

Селекційно-генетичний інститут УААН

на правах рукопису

Мигаль Микола Дмитрович

Генетика статі конопель

03.00.15 - генетика

Автореферат

монографії на здобуття вченого ступеня
доктора біологічних наук

Одеса-1994

Дисертацією є монографія.

Робота виконана в Інституті луб'яних культур Української академії аграрних наук.

Офіційні опоненти:

- 1) доктор біологічних наук, с.н.с. БІЛОУСОВ Аватоліт Олександрович;
- 2) доктор біологічних наук, професор БАЛКОВ Іван Якович;
- 3) доктор біологічних наук, с.н.с. ГОНТАРОВСЬКИЙ Вячеслав Абрамійович.

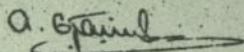
Провідна організація: Інститут рослинництва ім.В.Я.Кур'єва УАН (м.Харків).

Захист відбудеться "3" червня 1994 р. в 14:00 годин на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 020.08.01 по захисту дисертації на здобуття вченого ступеня доктора наук при Селекційно-генетичному Інституті УАН за адресою: 270036, м.Одеса-36, Овідіопольська дорога, 3.

З монографією можна ознайомитись у бібліотеці Селекційно-генетичного Інституту УАН.

Автореферат розісланий "11" квітня 1994 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради



Станкевич А.О.

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00801710 (H)

В. Стефаніка
України

Загальна характеристика роботи

Актуальність теми. Конопля - важлива технічна культура, що вирощується в основному заради цінного волокна, котре йде на виготовлення канатів, вірвовок, шпагату, мішковини, брезенту, парусини, споживачами яких є агропромисловий комплекс, морський флот, харчова промисловість та інші галузі народного господарства. З насіння одержують технічне і харчове масло, з костриці - будівельні та меблеві матеріали, хімічні речовини. З конопель виготовляють папір. Цей напрямок для України набуває особливого значення, оскільки у нас мало лісів - основного джерела сировини для паперової промисловості.

Однак, не дивлячись на важливість культури, коноплярство в нашій країні розвивається на недостатньому рівні. Таке становище пояснюється багатьма причинами. Це - специфічні біологічні особливості рослин конопель /статевий поліморфізм, перехресне запилення, вміст наркотичних речовин, двостороннє вирощування врожаю - на волокно і насіння/, відсутність коноплезбиральної техніки і складність первинної переробки волокна.

У вирощенні комплексу завдань коноплярства важливе місце посідає селекція сортів однодомних конопель, які на відміну від дводомних забезпечують одноразове механізоване збирання стеблостов. Сорти однодомних конопель, впроваджені нині у виробництво, генетично нестійкі. В потомстві однодомні коноплі спонтанно перетворюються у дводомні. З цієї причини доводиться постійно проводити бракування плосконі в насінницьких посівах однодомних конопель, на що потрібні значні затрати ручної праці. Тому дослідження генетичних особливостей статі конопель і виявлення методів підвищення ступеня константності ознаки однодомності в потомстві мають особливо актуальне значення для коноплярства.

Мета і завдання досліджень. Основна мета досліджень - на основі виявлення фенотипних і генотипних відмінностей між статевими типами дводомних і однодомних конопель визначити генетичні методи, які сприяють підвищенню ступеня константності ознаки однодомності конопель у потомстві. Для досягнення цієї мети передбачалось виконати такі завдання:

I. Вивчити статевий поліморфізм рослин конопель і особливості цвітіння їх для наукового обґрунтування і розробки рекомендацій по визначенню та обліку статевих типів, по проведенню сортопрочисток однодомних конопель і по штучному ізолюванню та

запилення рослин конопель.

2. Вивчити характер мінливості та успадкування ознак статі у статевих мутантів, у потомстві індухт-ліній, гібридів і популяцій конопель для розробки теорії генотипного визначення статі й виявлення методів підвищення ступеня закріплення ознаки одностатевості в потомстві.

3. Вивчити особливості фенотипного, генотипного та цитоембріологічного прояву ознак генної чоловічої стерильності конопель у природних умовах, обґрунтувати й розробити спосіб практичного застосування чоловічостерильних ліній в селекції.

Наукова новизна і практична цінність роботи. В результаті проведення порівняльних досліджень статі конопель удосконалено класифікацію статевих типів, яка об'єктивно відображає фенотипний та генотипний взаємозв'язок між дводомними й однодомними рослинами.

Вперше розроблено цілісну теорію генотипного визначення статі дводомних і однодомних конопель, використання якої дає змогу пояснювати та прогнозувати характер розщеплення потомства зразків конопель різного походження на окремі статеві типи.

Додатково до вже відомих джерел одержання нового селекційного матеріалу однодомних конопель доведено практичну можливість використання таких методів, як споріднене розмноження матірки та плосконі дводомних конопель, добір статевих мозаїків, одержання гібридів типу однодомні коноплі × дводомні та дводомні коноплі × дводомні × однодомні/.

Вперше виявлено факти спонтанної появи апоміксісних рослин дводомних конопель, які мають гаплоїдний набір хромосом.

На основі порівняльних фенотипних, генотипних і цитоембріологічних досліджень статевих типів конопель у контексті загальноприйнятих положень філогенезу експериментально обґрунтовано напрямок еволюційного розвитку статевих ознак у такій послідовності: гермафродити → однодомні рослини → дводомні рослини.

Повністю новими є результати досліджень з генної чоловічої стерильності конопель.

Розроблено п'ять методичних рекомендацій, які знайшли застосування в селекції і наслідництві: визначення та облік статевих типів конопель, сортопрочищення однодомних конопель, штучна ізоляція та запилення рослин конопель, методи закріплення ознаки одностатевості в потомстві, практичне використання спадкової чоловічої

стерилі: сті однодомних конопель.

Створено шість чоловічостерильних ліній конопель, які були використані або використовуються зараз як материнські форми при гібридизації без затрат ручної праці на кастрацію чоловічих квіток: Однодомні 2Л1, ПДО-ІЛ2, ПДО-ІЛ3, Однодомні 5Л4, Глухівські ІОЛ5, ПДО-ІЛ6.

Одержано ліній однодомних маскулінізованих конопель ПДО-ІМ, котра в багатьох дослідах слугує як об'єкт порівняльного вивчення фемінізованих і маскулінізованих статевих типів однодомних конопель, а також як вихідна форма для схрещування при створенні нового селекційного матеріалу.

Створено дві лінії з трьома листками в стеблових вузлах рослини /замість двох у звичайних рослин/ - Глухівські ІОТ і Однодомні Т, які характеризуються підвищеним урожаєм волокна.

В опіточному і контрольному розсадниках вивчено понад 34 гібриди, одержані в результаті схрещування вихідних форм конопель різного селекційного та географічного походження. На базі одного з них /Кіровські дводомні х 'Утант 2/ створено сорт Однодомні 8, який пройшов трирічне селекційне сорто випробування і визнаний найшвидшезрілим з усіх існуючих нині сортів однодомних конопель. Крім того, він має суттєві переваги за показниками урожаю волокна порівняно з контрольним сортом.

Пошукувач є співавтором сорту конопель Швидшезрілий, які передані в держсортвипробування.

Апробація роботи. Результати досліджень заслуговувались і обговорювались на засіданнях Вченої ради Інституту луб'яних культур /щорічно/, на Всесоюзних координаційних нарадах з проблем розвитку коноплярства в 1976, 1978, 1979, 1981-1987, 1989, 1991 рр., на П'ятій всесоюзній нараді з ембріології рослин /м.Кишинів, 1971/, на Третньому з'їзді генетиків і селекціонерів України /м.Київ, 1976 р./ на засіданні Вченої ради агрономічного факультету Сумського с.-г. інституту /1993 р./ і на засіданні бюро Відділення рослинництва УААН /м.Київ, 1993 р./.

Теоретичне і практичне досягнення з генетики статі конопель пропагувались у формі взаємобміну досвідом і науковою інформацією із зарубіжними вченими різних країн: Чехословачія /Науково-дослідний інститут зернових культур, 1966 р. та Інститут ботаніки, 1969, 1970 рр./, Угорщина /Науково-дослідний інститут сільськогосподарства, 1972, 1981, 1984, 1987 рр./, Франція /1977 р./, США /Науково-дослідний інститут фармакології, 1991, 1992, 1993 рр./.

та Інститут наукової інформації, 1992 р./, Голандія /Науково-дослідний центр селекції рослин, 1991 р. та Центр агробіологічних досліджень, 1991 р./, Польща /Інститут природних волокон, 1992 р./, Мексика /Мексиканський університет, 1993 р./, Словачія /1993 р./, Канада /Університет Дур'є, 1993 р./.

Результати досліджень з генетики статі конопель і впровадження їх в селекційно-насінницьку практику демонструвались на Виставці досягнень народного господарства СРСР, за що автор був нагороджений Головним комітетом ВДНГ срібною медаллю /1991 р./.

Структура роботи. Монографія загальним обсягом 212 стор. вміщує 57 таблиць, 14 малюнків, які включають 60 фотознімків, і бібліографічний список, що складає 191 назву. Книга має три глави. В кінці кожної з них показано практичне значення результатів теоретичних досліджень. У заключній частині підведено підсумки роботи та висловлено погляди щодо подальшого напрямку розв'язання проблеми статі конопель.

По темі з генетики статі конопель, крім монографії, автором надруковано 54 наукові праці. Більше половини їх вміщено на сторінках журналів "Генетика", "Цитологія і генетика", "С.-х. біологія".

На захист виносяться такі основні положення:

1. Статевий подиморфізм рослин конопель за фенотипними ознаками, обумовлений специфічними особливостями цитогенетичного механізму визначення статі.

2. Цитогенетичний механізм визначення статі конопель, представлений складною взаємодією генетичних факторів статевих хромосом і аутосом.

3. Чоловічостерильні форми конопель, виявлені в природних умовах, успадковуються за монофакторним типом.

Матеріал, методи та умови досліджень

Дослідження проблеми статі конопель здійснювали у ВДІ дуб'яни: культур протягом 1963-1990 ор. Для цього було задучено

більше сотні зразків дводомних і однодомних конопель різного географічного та селекційного походження.

Вивчення особливостей статевого поліморфізму проводили візуально на лініях, сортах і гібридах конопель, вирощених у звичайних польових умовах. Пилок пророщували на штучному живильному середовищі - суміш 2,5-5,0%-ного цукру /глюкози або сахарози/ і 0,25%-ного агар-агару, розчинених у дистильованій воді.

Парні схрещування та самозапилення індивідуальних рослин конопель проходили згідно спеціально розробленому нами методу, пристосованому до умов вегетаційного домика. Схрещування зразків конопель на популяційному рівні виконували в полі на ізольованих ділянках. Для самозапилення статевих типів дводомних конопель добивались появи на них генеративних органів протилежної статі методом обробітку рослин водним розчином фізіологічно активних речовин: плоскіні - етрелом, матірку - гібереліном.

Вихідні рослини конопель із генною чоловічою стерильністю виявлені в природних умовах. Визначення типу успадкування цієї ознаки установлювали за допомогою застосування класичних методів парних реципрокних та повторних /аналізуючих/ схрещувань рослин. Цитогенетичні особливості чоловічостерильних квіток порівняно з фертильними досліджували на постійних препаратах, виготовлених за загальновідомими методиками мікроскопії.

Основним критерієм доказу установлених типів успадкування співвідношення статевих типів конопель та співвідношення фертильних і стерильних рослин є показник χ^2 -квадрата.

Зміст роботи

Статеві типи конопель і біологія їх цвітіння

Класифікація статевих типів. У дводомних конопель не існує ніяких труднощів у визначенні статевих відмінностей між рослинами. Плоскінь завжди має розріджений тип суцвіття і тільки чоловічі квітки, а матірка - компактний тип суцвіття і тільки жіночі квітки. Статевий поліморфізм рослин спостерігається в популяції однодомних конопель. Рослини однодомних конопель по первинних і вторинних ознаках настільки різноманітні, що без систематизування їх просто неможливо розібратися в цьому явдді ні з теоретичного, ні з практичного погляду. Для статевих типів однодомних конопель характерна наявність різного ступеня компактності

суцвіття - від щільного /фемінізованого/, як у матірки, до розрідженого /маскулінізованого/, як у плосконі, і різного співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті, чим і визначаються особливості статевого поліморфізму.

