

ГЕНЕТИЧНІ ДЕТЕРМІНАНТИ ПОЯВИ ПЛОСКОНІ У СТАТЕВІЙ СТРУКТУРІ ПОПУЛЯЦІЙ ОДНОДОМНИХ КОНОПЕЛЬ ТА ОСНОВНІ ШЛЯХИ ЇЇ ПОДОЛАННЯ

Міщенко С.В., кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

ІНСТИТУТ ЛУБ'ЯНИХ КУЛЬТУР НААН

Подано характеристику генетично обумовлених причин появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель. Наведено межі варіювання ознаки вмісту плосконі у статевій структурі популяцій конопель, що вищепилася внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм та спонтанних мутацій алелів однодомності в алелі плосконі. Вказано на основні шляхи стабілізації ознаки однодомності. Детально проаналізовано особливості ранньостиглої і пізньостиглої плосконі.

У природних умовах коноплі посівні (*Cannabis sativa* L.) є дводомним видом з чітко вираженим статевим диморфізмом. Жіночі рослини називають матіркою (М), вони мають компактне суцвіття й жіночі квітки, чоловічі рослини – плоскінню (П), вони мають розріджене суцвіття й чоловічі квітки. Біологічна стиглість у плосконі настає приблизно на місяць раніше від матірки, що унеможлиблює одноразове механізоване збирання урожаю. Зважаючи на це, селекціонерами в результаті багаторічної роботи штучно створена однодомна форма конопель, яка характеризується статевим поліморфізмом. При цьому статеві типи досягають одночасно. Згідно з сучасною розробленою класифікацією [1, 2], в основу якої покладені ознаки габітусу рослини і співвідношення чоловічих та жіночих квіток у суцвітті, статеві типи однодомних конопель об'єднані у дві групи:

- фемінізовану (з компактним суцвіттям);
- маскулінізовану (з розрідженим суцвіттям).

До фемінізованої групи належать: матірка однодомних конопель (МОК) – усі квітки жіночі, однодомна фемінізована матірка (ОФМ) – жіночі квітки переважають, справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР) – приблизно однакове співвідношення жіночих і чоловічих квіток, однодомна фемінізована плоскінь (ОФП) – чоловічі квітки переважають, фемінізована плоскінь (ФП) – усі квітки чоловічі.

До маскулінізованої групи відповідно належать: маскулінізована матірка, однодомна маскулінізована матірка, справжні однодомні маскулінізовані рослини, однодомна маскулінізована плоскінь (ОМР),

плоскінь однодомних конопель (ПОК). Ряд статевих типів, який показує поступовий перехід однодомних рослин до дводомних, є генетично обумовленим [1, 2].

За теорією генотипічного визначення статі конопель М.Д. Мигаля [1–6] у *X*-хромосомі локалізований ген-реалізатор жіночої статі *F* і ген *i*, що контролює компактний тип суцвіття, в *Y*-хромосомі – ген-реалізатор чоловічої статі *M* і ген *I*, що контролює розріджений тип суцвіття. Гени чоловічої статі домінують по відношенню до генів жіночої статі, що й визначає теоретично очікуване співвідношення статевих типів 1:1 у відповідності з характером розходження статевих хромосом у мейозі. Крім того, у генотипі матірки і плосконі дводомних конопель знаходиться загальний комплекс детермінантів статі – дві пари алельних факторів, локалізованих в аутосомах: *A*-фактор, що зумовлює закладку чоловічих, і *G*-фактор, що зумовлює закладку жіночих генеративних органів. $AA > Aa > aa$ і $GG > Gg > gg$. Фактори статі загального комплексу знаходяться в аутосомах і розподіляються при діленні клітинного ядра незалежно від генів статі статевих хромосом. Гени-реалізатори статі дводомних конопель самі по собі не визначають тип квітки, а пригнічують дію факторів протилежної статі загального комплексу, тобто є генами-інгібіторами. Ген *F* пригнічує фактор *A* незалежно від його валентності й стимулює реалізацію фактора *G*, в результаті чого рослина формує тільки жіночі квітки. Ген *M*, навпаки, пригнічує фактор *G* і стимулює реалізацію фактора *A*, що веде до формування тільки чоловічих квіток.

Виникнення генеративних або соматичних мутантів однодомних конопель на основі матірки та плосконі пов'язане з переходом алелів *i*, *I*, *F*, *M* у новий стан i_m , I_m , F_m , M_m , характерний для однодомних конопель. При цьому гени-реалізатори статі інактивуються, у результаті чого в силу вступають фактори аутосом. Співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті залежить від валентності аутосомних факторів статі загального комплексу *AG*. Множинний алелізм генів статі статевих хромосом є причиною поліморфізму рослин однодомних конопель за первинними й вторинними ознаками статі [1, 2].

Створені сучасні сорти конопель мають стабільну ознаку однодомності [7–9]. Під стабільністю ознаки однодомності розуміємо переважання у статевій структурі популяції однодомної фемінізованої матірки і відсутність плосконі однодомних конопель протягом декількох послідовних генерацій. Поява плосконі однодомних конопель може поступово розмити межу між однодомними і дводомними коноплями, тому селекційно-насінницька робота повинна бути спрямована на попередження вищеплення чоловічих рослин чи подолання цього явища.

Закономірно постає проблема обґрунтування генетично обумовлених причин вищеплення плосконі в популяціях однодомних конопель. Так, спираючись на теорію генотипічного визначення статі конопель, можна виділити дві причини появи плосконі у статевій

структурі популяцій однодомної форми:

1) взаємодія алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм (внаслідок запилення однодомних рослин плоскінню з цієї ж популяції або з популяції іншого сорту як однодомної, так і дводомної форми);

2) спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі (частота яких менша у популяціях сортів, а вища – у гібридів та перших поколіннях самозаплених ліній) (рис. 1).



Рис. 1 – Схематичне зображення причин появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основних шляхів її подолання

Проведені нами багаторічні дослідження свідчать про значні межі варіювання ознаки вмісту плосконі у статевій структурі популяцій конопель, що вищепилася як внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, так і спонтанних мутацій алелів однодомності в алелі плосконі (табл. 1). Розглянемо дане питання детальніше.

