

**МОРФОМІКРОСКОПІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ УТВОРЕННЯ
ЗАЛОЗИСТОЇ СЕКРЕТОРНОЇ СИСТЕМИ В СУЧАСНИХ СОРТАХ
КОНОПЕЛЬ *CANNABIS SATIVA L.***

Полякова А.С., аспірантка

*НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ ТА
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ*

У процесі еволюційного росту і розвитку рослин конопель вторинні продукти метаболізму, канабіноїди, накопичувалися у волосках залозистого типу. У результаті селекційної роботи вміст нейтральних сполук – КБД, ТГК і КБН у сучасних однодомних сортах конопель зменшувався практично до повної їх відсутності, але секреторна система у різних сортах конопель утворювалася незалежно від кількості вказаних речовин.

Вступ. Історичний перегляд наукових літературних джерел стосовно секреторної системи рослин свідчив, що ця проблема була доволі актуальна. Перші спроби вивчення морфологічних ознак залозистих і незалозистих епідермальних відростків, які вкривали поверхню рослин, виконані на світлових мікроскопах. Залозисті секреторні системи покритонасінних рослин вивчалися за морфологічними і функціональними властивостями великою групою вчених: Hanstein J. (1868. – 26: 697-787), De Bary A. (1884), Uphof J. C. Tn. (1962. – vol. 4. part 5.), Liittge U. (1971. 22: 23-44), Levin D.A. (1973-48: 3-15).

За даними С. Т. Hammond and P.G. Mahlberg (1973. – v.60. - №6. – р. 524-528), першими провели описи залозистої системи конопель F. Unger (1856. Grundlinien der anatomie and Physiologie der Pflanzen. Braniiller, wien) і A. Techirch (1889. Angewandte pflarenanatomie, Band Y. Urban and schwarzenberg, wien).

Наприкінці XVIII та на початку XIX століття були представлені класичні роботи Briosita G. та Tognini F. (1894. – v.3. – р. 91-209; 1897. – v.4. – р. 155-329), що дали поглиблені відомості про секреторну структуру. Незаконне використання конопель, як галюциногенних сполук, спонукало вчених продовжувати вивчення цих структур, перш за все, з юридичної точки зору R. I. Bonguet (1950. v.2. – р. 14-30), G. Nakamura (1969. – v.52. – р. 5-16), A. Nordel (1970. – р. 61-68), S. Brandford, T. Devanev and L. Bradford (1970. – v.15. – р. 110-119), H. Siegesmund, G. Hunter (1971. – v.2. – р. 577-584). Більш глибокі мікроскопічні роботи були проведені H.J. Mohan Rana Ravindrahabn (1964. - v.14. – р. 414-429), які

довели, що будь-яка клітина епідермісу на частинах оцвітини може виконувати функцію залозистого волоска. Процес утворення залозистих волосків відбувається повільно і поступово.

Широке вивчення отримали, поряд із залозистими волосками, і незалозисті трихоми такі, як цистолітові волоски. Дослідники A. Asabina, M. Ono, K. Takanashi and V. Ono (1967. – Tokyo. 85. – p. 123-125); A. Nordal (1970. – p. 67-68), S. Brandford, T. Devaner (1970. – v.15. – p. 110-119); T. Devaner, S. Brandford (1970. – pt. 2 – p. 561-568), H. Siegesmund, G. Hunter (1971. – pt. 2 – p. 577-584) вважали, що цистолітові волоски є одноклітинними і використання світлових мікроскопів з метою вивчення їх морфологічних ознак є доцільним. Представлена класифікація сортів дала можливість у подальшому глибше оцінити структурну систему залозистих і незалозистих волосків. Особливості прояву морфологічних ознак цистолітових волосків визначено в роботі Кмець І.Л. (2012, с. 4-6).

Charlest, Hammond and Paul G. Mahlberg (1977. – с. 1023-1031) зазначили, що секреторна система маріхуани складається із волосків трьох типів, які мають залозисті голівки (опуклу форму). Голівки одних – «сидячі», інші – мають голівку, розташовану на стебельці.

C.T. Hammond and P.G. Mahlberg (1973. – v.60. – №6. – p. 524-528) вперше використали електронний скануючий мікроскоп для морфологічного опису структурних залоз конопель. Автори вказують, що випадково Steark (1970), K.A. Siegesmund and G.M. Hunter (1971. – pt. 2 – p. 577-584) включили у фотомікрографію один тип залоз, виконаний на електронному мікроскопі зі скануванням (показова люстрація). Робота виконувалася з іншою метою, але отримані результати були корисні та виправдані в науці.

Поглиблені результати, отримані T.H. Malingre, L. Hungriks (1975. – v. 28 – p. 56-61) довели, що канабіноїдні речовини утворюються в залозистих волосках. Кількісна оцінка отриманих результатів свідчила, що в залозистих волосках більше 90% їх складу припало на канабіноїдні речовини. У складі вибіркового клітин, листках і покривних трихомах канабіноїди були відсутні.

