

УДК 633.521:575.18

DOI <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2022.124.12>

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОЗНАКИ ОДНОДОМНОСТІ CANNABIS SATIVA L. В ПРОЦЕСІ ІНБРИДИНГУ

Мищенко С.В. – д.с.-г.н., старший науковий співробітник,
головний науковий співробітник відділу селекції і насінництва конопель,
Інститут луб'яних культур

Національної академії аграрних наук України

Марченко Т.Ю. – д.с.-г.н., старший науковий співробітник,
завідувачка відділу селекції,

Інститут зрошуваного землеробства

Національної академії аграрних наук України

Лавриненко Ю.О. – д.с.-г.н., професор, академік

Національної академії аграрних наук України,

головний науковий співробітник відділу селекції,

Інститут зрошуваного землеробства

Національної академії аграрних наук України

Ткаченко С.М. – к.е.н.,

директор,

Інститут луб'яних культур

Національної академії аграрних наук України

У статті описано генетичні особливості зміни поліморфної статевої структури в процесі багаторазового самозапилення від I_1 до I_{12} сортів однодомних промислових конопель (*Cannabis sativa* L.) різного походження (Глухівські 58, Гляна, Глесія, Миколайчик, Іоніно, Глухівські 51 та Глухівські 46 – середньоевропейського еколого-географічного типу, Золотоніські 15 та Ніка – південного еколого-географічного типу). Зроблено загальний висновок, що самозапилення є важливим методом стабілізації ознаки однодомності конопель, воно дозволяє елімінувати у генфонді популяції непродуктивні за насінням статевої типу і чоловічі рослини, переапилення з якими веде до дводомності, та провести добір ліній, які складаються виключно з рослин однодомної фемінізованої матірки – основного статевого типу. Стабілізовані за статтю (чоловіча і жіноча) інбредні лінії в результаті схрещувань дають високу однорідність за ознакою однодомності у гібридному потомстві, що прискорює селекційний процес. У самозапиленних ліній ранніх поколінь (I_1-I_4) успадкування ознак статі зміщувалося у бік жіночої, зокрема спостерігали збільшення частки однодомних рослин з переважанням жіночих квіток у суцвітті. Таке явище пов'язане з високим рівнем домінантності генів-реалізаторів жіночої статі з серії множинних алелів $i_m I F_m M_m$ чи порівняно високою валентністю фактору G. У самозапиленних ліній більш пізніх поколінь (I_6-I_{12}) ознаки статі теж зміщувались у бік жіночої, при цьому спостерігалась різка зміна статевої структури, відбувалось генетичне зрівнювання балансу між жіночою і чоловічою статтю за сумарною кількістю жіночих квіток, а не статевої типу, в межах статевої структури складових самозапиленої лінії, що є еволюційно детермінованим, але небажаним для селекціонерів за ознакою насінневої продуктивності. Селекційну цінність за ознаками статі мають самозапилені лінії однодомних конопель до шостого покоління, подальше самозапилення рослин конопель і включення їх у гібридизацію є недоцільним через істотну зміну співвідношення статевої типу.

Ключові слова: конопля, статі, однодомність, ген, інбридинг, продуктивність.

Mishchenko S.V., Marchenko T.Yu., Lavrynenko Yu.O., Tkachenko S.M. Genetic control of the trait of monoeciousness of *Cannabis sativa* L. in the inbreeding process

Genetic features of changes in polymorphic sexual structure in the process of multiple self-pollination from I_1 to I_{12} varieties of monoecious industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) of different origin (Hlukhivsky 58, Hlyana, Hlesia, Mykolaychuk, Ionino, Hlukhivsky 51 and Hlukhivsky

