. Т. 4. С. 775-793.
 37. Гирко В. С. Нетрадиционные методы создания селекционного материала пшеницы: дис. ... доктора с.-х. наук: 06.01.05. Мироновский ин-т пшеницы им. В. Н. Ремесло. К., 1999. 320 с.
 38. Гірко В.С. Принципи і методи синтезу інтрогресивних форм злаків. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть (збірник науку праць). К.: Логос, 2001. Том. 2. С. 488-495.
 39. Голик В.С. Селекция *Triticum durum* Desf. Х., 1996. 387 с.
 40. Голик О. В. Формообразовательный процес у гибридов пшеницы с амфидиплоидами редких её видов и диких сородичей : дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. Харків, 1998. 198 с.
 41. Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Коновалов А.А. Расширение генетического разнообразия возделываемых видов пшеницы – основа успехов селекции будущего. Генетичні ресурси рослин. 2008. №6. С. 15-19.
 42. Гордей И. А. Тритикале. Генетические основы создания. Минск: Наука и техника, 1992. 285 с.
 43. Гордей И.А., Гордей Г.М. Генетические основы повышения скрещиваемости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с культурной рожью (*Secale cereale* L.). Полиморфизм озимой ржи по степени совместимости с пшеницей. Генетика. 1992. Т. 28., №2. С.137-142.
 44. Гордей И.А., Люсиков О.М., Белько Н.Б. Генетическое обоснование системы рода тритикале (*Triticosecale*). Фактори експериментальної еволюції організмів (зб. наук. праць). – К.: Логос, 2010. Том. 8. С. 32-37.
 45. Гордей С.И. Создание тритикале на генетической основе мягкой, твердой пшениц и тетраплоидной ржи. Минск. 1992. 17 С.
 46. Грабовец А.И., Крохмаль А.В., Чекунова Н.А. Особенности селекции гексаплоидных тритикале в условиях Среднего Дона и некоторые итоги. Генетика и селекция растений на Дону. Ростов на дону, 2003. Вып. 3. С.107-133.

47. Гребенюк І. В. Методи збагачення генофонду тритикале. Вісник ЛНУ імені Тараса Шевченка. 2010. Т. 2, № 15 (202). С. 100-117.
48. Гродзинский Д.М., Коломиец К.Д., Кутлахмедов Ю.А. Антропогенная радионуклидная аномалия и растения. Киев: Лыбидь, 1991. 160 с.
49. Гродзинский Д.М., Гудков И.Н. Радиационное поражение растений в зоне влияния аварии на Чернобыльской АЭС. Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46, № 2. С. 189-199.
50. Гродзинский Д.М. Старение растений. Надежность и элементарные события процессов старения биологических объектов (сб. научн. Трудов). Киев: Наукова думка, 1986. С. 12-20.
51. Гродзинський Д. М. Інформаційне середовище онтогенезу в нормі та при антропогенних впливах. Онтогенез рослин у природному і трансформованому середовищі: матеріали міжн. конф, м. Львів, 1998. Л.: Сполом, 1998. С. 5–6.
52. Гродзинський Д.М. Радіобіологія. К.: Либідь, 2000. 448 с.
53. Гродзинський Д.М. Системний характер радіоустійчивості рослин. Научн. Сонет по пробл. Радиобиол. АН СССР (Информ. Бюл.). 1979. №22. С. 80-81.
54. Гудков Д.И. Клеточные механизмы пострadiационного восстановления растений. Киев: Наук. думка, 1985. 224 с.
55. Данович К.Н., Собалев А.М. Физиология семян. М.: Наука, 1982. 318 с.
56. Дегтярева Н.И. Лабораторный и полевой практикум по генетике. К.: «Вища школа», 1979. 285 с.
57. Дем'яненко В.В., Логвиненко В.Ф., Семерунь Т.Б. Вивчення цитогенетичної активності мутагенних чинників на прикладі озимої пшениці. Физиология и биохимия культ. растений. 2005. Т.37, №4. С. 313–319.
58. Демонстрационная версия *STATISTICA* ('01 Edition) [электронный ресурс].
—
Режим доступа к ресурсу: <http://www.statsoft.ru/home/download/demo/default.htm>
59. Дмитриева С. А., Парфенов В.И. Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга. Минск: Наука і техника, 1991. 231 с.
60. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1973. 336 с.
61. Драгович А. Ю. Закономерности формирования биоразнообразия вида мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.15. М., 2008. 41 с.
62. Дубинин Н.П., Сидоров Б.Н., Соколов Н.Н. Генетический эффект последствий видимого света. Докл. АН СССР. 1959. Т. 126, №1. С. 179-182.
63. Дубинин Н.П. Индуцированные мутации и селекция. С.-х. биология. 1966. Т. 1., № 2. С. 189-198.
64. Дудин Г.П. Излучение красного диапазона – источник мутационной изменчивости. Успехи современного естествознания: материалы конференции. 2005. № 1. С. 48-49.

65. Дьячук Т.И. Клеточные биотехнологии в создании исходного материала для селекции тритикале. Аграрный вестник Юго-Востока. 2009. № 2. С. 9-10.
66. Егоров Е.В. Аналогия биологического действия сверхмалых химических и физических доз. Радиация биология. Радиоэкология. 2003. Т.43, № 3. С. 261–264.
67. Епифанова О. И. Лекции о клеточном цикле. М.: КМК, 2003. 160 с.
68. Журба П.С., Трещев Д.Л., Андросова В.М. Экологически чистые технологии защиты и повышения урожайности сельскохозяйственных культур на основе лазерной активации семян и растений. Современные технологии и перспективы использования экологически безопасных средств защиты растений и регуляторов роста: тез. докл. III семинара-совещания. М.: ЦИНАО, 2001.
69. Журба Т.П. Использование лазера против грибных инфекций при выращивании сельскохозяйственных культур. Инф. Листок. Краснодар, 1999. № 106–99.
70. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кичнев: Штиинца, 1988. 766 с.
71. Задорожная О.А., Рябчун В.К., Богуславский Р.Л. Нарушение мейоза у растений пшеницы после естественного старения семян. Цитология и генетика. 1997. Т. 31., № 5. С. 7-12.
72. Задорожная О.А., Рябчун В.К., Богуславский Р.Л. Последствие естественного старения семян пшеницы на цитологические нарушения у растений. Цитология и генетика. 1998. Т. 32, № 3. С. 10-18.
73. Захаров В. М., Кларк Д. М. Биотест: Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение Международного фонда «Биотест», 1995. 68 с.
74. Зеленский Г.В., Зеленская Т.А. Особенности активации белокгидролизующей системы при набухании сои разной жизнеспособности. Селекция и семеноводство овощных культур: юбилейный сборник научных трудов (Часть 1: История селекции. Селекция (методы и методика). Систематика. Биология развития). Воронеж, 2007. С. 226-232.
75. Ивановская Е.В. Строение эндосперма зерновок, полученных от опыления пшениц (*Tr. Durum* и *Tr. Vulgare*) элимусами (*Elymus arenarius* x *E. Giganteus*). Бот. Журнал СССР. 1959. Т.44, №1. С. 19-34.
76. Ивановская Е. В. Цитоэбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. М.: Изд-во МГУ, 1983. 152 с.
77. Индикация загрязнения окружающей среды с использованием кариологических методов / [Калашник Н. А., Шафикова Л. Н., Лихонос Т. А., Сагитова С. Н.] // Цитология. 1999. Т. 41, № 12. С. 1065.
78. Кадушкина В. П. Использование отдаленной гибридизации при селекции яровой твердой пшеницы. Селекция, семеноводство и возделывание полевых культур. Ростов н /Д: Дон. зон. науч. -исслед. ин-т сельского хозяйства, 2004. С. 189 – 192.

79. Калинин Ф.Л. Теоретические основы управления ростом, развитием и продуктивностью растений эндогенными и экзогенными регуляторами роста / Калинин Ф.Л. // Физиология и биохимия культ. Растений. – 1986. – Т.18, №6. – С. 537-555.
80. Кальченко В.В., Гуляев Г.В., Хотяновская Е.Б. Экспериментальный мутагенез озимой пшеницы. Действие химических мутагенов на и частота мутаций в М2. Генетика. 1976. Т. 12, №2. С. 29 – 35.
81. Каримов А.Я. Исследование индекса генетической схожести и идентификация сортов мягкой пшеницы способом глиадинового маркера. Современные проблемы науки и образования. Биологические науки. 2009. №6. С. 13-21.
82. Кефели В.И. Рост растений и фотоморфогенез. Физиология растений. 1987. Том 34, вып. 4. С. 685-697.
83. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. К.: Логос, 2004. 192с.
84. Ковалева Л. В. Гаметофитно-спорофитные взаимодействия в системе пыльца-пестик: автореф. дис. ... докт. биол. наук: спец. 03.00.12. М., 1994. 50 с.
85. Ковалева Л. В. Межклеточные взаимодействия в системе пыльца–пестик в прогамной фазе оплодотворения. Успехи современной биологии. 1991. Т. 111., Вып. 5. С. 782 – 796.
86. Козаченко М. Р. Ефективність способів індукування і використання мутаций в селекції ярого ячменю: автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук: спец. 06.01.05. Дніпропетровськ, 2001. 36 с.
87. М.Р. Козаченко, В.Т. Манзюк Некоторые методические аспекты применения экспериментального мутагенеза в селекции ярового ячменя. Вопросы селекции и генетики зерновых культур. Берлин, 1990. Вып. 4. С. 51–56.
88. Козаченко М.Р. , Манзюк В.Т. Теоретичні та практичні аспекти експериментального мутагенезу ярого ячменю. Селекція і насінництво: респ. міжвід. тематич. наук. зб. К.: Урожай, 1992. Вип. 72. С.26–30.
89. Козаченко М.Р. Экспериментальный мутагенез в селекции ячменю. Х.: НААН, Институт растениеводства ім. В.Я.Юр'єва, 2010. 296 с.
90. Коломиец О.Д. Биосинтез белков и радиационные эффекты в клетке. Киев: Наук. думка, 1982. 182 с.
91. Корогодина В.Л. Влияние мощности дозы гамма-облучения на митоз и адаптивный ответ клеток первичных корней проростков гороха. Радиационная би-ология. Радиоэкология. 1998. Т. 38, № 5. С. 643 – 649.
92. Косаківська І.В., Гудкова Н.В. Вплив іонізуючого опромінення на життєдіяльність рослин. Укр. ботан. журн. 2002. Т. 59, № 3. С. 246–250.
93. Котеров А.Н., Никольский А.В. Адаптация к облучению in vivo. Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. 39, № 6. С. 648-662.
94. Кравец Е.А. Клеточная конкуренция в вегетативных и генеративных меристемах и ее роль в механизмах восстановления при действии

- облучения. Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. праць. К.: Логос, 2008. Том 4. С. 86-89.
95. Кравченко В.И. Геноисточники высокой скрещиваемости пшеницы с рожью. IV Всесоюзная научная конференция: тез. докл. Кишенев: Штиинца, 1991. С. 278-279.
96. Криворученко Р.В. Дія малих доз радіації на структуру адаптивності популяцій ячменю. Рослина і середовище : матеріали: міжнар. конф. мол. вчених. Харків, 2001. С. 48–52.
97. Куимова Е.В., Дудик Г.П. Изменчивость ярового ячменя, индуцированная лазерным красным светом, гамма-лучами и этрелом. Вестн. Вят. Пед. ун-та. 2000. № 3-4. С. 19-22.
98. Кулаева О.Н. Как свет регулирует жизнь растений. Сорковский образовательный журнал. 2001. Том, 7, №4. С. 6 – 12.
99. Кулиев Р.А. Новые методы повышения эффективности экспериментального мутагенеза в селекции хлопчатника. Цитология и генетика. 1996. Т. 30, №6. С. 39–43.
100. Кушнір В.П. Індукція мікромутацій у гречихи. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. К.: Колос, 2001. Т.1. С. 256 – 262
101. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
102. Ларченко К.А., Моргун В.В. Генетическая активность химических и физических мутагенов в сверхнизких дозах. Экологическая генетика: VIII съезда генетиков и селекционеров республики Беларусь: материалы конференции. Минск, 2002. С. 369–377.
103. Ларченко К.А., Моргун В.В., Хроменко В.О. Ефективність низьких доз мутагенів в індукції селекційно-цінних мутацій кукурудзи. Физиология и биохимия культ. растений. 2002. Т.34, № 5. С. 419–423.
104. Литвиненко Н.А., Максимов Н.Г. Генетические и селекционные аспекты использования озимых гексаплоидных тритикале в селекции озимой пшеницы. Селекція і насінництво. Харків, 2008. Вип. 96. С. 15 – 33.
105. Лінник Ю. А., Рожков Р. В., Манзюк Ю. О. Вплив сортових особливостей ячменю ярого на схожість насіння та його витривалість до чинників зберігання. Аграрний вісник Причорномор'я. 2010. Вип. 50. С. 35-45.
106. Лінник Ю. О., Жмурко В. В., Богуславський Р. Л. Вплив чинників старіння та відємних температур на сумарну активність амілаз у насінні ячменю та гороху. Аграрний в існик Причорномор'я. 2011. Вип. 57. С. 1-7.
107. Лісневич Л.О., Радченко О.М., Глазко В.І. Принципи і застосування молекулярно-генетичних маркерів пшениці. Физиология и биохимия культ. Растений. 2006. Т. 38, № 1. С. 3-18.
108. Лыкова Н.А. Изменчивость генетико-статистических признаков *triticum Aestivum* и *Hordeum Vulgare* в онтогенезе. Научный журнал КубГАУ. 2006. – №24(8). С. 2-8.
109. Мальченко В.В., Гуляев Г.В., Хотяновская Е.Б. Экспериментальный мутагенез озимой пшеницы. Действие химических мутагенов на M_1 и частота мутаций в M_2 . Генетика. М.: Наука, 1976. Том 12, № 2. С. 25-35.