Протилежні результати отримали хіміки Lonyon Wicki S., Turner J., Mahlberg P. (1981. – 142. - №3. – p. 316-319). За допомогою скляних мікропіпеток і газорідних хроматографів в секреторному продукті було визначено канабіноїдні речовини.

У роботах Л.М. Горшкової (2008. – с. 52-55) з вивчення секреторної структури в селекційних сортах конопель *Cannabis sativa* L. було визначено наявність голівчато-стебельцевих, голівчато-прикріплених та цибулеподібних залоз. У процесі гібридизації сортів і сортозразків у групі голівчато-стебельцевих залозистих волосків було виділено та описано декілька форм. Враховуючи їх морфологічні ознаки та дотримуючись системи, раніше описаної G. Hammond and P. Mahlberg (1973. – 60. – №6. – p. 524-528), Л.М. Горшковою (2007. – с. 50-55) було виділено нові

групи залоз, які не вкладалися в існуючу класифікацію. Також Л.М. Горшковою було виявлено залежність між морфологічними формами залозистих волосків і вмістом канабіноїдних сполук. Наявність окремої групи залоз, які мали специфічні для них форми, була пов'язана із вмістом канабіноїдних сполук.

Подальша селекційна робота зі створення нових сортів конопель на зниження вмісту психотоміметичноактивного тетрагідроканабінолу (ТГК) та збільшення вмісту КБД потребує нових підходів до вивчення вказаної залежності між морфологічними ознаками залозистих волосків і вмістом канабіноїдних сполук.

Більш поглиблене вивчення залозистої секреторної системи з різними морфологічними ознаками, її форм і біосинтезу канабіноїдних речовин має наукову і практичну цінність. Літературні джерела свідчать, що морфогенез утворення специфічних форм організації окремого органу є результатом розвитку, притаманного окремим клітинам. Детермінація шляхів розвитку кожної клітини чи органу є основою фізіології розвитку. У процесі детермінації клітина робить вибір із чисельного потенціалу інформації (гена). Більша частина інформації залишається не задіяною. Переважно це гени, що забезпечують виконання основних функцій клітини – синтез білка, гліколіз тощо. Тому виявлення біопроектів метаболізму, кінцевим продуктом якого є канабіноїдні речовини та накопичення цих сполук у залозистих волосках, є важливим елементом їх взаємозв'язку. Важливе значення має вивчення взаємозв'язків між окремими канабіноїдами та морфологічними ознаками різних груп залоз, тому вивчення секреторної структури *Cannabis sativa L.* у сучасних сортів має як теоретичне, так і практичне значення для селекційної практики.

Мікроскопічний аналіз поверхневих залозистих волосків конопель, розташованих на крупних листках стебла, дрібних листках суцвіття та оцвіттини у сучасних сортів конопель, дасть можливість визначитися з утворенням різних типів залоз в онтогенезі та в подальшому встановити наявність функціональної залежності між ними та вмістом канабіноїдних речовин.

Матеріали та методи дослідження. З метою вивчення структурної організації залоз та їх морфологічних ознак в онтогенезі, була використана значна кількість сучасних одностомних сортів конопель вітчизняної та зарубіжної селекції. Перш за все, була проведена класифікація сортів за вмістом канабіноїдних сполук і відношенням їх до окремих еколого-географічних груп. У першу групу увійшли сорти середньоросійського еколого-географічного типу: Гляна, Глесія, Вікторія, Глухівські 46, Глухівські 51. Визначені сорти практично не містили нейтральних полярних речовин – КБД, ТГК, КБН, але мали відповідно значну кислотну фракцію. У другу групу відібрали сорти південного еколого-географічного типу: Золотоніські 15 і ЮСО-31. Вони містили

дещо більшу кількість нейтральних канабіноїдних речовин – КБД, ТГК, КБН і значно більший вміст природних кислот – КБДК та ТГКК. За вмістом канабіноїдних речовин у представлених сортів визначена значна варіабельність. Третю групу становили сорти зарубіжної селекції (Франції) – Федора 17, Феліна 32 та Футура 77. Сорти цієї селекції віднесено до південно-західного еколого-географічного типу зі значним вмістом канабіноїдних речовин.

Одиничні рослини поданих сортів етикувалися. Утворення залозистих волосків різних типів визначалися в онтогенезі росту і розвитку окремих рослин, що дало можливість дати більш повну характеристику секреторної системи за визначеними сортами конопель.

Використовували мікроскоп Х5.2610 зі збільшенням 10:10, 25:15, що дозволяло отримувати пряме і об'ємне зображення. Використання мікроскопічної сітки давало можливість підрахувати кількість волосків.