46 – Central European ecological and geographical type, Zolotoniski 15 and Nika – Southern ecological and geographical type) are presented in this article. The general conclusion is that self-pollination is an important method of stabilizing the traits of hemp monoecious. It allows us to eliminate in the gene pool of the population unproductive sexual types and male plants, re-pollination with which causes dioeciousness, and to select lines that consist exclusively of plants of monoecious feminized plant – the main sexual type. Sexually stabilized inbred lines as a result of crosses give high homogeneity on the basis of monoeciousness in hybrid generation, which accelerates the selection process. In the self-pollinated lines of early generations (I_1-I_4) the inheritance of sex traits shifted towards the female, in particular, an increase in the proportion of monoecious plants with a predominance of female flowers in the inflorescence was observed. This phenomenon is due to the high level of dominance of female gene generators from the series of multiple alleles i, I, F, M , or the relatively high valence of factor G . In the self-pollinated lines of later generations ($I_6^m-I_8^m$), the sex traits also shifted towards the female, with a sharp change in sex structure, there was a genetic equalization of the balance between female and male sex in the total number of female and male flowers, not sexual types, in within the sexual structure of the components of the self-pollinated line. Such a change is evolutionarily more expedient, but undesirable for breeders by seed productivity trait. Self-pollinated lines of monoecious hemp up to the sixth generation have a breeding value on the traits of sex, further self-pollination of hemp plants and their inclusion in hybridization is impractical due to a significant change in the ratio of sexual types.

Key words: hemp, sex, monoeciousness, gene, inbreeding, productivity.

Постановка проблеми. Сучасна селекція промислових конопель (*Cannabis sativa* L.) проводиться за багатьма ознаками: загальною і технічною довжиною стебла, масою стебла і волокна, вмістом волокна та його якістю, насіннєвою продуктивністю й вмістом олії, відсутністю канабіноїдних сполук, тривалістю вегетаційного періоду, стійкістю до абіо- та біотичних чинників тощо. Разом з тим від часу створення однодомних конопель існує селекційно-насінницька проблема закріплення ознаки однодомності [1], оскільки вони схильні до спонтанного вищеплення чоловічих рослин (плосконі), зростаюча кількість яких у популяції з плином часу може перетворити коноплі на дводомну форму, яка не придатна до механізованого збирання через різночасність досягання чоловічих і жіночих рослин.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Згідно сучасної класифікації [2; 3], в основу якої покладені ознаки габітусу рослини і співвідношення чоловічих та жіночих квіток у суцвітті, поліморфні статеві типи однодомних конопель поділяються на фемінізовану (з компактним суцвіттям) та маскулінізовану (з розрідженим суцвіттям) групи. До першої з них належать: матірка однодомних конопель (МОК) – усі квітки жіночі; основний статевий тип однодомна фемінізована матірка (ОФМ) – жіночі квітки переважають; справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР) – приблизно рівне співвідношення жіночих і чоловічих квіток; однодомна фемінізована плоскінь (ОФП) – чоловічі квітки переважають; фемінізована плоскінь (ФП) – усі квітки чоловічі. До другої належать: маскулінізована матірка; відповідні однодомні статеві типи; небажаний статевий тип плоскінь однодомних конопель (ПОК) – усі чоловічі квітки [2; 3].

В результаті багаторічної селекції сформувалось декілька дієвих методів і прийомів гомозиготації цієї ознаки [4; 5], одним з яких є використання в гібридизації самозапилених ліній. Стабілізовані за статтю інбредні лінії в результаті схрещувань у гібридному потомстві дають високу однорідність за ознакою однодомності, тобто відпадає необхідність проведення багаторазових поліпшуючих доборів за ознакою однодомності (а лише її контроль) чи вибраковування ПОК, що дає селекціонерам більше можливостей зосередити увагу на інших цінних господарських ознаках [6–8].

Постановка завдання. Разом з тим виникає необхідність встановлення генетичного контролю ознаки однодомності в процесі самозапилення для розуміння біологічної природи даного явища та удосконалення селекційного процесу. Як змінюється статева структура однодомних конопель в процесі багаторазового самозапилення було досліджено на прикладі самозапилених ліній сортів різного генетичного походження: Глухівські 58, Гляна, Глесія, Миколайчик, Іоніно, Глухівські 51, Глухівські 46 (середньоєвропейського еколого-географічного типу), Золотоніські 15 та Ніка (південного еколого-географічного типу) [9]. Генетичний аналіз потомства інбредних ліній проведений за методикою [10].

