

Кириченко В. В., Васько В. О., Брагін О. М.

ІНДУКОВАНИЙ МУТАГЕНЕЗ В СЕЛЕКЦІЇ СОНЯШНИКУ

Навчальний посібник



**ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ ІМ. В. В. ДОКУЧАЄВА
ІНСТИТУТ РОСЛИННИЦТВА ІМ. В. Я. ЮР'ЄВА НААН**

Кириченко В. В., Васько В. О., Брагін О. М.

**ІНДУКОВАНИЙ МУТАГЕНЕЗ В СЕЛЕКЦІЇ
СОНЯШНИКУ**

Навчальний посібник

За редакцією доктора с.-г. наук, професора, академіка НААН
В. В. Кириченка

Харків 2017

УДК 631.528:633.854.78(075.8)

ББК П131.5:П214.1Я7

ISBN

Кириченко В. В. Індукований мутагенез в селекції соняшнику: навчальний посібник // В. В. Кириченко, В. О. Васько, О. М. Брагін /, ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, – Харків. – 2017. – 157с.

В навчальному посібнику викладено становлення, розвиток та сучасний стан індукованого мутагенезу на прикладі високорентабельної культури – соняшнику.

Узагальнено результати власних досліджень із застосування хімічного та фізичного впливу на гомозиготні лінії соняшнику. Висвітлено методичні підходи до принципу обробки насінневого матеріалу та добору в M_1 – M_3 поколіннях новоутворень за цитологічними, морфологічними та біохімічними показниками. Створено колекцію мутантів які характеризуються істотними змінами та є цінними для генетики і селекції соняшнику.

* Видання рекомендоване викладачам, студентам, магістрам та науковим співробітникам ВУЗів і науково-дослідних установ.

Рекомендовано до друку рішенням ученої ради ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, протокол № 4 від 29. 06. 2017 р.;

рішенням ученої ради ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН, протокол № 6 від 30. 05. 2017 р.

Рецензенти:

Леонов О. Ю., доктор с.-г. наук, зав. лабораторією селекції фізіології озимої пшениці ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН;

Бобро М. А., доктор с.-г. наук, професор, член-кор. НААН, зав. кафедрою рослинництва ХНАУ ім. В. В. Докучаєва

© Кириченко В. В.,
Васько В. О., Брагін О. М., 2017.
© ХНАУ ім. В. В. Докучаєва,
ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН, 2017.

ПЕРЕДМОВА

Соняшник є провідною у галузі виробництва олійних культур України. Тому метою селекції є поєднання в одному гібриді соняшнику високого рівня продуктивності й олійності, групового імунітету до хвороб і шкідників, адаптованості до агроекологічних умов та високої якості продукції. Створення таких гібридів можливе лише за умови наявності різноманітного вихідного матеріалу з високими донорськими властивостями за якістю з використанням особливих селекційних методик.

В успішному вирішенні зазначених завдань велике значення має отримання нового вихідного матеріалу, одним з методів його створення є індукований мутагенез. Застосування цього методу збільшує мінливість морфобіологічних ознак у рослин і дозволяє індукувати мутації з новими властивостями, раніше не відомими в селекції, що сприяє успішному здійсненню селекційного процесу.

Таким чином для розширення генетичного різноманіття самозаплених ліній соняшнику, підвищення частоти і спектру мутацій та створення нового вихідного матеріалу для селекції важливо використовувати метод індукованого мутагенезу.

Недостатньо дослідженим є визначення ефективності різних мутагенів в індукуванні цінних мутацій у самозаплених ліній соняшнику. На сучасному етапі дослідження необхідно спрямувати на підвищення ефективності індукування різноманітних оригінальних і селекційно-цінних мутантів, важливих для генетико-селекційних досліджень, а також створити принципово нові джерела рослин з високою продуктивністю та стійкістю до біотичних і абіотичних чинників.

1. ІНДУКОВАНИЙ МУТАГЕНЕЗ І ЙОГО ЗНАЧЕННЯ В СЕЛЕКЦІЇ СОНЯШНИКУ

Одним із перших способів застосування індукованих мутацій стало отримання сортів шляхом розмноження мутанта. Такий спосіб отримав назву мутаційна селекція.

За словами Гуго Де Фріза [1] «знання законів мутування, ймовірно, призведе до штучного отримання мутацій і тим самим до створення рослин і тварин з абсолютно новими властивостями».

Мутації відіграють значну роль в еволюції та селекції рослин, тому важливим напрямом досліджень у експериментальному мутагенезі є розробка методів раціонального використання фонду мутантів сільськогосподарських культур.

Впровадження у виробництво нових сучасних ліній та гібридів соняшнику, створених на основі індукованого мутагенезу, дає можливість значно підвищити урожайність за умов дотримання технологічних вимог вирощування. Сучасний рівень селекції забезпечує створення гібридів з потенційною урожайністю більше 5,0 т/га. Разом з основним напрямом селекції гібридного соняшнику на високу продуктивність, значної уваги потребує селекція на стійкість до хвороб (особливо до несправжньої борошнистої роси), несприятливих погодних умов, високу якість і технологічність.

Серед ефективних методів створення вихідного матеріалу для генетичних досліджень належне місце займає індукований мутагенез. Основним у ньому, як повідомляє О. Густафссон, є підвищення ефективності індукування мутацій шляхом збільшення частоти і розширення їх спектра [2, 3]. М. І. Вавілов вважав мутагенез одним з фундаментальних розділів генетики [4, 5]. А. М. Harten, V. C. Broerties [6] вважали, що метод індукованого мутагенезу має безсумнівні переваги перед деякими новими, але складними і трудомісткими методами генетичної маніпуляції у випадку вдосконалення сортів рослин. Найбільший ефект може бути одержано при раціональному поєднанні відповідних методів селекції. До того ж, як відмічав D. R.

Marshall [7], можливості селекції рослин деяких культур різко обмежені через звуження генетичної основи при використанні недостатньої колекції цінних вихідних форм.

Сторіччями люди помічали спонтанну появу нових форм у живій природі, а вперше думку про різку стрибкоподібну зміну організмів висловлював французький біолог Е. Жофруа Сент-Ілер [8]. Дещо пізніше Ч. Дарвін [9] дав зведення прикладів такої різкої мінливості (поява в 1791 р. квіткових змін троянд і хризантем, гладенький неопушений персик і інші).

А. Kölliker у 1864 р. [10] у гіпотезі гетерогенного розмноження, S. Mivart в 1871 р. [11] в уявленнях про стрибкоподібне видоутворення, С. І. Коржинський [12] у гіпотезі гетерогенезиса (стрибкоподібного виникнення нових видових форм), Гуго де Фріз [13] в мутаційній теорії.

Фактично творцем теорії мутаційної мінливості є С. І. Коржинський [12]. У книзі «Гетерогенезис і еволюція» він посилався на погляди А. Kölliker [10]. Але історично склалося так, що автором мутаційної теорії вважається голландський ботанік Гуго де Фріз [13], який у книзі «Мутаційна теорія» в 1901 р., пославшись на С. І. Коржинського з детальним викладом його поглядів, рекомендував сам термін «мутація» як спадкову мінливість на відміну від неспадкової модифікаційної мінливості.

Соняшник однорічний (*Helianthus annuus* L.) – одна із розповсюджених олійних культур світу і досить поширених сільськогосподарських рослин України (рис 1).

Висока цінність соняшnikової олії полягає у тому, що вона містить близько 90 % ненасичених жирних кислот, особливо лінолевої і олеїнової, які профілактично впливають на зниження захворювань судин, печінки та онкологічних хвороб. У світі площа під соняшником складає біля 20 млн. га, в Україні – 5,8 млн. га.

На початку ХХ ст. з'являються передумови для науково обґрунтованої селекції. Олійний напрям використання соняшнику залишається пріоритетним.



Рис. 1. Соняшник однорічний (*Helianthus annuus* L.)

Завдяки плідній селекційній роботі створюються високоолійні сорти, а з ними ще більше розширюється сфера використання соняшнику і олії з нього. Поворотним моментом означеного періоду став 1912 р., коли селекціонер В. С. Пустовойт розробив високоефективну систему селекції і насінництва соняшнику, завдяки чому вченому вдалось значно підвищити олійність і стійкість рослини до шкідників, а також створити високоолійні сорти соняшнику [14].

Відкриття наприкінці 60-х років ХХ ст. явища цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС) та відновлення фертильності пилку зробило можливим використання генетично регульованого гетерозису на міжлінійному рівні.

Відкриття надійного джерела ЦЧС дозволило вирішити проблему використання ефекту гетерозису шляхом включення «стерильної» цитоплазми дикорослого однорічного виду *H. petiolaris* в місцеві форми культурного соняшнику.

Використання гетерозису було реалізоване в створенні простих та трилінійних гібридів які на відміну від сортів-популяцій, вирізняються більш звуженою генетичною основою і тому призначені для виробництва в конкретних агроекологічних умовах.

Ведуться інтенсивні дослідження по підвищенню стійкості соняшнику до вовчка, несправжньої борошнистої роси, білої та сірої гнилей, фомопсису, фомозу та ін. шляхом включення в гібридизацію дикорослих видів: *H. tuberosus*, *H. lenticularis*, *H. nuttali* та ін., особливо першого з них. У міжвидових гібридів (МВГ) F_1 спостерігається домінантний тип успадкування за стійкістю до білої гнилі і вовчку. Решта ознак успадковується з неповним домінуванням. Для отримання якісного селекційного

матеріалу проводили схрещування з багатократним індивідуальним доборою на жорсткому інфекційному полі рослин із високими показниками за корисними господарськими ознаками.

У соняшника зафіксовано велике генетичне різноманіття як за вмістом олії, так і за жирнокислотним складом. У ході реалізації програми по хімічному мутагенезу було одержано більше 97 форм мутантів з підвищеним вмістом олії в насінні по відношенню до вихідної форми.

Харчова цінність насіння і олії залежить від жирнокислотного складу. Жирні кислоти, що входять до складу жирів насіння соняшника, відносяться до групи насичених (пальмітинова, стеаринова) і ненасичених (олеїнова, лінолева, ліноленова).

У 1975 р. за допомогою хімічного мутагенезу Л. К. Воскобійник і К. І. Солдатов у ВНДІОК виділили мутанти соняшнику з підвищеним вмістом в олії найбільш цінної олеїнової кислоти.

В Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН створені батьківські лінії із вмістом олеїнової кислоти 84,4 – 93,8 %. За участю цих ліній були створені високоолеїнові гібриди Еней, Ант, Дарій, Гектор, Кадет що поєднують високу врожайність, високий вміст олеїнової кислоти з груповою стійкістю до основних патогенів і паразитів, таких як вовчок соняшниковий (*Orobanche cumana* Wallr.), несправжня борошниста роса (*Plasmopara helianthi* Nov.), біла гниль (*Sclerotinia sclerotiorum* Lid de Bary).

Створено цілу низку гібридів на основі батьківських ліній із високим вмістом олеїнової кислоти: Слов'янин, Смак, Антоніо, Олімпія (Інститут олійних культур НААН), Одор, Олівер 90, Антрацит, Сібсон (Селекційно-генетичний інститут НЦНС), Еней, Дарій, Псьол, Богун, Квін, Раут, Кадет, Зорепад (Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН), Динамік, Пасифік, Аріадна («Євраліс»), НК Ферті, Тутті, («Сингента»).

Рослини-мутанти мають зміни в каріотипі, що не впливають на їх життєздатність (нейтральні мутації). Проте при певних умовах довкілля – наявність шкідників (вовчок соняшниковий, несправжня борошниста роса, біла гниль) – нейтральні

мутації набувають корисних ознак, зокрема, це висока стійкість до цих патогенів.

У відомої всьому світу серії В. Ван Гога «Соняшники» представлені дивні квіти. Насправді художник обезсмертив мутацію – «язичково-махровий мутант», викликану мутацією в гені HaCYS2. Мутація, яка була увічнена генієм, не є широко поширеною, вона виникає абсолютно випадково і досить швидко зникає з популяції. Такий висновок зробили вчені з Університету Джорджії в США.

Значну частину ліній та гібридів соняшнику було створено на основі класичних методів селекції та з використанням спонтанних мутацій [15].

Як повідомляє Н. М. Березина перші дані передпосівного опромінення насіння соняшника відмічаються у роботах Дж. Шелла та Р. Мітчела у 1933 р. Насіння опромінювали рентгєнівськими променями із застосуванням алюмінієвого фільтру в дозі 38-114 р, відмічали стимулюючу дію мутагена на ріст та розвиток соняшнику. Досліди з опроміненням насіння соняшника проводив також Ветерер у 1911 р., опромінивши насіння дозами 5, 10, 20 та 40 Н. Опромінене насіння, за його даними, відставало при всіх фазах опромінення від контролю, що пояснюється застосуванням високих доз опромінення [16].

Ю. Д. Білецький та ін. встановили, що нітрозоетилсечовина індукує у соняшника велику кількість неядерних хлорофільних мутацій (40 %) [17].

Оцінюючи ефективність селекції з еволюційно-генетичної позиції, А. В. Анащенко стверджує, що якщо всі досягнення в покращенні соняшнику за 491 рік його вирощування в Європі прийняти за 100 %, то 60 % з них приходиться на роботи академіка В. С. Пустовойта [18].

Як повідомляє В. А. Васін академік В. С. Пустовойт всього за 25 років домігся збільшення олійності різних сортів соняшнику на 20 %. Ним створено сорти, олійність яких становить 54 – 59 %. Крім того, за ці роки врожай сім'янок виріс в три рази, а збір олії – у чотири [19]. Методом експериментального мутагенезу К. І. Солдатовим створено низькорослі мутан-

ти, скоростиглі та генотипи з підвищеним вмістом олеїнової кислоти [20]. У ВНДІОК ім. В. С. Пустовойта і далі ведуть дослідження з удосконалення та підвищення ефективності мутагенезу. Так, А. А. Калайджян [21] в залежності від виду, дози мутагену (НЕС, ДМС) та способу обробки встановив частоту та спектр хлорофільних і фізіологічних мутацій, тривалість вегетаційного періоду, висоту рослин, олійність насіння та ін.

Широко застосовується мутагенез для створення ліній соняшнику з різними властивостями у Болгарії [22]. Так, стійкість до *Orobanche cumanica* одержують шляхом радіаційного мутагенезу [23].

Вивчення генетичних особливостей мутанта Первенець із вмістом олії у насінні понад 65 % проводили французькі вчені S. Lacombe, A. Berville [24]. Вони встановили *PFLP*, пов'язані з високим вмістом олеїнової кислоти, але природу домінуючої мутації Первенця ще до кінця не встановлено.

Дію γ -променів (^{60}Co), швидких нейтронів та ЕМС на M_1 насіння п'яти інбредних ліній соняшнику вивчали у Сербії S. Svejic, S. Bado [25]. Результати досліджень показали, що найбільший мутаційний ефект мали гама-промені, за ними – швидкі нейтрони і потім – ЕМС у різних дозах.

Група дослідників з США (Університети в Джорджії і Орегоні) та Німеччини встановили, що хімічно індукована домінуюча мутація соняшнику *Ol* значно підвищує вміст олеїнової кислоти і корелює із зниженням експресії в насінні *FAD2-1*. Ними розроблено *SSR* і *INDEL* маркери для визначення наявності чи відсутності *Ol*-мутації. Це спрощує підбір вихідного матеріалу в селекції високоолеїнового соняшнику [25].

Вплив різних доз ЕМС досліджувала група вчених із Індії, Франції, Аргентини, Ірландії [27]. На платформі технології TILLING (Targeting Induced Local Lesion In Genome), за допомогою якої можна виявити навіть рідкісні рецесивні мутації, проведено скринінг мутацій у двох генах (*FatA*, *SAD*). Ці гени беруть участь у біосинтезі жирних кислот. У результаті було виявлено 26 індукованих мутацій.

Важливим внеском до мутаційної селекції соняшнику є дослідження J. M. Fernandez-Martinez et al. [28]. Зокрема, створено мутант CAS-12 з високим вмістом пальмітинової кислоти ($\approx 30\%$), пальмітоолеїнової ($\approx 7\%$) на фоні високого вмісту олеїнової кислоти. Мутант було створено методом рентгенівського опромінення сухого насіння інбредної лінії з нормальним вмістом пальмітинової ($\approx 3\%$) і високим – олеїнової ($\approx 88\%$) кислоти.

Широко розгорнуто мутаційну селекцію соняшнику в Україні. Мутагенез як хімічний, так і фізичний застосовувався В. В. Кириченком із співробітниками. Ними створено понад 97 мутантних високоолеїнових (75 – 92 %), високопальмітинових (25 %), низькопальмітинових і низькостеаринових (із сумою цих кислот не більше 8 %) форм. Розширено генетичне різноманіття соняшнику, обробка насіння ліній соняшнику материнського типу харківської селекції хімічними мутагенами суттєво вплинула на висоту рослин, діаметр і форму кошика, колір листків, язичкових квіток, тривалість вегетаційного періоду та інші ознаки. При цьому найкращим вихідним матеріалом було визнано самозапилені лінії [29, 30].

Мутаційну мінливість двох ліній соняшнику при дії ЕМС вивчав А. І. Сорока [31]. Розчином ЕМС 0,02 % обробляли недозрілі сім'янки, що впливало на експресію морфологічних і фізіологічних ознак рослин M_1 – вони зацвітали з істотним запізненням, відрізнялися за висотою. У результаті обробка ЕМС призвела до появи в M_2 широкого спектра мутацій, серед них – «тюнопоподібна» рослина.

Подібні дослідження було проведено В. А. Васіним. Розчином ЕМС різної концентрації обробляли зріле і недозріле насіння соняшника для вивчення генотипової мінливості [32]. У результаті було виявлено спектр мутацій із 19 типів та встановлено тип успадкування мутантних ознак.

Значних успіхів по збагаченню генофонду соняшнику за допомогою індукованого мутагенезу також досягнуто А. А. Калайджяном [33], Ю. Д. Білецьким [34].

Ще в семидесяті роки минулого сторіччя методом експериментального мутагенезу створено низькорослі скоростиглі форми соняшнику та форми з високим вмістом олеїнової [22] та пальмітинової кислот [35].

S. J. Jambhulkar и D. C. Joshua [36] підтвердили, що гама-промені в дозі 200 Гр є ефективним засобом для створення хлорофільних та морфофізіологічних мутантів соняшнику. А. В. Усатов зі співробітниками у 2001 р. [37] за обробки лінії 3629 нітрозоетилсечовиною отримали ряд хлорофільних мутантів соняшнику.

M. F. de Oliveira [38] за допомогою хімічних та фізичних мутагенів намагався індукувати стійкість соняшнику до *Alternaria*. У популяціях рослин M₃, отриманих після обробки насіння ЕМС, було виділено 300 рослин без ознак пошкодження даною хворобою.

Е. Nehnevajova та ін. [39] за допомогою хімічного мутагенезу отримали декілька мутантів соняшнику, які характеризувались у 3-5 разів вищим рівнем поглинання та виносу таких важких металів як кадмій, цинк та свинець, що може стати корисним для фіторемедіації забруднених земель.

J. Encheva та ін. [40] індукували форми соняшнику з новими морфологічними та біохімічними ознаками, а також стійкістю до деяких патогенів, після обробки зародків ультразвуком.

V. Lyakh та ін. [41] за обробки незрілого насіння соняшнику етилметансульфонатом (ЕМС) спостерігали прояв хлорофільних химер в достатньо великій кількості, їх частота зростала як зі збільшенням концентрації мутагену, так і експозиції. При збільшенні концентрації до 0,1 % від 30 до 40 % рослин мали хлорофільні химери.

Як повідомляє S. J. Jambhulkar та ін. [42] соматичні мутації можуть виникати як спонтанно, так і при індукуванні різними факторами. В більшості випадків мутації можна спостерігати в M₁ у дослідженнях з індукованого мутагенезу, де вони виступають тестом на ефективність проведеної обробки.

А. В. Анащенком [43] був зроблений висновок, що найбільш важливим ефектом фізичних та хімічних мутагенів є їх

властивість індукувати велику кількість рецесивних генів і цитоплазматичних мутацій. За його даними для соняшнику хімічні мутагени є більш ефективними, ніж фізичні.

А. А. Калайджян та ін. [44, 45] проводили дослідження щодо впливу хімічних мутагенів на соняшник. Вони створили генетичну колекцію зі 150 мутантів, які відрізняються за одним або кількома ознаками. Взявши за основу ці мутанти, вони створили 12 різних моделей соняшнику. В результаті обробки насіння 0,08 %-ним розчином нітрозоетилсечовини (НЕС) ними було отримано мутант із дуже коротким стеблом. Після обробки насіння соняшнику 0,01 % і 0,05 %-ним розчином протягом 18 годин вони отримали форми соняшнику, у яких рівень перезимівлі склав 63 % (М-1248), 58 % (М-1976) і 52 % (М-2002), а один з цих мутантів (М-1701) мав тривалість вегетації всього 45 днів. Також ними було отримано компактоїдні мутанти з високим вмістом олії (56–57 %), мутанти з крупним насінням, з коротким черешком листка і мутант з пилком білого кольору.

Слід відзначити внесок L. Velasco et al. [46], які обробили чотири сортозразки Передовик розчином етилметансульфоната і отримали мутанти з підвищеним вмістом пальмітинової кислоти в поколінні M_1 і M_2 (5 – 29 %).

А. Berville et al. [47] за допомогою гамма-променів і хімічних мутагенів отримали мутанти, стійкі до гербіцидів біфенокс і гліфосат. С. А. Sala et al. [48] шляхом індукції мутацій розчином етилметансульфонату отримали мутанти, толерантні до імідазолінонів.

S. J. Jambhulkar, D. S. Joshua [49] за обробки насіння сорту Сурья чотирма дозами гамма-променів (доза 200 Гр індукувала найбільшу кількість мутантів), отримали 27 морфологічних мутантів у поколінні M_2 . Серед цих мутацій були і нові ознаки, такі як жовті жилки листа, фасціації, зморшкуватість листка, зигзагоподібне стебло, звивисті язичкові квітки, поява рильця і коричневої плями.

Ж. Encheva et al. [50] обробили ізольовані незрілі зародки гама-променями (^{137}Cs) у дозі 5 Гр та отримали мутанти зі зна-

чною мінливістю висоти рослин, діаметра стебла, діаметра кошика, вмісту олії в насінні і маси 1000 насінин.

S. Jagadeesan et al [51] у результаті обробки двох генотипів соняшнику різними дозами гама-променів зробили висновок про зниження схожості насіння і відсотка виживаності мутантних рослин у поколінні M_1 . У поколінні M_2 спостерігали збільшення середніх значень і мінливості за висотою рослин, урожаєм насіння і вмістом олії.

M. Christov [52] досліджував вплив мутагенів і виділив ряд мутантів у поколіннях M_1 , M_2 , M_3 , M_4 і M_5 . Він обробив насіння культурного сорту ВНИИМК 8931 гама-променями (150 Гр – ^{60}Co). Одержаний мутант M95-674 характеризується модифікованими листками і листовими черешками.

Обнадійливі результати, повідомляє D. Skoric [53], з використанням мутагенезу в поліпшенні якості олії, а саме в зміні співвідношення вмісту жирних кислот.

Огляд багатьох літературних джерел, показав що морфологічні ознаки є найчастішим об'єктом мутацій у соняшнику.

Шляхом мутагенезу M. Fambrini, C. Pugliesi [54] отримали хлорозну апікальну частину, яка проявлялася у вигляді жовтих сім'ядолей, зеленого кольору першої пари справжніх листків як наслідок апікальна частина ставала жовтою.

Стосовно стійкості соняшнику до хвороб використання індукованих мутацій поки не приносить очікуваних результатів. Позитивні результати отримані M. F. De Oliveira et al [55] і J. Encheva et al [56] лише по стійкості до *Alternaria helianthi* і *Orobanche*.

Мутагенні фактори впливають на біохімічні процеси в насінні, що призводить до порушення обміну речовин, виникненню невластивих організму змін, які в свою чергу впливають на процеси життєдіяльності насіння, а також і на організм, що розвивається з них. Хромосомні аберації є одним з надійних показників пошкоджуючої дії мутагенів і основним показником генетичної мінливості організмів на клітинному рівні.

За даними W. Gottshalk [57] мейоз у вищих рослин контролюється генами *As* (відповідають за кон'югацію гомологіч-

них хромосом), *Ds* (впливають на виникнення і частоту мутацій) і *ms* (викликають порушення мейозу в мікросопорогенезі).

Х. А. Хакімовим [58] доведено, що однією з головних ланок формування обмінних аберацій є гомологічна рекомбінація. Кількість первинних ушкоджень ДНК, що ініціюють утворення хромосомних аберацій, як правило, на 2–3 порядки перевищує число кінцевих ефектів, тобто розривів і обмінів хромосом.

Як встановив D. Škorič [59], вивчення залежності цитогенетичної активності від генотипу викликано необхідністю пошуку нових високомутабельних сортів-популяцій та гібридів. Серед різноманіття вивчених мутагенів, досліджених в широкому діапазоні концентрацій, найбільш ефективними в індукції хромосомних перебудов виявилися γ -промені, зі збільшенням дози яких значно зростають кількість пошкоджених клітин і число перебудов на одну клітину.

Широка генетична різноманітність є основою для створення нових сортів і гібридів з хорошою якістю і високою врожайністю. Протягом останніх років історії мутаційних досліджень широкий спектр методів і підходів були розроблені, щоб збільшити ймовірність прояву бажаних мутацій.

О. Arslan et al [60] встановили, що в результаті обробки насіння соняшнику сорту Ekiz 1 гама-променями в дозах 10, 20, 30, 40 і 50 Гр отримано хромосомні аберації, в тому числі уніваленти, мультіваленти і злипання в діакінезі, відставання і злипання в метафазі I, мости і аутсайтери в анафазі і телофазі I-II і мікроядра в телофазі II. Зі збільшенням дози опромінення зростає частота аномалій.

Р. Prabakaran, S. Jayakumar [61] досліджували вплив гамма-променів (доза опромінення 10, 15, 20, 25 Гр, джерело опромінення ^{60}Co) і ЕМС (0,5, 0,1, 0,15, 0,2 і 0,25 % концентрації) на поведінку хромосом в мейозі в M_1 соняшнику сорту СО-4. Зі збільшенням дози / концентрації обох мутагенів частота хромосомних аберацій зростає, гама-промені провокують більший відсоток хромосомних порушень у порівнянні з хімічним мутагеном ЕМС.

S. Svejić зі співробітниками обробили самозапилені лінії гамма-променями, швидкими нейтронами і в розчині етил-метансульфоната та виділили безліч цінних мутантних форм – раннє цвітіння (L3ME), дві низькорослі (L2MS и R1MS) і одну високорослу (R3MT), дві з більш високим вмістом олії (L1MO и R2MO) і одну з розгалуженим стеблом (L4MBr) [62, 63].

P. Vijayata зі співробітниками вивчали дію хімічних мутагенів (0,05 %, 0,10 % і 0,15 % для EMS і 0,01 %, 0,02 % і 0,03 % для SA) і гама-променів 10 Гр, 20 Гр і 30 Гр на проростання та польову схожість насіння сортів соняшнику "Бхану" і "СС-56" і прийшли до висновку, що обидва сорти соняшнику відреагували депресивно на обробку мутагенами [64].

У книзі під редакцією Martinez-Force Enrique та ін. (2015) цілий розділ присвячений досягненням, проблемам і перспективам мутагенезу соняшнику [65].

N. B. Tomleкова в науковій роботі «View Induced Mutagenesis for Crop Improvement in Bulgaria» аналізує дослідження та їх застосування по індукованому мутагенезу в селекції рослин, в тому числі і соняшнику, різних болгарських сільськогосподарських науково-дослідних інститутів протягом останнього півстоліття [66].

S. Kumar та N. Vanakar зі співробітниками досліджували вплив гамма-променів (10 Гр, 15 Гр і 20 Гр) в M_1 поколінні соняшнику (*Helianthus annuus* L.) на цінні господарські ознаки батьківських ліній відомих гібридів соняшнику RSFH-130 (CMS-104B і R630), RFSH-1 (CMS-103B) і KBSh-44 гібрид (CMS-17B) і встановили залежність мінливості ознак від дози мутагену [67].

J. R. Lofgren, N. V. Ramaraje-Lers, обробивши насіння соняшнику різними дозами хімічних супермутагенів, отримали окремі рослини з раннім строком цвітіння та стійкістю до соняшникової іржі в M_2 і M_3 [68].

Незважаючи на значну увагу попередніх дослідників щодо покращення цінних господарських ознак соняшнику, на теперішній час важливим залишається пошук ефективних шляхів

добору селекційно-цінного матеріалу з високими донорськими властивостями за якістю.

Таким чином, для створення конкурентоздатних гібридів, які б відповідали сучасним запитам виробництва, необхідно створювати лінії та гібриди, які поєднують високий рівень урожайності, стійкість до збудників хвороб, адаптованість до різних агроекологічних умов та високу якість продукції. Створення таких ліній та гібридів можливе лише за умови наявності різноманітного вихідного матеріалу з високими донорськими властивостями.

Розширення генетичного потенціалу вихідного матеріалу для селекції соняшнику є перспективним напрямком досліджень, одним із способів вирішення цього питання є індукований мутагенез, завдяки непередбачуваності його дії на генотип тієї чи іншої вихідної форми.

Проаналізувавши світові дослідження з мутагенезу [69, 70] ми прийшли до висновку, що дослідження з індукованого мутагенезу залишаються актуальними і на теперішній час.

Контрольні запитання

1. Що таке мутаційна селекція. Дати пояснення.
2. Хто є творцем теорії мутаційної мінливості?
3. У чому полягає цінність соняшnikової олії?
4. Яка мутація зображена на картині Ван Гога «Соняшники»?
5. Які мутагени, за даними А. В. Анащенка, є більш ефективними для соняшнику?
6. Чи ведуться дослідження з мутаційної селекції в Україні?
7. Хто є автором сорту-популяції соняшнику Первенець? Основні характеристики сорту-популяції.

2. МЕТОДИ, ВИДИ, СПОСОБИ, ПРИРОДА ТА СПЕЦИФІКА ДІЇ ІНДУКОВАНОГО МУТАГЕНЕЗУ

Мутації є основним джерелом спадкової мінливості – одного з факторів еволюції організмів. Завдяки мутаціям з'являються нові алелі (їх називають мутантними). Більшість мутацій шкідлива для рослин, оскільки вони знижують їх пристосованість до умов існування. Проте нейтральні мутації за певних змін середовища існування можуть виявитися корисними для рослин.

Мутагенез – це виникнення нової ознаки під впливом мутагенного фактора. Мутагенними факторами служать в цілому рідкісні хімічні сполуки, під дією яких організми здобувають нові ознаки і якості. Проте активність більшості з них дуже низька або супроводжується небажаними хромосомними перебудовами.

Види мутагенезу:

- природний (спонтанний), що відбувається внаслідок дії зовнішніх чинників середовища або фізіолого-біохімічних змін у живому організмі;

- штучний (індукований), зумовлений спрямованою дією різних фізичних або хімічних чинників для одержання мутацій.

Найважливішими характеристиками мутагенезу є частота виникнення мутацій та їх специфічність (рис. 2).

Як правило, хімічні і фізичні мутагенні чинники навіть за високої частоти характеризуються низькою специфічністю. Штучний мутагенез залежить від дози і концентрації чинника (мутагена), тривалості його дії, наявності систем репарації пошкоджень у генетичному матеріалі (ДНК), а також відповідності мутацій конкретним умовам середовища (адаптивні мутації). Мутагенез може проявлятися відразу після дії чинника або із затримкою у часі, яка може тривати навіть кілька поколінь.

Способи мутагенезу:

1. Неспрямований мутагенез.

Методом неспрямованого мутагенезу до послідовності ДНК вносяться зміни з певною ймовірністю.

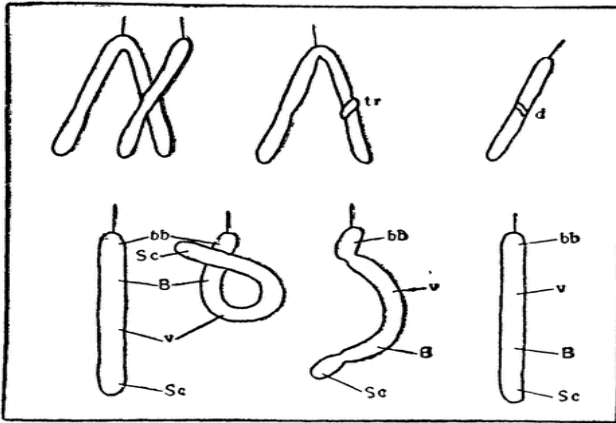


Рис. 2. Схема виникнення мутації

Верхній ряд — утворення транслокацій (*tr*) і делецій (*d*);

Нижній ряд — утворення інверсії; *Sc*, *v*, *B*, *bb* — символи різних генів.

Мутагенними факторами можуть бути різноманітні чинники – хімічні речовини, ультрафіолет, радіація. Після отримання мутантних організмів здійснюють виявлення (скринінг) та добір тих, які задовольняють мету мутагенезу.

2. Спрямований мутагенез.

При спрямованому (сайт-специфічному) мутагенезі зміни у ДНК вносяться у наперед відомий сайт. Для цього синтезують короткі одноланцюгові молекули ДНК (праймери), комплементарні цільовій ДНК за виключенням місця мутації.

3. Мутагенез за Кункелем.

Для бактеріальної плазміди (позахромосомної кільцевої ДНК) отримують уридинову матрицю, тобто таку саму молекулу, в якій залишки тиміну замінено на урацил. Праймер утворюють на матриці, проводять його добудову *in vitro* за допомогою полімерази до кільцевої ДНК, яка є комплементарною уридиновій матриці. Трансформують дволанцюгову гібридну ДНК бактеріальної клітини, всередині якої уридинова матриця руйнується як чужорідна та на мутантній одноланцюговій кільцевій ДНК добудовують другий ланцюг.

4. Мутагенез за допомогою полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР).

ПЛР дозволяє здійснювати сайт-спрямований мутагенез з використанням пари праймерів, які несуть матрицю, а також випадковий мутагенез. В останньому випадку помилки у послідовність ДНК вносяться полімеразою в умовах, які знижують її специфічність [71].

Індукований мутагенез має важливе значення серед генетичних методів селекції, що використовуються при створенні нових високоврожайних, комплексно цінних ліній та гібридів.

Усі мутагенні фактори, які застосовуються на соняшнику та інших культурних рослинах для отримання нових форм та вивчення мутаційного процесу поділяються на три групи: фізичні, хімічні та біологічні. Найбільш поширеними є фізичні і хімічні.

Об'єктом обробки мутагенами переважно є насіння, іноді пилок, бульби, живці з бруньками і т. д. Оптимальні дози мутагенів визначають у попередніх і потім у більш широких наступних дослідках. Обробку проводять у водних розчинах, останнім часом з добавкою органічних розчинників, і в газовій фазі мутагенного продукту (в ексикаторі). Пилок обробляють у газовій фазі з наступним запиленням. Живці і бульби обробляють у мутагенних розчинах і в газовій фазі. Насіння обов'язково обробляють без попереднього замочування, суше. Всі ці види впливу викликають появу нових ознак і властивостей. Уже в першому поколінні вдається отримати до 10-15 % рослин з гомозиготними (однорідними) за мутаціями насінням, що становить важливе фундаментальне досягнення хімічного мутагенезу в генетиці. Появу гомозигот в першому поколінні викликано оригінальним механізмом хімічної мутагенної атаки [72].

У генетичному матеріалі всіх культурних рослин є великі ресурси ще невикористані – через рідкість спонтанних мутацій більшості генів. В результаті позитивних мутацій частина біологічних структур стає більш продуктивною.

При повторній обробці концентруються бажані ознаки за рахунок декількох послідовних мутацій і напрямок добору мо-

жна круто змінити. Перевага хімічних мутагенів перед радіацією полягає у тому, що виявлено хімічні мутагенні засоби, які здатні проникати в дуже чутливі і стрункі системи генного матеріалу і не викликати при цьому зміни руйнування на хромосомному рівні [73, 74].

2.1 Мутаційна мінливість і типи мутацій

При мутаційному процесі утворюються спадкові зміни в різних хромосомах і органелах клітини. Після відкриття молекулярної будови ДНК під мутаціями почали розуміти зміну в будові і, конкретно, в розташуванні нуклеотидів у ланцюзі ДНК. У результаті цього проявляються успадковуванні мутантні форми, які несуть нові змінені ознаки і властивості рослин. Таким чином створюється новий вихідний матеріал для селекції, який часто забезпечує прискорене створення нових ліній та сортів з корисним поєднанням важливих ознак і властивостей.

Всі мутації поділяються на три типи: геномні, хромосомні і генні.

1. Геномні мутації. Вони утворюються за рахунок зміни числа хромосом: а) мутації зі збільшенням числа хромосом, кратного галоїдному набору: $2n+n=3n$; б) за рахунок втрати чи прибавки до нормального набору однієї чи декількох хромосом: $2n+1$; $2n-1$; $3n+1$; $3n-1$; $4n+1$; $4n-1$. Це так звана анеуплоїдія, вона часто спостерігається в результаті дії іонізуючого випромінювання на рослини в період мейозу.

2. Хромосомні мутації (аберації). Це тип мутацій, при яких зміни в лінійному порядку розташування генів можуть контролюватись під мікроскопом. Хромосомні перебудови діляться на декілька груп:

1) Транслокація – переміщення ділянки однієї хромосоми в іншу, зазвичай не гомологічну хромосому, яке викликає зміну груп щеплення;

2) Інверсія – зміна послідовності розташування щеплених генів всередині хромосоми за рахунок розвороту на 180° окремої її ділянки;

3) Дуплікація – подвоєння відрізка хромосоми, при якому збільшується число генів в незміненому диплоїдному наборі;

4) Делеція – випадання ділянки хромосоми, яке приводить до втрати частини генів.

3. Генні мутації (точкові). Це внутрішньогенні субмікроскопічні зміни, які відбуваються на молекулярному рівні в цистроні.

