

ОСОБЛИВОСТІ ФУНКЦІОНУВАННЯ СЕКРЕТОРНИХ СТРУКТУР КОНОПЕЛЬ, ПОВ'ЯЗАНИХ З ВИДІЛЕННЯМ КАНАБІНОЇДІВ

Мигаль М.Д., доктор біологічних наук, професор

Кмець І.Л., кандидат сільськогосподарських наук

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

ІНСТИТУТ ЛУБ'ЯНИХ КУЛЬТУР НААН

Показано механізм функціонування внутрішньої і зовнішньої видільної системи конопель у зв'язку з виведенням канабіноїдів назовні. Повідомляється, що в результаті процесу метаболізму рослин відбувається відокремлення побічних продуктів (секретів). Секрети накопичуються у спеціалізованих клітинах – молочниках, локалізованих серед паренхімних клітин вегетативних і генеративних органів. З підвищенням концентрації побічних продуктів відбувається перехід їх у зовнішні секреторні структури – волоски. При дозріванні волосків під тиском накопичених речовин головки волосків розриваються, і секрети виходять назовні. Виділені речовини корисні для самих рослин, а також для комах і людини.

Дослідження канабіноїдів конопель – тема всебічна. Вона пов'язана з вивченням морфологічних, біохімічних, анатомічних і генетичних особливостей прояву ознак канабіноїдів, що є теоретичною основою селекції конопель зі створення ненаркотичних сортів. У даній статті конкретно розглядається питання функціонування внутрішньої і зовнішньої видільної системи конопель. Виведення секретів волосками рослин назовні – лише кінцевий результат видільної системи. Йому передують складні процеси синтезу, накопичення і трансформації речовин упродовж періоду вегетації рослин. У зв'язку з цим виникла необхідність обговорення результатів дослідження цілісної внутрішньої і зовнішньої системи, пов'язаної з накопиченням і виведенням канабіноїдів та інших речовин-секретів, що дає можливість підвищити практичний рівень проведення селекції конопель на ненаркотичність.

Сучасний стан вивчення видільної системи конопель незадовільний. Якщо для обговорення зовнішніх секреторних структур маємо достатньо експериментального матеріалу, то відносно внутрішніх секреторних структур матеріалу вочевидь замало. Однак, враховуючи результати досліджень з цього питання рослин у цілому, стає більш зрозумілою важливість ролі і значення секреторної діяльності рослин конопель.

Роль і значення видільної системи рослин. Упродовж періоду вегетації у рослинному організмі відбувається обмін речовин – проходження складних біохімічних процесів з утворенням продуктів, що безпосередньо використовуються на ріст і розвиток органів та виведення побічних продуктів життєдіяльності (секрети, або відходи).

До внутрішніх секреторних структур рослин належать окремі залозисті клітини і різного роду міжклітинні вмістилища виділень. У залозистих клітинах секрети локалізуються в порожнинах цитоплазми. Це особливо характерно для твердих секретів, які не здатні проникати в сусідні клітини. Іноді залозисті клітини повністю заповнюються побічними речовинами, ізольовуючись від інших клітин. Секрети у вигляді дрібних крапель навіть зустрічаються у звичайних паренхімних клітинах (наприклад, ефірні олії).

Міжклітинні секреторні структури проявляються у формі довгих клітин, які пронизують значну частину органів рослин і містять основну масу секретів. Це так звані молочники (видільні ходи, смоляні ходи). За своєю анатомічною будовою молочники діляться на членисті і нечленисті. Перші відносяться до складних утворів, вони складаються з поздовжніх клітин, у яких перегородки між окремими клітинами можуть повністю зберігатись, пронизуватись отворами (перфорації) і навіть повністю зникати, перетворюючись у суцільні трубки. Спостерігається зростання між клітинами, тобто анастомозні утворення.

Нечленисті молочники виникають з однієї клітини. У результаті довгого росту вони розвиваються у вигляді трубок. Проте, як правило, такі клітини не зливаються з іншими подібними клітинами. Молочники цього типу за походженням є простими. Як членисті, так і нечленисті молочники бувають розгалуженими і нерозгалуженими.

Внутрішні секреторні структури (залозисті клітини і молочники) найчастіше концентруються біля поверхні органів.