Основним недоліком перших класифікацій статевих типів однодомних конопель /М.М.Гришко, 1935, 1937/ є те, що в них поряд з чоловічими і жіночими квітками враховувались і двостатеві інтерсексуальні квітки /про них буде сказано далі/, що суперечить загальній цитоємбріологічній концепції систематизації рослин по ознаках статі /С.Л.Кордом, Г.І.Глушенко, 1976/. В подальших класифікаціях поділ популяції на статеві типи з компактним і розрідженим габітусом та з різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у суцвітті або не повністю відображається фенотипна та генотипна суть статевого поліморфізму, або вони громіздкі й незручні для практичного користування /М.М.Гришко, 1940; Х.Нойер, Р.Зентбун, 1943/.

З урахуванням позитивних моментів уже відомих класифікацій та результатів досліджень з генетики статі конопель, одержаних в останні роки, нами запропоновано удосконалений варіант класифікації, який найбільш повно показує взаємозв'язок фенотипних ознак статі дводомних і однодомних рослин конопель /табл.І/. Це стало можливим завдяки виділенню таких статевих типів, як справжні однодомні фемінізовані рослини, плоскінь і матірка однодомних конопель, які показують діаметрально протилежний напрямок зміни співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті від типово однодомних до роздільностатевих рослин у контексті генотипної диференціації популяції.

Фенотипні відмінності статевих типів. Дослідження показують, що бутони, листочки оцвіттини й пелюстки чоловічої квітки у плосконі коротші, але ширші порівняно із статевими типами однодомних фемінізованих конопель. Квітковіжка значно довша у чоловічих квіток плосконі. У маскулінізованих статевих типів однодомних конопель чоловічі квітки зовні дуже схожі на квітки плосконі, але вони помітно менші за розміром. По довжині квітковіжок вони займають проміжне положення між фемінізованими статевими типами однодомних конопель і плоскінь, але з помітним наближенням до перших.

Чоловічі квітки плосконі розміщуються у суцвітті рідко, легко розкривається і сильно пилять. У рослин ж однодомних конопель

Таблиця I

Класифікація статевих типів конопель по фенотипних ознаках

Співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті	Фемінізована група		Маскулінізована група	
	Статевий тип	Його скорочене позначення	Статевий тип	Його скорочене позначення
	Дводомні коноплі			
Тільки жіночі квітки	Матірка	М	-	-
Тільки чоловічі квітки	-	-	Плоскінь	П
	Однодомні коноплі			
Тільки жіночі квітки	Матірка однодомних конопель	МСК	Маскулінізована матірка	ММ
Переважає жіночих квіток	Однодомна фемінізована матірка	ОФМ	Однодомна маскулінізована матірка	ОММ
Приблизно однакове співвідношення чоловічих і жіночих квіток	Справжні однодомні фемінізовані рослини	СОФР	Справжні однодомні маскулінізовані рослини	СОМР
Переважає чоловічих квіток	Однодомна фемінізована плоскінь	ОФП	Однодомна маскулінізована плоскінь	ОМП
Тільки чоловічі квітки	Фемінізована плоскінь	ФП	Плоскінь однодомних конопель	ПОК

фемінізованого типу тичинкові квітки розміщуються в суцвітті дуже щільно, внаслідок чого вони слабо розкриваються, пилок у значній кількості не висипається із пиляків. Чоловічі квітки частіше не опадають, засихають на місці прикріплення і в сиру погоду часто гниють у суцвітті.

У матірки та статевих типів однодомних фемінізованих конопель у цілому формується менша висота стебла, більший діаметр стебла, більша облистяність стебла /особливо суцвіття/ більша довжина черешка листка, більша кількість долей листової пластинки і більша площа листової пластинки порівняно з плоскінню та статевими типами однодомних маскулінізованих конопель.

Описані відмінності морфологічних ознак рослин конопель дуже важливо знати для використання їх при визначенні, обліку та бракуванні статевих типів у різні фази вегетації.

Біологія цвітіння. Лочаток і кінець цвітіння чоловічих і жіночих квіток дводомних конопель приблизно збігаються. У однодомних же конопель розрив між фазами початку цвітіння чоловічих і жіночих квіток у межах одного суцвіття сильно змінюється в залежності від статевого типу. У індивідуальних рослин однодомної фемінізованої матірки частіше жіночі квітки зацвітають раніше чоловічих, розрив може досягати 20 днів, або ці фази майже збігаються. У справжніх однодомних фемінізованих рослин, навпаки, першими зацвітають чоловічі квітки /в середньому на 10-15 днів/. У суцвітті однодомної фемінізованої плоскіні чоловічі квітки розкриваються набагато раніше, ніж жіночі, у окремих рослин розрив доходить до 60 днів. Такі рослини повноцінного насіння не дають. Однодомна фемінізована плоскінь та фемінізована плоскінь цвітуть до наступу осіннього похолодання.

У дводомних конопель окремі рослини формують 20533-30627 чоловічих і 5106-496 жіночих квіток. У статевих типів однодомних конопель відповідно 0-26949 і 0-4850 квіток. В одній чоловічій квітці різних статевих типів однодомних і дводомних конопель формується 393-577 тис. пилинок. Властивість конопель утворювати таку велику кількість пилюк їх зерен наслідок історичного розвитку даного виду. Приймочки жіночих квіток гол.зподібні, ледве помітні, а пилюкові зерна др.бні. Тому ймовірність попадання пилюк на приймочки дуже низька. Така невідповідність компенсується тим, що рослини дають дуже багато пилюк, який легко розноситься вітром.

Середній розмір пилинок різних сортів конопель змінюється в межах 25,7-33,3 мкм. Пилінки мають округлу форму, на поверхні якої є слабпомітна текстура, представлена дрібними крапками. Екзина навкоти пори потогчена у вигляді навколопорового валіка, який помітно виступає над поверхнею пилкового зерна. Пилінки конопель формують в екзині від 1 до 6 проросткових пор. Розміщуються вони на пилкових зернах закономірно /по екваторіальній лінії на однаковій відстані одна від одної/ або безладно. Найбільш часто зустрічаються пилінки із трьома симетрично розташованими екваторіальними порами. У однодомних конопель у порівнянні з дводомними пилокві зерна дрібніші й менш вирівняні по розміру, спостерігається велика кількість чотирьохпорових пилинок і пилинок з безладним розташуванням порових отворів.

У дводомних конопель пилок має вищі показники життєздатності та швидкості росту пилкових трубок /табл.2/. А це означає, що пилок дводомних конопель є більш конкурентоспроможним: у випадку одночасного попадання на прийомку жіночої квітки пилкових зерен плосконі й однодомної рослини у пилкових трубках плосконі є більше шансів першими досягти зародкового мішка і здійснити запліднення.

У конопель дуже поширене явище тератології генеративних органів. При цьому спостерігається велика різноманітність тератологічних перетворень окремих елементів квіток. В цілому можна виділити дві форми прояву тератології квіток різного походження: онтогенетична інтерсексуальність, яка властива винятково однодомним статевим типам, і гермафродитні /інтерсексуальні/ рослини, що спонтанно виникають у популяції дводомних і однодомних конопель.

На однодомних рослинах, крім чоловічих та жіночих квіток, розвиваються двостатеві інтерсексуальні квітки. Поява їх обумовлена особливостями онтогенетичної зміни первинних ознак статі. На квітконосних пагонах суцвіття рослин у міру їх росту типи квіток закладаються в такій послідовності: чоловічі → двостатеві → жіночі. Двостатеві квітки показують послідовні стадії переходу від чоловічих квіток до жіночих, що супроводжується поступовим перетворенням листочків оцвітини чоловічої квітки в листочки оцвітини жіночої квітки, а пиляків - у маточки. Маточки різного ступеня розвитку виникають із верхньої, середньої та нижньої частин пиляка, а також з'являються у вигляді самостійних утворень

на місці одного з пиляків. Фертильними можуть бути самостійні маточки або маточки, які виникають із тканини нижньої частини пиляка.

Гермафродитів у звичайному ботанічному розумінні у конопель не існує. Зустрічаються окремі рослини тільки із двостатевими квітками, однак ці квітки розвиваються ненормально. Тому такі рослини конопель правильніше називати не гермафродитами, як іноді іменують їх у літературі, а інтерсексуальними, бо другий термін розкриває поняття, вказуючи на аномальність генеративних органів. Відхилення в розвитку генеративних органів інтерсексуальних рослин зовнішньо проявляються по-різному:

1. Із бутонів чоловічих квіток виходять маточки, які утворюються замість пиляків. На пізніших стадіях розвитку квіток листочки оцвітини розростаються і деформуються, частково перетворюючись у листочки оцвітини жіночої квітки.

2. Бутони чоловічих квіток роздуті, бо, крім пиляків, у них утворюються маточки, які не виходять на поверхню, а скручуються всередині бутона.

3. Бутони чоловічих квіток слабо розвинені, зморшкуваті. Чоловічі й жіночі генеративні органи в них знаходяться в редукованому стані.

4. Листочки оцвітини чоловічої квітки коротші тичинок, кількість пиляків менше норми, верхня частина їх лідмирає. На листочках оцвітини та пиляках утворюються приймочкоподібні вирости.

Таблиця 2

Відмінність дводомних та одnodомних конопель щодо життєздатності пилюку та шкідкості росту пилюкових трубок за добу

Сорт	Всього пилюкових зерен	В тому числі життєздатних, %	Швидкість росту пилюкових трубок МКМ
Двodomні коноплі			
СОП	200	97,5	261,5±10,1
Південні черкаські	200	95,5	258,3±10,0
ГД-6	200	94,5	242,5±8,4
Однодомні коноплі			
Однодомні 2	200	86,0	190,0±8,9
Однодомні бернбургські	200	85,0	186,5±8,8
Південні однодомні	200	86,5	182,5±10,2

Тератологічні квітки інтерсексуальних рослин або зовсім не розкриваються, або розкриваються лише частково і поступово набувають виродливого вигляду. У такому стані квітки засихають і осипаються. Зміна статі квітки у конопель завжди проходить у напрямку перетворення чоловічих генеративних органів у жіночі. Доказових прикладів зворотного явища немає. Чоловічі та жіночі генеративні органи двостатевих квіток мають високий ступінь стерильності й фактично рідко дають життєздатне насіння.

Генотипне визначення статі конопель

При розробці теорії генотипного визначення статі конопель були використані основні положення фундаментальних робіт К. Коренса та Р. Гольшмідта стосовно природи статевих відмінностей живих організмів, а також результати досліджень М. М. Гришка, Р. Зенгбуша, В. Гофмана і К. Келера безпосередньо з генетики статі конопель. Згідно з даними цих авторів, у визначенні статі конопель задіяні гени не тільки статевих хромосом, але й аутосом. Однак при цьому наводяться суперечливі тлумачення щодо генетичної суті статевого поліморфізму. В цілому, незважаючи на неузгодженість відомих даних, можна зробити такий загальний висновок. Габітус суцвіття конопель контролюється генами статевих хромосом, а тип квітки - факторами аутосом, які мають різну статеву силу. Ми також приєднуємося до цієї думки, але на відміну від своїх попередників показуємо не загальні передбачення чи окремі моменти поліфакторного контролю статі, а повну систему взаємодії генетичних факторів статевих хромосом і аутосом, яка розкриває природу поліморфізму рослин конопель по габітусу та співвідношенню чоловічих і жіночих квіток у суцвітті. Розробці теорії генотипного визначення статі конопель сприяли одержані нами багаторічні дані по визначенню характеру зміни ознак статі статевих мутантів, гібридів, унукхтліній і популяцій різних зразків конопель.