У доповнення до трьох вищеперерахованих типів мутацій введено до цієї класифікації четвертий тип.

4. Цитоплазматичні мутації. Характеризуються наявністю спадкової зміни в окремих структурних елементах цитоплазми, які зараз з'ясовані, але їх називають по різному: цитоплазмон, плазмогеном, цитогеном. [18, 75].

2.2 Радіаційний мутагенез

Перші спроби вплинути на рослини за допомогою рентгенівських або ультрафіолетових променів зробив італієць А. Пірвано у 1922 році [76]. Як повідомляє Ф. Бригс у 1925 році Г. А. Надсон та Г. С. Філіпов установили, що вплив іонізуючого випромінювання призводить до появи мутацій у нижчих грибів [77], у 1927 році Г. Меллер [78] виявив, що рентгенівські промені мають помітний вплив на частоту мутацій у *Drosophila*, а через рік Л. Стадлером було підтверджено ці дані у дослідженнях з кукурудзою та ячменем.

Успішні роботи з отримання радіомутантів пшениці (Л. М. Делоне и А. А. Сапегіним у 1928-1934 рр. [79, 80] стимулювали розвиток даного методу у Швеції, США та ін. країнах. З 1928 року О. Густафссон [2, 3] вивчав дію рентгенівських променів на ячмені, що спонукало цікавість до радіаційної генетики та мутаційної селекції у всьому світі.

Виникнення радіаційних мутацій – це доволі складний процес, який може призвести до утворення так званих хромосомних аберацій, які добре видно під мікроскопом. Одночасно з цим іде процес утворення дрібних точкових мутацій, так званих «генних» мутацій, які відбуваються на рівні ДНК.

Для отримання штучних мутацій може бути використано будь-які види іонізуючого випромінювання.

Існує два основних види іонізуючих випромінювань: електромагнітні (гама- і рентгенівські промені) і корпускулярне випромінювання.

Кращими опромінювачами, які дають рівномірне і однотипне опромінення, є джерела гама-променів: ізомери ^{60}Co (з періодом напіврозпаду 5,3 роки і енергією випромінювання 1,2-1,3 МеВ) і ізомери цезію ^{137}Cs (з періодом напіврозпаду 30 років і енергією випромінювання 0,66 МеВ).

Для проведення опромінення можуть бути використані дослідні, промислові, медичні установки, так звані «гама-пушки», або рентгенівські апарати, які облаштовані спеціальними поглинаючими фільтрами (мідь, залізо) (рис. 3).

Другим видом іонізуючих випромінювань є корпускулярне випромінювання: електрони, протони, нейтрони, дейтрони і α -частинки. Найбільший інтерес для радіоселекції мають нейтрони.

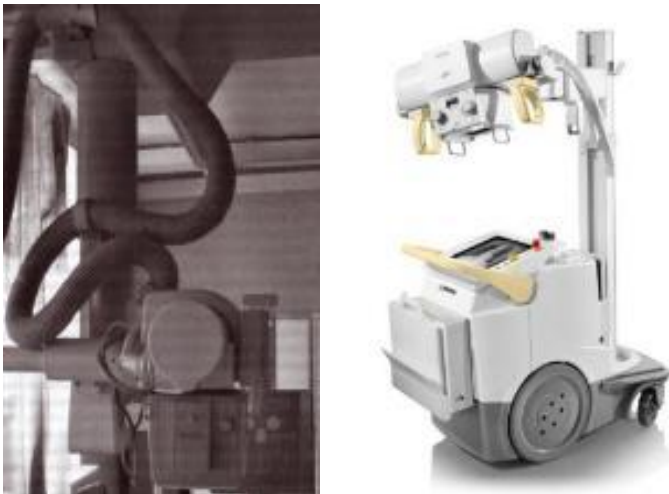


Рис. 3. Рентгенівська установка для проведення опромінення

Це частинки, які вилітають із ядер атомів в результаті певних ядерних реакцій. Наприклад, при поділі ядра урану чи плутонію.

Із інших корпускулярних частинок відомо опромінення біологічних об'єктів протонами і електронами на відповідних прискорювачах. Використання радіоактивних ізотопів ^{32}P , ^{35}S , ^{14}C за рахунок введення їх в організм у певні фази розвитку часто дає навіть кращі результати, аніж зовнішнє опромінення різними іонізуючими випромінюваннями.

При роботі з першим поколінням рослин слід враховувати той факт, що при використанні високих доз проростки із опромінених насінин ростуть лише до певної фази – початку прориву коліоптеле. В такому стані проростки знаходяться зазвичай до двох тижневого віку, а потім відбувається масова загибель, тому підраховувати сходи для визначення радіочутливості потрібно не раніше ніж через два тижні після появи сходів.

Для отримання об'єктивних даних і достатньої кількості мутацій рекомендовано для першого покоління створювати сприятливі умови для росту і розвитку рослин. В опроміненому зародку скоріше за все розвивається тканини із абсолютно здорових клітин.

Слід пам'ятати, що в першому поколінні зустрічається багато так званих «радіоморфозних» змін, які не передаються спадково до другого покоління. Тому відбір змінених рослин в M_1 , навіть в тому випадку, коли окремі рослини відрізняються хорошими господарсько-біологічними ознаками, не є перспективним. І тільки вкрай рідко в M_1 може бути виділено домінантні мутації.

Рекомендовано висівати найбільше число насінин в M_1 , однак для посіву M_2 брати з кожної рослини першого покоління невелику кількість насіння. Хороші результати можна отримати, висіваючи в M_1 не менше 1000 кожного варіанту. Тобто, бажано працювати з великим обсягом матеріалу, але слід враховувати свої можливості при різкому зростанні обсягу роботи в M_2 .

Інколи для збільшення накопичення числа мутацій насіння M_1 знову опромінюють в тій же дозі. Рослини з такого двічі опроміненого насіння представляють собою одночасно M_1 і M_2 . Цю процедуру можна повторювати ще декілька раз.

Сівбу M_2 можна проводити двома способами. Перший – з врахуванням по родинам, другий – суцільний після загального обмолочування. При першому методі насіння кожної родини висівають окремими рядками. Інколи висівають не все насіння, але не менше 20 %. При цьому в родині може виділятися зразу декілька рослин з мутацією одного і того ж гену (одна і та змінена ознака). В цьому випадку можна вже з більшою мірою впевненості вважати їх новою мутацією. Однак найбільш розповсюджених рецесивних мутацій в окремій родині повинно бути не менше $\frac{1}{4}$ змінених рослин. Якщо генотип цих рослин характеризується рецесивним геном в гомозиготному стані, тоді в наступних поколіннях (M_3 і т. д.) мутантні рослини не будуть розщеплятися, і його можна швидко включити в селекційний процес.

У випадку, якщо в M_3 насіння висівали з зовнішньо незмінених рослин із мутантної родини M_2 , гетерозиготної по мутантному гену, можуть мати місце вищеплення нових мутантів.

У випадку роботи в M_2 методом суцільного посіву насіння висівають після обмолоту всіх рослин разом. Зручніше вести добір при широкорядному способі сівби. Частоту мутантів в цьому випадку визначають за числом змінених рослин до загального числа рослин в M_2 . Обліки ведуть за фазами розвитку кожного сорту рослини. Для отримання змін якоїсь певної ознаки бажано вести добір на спеціально створеному провокаційному фоні (наприклад, стійкості до певного захворювання).

Працюючи з M_2 , слід знати, що не всі мутації, які є в опромінену матеріалі, можуть бути зразу виявленими. Встановлено, що чим вище плоідність рослини, тим менше буде відмічено мутацій в M_2 , так як виявлення рецесивної мутації можливо тільки тоді коли вона знаходиться в гомозиготному стані. Тому у рослин з високою плоідністю мутації слід виділяти лише в наступних поколіннях – M_3 , M_4 , M_5 .

При роботі з наступними поколіннями відібраних змін в M_2 виявляється, що не всі вони успадковуються, тому завжди проводиться перевірка успадкування ознак в M_3 . Для цього посів слід проводити по родинам. Аналіз спадковості в M_3 одночасно дає

можливість визначити сам характер успадкування. Так, якщо мутація рецесивна, вона не буде давати розщеплення в M_3 , M_4 .

Усі способи опромінення штучно можна розділити на чотири групи за типом застосованого джерела іонізуючого опромінення: а) опромінення на спеціально створених γ -полях (рис 4); б) опромінення на стаціонарних установках; в) опромінення від тимчасово розміщених чи пересувних джерел опромінення; г) опромінення шляхом введення всередину організму якогось ізотопу (інкорпорація) [75, 77].



Рис. 4. Загальний вигляд гама-поля: У центрі в сталевому циліндрі знаходиться джерело випромінювання ^{60}Co (кобальтова пушка) Гама-поле в Ібаракі, Японія. Фото надано Google Earth.

2.3 Хімічний мутагенез

Один з генетичних підходів заснований на хімічному мутагенезі. З його допомогою можна в короткий термін змінити спадкову природу рослини, домогтися «сплеску» у нього цінних господарських ознак [81].

Хімічний мутагенез заснований на глибокому проникненні специфічних агентів в організм і їх впливу на структуру генів – одиниць спадкової організації. Насіння, пилок, живці, бульби обробляються хімічними мутагенами, що викликають корисні і раніше невідомі спадкові зміни, які проявляються головним чином у другому поколінні. Рослини з такими ознаками можуть бути використаними в якості вихідного матеріалу в селекційній роботі. До цінних ознак належать, зокрема, підвищення врожайності, поліпшення якості насіння та інших продуктів, стійкість рослин до вилягання, хвороб і шкідників. Слово «мутація» походить від поняття зміна і означає різке ухилення або новоутворення ознак і властивостей організму під впливом зміни структури гена [82].

Перші дослідження на рослинних організмах з метою отримання спадкових змін від впливу деяких хімічних речовин провів Е. Бауер [83], але вони були забуті.

Особливо перспективні дослідження з хімічного мутагенезу проведено професором Й. А. Рапопортом і його учнями. В результаті їх робіт було відкрито багато порівняно простих сполук у вигляді неорганічних солей (KJ ; $CuSO_4$; $KmnO_4$; $Pb(NO_3)_2$; NH_3 та ін.), а також складних органічних сполук ($C_2H_5N_1(CH_3)_2SO_4$; $(C_2H_5)_2O_4$; $CONH_2$ та ін.), здатних викликати мутації у рослин [84].

Зазвичай всі мутагенні речовини за характером їх дії діляться на дві групи:

1. Викликають кратне збільшення числа хромосом (поліплоїдію). Сюди входять: колхіцин, аценафтен, гамексан, ліндан, окис азоту та ін.;

2. Викликають точкові мутації, зрідка хромосомні перебудови. До них відносяться: етиленімін, диметилсульфат, метилметансульфонат та ін.

Можна розділити всі хімічні мутагени за характером їх дії на п'ять типів:

1) Алкілюючі сполуки: етиленімін, диетилсульфат та ін.

2) Окисники, відновники і вільні радикали: азотна кислота, йод, іони перекису, марганцю та ін.

3) Акридинові барвники: профілавін, акридиновий оранжевий;

4) Інгібітори попередників нуклеїнових кислот: 5-аміноурацил, кофеїн.

5) Аналоги азотистих основ: 5-бромурацил, 5-йодурацил.

Останніми роками велику увагу приділяють опису процесів алкілювання нуклеїнових кислот. Так, Гуго де Фріз [13] вважає, що алкілмутагени викликають в ДНК ряд специфічних порушень:

1. При алкілюванні фосфатних груп відбувається процес придушення подвоєння ланцюгів ДНК. Це може викликати або включення в ланцюг ДНК якоїсь нової некомплементарної основи, або розрив ланцюга ДНК, що в свою чергу веде до перебудови хроматид.

2. При алкілюванні має місце процес, який гальмує відтворення ланцюга ДНК, у результаті чого також можуть відбуватись помилки з'єднання основ, відщеплення пуринових основ і навіть розрив ланцюга ДНК.

Мутагени другої групи – окисники, відновники і вільні радикали – є порівняно слабкими мутагенами. У результаті реакції азотистої кислоти з окремими основами нуклеїнових кислот відбувається утворення специфічних комплементарних пар основ. Наприклад, утворюється в результаті дезамінування аденіну гіпоксантин, який створює комплементарну пару не з тиміном, а з цитозином. В результаті на місце аденіну потрапляють основи, які ведуть себе як гуанін.

Мутагени третьої групи – акридинові барвники – вступаючи в комплексні зв'язки з ДНК, заважають її нормальній реп-

лікації. Завдяки цьому знову створена ДНК може отримати декілька зайвих основ.

Мутагени четвертої групи – інгібітори попередників нуклеїнових кислот. Ймовірно, що ці мутагени пригнічують синтез попередників, що викликає порушення нормальної структури ДНК. Відомо, що мутаген 5-аміноурацил пригнічує синтез тиміну, а кофеїн на тому ж об'єкті пригнічує синтез пуринів.

П'ята група – аналоги азотистих основ – викликає заміну однієї пари основ ДНК на іншу або їх випадіння, що призводить до появи нової якості. Так, мутаген 5-бромурацил заміщує тимін.

Досліджуючи шляхи дії хімічного мутагену, деякі автори (Ш. Ауербах, В. Нікіфоров [85, 81]), виділяють декілька стадій:

1. Добираючись до генетично важливих молекул ДНК, мутаген може сумісно вступати в реакцію з великим числом генетично малоцінних молекул середовища, розгубивши при цьому свій потенціальний заряд.

2. Інколи, потрапляючи всередину клітини, мутаген може вступити в зв'язок з іншими частинами живого, утворити форму навіть більш дієву, аніж вихідна.

3. На шляху до ДНК може відбуватися конкурентний захват мутагену білковими компонентами хромосоми.

4. Специфіка мутагену може проявлятися і на останньому етапі стабілізації первинної мутації.

Із хімічних мутагенних речовин, запропонованих Й. А. Рапопортом, в селекції найбільшого розповсюдження набули етиленімін, диетилсульфат, диметилсульфат, 1,4-бісдіазаоцетилбутан, нітрозометилсечовина, нітрозоетил сечовина та ін. [86].

Подальше використання обробленого насіння, їх сівба та подальший догляд, спостереження за розвитком рослин проводять в звичайних селекційно-генетичних розсадниках у полі. Перше покоління (M_1) може бути дещо пригніченим в залежності від мутагену і умов вирощування. Інколи M_1 може майже не відрізнитись від контролю і навіть мати кращий вигляд, тоб-

то має місце ефект стимуляції, особливо добре помітний в перший період розвитку рослин.

Таким чином, при хімічному мутагенезі в перший рік проявляються, як правило, спадкові зміни – хемоморфози (звичайні потворності) – і рідше справжні мутації. Матеріал M_1 завжди повинен проходити індивідуальну штучну ізоляцію, для того, щоб мати можливість у наступних поколіннях, починаючи з M_2 , виділяти в гомозиготному стані максимум мутацій, що проявляються. Подальшу роботу з хемомутантами слід вести з використанням методу індивідуального добору.

Для розширення різноманіття мутаційних явищ, збільшення спектру мутації застосовують одночасну або по чергову дію на насіння комбінації мутагенних факторів. Часто зустрічаються результати об'єднання хімічних (хімутагену) і фізичних (іонізуюче випромінювання) факторів [77, 78].

Чинники, що викликають мутації на генному рівні. У природних умовах мутація з'являється під впливом чинників зовнішнього і внутрішнього середовища і позначається терміном «природні (чи спонтанні) мутації». Причиною генних, або так званих точкових, мутацій являється заміна однієї азотистої основи в молекулі ДНК на інше, втрата, вставка, або перестановка азотистих підстав в молекулі ДНК. Мутація гена може спричинити порушення синтезу білків, що виконують пластичні функції. Генні мутації можуть бути причиною порушення транспорту різних сполук через клітинні мембрани. Вони пов'язані з порушенням функцій мембранних механізмів і з дефектами в деяких системах. Якщо мутація на генному рівні виникає при дії різних фізичних, хімічних, біологічних чинників, то це називають мутагенезом [87, 88].

Контрольні запитання

1. Дати визначення терміну «мутагенез».
2. Назвати два основні шляхи селекційного застосування штучних мутацій.
3. Які існують види мутагенезу?
4. Які існують способи мутагенезу?
5. Що є об'єктом обробки мутагенами?
6. Дати визначення терміну «ген».
7. Які є типи мутацій?
8. Які існують види іонізуючих випромінювань?
9. Які чинники викликають мутації на генному рівні?
10. Хто провів перші дослідження на рослинних організмах з метою отримання спадкових змін від впливу деяких хімічних речовин?

3. ПІДБІР ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ, МЕТОДИКА ОТРИМАННЯ І ВИКОРИСТАННЯ МУТАЦІЙ

З метою вивчення мінливості самозапилених ліній соняшнику за комплексом кількісних та якісних ознак та ефективності мутагенезу досліджувались різні лінії соняшнику, селекції Інституту рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН та СГІ НЦНС.

Обробці мутагенами піддавали насіння самозапилених ліній соняшнику:

- у дослідженнях з впливу гама-променів на соняшник насіння одноразово опромінювали гамма-променями дозами 120 та 150 Гр у камері кобальтової установки (Джерело випромінювання – ^{60}Co);

- для дослідження впливу хімічних мутагенних чинників використовували супермутаген диметилсульфат 0,01 % та 0,05 % концентраціях. Ця речовина належить до найпоширенішої і найефективнішої групи хімічних мутагенів – алкілюючих сполук, принцип дії яких полягає в алкілуванні молекули ДНК введенням метильних, етильних, амінних та інших груп [89]. Насіння ліній соняшнику обробляли водним розчином хімічного мутагену за загальноприйнятою методикою [90]. Експозиція становила 18 год, яка за даними І. П. Артемчук та В. Ф. Логвиненко [91, 92], є оптимальною для цієї групи мутагенів. Контролем було замочене в дистильованій воді насіння без використання мутагенів.

Кожна досліджувана лінія має індивідуальну реакцію на зміну умов навколишнього середовища. Самозапилені лінії селекції IP ім. В. Я. Юр'єва НААН характеризуються високою комбінаційною здатністю, урожайністю, стійкістю до стресових факторів, які перешкоджають повноцінному росту і розвитку рослин в тих чи інших кліматичних умовах.

1. *Лінія Од 973 Б* – закріплювач стерильності, однокошикова, високоросла – 154 см. Кількість листків на стеблі – 29 шт., округло-ланцетної форми, довжина пластинки до 24 см, ширина до 25 см. Кошик середній, до 20 см в діаметрі, товстий, пле-

скатої форми. Насіння середнє, чорне, вміст олії в насінні до 50 %. Стійкість до основних патогенів – висока.

2. *X808B* лінія-закріплювач стерильності створена шляхом інцухту з гібридної комбінації МВГ 75. Рослина – однокошикова, високоросла – 149,7 см. Кількість листків на стеблі – 26 шт. Лист округло – ланцетовидної форми, середній, довжина пластинки – 13,0 см, ширина – 10,7 см. Кошик – великий (24,3 см в діаметрі), плескатої форми, з кутом нахилу – 180°. Сім'янки – середні, чорні, олійність – 50,0 %. Стійкість до основних патогенів: вовчка – висока; несправжньої борошнистої роси – середня; фомопсису – середня. Тривалість вегетації від сходів до цвітіння – 66 діб.

3. *Лінія X 1002 B* створена шляхом інцухту та періодичного індивідуального добору із міжвидового гібрида № 772, отриманого з участю *Helianthus tuberosus L.*, на інфікованому вовчком фоні.

Рослини однокошикові, високорослі (160-165 см). Кількість листків до 26 шт.. Листки середні, округло-ланцетної форми, довжина пластинки до 21 см, ширина до 18 см. Кошик крупний, до 25 см в діаметрі, товстий, вигнутої форми, з нахилом 180°. Насіння середнє, чорне з темною смужкою по краю, вміст олії в насінні до 50 %.

Лінія стійка до всіх рас вовчка, фомопсису, але уражується несправжньою борошнистою росю. Період вегетації від сходів до цвітіння 65 днів. Урожайність лінії 1,67-1,83 т/га, вихід насіння понад 60 %.

4. *Лінія X 1008 B* створена шляхом інцухту із гібридної комбінації МВГ-75 Харківський 101.

Рослини однокошикові, високорослі 142,7 см. Кількість листків 24 шт. Листки округлої форми, середні, довжина пластинки – 13 см, ширина – 10,7 см. Кошик крупний 22 см в діаметрі, опуклої форми, з нахилом – 180°. Насіння – середнє, чорного кольору, зі смугами по краях, вміст олії в насінні – 50,0 %. Стійка до основних патогенів: до вовчка – висока, фомопсису – середня. Стійкість до несправжньої борошнистої роси – низька. Тривалість вегетації від сходів до цвітіння – 59 днів.

5. *Лінія Мх 524 Б* створена методом хімічного мутагенезу в результаті обробки лінії Х-503 Б водним розчином ДМС 0,08 % концентрації, при експозиції 12 годин, виділена в М₃.

Рослини однокошикові, низькорослі – 110 см. Кількість листків не більше 22 шт. Листки овально-трикутної форми, довжина пластинки – 24 см, ширина – 28 см. Кошик середній – 20 см в діаметрі, плоскої форми, кут нахилу 135°. Насіння – темно-смугосте, маса 1000 насінин – середня 60 г, вміст олії – 50,45 %. Стійкість до основних патогенів: вовчка- середня, несправжньої борошністої роси – середня, фомопсису – середня. Тривалість вегетації від сходів до цвітіння – 66 днів.

6. *Мх 845 Б* мутантна лінія соняшнику, створена методом хімічного мутагенезу в результаті обробки лінії Х 503 Б водним розчином ДМС 0,08 % концентрації, при експозиції 12 годин. Виділена в М₃.

Рослина однокошикова, низькоросла – 107 см, кількість листків на основному стеблі невелика – 22. Листок овально-трикутний, довжина пластинки 24 см, ширина – 28 см. Кошик середній (в діаметрі 20 см), плескатої форми з кутом нахилу 135°.

Насіння темне зі смужками по боках, маса 1000 насінин середня (58 г), олійність – 50,69 %. Забарвлення язичкових квіток – світло-лимонне. Стійкість до основних патогенів: вовчка – середня; несправжньої борошністої роси – середня; фомопсису – середня. Тривалість періоду від сходів до цвітіння 69 діб.

7. *Х 08-16 В* батьківська лінія – багатокошикова, центральний кошик середній, діаметром до 12 см, високоросла 141,4 см. Кількість листків 24 шт. Листки округлої форми, середні, довжина пластинки – 21 см, ширина – 19 см. Вміст олії в насінні до 45,0 %. Стійка до основних патогенів.

8. *Х 06-134 В* багатокошикова центральний кошик діаметром до 11 см. Батьківська лінія має високу комбінаційну здатність за основними цінними господарськими ознаками, стійка до двох рас несправжньої борошністої роси. Високоросла 148 см, кількість листків на основному стеблі 26 шт. Листки крупні, довжина пластинки – 25 см, ширина – 25 см. Вміст олії в насінні 50,7 %. Стійка до основних патогенів.

9. *X 06-135 В* однокошикова лінія-відновник фертильності пилку толерантний до вовчка, білої і сірої гнилей, фомопсису. Урожайність батьківської лінії – 1,86 т/га, маса 1000 насінин 26 г, олійність насіння 45,4 %. Рослини однокошикові, високорослі 154,5 см. Кількість листків 27 шт. Листки округлої форми, крупні, довжина пластинки – 33 см, ширина – 26 см. Кошик крупний до 20 см в діаметрі, опуклої форми, з нахилом – 180⁰. Насіння – середнє, чорного кольору, зі смугами по краях, вміст олії в насінні – 40,0 %. Стійка до основних патогенів.

10. *X 785 В* батьківська лінія – багатокосикова, центральний кошик неправильної форми, діаметром до 11 см. Насіння мілке, чорного кольору, вміст олії в насінні – 52,1 %. Лінія *X 785 В* стійка до несправжньої борошнистої роси і толерантна до вовчка та гнилей. Рослини низькорослі – 127 см. Кількість листків на основному стеблі не більше 26 шт.. Листки округлої форми, довжина пластинки – 20 см, ширина – 23 см. Стійка до основних патогенів.

11. *Лінія X 1334 В* рослини однокошикові, високорослі (160 см). Кількість листків до 28 шт.. Листки середні, округлоланцетної форми, довжина пластинки до 22 см, ширина до 21 см. Кошик крупний, до 25 см в діаметрі, товстий, вигнутої форми, з нахилом 180⁰. Насіння середнє, чорне з темною смужкою по краю, вміст олії в насінні до 50 %. Лінія не стійка до рас НБР, має підвищений вміст олеїнової кислоти.

12. *Лінія X 201 В* батьківська лінія – багатокосикова, центральний кошик неправильної форми, діаметром 10 см. Насіння середнє, чорного кольору, олійність насіння до 50 %. Лінія стійка до несправжньої борошнистої роси і толерантна до вовчка та гнилей. Рослини високорослі – 164 см. Кількість листків на основному стеблі не більше 24 шт.. Листки крупні округлої форми, довжина пластинки – 24 см, ширина – 25 см. лінія стійка до гербіцидів сульфонілсечовинної групи.

Планування, організація та проведення польових досліджень проводили згідно методик польових досліджень [93, 94, 95, 96].

Зразки мутантних самозапилених ліній соняшнику висівали на однорядковій ділянці площею: 20 м² у 2014 р. 40 м² у

2015 р., 50 м² – у 2016 р. стандартним методом. Ширина міжрядь 70 см та в рядку 35 см. Сівбу соняшнику проводили ручними саджалками. Густота рослин формувалась шляхом проривки, в фазі другої пари справжніх листків в кожному гнізді залишали по одній рослині. Посів проводили в оптимальні строки 1-2 декада травня, попередник – пшениця озима. Збирання проводилося вручну.

Вибрані для самозапилення мутантні рослини ізолювали пергаментними ізоляторами розміром 40 см × 50 см. за день до розкриття язичкових квіток. Всі кошики самозапиленних рослин обмолочували окремо, урожайність насіння визначали шляхом зважування та доводили його до 10 % вологості, насіння зберігали окремо з кожної рослини.

В період вегетації були проведені фенологічні спостереження за ростом і розвитком мутантних рослин, визначення польової схожості, цитологічний аналіз, заміри за такими ознаками: висота рослин (заміряли через 20 днів після закінчення цвітіння) та діаметр кошика, кількість листків на рослині (штук). Оцінку мутантних форм соняшнику проводили за такими показниками: вміст олії у насінні М₃ (%), маса тисячі насінин, визначення жирно-кислотного складу олії.

Збирання соняшнику на дослідних ділянках проводили шляхом зрізування і ручного обмолоту.

Для перевірки гіпотези про рівність середніх для двох вибірок даних використовували критерій t Ст'юдента [97, 98, 99].

Розрахунки проводили за допомогою комп'ютерної програми «Microsoft Office Excel» та «Statistica».

Методи роботи з мутантними поколіннями. Кожну пробу опроміненого або обробленого хімічними мутагенами насіння висівали на окремі ділянки. З обробленого насіння вирощували рослини М₁ урожай яких використовують для висівання в М₂. У рослин покоління М₁ у більшості випадків мутацій не спостерігали. Виявити рецесивні мутації у рослин М₁ неможливо, оскільки з двох алелів одного гена майже завжди мутує лише один алель, поряд із зміненим рецесивним алелем завжди є незмінений домінантний алель (AA – Aa). Рослини поко-

ліній M_1 збирали окремо, обмолочували і знову висівали окремо кожну родину. Усі родини M_2 , взяті від рослин M_1 , були представлені однотиповими рослинами. Далеко не всі змінені рослини в M_2 були спадковими. Перевіряли успадкованість ознак, виявлених у M_2 . Для цього відібрані в M_2 змінені форми висівали за родинами в M_3 . Аналіз M_3 дає можливість визначити крім природи мутацій і характер їх успадкування. Якщо мутація рецесивна, вона не даватиме розщеплення в M_3 і наступних поколіннях. З таким мутантом, якщо він має господарсько цінні ознаки, можна проводити подальшу селекційну роботу.

Розсадник гібридизації закладали з метою добору вихідного матеріалу для виведення нових більш продуктивних ліній та гібридів соняшнику, що відповідають запитам сучасного землеробства. В гібридизації були використані мутантні форми з константними змінами, дібрані в M_3 . Запилення проводили, шляхом збору пилку з батьківської рослини та нанесення на материнську рослину.

Облік і догляд за ростом і розвитком рослин здійснювали за методикою державного сортовипробування [100] і методикою фенологічних спостережень [101].

Особливістю ведення мутаційної селекції у соняшнику є те, що це перехреснозапильна культура, що вимагає проведення обов'язкової ізоляції. Враховуючи це, одержання вихідного матеріалу та його вивчення здійснювали за такою схемою:

Перший рік: Обробляли в кожному варіанті 700 насінин, які висівались по 250 насінин в кожному рядку. Для виявлення мутацій застосовували примусове самозапилення під пергаментними ізоляторами, доцільність і ефективність яких була доведена W. R. Singleton [102]. В кожному варіанті M_1 проводили самозапилення 100 рослин.

Другий рік: Насіння, яке зібране із самозапилених рослин, висівали індивідуально на однорядкових ділянках, на яких залишали по 12 рослин (метод Педітрі). При застосуванні методу Педітрі у перехреснозапильних культур кількість виявлених мутацій вища, ніж при застосуванні змішаних популяцій. У кожній родині M_2 самозапильовали по три-п'ять рослин [103, 104].

Третій рік: Окремими рядками висівали насіння від самозапилених рослин, залишаючи в кожному рядку по 12 рослин. У М₃ самозапилювали тільки змінені рослини.

Визначення біометричних показників. Проводили в двох несуміжних повтореннях по 10 рослин в кожній ділянці. Висоту рослин та діаметр кошика вимірювали мірною рейкою у фазі цвітіння рослин.

Маса 1000 насінин. Масу 1000 насінин визначали згідно ГОСТу. Із насіння основної культури після ретельного перемішування відраховували дві проби по 500 насінин, зважували їх з точністю до 0,01 г, переводили на масу 1000 насінин та вираховували середню масу [105].

Вміст олії в насінні. У лабораторії якості Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН визначали вміст олії в насінні соняшнику за методом С. Р. Рушковського та на лабораторному приладі ЯМР-аналізаторі АМВ-1006, що працює за методом імпульсного магнітного резонансу [106]. Для визначення вмісту олії в насінні згідно ГОСТу 10857-64 відбирався середній зразок вагою 50 г, олію виділяли етиловим ефіром із зразку перемеленого насіння 8-10 г [107, 108].

Жирнокислотний склад олії насіння самозапилених ліній визначали методом газової хроматографії метиловим ефіром жирних кислот на газовому хроматографі “Селміхром”.

Контрольні запитання

1. Обробці якими мутагенами піддавали насіння самозапилених ліній соняшнику?
2. До якої групи хімічних мутагенів належить диметилсульфат?
3. Скільки самозапилених ліній залучалося до досліджень з мутагенезу соняшнику у 2014-2016 рр.?
4. Яка основна особливість ведення мутаційної селекції у соняшнику?
5. Який метод використовують у лабораторіях для визначення вмісту олії та жирних кислот?

4. ДІЯ МУТАГЕНІВ НА МЕЙОЗ САМОЗАПИЛЕНИХ ЛІНІЙ СОНЯШНИКУ

Вивчення впливу мутагенних факторів на рослини першого покоління є необхідним етапом роботи в мутаційній селекції рослин, в результаті якого визначається ступінь шкодочинного впливу мутагенних факторів на ріст і розвиток рослин, ступінь токсичності мутагенних факторів, чутливість рослин до відповідних факторів, зв'язок показників рослин покоління M_1 з виходом мутацій та інші важливі характеристики.

Мутагенні фактори впливають на біохімічні процеси в насінні, що призводить до порушення обміну речовин, виникненню невластивих організму змін, які в свою чергу впливають на процеси життєдіяльності насіння, а також і на організм, що розвивається з них. Хромосомні аберації є одним з надійних показників, як ушкоджують, мутагени основним показником генетичної мінливості організмів на клітинному рівні.

Оскільки в даний час доведено роль хромосомних перебудов в мутаційній мінливості, ми використовували цитологічний аналіз з метою отримати підтвердження дії гамма-променів на хромосоми в M_1 самозапилених ліній соняшнику, це послужить доказом справжності отриманих мутантних форм M_3 і підвищить мінливість цінних господарських ознак у ліній соняшнику.

З приводу механізму утворення хромосомних аберацій існує багато гіпотез, але до сих пір немає єдиної думки. Хід мейозу вищих рослин контролюється генами *As* (відповідають за кон'югацію гомологічних хромосом), *Ds* (впливають на виникнення і частоту хіазм) і *ms* (викликають порушення мейозу в мікроспорогенезі).

Вивчення залежності цито-генетичної активності від генотипу викликано необхідністю пошуку нових високомутабільних сортів і гібридів. Серед широкого різноманіття вивчених мутагенів, досліджених в широкому діапазоні концентрацій, найбільш ефективними в індукції хромосомних перебудов виявилися γ -промені, зі збільшенням дози яких значно зростають кількість пошкоджених клітин і число перебудов на одну клітину, що доведено і в наших дослідженнях.

4.1 Дія диметилсульфату на мейоз M_1 соняшнику

Аналіз змін у ядрі клітини і особливо у найважливіших його структурних компонентах – хромосомах є одним з надійних тестів оцінки мутагенної чутливості рослин. Цей тест можна віднести до числа найточніших показників шкодочинної дії мутагенів, які дають можливість отримати кількісне вираження відповідної реакції на вплив хімічних мутагенів та опромінення на клітинному рівні.

Вивчення результатів першого мутантного покоління є невід'ємною частиною процесу вивчення мутантних поколінь рослин в мутаційній селекції. Вплив мутагенів призводить до зниження зав'язуваності насіння рослин в M_1 .

Atlagic, J. Повідомляє, що для ефективного використання цінних ознак мутантів у селекції необхідними є дані про їх генетичну природу. Мутанти з одним і тим же фенотипом можуть з'являтися за різних мутаційних умов: внаслідок великих хромосомних перебудов, в результаті точкових мутацій, причиною їх виникнення може бути анеуплоїдія [109].

Приблизно за 16-18 днів до цвітіння, коли кошики досягають, 2,5-3,0 см в діаметрі, в материнських клітинах пилку периферійних бутонів починається мейоз. Материнські клітини пилку самозапиленних ліній соняшнику мають нормальний диплоїдний набір ($2n = 34$) хромосом.

Цикл мейозу складається з ряду послідовних фаз, у яких хромосоми зазнають певних змін.

Порушення в мейозі в материнських клітинах пилку виражалися в основному у відставанні хромосом при формуванні метафази або при розходженні їх в анафазі. Хромосоми, які відставали, розміщувалися уздовж веретена, викиду хромосом в цитоплазму клітини не спостерігалось. Проте більша частина хромосом, які відстали, в анафазі I підтягувалися до полюса веретена і нормально включалися в ядро.

У другому поділі мейозу спостерігалися в основному ті ж відхилення в поведінці хромосом, що і в першому. У метафазі II спостерігалися вибивання із метафазної пластинки та несиметричне розходження хромосом до полюсів.

Клітини з порушенням стану хромосом спостерігали на стадії анафази II. На цій стадії мейозу переважали клітини з відстаючими хромосомами, незначна кількість клітин було з мостами.

Після закінчення першого поділу мейозу в МКП між двома дочірніми ядрами клітинної перегородки не утворюється.

Після другого поділу виникають всі чотири клітини одночасно, шляхом закладення борозенок від периферії до центру і перешнуровуванням протопласта материнської клітини на окремі мікроспори.

Другий поділ мейозу у соняшнику закінчується утворенням тетрад по симультанному (одночасному) типу з тетрадричним розташуванням мікроспор у тетраді.

Незважаючи на наявність аномалій в мейозі, у мутантних ліній соняшнику переважали зовні нормально розвинені тетради. Також спостерігалися монади, діади, тріади, пентади але їх відсоток був незначний.

Таким чином, дослідження поведінки хромосом в мейозі у M_1 соняшнику показало, що незважаючи на перший погляд повну кон'югацію хромосом у профазі I, наступні стадії мейозу проходили з порушеннями.

Проаналізувавши мейоз у M_1 соняшнику, можна зробити висновок про суттєвий вплив мутагену на мейоз у порівнянні з контролем, оскільки відсоток клітин з порушеннями у порівнянні з контрольним варіантом був значним. Так у лінії X06-135B частота порушень у контролі становить 0,07 %, у варіанті ДМС 0,01 % відсоток клітин з порушеннями складає 6,78 %, у концентрації ДМС 0,05 % – 21,01 %, що дає нам підстави говорити про суттєвий вплив мутагену на нормальний хід мейозу. Такі ж результати про вплив диметилсульфату були і в інших трьох зразків (рис. 5).

Найбільший відсоток клітин з порушенням у всіх досліджуваних варіантів спостерігався у метафазі II (у ♂ X06-135B ДМС 0,05 %) виявлено 58,14 % клітин з порушенням), це були в основному клітини з несиметричним формуванням метафазної пластинки.