Виклад основного матеріалу дослідження. Розглянемо особливості зміни статевої структури в процесі багаторазового самозапилення на прикладі сорту Глухівські 58 (у решти сортів аналогічні закономірності успадкування ознак). Вихідна форма була представлена такими статевими типами, як ОФМ (83,80%), СОФР (10,95%), ОФП (3,17%), ФП (2,04%) і чоловічими рослинами, або ПОК (0,04%). Основним статевим типом була ОФМ – рослина з компактним суцвіттям і переважанням у ньому жіночих квіток, найбільш цінний статевий тип популяції однодомних конопель (рис. 1).



Рис. 1. Негативний для селекції однодомних конопель статевий тип ПОК (зліва) та основний статевий тип ОФМ (справа)

В I_1 Глухівські 58 співвідношення статевих типів змінилося, зокрема сформувалися жіночі рослини, або МОК (у середньому 7,6%), порівняно з вихідною формою на 3,4% зменшився вміст ОФМ (рис. 2), на 4,4% зменшилась частка СОФР, до 0,4% зменшився вміст ФП, яка у компактному суцвітті містить лише чоловічі квітки і не здатна формувати насіння. В межах різних сімей I_1 (потомствах окремих

самозапиленних рослин) вищеплювалися однодомні маскулінізовані рослини (від 0 до 7,8%) та різко збільшувався вміст ПОК (до 15,0%).

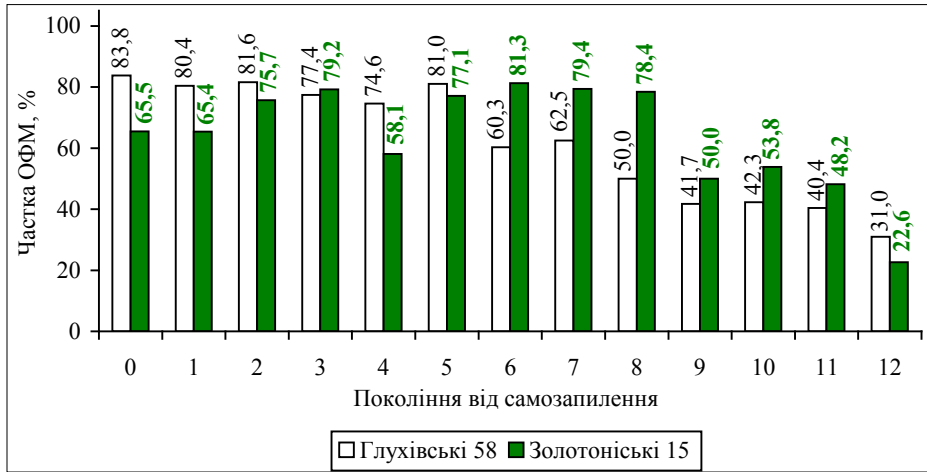


Рис. 2. Зміна вмісту ОФМ у статевій структурі в процесі інбридингу (2009–2020 рр.)

За теорією генотипічного визначення статі конопель М. Д. Мигаля [2; 3] статевий поліморфізм детермінований цілісною системою взаємодії генетичних факторів статевих хромосом і аутосом. Так, у X -хромосомі локалізований ген-реалізатор жіночої статі F та ген i , що контролює компактний тип суцвіття, відповідно в Y -хромосомі – ген-реалізатор чоловічої статі M та ген I , що контролює розріджений тип суцвіття, гени чоловічої статі домінують по відношенню до генів жіночої статі. В аутосомах локалізовані алелі: A -фактор, що зумовлює закладку чоловічих, і G -фактор, що зумовлює закладку жіночих генеративних органів ($A > a$, $G > g$), які розподіляються при діленні ядра незалежно від генів статі статевих хромосом. Ген F пригнічує фактор A незалежно від його валентності й стимулює реалізацію фактора G , в результаті чого рослина формує жіночі квітки. Ген M пригнічує фактор G і стимулює реалізацію фактора A , що веде до формування чоловічих квіток.