Статеві мутанти і загальна теорія генотипного контролю статі конопель. У конопель виявлено статеві мутанти двох типів - соматичні /статеві мозаїки/ і генеративні /однодомні рослини, що спонтанно виникають у популяції дводомних конопель/. Статевий мозаїк-рослина, в суцвітті якої з'являються ділянки різних статевих типів. Ми вперше звернули особливу увагу саме на ці рослини, бо вони найяскравіше і найточніше показують частоту і напрямку мутації генів. Нами було зібрано, описано і піддано аналізу

314 статевих мозаїків. Дані табл.3 свідчать, що статеві типи конопель змінюються в різних напрямках. У матірки дводомних конопель з"являються пагони плосконі, на плосконі - пагони матірки. Дводомні статеві типи перетворюються в одnodомні й навпаки. Однак частота зміни окремих статевих типів неоднакова. Матірка та рослини одnodомних фемінізованих конопель змінюються набагато частіше, ніж плоскінь і рослини одnodомних маскулінізованих конопель.

Частота з"явлення статевих мозаїків у популяції конопель низька й становить 0,005-0,012% в залежності від об"єкту дослідження. Порівняльне вивчення в потомстві мутантних пагонів мозаїків і звичайних рослин одного і того ж статевого типу показало, що характер розщеплення рослин по статевих ознаках у них близькі. Отже, вони мають схожі генотипи, незважаючи на їх різне походження.

У посіві дводомних конопель вищеплюється 0,003-0,010% рослин одnodомних конопель. Співвідношення статевих типів у потомстві соматичних і генеративних мутантів приблизно однакове, що свідчить про генетичну схожість їх.

Виникнення статевих мутантів конопель показує, в якому напрямку і з якою частотою відбуваються в популяції мутаційні зміни одних генів у інші. Ця особливість стала одним із ключових моментів розробки теорії генетичного контролю статі конопель. При цьому ми виходимо з того, що стать у дводомних і одnodомних конопель детермінується генами статевих хромосом і генетичними факторами аутосом загального комплексу *AG*. Зміна характеру взаємодії між ними внаслідок мутацій і є причиною виникнення статевого поліморфізму рослин одnodомних конопель.

У плосконі та матірки дводомних конопель тип квітки та габітус суцвіття стійко передаються потомству. Ці ознаки контролюються генами, які знаходяться в гомологічних ділянках статевих хромосом, входять в одну групу зчеплення і діють як одна спадкова одиниця. В *Y* - хромосомі містяться домінантні алелі генів:

I - ген, який контролює розріджений тип суцвіття і *M* - ген-реалізатор чоловічої статі. В *X* - хромосомі локалізовані рецесивні алелі цих генів, зокрема, *i* - ген, який визначає компактний тип суцвіття, і *F* - ген-реалізатор жіночої статі. В аутосомах знаходяться дві пари алельних факторів загального комплексу *AG*: *A* - фактор, який обумовлює розвиток чоловічих квіток, і *G* - фактор, який обумовлює розвиток жіночих квіток. В диплоїдних клітинах

Частота появи статевих мозаїків дводомних та
однодомних конопель

Вихідний статевий тип	Мутантний статевий тип	Кількість рослин	
		Число	%
Двodomні коноплі			
Матірка	Плоскінь	68	21,66
	Статевий тип однодомних маскулінізованих конопель	104	33,12
	Статевий тип однодомних фемінізованих конопель	6	1,91
Плоскінь	Матірка	3	0,95
	Статевий тип однодомних маскулінізованих конопель	4	1,27
	Статевий тип однодомних фемінізованих конопель	1	0,32
Однодомні коноплі			
Рослини однодомних фемінізованих конопель	Плоскінь	44	14,01
	Статевий тип однодомних маскулінізованих конопель	80	25,48
Рослини однодомних маскулінізованих конопель	Матірка	2	0,64
	Статевий тип однодомних фемінізованих конопель	2	0,64
В с ь о г о		314	100

вони представлені набором $AAGG$, в гаплоїдних $-AG$. Сполучення статевих клітин різної сили /валентності/ при заплідненні AG, Ag, aG і ag , де $A > a$ і $G > g$, дає такі генотипи рослин:

♀ \ ♂	AG	aG	Ag	ag
AG	$AAGG$	$AaGG$	$AAgG$	$AaGg$
aG	$AaGG$	$aaGG$	$AaGg$	$aaGg$
Ag	$AAgG$	$AaGg$	$AAgg$	$Aagg$
ag	$AaGg$	$aaGg$	$Aagg$	$aagg$

Гени-реалізатори статі дводомних конопель самі по собі не визначають тип квітки, але вони пригнічують дію факторів протилежної статі загального комплексу, тобто є генами-інгібіторами. Ген M пригнічує фактори G незалежно від його валентності й забезпечує реалізацію фактора A , що веде до формування чоловічих квіток. Ген F , навпаки, пригнічує фактор A і сприяє реалізації фактора G , внаслідок чого на рослинах формуються жіночі квітки. Гени IM домінують по відношенню до факторів iF , що й визначає теоретичне співвідношення рослин чоловічої і жіночої статі $I:I$ у відповідності до розходження статевих хромосом у мейозі.

Зміна однієї статі другою в онтогенезі рослини показує, що у випадку з'явлення мутантної плосконі на матірці вихідні рецесивні алелі iF переходять у стан відповідних домінують алелів IM , а при виникненні матірки на плосконі відбувається зворотний процес - $IM \rightarrow iF$. Поява статевих типів однодомних конопель пов'язана з мутацією генів статевих хромосом як матірки, так і плосконі та переходом їх у новий стан: $iF \rightarrow i_m F_m$ і $IM \rightarrow I_m M_m$ /індекс m означає алелі однодомних конопель/. Ці гени утворюють безперервний ряд множинних алелів: $i_m F_m = i_m^1 F_m^1 < i_m^2 F_m^2 < \dots < i_m^n F_m^n (iF)$ і $I_m M_m = I_m^1 M_m^1 > I_m^2 M_m^2 > \dots > I_m^n M_m^n (IF)$. Гени-реалізатори при цьому інактивуються, внаслідок чого в силу вступають фактори аутосом загального комплексу, які в залежності від валентності й детермінують співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті статевих типів однодомних конопель. Множинний

алелізм гена $i_m F_m$ приводить до виникнення різноманітності рослин по габітусу. Алелі з більш високими ступенями домінують над алелями з нижчими ступеннями. Алелі IM домінують над усіма іншими алелями. Інакше кажучи, мутаційна мінливість має домінантну направленість. Стать однодомних рослин по суті залежить не від того, в яких комбінаціях сплучаються в генотипі статеві хромосоми X і Y , а від того, які знаходяться в них алелі статі. Однак слід нагадати, що частота мутації генів iF X -хромосоми в багато разів вища в порівнянні з мутацією генів IM Y -хромосоми.

Загальна картина взаємодії генетичних факторів статевих хромосом і аутосом по окремих статевих типах дводомних і однодомних конопель показана в табл. 4.

Яскравим підтвердженням фенотипного прояву множинного алелізму генів статевих хромосом і домінантної направленості зміни їх слугують такі факти. У однодомних конопель спостерігається безперервний ряд рослин від компактних типу матірки до розріджених типу плосконі. Особливо це наочно проявляється в посіві однодомних конопель тоді, коли в ньому незадовільно проводиться бракування рослин по статевих ознаках. Матірка в потомстві однодомних конопель сама по собі поступово зникає навіть у випадку її відбору, а плоскінь постійно вищеплюється, незважаючи на систематичне видалення її з посіву до початку цвітіння.

На різну валентність аутосомних факторів A і G указує неоднакове співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті однодомних особин.

Генетичне визначення статі дводомних конопель. У потомстві сімей, гібридів дводомних конопель, одержаних в результаті парного схрещування рослин, сімей, взятих із популяції, і особливо сортів у цілому фактичне співвідношення чоловічих і жіночих рослин часто не збігається з теоретично очікуваним 1:1 /табл. 5/. Показник χ^2 -квадрата взагалі збільшується із збільшенням чисельності вибірки.

Часті відхилення фактично одержаних даних по співвідношенню статевих типів свідчать про те, що це явище закономірне, і що воно пояснюється утворенням неоднакової кількості пилкових зерен із задатками чоловічої та жіночої статі, неоднаковою життєздатністю гамет різної статі та неоднаковим виживанням чоловічих і жіночих рослин в онтогенезі /М. М. Гришко, 1935; В. Гофман, 1947;

Таблиця 4

Генотип рослин дводомних і однодомних конопель по факторах статі
статевих хромосом і аутосом

Статевий тип	Гени статевих хромосом	Фактори аутосом
	Дводомні коноплі	
М	$iiFF$	} $aaGG, aaGg, AaGG, AAGG,$ $AaGg, AAGg, AAgg, Aagg, aagg$
П	$iIFM$	
	Однодомні коноплі, які виникають із матірки	
МОК, ММ	} $i_m i_m F_m F_m$ $i_m F_m = i_m^1 F_m^1 < i_m^2 F_m^2 < \dots < i_m^n F_m^n (IM)$	$aaGG, aaGg$
ОФМ, ОММ		$AaGG$
СОФР, СОМР		$AAGG, AaGg$
ОФП, ОМП		$AAGg$
ФП, ПОК		$AAgg, Aagg$
	Однодомні коноплі, які виникають із плосконі	
МОК, ММ	} $i_m I_m F_m M_m$ $i_m F_m = i_m^1 F_m^1 < i_m^2 F_m^2 < \dots < i_m^n F_m^n (IM)$ $I_m M_m = I_m^1 M_m^1 > I_m^2 M_m^2 > \dots > I_m^n M_m^n (iF)$	$aaGG, aaGg$
ОФМ, ОММ		$AaGG$
СОФР, СОМР		$AAGG, AaGg$
ОФП, ОМП		$AAGg$
ФП, ПОК		$AAgg, Aagg$

К.В.Квітко, 1961/. Такі причини цілком можливі, але реальність їх доведена далеко недостатньо.

Таблиця 5

Співвідношення статевих типів сортів дводомних конопель

Сорт	Всього рослин	В тому числі плосконі, %	χ^2 при 1:1
Єрмаковські місцеві	1936	43,80	29,75
Глухівські 10	9270	48,07	13,83
Глухівські 10 жовтостебельні	1069	44,90	11,11
ПД-8	8926	46,68	39,26
ПД-9	10231	47,42	27,15
Дніпровські 4	1016	46,85	4,08
Дніпровські 5	1150	47,83	2,17
Краснодарські 35	522	44,64	6,00
Південка	619	47,17	1,98
Кубань	543	44,94	5,57

На зміну співвідношення статевих типів дводомних конопель, звичайно, в певній мірі впливають установлені нами реципрокні мутації генів статевих хромосом. Виявлено також, що на визначенні ознаки статі конопель діють гени, які контролюють морфологічні ознаки листків. Але це не основні чинники зміни співвідношення плосконі й матірки. У дводомних конопель частіше всього переважають жіночі рослини, кількість яких у окремих сімей досягає дуже високих показників. Наприклад, у сорту ПД-9 виявлено одну сім'ю із відношенням жіночих і чоловічих особин 99,08 : 0,92%. Думається, що найбільш вірогідною причиною постійної переваги матірки є взаємодія генетичних факторів ядра із спадковими структурами цитоплазми материнської рослини. У конопель ця проблема залишається невивченою.

