

ВЧЕННЯ АКАДЕМІКА М.М. ГРИШКА ПРО СТАТЕВИЙ ПОЛІМОРФІЗМ КОНОПЕЛЬ У СВІТЛІ СУЧАСНОЇ ТЕОРІЇ ГЕНЕТИЧНОГО КОНТРОЛЮ СТАТІ ТА ДОСЯГНУТОГО РІВНЯ ОДНОДОМНОСТІ

Академік Микола Миколайович Гришко, перш за все, відомий як основоположник наукової селекції конопель (*Cannabis sativa* L.), фундатор Національного ботанічного саду та один з перших в Україні генетиків. Приємно усвідомлювати, що становлення Миколи Миколайовича як видатного вченого відбулося саме в місті Глухові Сумської області в новоствореному інституті конопель, де під його керівництвом розпочато вирішення нагальних проблем коноплярства, провідної на той час сільськогосподарської галузі; вперше в світі започатковано новий напрям у селекції цієї культури для забезпечення можливості одноразового механізованого збирання стеблостою, оскільки у природі коноплям властивий статевий диморфізм, що полягає у наявності двох статевих типів – жіночого (матірки) і чоловічого (плосконі), які досягають з великим розривом у часі і потребують затрат ручної праці. Велику увагу академік звертав на явище статевого поліморфізму у рослинному світі, а саме – на морфогенез андроцею і гінцею різних видів, класифікацію типів однодомності, цитогенетичні особливості та генетичний контроль ознак статі, що знайшло подальший науковий розвиток у дослідженнях цілої когорти вітчизняних і закордонних ботаніків. У цей час у Глухові вченим одноосібно або разом з колегами підготовлено фундаментальні праці: «Курс загальної генетики» (1933), «Биология конопли» (1935), «Одновременно созревающая конопля» (1937), «Курс генетики» (у співавторстві з Л.М. Делоне, 1938), «Конопля» (1938)...

Основний внесок М.М. Гришка у селекцію і генетику конопель, на нашу думку, полягає у: 1) початку генетичних досліджень ознак статі конопель; 2) розробці концептуальних основ і практичному створенні перших одночасно досягаючих (однодомних) форм конопель з метою одноразового механізованого збирання посівів; 3) розкритті унікальності статевого поліморфізму конопель, першій класифікації їх статевих типів;

4) висуненні та обґрунтуванні гіпотези про філогенез статі конопель у послідовності гермафродитизм → однодомність → дводомність. Здобутки вченого мали виключне визначальне значення для подальшого розвитку генетики і селекції конопель, розквіту галузі коноплярства в цілому.

На початку ХХ ст. в інституті конопель була проведена значна робота з виявлення впливу різноманітних зовнішніх чинників середовища на співвідношення чоловічих і жіночих рослин або їх одночасного дозрівання [1, 2], досліджено спонтанні однодомні мутанти, які зустрічаються у популяціях дводомних конопель. М.М. Гришко доходить висновку, що обумовлені спадковою основою характерні особливості стадійного розвитку протилежних статей завжди визначали різночасність їх дозрівання, тому лише зміна самої спадкової природи конопель є єдиним шляхом до створення можливості повного механізованого збирання і зниження втрат. Така перебудова можлива завдяки створенню однодомних форм чи сортів з одночасним дозріванням обох статей [2]. Було розпочато роботу над створенням таких 4-х нових форм конопель: 1) однодомних зі всіма гермафродитними квітками; 2) однодомних роздільностатевих (з чоловічими і жіночими квітками на 1-й рослині); 3) дводомних з плоскінню, що досягає одночасно з матіркою; 4) дводомних з матіркою, що досягає одночасно з плоскінню [2].

Згодом було надано перевагу створенню одночасно досягаючої форми і визначено можливий варіант сполучення статевих типів у популяції: матірка і фемінізована плоскінь. Подамо схематичне зображення етапів (послідовності) створення одночасно досягаючих конопель фемінізованого типу (рис. 1) згідно із джерелами [2–4], що стало відправним пунктом на шляху тривалого процесу закріплення і стабілізації ознаки однодомності.