Таблиця 1 – Межі варіювання ознаки вмісту плосконі у статевій структурі популяції конопель, що вищепилася внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм та спонтанних мутацій алелів одностомності в алелі плосконі

Варіант досліджу	Вміст плосконі, %	Літературне джерело
Супереліта – I репродукція сорту ЮСО-31 без проведення сортопрочисток у ланках насінництва	0	[10, 11]
II репродукція сорту ЮСО-31 без проведення сортопрочисток у ланках насінництва	0,4	[10, 11]
III репродукція сорту ЮСО-31 без проведення сортопрочисток у ланках насінництва	1,6	[10, 11]
IV репродукція сорту ЮСО-31 без проведення бракувок у ланках насінництва	5,3	[10, 11]
V репродукція сорту ЮСО-31 без проведення сортопрочисток у ланках насінництва	23,1	[10, 11]
Гібрид F ₁ ОФМ / ПОК	37,2–39,2	[10, 12, 13]
1-ше покоління одностомної форми, отримане в результаті вільного перезапилення з двостомною формою	4,9–19,5	[10, 14]
2-ге покоління одностомної форми, отримане в результаті вільного перезапилення з двостомною формою	16,2–4,5	[10, 14]
Гібриди F ₁ типу одностомні / двостомні (ОФМ / П)	42,3–46,9	[10, 15]
Гібриди F ₁ типу двостомні / одностомні (М / ОФМ)	0–3,1	[10, 16, 17]
Гібриди F ₁ типу одностомні / одностомні (ОФМ / ОФМ, ОФМ / СОФР, ОФМ / ОФП, ОФМ / ФП)	0,2–0,6	[10, 13, 18]
Сортолінійні, лінійносортіві та міжлінійні гібриди F ₁ типу одностомні / одностомні (ОФМ / ОФМ)	0–0,4	[19]
Самозапилені лінії	0–2,5	–

Поява плосконі внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм. Плоскінь одностомних конопель з'являється в процесі репродукування. Якщо виключено перезапилення з іншими сортами чи репродукціями, то спочатку в популяції сорту виникають мутантні чоловічі рослини, а потім їх кількість стрімко зростає внаслідок взаємодії вже алельних генів статевих хромосом. Так, у нашому дослідженні від супереліти до II репродукції у статевій структурі популяції плоскінь була відсутня. Починаючи з II репродукції її кількість зростає з 0,4 до 23,1% у V репродукції, тобто поступово одностомні коноплі здійснюють реверс до двостомності. Ось чому необхідне своєчасне видалення чоловічих рослин у ланках первинного насінництва та скорочений цикл репродукування даної культури.

Особливо важливим для селекції є виявлення ступеня впливу на стабільність ознаки одностомності запилення одностомних статевих типів

плоскінню однодомних конопель, що можна простежити на прикладі аналізу потомства гібридів. Загальновідомо, що плоскінь викликає масову появу чоловічих рослин, а відтак перетворення однодомних конопель у дводомні. Була висунута гіпотеза про те, що пізня плоскінь у меншій мірі дестабілізує ознаку однодомності, вона потенційно є однодомним маскулінізованим статевим типом, який не встигає проявити ознаку однодомності. При цьому пізньою (чи пізньостиглою) будемо вважати плоскінь, яка знаходилась у фазі кінця бутонізації чи початку цвітіння орієнтовно після 1-го серпня, в період, коли основна маса жіночих квіток у популяції завершила цвітіння, і з'явилися перші дозрілі насінини.

Облік статевих типів показує (табл. 2), що гібриди F₁ ОФМ / ПОК рання у середньому мають 52,7% однодомної фемінізованої матірки, 6,4% справжніх однодомних фемінізованих рослин, 1,5% однодомної фемінізованої плосконі, 0,2% фемінізованої плосконі (в окремих сімей останні два статеві типи відсутні) та 39,2% плосконі однодомних конопель (у межах сімей 32,9–42,5%). Стає очевидним, що запилення плоскінню однодомних конопель стрімко веде до масової появи чоловічих рослин і дестабілізації ознаки однодомності у всіх проаналізованих сімей.

Таблиця 2 – Співвідношення статевих типів гібридів ОФМ / ПОК (2005–2008 рр.)

Батьківські форми та гібриди	ОФМ	СОФР	ОФП	ФП	ОМР	ПОК
Р Однодомні 9ЧС	73,1	15,1	11,8	0	0	0
Р ЮСО-31	79,7	14,7	5,5	0,1	0	0
F ₁ ОФМ / ПОК рання	52,7	6,4	1,5	0,2	0	39,2
F ₁ ОФМ / ПОК пізня	50,3	8,3	3,5	0	0,7	37,2
BC ₁ ОФМ / ПОК // ПОК рання	51,4	6,5	3,8	0	0	38,3
BC ₁ ОФМ / ПОК // ПОК пізня	51,8	9,0	6,3	0	0,3	32,6
F ₂ ОФМ / ПОК рання	51,6	8,3	2,0	1,1	0	37,0
F ₂ ОФМ / ПОК пізня	50,1	9,4	4,8	0,1	0,9	34,7
BC ₂ ОФМ / ПОК // ПОК /// ПОК рання	50,1	8,5	4,5	0,1	0	36,8
BC ₂ ОФМ / ПОК // ПОК /// ПОК пізня	49,9	10,0	8,4	0,2	0,5	31,0

Потомство, отримане в результаті схрещування ОФМ / ПОК пізня, відрізняється від попереднього варіанту тим, що плосконі однодомних конопель на 2,0% менше. Наявні 0,7% однодомних маскулінізованих рослин. Отже, ми прийшли до висновку, що пізня плоскінь в значній мірі з ранньою веде до дестабілізації однодомності і незначним чином до маскулінізації потомства. Останнє також є небажаним.

Дослідження показують, що статева структура розглянутих гібридів F₁, в загальних рисах, зберігається у гібридів F₂, BC₁ і BC₂.