Результати досліджень та їх обговорення. Морфологічну характеристику з утворення секреторних структур одиничних рослин кожного сорту починали з появи перших пар листків. Поверхню листків аналізували на наявність залозистих і цистолітових волосків. Як показали результати морфомікроскопічного аналізу, верхня і нижня сторони листка були вкриті цистолітовими волосками. Нижня сторона листка була, в основному, щільно вкрита епідермальними відростками. Верхня – блискуча, мала незначну кількість цистолітових волосків. Порівняння волосків нижнього ярусу з волосками верхніх ярусів стебла показало, що цистолітові волоски набували іншої форми. Нижня частина цистолітових волосків потовщувалася і мала конічну форму з загостреним кінцем. Цистолітові волоски на другій та третій парі листків залишалися тонкими по всій довжині з ледь помітним потовщенням донизу.

Морфологічні дослідження значної кількості сортів різних еколого-географічних зон довели, що на початкових фазах росту і розвитку рослин конопель утворювалися лише одноклітинні цистолітові волоски, які розрізнялися у незначній мірі за формою та густиною їх розташування на площі листків і центральних жилок. Кількість їх, густина і форма мали незначні відмінності в залежності від сорту конопель та їх походження. У французьких сортів конопель Федора 17, Феліна 32 та Футура 77 цистолітові волоски були значно товщими і довшими, щільно вкривали поверхню листків та їх центральних жилок у порівнянні з цистолітовими волосками сортів Гляна, Вікторія, Глесія, Глухівські 46 і Глухівські 51. У Південного сорту конопель Золотоніські 15 площі листків також були щільно вкриті цистолітовими волосками, що відрізняло їх від попередніх сортів.

Аналіз літературних джерел засвідчив, що місцеві сорти конопель 20-30 років ХХ століття середньо-російського еколого-географічного типу, практично, на 90-100% вражалися шкідниками – конопляною

блохою, можливо, через недостатність її опушеності цистолітовими волосками. Створення сортів південно-дозріваючого типу – дводомних «ЮС»-ів і однодомних «ЮСО», у значній мірі, захистили їх від існуючих шкідників. Як показують наші результати морфомікроскопічних аналізів, у сортів конопель південного еколого-географічного типу, таких як Феліна 32, Футура 77 і Золотоніські 15, більш щільний покрив поверхні листків цистолітовими волосками, що особливо важливо на початковій фазі росту і розвитку рослин конопель. Вважаємо, що наявність значної кількості цистолітових волосків є сортовою ознакою, яка виконує захисну роль і забезпечує пристосування рослин до умов навколишнього середовища, особливо в зазначеній фазі їх росту і розвитку.

Особливого значення набувало визначення залозистих волосків на різних органах рослин у різних сортів конопель в онтогенезі. Перегляд значної кількості зразків, відібраних із заетикованих рослин свідчили, що в початковій фазі росту і розвитку рослин – фази 3-4 пар листків і масового цвітіння, у сортів Гляна, Вікторія, Глесія на поверхні листків і центральних жилках між цистолітовими волосками утворювались поодинокі голівки, які були «сидячі», без ніжки. Голівки визначених залоз мали тьмянний білий колір. Подальші спостереження за визначеними залозами показували відсутність збільшення висоти стебельця, на якому були прикріплені голівки. Вважаємо, що вказані залози відносились до залоз голівчато-прикріпленого типу (таб. 1).

Відомо, що процес цвітіння та запліднення в однодомних сортів конопель доволі тривалий, що дає можливість довго спостерігати за ростом і розвитком оцвітин. Результати аналізів і спостережень за утворенням оцвітин на однодомних рослинах конопель показали, що спочатку в основі зачатку плода відбувалося утворення тонкої листової пластини зеленого кольору, яка була щільно опушена тонкими цистолітовими волосками жовто-зеленого кольору. У міру зростання і розвитку плода – насінини, листові пластини подовжувалися, збільшувалися й обгортала плід, що утворюється. Пухкі тонкі волосинки поступово зникали. Відбувалося утворення і формування на зовнішній стороні залозистої системи. Спочатку спостерігалася поява дрібних плоских голівок, які потім набували опуклої форми. Утворювалися спочатку голівчато-прикріплені, а потім голівчато-стебельчаті залози. Це були переважно залози голівчато-стебельчатого типу. Цистолітові волоски зникали і залишалися, в основному, на крайових частинах оцвітин. Незначна кількість цистолітових волосків спостерігалася також між залозистими волосками. На опуклій стороні оцвітин визначали найбільше утворення залозистих волосків, особливо у «западині» між «носиком» оцвітин та його верхівкою – опуклою частиною.

