

**шифр: «ФІЗИЧНИЙ МУТАГЕНЕЗ»**

**назва роботи: «ВПЛИВ ГАММА-  
ОПРОМІНЕННЯ НА МІТОТИЧНУ  
АКТИВНІСТЬ ТА УТВОРЕННЯ  
ХРОМОСОМНИХ АБЕРАЦІЙ В КОРЕНЕВІЙ  
МЕРИСТЕМІ АМАРАНТУ»**

## АНОТАЦІЯ

У анотації наукової роботи під шифром «Фізичний мутагенез»  
зазначаються:

**Актуальність теми.** Мутації є основним джерелом спадкової мінливості - одного з факторів еволюції організмів. Завдяки вивченню впливу мутагену на мітотичну активність в кореневій меристемі сортів рослин та утворення мітотичних порушень можна опосередковано оцінити ступінь шкідливого впливу мутагенного чинника на ріст і розвиток рослин, токсичність мутагену, чутливість рослин до нього, зв'язок кількості мутацій з кількістю отриманих змін та інші важливі характеристики.

**Мета роботи** - визначення сортової специфічності амаранту та мінливості його цитологічних ознак після дії різних доз гамма-опромінення на насіння культури.

У зв'язку з цим було поставлено такі **завдання**:

- підібрати барвник для забарвлення корінців амаранту та оптимальну температуру пророщування насіння, щоб отримати якісні тимчасові препарати;

- установити вплив різних доз гамма-променів на частоту мітотичних порушень клітин кореневої меристеми сортів амаранта;

- визначити прояв генетичних ефектів різних доз гамма-опромінення на мітотичну активність клітин кореневої меристеми сортів амаранту.

**Предмет дослідження** – вплив гамма-опромінення на мітотичну активність та утворення хромосомних аберацій в кореневій меристемі амаранту

**Об'єкт дослідження** – коренева меристема сортів амаранту.

**Методи дослідження** - цитогенетичний – для визначення мітотичних порушень в кореневій меристемі амаранту; статистичний – розрахунок критерію Стюдента (t), визначення  $HP_{05}$  для достовірності одержаних результатів.

### ***Методика проведення дослідження:***

Дослідження з вивчення впливу гамма-опромінення на мітотичну активність в кореневій меристемі амаранту (обчислювали мітотичний індекс (MI)) та частоту хромосомних порушень проводили на всіх варіантах опромінення насіння, включаючи і контроль, за методиками описаними в роботах Т. І. Гопцій (1990 р.), З. П. Паушевої (1988 р.).

Тимчасові препарати для огляду фаз мітозу в кореневій меристемі сортів амаранту були приготовані за методикою описаною в патенті О. В. Гудим «Спосіб визначення мітотичних порушень в кореневій меристемі амаранту для використання в мутаційній селекції» (U 2017 05276, № 124674, чинний від 25.04.2018)

*В науковій роботі обсягом 30 аркушів (без урахування додатків) використано: таблиць – 2; використаної літератури – 51, з них іноземні – 12.*

*Ключові слова: селекція, амарант, експериментальний мутагенез, гамма-опромінення, мітоз, мости, фрагменти, хромосомні аберації*

## ЗМІСТ

<b>ВСТУП</b> .....	5
<b>РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ</b> .....	6
1.1 Господарські, морфологічні та біологічні особливості амаранту.....	6
1.2 Генетика амаранту.....	13
1.3 Застосування фізичних мутагенів в селекційних дослідженнях амаранту.....	14
<b>РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕННЯ</b> .....	17
2.1 Характеристика досліджуваного матеріалу.....	17
2.2 Методика проведення цитологічних досліджень.....	18
2.3 Статистична обробка даних.....	19
<b>РОЗДІЛ 3. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНА ЧАСТИНА</b> .....	20
3.1 Мітотична активність в кореневій меристемі проростків амаранту після впливу гамма-опромінення.....	20
3.2 Частота та спектр хромосомних аберацій в клітинах кореневої меристеми сортів амаранту після гамма-опромінення.....	24
<b>ВИСНОВКИ</b> .....	28
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ</b> .....	29

## ВСТУП

В останні роки увагу вчених привертає мало розповсюджена у сільськогосподарському виробництві культура амарант. Наявність унікального біохімічного складу зеленої маси та насіння, а також олії, що з них отримують, зумовили широке застосування деяких видів амаранту та продуктів їх переробки у кормо виробництві, фармацевтиці, медицині, косметології, дієтичному харчуванні, для озеленення міст тощо [1, 4]. Існує необхідність насичення ринку сортами амаранту різноманітних напрямів використання. Проте селекція амаранту ускладнена змішаною системою запилення [5] та прихованою мінливістю його геному [6]. Тому для цієї культури є важливим пошук методів, які дозволять розширити та підвищити ефективність різних селекційно-генетичних програм амаранту: вивчати закономірності успадкування морфологічних та господарських ознак, проводити картування генів, що їх контролюють, вивчати генетичну мінливість природних і селекційних популяцій та виявляти донорів цінних господарських ознак з метою їх цілеспрямованого використання в селекції. Застосування для вирішення окреслених проблем традиційних методів генетики і селекції, зокрема гібридизації та гібридологічного аналізу, у амаранту ускладнене в наслідок каріологічних (неоднакова кількість хромосом у різних видів [7; 8]) та морфо-біологічних (змішана система запилення, дрібні розміри статевих органів [2]) особливостей. Отже актуальним є пошук сучасних методів, що дозволять вивчати генетику, філогенетику та систематику культури, підвищать ефективність добору вихідних форм та сприятимуть прискоренню селекції амаранту.

Світова практика свідчить, що більшість мутантних сортів створено при застосуванні фізичних мутагенів (в основному гамма-променів), які відрізняються від вихідних сортів за окремими ознаками: крупністю насіння, висотою рослин, формою листка, забарвленням насіння, стійкістю до збудників захворювань, тривалістю вегетаційного періоду, вмістом і якістю білка та жиру в насінні.

## РОЗДІЛ 1 ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

### 1.1 Господарські, морфологічні та біологічні особливості амаранту

На сьогоднішній день, коли все постає проблема пошуку альтернативних джерел харчування шляхом залучення у виробництво нетрадиційних культур, згадали про амарант. Амарант почали досліджувати після встановлення в 1972 р. австралійським фізіологом Джоном Даунтоном високого вмісту незамінних амінокислот в його білку [1, 2]. Сьогодні цю рослину широко вирощують в Індії, Китаї, США, країнах Південно-Східної Азії, Африки, Європи [3]. На післярадянському просторі на амарант знов звернули увагу лише в останні 15-20 років.

Амарант вирощували індійці майя, ацтеки, інки, які ще 7 тис. років тому пекли з нього хліб. У інків амарант був культовою рослиною, його застосовували під час релігійних обрядів. «Дар богів» – так називали амарант інки та ацтеки [1, 2].

Традиційно батьківщиною амаранта вважається Південна та Центральна Америка, де відмічено найбільше різноманіття видів, різновидів та форм рослини. У XVI ст. з приходом на американський континент іспанських колонізаторів культура «хлібу ацтеків» занепадає, і протягом майже чотирьох століть вирощувати його продовжували на окремих невеликих територіях Мексики та Анд [2, 4].

Другим центром формоутворення та вирощування амаранта є Південно-Східна Азія (Північна Індія, Китай, Непал).

Понад 2000 років амарант відомий як овочева рослина, яка продовжує вирощуватися і в наш час. Овочеві амаранти були і залишаються продуктом харчування в таких географічно різноманітних регіонах, як південно-західні Сполучені Штати, Китай, Індія, Африка, Непал, Південні Тихоокеанські та Карибські острови, Греція, Італія тощо [1].