Чоловічі та жіночі рослини дводомних конопель потенційно двостатеві, що обумовлено наявністю в їх генотипах факторів статі AG-комплексу. Остатні наочню підтверджуються такими дослідженнями. Обробка статевих типів дводомних конопель фітогормонами /жіночі - гібереліном, чоловічі - етрелом/ веде до з'явлення на рослинах генеративних органів протилежної статі. У матірки при цьому ген-реалізатор F_m переходить в стан F_m , внаслідок

• чого фактор A проявляється фенотипно у вигляді формування чоловічих квіток. Найлегше піддаються мінливості жіночі рослини з максимальною валентністю аутосомних факторів чоловічої статі $/AA/$, менш легко - з середньою валентністю $/Aa/$ і менше всього - з низькою валентністю $/aa/$. У плосконі механізм зміни статі проходить аналогічно матірці, але в протилежному напрямку. Ген-реалізатор чоловічої статі M переходить у стан M_m , який втрачає силу й не може пригнічувати фактор G . Останній у зв'язку з цим реалізується у вигляді з'явлення в суцвітті жіночих генеративних органів. Ефект фемінізації плосконі залежить від валентності аутосомних факторів жіночої статі вихідних форм $/Gg > Gg > gg /$. Ознаки однодомності, одержані шляхом впливу на рослини матірки і плосконі фітогормонами, частково передаються потомству.

Самозапилення однієї рослини матірки однією рослиною плосконі на протязі кількох послідовних поколінь приводить до того, що, починаючи з другого покоління, в потомстві з'являються однодомні фемінізовані особини, чисельність яких у наступних генераціях збільшується. Спостерігається процес розкладання популяції на лінії з різними генотипами по ознаках статі: жіночу, чоловічу та однодомну. При цьому гени статевих хромосом плосконі, які знаходяться в гетерозиготному стані $/iIFM /$, поступово переходять у гомозиготний стан матірки $/iiFF/$. Однодомні рослини $/im'imFmFm /$ з'являються як проміжні форми в процесі гомозиготизації ознак статі конопель. Посилення ознак жіночої статі в потомстві в даному разі найвідогідніше пов'язане з впливом цитоплазматичних факторів материнських рослин.

Генетичне визначення статі однодомних конопель. При самозапиленні індивідуальних однодомних рослин конопель потомство першого покоління дає різноманітні статеві типи, в тому числі плосконі і матірку. Повторні самозапилення однодомних рослин у 2-3 поколіннях забезпечують одержання гомозиготного матеріалу по статевих ознаках - всі рослини однодомні. Однак при подальшому вільному розмноженні ліній у 2-3 поколіннях з'являються перші екземпляри плосконі. При умові бракування їх константність ознаки однодомності підтримується на досить високому рівні.

Вивчення сортів однодомних конопель свідчить, що всі зони характеризуються наявністю статевого поліморфізму /табл.6 /.

Таблиця 6

Співвідношення статевих типів сортів однодомних конопель фемінізованого типу

Сорт	Всього рослин	В тому числі, %						ММ + ОММ + СОМР + ОМТ	ПОК
		МЖ	ОЖ	СОЖР	ОЖП	ЖП			
ПДО-1	752	2,13	53,99	22,34	17,82	1,60	0,26	1,86	
ПДО-4	624	5,13	60,26	17,95	10,57	1,60		4,49	
ПДО-16	640	2,18	54,30	18,13	16,25	3,44		5,62	
ПДО-19	556	3,24	59,71	25,18	10,43	1,08		0,36	
ПДО-23	518	4,25	76,29	13,51	3,09	0,39	0,77	2,70	
ПДО-26	499	2,20	73,15	16,83	5,01	0,40		2,41	
ПДО-27	813	0,62	10,58	24,35	37,52	12,79	6,27	7,87	
ПДО-28	577	2,43	70,54	13,52	4,33	0,69	1,73	6,76	
ПДО-29	431	3,02	67,29	19,72	8,12	0,46		1,39	
ПДО-30	637	2,51	74,57	13,81	7,07			2,04	
ПДО-33	487	5,54	62,83	14,58	12,32		2,06	2,67	
ПДО-38	650	0,92	41,69	33,39	18,15	0,31	2,00	3,54	
Сморостиглі	485		70,31	20,82	5,57		2,89	0,41	
Однодомні жовтостобельні	407	3,93	66,34	19,41	4,18		0,49	5,65	
Пензенські одностомі	584	5,99	58,39	21,06	8,06		0,69	5,82	
Золотоніські II	591	2,54	57,36	25,72	11,34			3,04	
Золотоніські I3	480	1,88	66,25	16,88	13,75		0,62	0,62	
Дніпровські 6	718	19,36	44,01	13,51	7,80	0,84		14,48	
Дніпровські 7	417	7,67	62,11	16,31	13,19			0,72	
Кавказські	457	45,82	1,97	0,66	2,19	35,01	11,38	1,97	

Крім статевих типів однодомних конопель, вищеплюється плоскінь в кількості 0,36–14,48%. Вміст плосконі та інших небажаних статевих типів у посіві однодомних конопель у значній мірі залежить від того, наскільки витримуються строки і якість проведення сортопрочисток у селекційних розсадниках і в насінницьких посівах.

Установлено, що плоскінь і матірка однодомних конопель по успадкуванню ознак статі не ідентичні статевим типам дводомних конопель. Якщо схрещування рослин дводомних конопель дає тільки чоловічі та жіночі особини, то при схрещуванні матірки й плосконі однодомних конопель, крім вихідних форм, вищеплюються однодомні рослини.

В результаті вільного запилення дводомних і однодомних конопель співвідношення статевих типів вихідних сортів змінюється по-різному. У сорту однодомних конопель кількість однодомних особин різко зменшується і збільшується чисельність матірки і плосконі. У дводомних же конопель співвідношення статевих типів суттєво не змінюється. На протязі 8 генерацій сумісного вирощування сортів вміст однодомних рослин у популяції дводомних конопель становить всього лише 0,11–1,31%.

Розмноження однодомних конопель в умовах ізоляції, але без бракування плосконі та інших негативних статевих типів показує, що однодомні коноплі за 3–4 генерації майже повністю стають дводомними.

В цілому експериментальні дані про успадкування статевих типів однодомних конопель підтверджують теоретичні положення про складну взаємодію генетичних факторів статевих хромосом і аутосом. Так, у потомстві самозапилених рослин однодомних конопель виявлено діаметрально протилежну направленість зміни ознак статі. У справжніх однодомних фемінізованих рослин ознака однодомності найбільш стійка, що обумовлюється збалансованістю аутосомних факторів *A* і *G*, валентність яких приблизно однакова. У потомстві однодомної фемінізованої матірки посилюються ознаки жіночої статі, вищеплюється найбільша кількість матірки як наслідок кумулятивної /сумісної/ взаємодії однієї значущих по статі генетичних факторів статевих хромосом і аутосом – алелей, які контролюють компактний тип суцвіття, і фактора *G* високої валентності. У потомстві однодомної фемінізованої плосконі, навпаки, посилюються ознаки чоловічої статі. Особливо помітна мінливість спостерігається у однодомної фемінізованої плосконі

з невеликою кількістю жіночих квіток /майже фемінізована плоскінь/. В цьому випадку, крім плосконі та типових маскулінізованих рослин однодомних конопель, вистежуються особини з напівмаскулінізованим /проміжним/ типом суцвіття. Одержане співвідношення статевих типів є результатом конкуруючої взаємодії неоднозначних факторів чоловічої і жіночої статі. Зокрема, аутосомний фактор *A* високої валентності частково домінує над алелями статевих хромосом, які відповідають за формування компактного суцвіття. Спостерігається спадково обумовлена зміна фемінізованого типу суцвіття в маскулінізованій.

В індухт-потомстві однодомних маскулінізованих конопель спостерігається аналогічна закономірність диференціації статевих відмінностей рослин. Ознака однодомності найбільш стійка у справжніх однодомних маскулінізованих рослин з тієї ж причини збалансованості факторів *A* і *G*. Самозаплення однодомної маскулінізованої плосконі веде до максимальної зміни співвідношення статевих типів потомства в сторону плосконі. Цьому сприяє сумісна дія однозначних по статі факторів, а саме, алелів, контролюючих ознаку розрідженого суцвіття, і фактора *A* високої валентності. У нащадків однодомної маскулінізованої матірки ознака статі зрушується в напрямку маскулінізованої матірки та матірки. Особини однодомної маскулінізованої матірки з обмеженим числом чоловічих квіток /майже маскулінізована матірка/ дає найбільший вміст статевих типів з фемінізованим і напівфемінізованим суцвіттями як результат взаємодії неоднозначних по статі факторів, при якому аутосомний фактор *G* високої валентності, що контролює формування жіночих квіток, частково домінує над алелями статевих хромосом, котрі визначають розріджений тип суцвіття. Відбувається зміна маскулінізованого габітуса рослин у фемінізований.

У таких роздільностатевих рослин однодомних конопель, як фемінізована плоскінь і маскулінізована матірка сполучення в генотипі неоднозначних по статі генетичних факторів призводить до генетичної несумісності їх, що проявляється фенотипно. Наприклад, у фемінізованій плосконі може виникати часткова чи повна чоловіча стерильність з ознаками нерозкриття та осипання чоловічих квіток, а у маскулінізованій матірки - часткова або повна жіноча стерильність, яка характеризується наявністю оцвіттини з недорозвиненими в ній маточками.

На відміну від індухт-ліній між потомствами індивідуальних

рослин матірки, одностатевих фемінізованої матірки та справжніх одностатевих фемінізованих рослин, відібраних у популяції, по співвідношенню статевих типів суттєвої різниці не відмічено. Таке явище пов'язане з тим, що в природних умовах визначення ознак статі рослин одностатевих конопель залежить від випадкового сполучення гамет у відповідності з особливостями перехресного запилення. Жіночі квітки матірки, одностатєвої фемінізованої матірки та справжніх одностатєвих фемінізованих рослин цвітуть у той період, коли інтенсивно шлеть усі статеві типи, які формують чоловічі квітки, в результаті чого забезпечується високий ступінь перехресного запилення. Жіночі ж квітки одностатєвої фемінізованої плоскої і фемінізована плоскої цвітуть практично до кінця вегетації, а тому в другій половині фази цвітіння відбувається споріднене запилення їх.

Відсутність помітних відмінностей по співвідношенню статевих типів між потомствами індивідуальних рослин маскулінізованої матірки, одностатєвої маскулінізованої матірки та справжніх одностатєвих маскулінізованих рослин, відібраних у популяції, пояснюється тим ж особливостями випадкового сполучення гамет у результаті перехресного запилення, що спостерігається і в одностатєвих фемінізованих конопель.

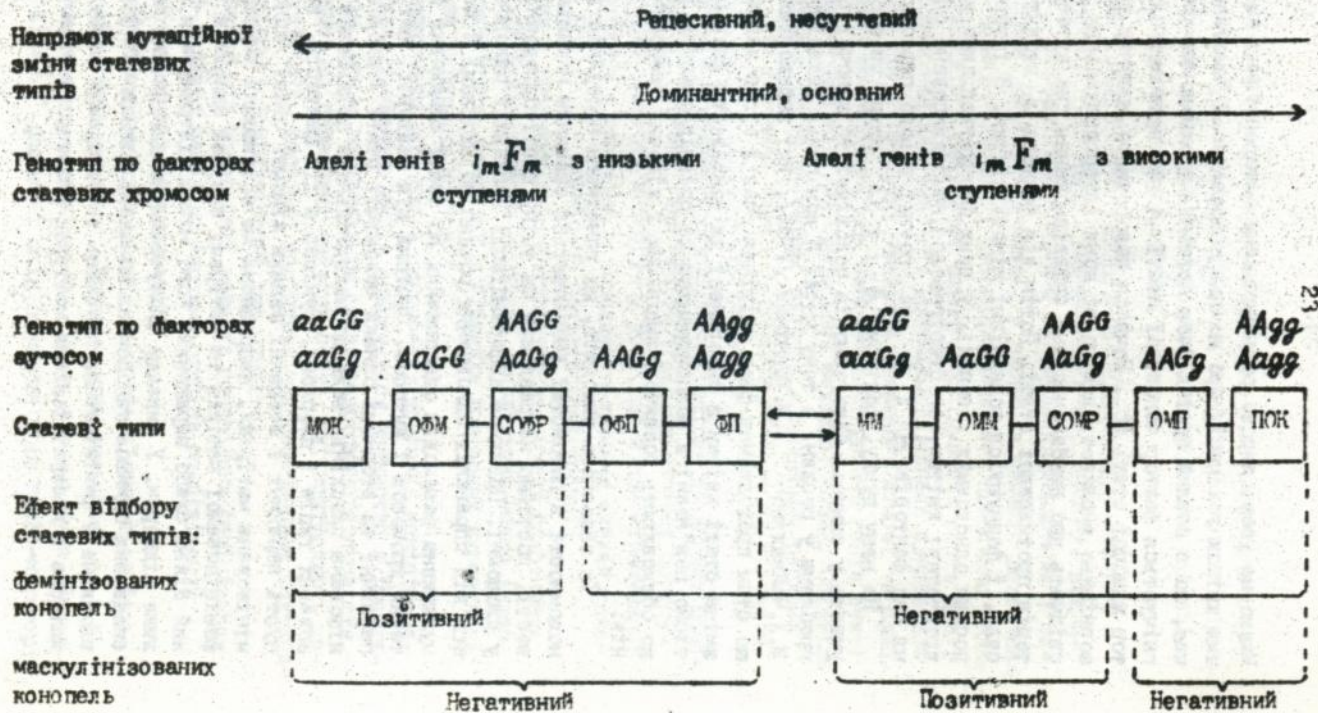
На основі вищевисказаних особливостей генотипного визначення статі одностатєвих конопель при самозапиленні та перехресному запиленні рослин розроблені рекомендації відбору статевих типів для закріплення ознаки одностатєвості в потомстві /таб.7/.