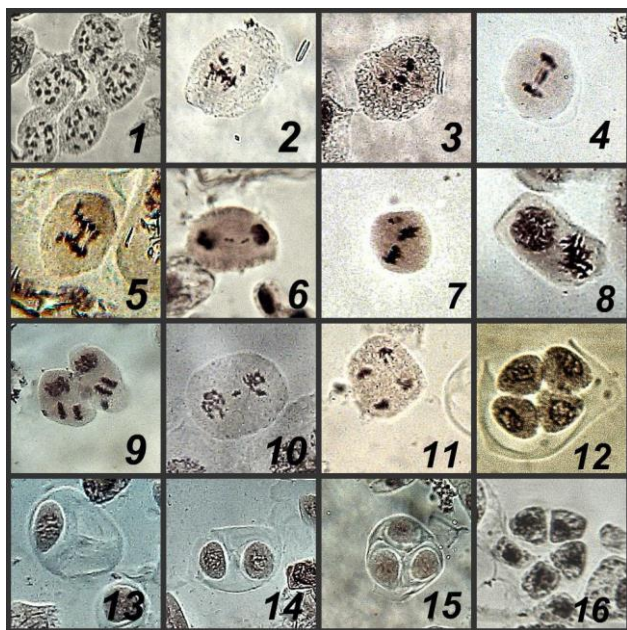


Рис. 5. Мікрофотографії мейозу у M_1 самозапилених ліній соняшнику:

1 – 17 бівалентів у діакінезі, 2, 3 – хромосоми поза метафазною пластинкою, 4, 5 – мости з хромосомами, що відстають, в анафазі I, 6 – хромосоми, що відстають, у анафазі I, 7 – хромосома поза метафазною пластинкою у метафазі II, 8, 9 – несиметричне розходження хромосом у другому поділі мейозу, 10 – відставання (злипання) хромосом та утворення мультивалентів в метафазі II; 11 – відставання хромосом у анафазі II, 12 – нормальна тетрада, 13 – монада, 14 – діада, 15 – тріада, 16 – пентада.

У анафазі I також спостерігалася значна кількість клітин з порушеннями – мости та відставання хромосом (♀ X1002Б ДМС 0,01 %) – 26,98 % клітин з порушенням анафазу I).

Дослідження показали, що в різних пиляках однієї квітки, а також в різних пилюкових гніздах одного пиляка поділ в материнських клітинах пилюк протікає несинхронно.

Навіть у межах одного гнізда пиляка синхронність поділу виражена нечітко. Особливо асинхронно проходить процес мейозу материнських клітин пилюк в цілому по кошику. На-

приклад, у той час як у пиляку крайових квіток кошика спостерігаються тетради мікроспор, у центральних квітках – материнські клітини пилку в профазі I, то в клітинах проміжних між цими крайніми групами квіток відбувається перший і другий поділ мейозу. Таким чином, в пиляках квіток одного кошика можна одночасно спостерігати всі фази мейозу в материнських клітинах пилку, від початку до повного завершення [110].

4.2 Особливості дії гама-променів на мейоз M₁ соняшнику

Вплив γ -променів на генотип лінії закріплювача стерильності соняшнику X1008 Б є істотним, оскільки частка клітин з порушеннями при опроміненні в дозі 120 Гр становила $15,84 \pm 1,09$ % і в дозі 150 Гр – $20,38 \pm 1,14$ %, що значно перевищує контрольний варіант ($0,07 \pm 0,07$ %). У лінії X1008Б, обробленої ДМС, частота клітин з порушеннями в мейозі була менше, ніж у досліді з фізичним мутагеном, проте значно вище, ніж в контролі.

У контрольного зразка лінії X 1002Б були досліджені 1219 клітин на різних стадіях мейозу, з них виділено $0,16 \pm 0,11$ % клітин зі спонтанними мутаціями. У дослідженнях за хімічним мутагенезу в залежності від концентрації мутагену ДМС 0,01 % і ДМС 0,05 % виявлено клітин з хромосомними абераціями $13,63 \pm 1,02$ % і $15,49 \pm 1,12$ % відповідно. Однак γ -промені викликали більший вихід клітин з порушеннями мейозу у того ж зразка X 1002Б – у варіантах опромінення 120 Гр і 150 Гр виділені $16,81 \pm 0,95$ % і $24,52 \pm 1,12$ % клітин з порушеннями відповідно. При цьому у варіантах з γ -опроміненням великим є відсоток тетрад з порушеннями в порівнянні з варіантами обробки ДМС. Так, при дозі опромінення 120 Гр частка тетрад з порушеннями становила $10,91 \pm 1,49$ %, 150 Гр – $13,73 \pm 1,70$ %, тоді як в варіантах обробки ДМС в концентрації 0,01 % – $5,70 \pm 1,01$ %, 0,05 % – $6,58 \pm 1,07$ % відповідно.

В M₁ гомозиготної лінії (відновника фертильності пилку) X 08-16В виявлено також значний відсоток клітин з порушен-

нями в мейозі. При опроміненні в дозі 120 Гр таких клітин було $15,79 \pm 0,92 \%$, в дозі 150 Гр - $21,42 \pm 1,02 \%$, що значно перевищує відсоток клітин з порушеннями у контрольного варіанту - $0,19 \pm 0,11 \%$. Порушення в основному проявлялися в відставанні хромосом при формуванні метафазної пластини в метафазі II (рис. 6).

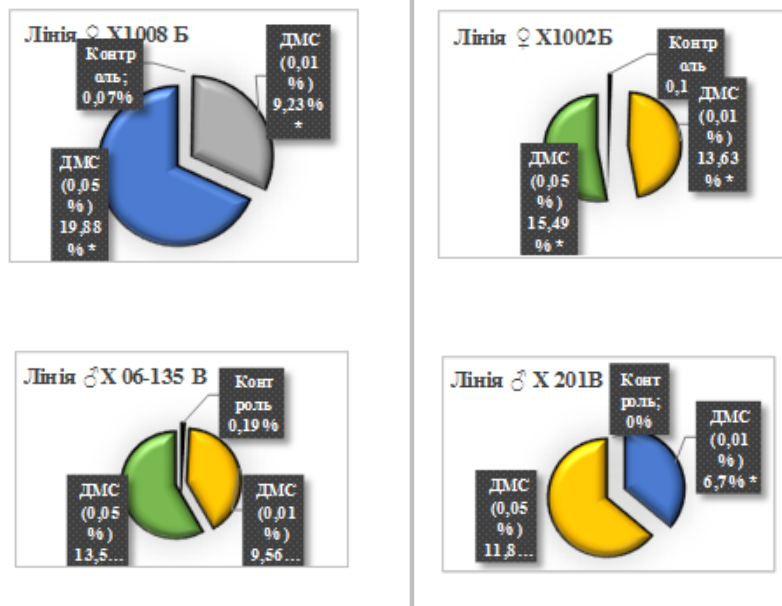


Рис. 6. Частота материнських клітин пилку з порушеннями на різних стадіях мейозу в М1 соняшнику, 2014 р.

*Примітка – достовірно відрізняється від контролю при рівні достовірності $P_{0,99}$

Зокрема, при опроміненні дозою 120 Гр частка клітин з окремими фрагментами хромосом становила $37,0 \pm 3,41 \%$, 150 Гр - $35,77 \pm 2,90 \%$. При розходженні до полюсів в анафазі I відсоток порушень в залежності від дози опромінення був - 120 Гр $16,46 \pm 2,95 \%$, 150 Гр - $27,70 \pm 3,68 \%$. В результаті численних порушень вихід дефектних тетрад склав при опроміненні в дозі 120 Гр $11,69 \pm 1,21 \%$, 150 Гр - $16,0 \pm 1,34 \%$.

Слід відзначити високий відсоток материнських клітин пилку (МКП) з порушеннями у дослідного зразка X 201В в залежності від дози опромінення. Так, у варіанті опромінення 120 Гр відсоток МКП з порушеннями був $18,78 \pm 1,10$ %, 150 Гр – $25,26 \pm 1,27$ %. Як і у інших зразків, мейоз проходив зі значними відхиленнями, проте вихід тетрад з порушеннями в процентному співвідношенні був вищим і склав при опроміненні 120 Гр $16,81 \pm 2,03$ %, 150 Гр – $27,10 \pm 2,18$ % (рис. 7).

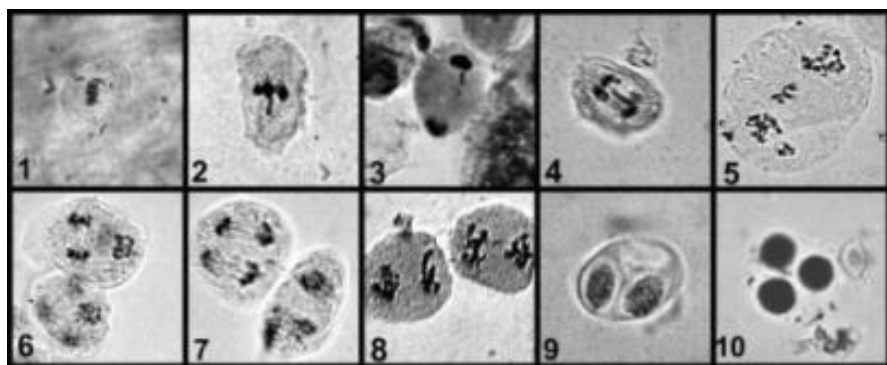


Рис. 7. Порушення мейозу в M_1 соняшнику внаслідок обробки насіння гамма-променями (120 Гр і 150 Гр):

1, 2 – окремі фрагменти хромосом в метафазі I; 3 – хромосоми аутсайтери в анафазі I; 4 – мости в анафазі I; 5 – відставання (злипання) хромосом та утворення мультивалентів в метафазі II; 6 – несинхронне розходження хромосом до полюсів в анафазі II; 7 – мости з хромосом в анафазі II; 8 – деформації при розходженні хромосом до полюсів в анафазі II; 9 – діада; 10 – тріада

У порівнянні з опроміненням, обробка хімічним мутагеном забезпечила менші показники. Так, при обробці цієї ж лінії X 201В мутагеном ДМС отримали менший, ніж при опроміненні, відсоток тетрад з порушеннями (ДМС 0,01 % – $1,55 \pm 0,51$ %, ДМС 0,05 % – $5,48 \pm 1,09$ %), незважаючи на високий загальний відсоток клітин з порушеннями на всіх стадіях мейозу – ДМС 0,01 % – $6,70 \pm 0,67$ %, ДМС 0,05 % – $11,87 \pm 0,89$ % (табл. 1).

Таблиця 1. Частота МКП з порушеннями на різних стадіях мейозу у M₁ соняшнику в результаті дії γ -променів, 2014 р.

Доза γ - опромінення, Гр	Вивчено клітин на різних стадіях мейозу						Метафаза I		Анафаза I		Метафаза II		Анафаза II		Тетради
	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього	% з пору- шеннями P±Sp	Всього
♀ X 1008 Б															
Контроль	1413	0,07±0,07	302	0	219	0	163	0	226	0	503	0,39±0,28*			
120	1130	15,84±1,09*	486	10,70±1,40*	99	27,27±4,47*	142	26,06±3,68*	93	30,11±4,76*	486	7,16±1,17*			
150	1251	20,38±1,14*	126	12,70±2,97*	104	25,0±4,25*	232	42,24±3,24*	119	20,17±3,68*	670	13,58±1,32*			
♂ X 1002Б															
Контроль	1219	0,16±0,11	213	0	112	0	119	0	66	0	719	0,14±0,14*			
120	1559	16,81±0,95*	675	13,48±1,31*	234	21,37±2,68*	120	50,0±4,56*	90	36,67±5,08*	440	10,91±1,49*			
150	1472	24,52±1,12*	550	22,91±1,79*	177	37,29±3,63*	147	43,54±4,09*	190	25,79±3,17*	408	13,73±1,70*			
♂ X 08-16 В															
Контроль	1592	0,19±0,11	421	0	164	0,61±0,61*	192	0,52±0,52*	108	0	707	0,14±0,14*			
120	1583	15,79±0,92*	404	13,12±1,68*	58	16,46±2,95*	200	37,0±3,41*	111	12,61±3,15*	710	11,69±1,21*			
150	1611	21,42±1,02*	342	22,81±2,27*	148	27,70±3,68*	274	35,77±2,90*	97	24,74±4,38*	750	16,0±1,34*			
♂ X 201В															
Контроль	1298	0	315	0	232	0	57	0	25	0	669	0			
120	1267	18,78±1,10*	376	18,88±2,02*	111	27,93±4,23*	177	21,47±3,09*	264	15,53±2,23*	339	16,81±2,03*			
150	1168	25,26±1,27*	392	15,56±1,83*	144	32,64±3,91*	127	44,09±4,41*	88	20,45±4,30*	417	27,10±2,18*			

Примітка * – достовірно відрізняється від контролю при рівні достовірності $P < 0,09$

Слід відзначити високий відсоток материнських клітин пилку (МКП) з порушеннями у дослідного зразка Х201В в залежності від дози опромінення. Так, у варіанті опромінення 120 Гр відсоток МКП з порушеннями був $18,78 \pm 1,10$ %, 150 Гр – $25,26 \pm 1,27$ %. Як і у інших зразків, мейоз проходив зі значними відхиленнями, проте вихід тетрад з порушеннями в процентному співвідношенні був вищим і склав при опроміненні 120 Гр $16,81 \pm 2,03$ %, 150 Гр – $27,10 \pm 2,18$ % (рис. 7).

Порівняно з опроміненням, обробка хімічним мутагеном забезпечила менші показники. Так, при обробці цієї ж лінії Х201В мутагенів ДМС отримали менший, ніж при опроміненні, відсоток тетрад з порушеннями (ДМС 0,01 % – $1,55 \pm 0,51$ %, ДМС 0,05 % – $5,48 \pm 1,09$ %), незважаючи на високий загальний відсоток клітин з порушеннями на всіх стадіях мейозу – ДМС 0,01 % – $6,70 \pm 0,67$ %, ДМС 0,05 % – $11,87 \pm 0,89$ % (табл. 1).

4.2 Мейоз соняшнику в М₁-М₃ після дії мутагенів

Хімічні мутагени є ефективним засобом отримання цінних селекційних змін. Під дією хімічної сполуки диметилсульфат (ДМС) на самозапилені лінії соняшнику нами було отримано мутантні рослини за рядом кількісних та якісних ознак. Видозміни габітусу та фенотипові відхилення рослин-мутантів від контролю були викликані порушенням в мейозі. Такі порушення є одним із основних тестів на можливу мутагенність тих чи інших чинників.

Для характеристики мейозу у М₁, М₂ і М₃ ліній соняшнику досліджували в середньому 1250 клітин для кожного дослідного зразка. У лінії Х06-134 В в М₁ відсоток клітин з порушеннями становив при обробці ДМС 0,01 % – $13,48 \pm 0,97$ %, при обробці ДМС 0,05 % – $14,23 \pm 0,99$ %, при опроміненні гама-променями в дозі 120 Гр – $11,92 \pm 0,9$ %, в дозі 150 Гр – $14,89 \pm 0,99$ %, при $0,38 \pm 0,17$ % у контролю. У 2015 році в результаті вивчення мейозу в М₂ було виявлено, що відсоток клітин з порушеннями у них був меншим порівняно з рослинами М₁ (при обробці ДМС 0,01 % – $8,09 \pm 0,77$ %, при обробці ДМС 0,05 % – $8,69 \pm 0,78$ %, при опроміненні дозою 120 Гр – $5,96 \pm 0,66$ %, при дозі 150 Гр – $8,16 \pm 0,76$ % клітин з порушеннями).

У мейозі в M_3 виявлено, що частка клітин з порушеннями значно менша порівняно з першими мутантними поколіннями – при обробці ДМС 0,01 % – $3,36 \pm 0,52$ %, при обробці ДМС 0,05 % – $4,09 \pm 0,56$ %, при опроміненні дозою гама-променів 120 Гр – $4,29 \pm 0,57$ %, при дозі 150 Гр – $5,34 \pm 0,63$ %, при $0,38 \pm 0,17$ % у контролю (рис. 8). Порушення в мейозі мутантів проявлялися у відставанні хромосом при формуванні метафазної пластини, в порушенні розподілу хромосом в метафазі II, деформації метафазної пластини в метафазі I, відставанні хромосом у анафазі, несинхронному поділі на другому етапі мейозу і як результат цих порушень – утворення пентад, триад, діад (рис. 9).

4.3 Особливості методики приготування тимчасових давлених препаратів з пиляків мутантних форм соняшнику

Процес утворення мікроспор у пиляках квіткових рослин (мікроспорогенез) пов'язаний з мейозом. Мейоз можна простежити на тимчасових і постійних мікропрепаратах приготованих із молодих пиляків.

Цитологічні дослідження полягали у вивченні стану хромосом у мейозі материнських клітин пилку (МКП) ліній соняшнику. В якості досліджуваного матеріалу використовували дві гомозиготні лінії-закріплювачі стерильності та дві лінії-відновники фертильності пилку селекції IP ім. В. Я. Юр'єва НААН, попередньо оброблені хімічним мутагеном диметилсульфат у концентрації 0,01 % та 0,05 % та гама-променями у дозах 120 Гр та 150 Гр.

З кожної лінії до цвітіння ізолювали індивідуальними ізоляторами рослини з морфологічними мутаціями.

Для вивчення мейозу у соняшнику відокремлювали сегменти кошиків ($d=2-3$ см.) з пиляками, фіксували в оцтовому алкоголі (1:3) протягом 24 годин. Потім тричі промивали етиловим спиртом і залишали на зберігання в 70 % розчині етилового спирту при температурі $+ 4$ °С. Фарбування хромосом МКП проводили 2 % розчином ацетоорсеїну на протязі 12 годин. Встановлено, що пиляки соняшнику краще забарвлюються ацетоорсеїном, ніж ацетокарміном.

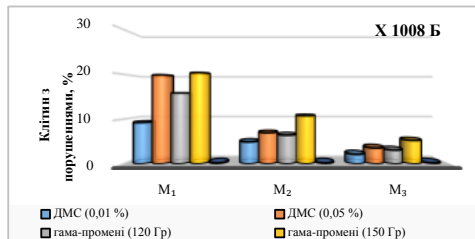
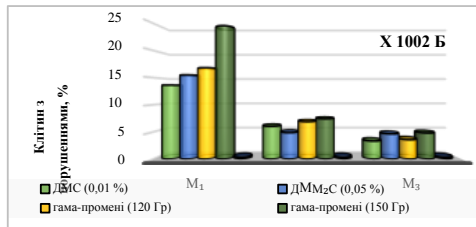
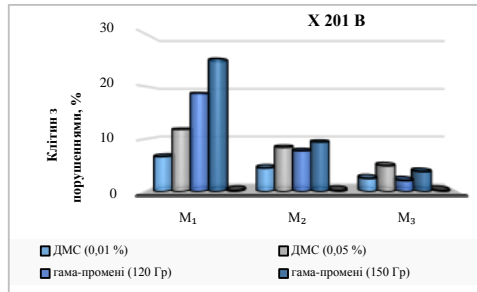
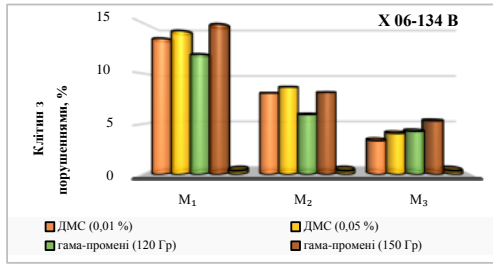


Рис. 8. Эффект дії мутагенів, з поступовою нормалізацією мейозу, на самоzapильні лінії соняшнику (закріплювачі стерильності), 2014–2016 рр.

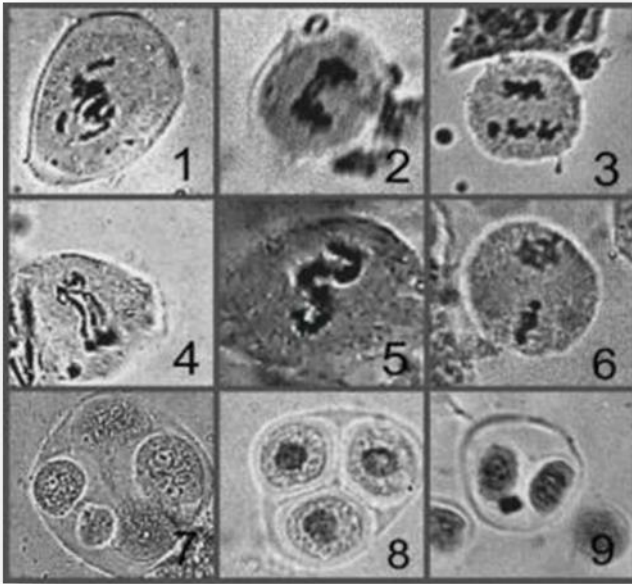


Рис. 9. Мікрофотографії мейозу в M_2 - M_3 соняшнику, 2015-2016 рр.:

1 – хромосоми поза метафазною пластиною в метафазі I; 2, 4 – мости із хромосом в анафазі II; 3 – порушення розподілу хромосом в метафазі II; 5 – деформація метафазної пластини в метафазі I; 6 – несинхронний поділ на другій стадії мейозу; 7 – пентада; 8 – тріада; 9 – діада.

Також фіксовані в етиловому спирті зразки, до фарбування, витримували на протязі 2-24 год у 4 % розчині залізоамонійних квасців ($NH_4 Fe (SO_4)_2$) (4 г $NH_4 Fe(SO_4)_2$ на 100 мл киплячої води).

Мейоз вивчали на давлених у краплі 40 % оцтової кислоти тимчасових препаратах. Особливості приготування тимчасових давлених препаратів з пиляків мутантних форм соняшнику: пінцетом видаляли пиляки з квіток; всі подальші операції проводили на предметному склі в краплі 0,5 % розчину ацетоо-

рсеїну або у 40 % розчині оцтової кислоти з метою запобігання пересихання мікропрепарату; пиляки поміщали на предметне скло та подрібнювали препарувальними голками з метою звільнення мікроспороцитів з пилкового мішку; видаляли залишки тканин оболонки пиляка; препарат накривали покривним склом та підігрівали над спиртівкою до початку кипіння; препарат роздавлювали сірником з метою розміщення клітин під склом в один шар.

Для встановлення висновків про вплив мутагенів на мейоз у клітинах рослин соняшнику використовували метафазно-анафазний метод, підраховували загальну кількість клітин у цих фазах та кількість нормальних тетрад, визначали відсоток клітин з порушеннями від загальної кількості клітин та для кожної фази окремо.

Мейоз вивчали під мікроскопом при збільшенні у $\times 40$ та $\times 100$ разів, для дослідження препаратів під збільшенням $\times 100$ разів використовували масляну імерсію (спеціальне імерсійне або кедрове масло або ж як бюджетний варіант ми використовували гліцеринове масло). Для документування результатів досліджень та їх ілюстрації використовували мікрофотографії зроблені за допомогою фотоапарата Nikon D 3200 kit VR обладнаного спеціальним адаптером Asian Micro Skope Adapter.

Контрольні запитання

1. Що є основним показником генетичної мінливості організмів на клітинному рівні?
2. Якими генами контролюється хід мейозу у вищих рослин?
3. За скільки днів до початку цвітіння в материнських клітинах пилку соняшнику починається мейоз?
4. Яка нормальна кількість хромосом у соняшнику?
5. Які порушення було виявлено в мейозі соняшнику в результаті дії гама-променів та ДМС у M_1-M_3 ?

5. ДІЯ МУТАГЕНІВ НА ПОЛЬОВУ СХОЖІСТЬ M₁-M₃ СОНЯШНИКУ

А. Yilmaz [111], Е. В. Єгоров [112], М. М. Назаренко [113] підтверджують, що мутагенні чинники можуть викликати ряд негативних явищ в рості та розвитку рослин у першому поколінні. Навіть одноразова дія мутагеном на насіння може викликати істотне зниження життєздатності організму.

У. Г. Валодзін [114] та А. С. Гераськин [115] показали, що депресія в рості та розвитку M₁ лімітує кількість отриманого матеріалу для вивчення змін у наступних поколіннях, інтенсифікує дію мутагену і є пов'язаною з частотою та спектром мутацій в наступних поколіннях, дає можливість добору домінантних мутацій, тому дослідження популяцій M₁ є актуальним.

Ряд дослідників повідомляють [116-118], що дія обробки насіння мутагенами проявляється, в першу чергу, на показниках польової схожості, виживаності, росту та розвитку, елементах структури продуктивності рослин M₁. Залежно від дози та концентрації мутагени можуть виявляти депресивну або стимулюючу дію на процеси росту та розвитку рослин M₁. У більшості випадків мутагени проявляють депресивну дію на ці показники, особливо за високих доз (концентрацій).

Відбір химерних форм M₁ суттєво збільшує частоту мутацій в M₂, що підтвердили у дослідженнях з бавовною А. Kuodemir [119], А. А. Tagiev [120], з нутом Shah Tariq Mahmud та ін. [121], з горохом L. M. Monti, [122], з льоном А. Marki і М. Bianu [123], з квасолею S. Velu [124].

Р. К. Subudhi вважає, що не існує прямої залежності між депресією рослин у M₁ та мутаційною мінливістю в наступних поколіннях [125].

Тестом чутливості рослин до дії мутагенів за результатами досліджень В. В. Хвостової [126], С. А. Валевої [127], А. Ф. Жогіна [128], В. В. Моргуна [129], В. П. Оксьом [130] може бути польова схожість рослин M₁.

В результаті дії мутагенів на насіння самозапилених ліній соняшнику за ознакою польова схожість у першому поколінні

спостерігався негативний вплив на рослини залежно від виду мутагену і його концентрації. За результатом дослідження впливу двох мутагенів на польову схожість насіння M_1 соняшнику встановлено, що гама-промені в дозах 120 Гр, 150 Гр мають більший негативний вплив на схожість порівняно з ДМС у концентраціях 0,01 %, 0,05 %. Так, схожість насіння, обробленого ДМС, була на рівні 83–87 %, що є цілком прийнятним показником для схожості M_1 насіння соняшнику, в той час, як схожість насіння, опроміненого гама променями, була на рівні 11–15 % при 95–96 % у контролі. Аналогічні висновки про вплив мутагенних чинників на польову схожість M_1 було зроблено деякими українськими вченими: С. П. Васильківським [131] на пшениці, Н. А. Глуховою [132] на ріпаку, М. Р. Козаченко [133] на ячмені, В. П. Оксьом [134] на озимій пшениці, В. Д. Бугайовим [135] з горохом, В. Б. Гаврилюк [136] на гречці, Дебашіш Чанда [137] на ярому ячмені, І. Б. Комаровою [138] на рижю ярому, В. М. Журавель [139] на гірчиці. К. А. Ларченко і В. В. Моргун [140], З. П. Захаренко [141] відмічали стимулюючу дію низьких доз мутагенів (НЕС, НМС, гамма-промені) на ріст і розвиток рослин M_1 кукурудзи та озимої пшениці.

Слід зазначити, що негативна дія ДМС на схожість у порівнянні з впливом гама-променів є незначною. Дослідний зразок Од 973 Б в M_1 при обробці ДМС 0,01 % мав схожість 88 %, при обробці ДМС 0,05 % – 85 %, що значно перевищує показники польової схожості у M_1 під впливом гама-променів 120 Гр, 150 Гр, яка у цьому варіанті становила лише 10 %.

У дослідного зразку Х 201 В спостерігалась така ж залежність від виду та дози мутагена: у варіанті з обробкою ДМС 0,01 % схожість становила 84 %, ДМС 0,05 % – 85 %, гама-променями 120 Гр – 16 %, 150 Гр – 18 % (рис. 10).

У 2015 році проаналізовано польову схожість насіння M_2 соняшнику після впливу ДМС та гама-променів. Встановлено, що польова схожість у обох дослідках була на достатньо високому рівні порівняно з M_1 . Спостерігалась певна стабілізація за даною ознакою порівняно з депресивним ефектом в M_1 .

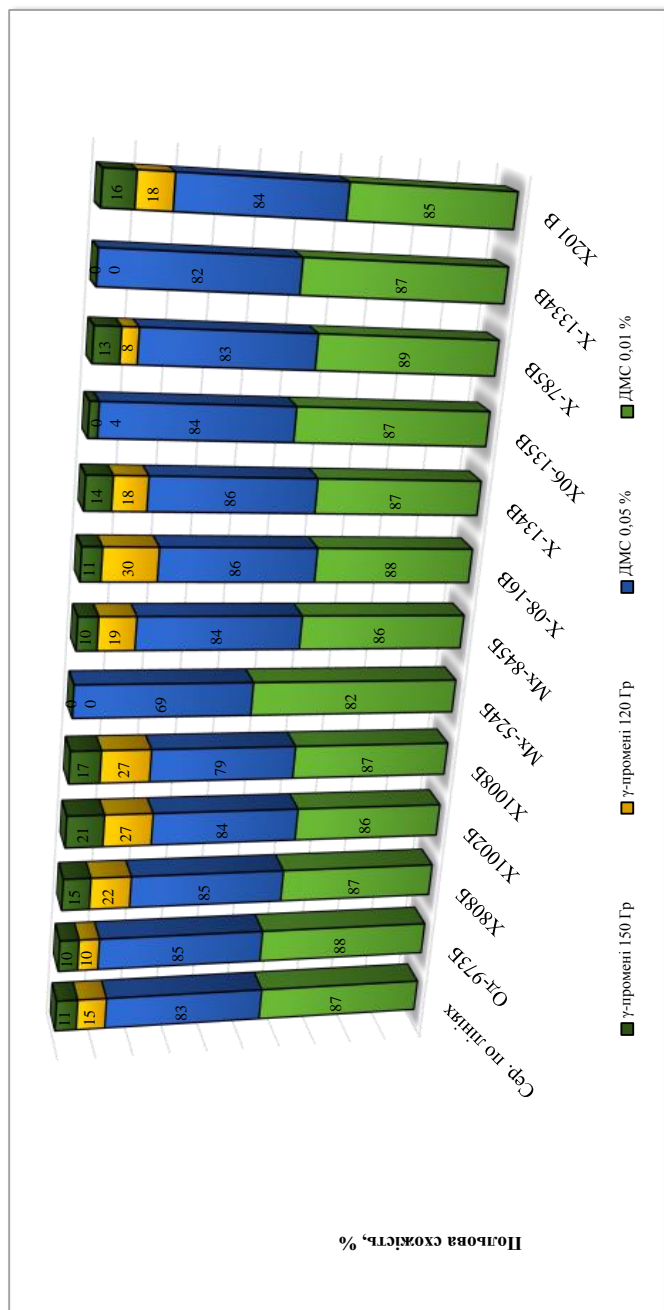


Рис. 10. Вплив мутагенів на польову схожість насіння соняшнику в М₁ під дією ДМС та гама-променів, 2014 р (середнє популяції)

Дослідний зразок Х808 Б відрізнявся низькою польовою схожістю (ДМС 0,01 % – 68 %, ДМС 0,05 % – 58 %), ще меншою – у дослідженнях з фізичного мутагенезу (120 Гр – 45 %, 150 Гр – 48 % схожого насіння). При цьому у дослідного зразка Од 973 Б польова схожість M_2 , порівняно з M_1 була значно вище: при обробці ДМС 0,01 % його схожість становила 83 %, ДМС 0,05 % – 76 %, гама-променями 120 Гр – 72 %, гама-променями 150 Гр – 59 %. У дослідного зразку Х ІР 1Г (Х201 В) польова схожість M_2 становила у варіантах ДМС 0,01 % – 89 %, ДМС 0,05 % – 86 %, гама-промені 120 Гр – 76 %, гама-промені 150 Гр – 86 %. Простежується залежність рівня польової схожості M_2 від виду дози та концентрації мутагену (рис. 11).

Дослідний зразок Мх 524 Б виділявся низькою польовою схожістю у M_2 та M_3 після дії ДМС. При цьому в M_1 при обробці ДМС 0,01 %, схожість цього зразка також була низькою в M_1 при обробці гама-променями у дозах 120 Гр, 150 Гр рослини загинули. Також втрату схожості в M_1 спостерігали у дослідного зразку Х 1334 В при обробці гама-променями 120 Гр, 150 Гр та у дослідного зразку Х 06-135 В при обробці гама-променями 120 Гр.

У 2016 році досліджено M_3 соняшнику. Проведено аналіз польової схожості M_3 та встановлено незначну стимулюючу дію мутагенів порівняно з контролем, M_1 і M_2 . Так, польова схожість була високою і складала 91-99 %. Зберігається залежність схожості від виду та дози мутагену. У M_3 дослідний зразок Од 973 Б порівняно, з M_1 та M_2 відзначається високою польовою схожістю при обробці як диметилсульфатом (ДМС 0,01 % – 92 %, ДМС 0,05 % – 91 %), так і при опроміненні гама-променями (гама-промені 120 Гр – 93 %, 150 Гр – 91 %). Схожість контролю складала 95-96 %. Польова схожість дослідного зразку Х 201 В також була високою: при обробці ДМС 0,01 % – 93 %, ДМС 0,05 % – 91 %, при опроміненні гама-променями в дозі 120 Гр – 99 %, в дозі 150 Гр – 92 %, тоді як у контролю схожість складала 95-96 %) [142] (рис. 12).

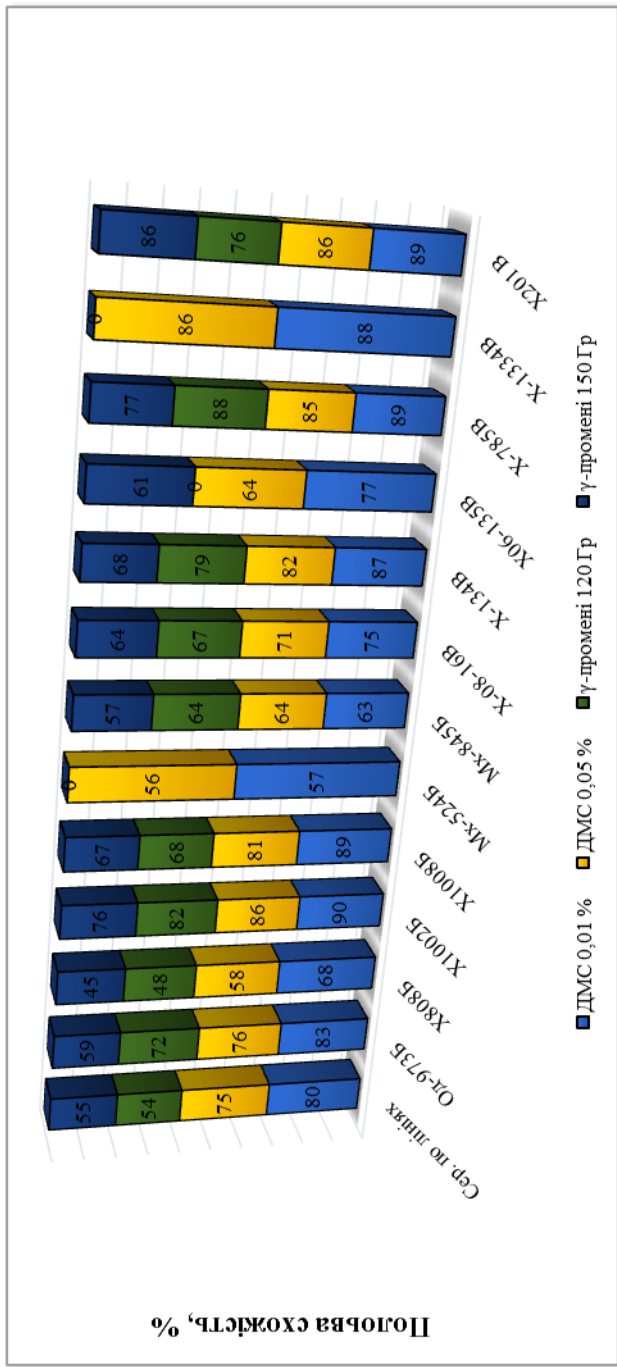


Рис. 11. Вплив мутагенів на польову схожість насіння соняшнику в М₂ результаті дії ДМС та гама-променів, 2015 р (середнє популяцій)

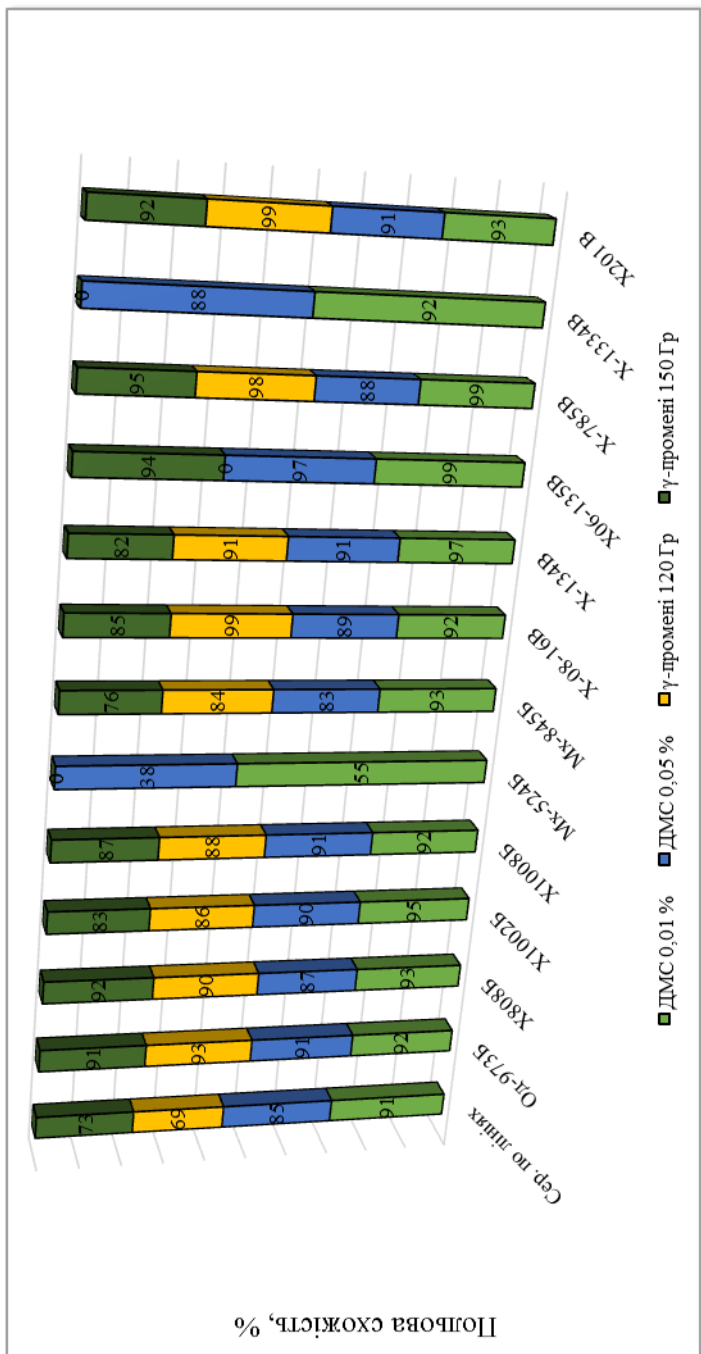


Рис. 12. Вплив мутагенів на польову схожість насіння соняшнику в М₃ в результаті дії ДМС та гама-променів, 2016 р. (середнє популяцій)

Контрольні запитання

1. За якими показниками в першу чергу виявляють дію мутагенів на рослини?
2. Що вважається тестом чутливості до дії мутагенів на рослини M_1 ?
3. Який із мутагенів (ДМС чи гама-промені) мав більшу мутагенну дію на польову схожість M_1 - M_3 соняшнику?
4. Чи залежить польова схожість від дози або концентрації мутагенів?
5. Якою була польова схожість M_3 соняшнику порівняно з M_1 та M_2 ?