З даних И.М. Лайко [20], М.Д. Мигалья [2, 21] випливає, що чоловічі квітки плосконі однодомних конопель починають цвісти раніше чоловічих квіток інших статевих типів. Поява даного статевого типу у фазі бутонізації – початку цвітіння спостерігається приблизно до середини чи трохи більше періоду цвітіння квіток рослин популяції. Квітуча плоскінь однодомних конопель наявна практично протягом основного періоду цвітіння однодомної фемінізованої матірки. Так, у 1974 р. у популяції сорту ЮСО-1 остання рослина плосконі у фазі бутонізації відмічена в період з 21.07 по 25.07, а у 1975 р. – з 15.06 по 19.06 [21].

Виявлено, що у сучасного сорту ЮСО-31 основне кількісне вищеплення плосконі однодомних конопель змістилось на кінець періоду цвітіння рослин популяції (рис. 2).

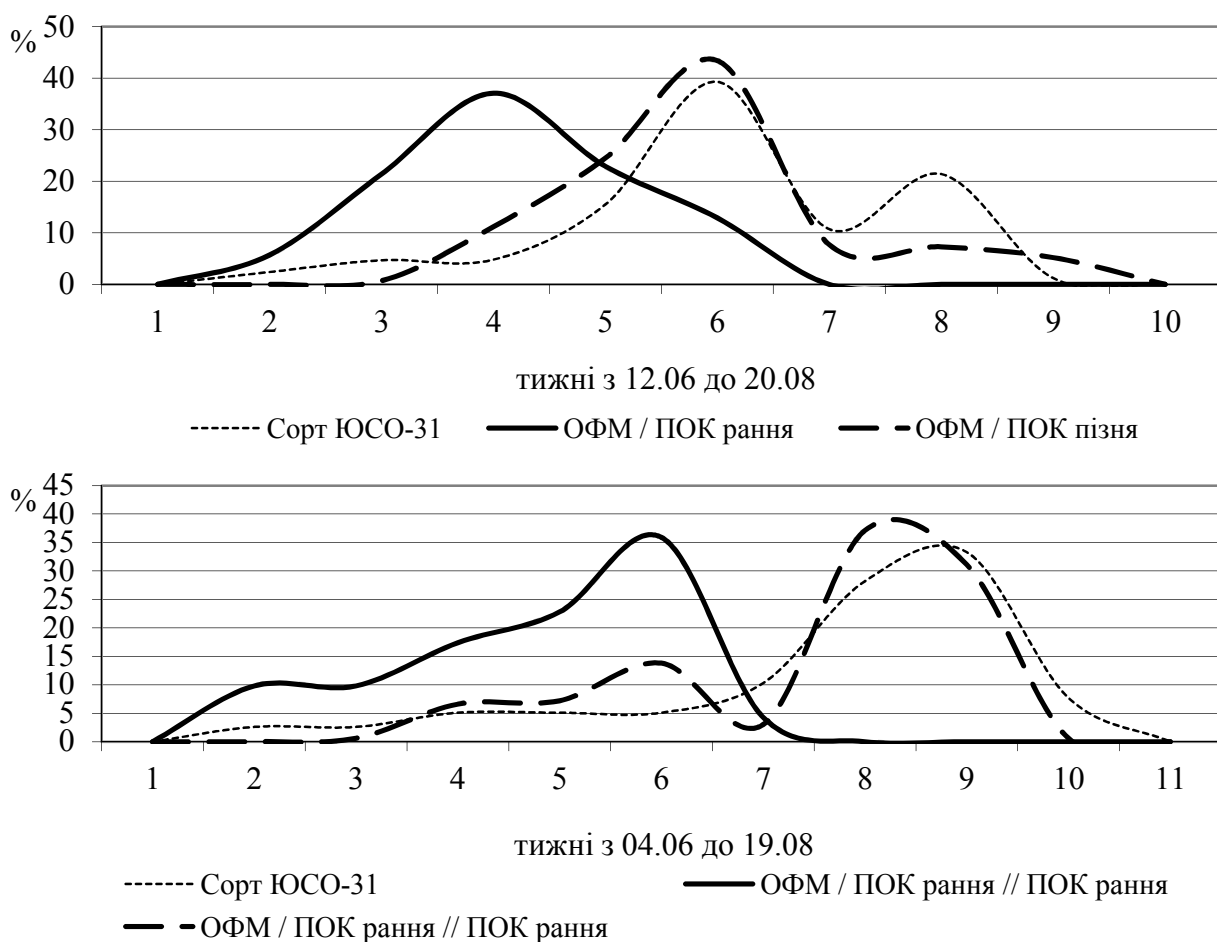


Рис. 2 – Динаміка вищеплення ПОК у популяції сорту ЮСО-31, гібридів F_1 ОФМ / ПОК (2006 р.) і BC_1 ОФМ / ПОК // ПОК (2007 р.)

Обстеження посівів вказаного сорту (площею 3–5 га) показує, що пік бутонізації чи початку цвітіння плосконі припадає на кінець липня – початок серпня. Так, у 2006 р. в період з 17.07 до 23.07 обліковано 39,3% даного статевого типу від загальної кількості виявлених. У 2007 р. в період 30.07–05.08 виявлено 33,3% плосконі однодомних конопель від загальної кількості. За 1–5-й тиждень від початку цвітіння у 2006 р.