Таблиця 1 – Утворення залозистих волосків у сучасних однодомних сортах конопель Cannabis sativa L., три пари листків

Сорт	Типи залозистих волосків	Кількість залоз, шт	Cv (%)	x	S	S ²	$\pm = \frac{S}{\sqrt{n}}$
Гляна	Голівчато-прикріплені	1-2	34	1,6	0,548	0,3	0,245
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Вікторія	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Глесія	Голівчато-прикріплені	1	37	1,2	0,447	0,2	0,2
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Глухівські 46	Голівчато-прикріплені	2	56	1,6	0,894	0,8	0,4
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	1-2	39	1,4	0,548	0,3	0,245
Глухівські 51	Голівчато-прикріплені	2	56	1,6	0,894	0,8	0,4
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	2	46	1,8	0,837	0,7	0,374
ЮСО 31	Голівчато-прикріплені	2-3	50	2	1	1	0,447
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	1	0	0	0	0	0
Золотоніські 15	Голівчато-прикріплені	3-4	56	2,4	1,342	1,8	0,6
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Федора 17	Голівчато-прикріплені	0	59	2,2	1,304	1,7	0,583
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	56	1,6	0,894	0,8	0,4
Феліна 32	Голівчато-прикріплені	2	56	1,6	0,894	0,8	0,4
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Футура 77	Голівчато-прикріплені	4	72	1,8	1,303	1,7	0,583
	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0

У фазі початку дозрівання насіння (зелені оцвітини, молочна стиглість насіння) на оцвітинах, дрібних листках суцвіття та їх центральних жилках поряд із залозами голівчато-прикріпленого типу відбувалося утворення залоз іншого типу. Визначені волоски мали невелику голівку і високе стебельце (ніжку). Згідно з існуючою класифікацією, вони були віднесені до залоз голівчато-стебельчатого типу. У сортів конопель Гляна, Вікторія, Глесія, Глухівські 46 і Глухівські 51 кількість залоз на оцвітині голівчато-стебельчатого типу складала від 20 до 30 штук на визначеній площі (таб.1). Значно менша кількість залоз вказаного типу утворювалось у сорті конопель Вікторія, а саме 15. Поряд із залозами голівчато-стебельчатого типу на дрібних листках, жилках і оцвітині визначалися залози голівчато-прикріпленого типу, вміст яких був значно меншим: від 2 до 6 на визначеній площі. Менша кількість залоз вказаних типів утворювалася на оцвітині і дрібних листках суцвіття у сорту конопель ЮСО 31. У визначений період росту і розвитку рослин у французького сорту конопель Феліна 32 на оцвітині активно утворювалися залози голівчато-прикріпленого типу – 46 штук і залози голівчато-стебельчатого типу – 90 штук. Вважаємо за потрібне відмітити, що французькі сорти, за результатом фенологічних спостережень, віднесено до більш пізньостиглих сортів, тому спостерігалися деякі розбіжності, які, на наш погляд, незначно впливали на результати досліджень.

У сорту конопель південного типу Золотоніські 15 через більш активне утворення залоз голівчато-прикріпленого типу на дрібних листках, центральних жилках і оцвітині загальна кількість залоз була вищою по відношенню до сортів середньо-російського еколого-географічного типу – Гляна, Вікторія, Глесія, Глухівські 46 і Глухівські 51, особливо у сорті конопель Вікторія. Цибулеподібні залози у вказаних сортах не були виявлені. Наявність цистолітових волосків у оцвітін порівняно з дрібними листками суцвіття була значно меншою.

Вважаємо за потрібне відмітити, що морфомікроскопічний аналіз вказаних сортів довів, що розташування залозистих волосків на крупних листках стебла, дрібних листках суцвіття, центральних жилках листків і оцвітін було нерівномірним. У деяких сортах спостерігалось скупчення волосків у яруси, які налягали один на одного. «Носик» оцвітін завжди був щільно вкритий залозами переважно голівчато-стебельчатого типу, в той час, як бічні частини оцвітін містили незначну їх кількість. Враховуючи вказані нерівномірності розповсюдження залозистих і цистолітових волосків, підрахунки проводили на типових частинах листків, центральних жилках і оцвітинах.

У фазі масового дозрівання насіння (біологічна стиглість насіння) встановлено поступове утворення переважно залоз голівчато-стебельчатого типу. Відмічено одиничні залози цибулеподібного типу. Оцвітини сортів Гляна, Вікторія, Глесія, ЮСО 31 були густо вкриті

залозами голівчато-стебельчатого типу. Поряд з тим, визначено значну кількість залоз голівчато-прикріпленого типу. У сорті конопель Глухівські 46 відмічено одиничні цибулеподібні залози. Аналіз сортів із Франції показав, що у сорті конопель Феліна 32 відбувалось більш активне утворення залоз обох типів порівняно з сортами Федора 17 і Футура 77. Залозисті волоски сорту конопель Вікторія за розміром і формою відрізнялись від залоз інших досліджуваних сортів. Ніжки голівчато-стебельчатих залозистих волосків видовжені, широкі, голівки дрібні або зовсім відсутні. У сорту конопель Глесія у «складках» оцвітин спостерігалось скупчення залоз у декілька ярусів. Визначити кількість їх неможливо.