110. Мамалыга В.С., Шкварников П.К. Мутационная изменчивость твердой яровой пшеницы под действием химических и физических мутагенов. Генетика. М., 1976. Т. 12, № 2. С. 36 – 43.
111. Махти-заде Є.Р. Адаптиционный потенциал генетической системы и гормональные факторы ее регуляции у фитокомпонента агроэкоциумов. Проблемы защиты генома: сборник науч. трудов. Баку, 2002. С. 111-116.
112. Методы биохимического исследования растений / за ред. Е. И. Ермакова. Л.: Агропромиздат, 1987. 450 с.
113. Методы получения исходного материала для селекции зерновых с помощью комбинированного облучения семян лазерным светом и ионизирующей радиацией / [Б.И. Авраменко, В.Г. Володин, З.И. Лисовская, И.В. Хохлов, и др.] // Применение низкоэнергетических физических факторов в биологии и сельском хозяйстве: тезисы докл. съезда всесоюз. научн. конф., 3-6 июля 1989. Киров: Кировский СХИ., 1989. С. 55-56.
114. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность / [Н. Н. Ильинских, В. В. Новицкий, Н. Н. Ванчугова, И. Н. Ильинских]. Томск: Изд-во Том.ун-та, 1992. 272 с.
115. Моргун В.В., Логвиненко В.Ф. Мутационная селекция пшеницы. К.: Наукова думка, 1995. 626 с.
116. Моргун В.В., Логвиненко В.Ф. Мутаційна селекція озимої пшениці. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. К.: Колос, 2001. Т.1. С. 175-186.
117. Моргун В.В. Спонтанна і індукована мутаційна мінливість і її використання в селекції рослин. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. К.: Колос, 2001. Т.1. С. 144-174.
118. Морозова А.П. Качество семян коллекционных образцов капусты белокочанной и свеклы при длительном хранении семян. Научно-информ. бюлл. ВИР. 2001. Вып. 240. С. 59-61.
119. Москалець В.В. Господарське значення і перспективи вирощування озимого тритикале. Вісник ЦНЗ АПВ Харківської області. 2010. Вип. 8. С. 85-99.
120. Назаренко М.М. Вживаність і структура врожайності як показники мутагенної депресії у першому поколінні мутантів сортів озимої м'якої пшениці. Физиология и биохимия культ. растений. 2007. Т. 39, № 5. С. 438-446.
121. Назаренко Н. Н. Частота и спектр хромосомных нарушений в клетках корневой меристемы проростков пшеницы при действии мутагенов. Вестник ХНАУ им. В.В.Докучаево. Серия Биология. 2007. Вып. 3 (12). С. 82-89.
122. Николаева М.Г., Обручева Н.В. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. 495 с.
123. Овчаров К.Е., Генкель К.П. Белки семян разной жизнеспособности. Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства. Иркутск, 1973. Ч.2. С. 40-45.

124. Орловская О.А., Корень Л.В., Хотылева Л.В. Расширение генофонда пшеницы посредством отдаленной гибридизации. Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. праць. К.: Логос, 2009. Том. 6. С. 273-279.
125. Основные события клеточного цикла, их регуляция и организация / [Омельянчук Л. В., Трунова С. А., Лебедева Л. И., Федорова С. А.] // Генетика. 2004. Т. 40, № 3. С. 293–310.
126. Отдаленные скрещивания как источник увеличения селекционного разнообразия зерновых / [Т.К. Тараканова, В.А. Соколов, Э.А. Абдырахманова, С.А. Блэки] // Вестник ВОГиС. 2008. Том 12, № 4. С. 672-679.
127. Палачов С.В., Проскурнін М.В. Використання гамма-променів при створенні ліній ярого ячменю з підвищеним рівнем загальної адаптивності. Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. праць. К.: Логос, 2008. Том. 5. С. 107-111.
128. Палачов С.В. Специфічність мутаційної мінливості у ячменю при дії малих доз радіації. Селекція і насінництво. 2008. Вип. 96. С.274-279.
129. Панкова О.В., Каденко А.С. Влияние КС и ДКС на утилизацию запасных углеводов эндосперма проростков ячменя. Биология: от молекулы до биосферы: I Международная конференция молодых ученых X: тезисы докладов, Харків, 21-23 ноября, 2006 г. X., 2006. С. 45.
130. Панкова О.В., Пузік В.К. Вплив гама-променів на мітотичну активність та частоту мітотичних порушень клітин кореневої меристеми ярих пшениць. Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. X., 2010. № 920. С. 137-140.
131. Панкова О.В. Динамика протеолитической активности и содержания белка в проростках ячменя в условиях активации фитохромов. Молодежь и сельскохозяйственная техника в XXI веке: материалы II международный форум молодежи. X., 2006. С. 34.
132. Панкова О.В., Пузік В.К. Динамика роста и развития растений в зависимости от обработки семян оптическим излучением красного диапазона. Фотобіологія та фотомедицина. X., 2007. Т. V, № 3, 4. С. 82-86.
133. Панкова О.В. Кластерна модель мутаційного процесу в популяціях різних видів пшениць першого післярадіаційного покоління. Биология: от молекулы до биосферы: тезисы VI междунар. Конф., м. Харьков, 22 – 25 ноября 2011 г. X., 2011. С.
134. Панкова О.В. Компоненти складу запасних білків ярої м'якої пшениці залежно від дії гама-променів. Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти: тезиси II Міжн. Наук. Конф., Харків, 11-13 жовтень 2011 р. X., 2011. С. 111.
135. Панкова О.В. Схрещуваність різних видів злаків залежно від дії гама-променів на материнську рослину. Вісник Львівського національного університету ім. І.Франка. 2011. Вип. 57. С. 236–241.

136. Панкова О.В., Пузік В.К. Схрещуваність різних видів пшениці і жита залежно від дії гама-променів на материнську рослину. Вісник ХНАУ. Серія Біологія. 2011. Вип. 2 (23). С. 88-94.
137. Панкова О.В. Схрещуваність твердої пшениці і жита залежно від дії гама-променів на материнську рослину. Применение лазеров в медицине и биологии: материалы XXXV Междун. научно-практич. Конф., 25-28 мая 2011 г. Х., 2011. С. 236-238.
138. Панкова О.В., Коробов А.М. Ферментативна активність проростків ячменю за дії червоного світла/ збірник тез. III міжнародна наукова конференція Молодь та поступ біології, 23-27 квітня 2007 г. Львів, 2007. С. 434-43.
139. Пат. U200912584 Україна (19) UA (51) МПК (2009) A01C 1/00 Спосіб активізації схожості насіння та росту і розвитку рослин монохроматичним оптичним випромінюванням / Панкова О.В., Пузік В.К., Лисиченко М.Л., Ходосова Н.В. Заявитель та правовласник Харківський національний аграрний університет ім. В.В.Докучаєва. № 50433; заявл. 04.12.2009; опубл. 10.06.2010, Бюл. № 11, 2010.
140. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с.
141. Перемыслова Е.Э., Шкутина Ф.М. Причины низкой эффективности получения гибридных форм при межвидовой и межродовой гибридных форм при межвидовой и межродовой гибридизации *T. Aestivum* L. (цитозембриологический анализ). Цитоген. с.-х. раст.: теор. и прикл. Аспекты генетт. раст. Новосибирск, 1989. С. 137-146.
142. Першина Л.А. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений. Вестник ВОГиС. 2009. Том 13, № 2. С. 236-344.
143. Питиримова М.А. Пострадиационное восстановление и мутационная изменчивость ячменя: автореф. дис ... д-ра биол. наук: 03.00.15. Обнинск, 1989. 54 с.
144. Полякова И.А., Лях В.А. Использование индуцированного мутагенеза для решения генетических ресурсов льна. Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. праць. Київ, 2008. Том. 5. С. 120-123.
145. Попереля Ф. О. Три основні генетичні системи якості зерна озимої м'якої пшениці. Реалізація потенційних можливостей сортів та гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України: Зб. наук. праць СГІ. Одеса, 1996. С. 117 – 132.
146. Потапова Т.А., Шапова А.И., Кравцова Л.А. Преодоление стерильности межродовых гибридов. Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1990. С. 170–178.
147. Преображенская Е.И. Связь радиочувствительности растений с филогенетическим возрастом. Известия СО СССР. 1967. Т.5, №1. С. 79-84.
148. Пузік В. К., Криштоп Є. А. Дія низьких температур на материнську рослину та її вплив на життєздатність віддалених гібридів першого покоління. Екологізація сталого розвитку агросфери і ноосферна перспектива інформаційного суспільства: тези доп. міжн. наук. конф. студентів, аспірантів і молодих учених, 1-3 жовт. 2008 р. Х., 2008. С. 90.

149. Пузік В. К., Наумов Г. Ф. Экзометаболіти культурних злаків та їх роль у фітоценозах. Наук. видання: Харк. нац. аграр. ун-т ім. В.В. Докучаєва. Х., 2003. 296 с.
150. Пузік В. К., Білецька С. А., Коваленко Л. П. Життєздатність віддалених гібридів першого покоління залежно від дії алелопатично активних речовин. Вісник ХНАУ. Серія "Рослинництво, селекція і насінництво". Харків, 2002. № 5. С. 150 – 155.
151. Пумпянская С.Л. Фитохром как основа механизма фотопериодической реакции растений. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений: сб. научн. Труднов. М.: Наука, 1975. С. 199-208
152. Пухальский В.А. Материалы к изучению генов гибридного некроза в роде *Triticum* L. Генетика. 1996. Т. 32, № 4. С. 541–546.
153. Рапопорт И.А. Определение частоты неизвестных ранее мутаций при опытах по химическому мутагенезу в селекции. Химический мутагенез и создание сортов интенсивного типа. М., 1977. С. 3-53.
154. Ригин Б.В. Скрещиваемость пшеницы с рожью. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т.58., В.1. С. 12-34.
155. Робертс Е.Г. Цитологические, генетические и метаболические изменения, связанные с потерей жизнеспособности. Жизнеспособность семян: сб. научн. тр. [ред. М.К. Фирсовой]. М.: Колос, 1978, С. 244-288.
156. Рокитский П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшю. Школа, 1973. 320 с.
157. Роль криптохрома 1 и фитохрома А – Е в регуляции роста Арабидопсиса на зеленом свете / [И.Ф. Головацкая, Р.А. Карначук, М.В. Ефимова, Т.Н. Копылова, В.А. Светличный] // Вестник томского гос. ун-та. 2007. № 297. С. 184-187.
158. Рубин Б.А. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.: Высш. Шк., 1975. – 303 с.
159. Сакало В.Д. Метаболізм сахарози і його регуляція в рослинах з різним складом запасних вуглеводів: автореф. дис. ... д-ра біол. наук.: 03.00.12. К., 2004. 41с.
160. Серебряный А.М., Зоз Н.Н., Морозова И.С. К механизму антимуtagenеза у растений. Генетика. 2005. Т. 41, № 5. С. 676 – 679.
161. Серебряный А.М., Зоз Н.Н. Радиационный адаптивный ответ у пшеницы. Феноменология и вероятный механизм. Радиационная биология. Радиоэкология. 2001. Т. 41, № 5. С. 589 – 598.
162. Сечняк А.Л., Лукьянюк С.Ф., Симоненко В.К. Влияние физиологически активных веществ на скрещиваемость пшеницы с рожью. Науч.-техн. биол. бюл. Всесоюз. селекц.-генет. ин-та. 1985. №1/55. С.23-28.
163. Сидельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) с «ведьминой метлой», растущей на болоте. Ботан. журн. – 2001. Т. 86, №12. С.50 – 59.
164. Сидорова К.К., Калинина Н.П., Ужинцева Л.П. Экспериментальный мутагенез у с.-х. растений и его использование в селекции. Труды МОИП. 1966. Т. 23. С. 141-149.