На теренах СНГ амарант з'являється в культурі в 30-і рр. XX століття

завдяки М.І. Вавилову, який наголошував на необхідності введення цієї перспективної рослини в сільськогосподарське виробництво [1]. В період лисенківщини, за часів гоніння генетиків та біологів, було розгорнуто боротьбу з космополітизмом у науці, що трагічно позначилося на долі рослини. Її назвали чужою культурою, злісним бур'яном, завдяки якому агенти імперіалізму намагаються знищити вітчизняні поля [1, 4]. У результаті амарант сіяти заборонили, посіви наказали знищити. Це було друге падіння «хлібу ацтеків».

Амарант відзначається рядом переваг порівняно з іншими сільськогосподарськими культурами. Зокрема, амарант є високоврожайною рослиною зі значним адаптивним потенціалом та високим ступенем толерантності до хвороб і шкідників [1, 5, 6]. Урожайність амаранта за даними різних авторів [1, 7] залежно від виду та умов вирощування становить 2–6 т/га зерна і до 200 т/га зеленої маси, при цьому норма висіву – 0,5–1,5 кг/га [8] (пшениці – 180-200 кг/га [4], кукурудзи – 15–25 кг/га [4], соняшнику – 5–6 кг/га [6]). Рослини мають високий коефіцієнт розмноження (утворюють до 500 тис. насінин і більше) [5, 8], що робить його надзвичайно рентабельним. Амарант є потенційним джерелом біологічно активних речовин для харчових та лікарських цілей. Головною його цінністю є здатність накопичувати у зерні до 18 % білка, який багатий на незамінні амінокислоти: лізин – 7–9 %, метіонін – 5,9–7,5 % та триптофан – 1,4–2,2 %, що у 2–3 рази вище, аніж у інших зернових культур [2, 10]. За міжнародною шкалою якості білків найвищий ступінь біологічної цінності має білок насіння амаранта – 75 балів, пшениці – 56,9, соєвих бобів – 68 і коров'ячого молока – 72,2 бала. За вмістом у насінні білка (15–18 %) [9], амарант перевищує пшеницю (12–14 %), рис (7–10 %), кукурудзу (9–10 %) та інші зернові культури [1, 3, 21]. У ліпопротеїновому комплексі амаранту кількість лізину становить 11,7 г на 100 г білка, що значно більше, ніж у пшеничному (2 г), рисовому (3,5 г), гороховому (3,8 г) і соєвому борошні (5,0 г), в ядрі соняшнику (3,1 г) і в коров'ячому молоці (7,8 г) [1, 2, 17].

Зерно амаранта містить 8–12 % олії, основу якої складають лінолева (36,7–55,9 %), олеїнова (18,7–38,9 %) – комплекс вітаміну F, та пальмітинова (19,1–23,4 %) кислоти [11,12]. Амарантова олія викликає особливий інтерес через високий вміст фосфоліпідів (10 %), токоферолів (вітамін E – 2 %) та до 8 % сквалену [13, 14]. Фахівці вважають сквален протипухлинним засобом, який здатний підвищувати сили імунної системи у декілька разів, забезпечуючи тим самим стійкість організму до різних захворювань [23].

Застосовують амарант у виробництві олії, в лікарській практиці, сьогодні проводиться науково-дослідницька робота в Росії: Санкт-Петербурзькому та Казанському університетах, Науково-дослідному інституті ім. Н. В. Скліфосовського, в Державній медичній академії ім. М. М. Бурденко (м. Вороніж) [13, 15].

Амарантова олія близька за складом та лікувальними властивостями до олії обліпихи, однак відрізняється вищим вмістом сквалену і токоферолу (вітамін E) [22, 24].

Вміст цукрів (глюкози, фруктози, сахарози, рафінози, стахіози) в зерні амаранту може сягати до 6,0–6,2 % [1, 15]. При цьому цукроза є головним компонентом, частка якої (0,4–2,26 %) в 2 рази перевищує її вміст в зерні інших злаків [3, 16].

У насінні амаранту дуже високий вміст крохмалю 55–68 % [3], особливо багато в ньому кальцію, фосфору, магнію. Дослідження цієї культури свідчать, що фосфор зосереджений переважно в зародку, а кальцій, магній та інші речовини – в оболонці насіння. Крім цих елементів, зародок насіння багатий на рибофлавін (вітамін B<sub>2</sub>) [1, 3, 6]. Унікальна мікрокристалічна структура (дрібні, однорідні за розміром і формою фракції) робить крохмаль амаранту придатним для використання в косметології [2] і харчовій промисловості [4].

Отже, насіння амаранту має високу енергетичну й поживну цінність, саме тому його можна використовувати для одержання олії чи харчових



продуктів. З нього виготовляють борошно, поп - корн, хліб та багато інших продуктів харчування.

Високу поживну та харчову цінність має і зелена маса амаранту. Л. П. Солоненко, Н. Б. Железнова, А. В. Железнов [24] виявили значну різноманітність амаранту за вмістом аскорбінової кислоти. Одні види містять у листках 21 мг %, інші – понад 70 мг %, у стеблах – від 7,9 до 38,5 мг %, у суцвіттях – від 16,3 до 46,2 мг %. У перерахунку на суху речовину вміст аскорбінової кислоти коливається від 111,3 до 443,9 мг % – у листках, від 32,6 до 186,1 мг % – у стеблах і від 78,9 до 300,2 мг % – в суцвіттях. Мінливість за вмістом вітаміну С спостерігається як між окремими видами, так і в межах видів амаранта.

Кількість цукру у рослинах амаранту коливається в широких межах залежно від виду (0,49–4,52 % – у листках, 0,37–3,34 % – у суцвіттях, 0,34–7,48 % – у стеблах на сиру масу), або в перерахунку на суху речовину 3,0–13,3, 3,0–24,3 і 2,0–15,0 % відповідно в листках, стеблах і суцвіттях. Вміст цукрів у стеблах у середньому складає 13,9 %, у листках – 10,7 %, у суцвіттях – 7,3 % [1, 3, 10].

У листі амаранту знайдено червоний пігмент – алкалоїд амарантін (2–3 %) [1, 4]. Ця речовина може бути використана для виготовлення харчових добавок та лікарських засобів імуностимулюючої, антиоксидантної, бактеріцидної та фунгіцидної дії [3].

Зелена маса амаранту за поживністю перевищує конюшину, люцерну, добре збалансована за протеїном [22, 23]. Свіжа зелена маса добре поїдається худобою. Урожайність її становить 50–90 т/га, може досягати 100–150 т/га [28]. Навіть у північних районах на богарі можна одержати по 50–70 т/га, що рівноцінно 15 т к.о. і 1,5–2,0 т високоякісного білка. Амарант добре відростає і дає повноцінний другий укіс [8, 9].

Цінний хімічний склад має силос амаранту. У ньому міститься 23,6 % сухої речовини, 3,5 % – протеїну, 9,6 % – БЕР, 0,9 % – жиру, 5,5 % –

клітковини і 4,2 % – золи. Вміст кормових одиниць на 100 кг маси силосу досягає 16,2. На 1 к.о. припадає 149 г перетравного протеїну [1, 3, 4].

З 1970 року амарант починає вирощуватися як культурна рослина. Його вирощують як кормову, зернову, овочеву, лікарську, декоративну культуру, використовують у кондитерській, фармацевтичній, парфумерній промисловостях, у дитячому харчуванні, а також в озелененні як декоративну культуру [1, 2, 9].

В Україні амарант поширився у 1989–1992 роках. Проте відсутність загальних технологій, недотримання технології вирощування, відсутність сортів різних напрямків використання не дає змоги повністю реалізувати його потенціал [1, 4, 9].

У господарствах Миронівського, Богуславського, районів Київської, Гайсинського району Вінницької областей урожайність зеленої маси амаранту досягала 8,0–10,2 т/га [19, 20].

Переробка амаранту відбувається різними способами залежно від мети одержання кінцевих продуктів. Насінневий матеріал використовують цілним або як борошно. Листя амаранту використовують у кулінарії, додаючи його до різних страв. Урожайність зерна амаранту 1,5–2,0 т/га, але може досягати 6,0 т/га [1, 2, 22].