6. ВПЛИВ МУТАГЕННИХ ФАКТОРІВ НА ВИНИКНЕННЯ МОРФОЗІВ В M_1 ТА МУТАЦІЙ У M_2 - M_3

В M_1 можуть проявитися мутації, що виникли в клітинах конусу наростання, з яких надалі утворюються генеративні органи M_1 . При дії мутагенами на багатоклітинні організми (насіння, вегетативні органи) мутації можуть виникати в одній або кількох окремих клітинах. Рослина M_1 буде мати химерну структуру, тому мутація проявиться в тій частині рослини, яка розвивалась із мутантної клітини. Зазвичай, більшість мутацій є рецесивним і проявляються в M_2 та наступних поколіннях лише у випадку гомозиготизації рецесивних алелей.

Лише домінантні мутації, які ряд авторів знаходять у деяких культур (зазвичай у пшениці) після впливу хімічними супермутагенами, можна виявити уже в M_1 . Проте такі мутації виникають не часто и отримані вони не всіма дослідниками і не в усіх культур. У наших дослідженнях вдалося виявити таку мутацію в M_1 у самозапиленої лінії X 06-134 В: під впливом ДМС 0,01 % концентрації – хлорофільна недостатність типу *Xantha* – «золота верхівка» (рис. 13), під дією ДМС 0,05 % – багрянний відтінок листків.



Рис. 13. Хлорофільна мутація типу *Xantha* «золота верхівка», індукована ДМС 0,05%, 2015 р.

У фазах сходи – цвітіння відмічали морфологічні та пігментні (в основному хлорофільні та антоціанові) аномалії розвитку рослин соняшнику (рис. 14).



Рис. 14. Варіабельність морфозів пов'язаних з хлорофільною недостатністю в листках та точках росту М₁ ліній соняшнику, 2014 р: 1, 5, 6, 7, 8 – хлорофільна недостатність індукована гама-променями в дозі 120 Гр, 150 Гр; 2, 3, 4 – хлорофільна недостатність індукована ДМС 0,01 %, 0, 05 % концентрації.

Так, пігментними та морфологічними ознаками за якими виявлено мутації, були: 1. *Viridis* – забарвлення всієї рослини світліше, ніж у контролю; 2. Лимонне забарвлення язичкових квіток; 3. *Virescent* – жовті сходи, які потім нормалізуються; 4. *Xantha* – на верхніх 4-6 листках світле забарвлення, денце кошика світле; 5. Карликовість; 6. *Whitish* – жовто-зелена хлорофільна недостатність на верхніх листках; 7. Дихотомічний тип жилкування листків; 8. Деформація кошика; 9. Фасціація стебла та листків; 10. Багряний відтінок листків.

В ході проведення досліджень в М₁ соняшнику нами було виявлено значну кількість морфозів (при обробці ДМС 0,01 % – 12-41 %, ДМС 0,05% – 15-46 % та при обробці гама-променями 120 Гр – 15-68 %, 150 Гр – 4-42 %), (рис. 15).

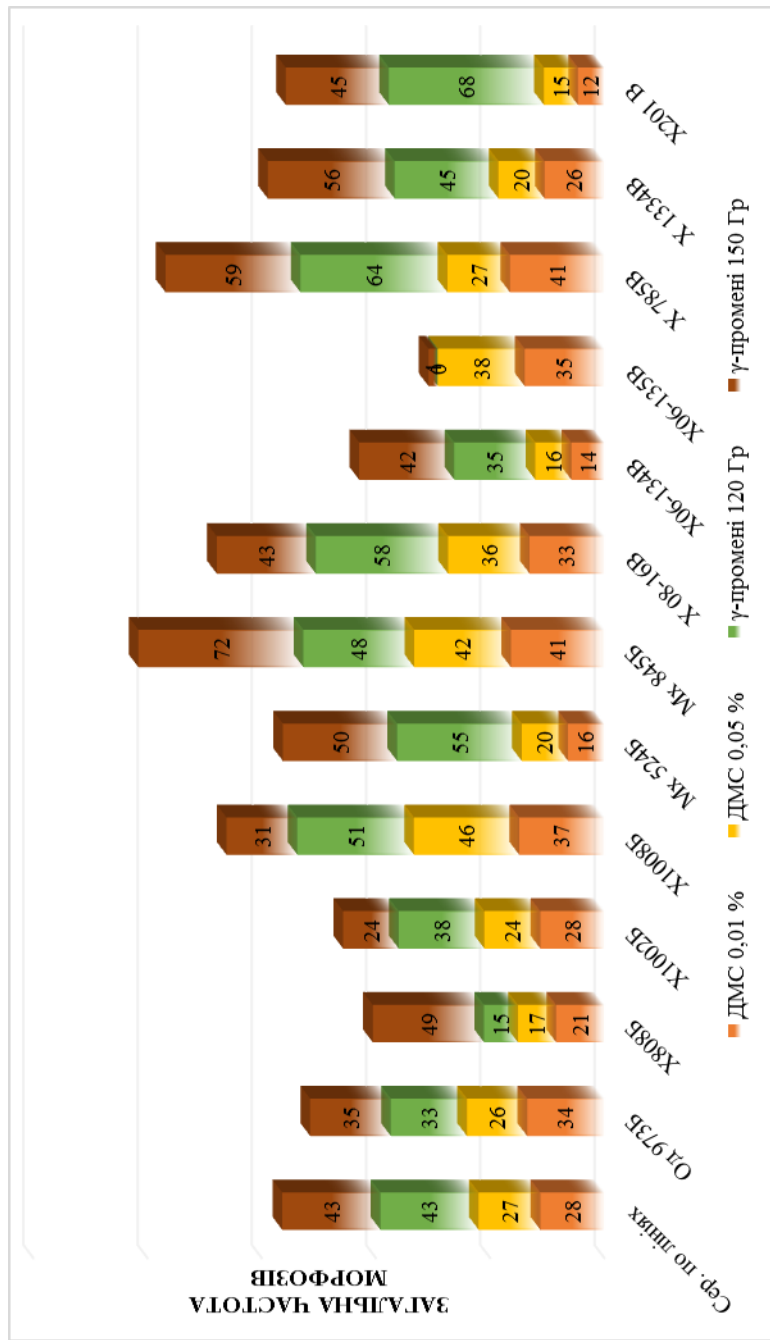


Рис. 15. Варіабельність морфозів в M₁ на різних самозапилених лінійках соняшнику, 2014 р.

У 2014 році виявлено широкий спектр морфозів M_1 різного типу: морфози на ранніх етапах розвитку рослин, пов'язані із розміром, формою та кількістю сім'ядольних листків, морфози з порушенням синтезу хлорофілу в листках та точках росту, морфози пов'язані із формою та розміром кошика, формою та розміром язичкових квіток, габітусом рослин, жилкуванням листків, їх формою та кількістю, фасціацією стебла, листків та кошиків (рис. 16).



Рис. 16. Морфози індуковані диметилсульфатом та гамма-променями на ранніх етапах розвитку M_2 соняшнику, 2015 р.

Встановлено, що гамма-промені мали більший вплив на виникнення морфозів в M_1 – 43 % рослин зі змінами, порівняно з ДМС – 27 % рослин зі змінами, що свідчить про сильну мутагенну дію гамма-променів на рослини M_1 .

Враховуючи частоту химерних рослин у 2014 р. в M_1 соняшнику, можна прогнозувати появу в M_2 достатньо широкого спектру рослин зі змінами (рис. 17).

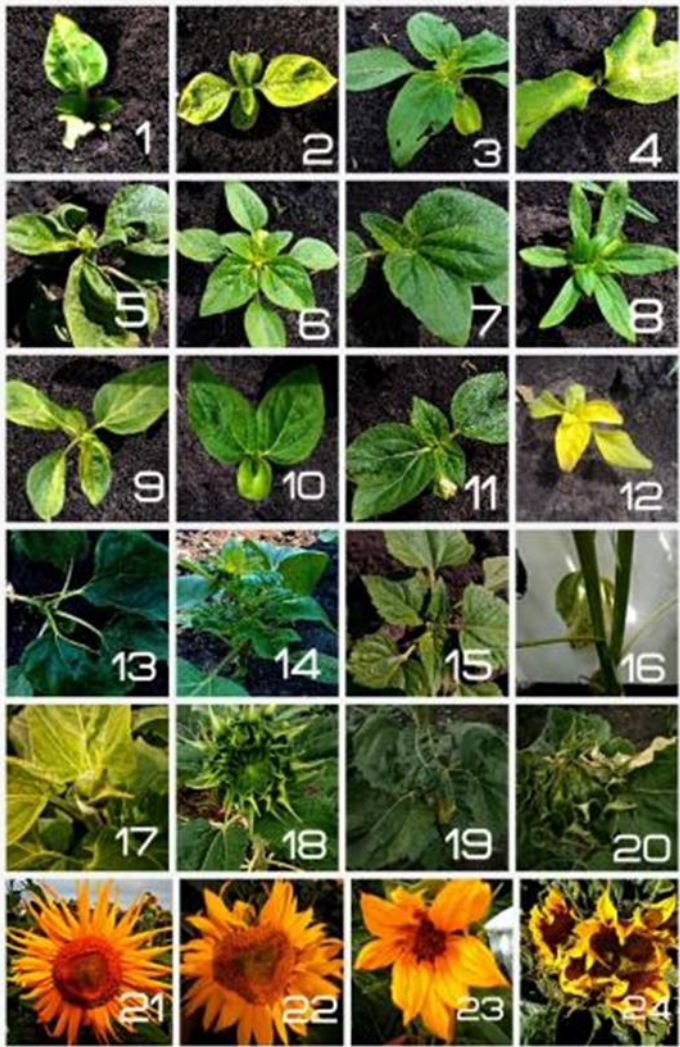


Рис. 17. Різноманітність морфозів в M_1 лінії соняшнику індукованих гама-променями та ДМС на різних етапах розвитку рослин, 2014 р: 1-17, 21, 23 – морфози індуковані ДМС 0,01 %, 0, 05 %; 18-20; 22, 24 – морфози індуковані гама-променями 120 Гр, 150 Гр.

Так, у 2015 р. в M_2 нами було виявлено широкий спектр мутацій різного типу, як у зразків, оброблених гама-променями, так і у зразків, оброблених ДМС: пігментні мутації (*Viridis, Virescent, Xantha, Whitish, багрянний відтінок листків*), мутації, що призвели до зміни забарвлення язичковий квіток (мутант з лимонним забарвленням язичкових квіток індукований гама-променями у дозі 150 Гр у лінії X 201 В), форми та розміру кошика, мутації габітусу рослини, жилкування листків (мутант з дихотомічним типом жилкування листків та видозміненим кошиком (гама-промені 120 Гр) (рис. 18)), їх форми та кількості, висоти рослин, фасціації стебла та листків.

Виявлені химери проявлялися уже у фазі сходів, проте їх більшу частину було виявлено на більш пізніх стадіях розвитку – у фазі зірочки та на початку цвітіння.



Рис. 18. Мутантна рослина з дихотомічним типом жилкування листків та видозміненим кошиком індукована гама-променями у дозі 120 Гр, 2015 р.

Індуковано під дією ДМС 0,05 % концентрації в M_2 високорослі, багатолісткові форм зі зміненим розміром та формою кошика, які принципово відрізнялися від вихідної форми, як за морфологічними так і за кількісними ознаками (рис 19, 20).



Рис. 19. Багатолистоквість індукована ДМС 0,05 % концентрації у лінії X 201В, 2015 р.

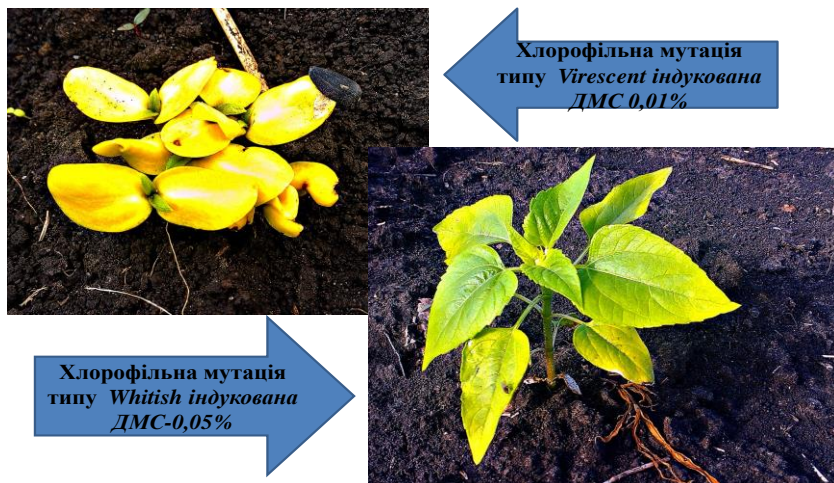


Рис. 20. Хлорофільні мутації індуковані ДМС у лінії X 785 В, 2015 р.

В M_2 основний відсоток від загальної кількості мутацій склали морфологічні мутації у варіанті з ДМС 0,01 %, 0,05 % загальний відсоток мутацій становив 9,6-9,8 %, з них 6,5 % склали морфологічні мутації та 3,2 % – пігментні мутації; у варіанті з гама-променями у дозах 120 Гр, 150 Гр загальний відсоток мутацій був вище порівняно з дією ДМС і становив 35,0 %, з яких частка морфологічних мутацій – 23,6-28,4 % відповідно, пігментних – 6,8-9,8 % відповідно (табл. 2). Так, у 2015 р. в M_2 нами було виявлено широкий спектр мутацій різного типу, як у зразків, оброблених гама-променями, так і у зразків, оброблених ДМС. У тому числі були мутації з порушенням синтезу хлорофілу, мутації забарвлення, форми та розміру кошика (рис. 21), мутації габітусу рослини, жилкування листків, їх форми та кількості та ін.



Рис. 21. Видозміни кошика індуковані диметилсульфатом в M_2 популяціях соняшнику, 2015 р.

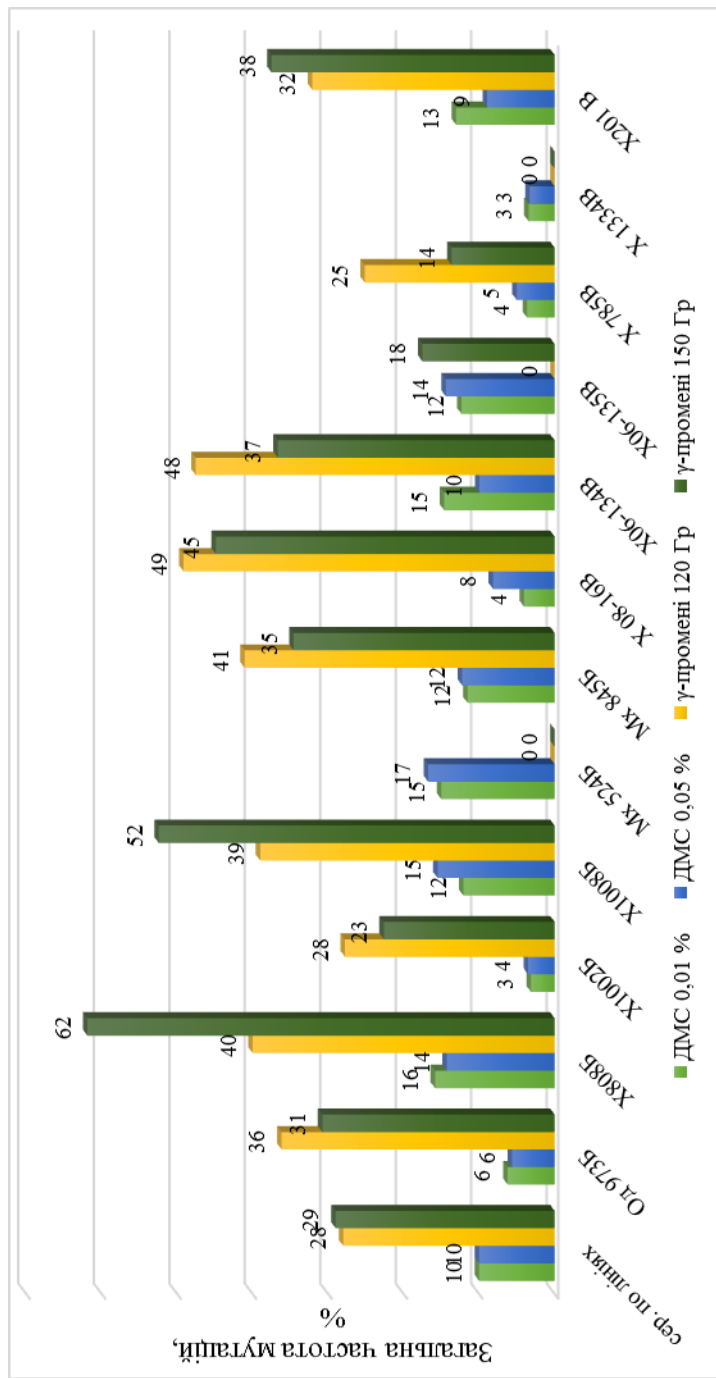


Рис. 22. Варіабельність мутацій у M_2 в залежності від походження самозапилених ліній соняшнику, 2015 р.

Було встановлено вплив генотипу різних ліній соняшнику на частоту і варіабельність мутацій в M_2 , кожен генотип мав індивідуальну реакцію на дію мутагенів у індукуванні морфологічних мутацій. Також суттєвою була різниця між дією гама-променів та ДМС на самозапилені лінії соняшнику. Так лінії X 808 Б, X 1008 Б, Мх 524 Б, Мх 845 Б, X 06-134 В, X 06-135 В, X 201 В у результаті дії ДМС 0,01 % і 0,05 % концентрації виявилися більш чутливими до дії мутагену, загальна частота мутацій у яких становила 10-17 %, порівняно з лініями Од 973 Б, X 1002 Б, X 08-16 В, X 785 В, X 1334 В, які відрізнялися меншою чутливістю до дії ДМС (загальна частота мутацій у них була на рівні 3-8 %) (рис. 22).

Проаналізувавши частоту виникнення морфологічних мутацій в M_2 у зразків оброблених гама-променями (120 Гр і 150 Гр) встановлено сильну мутагенну в залежності від генотипу самозапилених ліній соняшнику (загальна частота мутацій по всіх лініях – 35 %), порівняно з дією ДМС (загальна частота мутацій по лініях – 10 %). Так у лінії Од 973 Б в M_2 в результаті дії гама-променів в дозі 120 Гр виявлено 36, 2 % рослин з різними морфологічними змінами, в дозі 150 Гр – 30,8 %, у лінії X 808 Б у дозі 120 Гр – 18,3 %, а у дозі 150 Гр – 61,9 % рослин зі змінами, у лінії X 1002 Б виявлено у дозі 120 Гр – 27,8 %, у дозі 150 Гр – 22,6 % рослин зі змінами, у лінії X 1008 Б в дозі 120 Гр виявлено 39 % рослин зі змінами, у дозі 150 Гр – 52,4 % рослин зі змінами. У лінії Мх 845 Б у дозі 120 Гр навпаки у дозі 120 Гр вихід рослин зі змінами був більшим (41,1 %) порівняно з дозою 150 Гр у якої вихід рослин зі змінами становив 34 %. У лінії X 08-16 В в дозі 120 Гр вихід мутацій становив 49,2 %, а у дозі 150 Гр – 44,9 %, у лінії X 06-134 В у дозі 120 Гр – 47,5 %, у дозі 150 Гр – 36,7 % рослин зі змінами, у лінії X 201 В у дозі 120 Гр виявлено 32, 1 % рослин зі змінами, а у дозі 150 Гр – 35,3 %. Проте генотип лінії X 785 В виявився менш сприйнятливим до дії гама-променів порівняно з генотипами інших ліній (у дозі 120 Гр – 25,2 % рослин зі змінами, у дозі 150 Гр – 13,6 % рослин зі змінами). Високий вихід мутацій в M_2 у ліній

оброблених гама-променями виявлено за рахунок змін на ранніх стадіях розвитку рослин, які у процесі розвитку зникали.

Значна кількість мутацій була пов'язана із забарвленням листків (рис. 23, 24). Виявлені химери проявлялися уже у фазі сходів (рис. 25), проте їх більшу частину було виявлено на більш пізніх стадіях розвитку – у фазі зірочки та на початку цвітіння [143].



Рис. 23. Морфологічні мутації індуковані ДМС-0,05% в $M_1 - M_3$ лінії X 1008 Б 2015 р.

Рис. 24. Морфологічна мутація індукована ДМС 0,05 % в M_2 лінії Мх 845 Б, 2015 р.

В M_1 та M_2 , основна кількість морфологічних змін проявлялася на ранніх стадіях розвитку рослин та зникала у процесі росту та розвитку, така тенденція стосувалася здебільшого мутантних форм опромінених гама-променями у яких морфологічні мутації проявлялися в основному зменшенням висоти рослин. Що стосується мутантних форм оброблених ДМС, то морфологічні мутації проявлялися від фази сходів і до цвітіння.

У 2016 році в M_3 соняшнику виділено родини зі зміненими морфологічними ознаками, що успадковувались від M_2 та новоутворені мутантні форми зі зміненим габітусом та тривалістю вегетаційного періоду (рис. 25).



Рис. 25. Морфологічні хлорофільні мутації, виявлені на протязі вегетації M_1 – M_2 соняшнику, 2015 р:

1 ,2 – хлорофільна мутація типу *Virescent* індукована ДМС 0,01 %, 0,05 % в M_2 ; 3, 4 – хлорофільна недостатність індукована гама-променями в дозі 150 Гр в M_1 ; 5 ,6 – хлорофільна недостатність індукована ДМС 0,01 %, 0, 05 % концентрації в M_2 .

Контрольні запитання

1. Які мутації проявляються уже в M_1 ?
2. Які типи хлорофільних мутацій було виявлено у самозапилених ліній в результаті дії ДМС?
3. Які морфози було виявлено в M_1 у 2014 році?
4. Які мутації було виділено у M_2 та M_3 соняшнику?
5. Чи має вплив генотип на частоту і варіабельність мутацій?

7. МІНЛИВІСТЬ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК РОСЛИН В М₁ ТА М₂ СОНЯШНИКУ

У розвитку теорії штучної еволюції і збагачення генофонду рослин класичні методи селекції, засновані на принципах добору і гібридизації, досягли великих успіхів. Застосування модифікаторів з відомим механізмом дії на клітинні структури і обмінні процеси допоможе наблизиться до розуміння механізмів становлення хромосомних аберацій і до вирішення проблеми управління мутаційним процесом, що дуже важливо в генетиці і селекції при створенні вихідного матеріалу.

Метою селекції є досягнення генетичного зрушення в бік поліпшення господарської продуктивності рослин з одиниці площі посіву і підвищення якості продукції. Активне втручання в формотворчий процес рослин завжди було і залишається заповітною мрією селекціонерів. Головне значення індукованого мутагенезу для селекції визначається можливістю вирішення ряду завдань, які не можуть бути досягнуті іншими методами. Це перш за все селекція на імунітет, поліпшення ліній за окремими цінними господарськими ознаками та ін.

Мутагени викликають широкий спектр успадкованих змін у соняшнику, як правило мутації індукуються за морфологічними ознаками, якістю олії, стійкості до гербіцидів, низьких температур [86].

У 2014 році після дослідження впливу ДМС та гамма-променів на польову схожість, протікання мейозу та виникнення морфозів в М₁ наступним етапом роботи з мутантними поколіннями було дослідження впливу мутагенів на кількісні ознаки рослин соняшнику (діаметр кошику, висота рослини, кількість листків).

Ознаки, які вважаються кількісними, є ключовими елементами, що визначають ознаки продуктивності генотипів соняшнику.

Морфологічні ознаки частин рослини культурного соняшнику суттєво відрізняються і їх експресія залежить від генотипу та факторів навколишнього середовища.

Розмір кошика є важливим фактором, який безпосередньо впливає на формування врожаю насіння з однієї рослини та

одиниці площі у соняшнику. Ця ознака залежить від генотипу, факторів навколишнього середовища, а також взаємодії між цими двома параметрами. Згідно G. N. Fick, успадкування цієї ознаки знаходиться під впливом не стільки генетичних факторів, як від успадкування більшості інших агрономічних властивостей соняшнику [144].

Збільшення розміру кошика соняшнику понад оптимальне значення призводить до зниження виходу сім'янок (г/кошик), підвищення лушпинності, збільшення кількості пус-того насіння та зниження вмісті олії в насінні, D. Škorič [145].

Діаметр кошика має безпосередній позитивний вплив на урожайність насіння, як повідомляє V. E. Green [146], V. S. Nirmala et. al [147]. Проте G. N. Fick et al [148] та N. Hladni et al [149] підтвердили негативну дію цієї ознаки на урожайність насіння. A. Ahmad et al [150], крім того, повідомили, що діаметр кошика мав непрямий вплив на урожай насіння.

Вцілому дія ДМС на діаметр кошику M_1 самозапиленних ліній соняшнику була нейтральною – 15 см (ДМС 0,01 %) та 16 см (ДМС 0,05 %), при 15 см у контролю, дія гама-променів викликала несуттєву депресію за даною ознакою: 13 см (гама-промені 120 Гр, 150 Гр), при 15 см – контроль.

Суттєвої різниці між впливом двох концентрацій ДМС (0,01 % та 0,05 %) та двох доз гама-променів (120 Гр та 150 Гр) на діаметр кошику M_1 соняшнику не встановлено. Проте помітною була різниця між післядією ДМС та гама-променів, як двох видів мутагену: рослини під впливом гама-променів в M_1 викликали незначне пригнічення за даною ознакою, порівняно з ДМС. Наприклад у лінії X 1008 Б, у 2014 році, діаметр кошику у контролю був 20 см, при обробці ДМС 0,01 % - 20 см, ДМС 0,05 % – 21 см, гама променями 120 Гр – 15 см, гама-променями 150 Гр – 11 см (рис. 26).

В результаті наших досліджень у 2014 році, встановлено, що рослини M_1 самозапиленних ліній соняшнику в результаті дії гама-променів (120 Гр, 150 Гр) виглядали пригніченими за всіма ознаками, порівняно з рослинами M_1 в результаті дії ДМС (0,01 %, 0,05 %) [151, 152, 153].

Висота рослин відіграє важливу роль при формуванні врожаю у соняшнику.

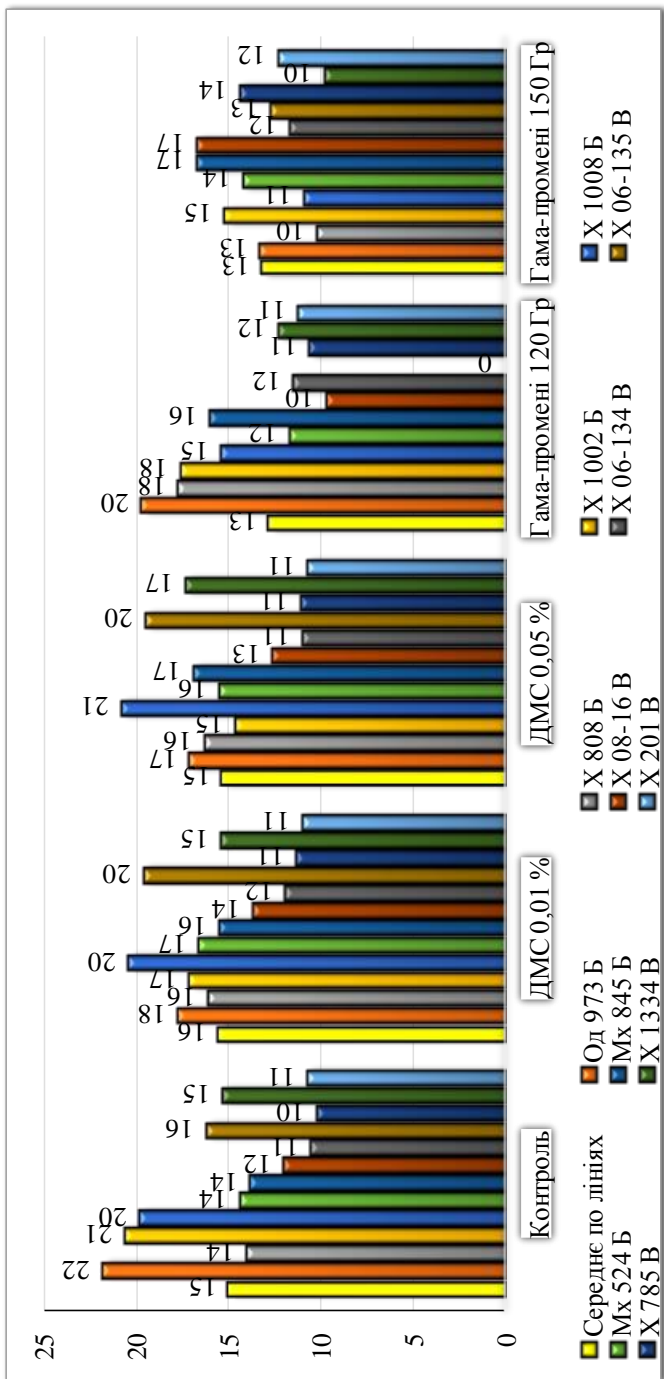


Рис. 26. Мінливість діаметру кошика М₁ дванадцяти самозапилених ліній соняшнику в результаті дії мутагенів, (середнє популяції) 2014р. (см).

Ряд авторів помітили значні позитивні кореляції між урожаєм насіння та висотою рослини [154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162].

Висота рослини є важливим параметром при селекції на бажаний габітус рослини. Російські дослідники довели, що менша висота стебла і його більший діаметр підвищує стійкість виробництва соняшнику за рахунок зменшення кореневої системи та стеблового вилягання. Згідно L. A. Zhdanov, ВНДІОК почала свою програму зі створення карликового сорту соняшнику ще у 1946 році, результатом цієї програми був перший карлик соняшнику, Чернянка 66, який почали вирощувати комерційно у 1960 році. У 1950-1963 рр. в ході цієї програми отримано велику кількість карликових популяцій соняшнику, з яких було створено декілька карликових сортів [163].

В M_1 соняшнику в результаті дії ДМС (0,01 %, 0, 05 % концентрації) за ознакою висота рослини депресію не встановлено, як по дванадцяти лініях в середньому так і по кожній лінії окремо, висота була на рівні контролю, чого не можна сказати про дію гама-променів. Рослини M_1 в результаті дії гама-променів (120 Гр, 150 Гр) знаходилися у помітній депресії по висоті, порівняно з рослинами M_1 в результаті дії ДМС (0,01 %, 0, 05 %): 143 см (ДМС 0,01 %), 141 см (ДМС 0,05 %), 104 см (гама-промені 120 Гр), 124 см (гама-промені 150 Гр), при середньому значенні по дванадцяти лініях – 147 см.

Кожна лінія соняшнику мала свою реакцію на дію мутагенів, наприклад лінія X 201 В (164 см – контроль) в результаті дії гама-променів та ДМС в M_1 мала висоту: 172 см (ДМС 0,01 %), 173 см (ДМС 0,05 %), 116 см (гама-промені 120 Гр), 102 см (гама-промені 150 Гр). Лінія X 06-134 В (154 см – контроль), мала висоту в M_1 : 156 см (ДМС 0,01 %), 152 см (ДМС 0,05 %), 112 см (гама-промені 120 Гр), 120 см (гама-промені 150 Гр) (рис. 27).

Кількість листків має велике значення для живлення рослин та отримання високих врожаїв, так як в ньому відбувається процес фотосинтезу. Кількість листків змінюється не тільки від сорту чи гібриду до іншого, а також від однієї рослини до іншої в межах одного генотипу. За даними R. Marinkovič [164] та R.

Marinkovič i D. Škorič [165] середня кількість листків знаходиться в діапазоні від 21 до 32 у інбредних ліній і від 23 до 33 у їх гібридів. S. Nideljkovič et al [166], D. Dijanovič [167], Stankovič [162] виявили суттєві відмінності по кількості листків на рослині, в залежності від різноманіття генотипу, років та взаємодії року та генотипів.

Формування урожаю соняшника в значній мірі залежить не тільки від загальної кількості листків, але і від кількості зелених листків на рослині на пізніх стадіях розвитку рослин (від цвітіння до повного достигання). Для соняшнику має велике значення число зелених листків під час цвітіння, тому що за допомогою цього буде досягнуто найвищого індексу листової поверхні. Верхні листки соняшнику повинні залишатися активними майже до фізіологічної стиглості кошика [162].

Значна позитивна кореляція між загальною кількістю листків на рослині і урожаєм насіння помічена S. K. Chaundhary and I. J. Anand [168], Satisha [169], A. El-Hosary et al [170], V. S. Nirmala et al [171], N. Dagustu [172] та Chikkadevaiah et al [173].

Razi et al [174] та Nirmala et al [175] також повідомляють, що загальна кількість листків на рослині має безпосередній вплив на урожай насіння.

Дія гама-променів на M_1 соняшнику негативно відобразилася і на кількості листків мутантних популяцій, порівняно з нейтральним впливом ДМС на дану ознаку цих популяцій. Для M_1 лінії Од 973 Б характерною була така кількість листків: 29 шт. (ДМС 0,01 %), 28 шт. (ДМС 0,05 %), 18 шт. (гама-промені 120 Гр), 17 шт. (гама-промені 150 Гр), порівняно з кількістю листків у контролю – 30 шт.; лінія X 06-134 В: 27 шт. (ДМС 0,01 %), 26 шт. (ДМС 0,05 %), 19 шт. (гама-промені 120 Гр), 16 шт. (гама-промені 150 Гр).

Вцілому вплив мутагенів на кількість листків M_1 самозапилених ліній соняшнику мав наступний прояв: 27 шт. – контроль, 27 шт. – ДМС 0,01 %, 27 шт. – ДМС 0,05 %, 18 шт. – гама-промені 120 Гр, 17 шт. – гама-промені 150 Гр, що свідчить про значний пригнічуючий вплив гама-променів на кількісні ознаки M_1 соняшнику, порівняно з ДМС та контролем (рис. 28).

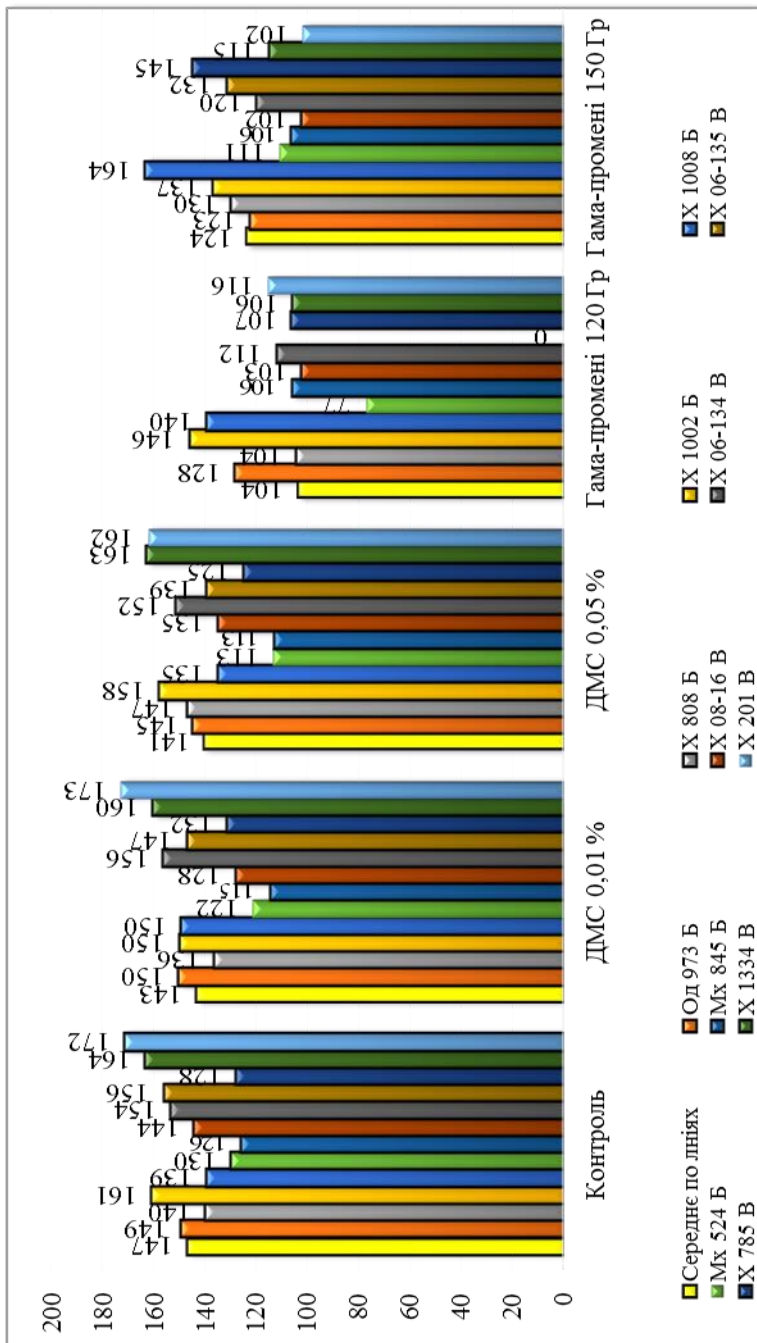


Рис. 27. Мінливість висоти рослин M₁ двадцяти самозапилених ліній соняшнику в результаті дії мутагенів, см (середнє популяції) 2014р.