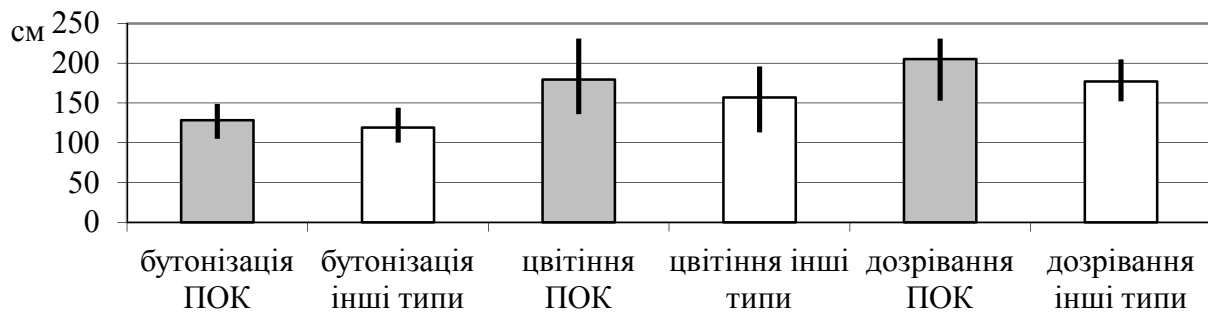
вищепилося 27,4% від загальної кількості, за 6–10-й тиждень – 72,6%; за 1–6-й тиждень 2007 р. – 20,5%, за 7–11-й тиждень – 79,5%. Таку плоскінь однодомних конопель, чисельність якої стрибкоподібно зростає, і прийнято називати пізньостиглою (пізньою), тому ми і брали пилок для запилення з плосконі, що з'являлася орієнтовно після 1-го серпня.

Спостереження за динамікою фази бутонізації (див. рис. 2) гібридів типу F_1 ОФМ / ПОК та BC_1 ОФМ / ПОК // ПОК показали, що запилення ранньостиглою плоскінню дає у потомстві фактично ранньостиглу плоскінь, а запилення пізньостиглою плоскінню – як ранньостиглу, так і пізньостиглу. Причому пік появи рослин плосконі у гібридів ОФМ / ПОК пізня, ОФМ / ПОК пізня // ПОК пізня в основному співпадає з таким у популяції сорту ЮСО-31. Так, у цього гібрида у 2006 р. виявлено 43,4% плосконі однодомних конопель від загальної кількості в період з 17.07 до 23.07. У 2007 р. в період 23.07–29.07 – аж 37,1%. У той же час за 1–5-й тиждень 2006 р. вищепилося 36,4% цього статевого типу від загальної кількості, за 6–10-й тиждень спостережень – решта; за 1–6-й тиждень 2007 р. – 28,2%, а за 7–11-й тиждень – переважна більшість. У гібрида, отриманого в результаті запилення ранньостиглою плоскінню, до 22.07–23.07 вся плоскінь однодомних конопель зацвітає і, отже, є джерелом дестабілізації однодомності.

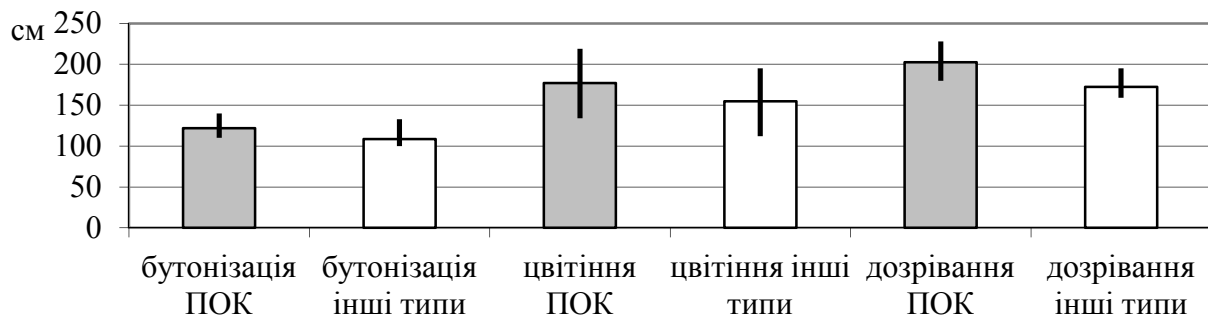
Звідси впливає необхідність браковки плосконі однодомних конопель як ранньостиглої, так і пізньостиглої, оскільки остання не тільки в значній мірі веде до дестабілізації однодомності, але й спричинює появу ранньостиглих чоловічих рослин, що орієнтовані на запилення жіночих квіток однодомної фемінізованої матірki популяції у той час, коли недостатня кількість пилку однодомних статевих типів. Збільшити інтервал між браковками у другій половині періоду цвітіння гіпотетично можна лише з тієї позиції, що в період цвітіння пізньостиглої плосконі основна кількість жіночих квіток вже запилена, а насіння, що зав'язалося в цей час, досягає мало.

Установлено, що висота рослин плосконі однодомних конопель у різні фази розвитку (бутонізація, масове цвітіння, початок дозрівання), коли проводиться бракування цього статевого типу, завжди на достовірному рівні перевищує інші статеві типи, які представлені в популяції (рис. 3), але розглянувши граничні (мінімальні і максимальні) висоти рослин плосконі однодомних конопель та інших статевих типів, можна констатувати, що їх граничні значення значною мірою можуть співпадати. Наприклад, висота плосконі однодомних конопель гібрида F_1 ОФМ / ПОК рання у фазі бутонізації 105–149 см, інших статевих типів – 100–144 см, у гібрида F_1 ОФМ / ПОК пізня – 110–140 см і 100–133 см і т. д.

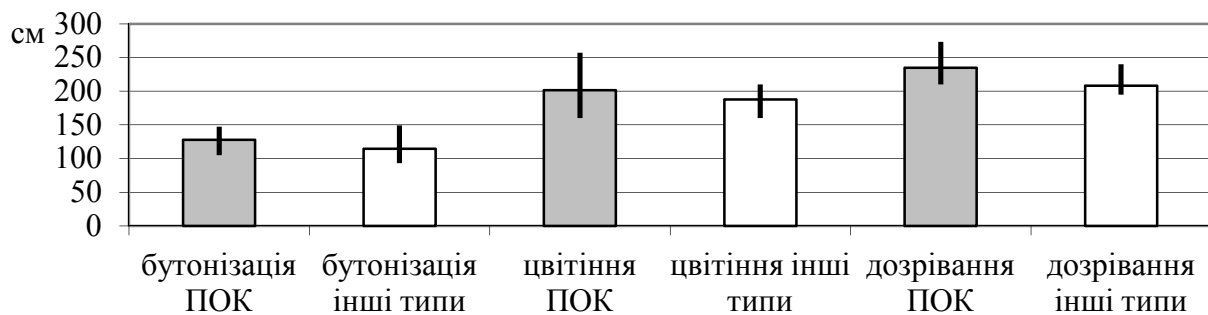
При проведенні бракування цього статевого типу слід ретельно оглядати суцвіття усіх ярусів стеблостою, оскільки даний статевий тип може знаходитись у будь-якому з них [12, 22].