Продукти харчування з амаранту запобігають різним захворюванням [2, 4, 5, 25, 16, 17].

Родина *Amaranthaceae* (дводольні, порядок *Caryophyllales*) налічує біля 60 родів і біля 800 видів однорічних і багаторічних трав'янистих рослин. Серед ботаніків немає одностайної думки відносно класифікації видів *Amaranthus* [4]. Внаслідок ботанічної пластичності ідентифікацію проводять на основі будови квітки, а точніше форми, розміру жіночої квітки, а також за типом листя і суцвіття. В систематиці амаранту перспективним є напрямок вивчення запасних білків насіння. Білки зерна амаранту складаються, в основному, з легкозасвоюваних альбумінів і глобулінів (50 %),

лугорозчинних глютелінів (20,8 %) і спирторозчинних проламінів (12%) [6, 7].

Найперспективнішими видами родини амарантових для введення в культуру вважають амарант волотистий – *A. paniculatus* L., хвостатий – *A. caudatus* L. та білонасінний – *A. leucospermus* S. Wats) [1, 3, 4].

Амарант – це однорічна (як правило), однодомна рослина родини *Amaranthaceae*. Стебло 2–3 м заввишки, 8–10 см завтовшки, маса рослини 3–8 кг [4].

Листя червоні, зелені, оранжеві, цілісні, без прилистників, цільнокрайні, загострені на верхівці з клиновидною основою. Форма листової пластинки яйцеподібно-ромбічна, еліптична, рідше довгаста [4, 18].

Суцвіття – волоть, довжиною до 1 м різної форми, щільності та забарвлення. Довжина, кількість гілочок і їх кут нахилу по відношенню до головної осі визначає форму суцвіття: розгалужену, колосовидну, кім'ясту, пониклу [4].

Квітки дрібні з трьома приквітками, багаточисельні, актиноморфні, різностатеві, однодомні, зібрані у клубочки, що мають три приквітки.

Приквітки мають усі відтінки зеленуватого або пурпурово-фіолетового кольору й за формою лінійно-шиловидні, розширені в основі, рівні або перевищують околоцвітину [1, 4].

Околоцвітину проста, плівчата з п'ятьох листочків, останні ланцетні або довгасто-яйцеподібні [18].

Корінь стрижневого типу, бокові корені розташовуються поперечно. Основна маса кореневої системи розвивається в орному шарі ґрунту [3, 4].

Плід – куляста коробочка, яка відкривається поперек кришечкою. При плодах зберігаються сухі плівчасті листочки околоцвітини [18].

Насіння дрібне білого, рожевого, коричневого або чорного забарвлення. Маса 1000 зерен 0,6–0,9 г. У волоті може бути до 500 г насіння.

Облистяність амаранту дуже велика (до 500 шт.), тому над одним квадратним метром ґрунту в декілька ярусів розташоване листя. Індекс листової поверхні дорівнює 6–10 [3, 4, 18].

Квітки дрібні, актиноморфні, складаються із п'яти листочків з п'ятьма тичинками, двостатеві або одностатеві. Повністю розкриті суцвіття може нести 104–105 поодиноких квіток або квіток, зібраних у верхоцвітні суцвіття клубочки [3].

Амарант – тропічна рослина короткого дня з  $C_4$ -типом фотосинтезу аспартатного типу, тому протягом короткого часу при наявності необхідного живлення здатен накопичувати велику фітомасу (до 200 т/га). Вибagliвий до сонячного світла: при загущенні та забур'яненості посівів зменшується інтенсивність фотосинтезу, що веде до пригнічення росту та розвитку рослин, а отже до значних втрат врожаю зеленої маси і насіння [4]. Амарант є посухостійкою рослиною [18, 19].

Широкий спектр господарського значення амаранту викликає потребу створення сортів і гібридів різних напрямів використання (зернового, кормового, олійного, овочевого, декоративного). Проте, незважаючи на підвищення інтересу до амаранту в світі за останні 15–20 років, багато аспектів морфології, фізіології, генетики, систематики культури потребують детального розгляду [6, 7, 8].

Основними методами селекції амаранту є міжвидова гібридизація, мутагенез та гетерозис. Щоб прискорити селекційний процес у амаранту, використовують експериментальний мутагенез. Мутагенез у амаранту ускладнюється ще й тим, що у цієї культури, хоча вона і відноситься до рослин зі змішаною системою запилення, значний процент становить перехресне запилення, що вимагає проведення обов'язкової ізоляції.

## 1.2 Генетика амаранту

Вивчення генетики окремих ознак амаранту має велике значення для виявлення та збереження генетичного різноманіття культури, допомагає обрати найбільш ефективні методи та напрями роботи зі створення нового селекційного матеріалу. Проте дослідження з генетики амаранту ускладнюються через біологічні особливості рослини (змішана система запилення, складна будова суцвіття, дрібні розміри генеративних органів). Теоретичних та практичних знань, раніше накопичених в цій сфері, не достатньо для вільного їх використання в генетико-селекційних програмах. До тепер знання з генетики амаранту обмежуються вивченням каріотипу та встановленням мінливості й генетичного контролю окремих морфологічних (зокрема колір квіток, стебел, листків) та господарських ознак.

За результатами каріологічних досліджень встановлено, що більшість видів амаранту мають  $2n = 32$  або  $34$ , є види, у яких  $2n = 38$  та  $64$  хромосоми, і види з внутрішньовидовим поліморфізмом за цією ознакою [25, 26].

На сьогодні для роду *Amaranthus* L. з'ясовано генетичний контроль невеликої кількості ознак: домінантне моногенне успадкування плямистості листя, моногенний контроль червоного забарвлення проростків, бета ціанового забарвлення стебла, листків та суцвіття, діалельне успадкування жовтогарячого і червоного забарвлення суцвіття, 2 домінантні епістатичні гени обумовлюють появу V-подібної плями на листках [27]. Встановлено домінування рудого забарвлення волоті над білим, а також домінантний характер успадкування плямистості суцвіття [4]. Забарвлення насіння на думку одних авторів контролюється парою епістатичних генів [27], на думку інших – чотирма парами полімерійних генів [4]. Знайдено ген стерильності пилку амаранта *ms* [28]. За допомогою використання специфічних маркерів ДНК встановлено присутність та локалізацію гену високопоживного білка *AmA1* в геномі *A. hypochondriacus* L. [29].

### 1.3 Застосування фізичних мутагенів в селекційних дослідженнях амаранту

У 1922 році, італійський вчений Альберто Пірвано застосував рентгенівські та ультрафіолетові промені на рослинах. [14]. Згодом, у 1925 році Г. А. Надсон та Г. С. Філіпов повідомили, що вплив іонізуючого випромінювання призводить до появи мутацій у нижчих грибів [1]. У 1927 році Меллер [13] повідомив, що рентгенівські промені мають помітний вплив на частоту мутацій у *Drosophila*, а через рік Стадлером було підтверджено ці дані у дослідженнях з кукурудзою та ячменем. М. І. Вавілов вважав мутагенез одним з фундаментальних розділів генетики [30]. А. М. Harten, V. C. Broertjes [31] 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 [32, 33]. До того ж, як вказував D. R. Marshall [34], 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 [35].

Перші спроби отримання експериментальних мутацій під дією фізичних факторів після відкриття радіоактивності променів Рентгена і гамма-променів радію було зроблено в 1906-1908 рр. в дослідях L. Blaringhem з кукурудзою [36], Ch. S. Gager з енотерою [37], в яких хоч і було відмічено вплив опромінення на виникнення хромосомних змін, але не було впевненості в мутаційній, а не гібридній, природі одержаних генотипово нових форм. Радіаційну мутагенну селекцію було започатковано L. J. Stadler [38] в Університеті Міссурі. Генетична дія іонізуючих випромінювань найбільш глибоко була вивчена на рослинах і мікроорганізмах. Ще в 1928 р.