165. Силкова О.Г., Щапова А.И., Шумный В.К. Передача генетического материала ржи в геном мягкой пшеницы методом межгеномного замещения хромосом. Вестник ВОГиС. 2008, Том 12, № 4. С. 454-461.
166. Симаков Е. А. О пострадиационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля. Радиобиология. 1983. Т. 23, № 5. С. 703–706.
167. Синявская М.Г. Взаимосвязь структурных изменений ДНК хлоропластов с формированием элементов продуктивности у аллоплазматических линий пшеницы на цитоплазме ржи. Биологическая продуктивность растений и пути ее повышения: сб. статей науч.-практ. конференции. Горки, 1999. С. 49–53.
168. Синявская М.Г., Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Наследование оргanelльных ДНК у гибридов ржи (*Secale cereale* L.) и тритикале (\times *Triticale* Thch.). Генетика. 2004. Т. 40, № 2. С. 218–223.
169. Сільське господарство України: криза та відновлення / [ред. Крамона-Таубаделя Штефана, Сергія Дем'яненка, Куна Арніма]. К.: Гарант-Сервіс, 2004. 207с.
170. Скварко К., Починок Т. Вплив лазерного випромінювання, УФ-С та червоного світла на схожість і проростання насіння *Carina Acaulis* L. і *Carlina Oporordifolia* bess. Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. 2010. Вип. 52. С. 199-207.
171. Скварко К.О., Паляниця Б.М., Кальмук О.П. Математичний аналіз динамики росту *INULA MAGNIFICA* L. ТА *CENTAUREA CARPATICA* (PORC.) PORC. В умовах світло лазерної стимуляції. Науковий вісник НЛТУ України. 2010. Вип. 20, № 6. Стр. 70-75.
172. Создание нового исходного материала в селекции тритикале / [Л.К. Котальникова, П.И. Буюкли, Е.К. Веверица, С.И. Литашборг] // Генетика и селекция тритикале в Молдове. Кишинева: Штиинца, 1992. 165 с.
173. Соловьёв А. А., Иванова С. В. Создание и анализ пшенично-ржаных гибридов и амфидиплоидов. Известия ТСХА. 1996. Вып. 3. С. 48 – 54.
174. Соловьян В.Т. Приспособление клеток к неблагоприятным факторам. Индукция геномных перестроек. Биополимеры и клетка. 1991. Т. 7, № 1. С. 50 – 54.
175. Способы криосохранения и криобанк клеток, меристем и семян растений / [А.С. Попов, Т.В. Никишина, О.Н. Высоцкая, Е.В. Попова, Г.Л. Коломейцева] // Цитология. 2004. Т. 46, N 9. С. 839 - 841.
176. Старцев В.И. Научное обоснование разработки и использования инновационных методов в селекции и семеноводстве овощных культур (*Allium* L., *Raphanus* L., *Brassica* L., *Beta* L.): автореф. дис. ... доктора с.-х. наук.: 06.01.05. М., 2007. 51 с.
177. Строна И.Г. Общее семеноведение полевых культур. М.: Колос, 1966. 463 с.
178. Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М.: ВО Агропромиздат, 1991. 217 с.

179. Тарасенко Н.Д. Сравнительная мутагенная эффективность физических факторов на растениях. Вторая Всесоюзн. Конфер. По с.-х. радиологии: тезисы конф., Обнинск, 16-20 июля 1984 г. Обнинск: ВНИИСХР, 1984. Т.2. С.6.
180. Тимофеев В. Б. Отдаленная гибридизация в селекции тритикале и пшеницы: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук в форме науч. докл.: 06.01.05. Немчиновка, 1995. 48с.
181. Тимофеев В.Б., Дудка Л.Ф., Ковтуненко В.Я. Однократный и многократный отбор в селекции сортов озимого гексаплоидного тритикале. Пшеница и тритикале: Научные труды КНИИСХ. Краснодар, 2001. С.134-153.
182. Трифонова М.Ф. Морфофизиологические основы действия физических факторов на продуктивность растений. Аграрный вестник Урала. 2005. № 6 (30). С. 3-5.
183. Троицкий Г.В. Электрофорез белков. Х.: Изд-во Харьк. ун-та, 1962. С. 201-234.
184. Трочинська Т. Г., Бланковська Т. П. Ознаки антиподального комплексу другого та третього поколень пшенично-житніх гібридів у порівнянні з батьківськими формами. Вісник ОНУ. Серія Біологія. 2007. Т. 12, Вип. 5. С. 145-151.
185. Трочинська Т.Г., Бланковська Т.П. Схрещуваність м'якої пшениці з житом та життєздатність гібридних зернівок. Вісник ОНУ. К.: Астропринт, 2003. Том 8, Вип. 1. С. 81 – 84.
186. Устюгова Е.В. Создание исходного материала для селекции ярового ячменя под действием лазерного излучения, дальнего красного света и различного физиологического состояния семян: дис. канд. с.-х. наук: 06.01.05. Киров, 2003. 179 с
187. Фадеева Т.С. Сравнительная генетика растений. Л., 1980. 247 с.
188. Филипенко Г.И. Развитие системы низкотемпературного хранения и криоконсервации генофонда растений в ВИР имени Н.И.Вавилова. Труды по прикладной ботанике, генетики и селекции. Санкт-петербург, 2007. Том. 164. С. 263-272.
189. Фролькис С.С. Старение и увеличение продолжительности жизни. Л.: Наука, 1998. 239 с.
190. Хайленко Н. А. Завязываемость гибридных зерен у межвидовых и межродовых гибридов пшеницы. Актуальные проблемы генетики: сб. научн. трудов. М., 2003. Т. 1. С. 281 – 282.
191. Характеристика опытного поля учебно-опытного хозяйства "Коммунист" / [А. А. Казаков, Н. И. Лактионов, Н. С. Литовченко и др.] // науч. конф. Харьк. с.-х. ин-та: тез. докл. X., 1961. Вып. 1.
192. Хвостова В.В., Ячевская Г.Л. Перестройки хромосом в мейозе. Цитология и генетика мейоза. М.: Наука, 1975. С. 232-262.
193. Хлебова Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. Известия Алтайского гос. Ун-та. Серия Биология. 2009. № 3 (63). С. 33-37.

194. Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. Киев: Аграрна наука, 1998. 182с.
195. Шахов А.А. Фотоэнергетика растений и урожай. М.: Наука, 1993. 415 с.
196. Шестопалова Н.Г. О полиплоидизирующем действии лазерной радиации. Молекулярная и прикладная биофизика с.-х. растений и применение новейших физико-техн. методов в сельском хозяйстве: тр. Кишиневского СХИ. Кишинев, 1977. С. 90-91.
197. Шмараев И. Г. Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Triticum aestivum* L. В связи с их функцией. Актуальн. Вопросы ботан. в СССР: XIII делегат. съезда ВБО, 1988 г.: тез. докл. Алма-Ата, 1988. С. 372-373.
198. Шулындин А.Ф. Межвидовые гибриды и создание озимой твердой пшеницы. Отдаленная гибридизация растений. М., 1960. С. 256-270.
199. Шулындин А.Ф., Наумова Л.Н. О скрещиваемости твердой пшеницы с рожью Докл. АН СССР. 1960. Т. 135, № 5. С. 1244.
200. Щапова А. И., Кравцова Л. А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 164 с.
201. Щеглов А.Ю., Бляндур О.В., Захоба В.Т. Мутагенный эффект электрического поля промышленной частоты. Применение физического и химического мутагенеза в сел. Хоз-ве.: тезисы докладов I всес. Совещания, 30 июня – 3 июля, 1987 г. Кишинева: КСХИ, 1987. С. 138-139.
202. Щёголев А.С., Жмурко В.В. Влияние красного света на содержание углеводов в листьях томатов. «Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія». 2008 С. 205-210.
203. Щербатенко А.С., Шалин Ю.Н. Экспериментальный мутагенез озимой мягкой пшеницы на основе облучения семян импульсным концентрированным солнечным светом. Применение физического и химического мутагенеза в сел. Хоз-ве.: тезисы докладов I всес. Совещания, 30 июня – 3 июля, 1987 г. Кишинева: КСХИ, 1987. С. 139-140.
204. Эйгес Н.С., Вайсфельд Л.И., Волченко Г.А. Адаптивные свойства мутантов озимой пшеницы, полученных методом химического мутагенеза. Цитология. 2004. 46, № 100. С. 61-62.
205. Явление вымирания видов природной флоры / [Алекперов У.К., Мехтизаде Э.Р., Мамедова С.А., Зейналова Ф.Р.] // In Proceedings of the Azerbaijan National MAB Committee “Biodiversity protection”. Baku. 2002, v. 1. P. 74-88.
206. Якушенкова Т.П., Лосева Н.Л., Альбьев А.Ю. Свет различного спектрального состава и резистентность проростков яровой пшеницы при действии супероптимальной температуры. Вестник Башкирского университета. 2001. №2 (1). С.94-96.
207. Action spectra for phytochrome A- and phytochrome B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana* / [Shinomura T., Nagatani A., Hanzawa H., et al.] // Plant Biology. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 1996. Vol. 93. P. 8129–8133.
208. Ahloowalia B.S., Maluszynski M. Global impact of mutation-derived varieties. Euphytica. 2004. 135. P. 187-204.

209. Alloplasmic wheat with rye cytoplasm: peculiarities of organelle genomes integration and inheritance / Sinyavskaja M., Aksyonova E., Dubovets N. et al. // Genetic Collections, Isogenic and Alloplasmic Lines: proc. intern. conf.: Novosibirsk, 2001. P. 104–107.
210. Anderson J.A., Maan S.S. Interspecific nuclearcytoplasmic compatibility controlled by genes on group 1 chromosomes in durum wheat. *Genome*. 1995. V. 38, N 4. P. 803–808.
211. Asakura N., Nakamura C., Ohtsuka I. Homoeoallelic gene Ncc-tmp of *Triticum timopheevii* conferring compatibility with the cytoplasm of *Aegilops squarrosa* in the tetraploid wheat nuclear background. *Genome*. 2000. V 43. P. 503–511.
212. Atienza S.G., Martin A.C. Effects of hordeum chilense cytoplasm on agronomic traits in common wheat. *Plant Breeding*. 2007. V. 126. P. 5–8.
213. Boes J.W., Thompson W.P. The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in cereals. *Genetica*. 1937. V.34, N2. P. 203-227.
214. Briggs W.R., Olney M.A. Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome. *Plant Physiology*. 2001. Vol. 125. P. 85–88.
215. Brunner H. Radiacion induced mutations for plant selection. 6th Int. Symp. Radiat. Phys. Appl. Radiat. And Isotop. 1995. V. 46., N 6-7. P. 585-594.
216. Casal J.J. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interaction in plant. *Photochem. Photobiol*. 2001. Vol. 71. P. 1–11.
217. Clarke D.J., Gimenez-Abaian J.F.. Checkpoints controlling mitosis. *BioEssays*. 2000. V. 22 (4). 351-363.
218. Conditional circadian regulation of Phytochrome A gene expression / Hall A., Kozma-Bognar L., Toth R., Nagy F., Millar A.J. // *Plant Physiol*. 2001. 127, N 4. P. 1808-1818.
219. Control of hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana* by photoreceptor interaction / Hennig Lars , Christoph Poppe, Sabine Unger, Eberhard Schäfer// *Planta*. 1999. V. 208, N 2. Pages 257-263.
220. Crowe L. K. The evolution of outbreeding in plants. 1. The angiosperms. *Heredity*. 1964. Vol. 19, N 3. P. 435—457.
221. Cryptochrome 1, cryptochrome 2, and phytochrome A co-activate the chloroplast psbD blue light-responsive promoter /Thum K.E., Kim M., Christopher D.A., Mullet J.E.// *Plant Cell*. 2001. V. 12, N. 12. P. 2747-2760.
222. Cullis C.A. Phenotypic consequences of environmentally induced changes in plant DNA. *Trends Genet*. 1986. 2, N 12. P. 307-309.
223. Davydenko O.G., Terekhov A.Y., Fomchenko N.S. Structural alterations of chloroplast and mitochondrial DNA in progenies of the alloplasmic wheat with rye cytoplasm. *Wheat Inform. Serv*. 1992. № 75. P. 7–13.
224. Díaz B., Moreno. E.The competitive nature of cells. *Exp. cell res*. 2005. V. 306. P.317-322.
225. Distribution of necrosis genes and evaluation of resistance to rusts in some bread wheats /Premaiatha S., Reddy V.R.K., Thamayanthi K., Kannan R.//*Ann. Wheat Nevslatter*. 2006. V. 52. P. 38-42.