Статева структура створених таким чином популяцій конопель характеризувалася полімор-



Рис. 1. Схема створення одночасно дозріваючих (однодомних) конопель під керівництвом М.М. Гришка

фним рядом статевих типів (включаючи ранньостиглу і пізньостиглу плоскінь) з суттєвим переважанням матірки та фемінізованої плосконі, тобто так звані одночасно дозріваючі фактично були однодомними коноплями, хоча ця ознака у перших сортів не вирізнялася стабільністю. У подальшому однодомну форму конопель створювали шляхом багаторічного добору однодомних рослин у поєднанні з систематичним бракуванням плосконі у фазі бутонізації та гібридизації найчастіше за схемою: дводомні коноплі / однодомні // однодомні або поєднання зазначених методів і прийомів. Завдяки багаторічним дослідженням і зусиллям талановитих селекціонерів Є.С. Гуржій, Г.Й. Аринштейн, Г.А. Хреннікової, Р.І. Каплунової, В.О. Невинних, Г.І. Сенченка, В.Г. Вировця, Л.М. Горшкової, І.І. Щербаня, В.П. Ситника, І.М. Лайко та багатьох інших створено сорти конопель, стійкі до вищеплення плосконі (прямого дестабілізатора однодомності) у ряді послідовних генерацій.

Збереження стабільності популяції однодомних конопель зараз досягається завдяки застосуванню спеціальних селекційно-насінницьких заходів, методів і прийомів, до яких належать: виокремлення однодомної фемінізованої матірки як основного статевого типу при доборах і гібри-

дизації; надійна просторова ізоляція селекційних розсадників і насінницьких посівів; бракування нетипових статевих типів та рослин плосконі однодомних конопель, вибраковка сімей з активним геном-мутатором алелів однодомності в алелі плосконі; попередня оцінка генотипів елітних рослин за статевим складом; зближення строків цвітіння чоловічих і жіночих квіток та ін.

Важливе історичне значення мають розкриття М.М. Гришком унікальності статевого поліморфізму конопель та спроба першої класифікації їх статевих типів. Усе різноманіття статевих форм він відносив до 4-х типів: чоловічої рослини, жіночої рослини, фемінізованої чоловічої рослини, маскулінізованої жіночої рослини. При цьому виділяв 20 найменувань типів однодомності (табл. 1), зазначаючи, що поліморфізм ознак статі у конопель показує, наскільки великі можливості у зміні їх біологічних особливостей шляхом використання отриманих форм як вихідного матеріалу для селекції зовсім нових сортів [2].

Однак рослини з аномальними квітками зараз не прийнято використовувати в системі статевих типів чи форм [5], тому згідно із сучасною класифікацією М.Д. Мигаля [6, 7], в основу якої покладені ознаки габітусу рослини і співвід-

Класифікація статевих типів за М.М. Гришком

Тип рослини	Тип однодомності
Чоловічої	1. <i>Unisexualis masculus</i> . 2. <i>Monoicus masculus</i> . 3. <i>Trisexualis masculus</i> . 4. <i>Andromonoicus masculus</i> . 5. <i>Hermaphroditus masculus</i> .
Жіночої	6. <i>Unisexualis femineus</i> . 7. <i>Monoicus femineus</i> . 8. <i>Trisexualis femineus</i> . 9. <i>Gynomonoicus femineus</i> . 10. <i>Hermaphroditus femineus</i> .
Фемінізованої чоловічої	11. <i>Unisexualis masculus feminatus</i> . 12. <i>Monoicus masculus feminatus</i> . 13. <i>Trisexualis masculus feminatus</i> . 14. <i>Andromonoicus masculus feminatus</i> . 15. <i>Hermaphroditus masculus feminatus</i> .
Маскулінізованої жіночої	16. <i>Unisexualis femineus masculatus</i> . 17. <i>Monoicus femineus masculatus</i> . 18. <i>Trisexualis femineus masculatus</i> . 19. <i>Gynomonoicus femineus masculatus</i> . 20. <i>Hermaphroditus femineus masculatus</i> .