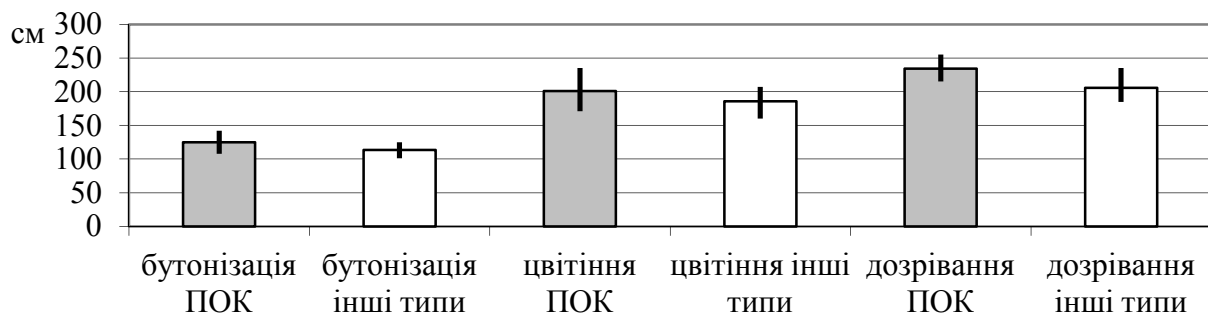
F₁ OFM / ПОК рання



F₁ OFM / ПОК пізня



BC₁ OFM / ПОК рання // ПОК рання



BC₁ OFM / ПОК пізня // ПОК пізня

Рис. 3 – Середні та граничні значення висоти рослин ПОК та інших статевих типів гібридів F₁ та BC₁ у різні фази розвитку (2006–2007 рр.)

Як показали результати досліджень, для сортів однодомних конопель властиве явище різкого збільшення статевих типів дводомних конопель (плосконі і матірки) внаслідок сумісного вирощування з дводомними формами (так званого чужезапилення). Отже, стійкі до чужезапилення сорти практично на сьогодні відсутні. Так, у дев'яти сортів вихідна популяція складалась із 100,0% статевих типів однодомних конопель, то лише після одного року сумісного посіву цей показник знижується до 77,0–93,3%. Найбільше їх було у потомстві сорту Глухівські 46, а найменше – сорту Глухівські 33. Вміст плосконі сягає значення від 4,9% (потомство сорту Золотоніські ЮСО-11) до 19,5% (Глухівські 33). Після двох років сумісного вирощування статевих типів однодомних конопель стає 30,2 (потомство сорту Глера) – 67,6% (Глухівські 46). Вміст плосконі коливається від 16,2 (потомство сорту Золотоніські ЮСО-11) до 40,5% (Глера).

Різні сорти однодомних конопель не в однаковій мірі піддаються чужезапиленню, що обумовлено:

- динамікою цвітіння (як різною кількістю рослин зі зближеними строками зацвітання квіток обох статей, так і строками зацвітання одного сорту відносно іншого);

- особливостями генотипу сорту (зокрема рівнем гетерозиготності рослин за ознаками жіночої, чоловічої та однодомної статі, різним ступенем активності генів-мутаторів алелів однодомності в плоскінь тощо);

- різною здатністю (вибірковістю) рослин того чи іншого сорту однодомних конопель запилюватись чужерідним пилком дводомних конопель, який є більш конкурентоздатним.

За умови примусового запилення однодомної фемінізованої матірки плоскінню дводомних конопель (гібриди F_1 ОФМ / П) потомство у середньому складається з 43,4% матірки, 11,7% однодомної фемінізованої матірки і 44,9% плосконі. У проаналізованих сімей ці показники коливаються в межах 31,4–50,0, 3,1–24,3, 42,3–46,9 % відповідно.

Як вказує М.Д. Мигаль, у потомстві вищевказаного гібрида теоретично співвідношення плоскінь : матірка + однодомні рослини повинно знаходитися в межах 1:1. Це положення трактується сполученням таких генетичних факторів: у ході мейозу плоскінь утворює приблизно однакову кількість гамет із задатками чоловічої статі Y -хромосоми (IM) і гамет із задатками жіночої статі X -хромосоми (iF), однодомні рослини дають гамети у вигляді серії множинних алелів X_m -хромосоми (від $i_m^1 F_m^1$ до $i_m^n F_m^n$), котрі контролюють ознаку однодомності. Гамети з IM -генами плосконі при сполученні з будь-якими алелями однодомності дають плоскінь. А сполучення гамет iF плосконі з алелями однодомності нічим не відрізняється від комбінації прямого схрещування дводомні коноплі / однодомні, тобто проявляється невизначене

співвідношення матірки та однодомних статевих типів як наслідок проміжного успадкування вихідних ознак. Крім того, даний варіант сполучення генетичних факторів вищеплює незначну кількість мутантної плосконі. Проявляється закономірність у співвідношенні матірки та однодомних рослин: з підвищенням вмісту матірки знижується вміст однодомних статевих типів. Схема розщеплення: $i_m i_m F_m F_m / i i F M \rightarrow 1 i i_m F F_m : 1 i_m i F_m M$ [1, 2].

Зауважимо, що у вищеописаних випадках (дослідах) у «чистому» вигляді плосконі, що виникає внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом немає, незначна частина з'являється і мутантної плосконі, якою ми можемо знехтувати.

Основними заходами (селекційно-насіницькими прийомами) подолання появи плосконі, що виникає внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, як свідчить аналіз літературних джерел та емпіричний досвід, є:

– надійна просторова ізоляція, що унеможливорює переzapилення з іншими популяціями конопель, а саме – 2–5 км до сортів дводомної форми і 2–3 км до сортів однодомної форми і нижчих репродукцій того ж сорту [7, 9, 24];

– своєчасне видалення чоловічих рослин до цвітіння у селекційному матеріалі та ланках первинного насінництва [9, 25, 26].

Спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі.

Плоскінь мутантного походження може виникнути у популяції будь-якого сорту з різною частотою і часом появи, але найчастіше вона з'являється при гібридизації як дводомних форм з однодомними, так і однодомних з однодомними.

Гібриди $F_1 M / OFM$ розщеплюються на матірку, плоскінь і однодомну фемінізовану матірку. Плосконі у середньому виявлено від 0,2 до 3,1%. Часто в межах варіанту вона присутня лише в окремих сім'ях і представлена 1–2 рослинами. У цілому ж, співвідношення статевих типів зміщується у бік жіночої статі.

Вищевикладені факти М.Д. Мигаль [1, 2, 23] пояснює таким чином. Матірка дводомних конопель за генами статевих хромосом дає однотипні гамети iF , тоді як однодомні рослини – різнотипні гамети з множинними алелями від $i_m^1 F_m^1$ до $i_m^n F_m^n$. У обох вихідних форм гамети несуть аутосомні фактори статі AG різної валентності. Спостерігається неповне (проміжне) успадкування вихідних ознак з помітним переважанням ознаки жіночої статі. У окремих сімей чисельність їх сягає 100%. Співвідношення матірки та однодомних рослин різне, залежить від комбінації сполучення генів статі статевих хромосом та аутосомних факторів материнської й батьківської форм і точно прогнозувати співвідношення жіночих і однодомних рослин у межах сімей неможливо. Також на низький рівень успадкування ознаки однодомності порівняно з ознаками жіночої статі вказує те, що в потомстві гібриду не тільки мало

однодомних рослин, але в їх суцвіттях чоловічих квіток формується мізерна кількість в порівнянні з батьківською формою. Схема розщеплення: $iiFF / i_m i_m F_m F_m = 100\% ii_m FF_m$.

Поява «неочікуваної» плосконі, на думку М.Д. Мигаля [1, 2, 23], – це результат спонтанної мутації алелів однодомних конопель у домінантному напрямку при гібридизації. У генотипі матірки є гени-мутатори неоднакового ступеня активності, у результаті чого в кожній окремо взятій вихідній рослині матірки при заплідненні створюється різне генотипове середовище, котре й визначає показник частоти мутації алелів однодомності й відповідно до цього кількість плосконі в потомстві. Чисельність плосконі не залежить від кількості інших статевих типів – матірки та однодомних рослин. Мутантна і немутантна плоскінь в однаковій мірі дестабілізують ознаку однодомності, проте в цілому для селекції більш негативною є мутантна плоскінь. Якщо немутантна плоскінь після її своєчасної браковки більше не проявляється в потомстві, то мутантна постійно вищеплюється в посіві, не дивлячись на систематичне проведення сортопрочинок. Тому для стабілізації ознаки однодомності потрібна багаторічна селекційна робота по добору рослин на зниження частоти мутації алелів однодомності в плоскінь.

У наших дослідженнях серед дводомних форм найнижчий ступінь активності генів-мутаторів мав сорт Глухівські 10, найвищий – КК 58, серед однодомних форм – Глухівські однодомні 18 і Глера.

Також плоскінь однодомних конопель мутантного походження вищеплюється в усіх гібридів, отриманих, навіть, від схрещування однодомної фемінізованої матірки зі статевими типами фемінізованого ряду, хоча і у різній кількості (0,2–0,6%). Отже, нами не виявлено стійких за ознакою однодомності статевих типів, джерелом плосконі однодомних конопель можуть бути усі статеві типи, які мають різний ступінь гетерозиготності за ознаками жіночої, чоловічої та однодомної статі. При створенні вихідного матеріалу методом гібридизації однодомних конопель, у статевому складі якого переважала б однодомна фемінізована матірка, а кількість плосконі однодомних конопель була б мінімальною, доцільно схрещувати однодомну фемінізовану матірку з однодомною фемінізованою матіркою чи справжніми однодомними фемінізованими рослинами та застосовувати зворотні схрещування з батьківськими формами.

За умови схрещування ОФМ / ОФМ і добору на зниження частоти появи мутантної плосконі (аналізу родоводів сімей і ліній) у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів нами отримано досить високий рівень стабільності однодомності. Чоловічі рослини виявлено лише в окремих сім'ях, у середньому 0–0,4%.

Також з'являється плоскінь мутантного походження у результаті самозапилення (табл. 3). У I_1 досліджуваних сортів Глухівські 58, Гляна, Глесія, Миколайчик, Іоніно, Глухівські 51, Глухівські 46, Золотоніські 15,

Ніка у середньому обліковано від 0 до 2,5% плосконі однодомних конопель, кількість якої поступово зменшується в процесі самозапилення рослин. У I_4 зазначеного статевого типу не виявлено.

Таблиця 3 – Вміст рослин ПОК (%) у статевій структурі I_1 – I_7 , отриманих від самозапилення ОФМ (2009–2015 рр.)

Сорт	Вихідна форма	Покоління від самозапилення						
		I_1	I_2	I_3	I_4	I_5	I_6	I_7
Глухівські 58	0,1	1,9	0,7	0,1	0	0	0	0
Гляна	0	0	0	–	–	–	–	–
Глесія	0	0,3	0	0	0	0	–	–
Миколайчик	0	0	0	–	–	–	–	–
Іоніно	0	0	–	–	–	–	–	–
Глухівські 51	0	2,5	–	–	–	–	–	–
Глухівські 46	0	0	0	0	–	–	–	–
Золотоніські 15	0,5	1,9	0,2	0	0	0	0	0
Ніка	0	0	–	–	–	–	–	–

Якщо генотип однодомної фемінізованої матірки за факторами аутосомом $AaGG$, алелі генів статі статевих хромосом з низькими ступенями ($i_m I_m F_m M_m$), маємо отримати у I_1 такий розподіл генотипів: 1 $AAGG$ (що характерно для справжніх однодомних фемінізованих рослин) : 2 $AaGG$ (що характерно для однодомної фемінізованої матірки) : 1 $aaGG$ (що характерно для матірки однодомних конопель). Однак, у I_1 ОФМ спостерігається зміщення ознак статі у бік жіночої. Останнє, очевидно, пов'язане з високим рівнем домінантності генів-реалізаторів жіночої статі з серії множинних алелів чи порівняно високою валентністю фактору G . На користь цього припущення спостерігається менша кількість справжніх однодомних фемінізованих рослин, порівняно з матіркою однодомних конопель.