226. Dölger K., Tirlapur U. K., Appenroth K.-J. Continuous red light controls starch degradation in turions of *Spirodela polyrhiza*. *Photochem. Photobiol.* 1997. V. 66. P. 126–127.
227. Duncan J. C., Juan F. Giménez-Abián Checkpoints controlling mitosis. *BioEssays.* 2000. V. 22., Issue 4. P. 351-363.
228. East E.M. Genetic reactions in *Nicotina I. Compability.* *Genetics.* 1935. V. 20 (5). P.403
229. FIN219, an auxin-regulated gene, defines a link between phytochrome A and the downstream regulator COP 1 in light control of *Arabidopsis* development / Hsieh H.L., Okamoto H., Wang M., etc. // *Genes and Devolop.* 2000. V. 14. P. 1958-1970. [http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1562/0031-8655 %282001 %290730077LISDIN2.0.CO2/abstract - fn1](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1562/0031-8655%282001%290730077LISDIN2.0.CO2/abstract-fn1)
230. Fine S. Biological effects of laser radiation / S. Fine, E. Klein. *Biol. Med. Physics.* 1965. Vol. 10. P. 149-159.
231. Frankland B., Taylorson R Light control of seed germination.. *Photomorphogenesis, Encyclopedia of Plant Physiology.* Berlin, 1983. Vol 16. P. 428-456.
232. Gaul H., Mittelstensheid L. Hinweise zur Herstellung von Mutationen durch ionisierende strahlen in der Pflanzenzuchtung. *Z. Pflanzenrucht.* 1960. V. 43, N 4. P. 404-422.
233. Genes Affecting Cell Competition in *Drosophila* /Tyler David M. , Li Wei, Zhuo Ning , etc.// *Genetics.* 2007. V. 175. P. 643-657.
234. Grant V. *Genetics of flowering plants.* New York, 1975. P. 125-19.
235. Halliday K.J., Whitelam G.C. Changes in photoperiod or temperature alter the functional relationships between phytochromes and reveal roles for phyD and phyE. *Plant Physiology.* 2003. V. 131. P. 1913–1920.
236. Harari-Steinberg O., Chamovitz D.A. Dissection of the light signal transduction pathways regulating the two early light-induced protein genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2001. 127, N 3. P.986-997.
237. Hennig L., Schafer E. Both Subunits of the Dimeric Plant Photoreceptor Phytochrome Require Chromophore for Stability of the Far-Red Light-Absorbing Form. *J. Biol. Chem.* 2001. Vol. 276. P. 7913–7918.
238. Hennig L., Biiche C., Schafer E. Degradation of Phytochrome A and the High Irradiance Response in *Arabidopsis*: a Kinetic Analysis. *Plant Cell Environ.* 2000. Vol. 23. P. 727–734.
239. Hermsen J.G.T. The genetic basis of hybrid necrosis in wheat. *Genetica (The Netherlands).* 1963. V. 12. P. 245-287.
240. Heslop.-Harrison J. Synchronous pollen mitosis and formation of the generative cell in massulate orchids. *J.Cell. Sci.* 1968. V. 3. – P. 457.
241. Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen-stigma interaction in the Leguminosae: constituents of the stylar fluid and stigma secretion of *Trifolium pratense* L. *Ann. Bot.* 1982. Vol. 49. P. 729-735.
242. Heterosis in crop mutant crosses and production of high yielding lines using doubled haploid system /Maluszynski M., Szarejko I., Barriga P., Balcerzyk A. // *Euphytica.* 2001. V. 120. P. 387-398.

243. Jalani B.S., Moss H. The effects of species, polyploidy and embryo transplantation on the crossability between *Triticum* and *Secale*. L. *Pflanzenzucht*. 1981. V. 86, N 4. P. 286-297.
244. Joiner M.C., Lambin P., Marples B. Adaptive response and induced resistance. *Comptes Rendus Acad. Sci. Ser. III-Sci. Vie-Life Sci.* 1999. V. 322, N 2-3. P. 167-175.
245. Kasemir H. Light Control of Chlorophyll Accumulation in Higher Plants. *Photomorphogenesis: (Encyclopedia of plant physiology, Part B)*. B.: Springer-Verlag, 1983. V.16A. P. 662 - 686.
246. Klaus-J., Halina Gabrys Light-induced Starch Degradation in Non-dormant Turions of *Spirodela polyrhiza*. *Photochem. Photobiol.* 2001. V.73, Issue 1. P. 77-82.
247. Knott D.R. Transferring alien genes to wheat. In *Wheat and Wheat Improvement* (E. G. Heyne ed.). Madison, 1987. P. 262-272.
248. Korbinian D., Uday K. Tirlapur, Klaus-J. Phytochrome-regulated Starch Degradation in Germinating Turions of *Spirodela polyrhiza*. *Photochemistry and Photobiology*. 1997. V. 66, Issue 1. P. 124-127.
249. Lange W., Wojciechowska B. The crossing of common wheat (*Triticum aestivum* L.) with cultivated rye (*Secale cereale* L.). I. crossability, pollen grain germination and pollen tube growth. *Euphytica*. 1976. V. 25. P. 609-620.
250. Lelley T. Triticale, still a promise. *Plant breeding*. 1992. № 109. P. 1 - 17.
251. Li Wei., Baker Nicholas E. Engulfment Is Required for Cell Competition. *Cell*. 2007. V. 129. P. 1215-1225.
252. Lifang Wu., Zengliang Yu. Radiobiological effects of a low-energy ion beam on wheat. *Radiat Environ Biophys*. 2001. V. 40. P. 53 - 57.
253. Light control of *Arabidopsis* development entails coordinated regulation of genome expression and cellular pathways /Ma L., Li J., Qu L., Hager J., etc // *Plant Cell*. 2001. V. 13, N 12. P. 2589-2607.
254. Light Sensing in Plants. Springer /eds. Wada M., Shimazaki K., Iino M. // Tokyo: Springer. The botanical society of Japan, 2005. P. 370.
255. Lundqvist A. The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin. *Hereditas*. 1962. Vol. 48., N 1-2. P. 153-168.
256. Mancinelli A.L. The physiology of phytochrome actions. *Photomorphogenesis in plants*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1994. P. 211-270.
257. Marh J. Instability in plants and the ghost of Lamarck. *Science*. 1984. V. 225, N 4656. P. 1415-1416.
258. Modelling of seed ageing /Likhachev B.S., Zelensky G.V., Kiashko Yu.G., Shevcchenko Z.N.// *Seed Science and Technology*. 1984. V.12, 2. P. 385.
259. Mustilli A.C., Bowler C. Tuning in to the signals controlling photoregulated gene expression in plants. *The EMBO Journal*. 1997. Vol.16, №19. P. 5801-5806.
260. Neff M.M., Fankhauser C., Chory J. Light: an indicator of time and place. *Genes and Develop.* 2000. V. 14. P. 257-271.

261. Neves N., Heslop-Harrison J. S, Viegas W. rRNA gene activity and control of expression mediated by methylation and imprinting during embryo development in wheat x rye hybrids. *Theor. Appl.Genet.* 1995. Vol. 91. P. 529-533.
262. Nucleolar Dominance: A 'David and Goliath' Chromatin Imprinting Process / Viegas W., Neves N., Silva M., etc.// *Current Genomics.* 2002. Vol. 3, № 6. – P. 563.576.
263. Oettler G. Crossability and embryo development in wheat-rye hybrids. *Euphytica.* 1983. V. 32., № 2. P. 593 – 600.
264. Pandey K. K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in Angiosperms. *Evolution.* 1960. Vol. 14. P. 98-110.
265. Parental and novel copies of the mitochondrial orf25 gene in the hybrid crop-plant triticale: predominant transcriptional expression of the maternal gene copy / Laser B., Mohr S., Odenbach W. et al. // *Curr. Genet.* 1997. V. 32. P. 337–347.
266. Parks B.M. The red side of photomorphogenesis. *Plant Physiology.* 2003. Vol. 133. P. 1437–1444.
267. Peters J.L., Széll M., Kendrick R.E. The expression of light-regulated genes in the high-pigment-1 mutant of tomato. *Plant Physiol.* 1998. Vol.117. P. 797–807.
268. Phytochrome A Mediates the Promotion of Seed Germination by Very Low Fluences of Light and Canopy Shade Light in Arabidopsis /Botto J.F., Sa'nchez R.A., Whitlam G.C., Casal J.J.// *Plant Physiol.* 1996. Vol. 110. P. 439–444.
269. Phytochrome-regulated repression of gene expression requires calcium and cGMP /Neuhaus G., Bowler C., Hiratsuka K. et al// *The EMBO Journal.* 1997. Vol.16, №10. P. 2554–2564.
270. Rabbani M.D., Seawright J.A, Kilzmler J.B. X-ray induced pericentric inversions in *Anopheles albimanus*. *Can J. Genet Cytol.* 1977. Vol. 19. P. 67-74.
271. Reprogramming of rye rDNA in triticale during microsporogenesis / Silva M., Queiroz A., Neves N., A., etc. // *Chromosome Res.* 1995. Vol. 3. P. 492.496.
272. Rieseberg L. H., Willis J. H. Plant Speciation. *Science.* 2007. V. 317. .P. 910-914.
273. Romero C., Cuadrado C. Parental genotype influence on seed-set in different wheat x rye crosses. *Cereal Res.Communic. Szeged,* 1992. V. 20, № 3/4. P. 193 – 199.
274. Scandalios J.C. Molecular genetics of superoxide dismutase in plants. *Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defenses.* New York: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1997. P. 527–568.
275. Schäfer E., Bowler C. Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants. *The EMBO Journal.* 2002. Vol. 3, №11. P. 1042–1048.
276. Schmidt W., Schafer E. Dependence of Phytochrome Dark Reactions on the Initial Photostationary State. *Planta.* 1974. Vol. 116. P. 267–272.
277. Seed development and germination / eds. J. Kigel, G. Galili. New York, 1995. 853 p.

278. Selection for early heading and saulttolerance in bread wheat /Mahar A.R., Hollington P.A., Virk D.S., Witcombe J.R.// *Cer. Res. Com.* 2003. V. 31, N 1. P. 81-88.
279. Self-incompatibility: a recognition system in plants /Haring V, Gray J.E, McClure B.A, Anderson M.A, Clarke A.E.// *Science.* 1990. V. 250. P. 937–941.
280. Sequence elimination and cytosine methylation are rapid and reproducible responses of the genome to wide hybridisation and allopolyploidy in wheat / Shaked H, Kashkusk K, Ozkan H, Feldman M, etc.// *Plant Cell.* 2001. V. 13. P. 1749–1759.
281. Sequential control of phytochrome-mediated synthesis de novo of beta-amylase in cotyledons of mustard (*Sinapis alba* L.) seedlings / Sharma R, Schopfer P // *Planta.* 1982. V. 155. P. 183–189.
282. Shinomura T., Uchida K., Furuya M. Elementary Responses of Photoperception by Phytochrome A for High Irradiance Response of Hypocotyl Elongation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2000. Vol. 122. P. 147–156.
283. Shivanna K.R., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. The pollen-stigma interaction: bud pollination in the Cruciferae. *Acta Bot. Neerl.* 1978. V. 27. P. 107-119.
284. Sineshchekov V.A. Phytochrome A: functional diversity and polymorphism. *Photochem. Photobiol. Sci.* 2004. V. 3. P. 596.
285. Singh R.B. Induced mutants supplement the genetic resources of crop plant. *Induced Mutations as a Tool for Crop Plant Improvement: international symposium, 9-13 March, 1981. Vienna, 1981.* P. 25-26.
286. Smith H. Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1995. Vol.46. P. 289–315.
287. Smith H. Sensing the light environment: the functions of the phytochrome family. *Photomorphogenesis in Plants (Ed 2).* Dordrecht: The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1994. P. 377–416.
288. Smits V.A., Medema R.H. Checking out the G(2)/M transition. *Biochim Biophys Acta.* 2001. V. 1519 (1-2). P. 1-12.
289. Soliman K., Fedak G., Allard R.W. Inheritance of organelle DNA in barley and *Hordeum* × *Secale* intergeneric hybrids. *Genome.* 1987. V. 29. P. 867–872.
290. Soltis P. S., Soltis D.E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. P. 7051–7057.
291. Somers D.E., Quail P.H. Phytochrome-mediated light regulation of PHY A – and PHY B-GUS transgenes in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiol.* – 1995. V. 107. P. 523-534.
292. Stayanianaova S.D. Effect of seed ageing and regeneration on the genetic composition of wheat. *Seed Sci. Technol.* 1992. V. 20. P. 489-496.
293. Stored proteinases and the initiation of protein mobilization in seeds during germ and seedling growth / Muntz K., Belozersky M.A., Dunaevsky Y.E. et al // *J. of Experiment. Botany.* 2001. Vol.52, №362. P. 1741–1752.
294. Thompson A.E., Hepler R.W., Kerr E.A. Clarification of the inheritance of high total carotenoid pigments in the tomato. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1962. Vol. 81. P. 434-442.