ношення чоловічих та жіночих квіток у суцвітті, статеві типи однодомних конопель об'єднані у фемінізовану (з компактним суцвіттям) та маскулінізовану (з розрідженим суцвіттям) групи (рис. 2).

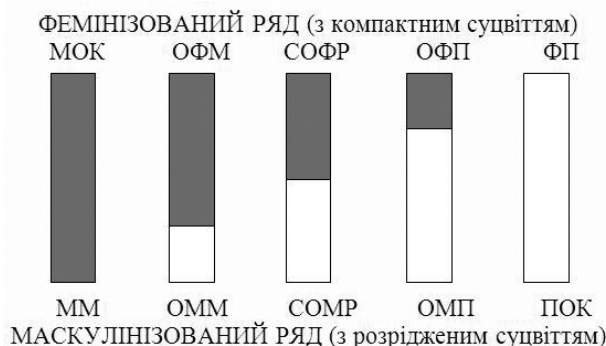


Рис. 2. Схематичне зображення класифікації статевих типів однодомних конопель за М.Д. Мигалем (співвідношення квіток: сірим – жіночі, білим – чоловічі)

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

За сучасною теорією генотипового визначення статі конопель М.Д. Мигалю (табл. 2) [6–9], статевий поліморфізм детермінований цілісною

системою взаємодії генетичних факторів статевих хромосом і аутосом. Так, у *X*-хромосомі локалізовані 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 відносно генів жіночої статі. Також у генотипі матірки і плоскіні дводомних конопель знаходиться загальний комплекс детермінантів статі з двох пар алельних факторів, локалізованих в аутосомах: *A*-фактор, що зумовлює закладку чоловічих генеративних органів, і *G*-фактор, що зумовлює закладку жіночих генеративних органів ($A > a$, $G > g$). Фактори статі загального комплексу знаходяться в аутосомах і розподіляються при діленні клітинного ядра незалежно від генів статі статевих хромосом. Гени-реалізатори статі дводомних конопель самі по собі не визначають тип квітки, а є генами-інгібіторами. Ген *F* пригнічує фактор *A* незалежно від його валентності й стимулює реалізацію фактора *G*, в результаті чого рослина формує жіночі квітки. Ген *M*, навпаки, пригнічує фактор *G* і стимулює реалізацію фактора *A*, що веде до формування чоловічих квіток.

Явище множинного алелізму генів статі статевих хромосом є причиною поліморфізму рослин однодомних конопель за первинними і 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 плоскіні з різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток на них залежно від валентності генетичних факторів ауто-

Таблиця 2

Генотипи однодомних конопель за факторами статі статевих хромосом і аутосом за М.Д. Мигалем

Фемінізований ряд			Маскулінований ряд		
статевий тип	гени статевих хромосом	фактори аутосом	статевий тип	гени статевих хромосом	фактори аутосом
МОК	алелі i_m, I_m, F_m, M_m з низькими ступенями	$aaGG, aaGg$	ММ	алелі i_m, I_m, F_m, M_m з високими ступенями	$aaGG, aaGg$
ОФМ		$AaGG$	ОММ		$AaGG$
СОФР		$AAGG, AaGg$	СОМР		$AAGG, AaGg$
ОФП		$AAGg$	ОМП		$AAGg$
ФП		$AAgg, Aagg$	ПОК		$AAgg, Aagg$



Рис. 3. Докази концепції філогенезу статі конопель

сом комплексу AG, що сполучаються в процесі запліднення.

Саме академік М.М. Гришко вперше вказав на те, що коноплі пройшли такий історичний шлях розвитку статі: гермафродитні рослини → однодомні рослини → дводомні рослини [1]. Двodomна форма є вищим ступенем пристосування до середовища існування і перехресного запилення. Нині ця концепція філогенезу статі конопель, за даними багатьох авторів, підтверджена аргументованими доказами (рис. 3).