Виникнення однодомних конопель пов'язане з переходом алелів i , I , F , M у новий стан – i_m , I_m , F_m , M_m , при цьому гени-реалізатори статі інактивуються. Саме явище множинного алелізму генів статі статевих хромосом є причиною поліморфізму рослин однодомних конопель за первинними й вторинними ознаками статі. Об'єднання алелів IM з будь-якими алелями однодомності дає плоскінь, гетерозиготну за ознаками чоловічої й однодомної статі. Унаслідок комбінації між собою різних алелів однодомності, а також сполучення їх з алелями IF , утворюється безперервний ряд рослин за габітусом від компактного типу матірки до розрідженого типу плоскінь з різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток на них у залежності від валентності AG , що сполучаються в процесі запліднення.

За теорією генотипового визначення статі конопель М. Д. Мигаля генотип ОФМ за факторами аутосом $AaGG$, алелі генів статі статевих хромосом з низькими ступенями ($i_m I_m F_m M_m$), маємо отримати у I_1 такий розподіл генотипів і фенотипів за факторами аутосом: $1 AaGG : 2 AaGG : 1 aaGG$, або відповідно $1 \text{ СОФР} : 2 \text{ ОФМ} : 1 \text{ МОК}$, або 3 однодомні рослини : 1 жіночі рослини, однак, у потомстві спостерігалася зміщення ознак статі у бік жіночої, зокрема збільшення частки однодомних

рослин з переважанням жіночих квіток у суцвітті. Таке явище пов'язане з високим рівнем домінантності генів-реалізаторів жіночої статі з серії множинних алелів чи порівняно високою валентністю фактору *G*. Різниця між фактичним розщепленням і очікуваним теоретичним 3 : 1 не є достовірною у жодному варіанті: $\chi^2_{\text{факт}} = 1155,0$, $\chi^2_{05} = 3,84$ за середніми даними (табл. 1).

Таблиця 1

Відповідність фактичного очікуваному розщепленню в I_1 на однодомні та жіночі рослини (3 : 1)

Сорт	Співвідношення однодомні : жіночі рослини	
	фактичне	очікуване
Глухівські 58	2136 : 176	1734 : 578
Гляна	52 : 0	39 : 13
Глесія	982 : 7	741,8 : 247,2
Миколайчик	296 : 0	222 : 74
Іоніно	30 : 0	22,5 : 7,5
Глухівські 51	39 : 0	29,2 : 9,8
Глухівські 46	242 : 2	183 : 61
Золотоніські 15	1200 : 67	950,2 : 316,8
Ніка	94 : 6	75 : 25
Всього	5071 : 258	3996,7 : 1332,3

Примітка: $\chi^2_{\text{факт}} = 1155,0$; $\chi^2_{05} = 3,84$.

У процесі подальшого самозапилення, для якого добирали рослини виключно ОФМ, поступово зменшувався вміст МОК (4,0 у I_2 , 1,7 у I_3 і 0,7% у I_4), яка, починаючи з I_6 більше не проявлялася. До I_8 збільшувалася частка СОФР приблизно з однаковим співвідношенням чоловічих і жіночих квіток та збалансованою валентністю генетичних факторів обох статей. Починаючи з I_2 , ФП та однодомні маскулінізовані рослини не вищеплювалися, а вміст ПОК поступово зменшувався (0,7 у I_2 , 0,1% у I_3), а з I_4 більше цей небажаний статевий тип не проявився. Примітно, що у ранніх поколіннях від самозапилення спостерігали значний розмах варіації (різниця між максимальним і мінімальним значенням вираження ознак) кількості ОФМ, у всіх цих поколіннях виявлено лінії (за достатньо репрезентативної вибірки), які представлені лише одним статевим типом – ОФМ (100,0%). Найвищим критерієм стабільності і продуктивності сорту однодомних конопель є наявність сімей серед самозапилених ліній з високим вмістом ОФМ і, звичайно, з відсутністю ПОК. Чим вищий вміст ОФМ за умов відсутності ПОК, тим краща сортопопуляція. Саме такий матеріал рекомендовано добирати для подальшої селекції (гібридації).