295. Tsujimoto H., Panayotov I., Tsunewaki K. Behavior of an extra chromosome carried by alloplasmic common wheat lines having *Agropyron trichophorum* cytoplasm. *Japan J. Genet.* 1987. V. 62. P. 291–299.
296. Wakakuva S. Embriological studies on the differents seed development in reciprocal interspecific crosses of weat. *Japan. J. Bot.* 1934. V. 7. P. 151-185.
297. Walbot V. Rapid genomic change in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1985. V. 36. P. 367-396.
298. Watkins A.E. Hybrid sterility and incompatibility. *Genetics.* 1932. V. 24., № 2. P. 125 – 162.
299. Wilson A. Wheat and rye hybrid. *Edinburgh Bot. Soc. Trans.* 1876. V. 12. P. 286 - 288.
300. Yamada T. A., O'Connor M. B. Mechanisms for Removal of Developmentally Abnormal Cells: Cell Competition and Morphogenetic Apoptosis. *J.Biochem.* 2004. V. 136, N. 1. P. 13-17.
301. Yamaguchi H., Morishita T., Degi K. Effect of Carbon-ion Beams Irradiation on Mutation Induc-tion in Rice. *Plant Mutation Reports.* 2006. V. 1, № 1. P. 25-27.

ДОДАТКИ

Додаток Б

Таблиця Б.1

Фази розвитку ярої твердої пшениці Чадо залежно від дії гама-опромінення,
(ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіано зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		иглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	7.05	17.05	24.05	18.06	25.06	27.06	30.06	8.07	29.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	5.05	15.05	18.05	24.05	19.06	25.06	27.06	30.06	11.07	3.08	11.08	12.08
250 Гр	400	25.04	12.05	15.05	18.05	24.05	23.06	25.06	27.06	30.06	11.07	3.08	11.08	12.08

Таблиця Б.2

Фази розвитку ярої твердої пшениці Чадо залежно від дії гама-опромінення,
(ХНАУ, 2009 р.)

Варіанти дослідів	Висіано зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		тиглість зерна			
			Початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	8.04	19.04	23.04	6.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	16.07	26.07	7.08
100 Гр	400	8.04	19.04	23.04	6.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	16.07	26.07	7.08
150 Гр	400	8.04	20.04	24.04	6.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	16.07	26.07	7.08
200 Гр	400	8.04	22.04	25.05	7.05	12.05	6.06	12.06	12.06	16.06	26.06	18.07	28.07	7.08
250 Гр	400	8.04	30.04	3.05	10.05	14.05	9.06	15.06	17.06	20.06	1.07	21.07	2.08	7.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.3

Фази розвитку ярої твердої пшениці Чадо залежно від дії гама-опромінення,
(ХНАУ, 2010 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання 10.08
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	20.04	29.04	2.05	13.05	16.05	14.06	17.06	20.06	22.06	4.07	24.07	6.08	10.08
100 Гр	400	20.04	29.04	2.05	13.05	16.05	14.06	17.06	20.06	22.06	4.07	24.07	6.08	10.08
150 Гр	400	20.04	1.05	4.05	13.05	19.05	14.06	20.06	22.06	26.06	4.07	24.07	6.08	10.08
200 Гр	400	20.04	3.05	11.05	15.05	19.05	15.06	20.06	22.06	26.06	6.07	29.07	8.08	10.08
250 Гр	400	20.04	9.05	11.05	15.05	19.05	17.06	20.06	22.06	26.06	6.07	29.07	8.08	10.08

Таблиця Б.4

Фази розвитку ярої твердої пшениці Харківська 23 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання 10.08
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	29.06	8.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	7.05	18.05	24.05	19.06	25.06	27.06	30.06	8.07	30.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	5.05	15.05	18.05	24.05	19.06	25.06	27.06	30.06	11.07	3.08	11.08	12.08
250 Гр	400	25.04	12.05	15.05	18.05	24.05	23.06	25.06	27.06	30.06	11.07	3.08	11.08	12.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.5

Фази розвитку ярої твердої пшениці Харківська 23 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2009 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	8.04	19.04	23.04	6.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	16.07	26.07	7.08
100 Гр	400	8.04	19.04	23.04	6.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	17.07	27.07	7.08
150 Гр	400	8.04	20.04	24.04	6.05	11.05	3.06	10.06	12.06	15.06	25.06	17.07	27.07	7.08
200 Гр	400	8.04	22.04	25.05	7.05	12.05	6.06	12.06	12.06	16.06	26.06	18.07	28.07	7.08
250 Гр	400	8.04	30.04	3.05	10.05	14.05	9.06	15.06	17.06	20.06	1.07	21.07	2.08	7.08

Таблиця Б.6

Фази розвитку ярої твердої пшениці Харківська 23 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2010 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	20.04	29.04	2.05	13.05	16.05	14.06	17.06	20.06	22.06	4.07	24.07	6.08	10.08
100 Гр	400	20.04	29.04	2.05	13.05	16.05	14.06	17.06	20.06	22.06	4.07	24.07	6.08	10.08
150 Гр	400	20.04	1.05	4.05	13.05	19.05	14.06	20.06	22.06	26.06	4.07	24.07	6.08	10.08
200 Гр	400	20.04	3.05	11.05	15.05	19.05	15.06	20.06	22.06	26.06	6.07	29.07	8.08	10.08
250 Гр	400	20.04	9.05	11.05	15.05	19.05	17.06	20.06	22.06	26.06	6.07	29.07	8.08	10.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.7

Фази розвитку ярої твердої пшениці Харківська 27 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	23.05	18.06	23.06	25.06	29.06	8.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	7.05	18.05	24.05	19.06	25.06	27.06	30.06	9.07	30.07	11.08	12.08
200 Гр	400	25.04	5.05	15.05	18.05	24.05	19.06	25.06	27.06	30.06	11.07	3.08	11.08	12.08
250 Гр	400	25.04	12.05	15.05	18.05	24.05	23.06	25.06	28.06	30.06	11.07	3.08	11.08	12.08

Таблиця Б.8

Фази розвитку ярої твердої пшениці Харківська 27 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2009 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	8.04	19.04	23.04	7.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	16.07	26.07	7.08
100 Гр	400	8.04	19.04	23.04	7.05	10.05	3.06	9.06	12.06	15.06	25.06	17.07	27.07	7.08
150 Гр	400	8.04	20.04	24.04	7.05	11.05	3.06	11.06	12.06	15.06	25.06	17.07	27.07	7.08
200 Гр	400	8.04	22.04	25.05	8.05	12.05	6.06	12.06	14.06	17.06	27.06	18.07	28.07	7.08
250 Гр	400	8.04	30.04	3.05	10.05	14.05	9.06	15.06	17.06	21.06	2.07	21.07	2.08	7.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.9

Фази розвитку ярої твердої пшениці Харківська 27 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2010 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання 10.08
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	20.04	29.04	2.05	13.05	16.05	14.06	17.06	20.06	22.06	4.07	24.07	6.08	10.08
100 Гр	400	20.04	29.04	2.05	13.05	16.05	14.06	17.06	20.06	23.06	4.07	24.07	7.08	10.08
150 Гр	400	20.04	1.05	4.05	14.05	19.05	15.06	20.06	22.06	26.06	4.07	25.07	7.08	10.08
200 Гр	400	20.04	3.05	11.05	15.05	19.05	15.06	20.06	22.06	26.06	6.07	29.07	9.08	10.08
250 Гр	400	20.04	9.05	11.05	15.05	19.05	17.06	20.06	22.06	26.06	6.07	29.07	9.08	10.08

Таблиця Б.10

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Героїня залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання 10.08
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	24.06	28.06	30.06	5.07	11.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	3.05	5.05	17.05	20.05	24.06	28.06	30.06	5.07	11.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	7.05	22.05	24.05	27.06	29.06	30.06	5.07	11.07	29.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	3.05	15.05	22.05	24.05	27.06	29.06	4.07	9.07	14.07	3.08	11.08	12.08
250 Гр	400	25.04	12.05	15.05	22.05	24.05	27.06	29.06	4.07	9.07	14.07	3.08	11.08	12.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.11

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Героїня залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2009 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	8.04	22.04	28.04	11.05	15.05	13.06	17.06	21.06	25.06	1.07	22.07	2.08	7.08
100 Гр	400	8.04	26.04	28.04	11.05	15.05	13.06	17.06	21.06	25.06	1.07	22.07	2.08	7.08
150 Гр	400	8.04	28.04	1.05	12.05	19.05	17.06	20.06	25.06	28.06	3.07	23.07	3.08	7.08
200 Гр	400	8.04	1.05	6.05	14.05	20.05	17.06	21.06	26.06	29.06	5.07	25.07	5.08	7.08
250 Гр	400	8.04	6.05	11.05	15.05	22.05	19.06	23.06	28.06	1.07	6.07	27.07	6.08	7.08

Таблиця Б.12

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Героїня залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2010 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	20.04	1.05	3.05	15.05	19.05	17.06	20.06	23.06	25.06	7.07	26.07	7.08	10.08
100 Гр	400	20.04	1.05	3.05	15.05	19.05	17.06	20.06	23.06	25.06	7.07	26.07	7.08	10.08
150 Гр	400	20.04	3.05	6.05	16.05	22.05	17.06	23.06	25.06	29.06	7.07	26.07	7.08	10.08
200 Гр	400	20.04	6.05	11.05	18.05	22.05	18.06	23.06	25.06	29.06	8.07	2.08	9.08	10.08
250 Гр	400	20.04	11.05	16.05	18.05	22.05	19.06	23.06	25.06	29.06	8.07	2.08	9.08	10.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.13

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Харківська 23 залежно від дії
гама-опромінення, (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	3.05	5.05	18.05	20.05	24.06	28.06	30.06	5.07	12.07	30.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	3.05	5.05	18.05	21.05	24.06	28.06	30.06	5.07	12.07	30.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	6.05	22.05	24.05	26.06	29.06	30.06	5.07	12.07	30.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	3.05	14.05	22.05	24.05	26.06	29.06	5.07	10.07	14.07	3.08	11.08	12.08
250 Гр	400	25.04	12.05	15.05	22.05	24.05	26.06	29.06	5.07	10.07	14.07	3.08	11.08	12.08

Таблиця Б.14

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Харківська 23 залежно від дії
гама-опромінення, (ХНАУ, 2009 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	8.04	22.04	28.04	11.05	15.05	13.06	17.06	21.06	25.06	1.07	22.07	2.08	7.08
100 Гр	400	8.04	26.04	28.04	11.05	15.05	13.06	17.06	21.06	25.06	1.07	22.07	2.08	7.08
150 Гр	400	8.04	28.04	1.05	12.05	19.05	17.06	20.06	25.06	28.06	3.07	23.07	3.08	7.08
200 Гр	400	8.04	1.05	6.05	14.05	20.05	17.06	21.06	26.06	29.06	5.07	25.07	5.08	7.08
250 Гр	400	8.04	6.05	11.05	15.05	22.05	19.06	23.06	28.06	1.07	6.07	27.07	6.08	7.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.15