Матеріали і методи

Було проаналізовано популяції сучасних сортів однодомних конопель за співвідношенням статевих типів як наслідок тривалої селекції, використавши зразки: Гляна (№ нац. каталогу UF0600589), Глухівські 58 (UF0600685), Глесія (UF0600687), Миколайчик (UF0600697), Іоніно (UF0600698), Глухівські 51 (UF0600585),

Глухівські 46 (UF0600136), Золотоніські 15 (UF0600132), Ніка (UF0600686). Самозапилення проводили в умовах вегетаційного будинку з використанням індивідуальних ізоляторів з агроволокна. Визначення статевих типів проводили за класифікацією і методикою [6, 7] в розсаднику оцінки при площі живлення 30 × 5 см.

Результати та обговорення

У статевій структурі досліджуваних сортів суттєво переважає ОФМ, її вміст становить від 51,4 (Іоніно) до 89,2% (Гляна), що є досить позитивним, оскільки цей статевий тип характеризується інтегративною властивістю давати у потомстві високу стабільність ознаки однодомності і продуктивність. СОФР виявлено від 7,3 до 4,0%, ОФП – від 1,5 до 12,9%. Як бачимо, переважна більшість рослин за фенотипом є однодомними особинами, тобто мають і чоловічі, і жіночі квітки. ФП обліковано лише у 4-х сортів (Гляна, Глу-

Таблиця 3

Статеві структура сучасних сортів однодомних конопель (чисельник) та їх самозапилених ліній I₁ (знаменник) (2009–2015 рр.)

Сорт	Обсяг вибірки, шт.	Співвідношення статевих типів, %						
		МОК	ОФМ	СОФР	ОФП	ФП	ОМР	ПОК
Гляна	1769/52	0/0	89,2/94,2	7,3/5,8	3,0/0	0,5/0	0,0/0	0/0
Глухівські 58	961/2312	0/7,6	82,2/80,4	12,8/6,6	4,0/3,1	0,9/0,4	0/0,0	0,1/1,9
Глесія	608/939	0/0,8	89,0/82,6	9,5/11,4	1,5/4,1	0/0,8	0/0	0/0,3
Миколайчик	101/274	0/0	58,4/65,9	31,2/25,5	10,4/8,6	0/0	0/0	0/0
Іоніно	35/30	0/0	51,4/90,0	40,0/10,0	8,6/0	0/0	0/0	0/0
Глухівські 51	76/39	0/0	77,6/94,9	17,1/2,6	5,3/0	0/0	0/0	0/0
Глухівські 46	128/204	0/1,1	67,1/61,6	18,8/23,2	12,9/12,0	1,2/1,8	0/0,3	0/0
Золотоніські 15	877/1246	0/7,1	73,5/63,4	14,5/15,3	10,4/11,2	1,1/0,6	0/0,5	0,5/1,9
Ніка	38/54	0/0	68,4/48,2	21,1/40,7	10,5/11,1	0/0	0/0	0/0

хівські 58, Глухівські 46, Золотоніські 15) у кількості від 0,5 до 1,2%. Такий негативний статевий тип, як ПОК, проявляється у вигляді одиничних рослин (0,1% у сорту Глухівські 58 і 0,5% у Золотоніські 15). Отже, сучасний рівень однодомності у конопель є досить високим (табл. 3).

Для характеристики рівня стабільності однодомності (тобто стійкості до реверсу в дводомну форму) проаналізували статевий склад самозапилених ліній I₁, коли велика кількість генів статевих хромосом і аутосом перейшли в гомозиготний стан (у широкому розумінні), і наявний факт розщеплення за ознаками статі. Встановлено, що в результаті самозаплення з'являється МОК, зменшується кількість ОФМ, залежно від сорту вміст СОФР, ОФП і ФП коливається в той чи інший бік, у невеликій кількості і лише в окремих випадках вищеплюються ОМР і ПОК (табл. 3).