З погляду практичного використання цінність мають в основному фемінізовані рослини конопель. Маскулінізовані рослини дають мало насіння, яке до того ж сильно осипається. Ця форма конопель розглянута нами в контексті загального вивчення умовлення про статевий поліморфізм, без чого не можна зрозуміти органічну цілісності ознак двостатєвих та одностатєвих статевих типів, їх мінливості і спадковості, а отже, й самої суті селекції конопель по закріпленню ознаки одностатєвості в потомстві.

Якщо ознаки габітусу окремо взятої одностатєвої рослини конопель в онтогенезі константні за винятком рідкісних випадків появи статевих мозаїків, то стать квітки, як правило, дуже мінлива.

Таблиця 7

Схема фенотипної і генотипної зміни статевих типів однодомних конопель та їх відбору з метов закріплення ознаки однодомності в потомстві



Маємо на увазі широко розповсюджену онтогенетичну зміну чоловічих квіток у жіночі, про що вже згадувалось. Генотипно це означає, що в певний період фази цвітіння у однодомних рослин пригнічується фактор чоловічої статі A і виключається в дію фактор жіночої статі G . Початок поворотного моменту у зміні статі зовнішньо виражається в появі зони інтерсексуальних квіток, які свідчать про незбалансоване співвідношення сил аутосомних факторів протилежної статі. Потім дія фактора G входить у повну силу, і формуються повноцінні жіночі квітки. В інтерсексуальних рослин однодомних конопель, у яких формуються лише аномальні двостатеві квітки, спостерігається незбалансоване співвідношення сил факторів A і G на протязі всього періоду цвітіння.

На нашу думку, фактори A і G прямо чи побічно беруть участь у синтезі фітогормонів чоловічої та жіночої статі. Ця проблема у рослин, в тому числі й конопель, детально вивчена М.Х.Чайлахяном і В.М.Хряніним /1982/, які переконливо показали, що стан проходження фази цвітіння /час і місце закладки квітки, зміна статі квітки в онтогенезі та тривалість фази цвітіння/ тісно пов'язані з концентрацією та співвідношенням фітогормонів, що обумовлюють розвиток чоловічих і жіночих генеративних органів.

Із сказаного виходить, що генетична нестійкість ознаки однодомності в потомстві визначається складним механізмом спадковості, постійно направленим на зміну статі однодомних конопель у дводомні. Причиною диференціації популяції однодомних конопель від справжніх однодомних рослин до плосконі й матірки є кумулятивна взаємодія однозначних по статі спадкових факторів статевих хромосом і аутосом. Сумісна дія факторів, які контролюють первинні та вторинні ознаки чоловічої статі /однодомна маскулінізована плоскінь/ веде до максимального збільшення маскулінізованих типів і плосконі. Сумісна ж дія факторів, які детермінують первинні і вторинні ознаки жіночої статі /однодомна фемінізована матірка/, направлена на збільшення вмісту одностатевих фемінізованої матірки та матірки, але цей напрям як рецесивний більш слабо виражений, його можна підтримувати в потомстві лише відбороч. У випадку сполучення неоднозначних по статі спадкових одиниць однодомних конопель /однодомна фемінізована плоскінь і фемінізована плоскінь та однодомна маскулінізована матірка і маскулінізована матірка/ спостерігається часткове

пригнічення генів статі статевих хромосом факторами аутосом високої валентності протилежної статі, внаслідок якого відбувається реципрочна зміна габітусу рослин: фемінізовані статеві типи \rightleftharpoons маскулінізовані статеві типи.

Генетичне визначення статі гібридів конопель. Важливе місце у вивченні генотипного визначення статі конопель займають гібриди, одержані в результаті схрещування дводомних і однодомних рослин. Як і очікувалось, у гібридів першого покоління однодомні коноплі х дводомні плоскінь становить приблизно половину всіх нащадків - результат повного домінування генів статі Y - хромосоми над алелями, які контролюють ознаки однодомності /табл.8/. Другу половину нащадків складають жіночі та однодомні рослини, що свідчить про неповне домінування генів статі X - хромосоми над алелями однодомної вихідної форми. Співвідношення статевих типів плоскінь: матірка + однодомні рослини близько 1:1, що доведено нами з допомогою обчислення критерію χ^2 -квадрат.

У зворотній комбінації схрещування матірка дводомних конопель х однодомні статеві типи спостерігається неповне домінування ознаки дводомності аналогічно тому, що й при схрещуванні однодомні рослини х плоскінь у випадку сполучення алелей однодомності та генів X - хромосоми батьківської форми.

Виходячи з указаних закономірностей взаємодії генетичних факторів статі вихідних форм конопель, аналогічно можна інтерпретувати результати, одержані у гібридів повторних схрещувань однодомних та дводомних конопель.

При схрещуванні між собою однодомних конопель фемінізованого та маскулінізованого типів одержується потомство з проміжним габітусом, але з переважанням ознак розрідженого суцвіття. Це підтверджує, що генетичні фактори статі, які контролюють ознаки маскулінізації, частково домінують над генетичними факторами, що контролюють фемінізований тип суцвіття.

Схрещування між собою двох зразків однодомних фемінізованих конопель показує найбільш високий ступінь стабілізації ознаки однодомності при гібридизації.

В усіх комбінаціях схрещування конопель з "являється більша чи менша кількість плосконі. Причому вона вищеплюється і в тих варіантах, в яких, здавалось би, її не повинно бути. Виникнення "несподіваної" плосконі слід пояснити дією генів-мутаторів,

Таблиця 8

Успадкування ознак статі гібридів, одержаних внаслідок проведення різних варіантів схрещування дводомних та однодомних конопель

Варіант досліджу	Покоління	Кількість сімей	Всього рослин	В тому числі, %							
				Мішок	ОФМ	СОФР	ОФП	ФП	ММ + СОМР + ОММ +	ПОК + П	
Гібриди:											
Глухівські ІО х ЦДО-І4	F_1	71	8618	68,62	25,30	0,02				0,15	5,91
	F_2	75	8937	37,53	34,56	4,69	2,44	0,07		2,57	18,14
ЦДО-І4 х Глухівські ІО	F_1	36	2959	30,38	24,10					0,30	45,22
	F_2	32	3459	24,72	22,61	4,2	1,82	0,20		0,35	46,08
/Глухівські ІО х ЦДО-І4/ х ЦДО-І4	F_3	74	8119	34,01	44,29	9,73	3,82	0,41		0,37	7,37
	F_3	38	3766	58,23	21,77					0,19	19,81
Глухівські ІО х /Глухівські ІО х ЦДО-І4/	F_1	25	4366		76,00	14,22	6,03	0,18		0,16	3,41
	F_2	31	3223	0,13	76,79	15,14	5,37	0,37		0,09	2,11
Вихідні сорти:											
Глухівські ІО			845	53,25							46,75
ЦДО-І4			929		63,50	19,38	15,18	0,43		0,11	1,40
ЦДО-І6			781	1,15	61,46	22,54	10,24	2,36		0,77	1,53

ефект прояву яких змінюється в залежності від конкретно взятого генотипного середовища. В генотипному середовищі гібридів гени-модифікатори посилюють свою дію, в результаті чого підвищується ступінь мутаційної зміни алелів статевих хромосом, а отже, й підвищують частоту виникнення алелів IM , які визначають формування плосконі. Виділення поодиноких маскулінізованих рослин у сортів фемінізованого типу – наслідок сполучення алелів iF з алелями $i_m F_m$, що мають високий ступінь маскулінізації.

Таким чином, експериментальні дані гібридів та їх тлумачення відповідають положенням теорії генотипного вираження статевих відмінностей рослин конопель, основою якої є взаємодія алелів статевих хромосом і генетичних факторів аутосом. Виходячи з цієї теорії, можна пояснити особливості розщеплення гібридів реципронних та повторних схрещувань дводомних і одnodомних конопель, наявність статевих типів з різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у суцвітті і різним габітусом, повне домінування ознак плосконі над ознаками жіночих і одnodомних рослин, неповне домінування ознак маскулінізації над ознаками фемінізації одnodомних конопель і ознак фемінізації одnodомних конопель над ознаками жіночої статі, дію генів-мутаторів як причину виникнення плосконі в тих варіантах, де вона не бере участі в схрещуванні, різницю по співвідношенню статевих типів потомства в межах сімей та інші явища.

Поліембріонія дводомних конопель. Результати досліджень свідчать, що в природних умовах у дводомних конопель з"являються дивізотні, монозиготні та апоміксісні рослини-близнюки. В залежності від об"єкту досліджень кількість близнюкових проростків становить 0,02–0,25% від загального числа пророслих насінин. В переважній більшості випадків близнюки диплоїдні. Гаплоїди зустрічаються в кількості 1,81% від усіх близнюків. Одна гаплоїдна рослина виявлена в числі трійки жіночих особин і два гаплоїди склали семигамні близнюки. Характерним для близнюків конопель є дуже велика контрастність рослин по висоті стебла. Дана ознака не залежить від статевого типу.

Генетичні аспекти ємолюції статі конопель. Як відомо, рушійними силами еволюції живих організмів є мінливість, спадковість і природний відбір – виживання найбільш пристосованих форм в конкретних умовах зовнішнього середовища. Комплексом цих взаємопов"язаних між собою чинників і визначається різноманітність фенотипних та генотипних ознак рослин.

М. М. Гришко /1935/ припускає, що еволюція статі конопель йшла від гермафродитних рослин до однодомних, а від однодомних до дводомних. Цю думку повторюють й інші автори, але ніхто з них не підтверджує висловлювання фактичним матеріалом. Ми також вважаємо, що еволюція статевих форм конопель проходила в указаній послідовності, але прийшли до такого висновку не в результаті гіпотетичних роздумів, а внаслідок узагальнення еспериментально одержаних даних з генетики статі конопель в контексті загально-прийнятих положень філогенезу статі покритонасінних.

Концепція еволюції статі конопель у напрямку гермафродити → однодомні рослини → дводомні рослини доводиться нами наступними основними явищами: відсутність у чоловічих і жіночих квіток однодомних і дводомних конопель рудиментів протилежної статі, відсутність нормально розвинених гермафродитних квіток, найбільш високим ступенем життєздатності статевих типів дводомних конопель, наявність в популяції генетично обумовленого ряду статевих типів, який показує поступовий перехід від однодомних рослин до дводомних.