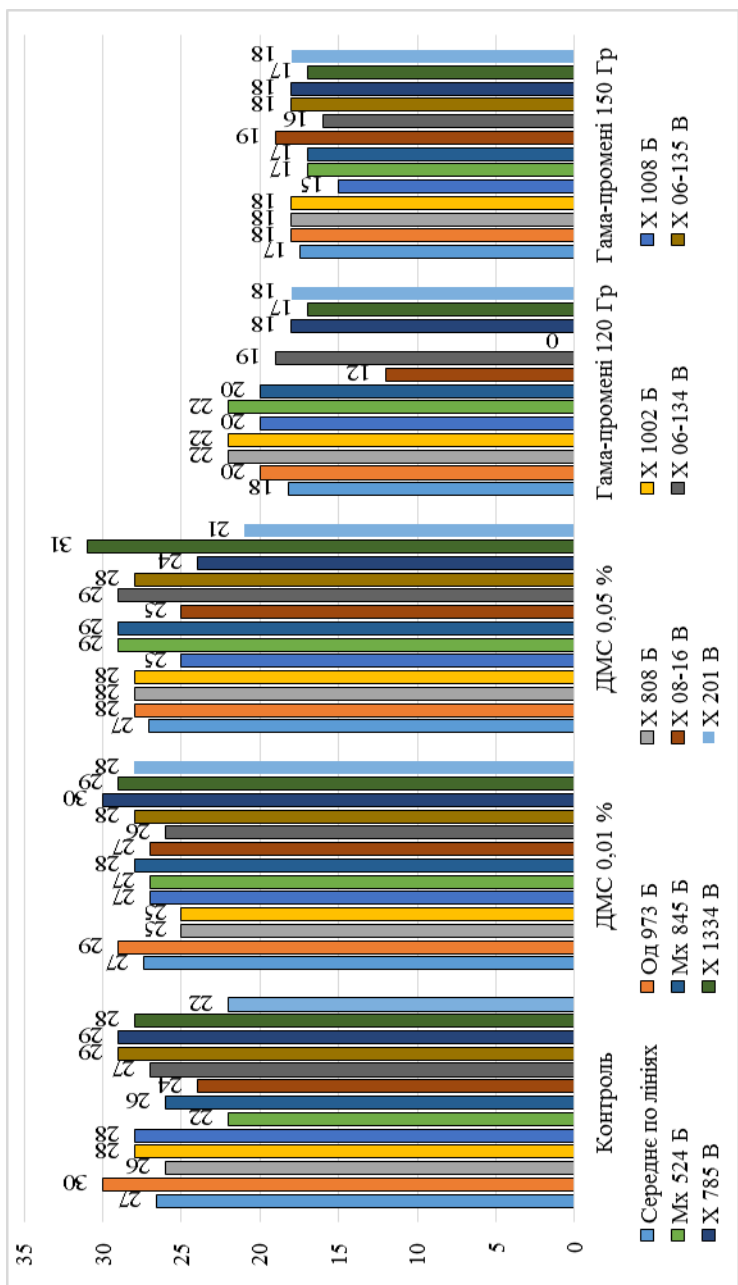


Рис. 28. Мінливість ознаки кількість листків M_1 дванадцяти самозапилених ліній соняшнику в результаті дії мутагенів, см (середнє популяції) 2014р.

У 2015 р нами було проведено наступний етап роботи з мутантними поколіннями – добір мутантних рослин в родинях M_2 за морфологічними та кількісними ознаками, відмінними від вихідної форми.

M_2 характеризувалася високим варіюванням кількісних ознак, навіть у межах однієї родини.

У результаті дії мутагенів ДМС та гама-променів на лінію Од 973 Б в M_2 було відібрано рослини, які дали початок родинам M_3 відмінним від вихідної форми за кількісними та якісними характеристиками. Так з родини M_2 № 524 (ДМС 0,01 %) виділено рослину що, дала початок низькорослій родині M_3 (висотою 130 см при 151 см – контролю), родина M_2 № 390 (ДМС – 0,05 %) стала джерелом виникнення низькорослої родини M_3 № 502 з діаметром кошика 19 см (17 см – контроль) та кількістю листків – 31 шт. рослина відібрана з родини M_2 № 960 (гама-промені 120 Гр) дала початок родині M_3 № 1072, що відрізнялася по висоті від вихідної форми.

В M_2 лінії X 808 Б було відібрано рослини відмінні від вихідної форми: з родини M_2 . Рослини з родин M_2 № 77, № 47 (ДМС 0,01 %) та № 548e(гама-промені 120 Гр), № 818 (гама-промені 150 Гр) дали початок родинам M_3 які мали більшу кількість листків (26 шт.) порівняно з контролем (23 шт.). з родин M_2 № 48e (ДМС 0,01 %) та № 50e (гама-промені 150 Гр) відібрано рослини, що дали початок низькорослим родинам M_3 № 150 (129 см) та № 919 (117 см), контроль – 149 см.

В M_2 лінії X 1002 Б в результаті дії ДМС та гама-променів відібрано мутантні рослини що відрізнялися від контролю по висоті і дали початок мутантним родинам M_3 , які успадкували цю ознаку. З родини M_2 № 190 (ДМС 0,01 %) виділено мутантну рослину, що дала початок в M_3 родині № 209 зі зменшеною висотою (144 см при висоті контролю 175 см). Рослини з родини M_2 № 578e (гама-промені 120 Гр) дала початок мутантній родині M_3 № 870 (154 см), низькоросла рослина з родини M_2 № 846 (гама-промені 150 Гр) дала початок родині M_3 № 891 (висота 147 см діаметр 19 см, при висоті 175 см та діаметру кошика 18 см у контролю).

В M_2 лінії X 1008 Б в результаті дії ДМС та гама променів виділено низькорослі рослини, що дали початок родинам M_3 з аналогічними параметрами: з родин M_2 № 143e (ДМС 0,01 %) та родини № 281 відібрано рослини, що стали низькорослими родинами M_3 (100 см і 95 см відповідно), порівняно з контролем 156 см. Родини M_3 № 327, 309 (ДМС 0,05 %) успадкували ознаки від рослин M_2 , відібраних з родин № 289, 317.

Серед мутантних рослин M_2 лінії X 1008 Б в результаті дії гама-променів також було виділено рослини зі зміненими кількісними ознаками: рослина з родини M_2 № 876 (гама-промені 120 Гр) → родина M_3 № 896 (118 см), родина M_2 № 874 (гама-промені 150 Гр) → низькоросла родина M_3 № 821 (78 см).

В M_3 лінії Mx 845 Б також підібрано родини які успадкували параметри кількісних ознак від рослин M_2 : так рослина з родини M_2 № 365 (ДМС 0,01 %) дала початок родині M_3 № 353 вистою 96 см (112 см – контроль), родина M_2 № 416 (ДМС 0,05 %) → родина M_3 № 397 висотою 89 см, родина M_2 № 247e (ДМС 0,05 %) → родина M_3 № 396 (висота 105 см, діаметр кошика 18 см), родина M_2 № 890 (гама-промені 120 Гр) → родина M_3 № 987 (висота 103 см, діаметр кошика 19 см), рослина M_2 № 647e (гама-промені 150 Гр) → родина M_3 № 994 (висота 88 см, діаметр кошика 15 см, кількість листків 26 шт.).

ДМС та гама-промені індукували зміни за кількісними ознаками в M_3 лінії X 08-16 В: рослина з родини M_2 № 471 (ДМС 0,01 %) → родина M_3 № 309 (висота 112 см, діаметр кошика 12 см, кількість листків – 21 шт.), рослина з родини M_2 № 529 (ДМС 0,05 %) → родина M_3 № 465, висотою 124 см, рослина з родини M_2 № 502 (ДМС 0,05 %) → родина M_3 № 448 (висота 142 см, діаметр кошика – 15 см, кількість листків – 27 шт.), рослина з родини M_2 № 915 (гама-промені 120 Гр) → низькоросла родина M_3 № 1035 (висота – 115 см), рослина з родини M_2 № 945 (гама-промені 150 Гр) → низькоросла родина M_3 № 1039 (висота - 119 см), порівняно з контролем – 140 см.

В M_2 лінії X 06-134 В відібрано мутантні рослини з морфологічними змінами – «золота верхівка» (ДМС 0,05 %) та багрянний відтінок листків (ДМС 0,01 %) які успадковувалися в M_3 ,

крім того було індуковано змінені рослини в M_2 по висоті та кількості листків: рослини з родини M_2 № 340 e → низькоросла родина M_3 № 419 з (висота – 122 см, діаметр кошика та кількість листків на рівні контролю), особливість – хлорофільна недостатність «Золота верхівка», рослина з родини M_2 № 917 → низькоросла родина M_3 № 1059 (висота – 117 см).

В M_2 лінії X 06-135 В було виділено мутантні рослини з морфологічними особливостями: так з родин M_2 № 32 і № 9 (ДМС 0,01 %) відібрано рослини що принципово відрізнялися від вихідної форми за всіма морфологічними параметрами – висота 88 і 66 см (158 см - контроль) з лимонним забарвленням язичкових квіток (помаранчеве у вихідної форми). З родини M_2 № 41e відібрано рослини відмінні від вихідної форми за висотою (111 см) що дали початок родині M_3 № 117.

В M_2 лінії X 785 В у результаті дії як ДМС так і гама-променів виділено рослини зі зміненими ознаками, що успадковувалися родинami M_3 : рослина з родини M_2 № 424e (ДМС 0,01 %) → родина M_3 № 574 (висота 113 см), рослина з родини M_2 № 694 (ДМС 0,05 %) → родина M_3 № 596 (висота 105 см), рослина з родини M_2 № 712e → родина M_3 № 1090 (висота 118 см), рослина з родини M_2 № 721e → родина M_3 № 1108 (висота 119 см) порівняно з контролем висотою 129 см.

В M_2 лінії X 1334 В було відібрано мутантні рослини, що стали поколінням M_3 і мали якісні характеристики за кількісними та якісними ознаками відмінними від вихідної форми. Рослини з родини M_2 № 748 (ДМС 0,01) → родина M_3 № 609, зі зміненим співвідношенням ненасичених жирних кислот (0,85 % бегенової кислоти).

В M_2 лінії X 201 В у результаті дії мутагенів відібрано рослини, що відрізняються від вихідної форми, рослини з родини № 783 (ДМС 0,01 %) → родина M_3 № 663 (висота 101 см, при 140 см у порівнянні з контролем), багатолиста рослина з родини M_2 № 520 → багатолистова родина M_3 № 742 (висота 151 см, діаметр кошика 21 см, кількість листків 198 шт.), рослина з родини M_2 № 998 → низькоросла родина M_3 № 1135 (висота 115 см), рослина з лимонним забарвленням з родини M_2 →

№ 741 низькоросла родина М₃ № 1133 (висота – 122 см, особливність лимонне забарвлення язичкових квіток), низькоросла рослина з родини М₂ № 533е → низькоросла родина М₃ № 1143 (висота 108 см), порівняно з вистою контролю 140 см.

Отже, гама-промені в М₁ викликають більшу кількість морфологічних змін в порівнянні з ДМС, який діє на рослини більш м'яко. Мутагенні фактори викликали в М₁ велику кількість морфологічних аномалій розвитку, що проявилися в змінненні висоти рослин, кількості листків і діаметра кошика досліджуваних зразків в порівнянні з контролем.

Дія мутагенів проявлялася і в зміні кількісних цінних селекційних ознак самоzapилених ліній соняшнику (а саме діаметру кошика, висоти рослин, кількості листків). В М₁, порівняно з післядією гама-променів, які викликали несуттєве пригнічення за даними ознаками. Діаметр кошика рослин М₁ в результаті дії ДМС (0,01 %, 0,05 %) становив 15-16 см, а у варіантах з дією гама-променів у дозах 120 Гр, 150 Гр – 13 см (15 см у контролі по 12 лініях). Висота рослин М₁ в результаті дії ДМС (0,01 %, 0,05 %) становила 141-143 см, а після дії гама-променів (120 Гр, 150 Гр) – 104-124 см (147 см у контролі). Кількість листків М₁ в результаті дії ДМС (0,01 %, 0,05 %) була на рівні 27 шт., а після дії гама-променів (120 Гр, 150 Гр) – 17-18 шт. (27 шт. у контролі). Вцілому рослини М₁ в результаті дії гама-променів були більш пригніченими, порівняно з рослинами М₁ у варіанті з дією ДМС.

У рослин М₂ варіабельність за кількісними цінними ознаками була високою, навіть у межах однієї лінії. Кожна лінія мала індивідуальну реакцію на дію гама-променів та ДМС. Так найбільшу варіабельність у М₂ за кількісними ознаками виявлено у ліній: Од 973 Б, Х 1008 Б, Х 06-134 В, Х 06-135 В, Х 1334 В, Х 201 В. мінливість за кількісними ознаками ліній Х 808 Б, Х 1002 Б, Мх 524 Б. Мх 845 Б, Х 08-16 В, Х 785 В, порівняно з іншими досліджуваними лініями, була меншою і проявлялася здебільшого у зміні висоти та морфологічних змін на ранніх етапах розвитку рослин.

Мінливість кількісних ознак в M_2 свідчить про ефективність дії гама-променів та ДМС на генотип самозапилених ліній соняшнику. Мутаційна мінливість виділених рослин у M_2 та її успадкування за цінними ознаками необхідно перевіряти у родинях мутантів.

Контрольні запитання

1. У чому полягає головне значення індукованого мутагенезу?
2. Від яких чинників залежить ознака розмір кошика у соняшнику?
3. Який вплив мав мутаген ДМС та гама-промені на кількісні ознаки M_1 соняшнику?
4. Про що свідчить мінливість кількісних ознак в M_2 ?
5. Реакція генотипів ліній соняшнику на дію ДМС та гама-променів. Як вона проявляється?

8. ПРОЯВ МУТАЦІЙНОЇ МІНЛИВОСТІ У M_2 ЗА ЦІННИМИ ОЗНАКАМИ В УСПАДКУВАННІ ЇЇ У РОДИНАХ МУТАНТІВ

8.1 Одержання мутацій в M_2 за морфологічними і кількісними ознаками та їх успадкування в родинах

Головною особливістю індукованого мутагенезу є перевірка мутантів на стабільність і характер мінливості в наступних поколіннях.

Низькорослі форми займають особливе місце в селекції олійного соняшнику [176]. Створення короткостебельних сортів і гібридів соняшнику може сприяти підвищенню врожайності цієї культури, поліпшити фітосанітарний стан, зменшити енергоємність при вирощуванні [224], змінивши технологію їх вирощування.

А. А. Schneiter [177], С. Е. Feoli та співавт. [178] порівняли карликові, напівкарликові гібриди і гібриди зі стандартною висотою рослини. У США карликові гібриди дозрівали на 2-3 тижні раніше, ніж рослини з нормальною висотою. Для них же характерна і менша середня глибина кореневої системи. В обох дослідженнях виявлено, що всі три типи рослин, незважаючи на великі відмінності як у сезонного розвитку, так і в будові рослини, однаково відповідають на зміни умов в досвіді, показуючи однакову продуктивність.

За даними А. С. Артамонова, позитивною і практично однаково вираженою у ліній і гібридів була реакція по висоті рослин і площі листової поверхні на градієнти густоти [179].

Карликами у соняшнику прийнято називати рослини, висота яких становить менше 51% висоти стандарту. За даними А. І. Гундасвой, при схрещуванні короткостебельних рослин з довгостебельними гібриди першого покоління виявляються довгостебельними, а в F_2 спостерігається безперервний розподіл по висоті [180], така ж тенденція спостерігається і в мутантних поколіннях при індукованому мутагенезі. Слід зазначити те, що батьківська форма

надає часом більш значний вплив на формування у гібридів таких господарсько-корисних ознак, як олійність сім'янок, об'ємна маса сім'янок, висота рослин та ін. [181].

У 2016 році з насіння відібраних мутантних рослин M_2 було отримано мутантні родини M_3 , серед яких проведено добір кращих родин зі зміненими кількісними ознаками та морфологічними змінами, що були успадковані від M_2 .

В результаті дії ДМС 0,01 %, 0,05 % концентрації та гама-променів 120 Гр, 150 Гр на лінію Од 973 Б було відібрано родини, які суттєво відрізнялися від вихідної форми: по висоті – 129,9 см (ДМС 0,01 %), 128,3 см (ДМС 0,05 %), 136,7 см (гама-промені 120 Гр), 136,4 см (гама-промені 150 Гр) порівняно з контролем 151,1 см; родини у яких виявлено позитивну динаміку за ознакою діаметр кошика 19,7 см (ДМС 0,01 %), 20,8 см (ДМС 0,05 %), 19,2 см (ДМС 0,05 %), що свідчить про ефективність ДМС 0,01 %, 0,05 % концентрації у індукуванні змін за діаметром кошика; родини зі збільшеною кількістю листків 31 шт. (ДМС 0,05 %), 29 шт. (гама-промені 120 Гр). Враховуючи той факт що мутагени стимулювали зменшення висоти у даної лінії, суттєвого негативного впливу на діаметр кошика та кількість листків не було зафіксовано, що є позитивним явищем для селекції (табл. 2).

У M_3 лінії X 808 Б в результаті дії гамма променів (120, 150 Гр) та ДМС (0,01 %, 0,05 %) відібрано кращі родини, що відрізняються від контролю за кількісними ознаками: гама-промені в дозі 150 Гр стимулювали виникнення низькорослої форми вистою 117,4 см (149,2 см – контроль, вихідна лінія), родини зі збільшеною кількістю листків (26 шт.) в результаті дії ДМС 0,01% та гама-променів в дозі 150 Гр, при цьому діаметр кошика залишався на рівні контролю.

Таким чином мутагени виявилися ефективними в індукуванні позитивних змін за кількісними ознаками для лінії X 808 Б (табл. 3).

Таблиця 2 – Характеристика мутантів лінії Од 973 Б за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Висота рослини h, см	lim	Коефіцієнт Варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт Варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листяків, шт.	lim	Коефіцієнт Варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Од 973 Б (ДМС 0,01 %)												
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Контроль	151,1 ±4,8	143-161	3,2		17,0 ±2,1	13-19	12,8		26 ±2	24-29	6,4	
579 518	143,6 ±7,1	134-153	4,9	2,8 ≤ 2,1	19,7 ±1,9	16-22	9,9	3,4 < 2,1	24 ±3	18-30	13,6	1,7 < 2,1
584 524	129,9 ±6,1	118-137	4,7	8,5 > 2,11	13,9 ±1,9	12-17	13,7	2,9 ≥ 2,11	21 ±2	20-25	8,4	6,3 > 2,11
Од 973 Б (ДМС 0,05 %)												
389e 560	137,9 ±4,8	132-146	3,5	5,8 > 2,12	20,8 ±2,4	18-25	11,7	3,9 > 2,12	27 ±1	25-29	5,1	1,6 < 2,12

Продовження табл. 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
390e 502	128,3 ±3,7	125-135	2,9	10,0<2,14	19,2 ±2,3	17-23	12,1	2,3≥2,14	31 ±3	27-35	8,5	4,9>2,14
Од 973 Б (гама-промені 120Гр)												
961 1071	143,5 ±4,2	138-150	2,9	3,8<2,1	15,2 ±1,8	12-18	11,9	1,6<2,1	29 ±2	26-31	6,2	3,3>2,1
960 1072	136,7 ±4,3	130-141	3,1	6,1<2,14	15,3 ±2,7	13-20	17,3	1,1<2,14	28 ±3	24-31	10,0	1,6<2,14
Од 973 Б (гама-промені 150Гр)												
699e 1078	136,4 ±11,5	120-152	8,4	3,7>2,12	16,0 ±3,0	13-20	18,6	0,5<2,12	26 ±4	21-32	14,1	0<2,12

Таблиця 3 – Характеристика мутантів лінії X 808 Б за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Висота рослини h, см	lim	Коефіцієнт Варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт Варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листочків, шт.	lim	Коефіцієнт Варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	
													1
X 808 Б (ДМС 0,01 %)													
Контроль													
77	163		5,8	3,10<2,10	14,2 ±1,5	12-17	10,4	3,2<2,1	23 ±2	20-26	9,2	4,5>2,1	
47	160		6,5	2,78<2,12	14,8 ±1,2	14-17	7,9	2,5≥2,12	26 ±2	24-29	8,3	3,7<2,12	
50e	140		5,0	4,18<2,13	18,7 ±1,7	17-22	9,1	2,9≥2,13	22 ±3	19-26	11,8	0,5>2,13	
48e	150	128,9 ±9,2	7,2	4,79<2,12	16,0 ±2,2	12-19	13,8	0,4<2,12	20 ±2	18-24	10,8	1,9<2,11	

Продовження табл. 3.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Х 808 Б (гама-промені 150 Гр)												
548e	816	138,4 ± 9,4	6,8	2,45 ≥ 2,13	15,7 ± 4,5	12-22	2,9	0,5 < 2,13	26 ± 2	23-29	8,1	3,5 > 2,13
818	824	137,7 ± 9,3	6,8	2,63 ≥ 2,13	15,3 ± 2,1	11-18	1,4	1,2 < 2,13	26 ± 2	23-30	9,2	3,4 > 2,13
50e	919	117,4 ± 4,8	4,1	9,77 < 2,10	12,5 ± 2,6	10-19	21,1	4,0 < 2,1	25 ± 2	21-31	9,9	2,5 ≥ 2,1

Серед родин M_3 лінії X 1002 Б, виділено родини зі змінною висотою: дія ДМС 0,01% – $151,6 \pm 4,7$ см, $144,0 \pm 8,7$ см, гама-променів в дозі 150 Гр – $153,8 \pm 6,1$ см, гама-променів в дозі 150 Гр – $157,7 \pm 7,1$ см і $147,0 \pm 6,7$ см, при висоті $174,6 \pm 4,7$ см контрольного зразка без обробки. При цьому мутагени ДМС та гама-промені мали негативний вплив на діаметр кошика та кількість листків окремих родин: так у родини № 209 (ДМС 0,01%) висотою 144,0 см ($174,6$ – контроль), діаметр кошика – 13,9 см (18 см – контроль), кількість листків 22 шт. (27 шт. – контроль); родина №870 (гама-промені 120 Гр) висотою 153,8 см ($174,6$ – контроль) мала діаметр кошика 13,0 см (18 см – контроль) 25 шт. листків (27 шт. – контроль). Попри негативний вплив мутагенів на окремі родини лінії X 1002 Б можна стверджувати і про їх позитивну дію, так як вдалося дібрати з високорослої вихідної форми (висота – 174,6 см) родини менші по висоті з діаметром кошика і кількістю листків на рівні вихідної форми, що в даному випадку є цінним для селекційної роботи: родина № 891 (гама-промені 150 Гр) – висота 147,0 см ($174,6$ см. – контроль), діаметр кошика – 18,8 см (18,0 см – контроль), кількість листків 23 шт. (27 шт. – контроль); родина № 208 (ДМС 0,01 %) висота – 145,9 см ($174,6$ см – контроль), діаметр кошика 16,9 см (18,0 – контроль), кількість листків – 23 шт. (27 шт. – контроль) (табл. 4).

У лінії X 1008 Б виділені в M_3 низькорослі форми: в результаті дії ДМС 0,01% концентрації – 95,3 см (діаметр кошика – 18,7 см, кількість листків – 22 шт.), в результаті дії ДМС 0,05% концентрації 94,3 см (діаметр кошика 17 см, кількість листків – 15 шт.), в результаті дії гама-променів в дозі 120 Гр – 118,0 см (діаметр кошика – 14 см. кількість листків – 22 шт.), в дозі 150 Гр – 99,6 см (діаметр кошика – 12 см, кількість листків – 20 шт.) і 78,0 см (діаметр кошика – 10,5 см, кількість листків – 25 шт.), при висоті 156,0 см, діаметр кошика – 22 см, кількість листків – 25 шт. у контрольного зразка без обробки насіння (табл. 5).

Таблиця 4 – Характеристика мутантів лінії Х 1002 Б за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Х 1002 Б (ДМС 0,01 %)													
	М ₂	М ₃	Висота рослини h, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Контроль			174,6 ±4,7	169-185	2,7		18,0 ±2,2	15-21	12,0		27 ±4	22-33	13,1	
190	209		144,0 ±8,7	133-156	6,0	9,41>2,13	13,9 ±2,4	11-18	17,4	3,6>2,11	22 ±3	19-26	12,4	3,4>2,13
Х 1002 Б (ДМС 0,05 %)														
Х 1002 Б (гама-промені 120 Гр)														
578e	870		153,8 ±6,1	145-162	4,0	8,2>2,12	13,0 ±1,7	11-15	13	5,2>2,12	25 ±1	23-27	5,9	1,4<2,12
Х 1002 Б (гама-промені 150 Гр)														
846	891		147,0 ±6,7	141-156	4,5	8,9>2,12	18,8 ±3,2	16-22	11,7	0,7<2,12	23 ±1	21-24	6,1	3,1>2,12

Таблиця 5 – Характеристика мутантів лінії Х 1008 Б за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Х 1008 Б (ДМС 0,01 %)													
	М ₂	М ₃	Висота рослини h, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Контроль			156,0 ±5,7	146-163	3,6		22,0 ±4,5	15-27	21		25 ±3	21-31	12,7	
143e	245		100,0 ±0,0	100	0	19,3>2,18	22,5 ±0,7	22-23	3,1	0,4<2,14	19 ±1	18-20	4,8	4,4>2,16
281	269		95,3 ±13,6	80-106	14,3	13,7>2,14	18,7 ±1,2	18-20	6,2	1,6<2,14	22 ±2	20-24	8,3	1,9<2,14
Х 1008 Б (ДМС 0,05 %)														
317	309		94,3 ±18,3	80-115	19,4	11,0>2,14	17,0 ±1,0	16-18	5,9	2,5≥2,14	15 ±2	12-17	15,8	6,7>2,14
Х 1008 Б (гама-промені 120 Гр)														
876	896		118,0 ±21,8	87-135	18,5	5,3>2,16	14,0 ±3,2	10-17	23,1	4,5>2,1	22 ±4	17-27	19,3	1,7<2,16
Х 1008 Б (гама-промені 150 Гр)														
874	821		78,0 ±2,8	76-80	3,6	32>2,14	10,5 ±0,7	10-11	6,7	4,8>2,18	25 ±1	23-26	4,3	0,4<2,14

В М₃ лінії Мх 845 Б за допомогою ДМС та гамма-променів індуковано корисні зміни за кількісними ознаками. Відібрано родини нижчі від контролю, при цьому не було негативного впливу на діаметр кошика та кількість листків: родина № 365 (ДМС 0,01 %): висота – 95,6 см (112,4 см – контроль), діаметр кошика – 12 см (15 см – контроль), кількість листків 25 шт. (26 шт. – контроль); родина № 396 (ДМС 0,05%): висота – 105,4 см (112 см – контроль), діаметр кошика – 18 см (15 см – контроль), кількість листків – 20 шт. (26 шт. – контроль); родина № 397: висота – 89, 4 см (112, 4 см – контроль), діаметр кошика на рівні контролю – 15, 8 см, кількість листків – 20 шт. (26 шт. – контроль); родина № 890 (гамма-промені 120 Гр) суттєво відрізняється за висотою – 103,3 см та діаметром кошика – 19,0 см, порівняно з контрольним зразком – 112,4 см і 15,0 см відповідно, кількість листків – 25 шт. (26 шт. – контроль); родина № 994 (гамма-промені 150 Гр) при суттєвій відмінності за висотою (88,3 см), має діаметр кошику (14,9 см) та кількість листків (26 шт.) на рівні контролю (табл. 6).

В М₃ лінії Х 08-16 В (висота 139,6 см) відібрано низькорослі родини: 112,1 см (ДМС 0,01 %), 124,2 см (ДМС 0,05%), 115,1 см (гамма-промені 120 Гр), 119, 0 см (гамма-промені 150 Гр), з діаметром кошика та кількістю листків на рівні контролю. Також виділено родини № 448 (ДМС 0,05 %) висотою 142 см (139,6 см – контроль) з діаметром кошика 14,6 см, що суттєво перевищує контроль (12,0 см) та кількістю листків 27 шт., при 23 шт. у контроля.

Отже, у лінії Х 08-16 В вдалося досягти зменшення висоти без негативних наслідків для ознак діаметр кошика та кількість листків (табл. 7).

Таблиця 6 – Характеристика мутантів лінії Мх 845 Б за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	M ₂	M ₃	Висота рослин h, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Мх 845 Б (ДМС 0,01 %)														
Контроль	112,4 ± 6,4	100-122	5,7	15,0 ± 1,6	12-17	13,4	26 ± 3	21-30	10,9		26 ± 3	21-30	10,9	
365	353	95,6 ± 10,7	77-103	11	3,8 > 2,16	11,8 ± 2,5	10-16	21,0	2,5 ± 1	2,5 ≥ 2,12	25 ± 1	24-26	4,4	1,0 < 2,16
Мх 845 Б (ДМС 0,05 %)														
247e	396	105,4 ± 6,6	100-117	6,3	2,4 > 2,1	18,0 ± 3,0	14-22	20	3,0 > 2,1	3,0 > 2,1	20 ± 3	15-25	15,8	4,5 > 2,1
416	397	89,4 ± 7,0	97-78	7,8	6,4 > 2,12	15,8 ± 2,8	13-20	17,6	1,2 < 2,16	1,2 < 2,16	20 ± 4	15-25	18,0	3,8 > 2,16
Мх 845 Б (гамма-промені 120 Гр)														
904	972	95,5 ± 1,9	93-97	2	5,1 > 2,18	13,5 ± 1,3	12-15	9,6	1,1 < 2,18	1,1 < 2,18	25 ± 1	24-26	3,9	1,4 < 2,12
890	987	103,3 ± 5,3	95-112	5,2	3,3 > 2,11	19,0 ± 2,2	15-21	11,5	4,7 > 2,11	4,7 > 2,11	25 ± 3	20-30	12,2	0,7 < 2,11
Мх 845 Б (гамма-промені 150 Гр)														
647e	994	88,3 ± 7,1	80-100	8,1	7,6 > 2,12	14,9 ± 2,9	10-19	19,2	0,4 < 2,12	0,4 < 2,12	26 ± 1	24-28	4,8	0,3 < 2,12

Таблиця 7 – Характеристика мутантів лінії Х 08-16 В за кількісними ознаками рослин, 2016 р

№ родини	M ₂	M ₃	Висота рослин h, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Х 08-16 В (ДМС 0,01 %)														
Контроль	139,6 ± 9,7	128-154	7	12,0 ± 1,7	10-15	14	23 ± 1	21-25	5,8		23 ± 1	21-25	5,8	
471	409	112,1 ± 7,2	102-104	6,4	6,9 > 2,11	12,1 ± 1,8	10-15	15,1	1,1 < 2,13	1,1 < 2,13	21 ± 2	19-25	8,4	2,2 > 2,11
Х 08-16 В (ДМС 0,05 %)														
529	465	124,2 ± 6,4	115-134	5,2	3,4 > 2,14	12,3 ± 1,5	11-15	12,2	1,1 < 2,14	1,1 < 2,14	22 ± 2	18-24	9,8	1,4 < 2,14
502	448	142,0 ± 8,9	129-158	6,3	0,7 < 2,1	14,6 ± 1,2	13-17	8,0	3,4 > 2,1	3,4 > 2,1	27 ± 3	22-30	11,0	3,6 > 2,1
484	462	131,7 ± 6,8	125-143	5,2	1,7 < 2,14	13,8 ± 1,5	12-16	10,6	3,4 > 2,1	3,4 > 2,1	22 ± 3	19-27	13,5	0,9 < 2,14
Х 08-16 В (гамма-промені 120 Гр)														
915	1035	115,1 ± 6,9	104-125	6	6,3 > 2,11	12,6 ± 1,1	10-13	9,0	0,2 < 2,11	0,2 < 2,11	23 ± 3	18-27	12,6	0,4 < 2,11
Х 08-16 В (гамма-промені 150 Гр)														
945	1039	119,0 ± 5,5	110-125	4,6	4,3 > 2,16	12,0 ± 2,0	10-14	16,7	0,4 < 2,16	0,4 < 2,16	23 ± 2	20-26	9,8	0,2 < 2,16

Лінія X 06-134 В (висота 138 см) характеризувалася не лише появою морфологічними мутацій, а й появою форм зі зміненими кількісними ознаками: родина № 419з (ДМС 0,05%) висота – 121,8 см, родина № 1059 (гама-промені 120 Гр) – 116,6 см, родина № 1061 (гама-промені 150 Гр) – 128,9 см, при цьому мутагени не вплинули на діаметр кошика та кількість листків, окрім родини № 1029 (гама-промені 120 Гр) у якої в середньому було 28 шт. листків (23 шт. – контроль) (табл. 8).

У лінії X 06-135 В (висота – 157,9 см, діаметр кошика – 16 см, кількість листків – 27 шт.) в результаті дії мутагенів виділено низькорослі та карликові форми: родина № 59 (ДМС 0,01 %) – висота 118,7 см, діаметр кошика – 15,3 см, кількість листків 21 шт.; карликова родина № 96 (ДМС 0,05%): висота 88,2 см, діаметр кошика – 8,6 см, кількість листків – 12 шт.; карликова родина № 63 з лимонним забарвленням язичкових квіток (ДМС 0,05 %) – висота 65,6 см, діаметр кошика – 6,7 см, кількість листків – 11 шт.; родина № 117 (ДМС 0,05 %) – висота 131,5 см, діаметр кошика – 16 см, кількість листків – 25 шт. Родини № 96 та № 63 принципово відрізняються від вихідної форми за морфологічними та кількісними ознаками, у даному випадку зменшення висоти прямо пропорційне зменшенню діаметра кошика та кількості листків, така тенденція спостерігається і в цілому по родинях (табл. 19).

В М₃ лінії X 785 В відібрано родини, які достовірно відрізняються від контролю (128,5 см) по висоті: родина № 574 (ДМС 0,01 %) висота – 112,5 см, родина № 596 (ДМС 0,05 %) висота – 104,9 см, родина № 1090 (гама-промені 120 Гр) висота – 118,2 см, родина № 1108 (гама-промені 150 Гр) висота – 118,8 см, родина № 1096 (гама-промені 120 Гр) висота – 148,6 см, родина № 1105 (гама-промені 150 Гр) висота – 139,1 см. При цьому діаметр кошику у родини № 1096 та № 1105 був на суттєво нижчому рівні (9 см) порівняно з контролем – 12 см, а кількість листків більшою – 25 шт. (20 шт. – контроль) (табл. 10).