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Харківська 23 залежно від дії гама-опромінення (ХНАУ, 2010 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	20.04	1.05	3.05	15.05	19.05	17.06	20.06	23.06	25.06	7.07	26.07	7.08	10.08
100 Гр	400	20.04	1.05	3.05	15.05	19.05	17.06	20.06	23.06	25.06	7.07	26.07	7.08	10.08
150 Гр	400	20.04	4.05	7.05	16.05	22.05	18.06	23.06	24.06	29.06	7.07	26.07	8.08	10.08
200 Гр	400	20.04	6.05	11.05	18.05	22.05	18.06	23.06	25.06	29.06	8.07	3.08	10.08	10.08
250 Гр	400	20.04	11.05	15.05	18.05	23.05	19.06	23.06	25.06	29.06	8.07	3.08	10.08	10.08

Таблиця Б.16

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Харківська 27 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	3.05	5.05	18.05	21.05	24.06	28.06	30.06	5.07	12.07	30.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	3.05	5.05	18.05	21.05	25.06	28.06	30.06	5.07	12.07	30.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	6.05	22.05	24.05	26.06	29.06	30.06	5.07	12.07	30.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	3.05	12.05	22.05	24.05	26.06	29.06	5.07	11.07	14.07	4.08	11.08	12.08
250 Гр	400	25.04	10.05	15.05	22.05	25.05	26.06	29.06	6.07	11.07	15.07	4.08	12.08	12.08

Продовж. додатка Б

Таблиця Б.17

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Харківська 27 залежно від дії гама-опромінення, (ХНАУ, 2009 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	8.04	22.04	28.04	11.05	15.05	13.06	17.06	21.06	25.06	1.07	22.07	2.08	7.08
100 Гр	400	8.04	26.04	28.04	11.05	15.05	13.06	17.06	21.06	25.06	1.07	22.07	2.08	7.08
150 Гр	400	8.04	28.04	1.05	12.05	19.05	17.06	20.06	25.06	28.06	3.07	23.07	3.08	7.08
200 Гр	400	8.04	1.05	6.05	14.05	20.05	17.06	21.06	26.06	29.06	5.07	25.07	5.08	7.08
250 Гр	400	8.04	6.05	11.05	15.05	22.05	19.06	23.06	28.06	1.07	6.07	27.07	6.08	7.08

Таблиця Б.18

Фази розвитку ярої м'якої пшениці Харківська 27 залежно від дії гама-опромінення (ХНАУ, 2010 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	20.04	1.05	3.05	15.05	19.05	17.06	20.06	23.06	25.06	7.07	26.07	7.08	10.08
100 Гр	400	20.04	1.05	3.05	15.05	19.05	17.06	20.06	23.06	25.06	7.07	26.07	7.08	10.08
150 Гр	400	20.04	4.05	6.05	16.05	22.05	18.06	23.06	24.06	29.06	7.07	26.07	8.08	10.08
200 Гр	400	20.04	5.05	11.05	18.05	23.05	19.06	24.06	25.06	29.06	8.07	4.08	10.08	10.08
250 Гр	400	20.04	10.05	14.05	18.05	23.05	19.06	24.06	25.06	29.06	8.07	4.08	10.08	10.08

Таблиця Б.19

Фази розвитку ячменю ярого Джерело залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	1.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
250 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08

Таблиця Б.20

Фази розвитку ячменю ярого Анабель залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіяно зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	3.05	6.05	15.05	21.05	18.06	23.06	24.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	1.05	5.05	15.05	21.05	18.06	23.06	24.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	6.05	15.05	21.05	18.06	23.06	24.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	3.05	6.05	15.05	21.05	18.06	23.06	24.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
250 Гр	400	25.04	3.05	6.05	15.05	21.05	18.06	23.06	24.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08

Таблиця Б.21

Фази розвитку ячменю ярого Пасадена залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону (ХНАУ, 2008 р.)

Варіанти дослідів	Висіано зерен	Дата посіву	Дата початку фенофази											Дата збирання
			Сходи		Кущіння		Колосіння		Цвітіння		Стиглість зерна			
			початок	повні	початок	повне	початок	повне	початок	повне	молочна	воскова	повна	
Контроль	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
100 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
150 Гр	400	25.04	3.05	7.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
200 Гр	400	25.04	3.05	7.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08
250 Гр	400	25.04	2.05	5.05	17.05	20.05	18.06	23.06	25.06	27.06	8.07	29.07	10.08	12.08

Додаток В

Таблиця В.1

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Чадо (ХНАУ, 2008)

Варіант дослід	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Конт- роль	4,5 ±0,2	4,1 ±0,1	110,1 ±0,5	10,3 ±0,2	16,0 ±0,6	20,9 ±1,4	42,3 ±2,1	53,3 ±4,3	2,1 ±0,1	2,5 ±0,2	53,1 ±0,2
100	4,0 ±0,2	3,7 ±0,2	109,5 ±0,9	10,1 ±0,2	17,3 ±0,6	24,4 ±2,3	29,7 ±2,0	41,5 ±3,9	1,8 ±0,1	1,9 ±0,2	50,2 ±0,4
150	3,5 ±0,2	2,1 ±0,1	95,4 ±1,1	9,2 ±0,2	12,9 ±0,3	20,7 ±1,7	33,6 ±2,2	50,1 ±4,7	1,5 ±0,1	2,1 ±0,2	45,5 ±0,6
200	2,5 ±0,2	1,1 ±0,1	82,5 ±1,0	8,3 ±0,2	15,0 ±0,5	19,9 ±1,9	29,5 ±2,6	38,9 ±3,8	1,3 ±0,1	1,7 ±0,2	39,1 ±0,2
250	1,4 ±0,1	1,0 ±0,1	76,3 ±0,8	7,5 ±0,2	14,1 ±0,4	16,2 ±0,9	19,4 ±2,1	23,5 ±2,8	0,9 ±0,1	1,0 ±0,1	30,8 ±0,2

Таблиця В.2

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Чадо (ХНАУ, 2009)

Варіант дослід	Кустистість		Р	Ф	Г	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна				Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	4,1 ±0,4	3,9 ±0,3	107,5 ±0,7	11,2 ±0,1	11,5 ±0,8	15,4 ±1,5	20,7 ±1,7	42,1 ±5,8	1,5 ±0,2	2,1 ±0,8	40,2 ±0,1	
100	3,6 ±0,3	3,0 ±0,2	101,4 ±0,5	10,3 ±0,6	10,8 ±0,1	14,6 ±1,9	22,4 ±1,9	34,3 ±6,1	1,3 ±0,5	1,8 ±0,3	37,1 ±0,3	
150	1,7 ±0,2	1,4 ±0,4	87,6 ±0,9	8,7 ±0,2	9,5 ±0,5	14,2 ±2,2	19,3 ±2,4	26,4 ±4,3	1,1 ±0,3	1,5 ±0,4	30,3 ±0,4	
200	1,3 ±0,1	1,4 ±0,3	69,7 ±1,4	7,3 ±0,4	9,1 ±0,3	11,2 ±2,4	23,6 ±2,6	30,2 ±4,7	0,73 ±0,2	1,6 ±0,5	26,2 ±0,2	
250	1,2 ±0,2	0,6 ±0,6	54,2 ±1,9	6,4 ±0,3	8,4 ±1,7	10,5 ±1,5	16,4 ±2,8	25,4 ±6,1	0,51 ±0,2	0,8 ±0,3	20,9 ±0,1	

Продовж. додатка В

Таблиця В.3

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Чадо (ХНАУ, 2010)

Варіант дослідю	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	3,1 ±0,6	3,0 ±0,4	80,8 ±1,5	7,2 ±0,8	10,1 ±0,8	13,1 ±1,5	18,7 ±1,7	19,1 ±5,8	1,1 ±0,2	2,0 ±0,8	38,1 ±0,3
100	2,8 ±0,1	1,1 ±0,5	77,9 ±2,1	6,8 ±0,4	8,4 ±0,1	10,1 ±1,9	19,1 ±1,9	20,3 ±6,1	0,9 ±0,5	1,3 ±0,3	35,4 ±0,1
150	1,5 ±0,8	1,0 ±0,1	70,1 ±1,4	6,6 ±1,2	9,1 ±0,5	10,0 ±2,2	17,4 ±2,4	18,4 ±4,3	0,8 ±0,3	1,0 ±0,4	33,3 ±0,1
200	0,8 ±0,4	0,5 ±0,2	59,7 ±3,1	5,4 ±0,9	7,3 ±0,3	8,3 ±2,4	14,1 ±2,6	18,8 ±4,7	0,6 ±0,2	0,9 ±0,5	28,5 ±0,2
250	0,5 ±0,1	0,2 ±0,1	53,2 ±1,2	4,6 ±0,5	6,2 ±1,7	6,9 ±1,5	9,3 ±2,8	11,3 ±6,1	0,4 ±0,2	0,6 ±0,3	19,1 ±0,2

Таблиця В.4

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Харківська 23 (ХНАУ, 2008)

Варіант дослідю	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	5,1 ±0,4	4,7 ±0,6	112,3 ±0,7	9,7 ±0,4	15,1 ±0,2	21,3 ±0,5	40,2 ±3,2	51,2 ±3,1	1,9 ±0,2	2,7 ±0,1	54,2 ±0,5
100	4,8 ±0,1	3,8 ±0,4	110,2 ±2,8	9,8 ±0,5	16,4 ±0,3	22,1 ±3,1	34,5 ±1,5	38,4 ±3,1	1,5 ±0,1	2,1 ±0,4	52,8 ±0,2
150	3,8 ±0,5	3,1 ±0,2	99,2 ±3,2	8,6 ±0,5	13,7 ±0,1	20,2 ±2,1	32,4 ±1,4	39,1 ±3,5	1,5 ±0,3	1,7 ±0,3	47,4 ±0,8
200	3,2 ±0,2	1,7 ±0,3	90,1 ±4,2	7,7 ±1,2	13,4 ±0,6	19,2 ±1,2	28,4 ±2,2	38,2 ±2,4	1,1 ±0,1	1,6 ±0,4	40,2 ±0,4

250	1,6 ±0,2	1,2 ±0,4	77,3 ±1,4	7,1 ±0,6	13,1 ±0,2	15,6 ±0,2	20,3 ±2,5	24,2 ±2,4	0,7 ±0,1	1,2 ±0,1	32,4 ±0,3
-----	-------------	-------------	--------------	-------------	--------------	--------------	--------------	--------------	-------------	-------------	--------------

Продовж. додатка В

Таблиця В.5

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Харківська 23 (ХНАУ, 2009)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	4,5 ±0,4	4,2 ±0,5	109,1 ±2,5	10,5 ±1,5	12,1 ±1,0	16,1 ±2,3	19,5 ±2,4	38,4 ±4,2	2,1 ±0,2	2,9 ±0,2	42,1 ±1,8
100	3,8 ±0,2	3,2 ±0,4	107,1 ±3,1	10,2 ±1,6	11,8 ±2,1	15,9 ±3,1	20,1 ±3,1	35,1 ±3,8	1,8 ±0,4	1,9 ±0,1	39,5 ±1,8
150	2,1 ±0,1	1,3 ±0,5	89,2 ±1,5	9,1 ±0,5	9,6 ±0,8	14,0 ±2,5	19,1 ±2,6	28,1 ±2,8	1,4 ±0,2	1,4 ±0,2	36,4 ±2,4
200	1,7 ±0,2	1,1 ±0,1	72,5 ±1,9	7,8 ±1,4	8,7 ±0,4	10,1 ±2,0	20,1 ±3,5	26,1 ±3,1	0,8 ±0,1	1,5 ±0,1	28,2 ±2,1
250	1,1 ±0,6	0,5 ±0,5	60,1 ±2,5	6,1 ±1,5	8,1 ±2,5	8,7 ±0,8	17,2 ±3,1	21,9 ±2,8	0,4 ±0,1	0,8 ±0,5	22,9 3,1

Таблиця В.6

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Харківська 23 (ХНАУ, 2010)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	2,7 ±0,5	2,2 ±0,5	82,3 ±2,4	8,4 ±1,2	12,1 ±1,5	15,1 ±1,2	20,0 ±2,1	23,2 ±4,1	1,5 ±0,1	2,1 ±0,2	40,2 ±0,4
100	2,4 ±0,5	2,0 ±0,5	74,7 ±2,9	7,9 ±0,8	10,2 ±1,2	12,3 ±1,7	19,7 ±1,2	20,9 ±3,5	0,9 ±0,2	1,5 ±0,4	38,1 ±0,5
150	2,0 ±0,3	1,4 ±0,3	70,4 ±2,3	6,1 ±1,1	9,4 ±0,8	12,1 ±2,5	17,1 ±1,8	17,1 ±3,1	0,7 ±0,3	1,3 ±0,3	34,5 ±0,6