Л. М. Делоне, а в 1934 р. А. А. Сапегін застосували рентгенівське випромінювання для отримання мутацій при селекції.

У дослідах дії рентгенівського опромінення піддавали кукурудзу і ячмінь, у результаті одержали хлорофільні мутації. За даними ФАО/МАГАТЕ, у 2014 р. у всьому світі вирощували понад 1000 мутантних сортів основних культур [33].

Щоб прискорити селекційний процес у амаранта застосовують експериментальний мутагенез. Проте, успіх селекційної роботи в значній мірі залежить від вдалого вибору мутагенів і використовуваних доз [7, 9]. В результаті впливу різних доз гамма-опромінення на насіння амаранту в польових умовах спостерігалися мутації структури суцвіття, стебла, а також фізіологічні мутації, мутації з підвищеним вмістом протеїну. Заслуговує на увагу рецесивна мутація ранньостиглості, одержана у *A. hybridus*. Для цієї мутації характерна ідеальна вирівняність, низькорослість 90–95 см, ранньостиглість (довжина вегетаційного періоду 90–95 днів). У 1993 р. ця мутація як сорт Ультра була передана в державне сортовипробування. З 1998 р. цей сорт внесено до реєстру сортів України, а також визнано національним стандартом у ранньостиглій групі.

У *A. cruentus*, була виділена мутація з булавовидною формою волоті. Проведене схрещування між цією мутацією і *A. hybridus* дозволило одержати волоть, яка зберігала вказану форму, але мала зелене забарвлення і біле насіння, характерне для *A. hybridus*.

Із застосуванням мутагенезу В. П. Головин, Б. А. Недилько [6] одержали у сорту Донецький 1 мутацію (компактна волоть), у салатної лінії амаранту – високорослу мутацію, у амаранту хвостатого – мутацію, на основі якої було створено сорт амаранту Геркулесик лікувально-продовольчого напрямку.

У 2008 р. в Словацькій республіці у місті Нітра А. І. Гайдосова [40] проводила дослідження з впливу гамма-опромінення дозою 175 Гр на *A. cruentus* і гібрид К-33 (*A. hybridus* x *A. hypochondriacus*). Отримані мутанти

характеризувалися підвищеним вмістом білка порівняно з вихідними формами.

З використанням радіаційного мутагенезу Сергіїва В. А. [33] отримала зразки ВР-554 *A. hypochondriacus* L. (89 г), ВР-533 *A. hypochondriacus* L. (86 г), К-122 *A. paniculatus* L. (85 г), які мають високу насінневу продуктивність і скоростиглість.

Цитологічними методами досліджень у амаранта почав займатися Grant FW. ще у 60-х рр, продовжили роботу у 1972 році Khoshoo, T. N. and Pal, M, увага яких була зосереджена на більш детальному вивченні хромосом [39]. Починаючи з 90-х рр. проводились дослідження вченими з підрахунку кількості хромосом у різних видів амаранта та побудови ідеограм [40, 41]. В Україні в 90-х рр. ХХ ст. вченими Харківського державного аграрного університету, під керівництвом Т. І. Гопцій [4], були проведені дослідження з вивчення протікання мітозу в кореневій меристемі різних видів амаранта та утворення хромосомних аберацій під впливом фізичного мутагенезу.

Відомо, що при високих дозах зниження мітотичного індексу викликає пригнічення синтезу ДНК, пов'язане з порушенням роботи матричних систем клітин. При летальних і сублетальних дозах велике значення для клітин має пряма або опосередкована дія радіації на компоненти хроматину. Якщо застосовувати високі дози, то змінюється структура та функції геному, що проявляється в загальному збільшенні частки клітин з хромосомними абераціями, пригніченні, затримці та навіть повному пригніченні мітозів [4].

Слід зазначити, що на сьогоднішній день даних з вивчення генетики амаранту недостатньо. Існують певні розбіжності в систематиці культури [2, 8, 15]. Отже, робота в напрямі цитологічних досліджень має велике значення, оскільки дає змогу розширити знання з генетики і філогенетики амаранту, що сприятиме прискоренню і полегшенню селекційного процесу культури [1, 2, 3, 4].



## РОЗДІЛ 2 МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

### 2.1 Характеристика досліджуваного матеріалу

Вихідним матеріалом були три сорти амаранту виду *A. hypochondriacus* Сем, Харківський-1, Студентський. Обробку насіння проводили фізичними мутагенами (гамма-опромінення). Джерело випромінювання –  $Co^{60}$ . Дози випромінювання: 15 Гр, 40 Гр, 150 Гр, 400 Гр та 700 Гр. Місце проведення обробки – ННЦ Інститут метрології. Установа – ДЕТУ 12-05-02.

За контроль використовували сухе насіння амаранту без обробки.

*A. hypochondriacus* L. (*A. leucospermum* S. Wats., *A. leucocarpus* S. Wats., *A. flaus* L.) – щириця хрящевидна або білонасінна. Рослини високорослі, до 150 см з розгалуженим стеблом. Листки великі, овальні, на верхівці загострені. Черешки майже дорівнюють пластинці листка. Суцвіття великі зелені, темно-пурпурові, буряково-червоні, або зелені з червоними кінчиками. Рослини з маточковими квітками. Центральні жилки приквіток ніжні, через це суцвіття м'які на дотик. Насінина світла, рідше темна [4].

*Сорт Студентський* (*A. hypochondriacus* L.). Занесений до Реєстру сортів України у 2009 році. Рослини висотою до 125 см. Стебло руде, листя зелене з рудими прожилками. Волоть довжиною до 40 см, руда, компактна. Насіння біле, маса 1000 насінин – 0,8 г. Сорт середньостиглий – тривалість вегетації 125 днів. Вміст білка в насінні 18,6 %. Урожайність насіння до 3,0 т/га [41].

*Сорт Харківський-1* (*A. hypochondriacus* L.). Одержаний шляхом індивідуального добору із популяції *A. hypochondriacus* L. (К-7). Занесений до Реєстру сортів України 2001 р. Рослини висотою до 160 см. Стебло і листя зелені, волоть біла компактна довжиною 60 см. Насіння біле, маса 1000 насінин 0,65 г, з вмістом олії до 8 %. Олія має фармакологічні властивості [42].

*Сорт Сем* (*A. hypochondriacus* L.). Створений шляхом індивідуального добору із популяції *A. hypochondriacus* L. (К-14). Занесений до Реєстру сортів

України у 2002 році. Висота рослин до 165 см. Стебло зелене, листя зелене з червоними прожилками. Суцвіття червона компактна волоть довжиною 54 см. Насіння біле, маса 1000 насінин 0,7 г. Тривалість вегетаційного періоду 105 днів. Урожайність насіння – 2,2 т/га. Насіння містить близько 20,6 % білку і 7,0 % олії. Тривалість вегетаційного періоду – 105 днів [43].

Вибір рослинного матеріалу пов'язаний з тим, що його залучали до селекційного процесу зі створення високопродуктивних сортів амаранта, адаптованих до умов вирощування в Лівобережному Лісостепу України.

## 2.2 Методика проведення цитологічних досліджень

Для визначення впливу мутагенів на життєздатність рослин амаранту вивчали роль гамма-опромінення в індукуванні хромосомних порушень, вивчення яких проводили анафазним методом: з кожного варіанту проглядали 500-600 анафаз. За відношенням анафазних клітин з порушеннями до загальної кількості проглянутих анафазних клітин визначали кількість (%) клітин з порушеннями [4].

Спосіб приготування тимчасових давлених препаратів полягає в наступних діях:

- насіння розміщують в чашках Петрі на зволожений 5мл дистильованої води фільтрувальний папір, потім їх поміщають в термостат на 24 години при температурі 35<sup>0</sup>С.