Вміст молочників називається молочним соком (або латексом). Найчастіше рідина латексу має білий колір. Звідси й назва «молочний сік» (яскравим прикладом є латекс молочаю). Проте у багатьох рослин молочний сік може бути безбарвним, оранжевим, жовтим та іншим. Забарвлення клітинного соку залежить від пігментів, які містяться у ньому. Сік може змінювати колір на відкритому повітрі.

Зовнішні секреторні структури рослин проявляються у формі трихом – різноманітних виростів у вигляді довгих утворень (волосків), лусочок, бородавок, колючок (шипів), щетинок, сосків, нектарників тощо. Найбільш поширеними з них є волоски. Трихоми утворюються з епідермальних і субепідермальних клітин. Функціональна діяльність трихом спрямована на виділення назовні тих побічних речовин, які накопичуються у внутрішніх секреторних структурах [1–3].

Вказується на анатомічний зв'язок між внутрішніми і зовнішніми секреторними структурами [2]. Клітини молочників, які містять побічні

продукти метаболізму рослин, ізольовані від сусідніх паренхімних клітин, але воду пропускають. Кінчики клітин молочників можуть досягати епідермісу того чи іншого органу і навіть проникати між клітинами епідермісу до кутикули. При цьому оболонки прилеглих клітин молочників і епідермісу руйнуються, у результаті чого молочники з'єднуються з волосками, тобто із зовнішніми секреторними структурами. Відкритий кінець молочника виділяє латекс під тиском. Цілісна клітина молочника взагалі знаходиться у тургорному стані і в той же час – в стані осмотичної рівноваги з оточуючими паренхімними клітинами. Коли молочник відкривається, створюється тургорний рух латекса в бік відкритого кінця молочника.

Секреторні структури внутрішньої і зовнішньої видільної системи містять найрізноманітніші речовини: феноли (до яких належать і канабіноїди), терпени, ефірні олії, смоли, дубильні речовини, камеді, глюкозиди, таніни, слизи, кристали, органічні кислоти, солі алкалоїди, стерини, жири, камфора, каучук, ферменти, вітаміни, крохмальні зерна та інші.

Основне призначення видільної системи рослин – видалення з тканин або рослин побічних продуктів метаболізму. Однак, ці секретивідходи рослин є корисними для самих же рослин, комах і людини. Секрети корисні для багатьох комах. Наприклад, добре відомо, що нектарники рослин виділяють нектар – основну поживу для комах, у тому числі й для бджіл, які переробляють нектар на мед. Секрети використовуються людиною в найрізноманітніших сферах виробництва (промисловості, фармакології, парфумерії, косметичці, кулінарії та ін.). З іншого боку серед секретів рослин можуть бути й шкідливі речовини для людини. До них відносяться наркотичні хімічні сполуки (наприклад, алкалоїди у маку, канабіноїди у конопель).

Отже, видільна система рослин набагато складніша, ніж здається на перший погляд, у чому можна впевнитись і на основі вивчення особливостей функціонування внутрішніх і зовнішніх секреторних структур конопель.

Внутрішні секреторні структури конопель. Внутрішня секреторна структура конопель слабодосліджена. Нам невідома жодна наукова праця, присвячена вивченню даного питання.

А.Л. Тахтаджян вказує, що для родини *Cannabaceae*, яка складається з двох родів – конопель (*Cannabis*) і хмелю (*Humulus*), – характерна наявність у флоемі секреторних структур у вигляді молочників, або смоляних ходів [4].

Молочники конопель формуються в паренхімі флоєми стебла ближче до камбію. У поперечному розрізі клітини їх являють собою великі округлі отвори, виповнені густим вмістом [5].

Молочники конопель розташовані серед клітин луб'яної паренхіми у вигляді вертикальних тяжів по довжині стебла. Внутрішній вміст цих

клітин має коричнево-жовтий колір. Наявність клітин молочників є однією з ознак, за якою можна анатомічно відрізнити волокно конопель від волокна інших рослин, наприклад, льону [6].

Для конопель характерні нечленисті молочники. Зачатки їх виявлено не в зародку як це спостерігається у багатьох рослин, а в пагонах, що розвиваються, та в листках незалежно від молочників, які формуються в пагонах. Молочники конопель розвиваються в паренхімі первинної флоєми і, мабуть, відсутні у вторинних тканинах стебла. Колір латексу жовто-коричневий [2, 7, 8].