М.Д. Мигаль вказує, що потомки однодомної фемінізованої матірки посилюють ознаки жіночої статі, вищеплюють найбільшу кількість матірки як наслідок кумулятивної (сумісної) взаємодії однозначних за статтю генетичних факторів – алелів статевих хромосом з низькими ступенями, які контролюють компактний тип суцвіття, і аутосомного фактора G високої валентності [1, 2].

У межах окремих ліній вміст плосконі однодомних конопель може сягати порівняно високих значень (рис. 4).

Основними заходами (селекційно-насіницькими прийомами) щодо подолання появи мутантних чоловічих рослин, як свідчить аналіз наукової літератури і практичний досвід, є добір на зниження частоти мутації алелів однодомності в алелі плосконі [2, 23], який включає:

- попередню оцінку генотипів за вмістом плосконі [24–28];
- повне видалення сімей на селекційних розсадниках, якщо вони містять плоскінь мутантного походження;
- добір батьківських форм для гібридизації на основі пілотних схрещувань і аналізу F_1 .

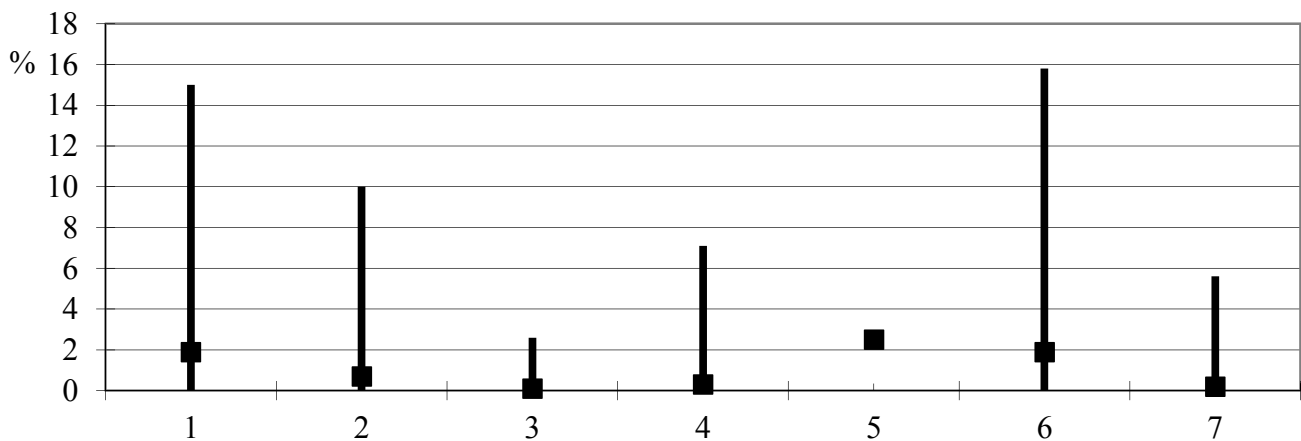


Рис. 4 – Середні та граничні значення вмісту рослин ПОК (%) у статевій структурі самозапилених ліній (1 – I_1 , 2 – I_2 , 3 – I_3 Глухівські 58; 4 – I_1 Глесія; 5 – I_1 Глухівські 51; 6 – I_1 , 7 – I_2 Золотоніські 15)

Висновки. Поява плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель є генетично детермінованою. Спираючись на теорію генотипічного визначення статі конопель М.Д. Мигалья, можна виділити дві причини появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомної форми: 1) взаємодія алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм (внаслідок запилення однодомних рослин плоскінню з цієї ж популяції або з популяції іншого сорту як однодомної, так і дводомної форми); 2) спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі.

Як свідчить аналіз наукових джерел та практичний досвід основними заходами (селекційно-насінницькими прийомами) подолання появи плосконі, яка виникла внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, є надійна просторова ізоляція, що унеможлиблює перезапилення з іншими популяціями конопель, та своєчасне видалення чоловічих рослин до цвітіння у селекційному матеріалі та ланках первинного насінництва (при цьому ранньостигла і пізньостигла плоскінь майже в однаковій мірі дестабілізують однодомність), а основними прийомами подолання появи мутантних чоловічих рослин є добір на зниження частоти мутації алелів однодомності в алелі плосконі та повне видалення сімей на селекційних розсадниках, якщо вони містять плоскінь мутантного походження.

1. Мигаль Н. Д. Генетика пола конопли / Н. Д. Мигаль. – Глухов, 1992. – 212 с.
2. Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель : [монографія] / М. Д. Мигаль. – Суми : СОД, Козацький вал, 2004. – 248 с.
3. Мигаль Н. Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщ. I. Фенотипические различия половых типов / Н. Д. Мигаль // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 5. – С. 822–828.
4. Мигаль Н. Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщ. II. Половые мутации и общая теория генотипического определение пола / Н. Д. Мигаль // Генетика. –

1986. – Т. 22, № 5. – С. 828–837.

5. Мигаль Н. Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщ. III. Двудомная конопля / Н. Д. Мигаль // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 6. – С. 1011–1018.

6. Мигаль Н. Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщ. IV. Однодомная конопля / Н. Д. Мигаль // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 8. – С. 2115–2125.

7. До вирішення проблеми стабілізації ознаки однодомності у сучасних сортів конопель / В. Г. Вировець, І. М. Лайко, В. П. Ситник [та ін.] // Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель. – Глухів, 2004. – Вип. 3. – С. 19–34.

8. Однорідностабільна популяція, як сортова ознака сучасних однодомних конопель / В. Г. Вировець, І. М. Лайко, В. П. Ситник [та ін.] // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К., 2009. – Т. 6. – С. 276–283.