Генна чоловіча стерильність конопель

Фенотипні ознаки чоловічої стерильності. В природних умовах виявлено дві форми чоловічої стерильності рослин: рослини з недорозвиненими бутонами чоловічих квіток і рослини із двостатевими інтерсексуальними квітками. У особин з недорозвиненими бутонами стерильність не пов'язана із зміною ознаки статі генеративних органів /лінії Однодомні 2Л1, ПДО-1Л2 ПДО-1Л3, Однодомні 5Л4 і Глухівські 10Л5/. Бутони чоловічих квіток, досягнувши певного розміру, зупиняють ріст і розвиток і поступово осипаються. Ступінь осипання їх збільшується в суху та жарку погоду порівняно з дощовою та прохолодною.

У рослин з інтерсексуальною формою чоловічої стерильності /лінія ПДО-14Л6/ у бутонах чоловічих квіток замість пиляків розвиваються маточки. Поступово процес перетворення чоловічих генеративних органів у жіночі посилюється, двостатеві квітки стають виродливими. Фенотипні ознаки інтерсексуальних квіток залежать від погодних умов. При посушливій і жаркій погоді маточки розвиваються слабо, скручуються і не виходять із бутонів. Квітки можуть осипатися на стадії бутонів. Волога і прохолодна погода, навпаки, сприяє формуванню маточки, приймочки якої виходять із

бутонів і поступово засихають. У цьому випадку бутони міцно тримаються на рослині.

Жіночі квітки рослин обох форм чоловічої стерильності конопель розвиваються нормально і дають позоцінне насіння. Чоловічостерильні особини мають дещо триваліший період вегетації порівняно з фертильними.

Цитоембріологічні особливості чоловічої стерильності конопель. Чоловічі квітки стерильних рослин конопель відрізняються від нормально розвинених не лише зовнішню. В них також відбуваються глибокі внутрішні перетворення, що й призводить у кінцевому результаті до стерильності чоловічого гаметофіту на різних фазах його формування.

У чоловічостерильних рослин з недорозвиненими бутонами чоловічих квіток у цілому порушення в розвитку схожі й відрізняються лише ступенем вираження аномалій. Процес дегенерації клітин таких шарів стінки пиляка, як епідерміс і ендотецій проходять більш помітно, ніж у фертильних квіток. Стінки клітин стають тонкими. Цитоплазма та ядра руйнуються. Фіброзні потовщення у клітинах ендотецію розвиваються дуже слабо, що в свою чергу веде до порушення процесу утворення щілини, яка слугує для звільнення пилюки із пиляка. В той же час проміжні шари пиляка не дегенерують, як у фертильних квіток. Виявлено різні типи аномалій тапетума: відмирання клітин тапетума, утворення периплазмодіального типу тапетума, гіпертрофія клітин тапетума та сполучення перерахованих типів аномального розвитку тапетума. /В нормі тапетум конопель відноситься до секреторного типу/.

У чоловічостерильних рослин конопель спостерігаються ті ж самі порушення в розвитку мейозу, що й у фертильних особин, але у перших процент аномалій значно вищий. В табл. 9 показана сумарна кількість відхилень від норми в розвитку материнських клітин пилюки /МСП/, включаючи викид хромосом за межі веретена ділення в метафазі та анафазі, відставання хромосом в анафазі утворення анафазних мостів та утворення мікроядер у телофазі. Виявлено деякі відмінності між лініями чоловічої стерильності. Характер порушення мейозу багато залежить від стану розвитку тапетального шару стінки пиляка. Чим глибше руйнування клітин тапетума, тим більша частота відхилень в діленні МСП.

Дослідженню пилюки було приділено особливу увагу, оскільки для селекціонера важливо знати ступінь стерильності пилюкових зерен

Таблиця 9

Частота порушень у розвитку мейозу чоловічостерильних рослин конопель порівняно з фертильними

Фаза мейозу	Глухівські ІОЛБ		ПДО-ЛІЗ		Однодомні 2Л1		Однодомні 5Л4	
	Всього клітин	В тому числі з порушеннями, %	Всього клітин	В тому числі з порушеннями, %	Всього клітин	В тому числі з порушеннями, %	Всього клітин	В тому числі з порушеннями, %
Фертильні рослини								
MI	520	0,38	256	13,67	444	5,18	680	0,29
AI	435	1,15	281	2,13	151	4,64	202	4,46
TI	374	0	418	0	188	1,06	232	0,43
MII	528	0,57	305	0,98	166	1,20	872	0,34
AII	664	1,05	294	0,68	245	0,82	350	2,56
TII	500	0,20	241	0,41	249	0,40	1750	0,05
Всього	3021	0,58	1796	2,62	1443	2,70	4086	0,60
Чоловічостерильні рослини								
MI	1225	18,12	121	19,00	1187	10,95	1312	1,45
AI	539	10,20	123	30,89	387	17,82	319	5,64
TI	863	1,51	285	2,45	300	2,33	741	0,40
MII	549	1,02	116	37,97	145	15,47	532	1,65
AII	298	9,73	121	24,78	219	4,11	497	5,63
TII	608	1,00	400	3,25	167	1,27	255	1,17
Всього	4082	9,34	1166	13,28	2395	9,96	3556	2,32

чоловічостерильних ліній. Установлено, що у лінії ЦЛО-ІЛЗ в пиляках взагалі немає пилку. Пилкові зерна зупиняють свій розвиток на стадії МП та тетрад. У лінії Глухівські ІОЛБ пиляки пусті або вміщують незначну кількість стерильних пилкових зерен. Пилкові зерна слабо виповнені цитоплазмою дуже деформовані, без"ядерні або з дегенеративним ядром. У пилкових зерен ліній Однодомні 2Лі Однодомні 5Л4 деформація оболонки менш виражена. За ступенем дегенерації цитоплазми вони бувають різними: повністю виповнені цитоплазмою, напівпусті без ядра або дегенеративним ядром і зовсім пусті. Розвиток пилюнок не йде далі утворення первинного ядра. Двоядерних пилюнок, як у фертильних рослин, не виявлено.

Таким чином, всі лінії генної чоловічої стерильності конопель з ознаками недорозвинених бутонів чоловічих квіток не містять фертильного пилку, а тому є надійними для використання як материнської форми при схрещуванні з метою одержання чистого гібридного матеріалу.

Відмічено суттєві відхилення в розвитку провідної системи стерильних чоловічих квіток порівняно з фертильними /квітконіжки, оцвітини, тичинки, в"язальця пиляка/. Порушення в провідній системі ведуть до недостатнього забезпечення живильними речовинами та водою МП і пилку.

Характер відхилення в розвитку генеративних органів з інтерсексуальною формою чоловічої стерильності /лінія ЦЛО-І4Л6/ зовсім інший, ніж у вищеписаних ліній, що обумовлено явищем зміни статі квітки. Крім самостійних маточок, які з"являються в бутонах чоловічих квіток замість пиляків, спостерігається перетворення листочків оцвітини чоловічої квітки в листочки оцвітини жіночої квітки, виникнення приймочкоподібних виростів із листочків оцвітини чоловічих квіток, а також із пиляків, які зрідка зустрічаються в інтерсексуальних квітках. Установлено явище махровості квіток. У двостатевих інтерсексуальних квіток генеративні органи чоловічої і жіночої статі, як правило, стерильні і виродливі.

Успадкування ознаки чоловічої стерильності. Установлено, що ознака чоловічої стерильності у ліній однодомних конопель контролюється одним рецесивним геном /табл.ІО/. Випадки відхилення одержаних даних від теоретичних у деяких сімей - результат дії на рецесивний ген *m5* інших неалельних генів-інгібіторів,

внаслідок чого кількість чоловічостерильних особин дещо зменшується порівняно з фертильними.

Таблиця 10

Доказ моногенного типу успадкування ознаки чоловічої стерильності однодомних конопель

Комбінація схрещування	Всього сімей	В тому числі з	
		$\chi^2 \leq 3,84$	$\chi^2 > 3,84$
Прямі схрещування / χ^2 при 3:1/			
Однодомні 2Л1 х ПДО-4	12	11	1
ПДО-1Л2 х ПДО-4	12	10	2
ПДО-1Л3 х ПДО-4	12	12	0
Однодомні 5Л4 х ПДО-4	12	1	11
ПДО-14Л6 х ПДО-16	15	11	4
Зворотні схрещування / χ^2 при 7:1/			
ПДО-4 х Однодомні 2Л1	4	3	1
ПДО-4 х ПДО-1Л2	5	5	0
ПДО-4 х ПДО-1Л3	3	3	0
ПДО-4 х Однодомні 5Л4	4	4	0
ПДО-16 х ПДО-14Л6	8	6	2
Повторні схрещування / χ^2 при 1:1/			
Однодомні 2Л1 х /Однодомні 2Л1 х ПДО-4/	10	9	1
ПДО-1Л2 х /ПДО-1Л2 х ПДО-4/	10	9	1
ПДО-1Л3 х /ПДО-1Л3 х ПДО-4/	10	10	0
Однодомні 5Л4 х /Однодомні 5Л4 х ПДО-4/	10	10	0
ПДО-14Л6 х /ПДО-14Л6 х ПДО-16/	10	10	0

Особливістю дводомних конопель на відміну від однодомних є те, що у них практично неможливо установити тип успадкування даної ознаки методом використання загальноприйнятих схем схрещувань. Це зумовлено роздільностатевістю плосконі і матірки. Стерильні особини плосконі не можна застосувати як материнську форму, оскільки по своїй природі вони не дають насіння, ні як батьківську, оскільки у них нежиттєздатний пилок, а матірка хоча і плодоносить, але не дає тичинкових квіток - фенотипної ознаки чоловічої фертильності-стерильності.

У гібридів, одержаних в результаті схрещування чоловічо-

стерильних рослин однодомних конопель з фертильною плоскістю дводомних конопель, ознака чоловічої стерильності успадковується монофакторно, тобто так само, як у гібридів однодомних конопель. Причому прояв ознаки чоловічої стерильності спостерігається у всіх статевих типів однодомних і дводомних конопель, які здатні формувати чоловічі квітки. Останнє свідчить, що ген *M5* не зчеплений із спадковими факторами, які контролюють статеві ознаки рослин.

Плейотропна дія генів чоловічої стерильності. Виявлено, що гени чоловічої стерильності конопель не тільки контролюють утворення нежиттєздатного пилку, але й діють на формування інших ознак. У чоловічостерильних рослин ліній з ознаками недорозвинених бутонів чоловічих квіток спостерігається депресія в рості та розвитку порівняно з фертильними рослинами. При цьому встановлено такий взаємозв'язок: чим раніше настає порушення в формуванні чоловічих квіток, тим вищий ступінь прояву депресії в рості та розвитку рослин. Найбільш негативна плейотропна дія властива гену чоловічої стерильності лінії ПДО-ІЛЗ, стерильні рослини котрої починають відставати в рості порівняно з фертильними вже у фазі трьох пар справжніх листків. В подальшому цей розрив збільшується, досягаючи максимуму в кінці періоду вегетації. У інших ліній депресія в рості та розвитку рослин менш виражена.

Зниження темпів росту і розвитку однодомних чоловічостерильних рослин у період формування генеративних органів призводить до помітного укорочення довжини суцвіття, що в свою чергу веде до зміни співвідношення статевих типів порівняно з фертильними формами. Зокрема, збільшується вміст фемінізованої плоскості та однодомної фемінізованої плоскості. По цій же причині знижується продуктивність чоловічостерильних рослин, особливо по стеблю та волокну.

Про плейотропну дію гена *M5* свідчить також взаємозв'язок між ознаками чоловічої стерильності та карликовості рослин у лінії ПДО-ІЛЗ. Вивчення цього явища дало велику інформацію про природу карликів конопель: про морфологічні і статеві відмінності карликів, успадкування ознаки карликовості, тератології квіток тощо.

Основні висновки

1. Для дводомних конопель характерний статевий диморфізм. У матірки формується шільне суцвіття з жіночими квітками, у плосконі - розріджене суцвіття з чоловічими квітками. Однодомним же коноплям властивий статевий поліморфізм - наявність рослин з різним ступенем компактності суцвіття /від шільного до розрідженого/ із різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у суцвітті.