- пінцетом корінці (довжиною 0,5 см) обривають і фіксують в бюксах з оцтовим алкоголем (3:1, 75% спирт 96% та 25% льодяна оцтова кислота) на 12 годин, після фіксації матеріал промивають та зберігають в 70 % розчині спирту;

- корінці з бюксів зі спиртом пінцетом переміщують в барвник ацетоарсеїн на 1-2 доби, для якісного забарвлення клітин корінців амаранту;

- пінцетом матеріал розміщують на предметному склі, лезом відокремлюють зону ділення, скляною піпеткою нанести 2-3 краплини 45% оцтової кислоти (2:1; дві частини дистильованої води та одна частина 96%

оцтової кислоти), накривають покривним склом, підігривають над спиртівкою декілька секунд до кипіння, роздавлюють сірником корінець, щоб клітини розмістилися в один шар для огляду фаз мітозу.

Перегляд фаз починають на малому збільшенні далі переключають на середнє. Фотографії роблять на збільшенні 100 з використанням імерсійного масла [44].

### 2.3 Статистична обробка даних

Текст, таблиці, графічні рисунки, фотографії оформлено в програмах MS Word 2003, MS Excel 2003, Paint.NET, Adobe Photoshop 7.0.

За результатами огляду фаз мітозу обчислювали мітотичний індекс за формулою [40]:

$$MI = \frac{P + M + A + T}{P + M + A + T + I} * 100\% , \text{ де}$$

П –кількість клітин у профазі;

М –кількість клітин у метафазі;

А –кількість клітин в анафазі;

Т –кількість клітин у телофазі;

І –кількість клітин в інтерфазі.

Визначення частоти мітотичних порушень проводили за допомогою анафазного методу: з кожного варіанту проглядали 500-600 анафаз. За відношенням анафазних клітин з порушеннями до загальної кількості проглянутих анафазних клітин визначали відсоток клітин з порушеннями за формулою[6, 7]:

$$D = \frac{A}{B} * 100\% , \text{ де}$$

Д – процент аберацій;

А – анафазні клітини з порушеннями;

В – загальна кількість проглянутих анафаз них клітин.

## РОЗДІЛ 3 ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНА ЧАСТИНА

### 3.1 Мітотична активність у кореневій меристемі проростків амаранту після впливу гамма-опромінення

Популяції меристематичних клітин проростків насіння, які характеризуються високою активністю проліферативних процесів, є класичними і загально визнаними об'єктами досліджень цитогенетичних ефектів радіаційного опромінення та певних механізмів клітинного і тканинного гомеостазу. Вивчення рівня мітотичної активності, частоти і спектру утворення клітин з хромосомними абераціями в перших післярадіаційних мітотичних циклах клітин кореневої меристеми дозволяє отримати досить адекватну оцінку рівня первинних ушкоджень генетичних систем та активності репараційних процесів [26].

Вивчення особливостей протікання проліферативних процесів та діяльності меристем має принципове значення для дослідження ефектів опромінення на розвиток рослинних організмів, оскільки відомо, що ріст та розвиток рослин в значній мірі зумовлюються діяльністю меристем, тих відправних точок, які є центрами розмноження клітин, а також дають початок їх диференціації [27].

Біологічний сенс мітотичного поділу полягає в тому, що він є ключовою подією в реплікації всіх хромосом ще до того, як відбудеться поділ ядра і клітини. У результаті мітозу дочірні клітини після поділу отримують хромосоми в точно такій же кількості, що мала їх батьківська (материнська) клітина. Отже, мітотичний поділ є особливий спосіб упорядкованого ділення клітин, при якому кожна з двох дочірніх клітин отримує хромосоми в точно такій же кількості і точно такого ж будови, що і хромосоми, які мала материнська клітина. При кожному мітозі утворюється копія кожної хромосоми і діє точний механізм їх розподілу між дочірніми клітинами [25, 26].

*Мітотичний індекс* —це показник, що характеризує функціональну активність проліферуючих клітин. Визначається відношенням кількості клітин, що знаходяться в мітозі, до загальної кількості проаналізованих клітин. Виражається в проміле — кількості мітозів на 1000 клітин. Даний індекс можна обчислити використовуючи світловий мікроскоп, прорахувавши в поле зору клітини з видимими хромосомами і розділивши його на загальне число клітин в полі зору.

У кожному варіанті аналізували 5000 клітин з 10 корінців. Підраховували кількість клітин у різних фазах мітозу (профаза, метофаза, анафаза, телофаза) [5].

В результаті проведених досліджень встановлено, що доза гамма-опромінення 15 Гр для сортів амаранта (вид *A. hypochondriacus*) Сем, Харківський 1, Студентський підвищує мітотичну активність клітин кореневої меристеми, а підвищення дози знижує мітотичну активність. Відомо, що при високих дозах зниження мітотичного індексу викликає пригнічення синтезу ДНК, пов'язане з порушенням роботи матричних систем клітин. При летальних і сублетальних дозах велике значення для ураження клітин має прямий або опосередкований вплив радіації на компоненти хроматину. При впливі високих доз змінюється структура і функції генома, що проявляється в загальному збільшенні частки клітин з хромосомними абераціями (мостами і фрагментами), затримці і навіть повному пригніченні мітозів [48, 50].

Труднощі отримання якісних препаратів для проведення цитологічних досліджень у амаранта полягають в тому, що він чутливий до температури пророщування насіння, і це має вплив на характер протікання мітозу та його інтенсивність. Дослідження з *A. hypochondriacus* показали, що температура 20–25 °С уповільнює утворення меристематичних клітин, в той час як температура 35 °С сприяє активізації протікання мітозу. Крім того було встановлено, що характеру протікання мітозу у амаранта притаманна деяка періодичність. Підвищення мітотичної активності було вдень при

температурі пророщування 35 °С, досягаючи свого піку о 12 годині дня при тридобовому пророщуванні.. Мітотичний індекс визначався з урахуванням кожної фази мітозу (табл. 3.1) [45, 46].

Таблиця 3.1 – Мітотична активність у корінцях амаранту під впливом гамма-опромінення (t–35 °С).

Сорт	Доза	Досліджено клітин	Кількість клітин в фазах								Мітотичний індекс, ‰
			профаза		метафаза		анафаза		телофаза		
			клітин	%	клітин	%	клітин	%	клітин	%	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Студентський	К**	5000	380	7,6	570	11,4	560	11,2	361	7,2	37,4
	15 Гр	5000	364	7,3	565	11,3	549	10,9	331	6,6	38,0*
	30 Гр	5000	341	6,8	543	10,8	538	10,8	311	6,2	34,7*
	40 Гр	5000	320	6,4	530	10,6	530	10,6	288	5,8	33,4*
	150 Гр	5000	280	5,6	514	10,2	520	10,4	251	5,1	31,3*
	400 Гр	5000	264	5,3	493	9,8	517	10,3	248	4,9	30,1*
	700 Гр	5000	259	5,2	495	9,3	510	10,2	245	4,8	29,5*
	НІР <sub>05</sub>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Харківський-1	К**	5000	367	7,3	558	11,2	558	11,6	353	7,1	36,7
	15 Гр	5000	351	7,1	541	10,8	553	11,1	358	7,2	36,9*
	30 Гр	5000	339	6,8	538	10,7	548	10,9	330	6,6	35,1*
	40 Гр	5000	321	6,4	519	10,3	535	10,7	321	6,4	33,9*
	150 Гр	5000	288	5,8	490	9,8	515	10,3	305	6,1	31,9*
	400 Гр	5000	260	5,2	488	9,7	511	10,2	286	5,7	30,9*
	700 Гр	5000	255	5,1	482	9,6	506	10,1	262	5,2	30,1*