Зовнішні секреторні структури конопель. Особливості функціонування зовнішніх секреторних структур конопель на відміну від внутрішніх достатньо висвітлені в зарубіжній і вітчизняній літературі. Цьому спонукав теоретичний і практичний інтерес експериментаторів до вивчення залозистих волосків конопель, які містять в собі унікальні речовини з характерними для них наркотичними і лікарськими властивостями. Особливо активізувалися дослідження у цьому напрямі у зв'язку із селекцією ненаркотичних сортів конопель як один з дієвих методів боротьби з наркоманією.

Зовнішні секреторні структури конопель проявляються у вигляді розвитку залозистих волосків, що відрізняються між собою за морфологічними і анатомічними ознаками, місцем локалізації їх на вегетативних і генеративних органах рослини, кількістю накопичених в них речовин, проте вони виконують спільну важливу функцію – виділення секретів у навколишнє середовище.

Початок дослідження залозистих волосків поклав G. Briosi [9, 10]. Він розділив їх за морфологічними ознаками на три типи – цибулиноподібні, головчато-прикріплені, головчато-стебельцеві. Ці терміни збереглися в науковій літературі й надалі, хоча дана класифікація й зазнає певної критики [11]. Залозисті волоски складаються зі стебельця і головки, проте різних за розміром. У цибулиноподібних залоз маленьке стебельце й головка, у головчато-прикріплених – дуже коротке стебельце й велика головка, у головчато-стебельцевих – довге стебельце й велика головка.

За нашими даними [12, 13], головка цибулиноподібних волосків у середньому семи сортів конопель складає 51,1 (у межах сортів – 47,5–55,0), головчато-прикріплених волосків – 96,8 (82,5–115,0), головчато-стебельцевих – 121,4 (112,5–140,0). Головка головчато-стебельцевих волосків разом зі стебельцем складає 341,4 мкм (305,0–442,0 мкм).

Залозисті волоски локалізуються на вегетативних і генеративних органах конопель – листках, дрібних листочках суцвіття, оцвітинах жіночих квіток, листочках оцвітини і пиляках чоловічих квіток, але нерівномірно. Спостерігається така онтогенетична закономірність: спершу на листках технічної довжини стебла формуються цибулиноподібні й головчато-прикріплені волоски, а потім на дрібних

листочках суцвіття й оцвітині жіночих квіток – головчато-стебельцеві волоски. На дрібних листочках і оцвітині скупчуються всі три типи залоз, але значною перевагою відзначаються головчато-стебельцеві залози. На пиляках (а точніше на в'язальцях пиляків) локалізуються майже виключно головчато-прикріплені волоски, що викликано доцільністю неперешкоджання розкриттю пиляків і процесу вивільнення пилку з пиляків.

Залозисті волоски відрізняються за густотою локалізації їх на вегетативних і генеративних органах. Щільність волосків зростає в напрямі від листків технічної довжини стебла до оцвітини жіночих квіток. Установлено, що у семи сортів на площі 16 мм² оцвітини в середньому припадає усього 23,5 волоска (у межах сортів – 18,8–26,5 волоска), у тому числі цибулиноподібних – 3,7 (2,2–6,1), головчато-прикріплених – 6,0 (3,8–9,7), головчато-стебельцевих – 13,0 (8,8–20,3), тобто найчастіше зустрічаються головчато-стебельцеві залози [12, 13].

Загальний онтогенетичний розвиток залозистих волосків на рослинах конопель показує, що розмір і густота їх підвищуються від листків технічної довжини стебла до генеративних органів, як результат пристосування рослин до захисту репродуктивних органів завдяки забезпеченню більшої кількості виділених секретів і посилення запаху – несприятливих факторів для шкідників і хвороб.

Залозисті волоски конопель суттєво відрізняються не лише за морфологічними, але й за анатомічними ознаками, про що засвідчують результати досліджень оцвітини жіночих квіток із залученням скануючого мікроскопа [11, 14, 15]. Спільним для всіх трьох типів залоз є походження їх з ініціальних (вихідних) клітин епідермісу оцвітини, утворення стебельця (ніжки) і головки, у яких накопичуються смоло подібні секрети. Секрети скупчуються в порожнині між клітинами головки і кутикулою, що покриває головку. Натягнута кутикула в результаті накопичення секрету у фазі стиглості залози розривається, унаслідок чого вміст виходить назовні. Незважаючи на те, що залозисті волоски виконують одну і ту ж функцію, проте вони відрізняються за анатомічною будовою.