Таблиця 8 – Характеристика мутантів лінії Х 06-134 В за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Х 06-134 В (ДМС 0,05 %)											
	Висота рослини h, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Контроль	138,0 ±5,4	131-148	3,9		10,0 ±1,2	8-11	12,0		23 ±3	18-27	12,3	
340e	419з	121,8 ±5,3	4,4	6,6>2,11	9,9 ±1,1	9-12	10,7	0,4<2,11	26 ±3	21-30	12,9	2,0<2,11
Х 06-134 В (гамма-промені 120 Гр)												
914	1029	121,6 ±14,6	12	3,3>2,13	10,1 ±1,7	8-12	16,5	0,6<2,13	28 ±1	26-30	4,6	3,9>2,13
917	1059	116,6 ±4,6	3,9	9,6>2,1	9,6 ±0,5	9-10	5,4	0,2<2,1	23 ±3	19-28	13,3	0,2<2,1
Х 06-134 В (гамма-промені 150 Гр)												
693e	1061	128,9 ±4,3	3,4	3,7>2,13	10,0 ±1,2	9-12	11,5	0,5<2,13	23 ±2	20-26	10,3	0,1<2,13

Таблиця 9 – Характеристика мутантів лінії Х 06-135 В за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Х 06-135 В (ДМС 0,01 %)											
	Висота рослини h, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента
Контроль	157,9 ±4,4	151-165	2,8		16,0 ±2,1	13-20	13,1		27 ±2	24-30	7,0	
19e	59	118,7 ±10,9	9,2	10,3>2,1	15,3 ±3,3	13-21	21,6	0,5<2,13	21 ±4	16-26	19,4	4,7>2,13
32	96	88,2 ±14,5	16,4	14,4>2,1	8,6 ±2,1	7-12	24,1	6,4>2,16	12 ±2	10-15	14,7	18,9>2,1
9	63 л	65,6 ±12,9	19,6	21,2>2,1	6,7 ±0,5	6-7	7,8	11,9>2,1	11 ±1	10-13	13,1	18,9>2,1
Х 06-135 В (ДМС 0,05 %)												
40e	105	120,4 ±10,3	8,5	10,6>2,1	11,7 ±2,4	10-16	20,2	4,2>2,1	23 ±3	20-29	13,7	4,1>2,1
41e	117	111,3 ±9,7	8,7	13,8>2,1	11,3 ±1,7	10-15	15,1	5,5>2,1	18 ±3	11-22	18,1	7,7>2,1
Х 06-135 В (гамма-промені 150 Гр)												
540e	799	144,8 ±7,1	4,9	5,0>2,1	16,0 ±2,4	12-20	1,5	0,1<2,1	29 ±2	26-31	7,7	1,5<2,1
542	800	138 ±14,4	10,5	4,1>2,14	17,7 ±4,1	13-22	23,4	1,2<2,14	24 ±1	23-25	3,4	4,4>2,14
811	789	131,5 ±10,9	8,3	6,9>2,14	16,0 ±4,8	10-22	30,1	0,1<2,14	25 ±2	21-27	8,6	2,4>2,14

Таблиця 10 – Характеристика мутантів лінії X 785 В за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	Х 785 В (ДМС 0,01 %)													
	M ₂	M ₃	Висота рослинi h, см	lim	Коефіцієнт варіації V _r %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації V _r %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації V _r %	Критерій t Ст'юдента
X 785 В (ДМС 0,01 %)														
Контроль			128,5 ±7,0	120-140	5,4		12,0 ±0,8	10-13	5,1		20 ±1	19-23	6,6	
393e			121 ±4,1	114-129	3,4	2,9>2,1	10,3 ±0,9	9-12	9,2	3,3>2,1	17 ±1	16-18	5,1	6,6>2,1
400e			116,3 ±7,7	103-124	6,6	3,3>2,14	10,3 ±0,5	10-11	5	3,3>2,14	16 ±2	15-20	12,9	5,4>2,14
622			113,7 ±4,3	120-140	3,8	4,7>2,14	11,2 ±2,4	9-15	21,5	0,5<2,14	18 ±1	16-19	7,7	3,9>2,14
424e			112,5 ±4,7	107-123	4,2	6,0>2,1	9,4 ±1,5	8-12	16	4,1>2,1	16 ±1	15-18	6,6	8,1>2,1
X 785 В (ДМС 0,05 %)														
657			115,4 ±7,6	107-130	6,6	3,7>2,13	11,1 ±0,9	10-12	8,1	1,1<2,13	18 ±1	17-19	4,5	4,2>2,13
659			114,0 ±6,3	105-122	5,5	4,2>2,14	10,0 ±1,5	9-13	15,5	2,7>2,14	17 ±1	15-18	7,3	5,5>2,14
682			112,2 ±6,3	103-120	5,6	4,4>2,16	8,0 ±1,0	7-9	12,5	7,3>2,16	16 ±3	13-20	16,0	4,2>2,16
670			110,3 ±5,8	100-120	5,3	5,7>2,13	9,4 ±0,5	9-10	5,7	6,0>2,13	17 ±1	16-20	8,3	5,0>2,13
694			104,9 ±10,2	86-115	9,7	5,7>2,13	9,3 ±1,1	8-11	12	4,9>2,13	18 ±1	16-20	7,2	3,7>2,13
X 785 В (гамма-промені 120 Гр)														
967			148,6 ±5,9	139-155	4	6,5>2,12	9,9 ±1,0	8-12	10	4,0>2,12	25 ±3	21-29	10,3	5,0>2,12
712e			118,2 ±4,3	114-125	3,6	3,2>2,14	9,8 ±1,0	8-11	10	3,9>2,14	23 ±3	18-26	12,9	2,6>2,14
X 785 В (гамма-промені 150 Гр)														
716e			139,1 ±6,6	130-148	4,7	3,4>2,11	9,4 ±1,4	7-11	15,1	4,1>2,11	25 ±2	22-28	7,6	6,3>2,11
721e			118,8 ±9,6	103-133	8,1	2,5>2,14	8,9 ±0,8	8-10	9,4	6,8>2,12	23 ±4	17-27	16,7	1,9<2,11

В M_3 лінії X 1334 В у результаті дії мутагенів відібрано родини нижчі за вихідну форму, наприклад родина № 620 (ДМС 0,01 %) мала висоту 131,5 см (151,3 см – контроль), діаметр кошика – 15,0 см (20,0 см – контроль), кількість листків – 22 шт. (27 шт. – контроль); родина № 658 (ДМС 0,05 %) висота – 142,1 см (151,3 см – контроль), діаметр кошика (20 см – контроль), кількість листків 27 шт. (27 шт. – контроль) (табл. 11). При тому, що суттєвих позитивних змін за кількісними ознаками не вдалося досягти, головною особливістю мутантних родин цієї лінії є зміна у співвідношенні жирних кислот.

У лінії X 201 В виділено мутантні форми не тільки зі зміненою висотою, але і з новими морфологічними ознаками. Дією ДМС 0,01 % індуковані низькорослі форми – 112,4 см і 101,0 см, при 139,8 см у варіанту без обробки. В результаті дії ДМС 0,05% концентрації виділено низькорослі форми – 117,3 см, 109,1 см, а також принципово відмінну від вихідної форми багатолісткову форму (153-245 шт.) з висотою 151,4 см (139,8 см у контролю) і зміненою формою і розміром кошика. В результаті дії гамма-променів також було виділено змінені мутантні форми: в результаті дії гамма-променів в дозі 120 Гр відібрано родину висотою 122,0 см, з лимонним забарвленням язичкових квіток (у контролю – помаранчеве), в дозі 150 Гр – 116,8 см і 108,3 см (139,8 см – контроль). При цьому не спостерігалось негативної динаміки за ознаками діаметр кошика та кількість листків (табл. 12).

Отже в M_2 було виявлено широкий спектр мінливості за кількісними ознаками, що пов'язано з індивідуальною реакцією генотипу на дію мутагенів та різноманітням досліджуваних самозапилених ліній соняшнику. Так генотипи ліній Од 973 Б, Мх 845 Б, X 08-16 В, X 06-135 В, X 06-134 В, X 201 В виявилися більш сприйнятливими до дії ДМС та гамма-променів, оскільки у родинах M_3 встановлено високий рівень успадкування мутаційної мінливості від рослин M_2 .

Таблиця 13 – Характеристика мутантів лінії X 1334 В за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	M ₂	M ₃	Висота рослин h, см	lim	Коефіцієнт варіації %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	lim	Коефіцієнт варіації %	Критерій t Ст'юдента
X 1334 В (ДМС 0,01 %)														
Контроль			151,3 ±5,7	142-160	3,8		20,0 ±2,4	17-23	12,2		27 ±3	24-32	9,8	
	746	628	137,0 ±5,0	131-144	3,7	5,2>2,16	18,6 ±1,5	17-20	17	0,8<2,2	24 ±3	20-28	12,5	2,0<2,2
	490e	620	131,5 ±1,7	130-133	1,3	9,4>2,13	15,0 ±0,0	0	0	3,8>2,13	22 ±3	19-25	13,4	4,0>2,14
X 1334 В (ДМС 0,05 %)														
	778	645	142,8 ±9,0	133-155	6,3	2,5>2,14	16,7 ±1,5	15-19	9	2,6>2,18	25 ±2	23-28	8,9	1,5<2,13
	520e	658	142,1 ±5,8	134-150	4	3,9>2,1	14,5 ±2,3	11-17	16	4,5>2,12	27 ±2	24-30	8,0	0,5<2,12

Таблиця 14 – Характеристика мутантів лінії X 201 В за кількісними ознаками рослин, 2016 р.

№ родини	M ₂	M ₃	Висота рослин h, см	lim	Коефіцієнт варіації %	Критерій t Ст'юдента	Діаметр кошика, см	lim	Коефіцієнт варіації %	Критерій t Ст'юдента	Кількість листків, шт.	Lim	Коефіцієнт варіації %	Критерій t Ст'юдента
X 201 В (ДМС 0,01 %)														
Контроль			139,8 ±5,5	133-150	3,9		13,0 ±1,2	11-15	9,1		23 ±2	20-25	6,8	
	792	666	112,4 ±9,6	92-123	8,6	7,5>2,13	12,7 ±1,8	11-15	14,2	0,5<2,13	19 ±1	18-21	5,0	5,1>2,13
	783	663	101,0 ±4,8	95-108	4,8	13,4>2,1	10,8 ±1,3	10-13	12,1	3,4>2,16	20 ±3	18-24	13,3	3,0>2,14
X 201 В (ДМС 0,05 %)														
	520e	742б	151,4 ±7,1	140-164	4,7	4,1>2,1	21,1 ±1,5	20-24	7,1	12,6>2,1	198 ±36	153-245	18,0	15,6>2,1
	807	724	117,3 ±6,8	110-126	5,8	7,3>2,14	11,8 ±1,9	10-15	16,4	1,6<2,14	21 ±2	18-24	10,5	2,3>2,14
	536e	727	109,1 ±7,3	100-120	6,7	10,5>2,1	11,2 ±1,3	10-13	11,6	3,3>2,11	19 ±2	17-24	11,8	3,8>2,11
X 201 В (гамма-промені 120 Гр)														
	741	1133л	122,0 ±9,6	115-136	7,8	4,7>2,16	11,6 ±2,2	10-14	1,9	2,0<2,1	23 ±2	21-26	8,7	0,2<2,16
	998	1135	114,7 ±8,6	105-125	7,5	7,2>2,14	11,2 ±1,6	10-14	14,3	2,8>2,14	20 ±2	18-24	10,5	3,1>2,14
X 201 В (гамма-промені 150 Гр)														
	533e	1159	116,8 ±6,1	110-125	5,2	7,4>2,16	12,6 ±1,3	12-15	10,6	0,7<2,16	21 ±1	19-22	6,2	2,0<2,16
	533e	1143	108,3 ±4,9	100-115	4,5	12,8>2,1	11,9 ±1,8	10-14	15,2	1,7<2,12	20 ±1	18-21	6,1	4,8>2,12

8.2 Одержання мутантів за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні

Урожай насіння це складна ознака, яка є результатом впливу багатьох факторів, які можуть впливати як окремо так і спільно. Генетична основа цієї ознаки полігенна за своєю природою. Урожай насіння соняшника є результатом взаємодії між генотипом та факторами навколишнього середовища, які впливають на протязі всього вегетаційного періоду.

Головна мета селекції соняшнику полягає в тому, щоб отримати максимально високий вихід олії з одиниці площі, при цьому вихід олії є результатом олійності та урожаю насіння.

За даними академіка В. С. Пустовойта кількість насіння, вірніше розмір насіння, забезпечує можливість для збільшення урожайності соняшнику. Так збільшення маси 1000 насінин може мати значення в роботі з покращення урожаю соняшника [182]. В. К. Морозов стверджував, що збільшення маси 1000 насінин всього лише на один грам може збільшити урожайність на 40 кг/га [183].

Рядом авторів було встановлено, що маса 1000 насінин варіює в залежності від генотипу та факторів навколишнього середовища. В дослідженні S. Josić наприклад, маса 1000 насінин була в діапазоні від 21 до 104 г в залежності від генотипу [184].

У 2016 році в результаті дії ДМС (0,01 %, 0, 05 %) та гама-променів (120 Гр, 150 Гр) на самозапильні лінії соняшнику в М₃ було відібрано та сформовано вибірку мутантних родин відмінних від вихідної форми за морфологічними та кількісними ознаками. Зроблено характеристику цих мутантних родин за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, з метою визначення взаємозв'язку дії мутагенів на висоту, діаметр кошика, кількість листків ліній соняшнику та якість насіння.

Родини М₃ лінії Од 973 Б характеризувалися низькою масою 1000 насінин, порівняно з контролем (66,3 г) та характерним для даної лінії вмістом олії в насінні на рівні 44 %.

Виділено родини для яких була властива висока маса 1000 насінин та вміст олії в насінні: родина № 545 (ДМС 0,01 %), маса 1000 насінин – 72,1 г, порівняно з контролем – 66,3 г, при цьому вміст олії в насінні був дещо нижчим – 42,44 % (43,92 % – контроль); родина № 552 (ДМС 0,05 %) мала масу 1000 насінин 45 г, що суттєво менше за масу 1000 насінин контрольного зразку – 66,3 г, проте характеризувалася підвищеним вмістом олії в насінні – 46,17 % (43,92 % – контроль); родина № 1078 (гама-промені 150 Гр) мала масу 1000 насінин – 56,3 г (66,3 г – контроль) і підвищений вміст олії в насінні – 45,83 %, порівняно з контролем – 43,92 % (табл. 13).

Таблиця 13. Характеристика мутантів лінії Од 973 Б за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г) середнє	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
Од 973 Б (ДМС 0,01 %)					
Контроль		66,3 ±0,3	0,4		43,92
580	545	72,1 ±0,2	0,3	41,1>2,11	42,44
584	524	45,4 ±0,2	0,5	104,5>2,1	44,47
579	518	61,4 ±0,1	0,2	27,8>2,1	42,49
Од 973 Б (ДМС 0,05 %)					
388e	553	59,1 ±0,3	0,5	55,4>2,1	44,65
605	552	45,0 ±0,5	1,1	96,8>2,1	46,17
389e	560	61,4 ±0,3	0,3	29>2,11	41,99
380e	559	57,6 ±0,3	0,4	41,0>2,1	40,83
390e	502	54,0 ±0,5	1,0	75,1>2,13	39,40
Од 973 Б (гама-промені 150 Гр)					
699e	1078	56,3 ±1,0	1,8	29,7>2,1	45,83
964	1080	50,0 ±0,2	0,4	124,6>2,1	43,31
697e	1081	63,4 ±0,3	0,5	14,5>2,1	54,55

З вихідної форми X 808 Б за допомогою ДМС та гама-променів індуковано мутантні родини зі зменшеною висотою, так родина № 140 (ДМС 0,01%) висотою 130 см характеризувалася масою 1000 насінин – 51,9 г (46,8 г – контроль) та вмістом олії – 45,43 % (49,69 % у контролю), родина № 150 (ДМС 0,01 %) висо-

та – 129,0 см, маса 1000 насінин – 54,1 г (46,8 г – контроль), вміст олії – 44,41% (49,69 % у контролю), родина № 826 (гама-промені 150 Гр) висота – 136,0 см , маса 1000 насінин – 57,1 г (46,8 г – контроль), вміст олії 44,50 % (49,69 % – контроль). У цих родин зі зменшенням висоти вміст олії в насінні також зменшувався, при цьому маса 1000 насінин значно перевищувала контроль. Проте родина № 919 (гама-промені 150 Гр) висотою 117 см, мала масу 1000 насінин на рівні контролю – 45,6 г, та вміст олії – 53,20 % що більше за контроль (49,69 % – контроль) (табл. 14).

Таблиця 14. Характеристика мутантів лінії X 808 Б за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г)	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 808 Б (ДМС 0,01 %)					
Контроль		46,8 ±0,1	0,2		49,69
77	163	40,4 ±0,2	0,5	44,7>2,1	45,85
47	160	45,9 ±0,5	1,2	9,2>2,1	45,46
40e	157	38,7 ±0,4	1,1	52,9>2,11	44,73
57e	148	39,3 ±0,6	1,6	56,0>2,11	42,59
50e	140	51,9 ±1,3	2,6	12,3>2,13	45,43
48e	150	54,1 ±0,1	5,8	7,3>2,12	44,41
X 808 Б (гама-промені 150 Гр)					
548e	816	38,6 ±0,5	1,2	52,5>2,1	47,82
818	824	35,6 ±0,4	1,1	75,3>2,1	47,31
833	826	57,1 ±0,9	1,6	34,6>2,11	44,50
50e	919	46,5 ±0,1	0,3	3,0>2,12	53,20

Мутантні родини нижчі по висоті, відібрані з вихідної форми лінії X 1002 Б, характеризувалися високими показниками маси 1000 насінин, порівняно з контролем: так родина № 208 (ДМС 0,01 %) мала масу 1000 насінин – 59,7 г (46,7 г – контроль), родина № 889 (гама-промені 150 Гр), маса 1000 насінин – 71,4 г (46,7 г – контроль), родина номер № 891 (гама-промені 150 Гр) маса 1000 насінин – 68,0 г (46,7 г – контроль). Вміст олії у відібраних родин – на рівні контролю – 45,78 %, при цьому всі родини були нижчі від вихідної форми на 10 – 20 см (табл. 15).

Таблиця 15. Характеристика мутантів лінії X 1002 Б за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г)	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 1002 Б (ДМС 0,01 %)					
Контроль		46,7 ±0,5	1,2		45,78
93e	182	43,8 ±0,3	0,7	14,8>2,12	39,54
111	184	57,6 ±0,5	0,9	41,5>2,14	45,72
115	186	55,2 ±0,3	0,5	34,9>2,13	45,42
135	193	40,4 ±0,4	1,1	23,9>2,13	43,69
85e	204	51,2 ±1,9	3,7	8,2>2,1	45,09
191	208	59,7 ±0,3	0,6	52,7>2,13	44,12
190	209	55,4 ±1,1	1,9	21,1>2,12	46,69
X 1002 Б (ДМС 0,05 %)					
200	227	54,3 ±0,5	1,0	31,7>2,1	48,05
	224	49,3 ±0,2	0,5	12,3>2,1	50,25
X 1002 Б (гама-промені 150 Гр)					
579e	876	54,4 ±0,9	1,6	24,2>2,11	47,81
583e	889	71,4 ±0,2	0,3	105,3>2,12	43,65
578e	879	63,2 ±0,5	0,7	79,0>2,1	43,93
847	883	55,2 ±1,0	1,9	22,4>2,1	45,52
582e	885	59,9 ±0,2	0,3	77,6>2,11	46,50
849	888	55,0 ±1,4	2,6	16,4>2,12	46,41
580e	886	65,7 ±0,6	1,0	60,3>2,12	45,38
846	891	68,0 ±0,3	0,4	124,0>2,11	39,86

Дія мутагенів на мутанті родини відібрані з лінії X 1008 Б була пов'язана зі зменшенням висоти, чого не можна сказати про масу 1000 насінин, яка була на рівні контролю – 59,5 г. Проте вміст олії в насінні у мутантних родин нижчий (33-43 %) порівняно з контролем – 47,65 %. Так, наприклад мутантна родина № 291 (ДМС 0,01 %) з масою 1000 насінин – 61,7 г (59,5 г – контроль) та вмістом олії 42,42% (47,65 % – контроль) є суттєво нижчою (126 см), за вихідну форму висотою – 156 см, родина № 261 (ДМС 0,01 %) має масу 1000 насінин 59,3 г (59,5 г – контроль) та вміст олії в насінні – 41,23 % (47,65 % у контролю) при висоті 117 см (156 см у контролю), родина № 269 (ДМС 0,01 %) при масі 1000 насінин – 57,3 г (59,5 г у контролю) вміст олії – 41,17 %

(47,65 % – контроль), має висоту – 95 см (156 см – контроль). При такому зменшенні висоти, зниження вмісту олії та маси 1000 насінин можна вважати не значним (табл. 16).

Таблиця 16. Характеристика мутантів лінії X 1008 Б за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г)	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 1008 Б (ДМС 0,01 %)					
Контроль		59,5 ±0,9	1,4		47,65
136e	260	58,1 ±0,9	1,6	4,0>2,12	42,42
137e	291	61,7 ±0,4	0,6	5,0>2,13	42,39
115e	261	59,3 ±0,4	0,6	1,7≤2,11	41,23
143e	245	52,9 ±0,3	0,6	20,0>2,12	41,17
281	269	57,7 ±1,5	2,5	21,3>2,1	41,17
X 1008 Б (ДМС 0,05 %)					
178e	304	37,5 ±0,4	1,2	60,7>2,12	42,72
300	314	58,4 ±0,7	1,2	4,2>2,1	40,24
289	327	56,6 ±1,4	2,5	6,1>2,13	38,04
317	309	49,2 ±0,2	0,4	30,9>2,12	38,57
X 1008 Б (гама-промені 120 Гр)					
Контроль		59,5 ±0,9	1,4		47,65
598e	913	60,2 ±0,9	1,6	0,9<2,12	38,41
878	904	58,3 ±1,3	2,3	2,2≤2,13	42,09
877	897	58,0 ±2,0	3,5	2,2≤2,14	40,50
876	895	51,3 ±0,6	1,2	20,6>2,11	41,06
X 1008 Б (гама-промені 150 Гр)					
613e	938	48,6 ±0,2	0,5	35,5>2,1	42,65
612e	953	57,1 ±0,3	0,6	8,3>2,11	33,03
875	949	56,3 ±0,5	0,8	8,4>2,14	42,06
878	941	51,4 ±0,6	1,1	21,6>2,13	43,82
874	821	45,6 ±0,4	0,9	39,3>2,12	42,06

В результаті дослідження дії мутагенів на масу 1000 насінин M₃ лінії Mx 845 Б встановлено, що при зменшенні висоти мутантних рослин на 10-20 см діаметр кошика був на рівні контролю, при цьому родини характеризувалися високою масою 1000 насінин та високим вмістом олії, порівняно з контролем. Проте у деяких родин відмічається тенденція – чим більша ма-

са 1000 насінин тим менший вміст олії в насінні. Так, наприклад родина № 353 (ДМС 0,01 %) мала значно меншу масу 1000 насінин (34,9 г), порівняно з контролем 48,3 г, проте вміст олії в насінні перевищував контроль (50,35 %) і становив – 51,76 %. У родин М₃ в результаті дії гама-променів також виділено родини зі зміненими кількісними ознаками, хоча порівняно з післядією ДМС залежність вмісту олії від маси 1000 насінин не була такою суттєвою. У родини № 987 (гама-промені 120 Гр) при масі 1000 насінин 60,7 г (48,3 г – контроль) вміст олії – 47,72 % (50,35 % – контроль). У родин № 1007, № 1008, № 996 (гама-промені 150 Гр) маса 1000 насінин була на рівні 53-67 г, при тому що вміст олії в насінні залишався на рівні контролю (50,35 %). Для родини № 995 (гама-промені 150 Гр) висотою 100 см (112 см – контроль), діаметром кошика 14 см (15 см – контроль) характерною була маса 1000 насінин 44 г (48,3 г у контролі) та високим вмістом олії в насінні – 52,50 % (50,35 % у контролі) (табл. 17).

В М₃ лінії X 08-16 В у результаті дії гама-променів і ДМС відібрані мутантні родини характеризувалися зменшеною висотою, при цьому діаметр кошика, кількість листків, маса 1000 насінин, вміст олії в насінні були на рівні контролю. Винятком були родини з масою 1000 насінин більшою за контроль: родина № 403 (ДМС 0,01 %) висотою 113 см (140 см – контроль), з діаметром кошика 10 см (12 см – контроль), маса 1000 насінин – 40,0 г (35,7 г – контроль) та вмістом олії в насінні 42,89 % (42,60 % – контроль); родина № 473 (ДМС 0,05 %) мала масу 1000 насінин – 59,7 г, порівняно з контролем – 35,7 г та вмістом олії в насінні – 43,22 % (42,60 % – контроль); родини № 406 (ДМС 0,01 %), № 449 (ДМС 0,05 %) були меншими по висоті та характеризувалися діаметром кошика, кількістю листків, масою 1000 насінин на рівні контролю, проте мали вищий вміст олії в насінні – 46,0 %, порівняно з вмістом олії в насінні контролю – 42,6 %, що дає позитивну характеристику даним родинам з селекційної точки зору (табл. 18).

Таблиця 17. Характеристика мутантів лінії Мх 845 Б за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г)	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
Мх 845 Б (ДМС 0,01 %)					
Контроль		48,3 ±0,4	0,8		50,35
365	353	34,9 ±0,4	1,3	44,1 > 2,16	51,76
383	365	47,4 ±1,0	2,0	2,3 ≤ 2,16	49,97
	366	44,2 ±0,3	0,6	15,3 > 2,18	53,26
Мх 845 Б (ДМС 0,05 %)					
390	380	51,9 ±0,3	0,6	14,5 > 2,13	47,07
247e	396	58,6 ±1,0	1,7	19,2 > 2,13	43,93
386	388	61,5 ±2,2	3,6	18,3 > 2,13	43,86
256e	395	44,5 ±0,7	1,7	13,8 > 2,18	45,49
400	385	64,4 ±1,0	1,6	31,1 > 2,18	44,05
416	397	46,5 ±0,5	1,0	66,0 > 2,18	45,41
Мх 845 Б (гама-промені 120 Гр)					
904	972	45,4 ±0,1	0,2	13,2 > 2,14	47,97
890	987	60,7 ±0,8	1,4	38,0 > 2,14	47,72
Мх 845 Б (гама-промені 150 Гр)					
646e	1007	57,8 ±0,4	0,7	36,2 > 2,16	50,70
907	995	44,0 ±0,2	0,5	23,6 > 2,16	52,50
910	1008	52,7 ±0,4	0,8	18,9 > 2,13	47,66
643e	996	66,6 ±2,0	3,1	22,5 > 2,18	49,43
647e	994	46,3 ±0,1	0,2	9,5 > 2,18	48,16

В М₃ лінії X 06-134 В для відібраних родин характерними була маса 1000 насінин на рівні або дещо меншою за 31,8 г у контролю та вміст олії в насінні на рівні контролю – 50,7 %. Проте хлорофільна родина № 507 % (ДМС 0,05 %) з масою 1000 насінин 37,2 г (31,8 г – контроль) мала вміст олії 50,69 % (50,71 %), родина № 1029 (гама-промені 120 Гр) з масою 1000 насінин 39,8 г (31,8 г – контроль) та дещо нижчим за контроль (50,71 %) вмістом олії – 46,19 % (табл. 19).

Таблиця 18. Характеристика мутантів лінії X 08-16 В за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г) середнє	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 08-16 В (ДМС 0,01 %)					
	Контроль	35,7 ±0,4	1,1		42,60
482	406	32,8 ±0,4	1,2	15,0>2,12	45,64
	432	36,2 ±0,4	1,1	2,2≤2,12	42,25
419	415-443	39,3 ±0,9	2,4	8,7>2,14	43,98
292e	403	40,0 ±0,7	1,9	13,7>2,13	42,89
471	409	36,8 ±0,3	0,9	3,6>2,16	42,88
	422	31,3 ±0,1	0,2	28,5>2,14	48,12
X 08-16 В (ДМС 0,05 %)					
312e	457	35,1 ±0,5	1,5	1,9<2,14	44,15
321	449	37,7 ±1,0	2,7	5,0>2,11	45,30
533	447	34,4 ±0,4	1,2	5,4>2,13	43,55
516	473	59,7 ±1,6	2,6	49,5>2,16	43,22
529	465	36,6 ±0,9	2,4	1,7<2,16	43,54
502	448	46,3 ±1,9	4,0	16,3>2,13	40,51
484	462	40,3 ±0,2	0,4	24,1>2,12	42,68

Таблиця 19. Характеристика мутантів лінії X 06-134 В за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г) се- реднє	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 06-134 В (ДМС 0,05 %)					
	Контроль	31,8 ±0,4	1,2		50,71
347e (з)	507 з	37,2 ±0,9	2,4	16,8>2,13	50,69
337e	501	31,0 ±0,6	1,9	2,5≤2,14	48,62
344e (з)	505 з	26,8 ±0,7	2,6	15,4>2,13	46,19
340e (з)	419 з	26,2 ±0,1	0,5	41,3>2,12	43,80
X 06-134 В (гама-промені 120 Гр)					
685e	1054	31,7 ±0,4	1,2	0,1<2,11	50,31
914	1029	39,8 ±0,7	1,8	28,7>2,11	46,19
687e	1057	25,7 ±0,2	0,7	33,7>2,11	46,96
688e	1052	32,0 ±0,1	0,4	1,4<2,13	49,80
913	1053	32,9 ±0,4	1,2	4,0>2,14	51,26
917	1059	31,3 ±0,2	0,6	3,7>2,12	49,99
X 06-134 В (гама-промені 150 Гр)					
693e	1061	28,0 ±0,5	1,7	16,5>2,11	50,12

За результатами трирічних досліджень у 2016 році внаслідок дії мутагенів на лінію X 06-135 В відібрано родини для яких були характерними зміни як за кількісними так і за якісними ознаками, а саме морфологічні зміни та підвищений вміст олії в насінні, порівняно з контролем. Родина № 94 і № 81 (ДМС 0,01 %) з масою 1000 насінин – 47,3 г і 43,6 г відповідно (59,2 г – контроль), вміст олії в насінні – 52,14 % і 52,68 % відповідно (48,62 % – контроль); у родин № 103, № 105 і № 117 (ДМС 0,05 %) маса 1000 насінин була в діапазоні 31-38 г (59,2 г – контроль) при вмістові олії в насінні на рівні 50 %, особливістю цих родин є суттєво менша висота – 111-130 см (158 см – контроль). В результаті дії гама-променів в дозі 150 Гр виділено родину № 800 з масою 1000 насінин 66,1 г (59,2 г – контроль), при цьому вміст олії в насінні був нижчим порівняно з контролем (48,62 %) і становив лише 40,08 %.

Такі родини як № 96 і № 63 (ДМС 0,01 %) зі зміненим габітусом, характеризувалися низькою масою 1000 насінин – 18-22 г (59,2 г – контроль) та низьким вмістом олії в насінні – 37,0 % (табл. 20).

Родини M₃ лінії X 785 В характеризувалися вмістом олії в насінні 52,18 г та масою 1000 насінин 33,6 г, на рівні значень контролю. Проте було виділено низькорослі родини з діаметром кошика на рівні контролю – 12 см та високою масою 1000 насінин: родина № 575 (ДМС 0,01 %) маса 1000 насінин – 36,0 г (33,6 г – контроль), вміст олії в насінні – 51,07 % (52,18 % – контроль); родина № 593 і родина №596 (ДМС 0,05 %) з масою 1000 насінин 42,2 г і 31,4 г відповідно (33,6 г – контроль), вміст олії в насінні – 52,22 % і 49,05 % відповідно (табл. 21).

В M₃ лінії X 1334 В виділено родини для яких було характерним незначне зниження висоти, що призвело до зменшення діаметру кошика та кількості листків, при цьому показники маси 1000 насінин і вміст олії в насінні були на високому рівні, а в деяких випадках навіть перевищували контроль.

Таблиця 20. Характеристика мутантів лінії X 06-135 В за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г) середнє	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 06-135 В (ДМС 0,01 %)					
Контроль		59,2 ±0,4	0,6		48,62
2e	94	47,3 ±2,1	4,4	16,9>2,13	52,14
36	81	43,6 ±0,9	2,2	40,8>2,1	52,68
3e	53	42,9 ±0,5	1,2	59,6>2,1	51,01
32	96	18,3 ±0,3	1,4	80,6>2,1	37,15
9	63(л)	22,4 ±0,4	1,8	191,4>2,1	37,15
X 06-135 В (ДМС 0,05 %)					
39e	109	43,3 ±0,3	0,8	99,4>2,1	52,05
36e	125	44,2 ±0,6	1,3	55,9>2,11	50,11
31e	103	38,0 ±0,2	0,5	211,0>2,1	50,56
40e	105	37,2 ±0,1	0,3	196,4>2,12	45,08
41e	117	31,7 ±0,2	0,7	148,9>2,12	50,06
X 06-135 В (гама-промені 150 Гр)					
540e	799	50,5 ±0,8	1,6	28,8>2,12	49,65
542	800	66,1 ±0,9	1,3	24,5>2,12	40,08
811	789/790	48,8 ±0,7	1,3	38,5>2,12	41,60

Таблиця 21. Характеристика мутантів лінії X 785 В за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г) середнє	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
X 785 В (ДМС 0,01 %)					
Контроль		33,6 ±0,2	0,6		52,18
395e	581	28,3 ±0,2	0,6	27,2>2,11	50,56
400e	575	36,0 ±0,2	0,7	13,9>2,11	51,07
622	573	32,9 ±0,3	0,8	3,8>2,1	52,22
424e	574	33,4 ±0,2	0,6	0,9<2,1	50,11
X 785 В (ДМС 0,05 %)					
657	593	42,2 ±0,3	0,7	37,3>2,11	52,22
659	592	30,6 ±0,2	0,7	13,0>2,1	47,19
682	588	27,4 ±0,3	1,0	27,0>2,1	50,68
670	594	36,5 ±0,2	0,5	13,0>2,1	51,19
694	596	51,4 ±0,1	0,3	77,4>2,1	49,08

Так родина № 609 (ДМС 0,01 %) з масою 1000 насінин 49,6 г (52,7 г – контроль) мала вміст олії в насінні 54,43 %, що вище за вміст олії в насінні контролю – 47,60 %; родини № 607 і № 620 (ДМС 0,01 %) характеризувалися високими показниками маси 1000 насінин – 70,5 г і 55,5 г відповідно, при цьому вміст олії в насінні був на рівні контролю – 47,6 %; родина № 626 (ДМС 0,01 %) з високою масою 1000 насінин (74,1 г) характеризувалася низьким вмістом олії в насінні – лише 40,09 % (47,6 % – контроль); родина № 648 (ДМС 0,05 %) з масою 1000 насінин 54,9 г (52,7 г – контроль) характеризувалася підвищеним вмістом олії в насінні – 48,52 %, порівняно з вмістом олії в насінні контролю – 47,60 %; родина № 645 (ДМС 0,05 %) мала масу 1000 насінин 75,2 г, що суттєво більше за масу 1000 насінин контролю – 52,7 г, при цьому вміст олії в насінні був дещо нижчим (46,05 %) ніж вміст олії в насінні контролю – 47,60 %; родина № 658 (ДМС 0,05 %) характеризувалася низькою масою 1000 насінин – лише 39,8 г (52,7 г – контроль), проте вміст олії в насінні був більшим порівняно з контрольним варіантом – 51,67 % (табл. 22).

Крім того в M_3 даної лінії відібрано родини з підвищеним вмістом бегенової кислоти.

Таблиця 22. Характеристика мутантів лінії X 1334 В за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г)	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M_2	M_3	середнє			
X 1334 В (ДМС 0,01 %)					
Контроль		52,7 ±0,3	0,6		47,60
740	629	53,1 ±1,9	3,5	0,9<2,1	47,41
748	609	49,6 ±0,2	0,4	13,2>2,1	54,43
985e	607	70,5 ±0,1	0,2	78,3>2,1	46,80
746	628	74,1 ±0,2	0,3	113,2>2,1	40,09
490e	620	55,5 ±0,3	0,5	12,4>2,11	47,81
X 1334 В (ДМС 0,05 %)					
518e	648	54,9 ±0,4	0,7	9,8>2,11	48,52
778	645	75,2 ±0,4	0,5	111,4>2,11	46,05
520e	658	39,8 ±0,4	0,9	61,0>2,1	51,67
521 e	642	73,5 ±0,3	0,4	95,9>2,1	47,43
776	659	45,0 ±0,6	1,3	29,2>2,1	50,40

У 2016 році в М₃ лінії X 201 Виділено родини не лише з морфологічними змінами, але і зі зміненими кількісними і якісними ознаками: родина № 672 (ДМС 0,01 %) характеризувалася високою масою 1000 насінин – 52,5 г (47,1 г – контроль) та підвищеним вмістом олії в насінні 49,88 % (46,0 % – контроль); родина № 1132 (гама-промені 120 Гр) з масою 1000 насінин 54,4 г (47,1 г – контроль) та вмістом олії в насінні 48,09 % (46,0 % – контроль); родина № 1143 (гама-промені 150 Гр) характеризувалася масою 1000 насінин 45,2 г (47,1 г – контроль) та підвищеним вмістом олії в насінні – 48,55 % (46,0 % – контроль). Також виділено родини з високою масою 1000 насінин, порівняно з контролем, при цьому вміст олії в насінні був нижчим або на рівні контролю.

Родини з морфологічними змінами, такі як родина № 742 багатоліста (ДМС 0,05 %) і родина № 1133 (гама-промені 120 Гр) з лимонним забарвленням язичкових квіток характеризувалися негативними показниками маси тисячі насінин і вмістом олії в насінні. Родина № 742 багатоліста (ДМС 0,05 %): маса 1000 насінин – 40,0 г (46,0 г – контроль), вміст олії в насінні – 35,86 % (46,0 % – контроль); родина № 1133 (гама-промені 120 Гр): маса 1000 насінин – 29,7 г (47,1 г – контроль), вміст олії в насінні – 42,68 % (46,0 % – контроль) (табл. 23).

Різноманітною була реакція генотипів самозапилених ліній на мінливість маси 1000 насінин та вмісту олії в насінні. Так в М₃ виділено лінії у яких в результаті дії ДМС та гама-променів було підвищено вміст олії в насінні (Од 973 Б, X 1002 Б, Мх 845 Б, X 08-16 В, X 06-135 В, X 1334 В, X 201 В) та лінії зі збільшеною масою тисячі насінин (X 808 Б, X 1002 Б, Мх 845 Б, X 08-16 В, X 785 В, X 1334 в, X 201 В), що свідчить про індивідуальність реакції генотипів самозапилених ліній соняшнику на дію мутагенних чинників.

Таблиця 23. Характеристика мутантів лінії Х 201 В за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні, 2016 р.

№ родини		m 1000 (г) середнє	Коефіцієнт варіації V, %	Критерій t Ст'юдента	Вміст олії, %
M ₂	M ₃				
Х 201 В(ДМС 0,01 %)					
Контроль		47,1 ±0,4	0,8		46,00
	694	51,7 ±0,3	0,5	23,8>2,11	47,71
523e	672	52,5 ±0,3	0,6	26,2>2,11	49,88
	668	44,5 ±0,3	0,7	12,7>2,11	50,69
	685	34,2 ±0,1	0,3	119,2>2,12	52,09
Х 201 В(ДМС 0,05 %)					
520e 805	742-б.л	40,0 ±0,3	0,8	56,0>2,14	35,86
807	713	38,5 ±0,3	0,8	42,8>2,12	46,28
807	724	40,5 ±0,2	0,5	32,2>2,11	41,99
536e	727	38,5 ±0,3	0,7	43,1>2,11	44,87
Х 201 В(гама-промені 120 Гр)					
991	1128	50,3 ±0,1	0,2	26,3>2,12	39,61
996	1132	54,4 ±0,1	0,2	40,3>2,11	48,09
741	1133 л	29,7 ±0,2	0,7	115,5>2,11	42,68
995	1126	53,3 ±0,2	0,3	40,2>2,11	46,62
997	1124	46,4 ±0,2	0,4	3,5>2,11	45,12
998	1135	40,5 ±0,2	0,5	33,2>2,11	43,68
Х 201 В(гама-промені 150 Гр)					
530e	1158	51,8 ±0,5	0,9	19,5>2,12	46,07
1001	1137	41,7 ±0,1	0,4	35,0>2,11	45,84
1004	1156	49,3 ±0,3	0,5	11,4>2,11	43,43
1008	1146	63,2 ±0,5	0,8	68,1>2,11	36,55
535e	1159	47,5 ±0,2	0,5	1,9<2,11	44,89
533e	1143	45,2 ±0,2	0,5	13,5>2,11	48,55

8.3 Біохімічна характеристика олії насіння мутантних форм соняшнику

В селекції рослин актуальними є дослідження зі створення генотипів, які на фоні несприятливих умов середовища здатні не тільки зберігати економічно виправданий рівень продуктивності, але і формувати продукцію високої якості. Олія насіння соняшника з переважанням тих чи інших жирних кислот

має істотно відмінні властивості, які обумовлюють напрямки її використання і призначення.