У результаті проведених багаторічних досліджень встановлено, що з I_6 у середньоевропейського еколого-географічного типу (та з I_9 південного еколого-географічного типу) різко зменшується вміст ОФМ і формується значна кількість ОФП – рослин з компактним суцвіттям і переважанням чоловічих квіток у суцвітті. Даний факт пов'язуємо з репродуктивною інбредною депресією: через зниження життєздатності пилку, зменшення кількості нормально сформованого насіння у суцвітті збільшується частка чоловічих квіток (статеві типи ідентифікуються вже як СОФР чи ОФП) як еволюційно сформована адаптація до розмноження і відтворення потомства. З I_8 – I_9 провести самозапилення ОФМ з невеликою

часткою чоловічих квіток у суцвітті на рівні 10–30% практично дуже складно, насіння фактично формується на ОФП. У I_{12} Глухівській 58 (найбільш пізньому отриманому нами поколінні від самозапилення) обліковано наступні статеві типи: 28,8 ОФМ, 33,6 СОФР, 15,2 ОФП і 20,2% ФП.

Якщо за теорією генотипового визначення статі конопель М. Д. Мигалья генотип ОФП за факторами аутосом $AAGg$, алелі генів статі статевих хромосом з низькими ступенями ($i_m I_m F_m M_m$), маємо отримати у результаті самозапилення такий розподіл генотипів і фенотипів за факторами аутосом: 1 $AAGG$: 2 $AAGg$: 1 $Aagg$, або відповідно 1 СОФР : 2 ОФП : 1 ФП, або 3 однодомні рослини : 1 фемінізована плоскінь. Однак, у поколінні спостерігалось зміщення ознак статі у бік жіночої, зокрема збільшення частки однодомних рослин, хоча статева структура кардинально змінюється, порівняно з першими поколіннями від самозапилення. Різниця між фактичним розщепленням і очікуваним теоретичним 3 : 1 є достовірною у всіх варіантах: $\chi^2_{\text{факт}} = 0,72$, $\chi^2_{05} = 3,84$ за середніми даними (табл. 2).

Таблиця 2

**Відповідність фактичного очікуваному розщепленню в I_8 – I_1 ,
на однодомні рослини та фемінізовану плоскінь (3 : 1)**

Сорт	Співвідношення однодомні рослини : фемінізована плоскінь	
	фактичне	очікуване
Глухівській 58	12 : 8	15 : 5
Глесія	23 : 7	22,5 : 7,5
Золотоніській 15	37 : 14	38,2 : 12,8
Всього	72 : 29	75,7 : 25,3

Примітка: $\chi^2_{\text{факт}} = 0,72$; $\chi^2_{05} = 3,84$.

Спостерігається генетичне зрівнювання балансу між жіночою і чоловічою статтю саме за сумарною кількістю жіночих і чоловічих квіток (не статевих типів) в межах статевої структури складових самозапиленої лінії (рис. 3). При цьому такий статевий склад є еволюційно доцільнішим, але небажаним для селекціонерів з позицій насінневої продуктивності. При цьому відбувається остаточне