Цибулиноподібні волоски формують головку, покриту кутикулою, яка складається з однієї, двох або чотирьох секреторних клітин, розташованих одним шаром, і ніжки з одним-двома одноклітинними шарами. Загальна висота залоз – 25–30 мкм, діаметр головки – 20 мкм.

Головчато-прикріплені волоски характеризуються більшими за розмірами головками кулястої форми діаметром 40–60 мкм. Головка не має розвинутого стебельця і щільно «сидить» на поверхні оцвітини, спираючись на одноклітинний шар ніжки. Головка складається із шару секреторних клітин у кількості 8–13 шт., обмежених зовні кутикулою.

Головчато-стебельцеві волоски найбільш розвинені. Вони формують головки, близькі за розмірами і структурою до головок головчато-прикріплених залоз, але відрізняються наявністю довгого

стебельця, котре, як і головка, може певною мірою виділяти секрети, особливо верхня частина стебельця. Проте головки частіше крупніші, досягають в діаметрі 100 мкм. При утворенні головчато-стебельцевого волоска ініціальна клітина епідермісу спочатку витягується назовні у вигляді соска, а потім шляхом системи ділень цієї і наступних клітин в поперечному і повздовжньому напрямках утворюється ніжка з багатьох клітин, розташованих чотирма шарами, і головки, що складається з 8–13 клітин. У формуванні стебельця волоска беруть участь не тільки епідермальні, але й субепідермальні клітини. Крім того, головчато-стебельцеві залози мають спеціальний механізм відділення головки від багатоклітинної ніжки під впливом механічної дії.

Упродовж періоду вегетації рослин конопель поступово підвищується вміст канабіноїдів у вегетативних і генеративних органах в напрямку від проростка насіння до оцвітини жіночих квіток. Наприклад, у матірки сорту Єрмаківські місцеві за цей період вміст канабіноїдних речовин зростає від 0 до 45,36 бала, у тому числі за окремими органами: проросток насіння – 0, листки нижньої частини технічної довжини стебла – 5,60, листки середньої частини технічної довжини стебла – 3,91, листки верхньої частини технічної довжини стебла – 4,73, крупні листки суцвіття – 9,02, середні листки суцвіття – 11,15, дрібні листочки суцвіття – 19,81, оцвітину жіночих квіток – 45,36 бала [16].

Разом з підвищенням вмісту канабіноїдів удосконалюється й спеціалізація секреторних структур, здатних виділяти зростаючу кількість утворених канабіноїдів. У ході розвитку рослин спочатку поступово накопичуються канабіноїди у молочниках. У місцях високої концентрації їх виникають зовнішні секреторні структури. Першими онтогенетично формуються цибулиноподібні і головчато-прикріплені, а потім головчато-стебельцеві волоски як найвища форма спеціалізації видільної системи конопель. Отже, типи залозистих волосків хоча й відрізняються морфологічно й анатомічно, проте, виконують спільну функцію, пов'язану з виділенням секретів. Зі збільшенням розміру залоз збільшується площа видільної поверхні органів, збільшується кількість виділених секретів.

Відомо, що у рослин внутрішні секреторні структури функціонують органічно поєднано між собою: секрети, накопичені в молочниках, виділяються через трихоми. У стеблі конопель добре розвинені молочники, однак, на їх поверхні волоски зустрічаються рідко. На листках і особливо на дрібних листочках суцвіття та оцвітині жіночих квіток, навпаки, волосків багато, через які інтенсивно виділяються секрети. Зв'язок між молочниками і волосками очевидний. На наш погляд, внутрішні секреторні структури конопель поєднуються із зовнішніми секреторними структурами в тому випадку, коли в молочниках накопичується достатньо велика кількість побічних продуктів метаболізму рослин, для виділення назовні яких виникає необхідність формування волоків. Експериментально це підтверджується тим, що

дрібні листочки й оцвітина жіночих квіток конопель містять найбільшу кількість канабіноїдів. У відповідності з цим й утворюється найгустіший покрив волосків, здатних виділити накопичені секрети в навколишнє середовище. У молочниках стебла і листків технічної довжини стебла секретів мало (що підтверджується низьким вмістом у них канабіноїдів), вони залишаються в молочниках, тобто процес зупиняється на рівні функціонування внутрішньої видільної системи.