2. Виходячи з відмінностей будови чоловічих квіток, їх розміщення в суцвітті та динаміки цвітіння, плоскінь більш пристосована до інтенсивного злилення порівняно із статевими типами однодомних конопель.

3. Пілкові зерна плосконі дводомних конопель відрізняються від пилку статевих типів однодомних конопель більшим розміром, видимими показниками життєздатності їх і швидкості росту пилкових трубок, а тому є більш конкурентоспроможними при заплідненні.

4. У дводомних та однодомних конопель поширене явище зміни статі квітки. При цьому виявляється чітка закономірність: чоловічі генеративні органи перетворюються в жіночі генеративні органи, внаслідок чого утворюються двостатеві квітки з високим ступенем стерильності андроцея і гінецея. Зміна статі в зворотному напрямку не виявлена.

5. У популяції дводомних і однодомних конопель вищеплюються статеві мозаїки-мутантні особини, у суцвітті яких з'являються ділянки різних статевих типів. Ознаки статі у них в основному змінюються у напрямку від фемінізованих до маскулінізованих: на матірці та рослинах однодомних фемінізованих конопель виникають мутантні пагони плосконі та статевих типів однодомних маскулінізованих конопель.

6. В природних умовах диморфізм дводомних конопель - ознака константна. Однак при спорідненому розмноженні жіночих і чоловічих рослин та в разі дії на них мутантними факторами з'являються однодомні особини, що свідчить про потенційну двостатевість матірки та плосконі.

7. При схрещуванні матірки дводомних конопель з однодомними рослинами спостерігається неповне домінування ознак жіночої

статі, однодомних рослин з плоскістю дводомних конопель – повне домінування ознак чоловічої статі, однодомних фемінізованих рослин з однодомними маскулінізованими рослинами – часткове домінування ознак маскулінізації.

8. У однодомних конопель постійно вищеплюється плоскінь. Якщо не проводити бракування плосконі до початку її цвітіння, то однодомні коноплі реверсують в дводомні.

9. На основі виявлених особливостей зміни статі в потомстві зразків конопель різного походження встановлено, що домінування ознак статі в цілому посилюється в такому напрямку: матірка → однодомні фемінізовані рослини → однодомні маскулінізовані рослини → плоскінь. Це явище – результат складної взаємодії генетичних факторів, відповідальних за визначення статі конопель.

10. Ознаки статі конопель детермінуються генетичними факторами статевих хромосом і аутосом. В Y – хромосомі локалізується ген, який контролює формування розрідженого суцвіття, і ген-реалізатор чоловічої статі. В X – хромосомі – ген, який контролює формування компактного суцвіття, і ген-реалізатор жіночої статі. Ці гени статевих хромосом входять в одну групу зчеплення й успадковуються як одне ціле. Незалежно від статі рослин в аутосомах знаходяться дві пари алельних факторів різної валентності, які є детермінантами чоловічих та жіночих квіток

11. В генотипі плосконі дводомних конопель міститься гетерозиготний набір статевих хромосом $/XY/$, в генотипі матірки – гомозиготний набір $/XX/$. У плосконі ген-реалізатор пригнічує фактори аутосом, які визначають формування жіночих квіток, і сприяє дії факторів, які визначають формування чоловічих квіток. У матірки, навпаки, ген-реалізатор пригнічує фактори аутосом, які детермінують квітки чоловічої статі, і сприяє дії факторів, які детермінують розвиток жіночих квіток. Гени Y -хромосоми – домінантні, а X -хромосоми – рецесивні, внаслідок чого статеві типи успадковуються в співвідношенні, близькому 1:1.

12. Виникнення різноманітності фенотипних ознак рослин однодомних конопель пов'язано з мутацією генів статевих хромосом дводомних конопель і переходом їх в стан множинних алелів. Алелі гена, який контролює ознаки габітусу, визначають мінливість

рослин по ступеню компактності суцвіття, а алелі гена-реалізатора інактивуються і перестають бути інгібіторами по відношенню до факторів аутосом, в результаті чого останні вступають в дію, детермінуючи співвідношення чоловічих та жіночих квіток відповідно до їх валентності.

13. Крайніми методами закріплення ознаки одностатевості є самозапилення індивідуальних одностатевих рослин на протязі 2-3 послідовних поколінь, схрещування між собою одностатевих зразків і повторне схрещування типу /двостатеві конопелі х одностатеві/ х одностатеві, а також відбір для подальшого розмноження таких статевих типів, як справжні одностатеві фемінізовані рослини, одностатєвна фемінізована матірка та матірка одностатєвних конопель.

14. Джерелами нового вихідного матеріалу одностатєвних конопель з менш стійкою ознакою одностатєвості можуть слугувати мутантні одностатєвні рослини і статеві мозаїки, які спонтанно виникають у посіві двостатєвних конопель, одностатєвні рослини, що з'являються внаслідок впливу на двостатєві статеві типи фізіологічно активними речовинами, фотоперіодом, травматичними пошкодженнями та іншими мутагенними факторами, споріднене розмноження гомозиготні та матірки і різні варіанти схрещування двостатєвних конопель з одностатєвними.

15. В популяції сортів одностатєвних і двостатєвних конопель виявлено дві фенотипні форми чоловічої стерильності: рослини з недорозвиненими бутонами чоловічих квіток, які поступово осипаються, і рослини з бутонами чоловічих квіток, в яких замість пиляків утворюються нежиттєздатні маточки, тобто з інтерсексуальними квітками. Жіночі квіттки у рослин обох типів чоловічої стерильності розвиваються нормально й дають повноцінне насіння.

16. У чоловічостерильних рослин конопель з ознаками недорозвинених бутонів чоловічих квіток порівняно з фертильними формами зменшується розмір елементів генеративних органів, спостерігається різного роду відхилення в розвитку шарів стінки пиляка /особливо тапетуму/, провідної системи, материнських клітин пилюки й пилюкових зерен, в результаті чого пиляки або зовсім не містять пилюкових зерен, або мають пилюк, але він повністю стерильний.

17. Для чоловічостерильних рослин інтерсексуальної форми конопель характерна тератологічна зміна статі генеративних

органів. При цьому і чоловічі, і жіночі статеві органи являються повністю стерильними. Пиляки утворюються дуже рідко, і вони містять нежиттєздатні пилькові зерна. Маточкоподібні та приймочкоподібні вирости з'являються у вигляді самостійних утворень, а також на основі листочків оцвітини чоловічих квіток і пиляків.

18. У однодомних конопель обидві форми чоловічої стерильності успадковуються по монофакторному типу. У дводомних конопель установити характер успадкування генної чоловічої стерильності практично неможливо внаслідок роздільностатевості плосконі та матірки. Гени чоловічої стерильності не зчеплені з факторами, які контролюють статеві ознаки рослин, а тому ознаки чоловічої стерильності проявляються у всіх статевих типів, що формують тичинкові квітки.

19. Гени, які визначають ознаки чоловічої стерильності у формі недорозвинених бутонів чоловічих квіток, проявляють плеiotропну дію на формування інших ознак: викликають депресію в рості та розвитку рослин, знижують продуктивність їх і обумовлюють появу карликових форм. У рослин з інтерсексуальною формою квіток негативної плеiotропної дії гена чоловічої стерильності не виявлено. Навпаки, чоловічостерильні рослини високоросліші, ніж фертильні.

20. У однодомних конопель практичне використання генної чоловічої стерильності є дуже вигідним, бо вона звільнює селекціонерів від проведення ручної кастрації багаточисельних чоловічих квіток на рослинах материнської форми при схрещуванні. У дводомних же конопель генна чоловіча стерильність не має практичного значення. В даному разі у материнської форми краще проводити бракування плосконі загальноприйнятим способом, ніж використовувати чоловічостерильну лінію.

Рекомендації

На основі одержаних результатів досліджень генетики статі конопель стало можливим обґрунтування та розробка рекомендацій для удосконалення селекції і насінництва, основними з яких є:

Визначення та облік статевих типів конопель. У дводомних конопель плосконі та матірка в посіві визначаються та облічуються однократно в фазі масового цвітіння без будь-яких труднощів. У однодомних же конопель ця робота виконується значно складніше

у зв'язку з особливостями цвітіння та мінливості статевих типів в онтогенезі. Визначення та облік статевих типів рекомендовано проводити в три прийоми: в фазі початку цвітіння – матірку, в фазі масового цвітіння – плоскінь, однодомну фемінізовану матірку, справжні однодомні фемінізовані рослини, в фазі досягання рослин – однодомну фемінізовану плоскінь, фемінізовану плоскінь, загальну кількість маскулінізованих статевих типів однодомних конопель. Одержані дані підсумовують і визначають співвідношення статевих типів.

Просторова ізоляція та сортопрочистка однодомних конопель.

Для збереження і закріплення ознаки однодомності в потомстві слід дотримуватись ізоляції однодомних конопель від дводомних на відстані щонайменше 2 км. На основі результатів досліджень, одержаних при вивченні динаміки цвітіння статевих типів, розроблені селекційно-насіницькі положення по раціональному проведенню сортопрочисток, пов'язаних з бракуванням плосконі з посіву однодомних конопель у фазі її бутонізації. Рекомендовано теоретично і практично обгрунтовані показники по тривалості періоду проведення сортопрочисток, інтервалу між сортопрочистками і кратності сортопрочисток. Наприклад, для сортів однодомних конопель, які вирощуються в умовах Полісся України, зокрема, тривалість сортопрочисток становить 45–50 днів, інтервал між сортопрочистками в першій половині цвітіння – 2–3 дні, в другій половині цвітіння цей показник поступово доводиться до 7 днів, тобто до теоретично допустимого, загальна кількість сортопрочисток за сезон доходить до 10–12.

Штучна ізоляція та запилення рослин конопель. При розробці методу штучної ізоляції і запилення рослин конопель були використані результати досліджень по визначенню тривалості життєздатності маточок і пилюк, динаміки цвітіння ліночих квіток і найбільш оптимального матеріалу для виготовлення ізоляторів. З метою максимального виходу гібридного насіння найкращим виявився спосіб ізоляції рослин, вирощених в посудинах в умовах вегетаційного домика й ізольованих пергаментними ізоляторами.

Перед початком цвітіння рослини разом з посудиною накривають ізолятором спеціально розробленої нами конструкції. У материнській формі дводомних конопель бракують плоскінь і залишають матірку, а в однодомних конопель або бракують фертильні форми і залишають стерильні у випадку використання чоловічостерильної

ліній, або проводять хімічну кастрацію чоловічих квіток водним розчином стрелу. Для запилення материнської форми можна використати пилок, зібраний на рослинах ізольованого розсадника в ранковій годині, чи вирощувати батьківську форму разом з материнською в одній посудині. Запилення рослин у посудинах зібраним пилом здійснюють увечері того ж дня або ранком наступного дня. Проводять такі варіанти запилення: парне запилення рослин, вільне запилення в одній посудині кількох рослин і самозапилення однієї рослини в одній посудині.

Метод закріплення ознаки однодомності в потомстві. Незалежно від того, якого походження використовується матеріал однодомних конопель, в основі селекції повинен лежати правильний добір рослин, який сприяв би закріпленню ознаки однодомності в потомстві. В результаті глибокого аналізу статевих типів однодомних конопель за фенотипними і генотипними ознаками показано, що для подальшого розмноження матеріалу краще добирати справжні однодомні фемінізовані рослини, однодомну фемінізовану матірку та матірку. Решту статевих типів треба видаляти з посіву: плоскінь до початку цвітіння, а інші по мірі їх фенотипної диференціації. Такий добір, зокрема, у гібрида /Глухівські 10 х ПД0-14/х ПД0-14 за 5 років знижує вміст плосконі з 9,14 до 0,50%, тоді як без добору /за умов бракування лише плосконі/ цей показник доводиться до 3,47%.