200	1,5 ±0,4	1,1 ±0,2	60,9 ±3,4	5,2 ±0,1	7,1 ±0,5	9,7 ±1,7	14,1 ±2,8	15,4 ±2,8	0,5 ±0,6	0,9 ±0,4	28,9 ±0,5
250	0,7 ±0,1	0,4 ±0,1	50,1 ±1,8	4,7 ±0,2	6,0 ±0,4	7,5 ±1,6	11,2 ±1,7	12,5 ±2,4	0,4 ±0,2	0,5 ±0,2	20,2 ±1,2

Продовж. додатка В

Таблиця В.7

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Харківська 27 (ХНАУ, 2008)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	4,9 ±0,2	3,8 ±0,2	107,2 ±1,2	10,1 ±0,2	14,7 ±0,1	19,9 ±1,4	41,9 ±2,8	52,2 ±2,7	2,2 ±0,4	3,1 ±0,2	57,1 ±0,4
100	4,1 ±0,3	3,4 ±0,3	108,1 ±3,8	9,5 ±0,2	15,4 ±0,2	20,1 ±2,4	38,4 ±2,3	40,6 ±2,4	1,8 ±0,2	2,4 ±0,2	55,1 ±0,3
150	3,2 ±0,2	2,5 ±0,1	97,4 ±3,1	8,3 ±0,4	12,2 ±0,4	18,2 ±2,5	31,3 ±1,8	37,2 ±2,8	1,4 ±0,4	2,1 ±0,4	44,3 ±0,4
200	2,1 ±0,2	1,7 ±0,2	91,8 ±2,7	6,9 ±0,5	12,1 ±0,3	16,1 ±1,6	26,8 ±2,5	34,5 ±2,7	1,3 ±0,2	1,8 ±0,3	38,2 ±0,2
250	1,1 ±0,3	0,7 ±0,2	80,8 ±1,5	6,1 ±0,1	10,0 ±0,3	14,9 ±0,9	18,9 ±2,8	22,7 ±1,7	0,5 ±0,1	1,1 ±0,1	30,2 ±0,1

Таблиця В.8

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Харківська 27 (ХНАУ, 2009)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	3,9 ±0,2	4,4 ±0,1	106,1 ±3,4	9,5 ±0,8	10,2 ±2,1	18,1 ±3,1	21,1 ±3,2	34,5 ±3,5	2,4 ±0,1	3,9 ±0,1	45,1 ±2,3
100	3,7 ±0,1	2,8 ±0,2	102,2 ±4,2	9,2 ±0,5	11,1 ±2,5	16,9 ±2,7	20,4 ±3,4	28,2 ±3,1	1,9 ±0,2	2,4 ±0,1	40,4 ±2,3
150	2,3 ±0,2	1,9 ±0,2	92,3 ±5,1	8,4 ±0,2	9,4 ±0,4	14,5 ±2,1	18,3 ±1,5	25,2 ±2,1	1,5 ±0,2	2,0 ±0,2	37,2 ±2,8

200	1,5 ±0,1	1,1 ±0,2	83,4 ±4,7	7,1 ±0,5	7,5 ±0,3	12,1 ±2,2	16,8 ±2,2	22,1 ±2,5	0,7 ±0,1	1,3 ±0,1	25,2 ±3,3
250	1,2 ±0,1	0,4 ±0,1	71,2 ±3,8	5,4 ±0,3	7,0 ±1,6	9,1 ±0,5	14,2 ±2,5	18,9 ±3,1	0,3 ±0,1	1,1 ±0,5	19,9 ±2,6

Продовж. додатка В

Таблиця В.9

Середні показники елементів структури врожаю
ярої твердої пшениці Харківська 27 (ХНАУ, 2010)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	3,2 ±0,4	2,0 ±0,1	91,4 ±3,6	9,9 ±2,8	10,4 ±2,3	14,2 ±2,1	22,1 ±3,1	35,6 ±3,2	2,3 ±0,3	3,9 ±0,4	45,2 ±2,4
100	2,9 ±0,2	2,1 ±0,2	85,9 ±3,8	9,1 ±1,5	10,1 ±2,1	15,0 ±1,7	20,7 ±3,4	34,9 ±3,1	1,2 ±0,1	2,3 ±0,2	39,8 ±1,6
150	2,2 ±0,1	1,5 ±0,2	76,6 ±2,8	7,6 ±1,6	8,3 ±0,7	11,1 ±2,6	16,8 ±2,2	22,3 ±2,6	0,8 ±0,2	2,0 ±0,2	37,1 ±2,7
200	1,9 ±0,2	1,0 ±0,1	61,3 ±2,4	6,3 ±0,8	6,7 ±0,2	10,1 ±1,0	13,5 ±2,5	14,2 ±2,2	0,5 ±0,4	0,8 ±0,1	26,8 ±2,6
250	0,5 ±0,1	0,2 ±0,1	53,0 ±4,1	5,1 ±0,5	5,4 ±0,2	6,9 ±1,2	10,1 ±1,2	13,1 ±1,5	0,3 ±0,1	0,4 ±0,1	22,2 ±3,4

Таблиця В.10

Середні показники елементів структури врожаю
ярої м'якої пшениці Героїня (ХНАУ, 2008)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	5,1 ±0,2	4,8 ±0,2	108,1 ±1,0	12,3 ±0,4	14,6 ±0,5	24,8 ±4,4	32,8 ±1,5	50,7 ±5,2	1,9 ±0,1	2,8 ±0,2	48,6 ±0,3
100	4,6 ±0,2	4,3 ±0,2	106,7 ±0,1	11,5 ±0,3	15,3 ±0,7	20,2 ±2,5	33,3 ±3,2	44,7 ±6,7	1,7 ±0,2	2,5 ±0,2	45,4 ±0,4
150	3,4	2,7	97,4	11,2	13,0	18,2	37,1	47,9	1,3	1,6	39,1

	±0,2	±0,1	±0,6	±0,3	±0,4	±1,7	±1,7	±4,0	±0,1	±0,1	±0,2
200	1,4 ±0,1	0,8 ±0,1	81,3 ±0,7	9,9 ±0,3	12,1 ±0,5	15,7 ±1,6	25,3 ±1,2	32,1 ±2,9	0,8 ±0,1	1,4 ±0,1	32,1 ±0,1
250	1,2 ±0,1	0,4 ±0,1	72,1 ±1,2	8,1 ±0,5	13,3 ±0,4	14,9 ±1,3	31,1 ±2,6	34,3 ±4,3	1,1 ±0,1	1,9 ±0,1	29,9 ±0,2

Продовж. додатка В

Таблиця В.11

Середні показники елементів структури врожаю
ярої м'якої пшениці Героїня (ХНАУ, 2009)

Варіант дослідження	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	4,6 ±0,2	4,2 ±0,2	100,5 ±1,0	8,3 ±0,4	9,1 ±0,5	14,2 ±4,4	29,4 ±1,5	35,4 ±5,2	1,2 ±0,1	1,4 ±0,2	42,1 ±0,3
100	4,1 ±0,2	3,6 ±0,2	99,2 ±0,1	7,4 ±0,3	9,3 ±0,7	13,8 ±2,5	26,4 ±3,2	31,2 ±6,7	0,7 ±0,2	1,2 ±0,2	38,2 ±0,2
150	3,7 ±0,2	2,7 ±0,1	91,8 ±0,6	6,4 ±0,3	8,2 ±0,4	12,1 ±1,7	24,5 ±1,7	30,1 ±4,0	0,6 ±0,1	1,3 ±0,1	31,1 ±0,1
200	2,1 ±0,1	1,4 ±0,1	81,5 ±0,7	5,8 ±0,3	7,4 ±0,5	11,2 ±1,6	21,2 ±1,2	28,1 ±2,9	0,4 ±0,1	0,8 ±0,1	23,4 ±0,3
250	1,1 ±0,1	1,1 ±0,1	73,2 ±1,2	5,1 ±0,5	7,1 ±0,4	11,6 ±1,3	17,1 ±2,6	25,4 ±4,3	0,2 ±0,1	0,7 ±0,1	18,1 ±0,4

Таблиця В.12

Середні показники елементів структури врожаю
ярої м'якої пшениці Героїня (ХНАУ, 2010)

Варіант дослідження	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	2,8 ±0,2	1,7 ±0,2	84,2 ±1,0	8,2 ±0,4	8,2 ±0,5	12,4 ±4,4	20,1 ±1,5	21,4 ±5,2	1,2 ±0,1	1,4 ±0,2	36,1 ±0,2
100	1,6	1,2	82,1	7,8	7,9	11,8	21,3	21,9	0,9	1,2	30,3

	±0,2	±0,2	±0,1	±0,3	±0,7	±2,5	±3,2	±6,7	±0,2	±0,2	±0,2
150	1,3 ±0,2	0,7 ±0,1	73,5 ±0,6	6,3 ±0,3	8,4 ±0,4	13,1 ±1,7	19,4 ±1,7	22,1 ±4,0	0,8 ±0,1	1,3 ±0,1	24,1 ±0,1
200	1,1 ±0,1	0,5 ±0,1	62,4 ±0,7	5,4 ±0,3	6,1 ±0,5	8,4 ±1,6	15,1 ±1,2	15,3 ±2,9	0,6 ±0,1	0,8 ±0,1	19,3 ±0,2
250	1,0 ±0,1	0,1 ±0,1	56,5 ±1,2	5,2 ±0,5	5,6 ±0,4	7,3 ±1,3	9,1 ±2,6	9,2 ±4,3	0,3 ±0,1	0,7 ±0,1	16,9 ±0,3

Продовж. додатка В

Таблиця В.13

Середні показники елементів структури врожаю
ярої м'якої пшениці Харківська 6 (ХНАУ, 2008)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	4,7 ±0,5	3,9 ±0,3	106,2 ±5,1	10,8 ±1,4	11,9 ±1,3	19,1 ±3,1	34,6 ±2,3	47,9 ±4,3	2,2 ±0,2	3,1 ±0,1	50,1 ±2,1
100	4,5 ±0,3	3,1 ±0,4	104,8 ±5,3	10,5 ±0,6	11,1 ±2,7	18,3 ±3,4	32,1 ±3,8	43,6 ±4,2	1,9 ±0,3	2,5 ±0,5	48,5 ±2,3
150	3,9 ±0,3	2,9 ±0,2	96,7 ±4,2	9,0 ±0,4	9,3 ±1,3	15,7 ±1,8	18,2 ±1,9	35,8 ±5,1	1,1 ±0,1	1,9 ±0,2	40,5 ±3,1
200	2,1 ±0,1	0,7 ±0,3	84,5 ±1,6	9,1 ±1,6	8,1 ±1,5	12,8 ±1,9	19,0 ±1,8	31,3 ±2,6	0,6 ±0,1	1,2 ±0,3	34,9 ±1,9
250	1,5 ±0,1	0,3 ±0,2	75,2 ±1,8	7,5 ±0,4	7,4 ±2,2	10,9 ±2,3	16,5 ±2,1	22,6 ±4,8	0,5 ±0,2	1,0 ±0,2	27,9 ±0,8

Таблиця В.14

Середні показники елементів структури врожаю
ярої м'якої пшениці Харківська 6 (ХНАУ, 2009)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	3,2 ±0,1	4,8 ±0,1	102,9 ±4,3	9,1 ±1,6	8,2 ±2,1	12,5 ±3,5	32,5 ±3,1	39,8 ±4,2	2,5 ±0,8	3,4 ±0,8	46,2 ±2,4
100	3,1	4,3	97,5	9,3	7,5	11,8	28,1	36,7	1,6	2,3	45,1

	±0,3	±0,8	±3,8	±0,8	±0,8	±4,2	±4,5	±5,1	±0,5	±0,4	±3,1
150	2,7 ±0,4	3,5 ±0,7	92,1 ±1,9	7,6 ±1,4	7,7 ±0,8	10,5 ±2,5	22,1 ±1,8	31,0 ±3,8	1,3 ±0,4	1,9 ±0,1	38,7 ±0,6
200	2,2 ±0,2	3,4 ±1,2	84,0 ±2,1	7,1 ±0,8	6,4 ±0,5	12,1 ±1,8	18,4 ±1,9	24,2 ±2,3	0,8 ±0,3	1,2 ±0,1	30,4 ±1,5
250	1,0 ±0,1	1,8 ±0,2	70,7 ±2,6	5,7 ±0,2	5,8 ±0,3	8,7 ±2,1	14,8 ±2,4	20,1 ±3,5	0,9 ±0,4	1,3 ±0,2	24,2 ±0,6