Нами проведено порівняльні дослідження залозистих волосків ненаркотичних сортів конопель і таких, що містили канабіноїдні сполуки. На перший погляд здається, що в перших волоски повинні суттєво змінитись або навіть повністю дегенерувати внаслідок штучної елімінації канабіноїдів. Насправді цього не відбувається. У ненаркотичних рослин, незважаючи на майже повну відсутність канабіноїдів, розмір волосків і їх густина на поверхні органів зменшується лише на недостовірному рівні, але знижується липкість листків і особливо оцвітини жіночих квіток при ручному обмолоті суцвіття, знижується інтенсивність запаху, дещо частіше відриваються головки залоз. Часткова дегенерація залозистих волосків – результат добору рослин на елімінацію канабіноїдних речовин, проте залози залишаються і продовжують функціонувати, оскільки селекція на елімінацію ефірних олій та інших хімічних сполук, локалізованих у волосках, не проводиться.

Цікаво порівняти видільну систему конопель і маку, рослини яких містять наркотичні речовини різної природи. У олійного маку джерелом наркотику є алкалоїди, у конопель – канабіноїди, що належать до фенолів. Алкалоїди маку синтезуються в членистих молочниках. Колір молочного соку жовтий або оранжевий. Молочники локалізуються у флоемі, тобто в тканині, близькій до епідермісу [2].

Спільним для двох рослин – маку і конопель – є те, що молочники формуються у флоемі. Колір молочного соку двох рослин близький: у маку – жовтий або оранжевий, у конопель – жовто-коричневий.

Найважливішою відмінністю між коноплями і маком є різна анатомічна будова молочних клітин. У конопель молочники нечленисті, складаються з окремих простих клітин, у яких накопичуються різні речовини-відходи, у тому числі й канабіноїди. З підвищенням концентрації секретів у молочниках виникає потреба в утворенні зовнішньої секреторної структури у вигляді епідермальних залозистих волосків, що виділяють назвні густу, липку масу зі специфічним запахом. У маку, навпаки, інтенсивно розвивається система розгалужених членистих молочників, що забезпечує утворення потужної внутрішньої видільної системи, тому залозисті волоски або інший тип трихом відсутній.

У більшості рослин, у тому числі й маку, молочники беруть свій початок у зародку і поступово розвиваються в потужну внутрішню видільну систему. У конопель же молочники формуються онтогенетично

значно пізніше – в пагонах і листках. Інтенсивність виділення секретів компенсується виникненням зовнішніх високоспеціалізованих секреторних структур у вигляді залозистих волосків.

Залозисті волоски конопель та їх секрети відіграють важливу роль в житті рослин і мають практичне значення для людини (рис.). Канабіноїди, що належать до фенольних хімічних сполук, характеризуються ароматичними та антисептичними властивостями. Специфічний запах також створюють ефірні олії. Для багатьох комах неприйнятним є запах і густий шар волосків конопель. Липка, смолоподібна речовина залоз пригнічує розвиток окремих видів грибків та бактерій, стримуючи процес гниття [17–18]. Найбільш захищеними від згаданих негативних зовнішніх факторів рослин конопель є генеративні органи.



Рис. – Схема значення залозистих волосків конопель для рослин і людини

Залози захищають органи конопель від перегріву та охолодження і знижують інтенсивність випаровування води рослинами в посушливий період їх розвитку. Речовини залоз беруть участь у процесі метаболізму рослин. Для канабіноїдів (зокрема ТГК) властива здатність поглинати шкідливі для рослин ультрафіолетові промені.

Ефірні олії конопель використовуються як добавка до продуктів харчування, для надання специфічного запаху таким виробам, як мило, шампунь, крем, а також застосовують в медицині (аромотерапія). Робляться спроби на основі ефірних олій створити парфуми [18]. Канабіноїди (КБД) використовують в науковій медицині як протизапальний, знеболювальний, заспокійливий засіб.

Висновки

1. У конопель функціонує внутрішня і зовнішня видільна система, яка виділяє назвні канабіноїди, ефірні олії та інші речовини-відходи. Внутрішні секреторні структури виражені простими нечленистими молочниками, а зовнішні секреторні структури – залозистими волосками, що формуються на поверхні органів з епідермальних і субепідермальних клітин.