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	НІР <sub>05</sub>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,1
Сем	К**	5000	375	7,5	564	11,3	564	11,3	363	7,3	37,3
	15 Гр	5000	364	7,3	551	11,1	551	11,1	352	7,1	37,4*
	30 Гр	5000	358	7,2	544	10,8	544	10,9	331	6,6	35,5*
	40 Гр	5000	331	6,6	531	10,6	531	10,6	287	5,7	33,6*
	150 Гр	5000	297	5,9	512	10,2	522	10,4	275	5,5	32,1*
	400 Гр	5000	263	5,3	491	9,8	516	10,3	252	5,1	30,4*
	700 Гр	5000	257	5,1	475	9,5	508	10,1	249	4,9	29,8*
	НІР <sub>05</sub>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примітка. \* – різниця з контролем достовірна при  $P=0,95$ , К\*\* – контроль

За результатами досліджень встановлено, що обробка насіння сортів амаранту Сем, Харківський-1, Студентський гамма-променями в дозі 15 Гр стимулювала мітотичну активність порівняно з контролем. Так, у сорту Студентський МІ в дозі 15 Гр склав 38 %, що на 0,6 % перевищував результат отриманий в контролі – 37,4 %. У той же час обробка насіння дозами 150 Гр, 400 Гр і 700 Гр негативно впливала на процес ділення клітин, а іноді і призводила до повного пригнічення мітотичної активності. Так, у сорту Студентський МІ в дозі 150 Гр був меншим, ніж у контролю на 4,0 % і становив 33,4 %, а під дією дози опромінення 700 Гр – 29 % [48].

У сорту Харківський 1 мітотична активність знижується зі збільшенням дози гамма-опромінення. Для контрольного варіанту МІ складав 36,7 %, що на 0,2 % менше ніж у дозі 15 Гр (36,9 %), вплив доз 30 Гр і 40 Гр характеризувався зменшенням МІ на 1,6–2,7 % порівняно з контролем (35,1 %, 33,9 % відповідно). Під впливом дози 150 Гр мітотичний індекс продовжував знижуватися і складав 31,9 %. Збільшення дози опромінення до

700 Гр призводило до зменшення мітотичного індексу, який становив – 30,1 %.

У сорту Сем доза опромінення 15 Гр стимулювала мітотичну активність на 0,1 % (37,4 %) порівняно з контролем (37,3 %). Вплив інших доз мутагену призвів до зменшення мітотичного індексу: 30 Гр – 35,1 %, 40 Гр – 33,6 %, 150 Гр – 32,1 %, 400 Гр – 30,4 % і 700 Гр – 29,8 % [50].

### 3.2 Частота та спектр хромосомних аберацій в клітинах кореневої меристеми сортів амаранту після гамма-опромінення

Одним з переконливих доказів шкодочинної дії мутагенів і основних показників генетичної мінливості організмів на клітинному рівні є хромосомні аберації. Поява хромосомних аберацій залежить від природи і дози мутагену, чутливості клітин різних генотипів до мутагенної дії [31, 35].

Останнім часом доведено, що зв'язок між опроміненням і мутаційними змінами може носити і непрямий характер. Мабуть, енергія випромінювання може викликати у середовищі, яке оточує хромосому, хімічні зміни, здатні індукувати генні мутації і структурні перебудови у хромосомах [25].

Беручи до уваги, високу трудомісткість селекційної роботи з експериментального мутагенезу, перед селекціонерами постала необхідність тестування мутагенних чинників на ранніх етапах селекційного процесу. Сьогодні на багатьох біологічних об'єктах, зокрема й рослинних, для того, щоб встановити вплив мутагенних чинників різного походження, визначити їхню генетичну активність широко застосовують цитологічний аналіз хромосомних перебудов. На рівні цілісного організму визначають показники пригнічення (депресії) рослин першого покоління, що зазнали мутагенної дії [9, 11]. Одним із ключових моментів роботи на початкових етапах було встановлення ступеня впливу гамма-опромінення на хромосомний апарат клітин амаранту з наступним узгодженням отриманих результатів із показниками пригнічення рослин у першому поколінні й частотою мутацій.



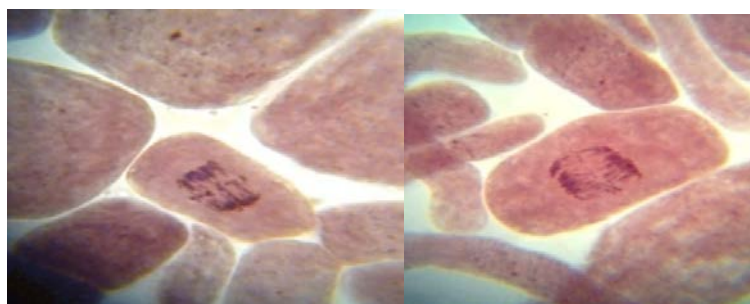


1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
контроль	Сем	564	-	-	1	0,2	1	0,2	0,002*
15 Гр		551	5	0,9	4	0,7	9	1,6	0,016*
30 Гр		544	8	1,5	11	2	19	3,5	0,035*
40 Гр		531	10	1,9	12	2,3	22	4,2	0,042*
150 Гр		522	6	1,1	29	5,6	35	6,7	0,067*
400 Гр		516	33	6,4	52	10,1	85	16,5	0,165*
700 Гр		508	66	12,9	78	15,4	134	28,3	0,264*
НІР <sub>0,5</sub>									0,017

Примітка. \* – Різниця з контролем достовірна при  $P=0,95$

У результаті дослідження частоти мітотичних порушень в кореневій меристемі амаранту після гамма-опромінення насіння встановлено відмінність у сортів Студентський, Харківський-1 і Сем за кількістю хромосомних аберацій (фрагментів і мостів) у клітинах, яка збільшувалася із зростанням дози мутагену.

Так, у сорту Студентський при опроміненні дозою 15 Гр виявлено всього дев'ять клітин з порушеннями, що становить 1,6 % від загальної кількості клітин, з них чотири клітини з фрагментами і п'ять з мостами. При опроміненні цього сорту дозою 700 Гр ідентифіковано 140 клітин з порушеннями, тобто 27,5 % від загальної кількості клітин, з них 58 шт. – з фрагментами, 82 шт. – з мостами (рис. 3.1).



1)

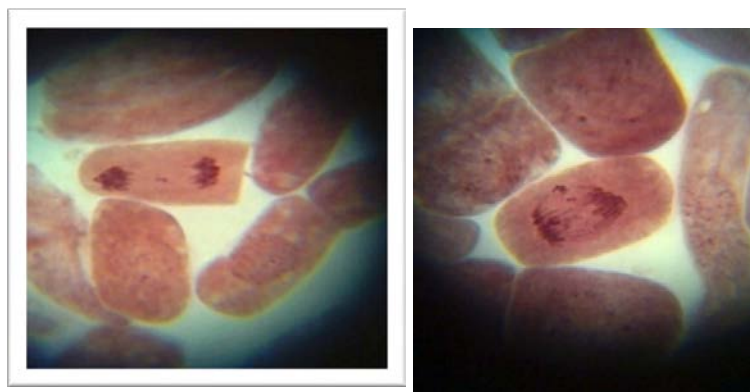
2)

Рисунок 3.1 – Порушення в анафазних клітинах (1) мости 400 Гр, 2) фрагменти 700 Гр). Сорт Студентський.

У сорту Харківський 1 у варіанті з дозою 15 Гр ці показники становили вісім клітин (1,4 %), з яких три – фрагменти, п'ять – мости; в дозі 700 Гр знайдено 135 клітин з порушеннями (26,7 %), серед яких 60 шт. з фрагментами і 75 шт. з мостами (рис. 3.2).

У сорту Сем при опроміненні в дозі 15 Гр виявлено дев'ять клітин з порушеннями (1,6 %), в тому числі п'ять з фрагментами і чотири – з мостами. У дозі 700 Гр порушення мали 134 клітини (28,3 %), при цьому в 66 зазначено наявність фрагментів, а в 75 – мостів (рис. 3.3).