Таким чином, результати морфологічного аналізу, представлені у таблицях 2, 3 сортів конопель свідчать, що на листках, центральних жилках листків і оцвітин утворювалися залози голівчато-прикріпленого і голівчато-стебельчатого типів. Визначено більшу кількість залоз голівчато-стебельчатого типу на оцвітині всіх сортів, незалежно від кількості канабіноїдних сполук, що властиві кожному сорту. На дрібних листках суцвіття і центральних жилках листків утворювалася незначна кількість як голівчато-прикріпленого, так і голівчато-стебельчатих залоз. Цибулеподібні залози, практично, були відсутні.

Таблиця 2 – Утворення залозистих волосків різного типу у сучасних однодомних сортах конопель Cannabis sativa L. у фазу початку дозрівання насіння

Сорт	Органи рослин для аналізу	Типи залозистих волосків	Кількість залоз, шт	Cv (%)	x	S	S ²	$\pm = \frac{S}{\sqrt{n}}$
Гляна	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	3	21	2,6	0,548	0,3	0,245
	Оцвітина		6	10	5,4	0,548	0,3	0,245
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	2	61	1,8	1,095	1,2	0,490
	Оцвітина		25-30	12	28,6	3,362	11,3	1,503
Вікторія	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Оцвітина		1-2	34	1,6	0,548	0,3	0,245
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	1-2	34	1,6	0,548	0,3	0,245
	Оцвітина		10-15	0	0	0	0	0
Глесія	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	2	25	1,8	0,447	0,2	0,2
	Центральна жилка листка		0	0	0	0	0	0
	Оцвітина		3	21	2,6	0,548	0,3	0,245
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	2	34	1,6	0,548	0,3	0,245
	Центральна жилка листка		12	10	11,2	1,095	1,2	0,490
	Оцвітина		15	24	15	3,536	12,5	1,581

Продовження таблиці 2

Сорт	Органи рослин для аналізу	Типи залозистих волосків	Кількість залоз, шт	Cv (%)	x	S	S ²	$\pm = \frac{S}{\sqrt{n}}$
Глухівські 46	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	3	37	2,4	0,894	0,8	0,4
	Центральна жилка листка		0	0	0	0	0	0
	Оцвітину		2	34	1,6	0,548	0,3	0,245
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	1-2	39	1,4	0,548	0,3	0,245
	Центральна жилка листка		9	13	8,6	1,140	1,3	0,510
	Оцвітину		19-20	8	20	1,581	2,5	0,707
Глухівські 51	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Центральна жилка листка		2	48	2,4	1,140	1,3	0,510
	Оцвітину		2	0	0	0	0	0
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Центральна жилка листка		9	12	9,4	1,140	1,3	0,510
	Оцвітину		20	4	19,8	0,837	0,7	0,374
ЮСО 31	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Оцвітину		0	0	0	0	0	0
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	4-5	17	4,8	0,867	0,7	0,374
	Оцвітину		8-9	11	9	1	1	0,447
Золотоніські 15	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	5	20	4,4	0,894	0,8	0,4
	Центральна жилка листка		6	21	6,2	1,304	1,7	0,583
	Оцвітину		4	18	4	0,707	0,5	0,316
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	3-5	19	5,8	1,095	1,2	0,490
	Центральна жилка листка		4-6	28	23,2	6,458	41,7	2,888
	Оцвітину		20-25	0	0	0	0	0
Федора 17	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Центральна жилка листка		0	0	0	0	0	0
	Оцвітину		0	7	48	3,391	11,5	1,517
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Центральна жилка листка		0	0	0	0	0	0
	Оцвітину		32	8	33,8	2,775	7,7	1,241
Феліна 32	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	3-4	34	3,4	1,140	1,3	0,510
	Центральна жилка листка		0	0	0	0	0	0
	Оцвітину		46 (49-50)	12	45,4	5,272	27,8	2,358
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	7	31	11,4	3,507	12,3	1,568
	Центральна жилка листка		0	0	0	0	0	0
	Оцвітину		90-97	3	92	2,915	8,5	1,304
Фугура 77	Дрібні листки	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Центральна жилка листка		1-2	35	2	0,707	0,5	0,316
	Оцвітину		28-30	8	31	2,345	5,5	1,049
	Дрібні листки	Голівчато-стебельчаті	0	0	0	0	0	0
	Центральна жилка листка		0	9	29,4	2,608	6,8	1,166
	Оцвітину		10-12	28	15,8	1,494	20,2	2,010

Таблиця 3 – Утворення залозистих волосків різного типу у сучасних однокдомних сортів конопель Cannabis sativa L. у фазу масового дозрівання насіння