2. За морфологічними ознаками волоски діляться на три типи: цибулиноподібні, головчато-прикріплені і головчато-стебельцеві. Вони складаються зі стебельця і головки, але при цьому відрізняються за розміром складових частин. Цибулиноподібні залози формують маленьке стебельце і маленьку головку, головчато-прикріплені – дуже маленьке стебельце і велику головку, головчато-стебельцеві – довге стебельце і велику головку. Найбільш розвиненішими і спеціалізованими є головчато-стебельцеві волоски.

3. Залозисті волоски відрізняються не тільки за морфологічними, але й за анатомічними ознаками. Суть відмінностей полягає в тому, що зі збільшенням розміру стебельця і головки залоз збільшується і кількість клітин, з яких вони побудовані, що сприяє підвищенню інтенсивності виділення секретів.

4. Секрети у волосках накопичуються між секреторними клітинами головок і кутикулою, яка покриває головку. При дозріванні залози кутикула головки під тиском накопичених секретів натягується і розривається, у результаті чого секрет у вигляді густої липкої маси виходять назвні.

5. Специфічний конопляний запах секретів створюється сумісним проявом канабіноїдів і ефірних олій.

6. Залозисті волоски формуються на вегетативних і генеративних органах, але в різній кількості. Онтогенетично спочатку утворюється невелика кількість цибулиноподібних і головчато-прикріплених волосків на листках технічної довжини стебла, а потім головчато-стебельцеві волоски на дрібних листочках суцвіття і оцвітінні жіночих квіток. На оцвітінні жіночих квіток локалізуються всі три типи залоз, серед яких значно більше знаходиться головчато-стебельцевих. У чоловічих квіток найбільше волосків формується на пиляках, причому в даному випадку утворюються майже винятково головчато-прикріплені залози. Загалом відбувається підвищення густоти волосків на рослинах конопель у напрямку від листків технічної довжини стебла до генеративних органів, унаслідок чого останні є найбільш захищеними.

7. У ненаркотичних сортів зменшується розмір волосків, але на статистично недостовірному рівні, послаблюється інтенсивність запаху, зникає липкість суцвіття при ручному обмолоті його, частіше відпадають головки від стебельця – результат селекції на елімінацію канабіноїдів. Проте волоски продовжують функціонувати, оскільки селекція на

елімінацію ефірних олій та інших секреторних речовин, які локалізуються в залозах, не проводиться.

8. Залозисті волоски і секрети, які вони виділяють, відіграють важливу роль у житті рослин і мають практичне значення для людини. Для деяких комах неприйнятним є специфічний конопляний запах і густий покрив волосків. Липка смолоподібна речовина залоз пригнічує розвиток окремих видів грибків і бактерій, стримуючи процес гниття.

9. Волоски захищають рослини конопель від перегріву та охолодження, знижують інтенсивність випаровування води в посушливий період вегетації. Канабіноїди беруть участь в обміні речовин в рослинах. Канабіноїдні речовини (зокрема КБД) використовують як протизапальний, знеболювальний, заспокійливий засіб.

10. Ефірні олії конопель використовують у вигляді добавок до продуктів харчування, для надання специфічного аромату милу, шампуню, крему, парфумам, застосовують у медицині (ароматерапія).