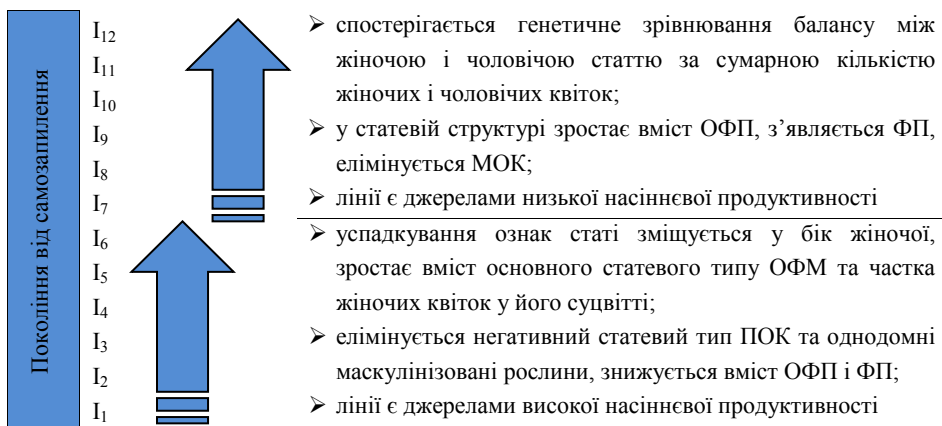


Рис. 3. Різновекторний характер успадкування ознак статі в процесі інбридингу

закріплення ознаки однодомності – МОК і ПОК не проявляються, навіть не вищеплюються мутантні чоловічі рослини як результат мутації алелів однодомності в алелі плосконі. Аналіз експериментальних даних показав, що популяція сорту однодомних конопель не є настільки стабільною за ознакою однодомності, як сорти дводомних конопель за співвідношенням матірки і плосконі, тому в пізніх поколіннях інбридингу й змінюється різко статева структура – зрівнюється частка квіток обох статей. Причина полягає в тому, що ознака однодомності контролюється взаємодією генів у стані нестійкого множинного алелізму статевих хромосом. Ця взаємодія направлена на дестабілізацію ознаки однодомності, результатом якої є вищеплення ПОК, здатної перетворювати однодомні коноплі в дводомні. За даних умов селекція сортів однодомних конопель основана на систематичному видаленні ПОК протягом фази бутонізації та цвітіння, а також інших небажаних статевих типів однодомних конопель – ФП, ОФП та однодомних маскулінізованих рослин.

Висновки і пропозиції. Самозапилення є важливим методом стабілізації ознаки однодомності конопель. У самозапиленних ліній ранніх поколінь (I_1 – I_4) успадкування ознак статі зміщувалося у бік жіночої, зокрема спостерігали збільшення частки однодомних рослин з переважанням жіночих квіток у суцвітті. Таке явище пов'язане з високим рівнем домінантності генів-реалізаторів жіночої статі з серії множинних алелів $i_{m,m} F_m M_m$ чи порівняно високою валентністю фактору G . У самозапиленних ліній більш пізніх поколінь (I_6 – I_8) спостерігалась різка зміна статевої структури, відбувалось генетичне зрівнювання балансу між жіночою і чоловічою статтю за сумарною кількістю жіночих і чоловічих квіток (не статевих типів) в межах статевої структури складових самозапиленої лінії, що є еволюційно детермінованим, але небажаним для селекціонерів з позицій насінневої продуктивності. Селекційну цінність за ознаками статі мають самозапилені лінії однодомних конопель до шостого покоління, подальше самозапилення рослин конопель і включення їх у гібридизацію є недоцільним через істотну зміну співвідношення статевих типів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Лайко І. М., Вировець В. Г., Щербань І. І., Кириченко Г. І. Селекційні гаранті стійкості ознаки однодомності популяцій сортів однодомних конопель. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2009. Вип. 5. С. 3–7.
2. Мигаль Н. Д. Генетика пола конопля. Глухов, 1992. 212 с.
3. Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми, 2004. 248 с.
4. Міщенко С. В. Генетичні детермінанти появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основні шляхи її подолання. *Луб'яні та технічні культури*. 2017. Вип. 5 (10). С. 76–90.
5. Мигаль М. Д. та ін. Інцухт і гетерозис конопель. Суми, 2020. 146 с.
6. Лайко І. М. та ін. Методика селекції і насінництва однодомних конопель. Суми, 2021. 44 с.
7. Міщенко С. В. Особливості успадкування ознак статі у сортолінійних, лінійносортових та міжлінійних гібридів однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2015. Вип. 108. С. 122–130. DOI: 10.30835/2413-7510.2015.57382
8. Міщенко С. В. Статеві структури конвергентних гібридів конопель. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 93–103. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-163-1-93-103
9. Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. с.-г. наук: спец. 06.01.05 «Селекція і насінництво». Харків, 2020. 52 с.
10. Тихомирова М. М. Генетический анализ. Ленинград, 1990. 280 с.