Сорт	Типи залозистих волосків	Кількість залоз, шт	Cv (%)	x	S	S ²	$\pm = \frac{S}{\sqrt{n}}$
Глян а	Голівчато-прикріплені	1-2	34	1,6	0,548	0,3	0,245
	Голівчато-стебельчаті	28-30	9	30,4	2,702	7,3	1,208
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Вікторія	Голівчато-прикріплені	17-19	18,6	1,140	1,3	0,510	18,6
	Голівчато-стебельчаті	36-38	38,6	1,67	2,8	0,748	38,6
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Глесія	Голівчато-прикріплені	0	0	0	0	0	0
	Голівчато-стебельчаті	43	9	44,8	4,09	16,7	1,827
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Глухівські 46	Голівчато-прикріплені	6	34	6,8	2,280	5,2	1,019
	Голівчато-стебельчаті	18-20	15	20	3,08	9,5	1,378
	Цибулеподібні	1-2	0	0	0	0	0
Глухівські 51	Голівчато-прикріплені	2-3	34	2,6	0,894	0,8	0,4
	Голівчато-стебельчаті	23	14	23,4	3,209	10,3	1,435
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
ЮСО 31	Голівчато-прикріплені	30	12	29,6	3,647	13,3	1,631
	Голівчато-стебельчаті	60	6	60,4	3,647	13,3	1,631
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Золотоніські 15	Голівчато-прикріплені	10	39	12,6	4,879	23,8	2,181
	Голівчато-стебельчаті	29	19	29,2	5,630	31,7	2,518
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Федора 17	Голівчато-прикріплені	7	25	8,4	2,074	4,3	0,927
	Голівчато-стебельчаті	23	16	25,2	3,962	15,7	1,772
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Феліна 32	Голівчато-прикріплені	29	13	30	3,808	14,5	1,703
	Голівчато-стебельчаті	48	15	47,2	7,155	51,2	3,2
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0
Футура 77	Голівчато-прикріплені	18	12	18,6	2,191	4,8	0,979
	Голівчато-стебельчаті	20	19	20,8	3,962	15,7	1,772
	Цибулеподібні	0	0	0	0	0	0

Отже, представлені нами результати морфомікроскопічного аналізу сучасних сортів конопель свідчать, що першими утворюються залози голівчато-прикріпленого типу. Послідовно за ними утворюються залози голівчато-стебельчатого типу. В онтогенезі відбувається утворення як голівчато-прикріплених залоз, так і голівчато-стебельчатих. Цибулеподібні залозисті волоски утворюються значно рідше. Відомі вчені Charles T. Hammond і Paul G. Mahlberg (1977. – р. 1023-1031) стверджують, що залози, які мають голівки зі стебельцем не мають еволюційного значення, тому що вони утворюються у другу чергу із залоз, які мають лише голівку, так звані «сидячі». Ствердження вчених необхідно розглядати також з точки зору біосинтезу канабіноїдних речовин у сучасних сортах конопель і потребують подальшого вивчення морфогенезу залозистої секреторної системи конопель.

Тому виявлені закономірності морфогенезу залозистих волосків у конопель різного типу мають принципове значення, особливо для сучасних сортів з мінімальною кількістю або з відсутністю нейтральних сполук КБД, ТГК і КБН та мінімальною кількістю природних кислот. Отримані результати свідчать, що незалежно від кількості канабіноїдних речовин відбувалося утворення залоз як голівчато-прикріпленого, так і голівчато-стебельчатого типів.

Висновки

Мікроскопічні дослідження свідчили, що в основі утворення плода відбувалося утворення тонкої листової пластини зеленого забарвлення, яка була опушена тонкими волосками жовто-зеленого кольору. У міру зростання плоду – насінини, пухкі тонкі волоски зникали. Відбувалось утворення і формування залозистої системи. Спочатку спостерігалась поява дрібних голівок, які набували опуклої форми – поява голівчато-прикріплених залоз, а потім утворювались залози голівчато-стебельчатого типу.

Морфомікроскопічний аналіз секреторної системи конопель, яка утворювалась в онтогенезі на крупних листках стебла, дрібних листках суцвіття, центральних жилках листків і оцвітин у сучасних однодомних сортів конопель *Cannabis sativa* L. різних еколого-географічних груп показав, що в початковій фазі росту і розвитку рослин на молодих листках стебла і центральних жилках листків першими утворювались залози голівчато-прикріпленого типу. Визначені залози не мали ніжок (стебелець): були «сидячі». Починаючи з періоду утворення генеративних органів у поданих у таблицях сортах визначено утворення як залоз голівчато-прикріпленого, так і залоз голівчато-стебельчатого типів. Залози голівчато-стебельчатого типу мали маленьку голівку на довгій ніжці, особливо у сорту конопель Вікторія, ніжки якого були видовженими, широкими. Голівки, практично, зливалися з ніжками (стебельцями), або зовсім не виділялися.