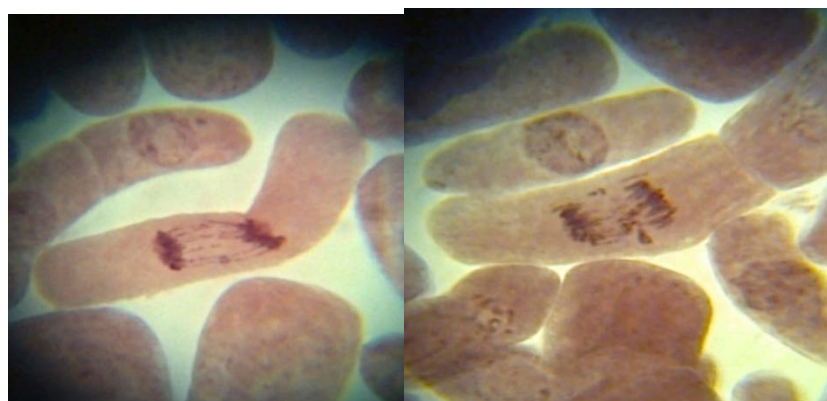
Кількість клітин з порушеннями в кореневій меристемі амаранту після гамма-опромінення перевищувало результати отримані на контролі (0,4 % для сортів Студентський і Сем і 0,2 % для Харківський 1). [47, 49, 51]



1)

2)

Рисунок 3.2 – Порушення в анафазних клітинах (1) мости 400 Гр, 2) фрагменти 700Гр). Сорт Харківський – 1.



1)

2)

Рисунок 3.5 – Порушення в анафазних клітинах (1) мости 400 Гр, 2) фрагменти 700 Гр). Сорт Сем.

## ВИСНОВОК

Отже, на основі проведеного дослідження встановлено, що:

1. Амарант - цінна кормова, зернова, овочева і лікарська культура, представлена видами, більшість з яких адаптована до вирощування в умовах помірного клімату.

2. Для одержання матеріалу, який придатний для проведення цитологічних досліджень краще витримувати корінці амаранта в розчині ацетоарсеїну протягом 1–2 діб, що сприяє поступовому проникненню барвника в тканину.

3. Встановлено, що за температури 20–25 °С уповільнювалося утворення меристематичних клітин у сортів амаранта виду *A. hypochondriacus*, а при температурі 35 °С, відбувається активізація протікання мітозу.

4. Доведено, що сорти амаранту виду *A. hypochondriacus*: Сем, Харківський 1, Студентський є чутливими до дії гамма-опромінення.

5. Обробка насіння сортів амаранту Сем, Харківський-1, Студентський гамма-променями в дозах 15 Гр і 30 Гр підвищувала мітотичну активність порівняно з контролем. У сорту Студентський МІ в дозі 15 Гр – 38 %, що на 0,6 % перевищує результат, отриманий в контролі. У той же час обробка насіння дозами 150 Гр, 400 Гр і 700 Гр негативно впливала на процес ділення клітин, а іноді призводила до пригнічення мітотичної активності. Мітотичний індекс (МІ) в дозі 150 Гр був менше контролю на 4 % і становив 33,4 %. Збільшення дози опромінення до 700 Гр призводило до зменшення мітотичного індексу до 29 %.

6. Основними типами хромосомних аберацій у варіантах дії доз гамма-опромінення є фрагменти та мости.

7. Виявлено, що при збільшенні дози гамма-опромінення спостерігалось підвищення частоти хромосомних порушень. У дозі 150 Гр відсоток порушень зростав від 6,7 % у сорту Сем до 7,7 % – у сорту Харківський - 1 (при 0,2 % і 0,4 % – на контролі відповідно).

## Список використаної літератури

1. Гніцевич В. А., Коршунова Г. Ф., Сімакова О. О., Ільдїрова С. К. Амарант. Перспективи використання. Донец. держ. ун-т економіки і торгівлі ім. М.Туган-Барановського. Донецьк : ДонДУЕТ, 2002. 156 с.
2. Гопцій Т. І. Агроекологічні й агротехнічні основи введення амаранту в культуру в Лівобережному Лісостепу України: автореф. дис... д-ра с.-г. наук: 06.01.09. Ін-т цукр. буряків УААН. К., 2004. 38 с
3. Амарант: научные основы интродукции / А.В. Железнов, Н.Б. Железнова, Н.В. Бурмакина, Р.С. Юдина. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2009. 236 с.
4. Гопцій Т. І. Амарант: біологія, вирощування, перспективи використання, селекція: монографія. Харківський держ. аграрний ун-т ім. В.В.Докучаєва. Х. 1999. 272 с.
5. Технология выращивания и переработки листовой массы амаранта как сырья для пищевой промышленности: монография / П.Ф. Кононков, М.С. Гинс, В.К. Гинс, В.М. Рахимов. М.: РУДН, 2008. 195 с.
6. Zayachkivska O. S., Konturek S. J, Gzhegotsky M. R. Influence of plant-originated gastroprotective and antiulcer substances on gastric mucosal repair: Rev. of lit. and own data. Фізіол. журн. 2004. № 6. 118-127.
7. Быков А. И. Разработка элементов технологии возделывания амаранта метельчатого в условиях лесостепи Зауралья: автореф. дис... канд. с.-х. наук: 06.01.09 «Растениеводство». Карган. 2009.18 с.
8. Романов Д. В. Способы и нормы посева амаранта метельчатого на тёмно-серых лесных почвах Курской области: дис... канд. с.-х. наук: 06.01.09. Курск. 2000. 161 с.
9. Саплєва Л. О. Порівняльна оцінка продуктивності амаранту і розробка елементів технології його вирощування при зрошенні в Криму : автореф. дис... канд. с.-г. наук: 06.01.09; УААН. Ін-т ефіроолій. і лікар. рослин. Сімф. 2000. 18 с.

10. Солоницька І. В. Розробка технологій хлібобулочних виробів підвищеної харчової цінності з використанням листових овочів та зеленої маси амаранту : автореф. дис... канд. техн. наук : 05.18.01. О. 2000. 16 с.

11. Семенишин Є. М., Троцький В. І., Федорчук-Мороз В. І., Ятчишин Ю. Й. Властивості, механізм та кінетика екстрагування олії з насіння амаранту. Вісн. Нац. ун-ту. "Львів. політехніка". 2008. № 622. С. 80-84

12. Вплив олії з насіння амаранту на параметри аеробного обміну та варіабельність серцевого ритму у хворих на пептичну виразку дванадцятипалої кишки / А. П. Черкас, О. П. Єлісеєва, О. О. Абрагамович, Х. О. Семен, Д. В. Камінський, Г. Д. Гринчук, Б. М. Жмурко, В. К. Рибальченко : Експерим. та клініч. фізіологія і біохімія. 2008. № 3. С. 71-80

13. Стадник Р. В., Семенишин Є. М., Троцький В. І., Федорчук-Мороз В. І., Ятчишин Ю. Й. Кінетика екстрагування олії з насіння амаранту хвостатого (ІВАmaranthus caudatusD) та амаранту гібриду (ІВАmaranthus hybridusD). Вісн. Нац. ун-ту "Львів. політехніка". 2009. № 644. С. 162-166

14. Семенишин Є. М., Ятчишин Ю. Й., Стадник Р. В. Амарантова олія. Проблема вилучення цільових компонентів з насіння амаранту гібриду (ІВАmaranthus hybridusD) екстрагуванням . Хім. пром-сть України. 2010. № 2. С. 19-22.

15. Ефективність олії з насіння амаранту в комплексному лікуванні пептичної виразки дванадцятипалої кишки (за клініко-морфологічними параметрами та варіабельністю ритму серця) / О. О. Абрагамович, А. П. Черкас, Х. О. Семен, О. Я. Яцкевич, О. П. Єлісеєва. Сучас. гастроентерологія. 2009. № 6. С. 54-61.