1. Жуковский П. М. Ботаника / П. М. Жуковский. – М. : Высшая школа, 1964. – 666 с.
2. Эсау К. Анатомия растений. / К. Эсау. – М. : Мир, 1969. – 564 с.
3. Мигаль М. Д. Особливості морфологічної будови і секреторної діяльності волосків рослин / М. Д. Мигаль, І. Л. Шульга // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Суми, 2009. – Вип. 5. – С. 63–75.
4. Тахтаджян А. Н. Систематика и филогения цветковых растений / А. Н. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1966. – 611 с.
5. Магит М. С. Микроструктура стебля лубяных растений / М. С. Магит, О. П. Курдюмова, Е. Г. Магит // Сборник работ по первичной обработке лубяных волокон. – М., 1931. – Вип. 5. – С. 104–122.
6. Ордина Н. А. Структура лубоволокнистых растений и ее изменение в процессе переработки / Н. А. Ордина. – М. : Легкая индустрия, 1978. – 127 с.
7. Shaffstein G. Untersuchungen an ungegliederten Milchrohren / G. Shaffstein // Bot. Centbl. Beihefte. – 1932. – В. 49. – S. 197–220.
8. Zander A. Über Verlauf und Entstehung der Milchrohren des Hanfes (*Cannabis sativa* L.) / A. Zander // Flora. – 1928. – В. 23. – S. 191–218.
9. Briosi G. Intorno alla anatomic delle canapa (*Cannabis sativa* L.). Parte prima : Organi Sessnail / G. Briosi, F. Tognini // Alti. Inst. Bot. Pavia. – 1894. – Ser. 2, № 3. – P. 91–209.
10. Briosi G. Intorno alla anatomic delle canapa (*Cannabis sativa* L.). Parte seconda : Organi vegetativi / G. Briosi, F. Tognini // Alti. Inst. Bot. Pavia. – 1897. – Ser. 2, № 4. – P. 155–329.
11. Dayanandan P. Trihomes of *Cannabis sativa* L. (*Cannabaceae*) / P. Dayanandan, Peter V. Kaufman // Amer. J. Bot. – 1976. – V. 63, № 5. – P. 578–591.
12. Мигаль М. Д. Відмінності сортів за морфологічними ознаками волосків / М. Д. Мигаль, І. Л. Шульга // Луб'яні та технічні культури : зб. наук. праць. – Суми, 2012. – Вип. 2 (7). – С. 28–38.
13. Мигаль М. Д. Взаємозв'язок між вмістом канабіноїдів і морфологічними ознаками залозистих волосків / М. Д. Мигаль, І. Л. Кмець // Луб'яні та технічні культури : зб. наук. праць. – Суми, 2014. – Вип. 3 (8). – С. 55–63.
14. Hammond G. T. Morphogenesis of capitates glandular hairs of *Cannabis sativa* L. (*Cannabaceae*) / G. T. Hammond, P. G. Mahlberg // Amer. J. Bot. – 1977. – V. 64. – P. 1023–1031.
15. Ledbetrer M. C. Trichomes of *Cannabis sativa* L. as viewed with scanning electron microscope / M. C. Ledbetrer, D. Krikorian // Phytomorphology. – 1975. – V. 25. – P. 166–176.

16. Мигаль М. Д. Динаміка зміни вмісту канабіноїдів у вегетативних і генеративних органах конопель / М. Д. Мигаль, І. Л. Шульга // Луб'яні та технічні культури : зб. наук. праць. – Суми, 2012. – Вип. 2 (7). – С. 70–80.

17. Meier C. Factors influencing the yield and quality of hemp (*Cannabis sativa* L.) essential oil / C. Meier, V. Mediaville // Journal of the International Hemp Association. – 1998. – V. 5, № 1. – P. 16–20.

18. Mediaville V. Essential oil *Cannabis sativa* L. strains / V. Mediaville, S. Steinemann // Journal of the International Hemp Association. – 1997. – V. 4, № 2. – P. 80–84.

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СЕКРЕТОРНЫХ СТРУКТУР КОНОПЛИ, СВЯЗАННЫХ С ВЫДЕЛЕНИЕМ КАННАБИНОИДОВ

Мигаль Н.Д., Кмец И.Л., Мищенко С.В.

Показано механизм функционирования внутренней и внешней выделительной системы конопля в связи с выведением каннабиноидов наружу. Сообщается, что в результате процесса метаболизма растений происходит выделение побочных продуктов (секретов). Секреты накапливаются в специализированных клетках – млечниках, локализованных среди паренхимных клеток вегетативных и генеративных органов. С повышением концентрации побочных продуктов происходит их переход во внешние секреторные структуры – волоски. При созревании волосков под давлением накопленных веществ головки волосков разрываются, и секреты выходят наружу. Выделенные вещества полезны для самих растений, а также для насекомых и человека.

PECULIARITIES OF THE FUNCTIONING OF SECRETORIAL STRUCTURES OF HEMP RELATED TO THE EXCRETION OF CANNABINOID

Myhal M.D, Kmets I.L, Mischenko S.V.

The mechanism of functioning of the internal and external excretory system of hemp is shown in connection with the withdrawal of cannabinoids outwards. It is reported that as a result of the process of plant metabolism, the separation of by-products (secrets) occurs. Secrets accumulate in specialized cells, localized among the parenchyma cells of vegetative and generative organs. With the increase in the concentration of by-products, their transition to external secretory structures - hairs. When the hairs ripen under the pressure of accumulated substances, the heads of the hairs break, and the secrets come out. The isolated substances are useful for the plants themselves, as well as for insects and humans.