У фазі початку дозрівання насіння відмічено більш активне утворення залоз голівчато-стебельчатого типу, порівняно із залозами голівчато-прикріпленого типу, особливо у французького сорту конопель Феліна 32, на оцвітині якого поряд з великою кількістю залозистих волосків голівчато-стебельчатого типу, утворювалась значна кількість залоз голівчато-прикріпленого типу.

Важливо зазначити, що у фазу масового дозрівання насіння морфомікроскопічними дослідженнями доведено, що в оцвітин різних сортів конопель різних еколого-географічних типів відбувалось утворення великої кількості залоз голівчато-прикріпленого типу порівняно з їх кількістю у фазу дозрівання насіння. Це пов'язано з різним ступенем дозрівання оцвітин (таб.2). Утворення залозистих волосків голівчато-стебельчатого типу у цій фазі росту і розвитку рослин було значним і їх кількість мало відрізнялась від кількості залоз вказаного типу, які утворювались у фазу початку дозрівання насіння.

Нами встановлено, що розповсюдження залозистих волосків на площі листків, їх центральних жилках і оцвітинах було нерівномірним, але підрахунок залоз проводився на одних і тих самих типових органах листків і оцвітин, що дало можливість уникнути у підрахунках грубих помилок.

На основі мікроскопічних аналізів доводимо, що сучасні сорти конопель середньо-руського еколого-географічного типу Гляна, Вікторія, Глесія, ЮСО 31, Глухівські 46, Глухівські 51 і південного сорту конопель Золотоніські 15, які за даними хроматографічного аналізу не містили, або мали не значну кількість нейтральних канабіноїдних сполук – КБД, ТГК і КБН та природних кислот, в онтогенезі утворювали значну кількість залозистих волосків всіх визначених типів на рівні із французькими сортами конопель Федора 17, Феліна 32 і Футура 77, які містили велику кількість, як нейтральних канабіноїдних сполук, так і природних кислот.

Отримані результати свідчать про незалежне утворення залозистої секреторної системи від вмісту канабіноїдних сполук.

Відсутність вмісту нейтральних речовин КБД, ТГК та КБН і незначної кількості природних кислот у сучасних сортах конопель не приводило до відсутності залозистих волосків. Навпаки, не зважаючи на відсутність канабіноїдних сполук відбувалося утворення секреторної системи у рослин конопель.

Відомо, що детермінація шляхів розвитку кожної клітини чи органу є основою фізіології розвитку. Вважаємо, що кінцевим процесом метаболізму є канабіноїдні речовини, накопичення яких відбувається у залозистих волосках, але у сучасних сортах конопель не завжди спостерігалась вказана взаємозалежність.

Порівняння результатів морфомікроскопічних аналізів, пов'язаних з утворення залозистої секреторної системи у сучасних однодомних сортів конопель з відсутністю нейтральних канабіноїдних сполук КБД, ТГК і КБН

і зі значною їх кількістю (Франція), вказує на утворення залозистої секреторної системи незалежно від вмісту вторинних продуктів метаболізму – канабіноїдних речовин.

Вважаємо, що у процесі еволюційного росту і розвитку рослин конопель вторинні продукти метаболізму, канабіноїди, накопичувалися у волосках залозистого типу. У результаті селекційної роботи вміст нейтральних сполук зменшувався до повної їх відсутності, але секреторна система досліджуваних сортів конопель утворювалася, незалежно від кількості цих речовин.

У французьких сортах конопель Федора 17, Феліна 32, Футура 77 і південного сорту Золотоніські 15 цистолітові волоски були значно товщими і довшими, щільно вкривали поверхню листків і центральних жилок у порівнянні з волосками сортів Гляна, Вікторія, Глесія, Глухівські 46, Глухівські 51 і ЮСО 31. Вважаємо, що наявність значної кількості цистолітових волосків є сортовою ознакою, яка виконує захисну роль у боротьбі з шкідниками та у пристосуванні рослин до умов навколишнього середовища, особливо у початковій фазі росту і розвитку.

1. *Asabina H., Ono M., Takanashi K. and Ono V.* Identification of Cannabis resin. // Bull. Nat. Inst. Hug. Sci. - 1967. - Tokyo. - 85. - P.p. 123-125.

2. *Bouquet R. J.* 1950. Cannabis. Bull. Narcotics 2: P.p. 14-30.

3. *Brandford L.W. and Devanev I.* Scanning electron microscopy applications in cruminalistics // I.Forensic Sci.-1970.-15. – P.p. 110-119.

4. *Briosi G. and Tognini F.* Intorno alla anatomia della (*Cannabis sativa* L.) // Parta prima: Organi sessuali Atti. Ist. Bot. Pavia. Ser. 2. - 1894. - 3. - P.p. 91-209.