Продовж. додатка В

Таблиця В.15

Середні показники елементів структури врожаю
ярої м'якої пшениці Харківська 6 (ХНАУ, 2010)

Варіант дослідю	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол.кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол.кол.	Колосків вс.росл.	Зерна гол.колоса	Зерна вс.росл.	Зерна гол.колоса	Зерна вс.росл.	1000 зерен
Контроль	2,1 ±0,8	1,2 ±0,5	90,4 ±3,1	9,7 ±0,5	10,5 ±1,3	16,9 ±3,1	29,7 ±2,1	39,4 ±5,3	1,6 ±0,5	2,5 ±0,6	37,2 ±1,5
100	1,9 ±0,4	1,0 ±0,1	88,7 ±2,3	9,5 ±0,3	10,2 ±2,2	14,7 ±2,8	25,8 ±3,1	34,1 ±2,4	1,4 ±0,3	2,2 ±0,5	33,4 ±1,6
150	1,4 ±0,6	0,9 ±0,2	81,5 ±3,1	7,3 ±0,4	9,3 ±1,4	13,9 ±1,0	21,3 ±1,2	28,3 ±3,1	1,3 ±0,1	1,9 ±0,2	27,2 ±0,5
200	1,2 ±0,1	0,7 ±0,3	72,4 ±2,2	6,2 ±0,5	7,9 ±0,8	10,2 ±1,3	19,1 ±1,2	23,4 ±1,5	0,8 ±0,1	1,2 ±0,1	20,7 ±1,5
250	0,7 ±0,2	0,4 ±0,5	58,5 ±2,7	5,6 ±0,4	6,2 ±0,7	9,7 ±2,1	15,9 ±0,8	20,1 ±1,6	0,4 ±0,2	0,7 ±0,3	17,1 ±0,5

Таблиця В.16

Середні показники елементів структури врожаю ярої м'якої пшениці Харківська
26 (ХНАУ, 2008)

Варіант дослідю	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол.кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол.кол.	Колосків вс.росл.	Зерна гол.колоса	Зерна вс.росл.	Зерна гол.колоса	Зерна вс.росл.	1000 зерен
Контроль	4,1 ±0,4	3,2 ±0,5	101,5 ±6,2	11,9 ±1,5	10,5 ±2,8	28,4 ±2,1	22,1 ±3,1	51,9 ±3,1	2,1 ±0,1	4,3 ±0,8	52,1 ±3,1

100	3,7 ±0,7	3,0 ±0,2	100,1 ±4,5	10,6 ±0,8	13,4 ±1,8	27,5 ±1,5	27,2 ±2,8	54,2 ±1,5	2,8 ±0,4	5,1 ±0,7	49,8 ±2,4
150	3,1 ±0,4	2,1 ±0,4	93,4 ±5,1	9,1 ±0,7	10,5 ±1,7	22,2 ±1,5	20,9 ±3,4	41,4 ±0,5	2,1 ±0,1	4,1 ±0,9	42,7 ±2,3
200	2,3 ±0,4	1,2 ±0,1	82,6 ±2,2	7,6 ±0,6	9,1 ±1,3	15,8 ±1,6	14,6 ±2,1	18,2 ±0,2	1,1 ±0,1	1,8 ±0,7	37,8 ±2,1
250	1,7 ±0,2	0,5 ±0,1	70,5 ±2,4	6,2 ±0,7	6,8 ±0,7	7,1 ±0,8	12,8 ±2,7	11,5 ±3,1	0,8 ±0,2	1,1 ±0,3	24,5 ±1,2

Продовж. додатка В

Таблиця В.17

Середні показники елементів структури врожаю
рої м'якої пшениці Харківська 26 (ХНАУ, 2009)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен
Контроль	4,2 ±0,5	4,1 ±0,6	99,7 ±2,8	10,2 ±2,3	11,4 ±2,4	34,5 ±2,4	28,1 ±1,5	49,2 ±3,1	4,5 ±1,1	5,8 ±1,5	49,4 ±3,1
100	5,3 ±0,8	5,0 ±0,5	103,4 ±3,7	11,5 ±2,1	10,9 ±1,5	42,3 ±3,2	29,2 ±2,7	56,5 ±1,9	4,9 ±0,7	6,5 ±1,1	54,2 ±2,5
150	3,4 ±1,2	3,6 ±0,8	102,9 ±2,6	10,8 ±1,4	12,2 ±1,6	31,5 ±2,4	20,1 ±2,3	42,1 ±2,5	3,2 ±0,8	4,9 ±0,7	40,8 ±1,7
200	2,8 ±0,8	2,1 ±1,7	87,2 ±2,3	8,1 ±0,7	7,6 ±0,8	10,2 ±2,5	17,1 ±2,6	31,5 ±1,9	2,4 ±0,2	2,8 ±0,3	34,2 ±2,1
250	1,9 ±0,7	0,9 ±0,3	67,9 ±2,1	6,1 ±1,2	6,7 ±0,7	7,0 ±1,4	10,9 ±0,8	22,5 ±2,8	0,9 ±0,1	1,4 ±0,4	25,3 ±1,5

Таблиця В.18

Середні показники елементів структури врожаю
рої м'якої пшениці Харківська 26 (ХНАУ, 2010)

Варіант досліджу	Кустистість		Висота рослини	Довжина гол. кол.	Кількість, шт				Маса, гр		
	Загальна	Продуктивна			Колосків гол. кол.	Колосків вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	Зерна гол. колоса	Зерна вс. росл.	1000 зерен

Контроль	3,9 ±0,5	3,5 ±0,2	87,6 ±3,5	9,7 ±0,2	10,9 ±2,1	28,9 ±2,3	29,8 ±2,6	40,5 ±2,4	2,4 ±0,1	3,8 ±0,8	40,1 ±2,1
100	2,4 ±0,1	2,1 ±0,2	85,2 ±4,1	9,5 ±0,3	10,5 ±2,4	19,8 ±1,6	27,4 ±3,2	36,5 ±1,5	2,6 ±0,2	3,2 ±0,2	39,9 ±1,1
150	2,5 ±0,2	2,2 ±0,3	85,9 ±3,2	9,6 ±0,1	11,3 ±1,1	23,1 ±1,3	35,6 ±1,8	35,4 ±1,2	1,8 ±0,2	2,6 ±0,1	38,7 ±0,4
200	2,2 ±0,2	1,6 ±0,1	80,8 ±1,5	7,4 ±0,2	9,4 ±0,6	10,2 ±1,5	22,9 ±1,5	28,9 ±1,4	0,9 ±0,1	1,3 ±0,1	23,1 ±1,4

Додаток Д

Таблиця Д.1

Зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних сортів ячменю і жита залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону (2008 р.)

Варіант досліджу	Комбінація схрещувань		Зав'язуваність, %
	Материнська форма	Батьківська форма	
Насіння без обробки (контроль)	Джерело	Yaselle	5
ЧС			4
ДЧС			7
ЧС+ДЧС			3
Насіння без обробки (контроль)	Анабель	Yaselle	8
ЧС			5
ДЧС			6
ЧС+ДЧС			7
Насіння без обробки (контроль)	Пасадена	Yaselle	2
ЧС			3
ДЧС			5
ЧС+ДЧС			0
Насіння без обробки (контроль)	Джерело	Rogo	8
ЧС			7
ДЧС			4
ЧС+ДЧС			6
Насіння без обробки (контроль)	Анабель	Rogo	8
ЧС			6
ДЧС			7
ЧС+ДЧС			6
Насіння без обробки (контроль)	Пасадена	Rogo	5
ЧС			7
ДЧС			6
ЧС+ДЧС			4

ЗМІСТ

ВСТУП	3
УМОВНІ ПОЗНАЧЕННЯ	4
1. ВИКОРИСТАННЯ ФІЗИЧНИХ МЕТОДІВ ВПЛИВУ НА РОСЛИННИЙ ОРГАНІЗМ З МЕТОЮ ІНТЕНСИФІКАЦІЇ СЕЛЕКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ	6
1.1. Фізичний мутагенез та його генетико-селекційне значення.....	6
1.2. Структурно-функціональна перебудова клітини рослинного організму залежно від дії гамма-випромінювання.....	8
1.3. Поєднання методів фізичного мутагенезу та віддаленої гібридизації в одному селекційному прийомі.....	9
1.3.1. Віддалена гібридизація як джерело збільшення селекційного різноманіття зернових.....	10
1.3.2. Бар'єри несумісності при віддаленій гібридизації.....	12
1.4. Довговічність та життєздатність насіння польових культур.....	17
1.4.1. Причини зниження життєздатності насіння польових культур в процесі зберігання.....	18
1.4.2. Можливості підвищення і відновлення життєздатності насіння після тривалого зберігання.....	18
1.5. Оптичного випромінювання в селекції. Вплив оптичного випромінювання на ріст та розвиток.....	20
Висновки.....	21
2. УМОВИ, МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ	23
2.1. Умови проведення дослідів.....	23
2.2. Вихідний матеріал.....	28
2.3. Методи досліджень.....	30
Висновки.....	31
3. ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ПШЕНИЦІ В ПЕРШОМУ ПОСТРАДІАЦІЙНОМУ ПОКОЛІННІ ЗАЛЕЖНО ВІД ДІЇ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ	32
3.1. Схожість насіння та виживаність рослин пшениці ярої в першому пострадіаційному поколінні залежно від дії гамма-опромінення.....	32
3.2. Продуктивність пшениці ярої пшениці в першому пострадіаційному поколінні залежно від дії гамма-опромінення.....	37
3.3. Частота та спектр фенотипових мутацій пшениці ярої в першому пострадіаційному поколінні залежно від дії гамма-опромінення.....	43
3.4. Кластерна модель мутаційного процесу різних видів пшениці першого післярадіаційного покоління.....	47
Висновки.....	50

4. ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ЕФЕКТИ ДІЇ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ НА НАСІННЯ ПШЕНИЦІ	52
4.1. Цитогенетичні реакції клітин кореневої меристеми пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення.....	52
4.1.1. Мітотична активність клітин кореневої меристеми пшениці ярої залежно від дії гама-випромінювання.....	53
4.1.2. Спектр хромосомних порушень у клітинах кореневої меристеми пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення.....	58
4.2. Мінливість компонентів запасних білків пшениці ярої залежно від дії гамма-опромінення.....	64
Висновки.....	67
5. СХРЕЩУВАНІСТЬ РІЗНИХ ВИДІВ ЯРИХ ЗЛАКІВ ЗАЛЕЖНО ВІД ДІЇ ГАМА-ПРОМЕНІВ НА НАСІННЯ МАТЕРИНСЬКОЇ РОСЛИНИ	70
5.1. Зав'язуваність гібридних зернівок при схрещуванні різних видів пшениці ярої з житом ярим залежно від дії гама-променів.....	70
5.2. Життєздатність міжродових гібридів першого покоління залежно від дії гамма-опромінення.....	77
Висновки.....	89
6. ВИКОРИСТАННЯ ОПТИЧНОГО ВИПРОМІНЮ-ВАННЯ ЧЕРВОНОГО ДІАПАЗОНУ В СЕЛЕКЦІЇ ЯРИХ ЗЛАКІВ	91
6.1. Життєздатність насіння різних сортів ячменю залежно від обробки оптичним випромінювання червоного діапазону.....	91
6.2. Вуглеводний обмін залежно від дії оптичного випромінювання червоного діапазону.....	96
6.3. Білковий обмін залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону.....	101
6.4. Кореляційний зв'язок між життєдіяльністю насіння та показниками активності метаболізму ячменю залежно від обробки оптичним випромінюванням червоного діапазону.....	107
Висновки.....	108
ЗАГАЛЬНІ ВИСНОВКИ	110
ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ	112
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	113
ДОДАТКИ	135

Наукове видання

ПАНКОВА Оксана Володимирівна

ПУЗІК Володимир Кузьмич

ЛИСИЧЕНКО Микола Леонідович

ВПЛИВ ЕЛЕКТРОМАГНІТНОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ НА РОСЛИНИ

Монографія

Підписано до друку 06.12.2020. Формат 60x84/8
Папір офсетний. Друк офсетний. Гарнітура Times New Roman
Умовн. друк. аркушів – 18,48.
Наклад 100

ТОВ «Планета-Прінт» 61002, м. Харків, вул. Багалія, 16
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:
Серія ДК № 4568 від 17.06.2013 р.

Друк ФОП Заночкин Д.Л., м. Харків, вул. Плеханівська, 16