9. Селекційні гаранті стійкості ознаки однодомності популяцій сортів однодомних конопель / І. М. Лайко, В. Г. Вировець, І. І. Щербань [та ін.] // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Суми, 2009. – Вип. 5. – С. 8–11.

10. Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель : дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05 / Міщенко Сергій Володимирович. – Глухів, 2008. – 193 с.

11. Міщенко С. В. Зміна статевої структури популяції та особливостей цвітіння однодомних конопель у процесі репродукування / С. В. Міщенко // Луб'яні та технічні культури. – Суми, 2011. – Вип. 1 (6). – С. 40–49.

12. Міщенко С. В. Дестабілізація однодомності конопель ранньостиглою і пізньостиглою плоскінню / С. В. Міщенко // Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія». – 2010. – Вип. 10 (20). – С. 137–144.

13. Міщенко С. В. Фенотиповий прояв ознак статі однодомних конопель у гібридів різних статевих типів / С. В. Міщенко // Селекція і насінництво. – Х., 2010. – Вип. 98. – С. 162–171.

14. Міщенко С. В. Оцінка перспективних сортів однодомних конопель (*Cannabis sativa L.*) за стійкістю до чужезапилення / С. В. Міщенко, В. Г. Вировець // Генетичні ресурси рослин. – Х., 2009. – № 7. – С. 157–163.

15. Міщенко С. В. Успадкування ознак статі гібридами дводомних і однодомних конопель / С. В. Міщенко // Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН». – К., 2007. – Вип. 3–4. – С. 138–145.

16. Міщенко С. В. Плоскінь мутантного походження у гібридів дводомних і однодомних конопель / С. В. Міщенко, В. Г. Вировець // Селекція і насінництво. – Х., 2009. – Вип. 97. – С. 128–136.

17. Міщенко С. В. Гібриди дводомних і однодомних конопель з неактивним геном-мутатором алелів однодомності / С. В. Міщенко // Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН». – К., 2009. – Вип. 1–2. – С. 206–209.

18. Міщенко С. В. Особливості успадкування ознак статі однодомних конопель у потомстві гібридів / С. В. Міщенко, В. Г. Вировець // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Глухів, 2007. – Вип. 4. – С. 103–110.

19. Міщенко С. В. Особливості успадкування ознак статі у сортолінійних, лінійносортових та міжлінійних гібридів однодомних конопель / С. В. Міщенко // Селекція і насінництво. – Х., 2015. – Вип. 108. – С. 122–130.

20. Лайко І. М. Изучение биологических и хозяйственно ценных признаков и свойств новых сортообразцов конопли в селекционных целях : дисс. ...канд. с.-х. наук : 06.01.05 / Лайко Ирина Михайловна. – Глухов, 1994. – 143 с.

21. Мигаль Н. Д. Динамика цветения однодомной конопли / Н. Д. Мигаль // Лен и конопля. – 1976. – № 12. – С. 31–33.

22. Міщенко С. В. Дестабілізація ознаки однодомності у конопель (*Cannabis sativa L.*) внаслідок запилення ранньостиглою і пізньостиглою плоскінню / С. В. Міщенко // Вісник Степу. – Кіровоград, 2011. – С. 108–115. – (Ювілейн. вип.).

23. Мигаль М. Д. Цитогенетичний аналіз реципрокних гібридів конопель за ознаками статі / М. Д. Мигаль // Селекція, технологія виробництва та первинної переробки льону і конопель. – Глухів, 2000. – С. 64–72.

24. Прийоми стабілізації ознаки однодомності в процесі первинного насінництва сортів однодомних конопель / В. П. Ситник, В. Г. Вировець, І. І. Щербань [та ін.] // Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель : зб. наук. праць. – Глухів, 2004. – Вип. 3. – С. 3–9.

25. Ситник В. П. Сучасні сорти конопель / В. П. Ситник, В. Г. Вировець, І. І. Щербань // Насінництво. – 2006. – № 11. – С. 9–11.

26. Стабілізація популяцій однодомних конопель за статевим складом у процесі інтенсивної селекційно-насінницької роботи / В. Г. Вировець, І. М. Лайко, В. П. Ситник [та ін.] // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Глухів, 2007. – С. 48–59. – (Спец. вип.).

27. Ситник В. П. Про сортову типовість однодомних конопель / В. П. Ситник // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Суми, 2009. – Вип. 5. – С. 12–21.

28. Пат. 6653 UA, 7 A01H1/04. Спосіб підвищення (збереження) сортової типовості однодомних конопель / Ситник В. П., Щербань І. І., Вировець В. Г., Лайко І. М. ; заявник і патентовласник Інститут луб'яних культур УААН. – № 20041008659 ; заявл. 25.10.04 ; опубл. 16.05.05, Бюл. № 5.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ ПОЯВЛЕНИЯ ПОСКОНИ В ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОДНОДОМНОЙ КОНОПЛИ И ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЕЕ ПРЕОДОЛЕНИЯ

Мищенко С.В.

Дана характеристика генетически обусловленных причин появления поскони в половой структуре популяций однодомной конопли. Приведены пределы варьирования признака содержания поскони в половой структуре популяций конопли, которая появляется в результате взаимодействия аллельных генов половых хромосом материнской и отцовской форм и спонтанных мутаций аллелей однодомности в аллели поскони. Указано на основные пути стабилизации признаки однодомности. Детально проанализированы особенности раннеспелой и позднеспелой поскони.

GENETIC DETERMINANTS OF THE STAMINATE HEMP APPEARANCE IN THE SEXUAL STRUCTURE OF POPULATIONS OF MONOECIOUS HEMP AND THE MAIN WAYS OF ITS OVERCOMING

Mischenko S.V.

A characteristic of the genetically determined causes of the staminate hemp appearance in the sexual structure of the populations of monoecious hemp is given. The limits of variation of the characteristic of the content of sex in the sexual structure of hemp populations, which appears as a result of the interaction of the allelic genes of the sex chromosomes of the maternal and paternal forms and spontaneous mutations of the alleles of monoeciousness in the alleles of the staminate hemp. The signs of monoeciousness are indicated in the main ways of stabilization. Features of early and late ripening are analyzed in detail.