5. *De Bary A.* 1884. Compazative anatomy of the vegetative organs of the phanerogams and ferns. Transleted by F.O. Bower and D. H. Scott. Clarendon Press, Oxford.

6. *Hammond G.T and Mahlberg P.G.* Morphogenesis of capitate glandular hairs of *Cannabis sativa* (Cannabinaceae) // Amer. J. Bot. - 1977 - 64(8). - P.p.1023-1031.

7. *Hammond G.T. and Mahlberg P.G.* Morphology of Clangular Hairs of *Cannabis sativa* from scanning electron microscopy // American Journal of Botany. - 1973. - 60. №6. - P.p. 524-528.

8. *Hanstein J.* 1868. Uber die organe der Harz and Schleim-Absonderung in den Zaubknospen. Bot. zeit. 26: P.p. 697-787.

9. *Levin D.A.* 1973. The roleof trichomes in plant gefense. Q. Rev. Biol. 48: P.p. 3-15.

10. *Lonyon Wicki S., Turner J., Mahlberg P.* Quantitative analysis of Cannabinoids in the Secretary product from capitatestalked glands of *Cannabis sativa* L. (Cannabinaceae) // Bot. Gas. - 1981. - 142, №3. - P.p. 316-319.

11. *Luttæ U.* 1971. Structure and function of plant glands. Annu. Rev. Plant physiol. 22: P.p. 23-44.

12. *Malingre T.M., Hendriks H., Batterman S and Bos R.* // The essential oil of *Cannabis sativa*. Planta Med. - 1975. - 28. - P.p. 56-61.

13. *Mohan Ram H.V. and Nath R.* The morphology and Embryology of *Cannabis sativa* L. // Phytopathology. - 1964. - 14. - P.p. 414-429.

14. *Nakamura G.H.* Forensic aspects of cystolite hairs of *Cannabis* and other plants. // J. Ass. Offic. Anal. Chem. - 1969. - 52. - P.p. 5-16.

15. *Nordal A.* Microscopic detection of Cannabis in the pure state in semi-combusted residues. // Bot. and Chem. of Cannabis. London. - 1970. – P.p. 61-68.
16. *Siegesmund K.A.* and Hunter G.M. Scanning electron microscopy of selected crime laboratory specimens Pt.2. - P.p. 577-584 // Jn. O. Johari and J. Corvin (ed), Scanning Electron Microscope Symposium, Scanning Electron Microscope Symposium, Scanning electron microscopy Proceedings, II Research Inst., Chicago. – 1971.
17. *Techirch A.* 1889. Angewandte Pflanzenanatomie, Band 1. Urban und schwarzenberg, Wien.
18. *Unger F.* 1856. Grundlinien der Anatomie and Physiologie der Pflanzen. Bramuller, Wien.
19. *Uphof J.C.* Th. 1962. Plant hairs, p.1-206. In W. Zimmerman and P.G. Ozenda [ed.]. Encyclopedia of plant anatomy, vol. 4. part 5. Gebruder Borntraeger, Berlin.
20. *Вировець В.Г., Горшкова Л.М., Сенченко Г.І., Сажко М.М.* Методические указания по селекции конопли на снижение содержания каннабиноидов. – Москва, 1985., 14 с.
21. *Горшкова Л.М.* Каннабіс. Част I. / Л.М. Горшкова. – Глухів: РВВ ГДПУ. 2007. – С. 50-55.
22. *Горшкова Л.М.* Каннабіс. Част II. / Л.М. Горшкова. – Глухів: РВВ ГДПУ. 2008. – С. 52-55.
23. *Кмець І.Л.* Особливості розвитку залозистих волосків конопель і їх зв'язок з канабіноїдами та опушеністю вегетативних і генеративних органів / І.Л. Кмець // Агротехнології для сталого виробництва конкурентноспроможної продукції: наук. Практ. Конф. Молодих вчених і спеціалістів, (28-30 листопада 2012 р). – К. ВП. «Едельвейс», 2012. – С. 4-6.

**МОРФОМИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ
ЖЕЛЕЗИСТО-СЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ У СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ КОНОПЛИ
CANNABIS SATIVA L.**

Полякова А.С.

Установлены морфомикроскопические особенности железисто-секреторной системы у современных однодомных сортов конопли Cannabis sativa L. Определена физиолого-биохимическая независимость между вторичными продуктами метаболизма – нейтральными каннабиноидами КБД, ТГК и КБН и железистыми волосками разных типов.

**MORPHOMICROSCOPIC FEATURES OF FORMING THE GLANDULAR SECRETORY
SYSTEM OF MODERN HEMP SORTS CANNABIS SATIVA L.**

Polyakova A.S.

The morphomicroscopic features of forming the glandular secretory system of modern monogamous sorts of Cannabis sativa L. were determined. The physiological and biochemical independence between the secondary metabolism products – neutral cannabinoids of CBN, TGC, CBD and various types of glandular hairs was defined.