Вихідний селекційний матеріал з відсутністю або пониженням вмістом плосконі рекомендовано одержувати методом самозапилення однієї однодомної рослини на протязі 2-3 послідовних генерацій, схрещування між собою зразків однодомних конопель і повторне схрещування типу /дводомні конопелі х однодомні/ х однодомні.

Всі інші відомі джерела одержання вихідного матеріалу однодомних конопель /спонтанні соматичні та генеративні статеві мутанти, самозапилення плосконі та матірки дводомних конопель, різні комбінації схрещування дводомних конопель з однодомними, перетворення дводомних конопель в однодомні методом експериментального мутагенезу/ не можуть слугувати прийомами прискореної селекції на закріплення ознаки однодомності в потомстві, що пов'язано з високим ступенем гетерозиготності матеріалу і перш за все із значним вмістом плосконі на протязі багатьох поколінь.

Однак ці джерела представляють цінність для поліпшення комплексу господарсько-корисних ознак сортів конопель.

Використання чоловічостерильних ліній однодомних конопель.

Важливе практичне значення генної чоловічої стерильності випливає з таких біологічних та селекційних особливостей культури. На окремих рослинах однодомних конопель формуються тисячі й десятки тисяч чоловічих квіток, які цвітуть тривалий час – більше двох місяців. Природно, що каструвати їх вручну можна лише на поодиноких рослинах. Разом з тим потреба в використанні однодомних конопель як материнської форми при гібридизації має виняткове значення, оскільки комбінація схрещування однодомні конопель \times \times однодомні – одне з найкращих джерел закріплення ознаки однодомності в потомстві.

Чоловічостерильна лінія однодомних конопель при схрещуванні використовується таким чином. На одній ізольованій ділянці висівають чоловічостерильну лінію і фертильну форму, підібрані у відповідності з поставленим завданням по створенню вихідного матеріалу. У фазі бутонізації у материнської форми бракують чоловічостерильні особини, залишаючи чоловічостерильні рослини, які й запилюють батьківською формою. У розсаднику гібрида першого покоління всі рослини фертильні. Вони розмножуються без проведення будь-яких специфічних робіт. Починаючи із другого покоління, проводять селекцію у відповідності з тим, яка поставлена мета. Якщо ставиться завдання одержати звичайний фертильний сорт на стерильній основі, то для подальшого розмноження відбирають фертильні форми, а якщо потрібна нова чоловічостерильна лінія, то відбирають стерильні рослини, котрі в подальших поколіннях дають розщеплення на фертильні й стерильні форми у співвідношенні 1:1.

Список наукових праць, опублікованих з питань генетики статі конопель

1. Аринштейн А.И., Мигаль Н.Д. Влияние количества пылевых зерен конопли на их прорастание, рост пылевых трубок и урожай гибридных семян. Агробиология, № 1, 1965, с. 151-153.
2. Аринштейн А.И., Мигаль Н.Д. Влияние опыления конопли на развитие гибридов. Лен и конопля, № 1, 1965, с.26-27.

3. Мигаль Н.Д. Испарение воды и жизнеспособность пыльцы конопли. Физиология растений, № 6, 1965, с.1090-1092.
4. Мигаль Н.Д. Влияние возраста пыльцы конопли на качество семян. Вестник с.-х.науки, № 2, 1966, с.131-132.
5. Мигаль Н.Д., Аринштейн А.И. О жизнеспособности пыльцы конопли. Биологические науки, № 3, 1966, с.120-123.
6. Мигаль Н.Д. О некоторых причинах, вызывавших потерю жизнеспособности пыльцы конопли. В кн.: Рост и устойчивость растений. Респ.межвед.сборник АН УССР, вып. 2, Киев, 1966, с.104-107.
7. Мигаль Н.Д. Морфолого-физиологические особенности пыльцы однодомной и двудомной конопли. Растениеводство. Респ.межвед.текат.научн.сборник, вып. 6. Киев, "Урожай", 1968, с.82-89.
8. Мигаль Н.Д. Однодомная конопля. Лен и конопля, № 12, 1968, с. 23-24.
9. Мигаль Н.Д. О морфологии пыльцы конопли. Ботанический журнал, т.54, № 2, 1969, с.274-276.
10. Мигаль Н.Д., Жатов А.И. О мужской стерильности однодомной конопли. Доклады ВАСХНИЛ, № 9, 1969, с.34-38.
11. Мигаль Н.Д., Жатов А.И. Изучение процессов формирования пола у конопли. С.-х. биология, т.4, № 3, с.387-392.
12. Жатов А.И., Мигаль Н.Д., Коваленко В.М. Цитологическое и учение полиплоидной конопли. Цитология и генетика, т.3, № 1, 1969, с.28-34.
13. Мигаль Н.Д. О внутренних и внешних факторах, изменяющих размер пылевых зерен конопли. В кн.: Возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур. Глухов, 1969, с.52-59.
14. Мигаль Н.Д., Коваленко В.М. Нарушение в развитии пыльцы конопли, вызванные предпосезным облучением гамма-лучами. Цитология и генетика, т.4, № 4, 1970, с.342-346.
15. Мигаль Н.Д. Использование разнокачественности пыльцы в селекции конопли. В кн.: Вопросы селекции и семеноводства конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур. Киев, "Урожай", 1971, с.106-109.

16. Батов О.Г., Мигаль М.Д. Спадковість забарвлення насіння конопель і продуктивність його потомства. Вісник с.-г. науки, № 6, 1971, с. 40-42.

17. Мигаль Н.Д. Мужская стерильность конопли. Лен и конопля, № 8, 1971, с.29-31.

18. Сорока В.П., Мигаль Н.Д. Эмбриологические исследования превращения мужских цветков в женские у однодомной конопли. В кн.: У всеокозное совещание по эмбриологии растений. Кишинев, "Штиинца", 1971, с.169-171.

19. Мигаль Н.Д., Сорока В.П. Генетически детерминированная интерсексуальность однодомной конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 34, Глухов, 1971, с.27-36.

20. Мигаль Н.Д., Гончарова К.Д. Морфологические различия мужских цветков и пыльцы у стерильных и фертильных растений конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 31, Глухов, 1974, с.16-29.

21. Мигаль Н.Д., Гончарова К.Д. Изучение проводящей системы растений конопли с мужской стерильностью. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 36, Глухов, 1974, с.31-41.

22. Гончарова К.Д., Мигаль Н.Д. Аномальные отклонения в развитии тапетума мужскистерильных растений конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 37, Глухов, 1975, с.35-48.

23. Мигаль Н.Д. Динамика роста и развития стерильных растений конопли и их продуктивность. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 37, Глухов, 1975, с.48-56.

24. Мигаль Н.Д. Модификационные тератологические изменения мужских цветков конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 38, Глухов, 1975, с.64-68.

25. Мигаль Н.Д. Наследование мужской стерильности у конопли. Селекция и семеноводство. Респ. межвед. темат. научн. сборник, вып. 32. Киев, "Урожай", 1976, с. 79-85.

26. Мигаль Н.Д. Плейотропное действие гена мужской стерильности конопли. В кн.: III съезд генетиков и селекционеров Украины. Тезисы докладов, ч.2, Киев, "Наукова думка", 1976, с. 83-84.

27. Мигаль Н.Д. Динамика цветения однодомной конопли. Лен и конопля, № 12, 1976, с.31-33.

28. Мигаль Н.Д. Особенности биологии цветения однодомной и двудомной конопли. С.-х. биология, т. II, № 5, 1976, с. 680-684.

29. Гончарова К.Д., Мигаль Н.Д. Сравнительное изучение развития стенки пыльника стерильных и фертильных растений конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 39. Глухов, 1976, с.63-70.

30. Гончарова К.Д., Палилова А.М., Мигаль М.Д. Микраспагеноз стерильных растений каннабиса. Весні АН БССР. Сер. біол. наук, № 6, 1976, с. 41-46.

31. Мигаль Н.Д. Изучение карликовой формы конопли. Цитология и генетика, т. II, № 2, 1977, с.179-181.

32. Мигаль Н.Д. Методика искусственной изоляции и опыления растений конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка конопли и кенафа. Тр. ВНИИ лубяных культур, вып. 40. Глухов, 1977, с.34-37.

33. Мигаль Н.Д. Селекционно-генетическое изучение трехлистных растений конопли. В кн.: Биология, возделывание и первичная обработка лубяных культур, вып. 42. Сумы, 1979, с. 23-29.

34. Гончарова К.Д., Мигаль Н.Д. Нарушение мейоза у растений конопли с ядерной мужской стерильностью. Цитология и генетика, т.14, № 4, 1980, с.57-60.

35. Мигаль Н.Д., Ткалич П.П., Сажко М.М. Проведение вегетационных опытов. Методические указания по проведению полевых и вегетационных опытов с коноплей. ВАСХНИЛ, М., 1980, с.22-33.

36. Мигаль Н.Д. Новый исходный материал. Лен и конопля, № 3, 1981, с.33-34.

37. Бородина Е.И., Мигаль Н.Д. Особенности отклонений в развитии морфологических признаков обоеполюх цветков конопли. В кн.: Биологические особенности, технология возделывания и первичная обработка лубяных культур. Тр. ВНИИ лубяных культур. Глухов, 1983, с. 13-23.

38. Мигаль Н.Д. Наследование продолжительности периода вегетации мужских и женских растений. Цитология и генетика, т.18, № 2, 1984, с. III-II5.

39. Мигаль Н.Д., Бородина Е.И. Наследование признака карликовости у однодомной конопли. Генетика, т.20, № 7, 1984, с. 1230-1232.

40. Бородина Е.И., Мигаль Н.Д. Об онтогенетической интерсексуальности однодомной конопли. С.-х. биология, № 1, 1985, с. 66-68.

41. Мигаль Н.Д. Определение пола близнецовых растений двудомной конопли. В кн.: Селекция, семеноводство и технология возделывания лубяных культур. ВАСХНИЛ, М., Агропромиздат, 1985, с.31-34.

42. Мигаль Н.Д. Генетическое определение пола конопли. Сообщение I. Фенотипические различия половых типов. Генетика, т.22, № 5, 1986, с. 822-828.

43. Мигаль Н.Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщение II. Половые мутации и общая теория генотипического контроля пола конопли. Генетика, т.22, № 5, 1986, с.829-837.

44. Мигаль Н.Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщение III. Двудомная конопля. Генетика, т.22, № 6, 1986, с. 1011-1018.

45. Мигаль Н.Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщение IV. Однодомная конопля. т.22, №8, 1986, с.2115-2125.

46. Бородина Е.И., Мигаль Н.Д. Тератология цветков интерсексуальных растений конопли. Онтогенез, т. 17, №4, 1986, с. 407-415.

47. Мигаль Н.Д., Бородина Е.И. Наследование и практическое использование интерсексуальной формы мужской стерильности конопли. Цитология и генетика, т. 22, №2, 1988, с. 40-45.

48. Мигаль Н.Д. Генетические особенности конопли. Технические культуры, №6, 1991, с. 46-49.

49. Мигаль Н.Д. Расщепление гибридов конопли по признакам пола. Генетика, т. 27, №5, 1991, с. 860-869.

50. Мигаль Н.Д. Генетические аспекты эволюции пола конопли. Генетика, т. 27, №9, 1991, с. 1561-1569.

51. Мигаль Н.Д. Генетическая разнокачественность семян конопли. Технические культуры, №3, 1991, с. 53-54.

52. Мигаль Н.Д. Гомозиготизация признака однодомности конопли инцухт-методом. В кн.: Технология возделывания и обработки конопли. Тр. ВНИИ дубяных культур. Глухов, 1991, с. 7-13.

53. Мигаль Н.Д. Наследование признака количества листьев в стеблевых узлах растений конопли и его взаимосвязь с признаками пола. Цитология и генетика, т. 25, №1, 1991, с. 42-46.

54. Мигаль Н.Д. Генетические основы селекции однодомной конопли. Генетика, т. 29, №4, 1993, с. 620-631.

Н. Мигаль

AB 29.681