Запасні ліпіди насіння соняшника (олія) в основному представлені тригліцеридами насичених і ненасичених жирних кислот. Жирні кислоти знайдені також у вигляді фосфоліпідів і ефірів стеарину. У вільному стані в природних ліпідах жирні кислоти знаходяться в незначній кількості.

До складу запасного жиру соняшнику входять дві основні ненасичені кислоти, між концентраціями яких спостерігається тісна зворотна залежність: олеїнова з одним подвійним зв'язком ($C_{18:1}$) і лінолева з двома подвійними зв'язками ($C_{18:2}$). За рахунок великих коливань в співвідношеннях між цими двома кислотами Жирнокислотний склад соняшnikової олії варіює в дуже широких межах.

Як повідомляють П. С. Попов зі співробітниками на долю олеїнової кислоти в олії поширених сортів і гібридів соняшнику припадає в середньому 25-35 % від суми жирних кислот, на долю лінолевої – 55-65 % [185]; насичені кислоти (пальмітинова і стеаринова) складають 8-10 %. Ці кислоти складають не менше 99 % олії з ядра сім'янки соняшника.

За даними Н. Ф. Дублянської та Л. В. Супрунової іноді, окрім цих кислот, до складу олії з ядра соняшнику входить ще дві ненасичені кислоти: пальміт-олеїнова (до 2 %) і ліноленова (до 0,8 %) [186].

П. С. Попов встановив, що лінолева кислота в олії насіння соняшнику синтезується в нічний час, а олеїнова – в денний час [187].

Тимчасову розмежованість в біосинтезі насичених кислот автори пояснюють наявністю двох ферментних систем, одна з яких відповідальна за біосинтез олеїнової кислоти, а інша – лінолевої з олеїнової. Перша система функціонує безперервно, друга – в нічний час доби.

З усіх запасних речовин, що входять до складу насіння рослин, жири мають саму низьку стійкість до окислення киснем повітря при зберіганні і переробці. Окислення відбувається тим швидше, чим вище ступінь ненасиченості жирних кислот.

Окислення жирів супроводжується появою специфічного запаху і неприємного гіркого смаку.

У найменшій мірі ці процеси виявляються у високоолеїновій олії. Легше за олеїнову окислюється більш ненасичена лінолева кислота, тому зниження її концентрації за рахунок збільшення вмісту олеїнової кислоти підвищує стійкість олії до окислення. R. H. Purdy прийшов до висновку що, чим вища концентрація гліцеридів олеїнової кислоти, тим вище окислювальна стабільність олії соняшнику [188].

Як свідчить В. А. Васін жирнокислотний склад олії насіння соняшника обумовлюється декількома факторами. Одним із них є модифікаційно обумовлена позитивна кореляція співвідношення олеїнової і лінолевої кислот з температурою повітря у фазу наливу насіння. Інший пов'язано з онтогенетичною мінливістю, яка виражається в інверсії швидкості біосинтезу олеїнової і лінолевої кислот при дозрівання насіння і у негативній кореляції співвідношення цих жирних кислот з фактором «день після запилення». І найважливіший – генотип насіння, який обумовлює співвідношення жирних кислот, при чому Жирнокислотний склад окремої насінини соняшника визначається генотипом материнської рослини і, в першу чергу, генотипом зародку.

В. А. Васін, З. Г. Писанець зробивши біохімічну характеристику олії насіння окремих морфологічних мутантів соняшнику виділили мутанти з чіткими маркерними ознаками, в олії яких виявлені зміни співвідношення ненасичених жирних кислот, а саме вміст лінолевої кислоти підвищився у окремих мутантів лінії ЗЛ-169Б на 8,7 %, 11,6%, лінії ЗЛ-102Б на 11,5 %, а лінії ЗЛ-9Б на 18,4 %. Дійшли до висновку, що зміна на біохімічному рівні найчастіше відбувалась у мутантів з найбільш яскравою зміною морфології [189, 190].

Одним із напрямків наших досліджень було виявлення змін якісного складу олії і виділення мутацій з високим вмістом ненасичених жирних кислот.

В результаті дії ДМС на лінію Х 06 134 В, в М₃ виділено мутантні форми з маркерними ознаками та зміненим співвідношенням ненасичених жирних кислот: 1) «антоціановий відті-

нок листків» в результаті дії ДМС 0,01 % концентрації, вміст олеїнової кислоти становив 30,05 % (26,50 % у контролі), ліноленової – 0,25 % (0,20 % у контролі), бегенової – 0,27 % (при 0,58 % у контролі); 2) «золота верхівка» індукована ДМС 0,05 % концентрації, вміст пальмітинової кислоти 8,03 % (7,23 % у контролі), пальмітолеїнової 0,57 % (0,44 % у контролі), стеаринової 6,24 % (5,11 % у контролі), ліноленової – 0,34 % (0,20 % у контролі).

У лінії X 201 В ДМС 0,05 % концентрації індуковано мутантну форму з маркерною ознакою «багатолистковість» зі зміненим співвідношенням між ненасиченими жирними кислотами: стеаринова – 4,95 % (3,87 % у контролі), лінолева – 70,79 % (62,75 % у контролі), бегенова – 0,37 % (при 0,24 % у контролі). У цієї ж лінії виділено мутантну форму з лимонним забарвленням язичкових квіток, індуковану гама-променями у дозі 120 Гр, у якої виявлено відмінності по жирнокислотному складу порівняно з контролем: пальмітинова – 7,25 % (6,67 % у контролі), пальмітолеїнова – 0,80 % (0,47 % у контролі), лінолева – 70,54 % (при 62,75 % у контролі).

В результаті дії ДМС 0,01-0,05 % концентрації на лінію X 1334 В виділено мутантні форми з підвищеним вмістом бегенової кислоти 0,83-0,85 %, при 0,64 % у зразка без обробки.

У мутантних форм лінії X 06 135 В у результаті дії ДМС (0,01 %, 0,05 % концентрації) встановлено зміни у співвідношенні жирнокислотного складу: після обробки ДМС 0,01 % – 8 % стеаринової кислоти (5,62 % у контролі), 37,22 % олеїнової (34,93 % у контролі), 0,17 % ейкозанової (0,10 % у контролі), 0,25 % ейкозенової (при 0,20 у контролі); після обробки ДМС 0,05 % – лінолевої 54,32 % (49,33 % у контролі), бегенової кислоти 0,47 % (0,38 % у контролі).

З лінії Од 973 Б в результаті дії мутагенів в М₃ відібрано мутантні форми зі змінами жирнокислотного складу олії: після обробки гама-променями у дозі 120 Гр – збільшився вміст пальмітинової кислоти до 7,75 %, при 6,83 % у контролі, пальмітолеїнової до 0,71 % (0,40 % у контролі), лінолевої – 59,95 %, при 56,45 % у контролі; в результаті дії ДМС 0,01 % концентрації виділено форми, що містять у собі 0,17 % ейкозенової кислоти (при 0,10 % у контролі) та 0,53 % бегенової кислоти (при 0,30 % у кон-

тролі), після обробки ДМС 0,05 % концентрації для мутантних форми характерний – вміст лінолевої кислоти становить 0,28 % (0,15 % у контролі), ейкозанової кислоти – 0,26 % (0,12 % у контролі), ейкозенової кислоти – 0,20 % (0,10 % у контролі) та підвищений вміст бегенової кислоти 0,80 % (0,30 % у контролі).

З лінії X 1002 Б виділено мутантну форму, для якої характерний підвищений вміст лінолевої кислоти – 60,57 %, порівняно з 49,60 % у контролі (табл. 24).

Таким чином, в результаті біохімічної досліджень олії насіння M₃ ліній соняшнику отриманих в результаті дії мутагенів (гама-променів у дозі 120 Гр та 150 Гр та ДМС 0,01 % – 0,05 % концентрації) виділено морфологічні мутанти з маркерними ознаками, в олії яких виявлені зміни у співвідношенні жирних кислот. Проте морфологічні ознаки, запропоновані як маркерні, не були пов'язані зі змінами співвідношення жирних кислот, так як зміни в співвідношенні жирних кислот також було виявлено у мутантних форм, які не мали маркерних ознак.

Контрольні запитання

1. Яку роль відіграють низькорослі форми в селекції олійного соняшнику?
2. Яка головна особливість індукованого мутагенезу?
3. Генотипи яких самозапилених ліній соняшнику виявилися більш сприйнятливими до дії ДМС та гама-променів в M₂?
4. У чому полягає головна мета селекції соняшнику?
5. Які дві основні ненасичені кислоти входять до складу олії соняшнику?
6. У якій лінії в результат дії мутагенів виділено форми з підвищеним вмістом бегенової кислоти?
7. Яке значення має бегенова кислота?

Таблиця 24. Характеристика мутантних форм соняшнику за вмістом жирних кислот (вміст метилових ефірів жирних кислот, % до суми кислот), 2016 р.

Вихідна лінія, мутантна форма	Мутаген	Пальмітинова	Пальміт-олеїнова	Стеаринова	Олеїнова	Лінолева	Лінолеїнова	Ейкозанова (Арахінова)	Ейкозенова	Бегенова
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0
X 06 134 В	контроль	7,23	0,44	5,11	26,50	59,65	0,20	0,17	0,12	0,58
X 06-134В (488*)	ДМС 0,01%	7,65	0,48	5,20	30,05	55,75	0,25	0,20	0,15	0,27
X 06-134В (505*)	ДМС 0,05%	8,03	0,57	6,24	25,44	58,55	0,34	0,15	0,15	0,53
X 201 В	контроль	6,67	0,47	3,87	25,34	62,75	0,28	0,28	0,10	0,24
X 201 В (742*)	ДМС 0,05%	6,40	0,41	4,95	16,72	70,79	0,15	0,14	0,07	0,37
X 201 В (694*)	ДМС 0,01%	6,71	0,56	4,00	25,34	62,85	0,13	0,10	0,10	0,21
X 201В (1133*)	γ-промені 120 Гр	7,25	0,80	3,47	17,55	70,54	0,12	0,10	0,06	0,11
X 1334 В	контроль	3,43	0,11	3,78	87,28	3,51	0,35	0,27	0,63	0,64
X 1334 В (659*)	ДМС 0,05%	3,29	0,11	3,54	89,10	2,00	0,30	0,16	0,65	0,85
X 1334 В (642*)	ДМС 0,05%	3,71	0,12	3,52	88,48	2,15	0,30	0,24	0,63	0,85
X 1334 В (628*)	ДМС 0,01%	3,83	0,17	3,85	87,25	2,75	0,47	0,32	0,52	0,84
X 1334 В (609*)	ДМС 0,01%	3,54	0,15	3,40	86,90	3,92	0,35	0,27	0,64	0,83
X 06-135 В	контроль	8,85	0,42	5,62	34,93	49,33	0,17	0,10	0,20	0,38
X 06-135 В (1e*)	ДМС 0,05%	6,02	0,33	5,83	32,54	54,32	0,15	0,14	0,20	0,47
X 06-135 В (93*)	ДМС 0,01%	5,93	0,17	8,00	37,22	47,71	0,20	0,17	0,25	0,35
Од 973 Б	контроль	6,83	0,40	5,47	30,18	56,45	0,15	0,12	0,10	0,30
Од 973 Б (1077*)	γ-промені 120 Гр	7,75	0,71	5,08	25,70	59,95	0,15	0,14	0,12	0,40
Од 973 Б (553*)	ДМС 0,05%	6,38	0,40	5,38	31,58	54,72	0,28	0,26	0,20	0,80
Од 973 Б (525*)	ДМС 0,01%	7,00	0,43	5,02	29,25	57,33	0,15	0,12	0,17	0,53
X 1002 Б (227*)	контроль	7,95	0,68	5,35	35,65	49,60	0,15	0,10	0,23	0,29
	ДМС 0,05%	7,62	0,51	4,85	25,78	60,57	0,15	0,13	0,20	0,20

Примітка * – номер рядка мутантної форми у полі.

9. ХАРАКТЕРИСТИКА ІНДУКОВАНИХ МУТАНТНИХ ФОРМ СОНЯШНИКУ ЗА СЕЛЕКЦІЙНОЮ ЦІННІСТЮ

1) Мутантна багатolistкова лінія Х 201 В (742) індуквана ДМС (0,05 %).

Висота – 151,4 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 21 см (11 см контроль); *Кількість листків* – 198 шт. (23 шт. – контроль); *Вміст олії* – 35,86 % (46 % – контроль); *Маса 1000 насінин* – 40 г (47,1 г – контроль); *ЖКС*: Пальмітинова 6,40 % (6,67 % – контроль); Пальміт-олеїнова – 0,41 % (0,47 % – контроль); Стеаринова – 4,95 % (3,87 % – контроль); Олеїнова – 16,72 % (25,34 % – контроль); Лінолева – 70,54 % (62,75 % – контроль); Ліноленова – 0,15 % (0,28 % – контроль); Арахінова – 0,14 % (0,28 % – контроль); Ейкозенова – 0,07 % (0,10 % – контроль); Бегенова – 0,37 % (0,24 % – контроль).

Особливість – високоросла багатolistкова форма зі зміненим габітусом (рис. 29).



Рис. 29. Мутантна багатolistкова форма, індуквана ДМС (0,05 %)

2) X 201 В (1133) з лимонним забарвленням язичкових квіток індукована гама-променнями 120 Гр.

Висота – 122 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 12 см (11 см контроль); *Кількість листків* – 23 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 30 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 42,68 % (46,0 % – контроль); *ЖКС*: Пальмітинова – 7,05 % (6,67 % – контроль); Пальміт-олеїнова - 0,80 % (0,47 % – контроль); Стеаринова – 3,47 % (3,87 % – контроль); Олеїнова – 17,55 % (25,34 % – контроль); Лінолева – 70,54 % (62,75 % – контроль); Ліноленова – 0,12 % (0,28 % – контроль); Арахінова – 0,10 % (0,28 % – контроль); Ейкозенова – 0,06 % (0,10 % – контроль); Бегенова – 0,11 % (0,24 % – контроль);

Особливість – лимонне забарвлення язичкових квіток (у контролю – помаранчеве) (рис. 30).



Рис. 30. Мутантна форма зі зміненим забарвленням язичкових квіток індукована гама-променнями в дозі 120 Гр

3) X 1334 В (609) індукована ДМС 0,01 % з підвищеним вмістом бегенової кислоти.

Висота – 145 см (151 см – контроль); *Діаметр кошика* – 15 см (20 см – контроль); *Кількість листків* – 26 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 49,6 г (52,7 г – контроль); *Вміст олії* – 54,43 % (47,6 % – контроль); *ЖКС*: Пальмітинова – 3,54 % (3,43 % – контроль); Пальміт-олеїнова – 0,15 % (0,11 % – контроль); Стеаринова – 3,40 % (3,78 % – контроль); Олеїнова – 86,90 % (87,28 % – контроль); Лінолева – 3,92 % (3,51 % – контроль); Ліноленова – 0,35 % (0,35 % – контроль); Арахінова – 0,27 % (0,27 % – контроль); Ейкозенова – 0,64 % (0,63 % – контроль); Бегенова – 0,83 % (0,64 % – контроль);

Особливість – підвищений вміст бегенової кислоти 0,83 % (при 0,64 % у контролю).

4.) X 1334 В (642) індукована ДМС 0,05 % з підвищеним вмістом бегенової кислоти та маси 1000 насінин.

Висота – 156 см (152 см контроль); *Діаметр кошика* – 19 см (20 см контроль); *Кількість листків* – 29 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 73,5 г (52,7 г – контроль); *Вміст олії* – 47,43 % (47,6 % контроль); *ЖКС*: Пальмітинова – 3,71 % (3,43 % – контроль); Пальміт-олеїнова - 0,12 % (0,11 % – контроль); Стеаринова – 3,52 % (3,78 % – контроль); Олеїнова – 88,48 % (87,28 % – контроль); Лінолева – 2,15 % (3,51 % – контроль); Ліноленова – 0,30 % (0,35 % – контроль); Арахінова – 0,24 % (0,27 % – контроль); Ейкозенова – 0,63 % (0,63 % – контроль); Бегенова – 0,85 % (0,64 % – контроль);

Особливість – підвищений вміст бегенової кислоти (0,85 %) та висока маса 1000 насінин – 73,5 г.

5.) Мх 06-134 В (488) з багряним відтінком листків індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 143 см (138 см контроль); *Діаметр кошика* – 10 см (10 см контроль); *Кількість листків* – 23 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 27,2 г (31,8 г – контроль); *Вміст олії* – 49,59 % (50,71 % контроль); *ЖКС*: Пальмітинова – 7,65 % (7,23 % – контроль); Пальміт-олеїнова - 0,48 % (0,44 % – контроль); Стеаринова – 5,20 % (5,11 % – контроль); Олеїнова –

30,05 % (26,50 % – контроль); Лінолева – 55,75 % (59,65 % – контроль); Ліноленова – 0,25 % (0,20 % – контроль); Арахінова – 0,20 % (0,17 % – контроль); Ейкозенова – 0,15 % (0,12 % – контроль); Бегенова – 0,27 % (0,58 % – контроль);

Особливість – багрянний відтінок листків (рис. 31).



Рис 31. Мутантна форма з багрянним відтінком листків індукована ДМС 0,01 %

б.) X 06-134 В (505) низькоросла з хлорофільною точкою росту, індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 124 см (138 см контроль); *Діаметр кошика* – 9 см (10 см у контролю); *Кількість листків* – 24 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 26,8 г (31,8 г – контроль); *Вміст олії* – 46,19 % (50,71 % контроль); *ЖКС*:

Пальмітинова – 8,03 % (7,23 % – контроль); Пальмітолеїнова – 0,57 % (0,44 % – контроль); Стеаринова – 6,24 % (5,11 % – контроль); Олеїнова – 25,44 % (25,50 % – контроль); Лінолева – 58,55 % (59,65 % – контроль); Ліноленова – 0,34 % (0,20 % – контроль); Арахінова – 0,15 % (0,17 % – контроль);

Ейкозенова – 0,15 % (0,12 % – контроль); Бегенова – 0,53 % (0,58 % – контроль);

Особливість – низькоросла (124 см), має жовте забарвлення точки росту (рис. 32).



Рис 32. Мутантна форма з хлорофільною недостатністю – «золота верхівка» індукована ДМС 0,05 %

7.) X 06-135 В (63) карликова, ранньостигла з лимонним забарвленням язичкових квіток, індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 66 см (158 см контроль); *Діаметр кошика* – 7 см (16 см контроль); *Кількість листків* – 11 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 22,4 г (59,2 г – контроль); *Вміст олії* – 37,15 % (38,6% контроль);

Фази розвитку: сходи → початок утворення бутонів – 28 днів; утворення кошиків → цвітіння – 25 днів; сходи → цвітіння – 53 дні;

Особливість – карликова (66 см), ранньостигла з лимонним забарвленням язичкових квіток (рис. 33).



Рис. 33. Мутантна форма зі зміненим габітусом та забарвленням язичкових квіток індукована ДМС 0,01 %

8.) Х 06-135 В (59) низькоросла, індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 119 см (158 см контроль); *Діаметр кошика* – 15 см (16 см контроль); *Кількість листків* – 21 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 59,4 г (59,2 г – контроль); *Вміст олії* – 48,6 % (38,62 % контроль);

Особливість – низькоросла (119 см).

9.) Од 973 Б (553) з підвищеним вмістом бегенової кислоти індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 142 см (151 см контроль); *Діаметр кошика* – 16 см (17 см контроль); *Кількість листків* – 25 шт. (26 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 59,1 г (66,3 г – контроль); *Вміст олії* – 44,65 % (43,02 % контроль); *ЖКС*: Пальмітинова – 6,38 % (6,83 % – контроль); Пальміт-олеїнова – 0,40 % (0,40 % – контроль); Стеаринова – 5,38 % (5,47 % – контроль); Олеїнова – 31,58 % (30,18 % – контроль); Лінолева – 54,72 % (56,45 % – контроль); Ліноленова – 0,28 % (0,15 % – контроль); Арахінова – 0,26 % (0,12 % – контроль); Ейкозенова – 0,20 % (0,10 % – контроль); Бегенова – 0,80 % (0,30 % – контроль);

Особливість – підвищений вміст бегенової кислоти.

10.) X 1002 Б (227) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 171 см (175 см контроль); *Діаметр кошика* – 18 см (18 см контроль); *Кількість листків* – 28 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 54,3 г (46,7 г – контроль); *Вміст олії* – 48,05 % (48,7 % контроль); *ЖКС*: Пальмітинова – 7,62 % (7,95 % – контроль); Пальміт-олеїнова – 0,51 % (0,68 % – контроль); Стеаринова – 4,85 % (5,35 % – контроль); Олеїнова – 25,78 % (35,65 % – контроль); Лінолева – 60,57 % (49,60 % – контроль); Ліноленова – 0,15 % (0,15 % – контроль); Арахінова – 0,13 % (0,10 % – контроль); Ейкозенова – 0,20 % (0,23 % – контроль); Бегенова – 0,20 % (0,29 % – контроль);

Особливість – підвищена маса 1000 насінин, змінене співвідношення жирних кислот.

11.) X 808 Б (140) низькоросла, індукована ДМС 0,01 %

Висота – 130 см (149 см контроль); *Діаметр кошика* – 19 см (16 см контроль); *Кількість листків* – 22 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 54,1 г (46,8 г – контроль); *Вміст олії* – 44,41 % (49,69 % контроль);

Особливість – низькоросла (129 см).

12.) X 808 Б (919) низькоросла, індукована гама-променями 150 Гр.

Висота – 117 см (149 см контроль); *Діаметр кошика* – 13 см (16 см контроль); *Кількість листків* – 25 шт. (26 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 46,5 г (46,8 г – контроль); *Вміст олії* – 53,2 % (49,69 % контроль);

Особливість – низькоросла (117 см).

13.) X 1002 Б (208) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 146 см (175 см контроль); *Діаметр кошика* – 14 см (18 см контроль); *Кількість листків* – 22 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 59,7 г (46,7 г – контроль); *Вміст олії* – 44,12 % (45,78 % контроль);

Особливість – зменшена висота (146 см).

14.) X 1002 Б (886) індукована гама-променями 150 Гр.

Висота – 158 см (175 см контроль); *Діаметр кошика* – 16 см (18 см контроль); *Кількість листків* – 24 шт. (27 шт. – конт-

роль); *Маса 1000 насінин* – 65,7 г (46,7 г – контроль); *Вміст олії* – 45,38 % (47,81 % контроль);

Особливість – зменшена висота (158 см), висока маса 1000 насінин (65,7 г).

15.) X 845 Б (996 р) індукована гама-променями 150 Гр.

Висота – 96 см (112 см контроль); *Діаметр кошика* – 11 см (15 см контроль); *Кількість листків* – 26 шт. (26 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 66,6 г (48,3 г – контроль); *Вміст олії* – 49,43 % (50,35 % контроль);

Особливість – зменшена висота (96 см), висока маса 1000 насінин (66,6 г).

16.) X 08-16 В (403 р) низькоросла, індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 113 см (139 см контроль); *Діаметр кошика* – 10 см (12 см контроль); *Кількість листків* – 22 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 40,0 г (35,7 г – контроль); *Вміст олії* – 42,89 % (42,6 % контроль);

Особливість – низькоросла (113 см).

17.) X 845 Б (385 р) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 96 см (112 см контроль); *Діаметр кошика* – 17 см (15 см контроль); *Кількість листків* – 19 шт. (26 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 64,4 г (48,3 г – контроль); *Вміст олії* – 44,05 % (50,35 % контроль);

Особливість – зменшена висота (96 см), висока маса 1000 насінин (64,4 г).

18.) X 845 Б (987) індукована гама-променями 120 Гр.

Висота – 103 см (112 см контроль); *Діаметр кошика* – 19 см (15 см контроль); *Кількість листків* – 25 шт. (26 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 60,7 г (48,3 г – контроль); *Вміст олії* – 47,72 % (50,35 % контроль);

Особливість – зменшена висота (103 см), висока маса 1000 насінин (60,7 г).

19.) X 08-16 В (473) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 127 см (139 см контроль); *Діаметр кошика* – 14 см (12 см контроль); *Кількість листків* – 21 шт. (23 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 59,7 г (35,7 г – контроль); *Вміст олії* – 43,22 % (42,6 % контроль);

Особливість – зменшена висота (127 см). Висока маса 1000 насінин (59,7 г).

20.) X 08-16 В (1035) низькоросла, індукована гама-променями 120 Гр.

Висота – 115 см (139 см контроль); *Діаметр кошика* – 13 см (12 см контроль); *Кількість листків* – 23 шт. (23 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 34,5 г (35,7 г – контроль); *Вміст олії* – 40,69 % (42,6 % контроль);

Особливість – низькоросла (115 см).

21.) X 06-134 В (1059) низькоросла, індукована гама-променями 120 Гр.

Висота – 117 см (138 см контроль); *Діаметр кошика* – 10 см (10 см контроль); *Кількість листків* – 23 шт. (23 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 31,3 г (31,8 г – контроль); *Вміст олії* – 49,99 % (50,71 % контроль);

Особливість – низькоросла (117 см).

22.) X 785 В (596) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 105 см (129 см контроль); *Діаметр кошика* – 9 см (12 см контроль); *Кількість листків* – 18 шт. (20 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 51,4 г (33,6 г – контроль); *Вміст олії* – 49,08 % (52,18 % контроль);

Особливість – низькоросла (105 см), висока маса 1000 насінин (51,4 г).

23.) X 1334 В (607) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 141 см (151 см контроль); *Діаметр кошика* – 17 см (20 см контроль); *Кількість листків* – 24 шт. (27 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 70,5 г (52,7 г – контроль); *Вміст олії* – 46,8 % (47,6 % контроль);

Особливість – знижена висота (141 см), висока маса 1000 насінин (70,5 г).

24.) X 201 В (663) низькоросла, індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 101 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 11 см (13 см контроль); *Кількість листків* – 20 шт. (23 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 37,3 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 46,46 % (46,0 % контроль);

Особливість – низькоросла (101 см).

25.) X 201 В (1143) низькоросла, індукована гама-променями 150 Гр.

Висота – 108 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 12 см (11 см контроль); *Кількість листків* – 20 шт. (23 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 45,2 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 48,55 % (46,0 % - контроль); *Особливість* – низькоросла (108 см).

26.) X 06-135 В (117) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 111 см (158 см контроль); *Діаметр кошика* – 16 см (16 см контроль); *Кількість листків* – 18 шт. (27 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 31,7 г (59,2 г – контроль); *Вміст олії* – 50,06 % (38,62 % у контролю); *Особливість* – низькоросла (111 см).

27.) X 06-135 В (799) індукована гама-променями 150 Гр.

Висота – 145 см (158 см контроль); *Діаметр кошика* – 16 см (16 см контроль); *Кількість листків* – 29 шт. (27 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 50,5 г (59,2 г – контроль); *Вміст олії* – 49,65 % (38,62 % у контролю);

28.) X 808 Б (160) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 138 см (149 см – контроль); *Діаметр кошика* – 15 см (16 см – контроль); *Кількість листків* – 26 шт. (23 шт. – контроль); *маса 1000 насінин* – 45,9 г (46,8 г – контроль); *вміст олії в насінні* – 45,9 % (49,69 % – контроль).

29.) X 1002 Б (224) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 169 см (175 см – контроль); *діаметр кошика* – 16см (16 см – контроль); *кількість листків* – 25 шт. (27 шт. – контроль); *маса 1000 насінин* – 54,3 г (46,7 г – контроль); *вміст олії в насінні* – 50,25 % (45,78 % – контроль).

30.) X 1008 Б (245) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 100 см (156 см – контроль); *діаметр кошика* – 23 см (22 см – контроль); *кількість листків* – 19 шт. (25 шт.. – контроль); *маса 1000 насінин* – 52,9 г (59,5 г – контроль); *вміст олії в насінні* – 41,23 % (47,65 % – контроль).

31.) Mx 845 Б (353) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 96 см (112 см – контроль); *діаметр кошика* – 12 см (15 см – контроль); *кількість листків* – 25 шт. (26 шт. –

контроль); маса 1000 насінин – 44,1 г (48,3 г – контроль); вміст олії в насінні – 51,76 % (50,35 % – контроль).

32.) Мх 845 Б (366) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 108 см (112,4 см – контроль); діаметр кошика – 13 см (15 см – контроль); кількість листків – 27 шт. (26 шт. – контроль); маса 1000 насінин – 44,2 гр (48,3 гр – контроль); вміст олії в насінні – 53,26 % (50,35 % – контроль).

33.) Мх 845 Б (397) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 89 см (112,4 см – контроль); діаметр кошика – 16 см (15 см – контроль); кількість листків – 20 шт. (26 шт. – контроль); маса 1000 насінин – 46,5 г (48,3 г – контроль); вміст олії в насінні – 51,76 % (50,35 % – контроль).

34.) Х 08-16 В (406) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 123 см (140 см – контроль); діаметр кошика – 12 см (13 см – контроль); кількість листків – 22 шт. (23 шт. – контроль); маса 1000 насінин – 32,8 г (35,7 г – контроль); вміст олії в насінні – 45,64 % (42,60 % – контроль).

35.) Х 08-16 В (422) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 137 см (140 см – контроль); діаметр кошика – 13 см (13 см – контроль); кількість листків – 24 шт. (23 шт. – контроль); маса 1000 насінин – 31,3 г (35,7 г – контроль); вміст олії в насінні – 48,12 % (42,60 % – контроль).

36.) Х 08-16 В (448) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 142 см (140 см – контроль); діаметр кошика – 15 см (13 см – контроль); кількість листків – 24 шт. (23 шт. – контроль); маса 1000 насінин – 46,3 г (35,7 г – контроль); вміст олії в насінні – 40,51 % (42,60 % – контроль).

37.) Х 06-134 В (487) з багряним відтінком листків індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 137 см (138 см контроль); Діаметр кошика – 10 см (10 см – контроль); Кількість листків – 23 шт. (23 шт. – контроль); Маса 1000 насінин – 31,6 г (31,8 г – контроль); Вміст олії – 51,69 % (50,71 % – контроль).

38.) Х 06-134 В (507) «золота верхівка» індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 132 см (138 см контроль); *Діаметр кошика* – 9 см (10 см – контроль); *Кількість листків* – 25 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 37,2 г (31,8 г – контроль); *Вміст олії* – 50,69 % (50,71 % – контроль).

39.) Од 973 Б (518) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 144 см (151 см контроль); *Діаметр кошика* – 20 см (17 см – контроль); *Кількість листків* – 24 шт. (26 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 47,2 г (66,3 г – контроль); *Вміст олії* – 42,49 % (43,02 % – контроль).

40.) X 785 В (573) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 114 см (129 см контроль); *Діаметр кошика* – 11 см (12 см – контроль); *Кількість листків* – 18 шт. (20 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 32,9 г (33,6 г – контроль); *Вміст олії* – 52,22 % (52,18 % – контроль).

41.) X 1334 В (658) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 142 см (151 см контроль); *Діаметр кошика* – 15 см (20 см контроль); *Кількість листків* – 27 шт. (27 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 39,8 г (52,7 г – контроль); *Вміст олії* – 51,67 % (47,6 % контроль).

42.) X 201 В (666) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 112 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 13 см (11 см – контроль); *Кількість листків* – 19 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 47,5 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 36,22 % (46,0 % – контроль).

43.) X 201 В (668 р) індукована ДМС 0,01 %.

Висота – 127 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 14 см (11 см контроль); *Кількість листків* – 25 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 44,5 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 50,69 % (46,0 % – контроль).

44.) X 201 В (685) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 143 см (140 см – контроль); *Діаметр кошика* – 13 см (11 см – контроль); *Кількість листків* – 22 шт. (23 шт. – контроль); *Маса 1000 насінин* – 34,2 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 52,09 % (46,0 % – контроль).

45.) X 201 В (724) індукована ДМС 0,05 %.

Висота – 109 см (140 см контроль); *Діаметр кошика* – 11 см (11 см контроль); *Кількість листків* – 19 шт. (23 шт. контроль); *Маса 1000 насінин* – 38,5 г (47,1 г – контроль); *Вміст олії* – 44,87 % (46,0 % – контроль).

Контрольні запитання

1. За якими цінними ознаками вдалося індукувати зміни у самозапилених ліній соняшнику в результаті дії ДМС та гамма-променів?
2. В результаті дії якого мутагена було виділено більшу кількість мутантних форм?
3. Які особливості новостворених мутантних ліній соняшнику?

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Де Фриз, Гуго. Избранные произведения / Гуго Де Фриз; пер. с нем. – М.: Гос. мед. изд-во, 1932. – С. 74–87.
2. Густафссон О. Мутационная теория и ее применение в селекции растений / О. Густафссон // С.-х. биология. – Москва: 1968. – С. 26–39.
3. Густафссон О. Индивидуальный мутагенез у с.-х. растений / О. Густафссон. – Москва: Наука, 1977. – 64 с.
4. Вавилов Н. И. Селекция как наука / Н. И. Вавилов // Избранные произведения: в двух томах. – Л., 1967. – Т. 1. – С. 328–342.
5. Вавилов Н. И. Теоретические основы селекции / Н. И. Вавилов. – Москва: Наука, 1987. – 512 с.
6. Harten A. M. Mutation breeding: a Stepping-stone between Gregor Mendel and genetic manipulation (a treatise for vegetative propagated crops) / A. M. Harten, V. C. Broertjes // Gen. Manipulat. Plant Breed. Proc. 1st. Symp., Berlin (West), Sept. 8–13, 1985. – Berlin, New York, 1986. – P. 8–15.
7. Дарвин Ч. Сочинения / Ч. Дарвин. Т. 1-9. Происхождение видов. – М.: Изд-во АН СССР, 1935–1959. – 608 с.
8. Marshall D. R. The advantages and hazards of genetic homogeneity / D. R. Marshall // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 1977. – No 287. – P. 1–20.
9. Жофруа Сент-Илер Э. О. степени влияния окружающей среды на изменение животных форм. Избр. труды / Э. Жофруа Сент-Илер. – М.: Наука, 1970. – 205 с.
10. Kölliker A. Über die Darwin'sche Schöpfungstheorie / A. Kölliker // Zeitschrif. Wiss. Zoologie. – 1864. – В. 14. – S. 114.
11. Mivart S. On the genesis of species / S. Mivart. – London, 1871. – 70 p.
12. Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция / С. И. Коржинский // Ч. 1. К теории происхождения видов. – С.-Петербург: Зап. Имп. Акад. наук, 1899. – (8-9). – С. 1–94.

13. Де Фриз, Гуго. Избранные произведения / Гуго Де Фриз; пер. с нем. – М.: Гос. мед. изд-во, 1932. – С. 74–87.

14. Пустовойт В. С. Монография Подсолнечник / под ред. В. С. Пустовойта. – Москва: Колос, 1975. – 592 с.

15. Genetic Analysis of Floral Symmetry in Van Gogh's Sunflowers Reveals Independent Recruitment of CYCLOIDEA Genes in the Asteraceae / Mark A. Chapman, Shunxue Tang, Dörthe Draeger [et al.] // PLOS genetics. – 2012. – March 29. –

16. Березина Н. М. Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных растений под ред. чл.-корр. АН СССР А. М. Кузина, / Н. М. Березина // Агропромиздат, Москва 1964, С. 188-189.

17. Билецкий Ю. Д., Разорителива Е. К., Неядерные мутации подсолнечника, индуцированные N-нитрозо-N-метилмочевиной. / Ю. Д. Билецкий, Е. К. Разорителива, Т. Б. Карнахова. // В сб. «Химические супермутагены в селекции». М., «Наука», 1975 г., стр. 280-285.

18. Анащенко А. В. Достижения и перспективы селекции подсолнечника в мире / А. В. Анащенко. – М.: ВНИИТЭИСХ, 1977. – 54 с.

19. Васин В. А. Влияние обработки этилметансульфонатом зрелых и незрелых семян подсолнечника на частоту и спектр мутаций в M₂ / В. А. Васин, А. И. Сорока, В. А. Лях // Физиология и биохимия культурных растений. – 2006. – Т. 38, № 1. – С. 34–44.

20. Soldatov K. I. Chemical mutagenesis in sunflower breeding / K. I. Soldatov // Pro-ceeding 7th Internat. Sunflower Conf. – 1976. – P. 352–357.

21. Калайджян А. А. Химический мутагенез в селекции подсолнечника: автореф. дис. на получение науч. степени докт. с.-г. наук: спец. 06.01.05 "Селекция и семеноводство" / Калайджян А. А. – Краснодар, 1998. – 48 с.

22. Application of classical methods as sunflower breeding program in Dobrudja Agricultural Institute General-Toshevo / J. Encheva, Ga. Georgiev, N. Nenova, D. Valkova, Ge. Georgiev,

P. Peevska, V. Encheva // Turkish Journal of Agricultural and Natural Sciences. – 2014. – Special Issue. – No. 1. – P. 673–681.

23. Encheva J. Creating sunflower mutant lines (*Helianthus annuus* L.) using induced mutagenesis / J. Encheva // Bulgarian Journal of Agricultural Science. – 2009. – 15, No. 2. – P. 109–118.

24. Lacombe S. A dominant mutation for high oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed is genetically linked to a single oleate-desaturase RFLP locus / S. Lacombe, A. Berville // Molecular Breeding. – 2001. – V.8, Issue 2. – P. 129–137. DOI 10.1023/A:1013358711651.

25. Cvejic S. Radio sensitivity of sunflower restorer lines to different mutagenic treatments / S. Cvejic, S. Bado // Proceed. 5th confer. of young scientists and specialists, Krasnodar, 2009. – P. 255–259.

26. Shuppert G. F. The sunflower high-oleic mutant *Ol* carries variable tandem repeats of FAD2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase / G. F. Shuppert, Sh. Tang, M. B. Slabaugh, S. J. Knapp // Molecular Breeding. – 2006. – V. 17, Issue 3. – P. 241–256.