16. Заремба Є. Х., Волошиновська С. Й., Була М. С. Застосування олії амаранту для лікування шкірних уражень при системних автоімунних захворюваннях . Фітотерапія. 2007. № 4. С. 22-25

17. Комплексна оцінка впливу олії з насіння амаранту на функціонально-метаболічний резерв у хворих на цукровий діабет І-го типу /

О. Єлісеєва, О. Сергієнко, А. Черкас, Д. Камінський, Х. Семен, О. Кіхтяк, В. Бурда, А. Федорович, К. Дудок, Н. Сибірна, О. Махотіна. Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2007. Вип. 44. С. 135-145

18. Мосякін С. Л. До питання про походження дводомних амарантів (*Amaranthus* L., *Amaranthaceae* Juss.). Укр. ботан. журн. 2005. 62. № 1. С. 3-9.

19. Войташенко Д. П. Оптимізація елементів технології вирощування амаранту зернового напрямку в умовах південного Степу України : автореф. дис... канд. с.-г.; Держ. вищ. навч. закл. "Херсон. держ. аграр. ун-т". Херсон, 2008. 16 с

20. Когут С. Г. Оптимізація заходів посівного комплексу амаранту в умовах південного Степу : автореф. дис... канд. с.-г. наук; Херсон. держ. аграр. ун-т. Херсон, 2006. 16 с.

21. Зерно амаранту. Технічні умови / Чинний від 01.01.2012. К.: Держспоживстандарт України. 2011. III. 8 с.

22. Овсієнко С М. Хімічний склад, перетравність поживних речовин і продуктивна дія вегетативної маси та зерна амаранту: автореф. дис... канд. с.-г. наук: 06.00.16; УААН. Інститут кормів. Вінниця. 1997. 19 с.

23. Розробка сквалєнвмісної сумішевої олії зі збалансованим складом поліненасичених жирних кислот / А. П. Белінська, Л. В. Кричківська, Н. І. Черевична. Вост.-Европ. журн. передових технологій. 2010. № 3/8. С. 68-70

24. Эффекты инбридинга и гетерозиса у амаранта (*Amaranthus* L.) и пути их возможного использования при интродукции / А. В. Железнов, Л. П. Солоненко, Н. Б. Железнова, Н. В. Бурмакина. Интродукція рослин. 2008. № 3. С. 3-8.

25. Soliman M.A. Cytogenetical studies on *Aerva javanica* (*Amaranthaceae*). *Flora Mediterranea*. 2006. V. 16. P. 333-339.

26. Iamonico D. First record of *Amaranthus powellii* subsp. *powellii* (*Amaranthaceae*) in Lazio region (Central ITALY) with taxonomical, morphological, cariological and ecological notes. *Acta Botanica Malacitana*. 2009.

V. 34. P. 221-226.

27. Kulakow P.A. Genetics of grain amaranths I. Mendelian analysis of six color characteristics. *Journal of Heredity*. 1985. V. 76, № 1. P. 27-30.

28. Gudu S. Male-sterility in the grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* ex-Nepal) variety Jumla. *Euphytica*. 1988. V. 37, № 1. P. 23-26.

29. Ray T. Physical localization of highly nutritional protein coding *AmAl* gene in amaranths through molecular cytogenetic tools. *Caryologia*. 2008. V. 61, № 3. P. 216-224.

30. Вавилов Н. И. Генетика и сельское хозяйство. М.: Знание, 1967. 61 с.

31. Harten A. M., Broerties V. C. Mutation breeding: a Stepping-stone between Gregor Mendel and genetic manipulation (a treatise for vegetative propagated crops). New York, 1986. P. 8–15.

32. Козаченко М. Р. Экспериментальный мутагенез в селекции ячменю: монография. Х., 2010. 296 с.

33. Дарвин Чарлз. Сочинения. Т. 1-9. Происхождение видов. М.: Изд-во АН СССР, 1935–1959. 608 с.

34. Marshall D. R. The advantages and hazards of genetic homogeneity. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1977. No 287. P. 1–20.

35. Жофруа Сент-Илер, Э. О степени влияния окружающей среды на изменение животных форм. Избр. Труды. М.: Наука, 1970. 205 с.

36. Gager Ch. S. Effects of the Rays of Radium on Plants. *Met. New York. Bot. Gart.* 1908. No 4. P. 4.

37. Stadler L. J. Genetic effects of X-rays in maize. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 1928. V. 14. P. 16.

38. Plant Breeding and Genetics Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture. Retrieved 31 July 2015.

39. Bonarosa M. Cytogenetic studies in four cultivated *Amaranthus* (Amaranthaceae) species. *USA: Comp Cytogenet: v 7 (1)*. 2013. 114 p



40. Brovarets O. The simple physical model of the recognition of Watson - Crick base pairs DNA and prohibition of the synthesis of DNA base mispairs by the proteins of replicative complex . Укр. біохім. журн. 2009. - 81, № 4 (спец. вип.). С. 160.

41. Brovarets O. O. How do long improper purine-purine pairs of DNA bases adapt the enzymatically competent conformation? Structural mechanism and its quantum-mechanical grounds .Укр. фіз. журн. 2015. 60. № 8. - С. 748-756.

42. Сорт амаранту Харківський 1: А.с. №1474 за заявкою № 97099001 від 28 лютого 1997 р. Зареєстровано в Реєстрі сортів рослин України в 2001 р./ Гопцій Т.І., Ворнков М.Ф., Горбенко Н.І.

43. Сорт щиріці Сем: А.с. № 03157 за заявкою № 02099001 / Гопцій Т.І., Криворученко О.М., Воронков М.Ф.

44. Гудим О. В. Спосіб визначення мітотичних порушень в корінцях амаранту для використання в мутаційній селекції: пат. 05276 Україна. № 124674; заявл. 29.05.2017; опубл. 24.05.2018, Бюл. №8. 4 с.

45. Спосіб отримання тимчасових давлених препаратів з корінців амаранту: пат.35223 Україна. №99094964; заявл. 07.09.1999; опубл. 15.03.2001, Бюл. №2

46. Спосіб підвищення активності мітозу у амаранту: пат. 34097 А Україна. № 99063026; заявл.02.06.1999; опубл. 15.02.2001, Бюл.№1.

47. Гудим. О.В., Гопцій Т.І. Вплив передпосівної обробки насіння амаранту гамма-променями на частоту виникнення мітотичних порушень в кореневій меристемі рослин. Селекція і насінництво: міжвідом. темат. наук. зб. НААН, Ін-т рослинництва ім. В.Я. Юр'єва. Харків, 2016. Вип. 109. С. 119–124.

48. Гудым Е. В. Митотическая активность и частота хромосомных нарушений в корешках амаранта под влиянием гамма – излучения. Вестн. Белорус. гос. с.-х. акад. Горки, 2016. № 4. С. 43 - 47.

49. Гудим О. В. Частота виникнення мітотичних порушень в кореневій меристемі амаранта після гамма – опромінення // Інноваційні та екологічно

безпечні технології виробництва та зберігання сільськогосподарської продукції: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. молодих вчених, аспірантів і студентів (29-30 жовтня) / ХНАУ ім. В.В. Докучаєва. Харків, 2015. С. 71 – 73.

50. Гудим О. В. Вплив гамма-опромінення на протікання мітозу в кореневій меристемі рослин амаранту // Рослинний світ України: теоретичні і прикладні аспекти вивчення і освоєння у виробництві основних і малопоширених видів (сільськогосподарські і біологічні науки): тези всеукр. наук.-практ. конф. (у рамках I наукового форуму «Науковий тиждень у Крутах – 2016» (23–24 березня). Крути, 2016. С.50 – 54.

51. Гудим О. В. Герман К. П. Вплив гамма – опромінення на утворення хромосомних аберацій в кореневій меристемі амаранта. Студенти-агробіологи – сільськогосподарському виробництву: тези всеукр. студент.конф. (22–23 березня). НУБіП. Київ, 2017. С.185.