Статеві структура самозапилених ліній чітко ілюструє унікальність статевого поліморфізму однодомних конопель та значні можливості щодо його оптимізації. Висока стабільність ознаки однодомності залишається, а небажані з гос-

подарської точки зору статеві типи елімуються у подальших поколіннях від самозаплення. При цьому вже у I₁ є сім'ї, які при порівняно численній вибірці складаються із 100% ОФМ, та сім'ї з відсутністю МОК і ПОК, які доречно використовувати у селекційному процесі з метою створення нового вихідного матеріалу конопель.

Висновки

Завдяки науковій діяльності М.М. Гришка було розпочато генетичні дослідження ознак статі конопель, створено перші одночасно досягаючі (однодомні) форми цієї культури як єдиний можливий шлях одноразового механізованого збирання посівів, розкрито унікальність статевого поліморфізму конопель та зроблено першу класифікацію їх статевих типів, висунуто гіпотезу про філогенез статі конопель у послідовності гермафродитизм → однодомність → дводомність. Усе це мало визначальне значення для подальшого розвитку генетики і селекції конопель, розквіту галузі коноплярства в цілому. Сучасним сортам властивий досить високий рівень стабільності ознаки однодомності.

ЛІТЕРАТУРА

1. Биология конопли // Труды ВНИИ конопли / Под ред. Н.Н. Гришко. – К. – Харків: Держсільгоспвид, 1935. – 8. – 272 с.
2. Гришко Н.Н. Одновременно созревающая конопля. – М.: Сельхозгиз, 1937. – 53 с.
3. Гришко Н.Н. Селекция однодомной конопли с одновременным вызреванием поскони и матерки // Доклады ВАСХНИЛ. – М.–Л., 1935. – 3, вып. 1. – С. 5–14.
4. Гришко Н.Н., Левченко В.И., Селецкий В.И. Вопросы пола у конопли, выведение однодомных форм и сортов с одновременным вызреванием обоих полов // Сборник научных трудов ВНИИ конопли. – М.–Л., 1937. – 5. – С. 73–108.
5. Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. – К.: Наукова думка, 1976. – 198 с.
6. Мигаль Н.Д. Генетика пола конопли. – Глухов, 1992. – 212 с.
7. Мигаль Н.Д. Експериментальна зміна статі конопель. – Суми: Козацький вал, 2004. – 248 с.
8. Мигаль Н.Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщение III. Двудомная конопля // Генетика. – 1986. – 22, № 6. – С. 1011–1018.
9. Мигаль Н.Д. Генотипическое определение пола конопли. Сообщение IV. Однодомная конопля // Генетика. – 1986. – 22, № 8. – С. 2115–2125.

MISHCHENKO S.V., LAYKO I.M., VYROVETS V.H., KYRYCHENKO H.I., KMETS I.L., LAYKO H.M.

Research Station of Bast Crops of the IA Northeast NAAS,

Ukraine, 41400, Sumy reg., Hlukhiv, Tereshchenkiv str., 45, e-mail: serg_mischenko@mail.ru

ACADEMICIAN N.N. HRISHKO DOCTRINE ABOUT HEMP SEXUAL POLYMORPHISM AS ASPECTS OF THE MODERN THEORY OF SEX GENETIC CONTROL AND ACHIEVED LEVEL MONOECIOUS

Aim. Academician M.M. Hrishko doctrine of creation monoecious hemp forms and analysis of sexual structure of modern varieties are the aims of our study. **Methods.** The study was conducted in 2009–2015. Selfing of plants were held in a glass house. Individual insulators were used. Hemp sexual types were determined by the method M.D. Myhal. Plant nutrition area was 30 × 5 cm. **Results.** Ratio of sexual types of hemp modern varieties and first generation of inbred lines were established as a result of our research. **Conclusions.** Scientific achievements M.M. Hrishko were important for the further development of hemp genetics, breeding and hemp industry as a whole. High level of monoecious signs stability is characteristic of hemp modern varieties.

Keywords: *Cannabis sativa* L., hemp, sex, monoecious, variety.