27. Kumar A. P., Boualem A. SMART – Sunflower Mutant population And Reserve genetic Tool for crop improvement / A. P. Kumar, A. Boualem, A. Bhattacharya, S. Parikh, N. Desai, A. Zambelli, A. Leon, M. Chatterjee, A. Bendahmane // BMC Plant Biology. – 2013. – V. 13. – P. 38. DOI 10.1186/1471-2229-13-38.

28. Fernandez-Martinez J. M. Sunflower mutant containing high levels of palmitic acid in high oleic background / J. M. Fernandez-Martinez, M. Mancha, J. Osorio, R. Garces. // Euphytica. – 1997. – №97. – С. 113–116.

29. Кириченко В. В. Хімічні мутагени та поліпшення ліній соняшнику / В. В. Кириченко, В. І. Повякало. // Селекція і насінництво. – 1988. – №80. – С. 19–22.

30. Макляк К. М. Селекція нових ліній-закріплювачів стерильності соняшнику / К. М. Макляк, В. В. Кириченко, О. М. Брагін. // Селекція і насінництво. – 2009. – №97. – С. 13–19.

31. Сорока А. И. Мутационная изменчивость у подсолнечника при воздействии мутагеном на незрелые зародыши /

А. И. Сорока. // Наук.-техн. Бюл. Институт олійних куль-тур. – 2013. – №18. – С. 19–24.

32. Васін В. А. Генетична мінливість соняшника при обробці етилметансульфонатом зрілого та незрілого насіння: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.15 / Васін В. А. – Київ, 2008. – 48 с.

33. Калайджян А. А. Описание морфологических типов мутаций у подсолнечника / А. А. Калайджян // Материалы IV Международной научно-производственной конференции, Алушта, 1996. – С. 97–101.

34. Белецкий Ю. Д. Гибридная форма подсолнечника, полученная на основе засухоустойчивого пластомного мутанта / Ю. Д. Белецкий, Е. К. Разорителява // Химический мутагенез в повышении продуктивности сельскохозяйственных растений под ред. И. А. Рапопорта. – Москва: Наука, 1984. – С. 152–155.

35. Perez-Vich B. A new sunflower mutant with increased levels of palmitic acid in the seed / B. Perez-Vich, L. Velasco, J. M. Fernandez-Martinez. // *Helia*. – 2008. – №48. – P. 46–60.

36. Jambhulkar S. J. Induction of plant injury, chimera, chlorophyll and morphological mutations in sunflower using gamma rays / S. J. Jambhulkar, D. C. Joshua // *Helia*. – 1999. – № 31. – P. 63–74.

37. Usatov A. V. Mutagenic effect of nitrosomethylurea modified by heat shock at early stages of the sunflower seedlings development / A. V. Usatov, E. V. Mashkina, N. V. Markin, E. P. Guskov // *Russian Journal of Genetics*. – 2001. – № 12. – P. 1388–1393.

38. De Oliveira M. F. Mutation breeding in sunflower for resistance to *Alternaria* leaf spot / M. F. De Oliveira, T. Neto, R. M. V. B. C. Leite, V. B. R. Castiglioni, C. A. A. Arias // *Helia*. – 2004. – № 41. – P. 41–50.

39. Nehnevajova E. Chemical mutagenesis – a promising technique to increase metal concentration and extraction in sunflowers / E. Nehnevajova, R. Herzig, G. Federer, K. H. Erismann, J.P. Schwitzguebel // *Int J Phytoremediation*. – 2007. – Vol. 9, № 2. – P. 149–165.

40. Encheva J. Mutant sunflower line R12003, produced through *in vitro* mutagenesis / J. Encheva, P. Shindrova, V. Encheva, D. Valkova // *Helia*. – 2012. – Vol. 35, № 56. – P. 19–30.

41. Lyakh V. Influence of mature and immature sunflower seed treatment with ethylmethanesulphonate on mutation spectrum and frequency / V. Lyakh, A. Soroka, V. Vasin // *Helia*, 2005. – Vol. 28, №43. – P. 87–98.

42. Jambhulkar S. J. Induction of plant injury, chimera, chlorophyll and morphological mutations in sunflower using gamma rays / S. J. Jambhulkar, D. C. Joshua // *Helia*, 1999. – 22, № 31. – P. 63–74.

43. Анащенко А. В. Достижения и перспективы селекции подсолнечника в мире / А. В. Анащенко. – М.: ВНИИТЭИСХ, 1977. – 54 с.

44. Rossiyskiy solnechnyy tsvetok / [A. A. Kalaydzhyan, L. V. Khlevnoy, N. N. Neshchadim та ін.]. – Krasnodar: Sovet. Kuban', 2007. pp. 1-352.

45. Kuban sunflower-gift to the world. Monograph / A. A. Kalaydzhyan, N. N. Neshchadim, V. O. Osipyan, D. Škorić. – Krasnodar: Ministry of Russian Agriculture-Russian Academy of Agriculture-Kuban State Agrarian University, 2009. – 498 с.

46. Velasco L. A new sunflower mutant with increased levels of palmitic acid in seed / L. Velasco, B. Perez-Vich, J. Fernandez-Martinez. // *Helia*. – 2008. – №48. – P. 55–60.

47. Berville A. Mutagenic treatments performed on seeds of a sunflower hybrid variety with the purpose of obtaining bifenox or glyphosate resistant mutants / A. Berville, J. Delbut, R. Bedergat. // *Helia*. – 1992. – №15. – С. 53–58.

48. Sala a C. A. Genetic Analysis of an Induced Mutation Conferring Imidazolinone Resistance in Sunflower / C. A. Sala a, M. Bulos, A. M. Echarte. // *Crop. Sci.*. – 2008. – №48. – P. 1817–1822.

49. Jambhulkar S. J. Induction of plant injury, chimera, chlorophyll and morphological mutations in sunflower using gamma rays / S. J. Jambhulkar, D. S. Jochua. // *Helia*. – 1999. – №22. – С. 63–74.

50. Encheva J. Creating genetic variability in sunflower through the direct organogenesis method, independently and in combination with gamma irradiation / J. Encheva, F. Tsvetkova, P. Ivanov. // *Helia*. – 2002. – №25. – С. 85–92.

51. Mean and variability studies in M₁ and M₂ generations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S.Jagadeesan, G. Kandasamy, N. Manivannan, V. Muralidharan. // *Helia*. – 2008. – №31. – С. 71–78.

52. Christov M. A new sunflower mutant form / M. Christov. // *Helia*. – 1996. – №19. – С. 39–46.

53. Škorić D. Sunflower genetics and breeding / D. Škorić et al. – Branch: Novi Sad Serbian Academy of Sciences and Arts, 2015. XV.– 520 с.

54. Fambrini M. and Pugliesi, C. Inheritance of a chlorine-apicalis mutant of sunflower. *Helia* – 1996. 19(25): 29-34.

55. Mutation breeding in sunflower for resistance to *Alternaria* leaf spot / [M. F. De Oliveira, A. T. Neto, R. Leite et al.]. // *Helia*. – 2004. – №27. – С. 41–50.

56. Encheva J. Developing mutant sunflower lines (*Helianthus annuus* L.) through induced mutagenesis / J. Encheva, P. Shindrova, E. Penchev. // *Helia*. – 2008. – №31. – С. 61–72.

57. Gottshalk W. The genetics control of meiosis // Тез. XII МБК.–Т. 1. Ленинград: Наука. – 1975. – С. 215.

58. Хакимов Х. А. Чувствительность (по тексту "хромосомные aberrации") к физическим и химическим мутагенам фракций ДНК меристематических клеток проростков пшеницы, реплицирующихся в разных периодах фазы S : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.15 / Хакимов Х. А. – Ташкент, 1988. – 19 с.

59. Škorić D. Sunflower genetics and breeding: international monography / Dragan Škorić... [et. al.]. – Novi Sad: Serbian Academy of Sciences and Arts, Branch, 2012 (Novi Sad: Graphics). – XV, 520 s.

60. Meiotic studies in the M₂ generation of *Helianthus annuus* L. variety EKIZ 1 / O.Arslan, S. Bal, S. Mirici, N. Yenice. // *Helia*. – 2001. – №24. – С. 33–38.

61. Prabakaran P. Effect of Gamma rays and EMS on meiotic Chromosomal behavior in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / P. Prabakaran, S. Jayakumar. // *Indian Journal of Advances in Plant Research (IJAPR)*. – 2014. – №1. – С. 1–4.

62. New genetic variability in sunflower inbred lines created by mutagenesis / [S. Cvejić, S. Jocić, M. Jocković та ін.]. // *Romanian agricultural research*. – 2015. – №32. – С. 27–34.

63. Cvejić S. Mutation breeding for changed quality in sunflower / S. Cvejić, D. Miladinović, S. Jocić // *Mutagenesis: exploring genetic diversity of crops* / S. Cvejić, D. Miladinović, S. Jocić., 2014. – С. 39 P: 77 – 96.

64. Vijayata P. Effect of Physical and Chemical Mutagenesis in Sunflower [*Helianthus Annus* L.] on Seed Germination through Induced Mutation / P. Vijayata, G. Navnath. // *International Journal of Science and Research (IJSR)*. – 2016. – №6. – С. 1762–1764.

65. Edited by: Martinez-Force E., Nurhan T. Dunford and Joaquin J. Salas Sunflower. Chemistry, Production, Processing and Utilization 2015, Pages 655–710, (2 – Mutagenesis in Sunflower, Pages 27-52).

66. Tomlekova N. B. Induced Mutagenesis for Crop Improvement in Bulgaria / N. B. Tomlekova. // *Plant Mutation Reports*. – 2010. – С. 4–28.

67. Study on effect of gamma rays in M1 generations of sunflower (*Helianthus Annus* L.) / N.Chetankumar, G. Shanker, I. Vanishree, Vikas Kulkarni. // *IJSR – International journal of scientific research*. – 2015. – №5. – С. 3–4.

68. Lofgren J. R., Ramaraje-Lers, N. V. Chemically induced mutations in sunflower. Proc. 10th Int. sunflower conf. Surfers Paradise, Australia, March 15-18. Int. Sunflower Assoc. Toowoomba, Australia. 1982. P. 264-267.

69. Гудим О. В. Ефективність використання експериментального мутагенезу в селекції рослин / О. В. Гудим, В. О. Васько. // *Вісник Харківського національного аграрного університету Серія "Рослинництво, селекція і насінництво, плодоовочівництво і зберігання"*. – 2015. – №1. – С. 87–97.

70. Васько В. О. Застосування експериментального мутагенезу в селекції рослин / В. О. Васько, О. В. Гудим, О. Г. Рожак. // Селекція і насінництво. – 2015. – №107. – С. 8–18.

71. Гуляев Г. В. Селекция и семеноводство полевых культур / Г. В. Гуляев, Ю. Л. Гужов. – Москва: Агропромиздат, 1987. – С. 171-182.

72. Рапопорт И. А. Ученый, воин, гражданин: Очерки, воспоминания, материалы / И. А. Рапопорт – М.: Наука, 2001. – 335 с.

73. Бальчюнене Л. Свойства и значение внешне не проявляющихся в мутагенезе мутаций ячменя / Л. Бальчюнене. // Научные труды вузов ЛитССР. Биология. – 1987. – Т. 25. – С. 100–106.

74. Шевцов В. М. Использование мутагенеза в селекции ячменя / В. М. Шевцов. // Вестник с/х науки. – 1981. – №9. – С. 41–51.

75. Кириченко В. В. Спеціальна селекція і насінництво польових культур: навчальний посібник; за ред. В. В. Кириченка. – Х.: IP ім. В. Я. Юр'єва НААН України, 2010. – с. 168-179.

76. Pirovano A. The Electrogenetics of Alberto Pirovano: An Historical Account of a Phenomenon and a Philosophy - not quite forgotten / A. Pirovano, J. L. Spenser. – New York: Hafner Publishing Co., 1964. – 298 с.

77. Бриггс, Ф. Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс, П. Ноулз. – Москва: Колос, 1972. – 399 с.

78. Muller H. J. Artificial transmutation of the gene / H. J. Muller. // Science. – 1927. – №66. – С. 84–87.

79. Делоне Л. Н. О методе радиационной селекции / Л. Н. Делоне // Селекция и семеноводство. – 1957. – № 4. – С. 23–27.

80. Сапегин А. А. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции Т. 11 / А. А. Сапегин. – Москва: ВАСХНИЛ, 1935. – С. 11.

81. Никифоров В. Г. Химический мутагенез / В. Г. Никифоров // Общая генетика / В. Г. Никифоров. – Москва, 1965. – С. 113–127.

82. Дубинин Н. П. Новые методы селекции растений / Н. П. Дубинин, В. А. Панин, – М., Колос, 1967. – 359 с.

83. Bauer E. Mutationen von *Antirrhinum majus* / E. Bauer // Zeitschr. f. ind. Abstr. u. Vererb. – Lehre, 1918. – Bd. XIX. – S. 56.

84. Рапопорт И. А. Карбонильные соединения и химические механизмы мутаций / И. А. Рапопорт. // Доклады АН СССР. – 1946. – С. 65–68.

85. Auerbach, Ch. Mutagen specificity / Ch. Auerbach // Trans. Rans. Acad. Sci. – 1969. – V. 72, № 1–4. – P. 273-285.

86. Рапопорт И. А. Особенности и механизм действия супермутагенов / И. А. Рапопорт // Супермутагены / И. А. Рапопорт. – Москва: Наука, 1966. – С. 9–23.

87. Dekhuijzen P. Antioxidant properties of N acetylcysteine / P. N. R. Dekhuijzen. // Eur Respir J.. – 2004. – №23. – С. 629–636.

88. Somatic embryogenesis in maize and comparison of genetic variability induced by gamma radiation and tissue culture techniques / [F. J. Novak, S. Daskalov, H. Brunner та ін.]. // Plant Breeding. – 1988. – №101. – С. 66–79.

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

90. Зоз Н. Н. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур // Мутационная селекция / Н. Н. Зоз – М.: Наука, 1968. – С. 23-27.

91. Артемчук І. П. Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці / І. П. Артемчук, В. Логвиненко. // Физиология и биохимия культ. Растений. – 2003. – №3. – С. 222–228.

92. Артемчук І. П. Розробка методів підвищення частоти і розширення спектра індукованих мутацій озимої пшениці: Автореф. дис... канд. біол. наук. – К., 2007. – 20 с.

93. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 3. Масличные, эфиромасличные, лекарственные и технические культуры, шелковица, тутовый шелкопряд. – М., 1983. – 184 с.

94. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
95. Охорона прав на сорти рослин. Методика проведення кваліфікаційної експертизи сортів технічних та кормових культур. – К.: Алефа, 2003. – Вип. 3. – 226 с.
96. Осипова Л. С. Создание самоопыленных линий подсолнечника в Восточной Лесостепи УССР: Автореф. дис. канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Х., 1987. – 18 с.
97. Ермантраут Е. Р. Методика селекційного експерименту (в рослинництві): навчальний посібник / Е. Р. Ермантраут, Т. І. Гопцій, С. М. Каленська, та ін.: – Харк. Нац. аграр. ун-т ім. В. В. Докучаєва. – Х. – 2014. – 229 с.
98. Методические указания по математической обработке результатов учетов и наблюдений в селекционных и генетических исследованиях. – М.: Колос, 1979. – 32 с.
99. Вольф В. Г. Статистическая обработка опытных данных / В. Г. Вольф – М.: Колос. 1966. – 256 с.
100. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. – М., 1981. – 258 с.
101. Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях / И. Н. Бейдеман – М. – Л., 1954. – 128 с.
102. Singleton W. R. Mutations induced by treating maize seeds with thermal neutrons / W. R. Singleton // Induced mutant plants / W. R. Singleton. – Vienna, 1969. – 479 с.
103. Моргун В. В. и др. Экспериментальные мутации у кукурузы / В. В. Моргун. – К.: Наук. думка, 1973. – 154с.
104. Redei G. P. Economy in mutation experiments // Z. Pflanzenzucht. – 1974. – Vol. 73. – P. 87-96.
105. Методы определения массы 1000 семян: ГОСТ 12042–1966. – [Действует от 1966–01–07]. – М.: Семена и посадочный материал сельскохозяйственных культур, 1977. – 400 с. – (Государственные стандарты СССР).
106. Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Колос, 1972. – 455с.

107. Методы определения масличности семян: ГОСТ 10857–1964. – [Действует от 1964–01–07]. – М. : Семена и посадочный материал сельскохозяйственных культур, 1977. – 400 с. – (Государственные стандарты СССР).

108. Вольф В. Г. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности / В. Г. Вольф, П. П. Литун. – Харьков: Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева, 1980. – С. 73.

109. Atlagic J. Cytogenetic study of hexaploid species *Helianthus tuberosus* and its F1 and BC1F1 hybrids with cultivated sunflower, *H. annuus* / J. Atlagic, S. Terzic // – Genetika. – 2006. – Vol. 38, No. 3. – P. 203-213.

110. Кириченко В. В., Васько В. О. Мутантна дія диметилсульфату на мейоз М₁ соняшнику Селекція і насінництво. 2015. Випуск 108. Ст. 99-105

111. Yilmaz A. The Effects of Cobalt-60 Applications on Yield and Yield Components of Cotton (*Gossipium barbadense* L.) / A. Yilmaz, B. Erkan // Pakistan J. of Biol. Sci. – 2006. – Vol. 9, № 15. – P. 2761–2769.

112. Егоров Е. В. Аналогия биологического действия сверхмалых химических и физических доз / Е. В. Егоров // Радиационная биология. Радиоэкология – 2003. – 43, № 3. – С. 261–264.

113. Назаренко М. М. Вживаність і структура врожайності як показники мутагенної депресії у першому поколінні мутантів сортів озимої пшениці / М. М. Назаренко // Физиология и биохимия культур. растений. – 2007. – № 5, 39. – С. 438–446.

114. Валодзін, У. Г. Мутагенез і генетична нестабільність у сільськогосподарчих рослинах / У. Г. Валодзін // Известия Академии Наук Беларуси. – 1996. – № 1. – С. 25–29. – (Серия: Биологические науки).

115. Гераськин А. С. Влияние раздельного радиоактивного и химического загрязнения на выход цитогенетических нарушений в интеркалярной меристеме ярового ячменя / А. С.

Гераськин, В. Г. Дикарев, Н. С. Дикарева // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2002, – 42, № 4. – С. 364–368.

116. Серебряный А. М. К механизму анти-мутагенеза у растений / А. М. Серебряный, Н. Н. Зоз, И. С. Морозова // Генетика. – 2005. – 41, № 5. – С. 676–679.

117. Solanki I. S. Significance and effectiveness of classifying the M₁ material based on mutagenic damage for inducing macro- and micromutations in lentil / I. S. Solanki, B. Sharma // Indian J. of Genetics and Plant Breeding. – 2000. – Vol. 60, № 3. – P. 305–320.

118. Li-jun W. A comparative study on mutagenic effects of Space Flight and Irradiation of γ -rays on rice / W. Li-jun, X. Jiang-long, W. Junmin // Agricultural Sciences in China. – 2006. – Vol. 5, № 11. – P. 812–819.

119. Kuodemir A. Determination of mutation effects of cobalt-60 at M₁ and M₂ progenies at cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Ph.D. / A. Kuodemir // Thesis, University Of Cukurova, Graduate School of Natural and Applied Sciences / A. Kuodemir., 1999.

120. Tagiev A. A. Treatment of cotton pollen with chemical mutagens and its effect on seed set. K im Mutagenez Pouysh Productiv / A. A. Tagiev. // S. Kh. Rast. – Moscow, USSR., P. 161-162.

121. Mahmud S. T. Induced genetic variability in chickpea (*Cicer arietinum* L.) I. Frequency and spectrum of chlorophyll mutations / S. T. Mahmud, J. Iqbal Mirza, M. Ahsanul Haq, Babar Manzoor Atta // Pak. J. Bot. – 2006. – 38(4). – P. 1217-1226.

122. Monti L. M. Mutation in peas induced by diethyl sulphate and X-rays / L. M. Monti. // Mutat. Res. – 1968. – № 5. – P. 187-191.

123. Marki A. Gamma rays and EMS induced mutations in fl ax. / A. Marki, M. Bianu. // Genetika. – 1970. – №6. – С. 24–28. Velu S. Induced morphological variations in cluster bean (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub) / S. Velu, L. Mullainathan, D. Arulbalachandran. // Int. J. Cur. Tr. Res. – 2012. – №1. – С. 48–55.

124. Subudhi P. K. Use of pollen traits for early detection of induced micromutations in wheat / P. K. Subudhi, B. K. Mohapatra, S. K. Sinha. // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. – 1991. – №51. – С. 107–111.

125. Хвостова В. В. Современное состояние исследований по экспериментальному получению и практическому использованию мутаций у сельскохозяйственных растений / В. В. Хвостова // Генетические основы селекции растений. – М.: Наука, 1971. – С. 224-225.

126. Валева С. А. Проблемы радиочувствительности растений / С. А. Валева // Современные проблемы радиационной генетики. – М.: Атомиздат, 1969. – С. 280-301.

127. Жогин А. Ф. Сравнительное изучение действия N-нитрозомочевины и N-нитрозоэтилмочевины на мягкую пшеницу в M_1 / А. Ф. Жогин // Мутационная селекция. – М.: Наука, 1968. – С. 246-248.

128. Моргун В. В. Мутационная селекция пшеницы / В. В. Моргун, В. Ф. Логвиненко. – Киев: Наук. думка, 1995. – 627 с.

129. Оксьом В. П. Вплив мутагенних чинників на рослини M_1 озимої пшениці та його зв'язок із частотою змінених форм у другому поколінні / В. П. Оксьом // Физиология и биохимия культ. Растений. – 2010. – Т. 42. № 2. – С. 153-162.

130. Васильківський С. П. Особливості використання хімічного мутагенезу при створенні вихідного матеріалу для селекції пшениці : автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук : спец. 06.01.05 „Селекція і насінництво” / С. П. Васильківський. – Одеса, 1999. – 36 с.

131. Глухова Н. А. Використання мутагенезу в селекції ріпаку озимого на гетерозис / Н. А. Глухова // Вісник аграрної науки. – 2013. – № 6. – С. 39-41.

132. Козаченко М. Р. Ефективність способів індукування і використання мутацій в селекції ярого ячменю : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. с.-г. наук : спец. 06.01.05 "Селекція і насінництво" / Козаченко М. Р. – Дніпропетровськ, 2001. – 35 с.

133. Оксьом В. П. Вплив мутагенних чинників на рослини M_1 озимої пшениці та його зв'язок із частотою змінених форм у другому поколінні / В. П. Оксьом // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 2. – С. 153-162.

134. Бугайов В. Д. Використання нових видів хімічних

мутагенів у селекції гороху на підвищення зернової продукції / В. Д. Бугайов, М. І. Кондратенко // Корми і кормовиробництво: Міжвідомчий тематичний науковий збірник. – Вінниця, 2011. – Вип. 70. – С. 3-11.

135. Гаврилюк В. Б. Створення вихідного матеріалу для селекції гречки дією мутагенів на вегетуючі рослини: автореф. дис. д-ра с.-г. наук : спец. 06.01.05 „Селекція рослин” / В. Б. Гаврилюк. – Сімферополь, 2004. – 32 с.

136. Дебашиш Ч. Изучение действия химических мутагенов на сорта ярового ячменя / Ч. Дебашиш, Г. Д. Шляховой // Эволюция научных технологий в растениеводстве: Сборник научных трудов в честь 90-летия со дня образования Краснодарского НИИСХ им. П. П. Лукьяненко / Ч. Дебашиш, Г. Д. Шляховой. – Краснодар, 2004. – С. 167–171.

137. Комарова І. Б. Генетична мінливість у рижію ярого під впливом етилметансульфонату. Частина 1. Спектр мутацій / І. Б. Комарова, В. О. Лях. // Запорізький національний університет. Електронне наукове видання: Актуальні питання біології, екології та хімії. – 2010. – № 1. Режим доступу:http://sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci/issues/files/2011/01/03/6586_1295520357_10kibcsm.pdf

138. Журавель В. М. Господарська цінність індукованих етилметансульфонатом мутантів з морфологічними маркерними ознаками у сизонасінневих генотипів гірчиці сарептської / В. М. Журавель, В. О. Лях. // Селекція і насінництво. – 2006. – №92. – С. 103–110.

139. Ларченко, К. А. Спадкова мінливість рослин кукурудзи при дії наднизьких доз мутагенів / К. А. Ларченко, В. В. Моргун // Физиология и биохимия культ. растений. – 2002. – Т. 34, № 2. – С. 102-107.

140. Захаренко З. П. О характере изменчивости сортов озимой пшеницы при воздействии химическими мутагенами и гамма-лучами : автореф. дисс. канд. с.-х. наук : спец. 06.01.05 "Селекция и семеноводство" / Захаренко З. П. – Горки, 1971. – 27 с.

141. Васько В. А. Полевая всхожесть семян M_1 , M_2 и M_3 подсолнечника в зависимости от последствий мутагенов / В. А. Васько, В. В. Кириченко // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии № 4 2016. – С. 39-43.

142. Кириченко В. В. Прояв морфофізіологічних мутацій в M_1 та M_2 поколіннях соняшнику внаслідок дії гама-променів та диметилсульфату / В. В. Кириченко, В. О. Васько // Селекція і насінництво. 2016. Випуск 109.ст 19-29.

143. Fick G. N. Sunflower Sci. and Technology / G. N. Fick. // Breeding and Genetics / G. N. Fick. – Wisconsin: Madison, 1978. – С. 280–338.

144. Škorić D. Sunflower breeding. In: Polak, V. (ed.) / D. Škorić // Sunflower-Monograph / D. Škorić. – Beograd: Nolit, 1989. – С. 285–393.

145. Green V. E. Correlation and path coefficient analysis components of yield in sunflower cultivars (*Helianthus annuus* L.) / V. E. Green. // Tooremolinos, Spain: Intl. Assoc. Toowoomba. – 1980. – 10 с.

146. Nirmala V. S. Correlation and path-coefficient analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / V. S. Nirmala, A. Gopalan, D. Sassikumar // Madras: Madras Agric. J., – 2000. – P. 269–272.

147. Fick G. N. Heritability of content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / G. N. Fick. // Crop. Sci.. – 1975. – №15. – С. 77–78.

148. Hladni N., Škorić D., Kraljević-Balalić M. Jocić S. Line × tester analysis for plant height and head diameter in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / N. Hladni, D. Škorić, M. Kraljević-Balalić, S. Jocić – In: Proc. 16th Intl. Sunflower Conf. Vol.2. 2004: 497-502. Fargo, ND, USA, August 29-September 2. Intl. Sunflower Assoc. Paris, France.

149. Ahmad A. Sunflower seed yield as influenced by some agronomic and seed characters / A. Ahmad, M. Rana, S. Sidiaki. // Euphytica. – 199. – №56. – С. 137–142.

150. Васько В. О. Вплив хімічного та фізичного мутагенів на господарсько цінні ознаки M_1 соняшнику / В. О. Васько. // Вісник ХНАУ Серія «Рослинництво, селекція і насінництво, плодощівництво і зберігання». – 2015. – № 2 – С. 55-66.

151. Мінливість морфологічних ознак рослин під впливом гамма-променів / В. О.Васько, О. В. Гудим, В. В. Кириченко,, Т. І. Гопцій. // Вісник ХНАУ Серія «Рослинництво, селекція і насінництво, плодоовочівництво і зберігання». – 2016. – №1. – С. 133–140.

152. Vasko V. Variability of valuable economic traits in M₁ and M₂ sunflower generations influenced by dimethyl sulfate and γ -rays / V. Vasko, V. Kyrychenko // *Žemės ūkio mokslai*. 2016. T. 23. Nr. 4. P. 168–177.

153. Škorić D. Possibilities of using heterosis based on male sterility of sunflower / D. Škorić. // Ph. D. thesis. University of Novi Sad, Agriculture Faculty, 1975. – pp.1-148.

154. Ivanov P. Studies on the genotypic and fenotypic variability correlations in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / P. Ivanov, Y. Stoyanova. // 9th Intl. Sunflower Conf. Tooremolinos-Espana, 1980 – С. 336-342.

155. Marinković R. Path-coefficient analysis of some yields components of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / R. Marinković. // *Euphytica* – 1992 – 60. P. 201-205.

156. Suzer S. Yield components of sunflower hybrids of different height / S. Suzer, I. Atakisi. // *Helia*. – 1993 – 16(18). 35-40.

157. Petakov D. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses / D. Petakov. EUCARPIA-Symposium on breeding of and protein crops, Albena, Bulgaria, 1994 – P. 162-164.

158. Punnia M. S. Correlations and path coefficient analysis for seed yield traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / M. S. Punnia, H. S. Gill. // *Helia*. – 1994. – №17. – P. 7–11.

159. Correlation and path analysis in sunflower / [B. R. Patil, M. Rudraradhya, C. H. Vijayakumar та ін.]. // *Jour. seed Res.*. – 1996. – №13. – P. 157–161.

160. Doddamani I. K. Relationship of autogamy and selffertility with seed and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / I. K. Doddamani, S. A. Patil, R. L. Ravikumar. // *Helia*. – 1997. – №20. – P. 95–102.

161. Stanković V. Phenotypic and correlations of morphophysiological traits and yield components of protein sunflower (*Helianthus annuus* L.) / V. Stanković, M. Sc. Thesis, University of Novi Sad, Faculty of Agriculture. – 2005 pp. 1-68.
162. Zhdanov L. A. On selection of sunflower to low plant height / L. A. Zhdanov. // Dokladi VASHNIL. – 1964. – P. 7–12.
163. Marinković R. Inheritance of leaf area, colour and plant height in diallel crossbreeding of inbred lines of sunflower / R. Marinković M.Sc. thesis, University of Novi Sad, Faculty of Agriculture, Novi Sad. – 1981.
164. Marinković R. Examination of heritability of certain quantitative traits of sunflower (*H. annuus* L.) / R. Marinković, D. Škorić. // Production and processing of cultivars. – 1984. – №1. – P. 161–167.
165. Nedeljковић S. Inheritance of leaf number and dynamics of disappearance of physiological activity of inbred lines and F1 hybrids of sunflower / S. Nedeljковић, D. Stanojević, D. Jovanović. // Production and processing of cultivars. – 1992. – №33. – P. 57–62.
166. Dijanović D. Phenotype variability of seed yield and yield components of inbred lines of sunflower / D. Dijanović, V. Stanković, D. Stanojević, I. Mihajlović. Conference Proceedings 45. Industry Counseling, – 2004. P. 34-35.
167. Chaudhary S. K. Correlation and path-coefficient analysis in F1 and F2 generations in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S. K. Chaudhary, I. J. Anand. // Int. J. Trop. Agric.. – 1993. – №11. – P. 204–208.
168. Satisha Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) germplasm for yield and yield components / Satisha. M. Sc. Thesis, Univ. Agric. Sci., – 1995. Bangalore, India, 93.
169. El-Hosary A. Association studies in sunflower / A. El-Hosary, B. El-Ahmar, A.E. El-Kasaby. // Helia. – 1999. – № 22 – P. 561-567.
170. Nirmala V. S. Correlation and path-coefficient analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / V. S. Nirmala, A. Gopalan, D. Sassikumar. // Madras Agric. J. – 2000. – №86. – P. 269–272.

171. Dagustu N. Correlations and path coefficient analysis of seed yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / N. Dagustu. // Turkish J. Field Crops. – 2002. – №7. – P. 15–19.

172. Chikkadevaiah Correlation and path analysis in sunflower / Chikkadevaiah, H. L. Sujatha, Nandini // Helia. – 2002. – №25. – С. 109–118. // Helia. – 2002. – №25. – P. 109–118.

173. Razi H. Comparison of selection criteria in normal and limited irrigation in sunflower / H. Razi, M. Assad. // Euphytica. – 1999. – №105. – P. 83–90.

174. Бондаренко Л. В. Генетические аспекты создания линий подсолнечника в гетерозисной селекции / Л. В. Бондаренко, Л. С. Осипова // Частная генетика растений (21-22 июля 1989 г.) – Киев, 1989. – Т. 1. – С. 34-35.

175. Низькорослі гібриди соняшника для енергозберігаючих і екологічно чистих технологій / В. В. Кириченко, О. М. Долгова, М. Ф. Божко, В. П. Петренкова. // Селекція і насінництво. – 1992. – №71. – С. 41–45.

176. Schneiter A. A. Production of semidwarf and dwarf sunflower in the northern Great Plains of the United States / A. A. Schneiter. // Field crops research. – 1992. – P. 391–401.

177. Feoli C. E. Agronomic performance of dwarf, semidwarf and conventional height sunflower hybrids grown at five plant populations under rainfed conditions / C. E. Feoli, A. A. Schneiter, V. L. Jonhson. // Helia. – 1993. – P. 19–30.

178. Артамонов А. С. Оценка линий и гибридов подсолнечника на градиенте густот при селекции на продуктивность // Современные проблемы генетики, биотехнологии и селекции растений (2-7 июля 2001 г.) – Харьков: Институт растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН, 2001. – С. 3-4.

179. Гундаева А. И. Основные принципы селекции подсолнечника / А. И. Гундаева // Генетические основы селекции растений / А. И. Гундаева. – Москва: Наука, 1971. – С. 417–465.

180. Марин И. В. Создание линий и методы их оценки по элементам продуктивности в селекции межлинейных гибридов подсолнечника : дис. докт. биол. наук : 06.01.05 / Марин И. В. – Краснодар, 1988. – 230 с.

181. Pustovoit G. V. Selection, seed production and some agrotechnical issues of sunflower (Chosen papers) / G. V. Pustovoit. – Moscow: Kolos, 1966. – pp. 1-368.

182. Morozov V. K. Sunflower breeding in USSR / V. K. Morozov. – Moscow: Pishchepromizdat, 1947. – 274 с.

183. Jocić S. Inheritance of Yield Components in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S. Jocić. Ph.D. thesis, – 2002. pp. 1-84.

184. Новые типы масла из семян подсолнечника / П. С. Попов, Я. Н. Демурич, З. Е. Рукина, С. Г. Ефименко. // Технические культуры. – 1992. – №3. – С. 13–16.

185. Дублянская Н. Ф. Жирнокислотный состав масла районированных и перспективных сортов подсолнечника / Н. Ф. Дублянская, Л. В. Куприянова. // Масложировая промышленность. – 1969. – №2. – С. 6–9.

186. Попов П. С. О суточном ходе биосинтеза жира и отдельных жирных кислот в семенах подсолнечника / П. С. Попов. // Физиология растений. – 1973. – С. 900–905.

187. Purdy R. H. Oxidative stability of high oleic sunflower and safflower / R. H. Purdy // J. Am. Chem. Soc. 1985. – Vol. 62, № 3. – P. 523–525.

188. Васін В. А. Генетична мінливість соняшника при обробці етилметансульфонатом зрілого та незрілого насіння : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.15 "Генетика" / Васін В. А. – Київ, 2008. – 27 с.

189. Васін В. А. Біохімічна характеристика олії насіння окремих морфологічних мутантів соняшника / В. А. Васін, З. Г. Писанець // Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького. – 2011. – № 1. – С. 11-15.

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	3
1. ІНДУКОВАНИЙ МУТАГЕНЕЗ І ЙОГО ЗНАЧЕННЯ В СЕЛЕКЦІЇ СОНЯШНИКУ	4
2. МЕТОДИ, ВИДИ, СПОСОБИ, ПРИРОДА ТА СПЕЦИФІКА ДІЇ ІНДУКОВАНОГО МУТАГЕНЕЗУ ...	17
2.1 Мутаційна мінливість і типи мутацій.....	20
2.2 Радіаційний мутагенез.....	21
2.3 Хімічний мутагенез.....	26
3. ПІДБІР ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ, МЕТОДИКА ОТРИМАННЯ І ВИКОРИСТАННЯ МУТАЦІЙ	31
4. ДІЯ МУТАГЕНІВ НА МЕЙОЗ САМОЗАПИЛЕНИХ ЛІНІЙ СОНЯШНИКУ	38
4.1 Дія диметилсульфату на мейоз M_1 соняшнику	39
4.2 Особливості дії гама-променів на мейоз M_1 соняшнику	42
4.3 Мейоз соняшнику в M_1 - M_3 після дії мутагенів... ..	46
4.3 Особливості методики приготування тимчасових давлених препаратів з пиляків мутантних форм соняшнику	47
5. ДІЯ МУТАГЕНІВ НА ПОЛЬОВУ СХОЖІСТЬ	51
6. ВПЛИВ МУТАГЕННИХ ФАКТОРІВ НА ВИНИК-НЕННЯ МОРФОЗІВ В M_1 ТА МУТАЦІЙ В M_2 - M_3	58
7. МІНЛИВІСТЬ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК РОСЛИН В M_1 ТА M_2 СОНЯШНИКУ	70
8. ПРОЯВ МУТАЦІЙНОЇ МІНЛИВОСТІ У M_2 ЗА ЦІННИМИ ОЗНАКАМИ В УСПАДКУВАННІ ЇЇ У РОДИНАХ МУТАНТІВ	82
8.1 Одержання мутацій в M_2 за морфологічними і кількісними ознаками (висота рослин, діаметр кошика, кількість листків) та їх успадкування в родинях	82

8.2 Одержання мутантів за масою 1000 насінин та вмістом олії в насінні	97
8.3 Біохімічна характеристика олії насіння мутантних форм соняшнику	109
9. ХАРАКТЕРИСТИКА ІНДУКОВАНИХ МУТАНТНИХ ФОРМ СОНЯШНИКУ ЗА СЕЛЕКЦІЙНОЮ ЦІННІСТЮ	115
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	128

© Наукове видання
Кириченко Віктор Васильович
Васько Вікторія Олександрівна
Брагін Олександр Миколайович

ІНДУКОВАНИЙ МУТАГЕНЕЗ В СЕЛЕКЦІЇ СОНЯШНИКУ

Навчальний посібник

За редакцією доктора с.-г. наук, професора,
академіка НААН В. В. Кириченка

Відповідальний за випуск Брагін О. М.
Комп'ютерний набір Васько В. О.
Комп'ютерна верстка Садового О. О.

Наклад 150 прим.

