

3. Лапина Г.П. Электрофоретические спектры семян разных сортов льна // Физиология и биохимия культ. раст.— 1989.— Т.21, N5.— С. 494–500.

4. Юренкова С.И., Хотылева Л.В., Жученко А.А. Сравнительное изучение изоферментных спектров сортов льна-долгунца // Доклады АН Беларуси.— 1992.— Т.36, №5.— С. 473–475.

Резюме

В результате изучения электрофоретических спектров линий льна масличного был выделен ряд стабильных и вариабельных белковых зон. Используя метод электрофореза запасных белков семян льна масличного, установлены и описаны белковые спектры 11 сортов и 4 селекционных образцов. По электрофореграммам отмечен межсортовой полиморфизм льна украинской и иностранной селекции.

В результаті вивчення отриманих електрофоретичних спектрів сортів та селекційних зразків виділені ряд стабільних та варіабельних білкових зон. Використовуючи метод електрофорезу запасних білків насіння льону, встановлені та описані білкові спектри 11 сортів та 4 селекційні зразки. По електрофореграммам відмічені міжсортовий поліморфізм сортів льону української та іноземної селекції.

In result of studying of electrophoreses spectrum of varieties and breeding samples the proteins zone stability and variability were found. Using the method of electrophoreses of storage oil flax proteins the protein spectrum of 11 varieties and 4 breeding samples were established and described. After the electrophoreses spectrum of the intervariety polymorphism of flax's variety the Ukrainians and foreign breeding was marked.

МІЩЕНКО С.В.

Інститут луб'яних культур УААН,

Україна, 41400, Сумська обл., м. Глухів, вул. Терещенків, 45, e-mail:

ibc@sm.ukrtel.net

ЕВОЛЮЦІЙНИЙ РОЗВИТОК СТАТІ *CANNABIS SATIVA L.*: ГЕРМАФРОДИТИЗМ — ОДНОДОМНІСТЬ — ДВОДОМНІСТЬ

Статевий поліморфізм конопель (*Cannabis sativa L.*) — унікальне природне явище, вивчення філогенезу і генетичних факторів якого завжди цікавило дослідників.

За Е.Л. Кордюм, Г.И. Глущенко еволюційний розвиток статі рослин може здійснюватися двома шляхами: дводомні рослини виникають від гермафродитних через проміжну одностатеву форму або безпосередньо від гермафродитів [1]. М.Д. Мигаль вважає, що явище статевого поліморфізму конопель, яке виражається в наявності дводомних рослин, статевих типів одностатевих конопель з фемінізованим і маскулінізованим габітусом та різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у суцвітті, а також різних форм інтерсексуальності, є прямим відображенням особливостей онтогенетичного й філогенетичного розвитку [2]. Н.Н. Гришко вказує на те, що коноплі пройшли

такий історичний шлях розвитку статі: гермафродитні рослини → однодомні рослини → дводомні рослини [3, 4].

Концепція еволюції статі конопель у зазначеному напрямку, а не в напрямку двох незалежних шляхів розвитку, доводиться М.Д. Мигалем такими основними аргументами: 1) відсутністю потенційно двостатевих жіночих і чоловічих квіток у дводомних конопель; 2) відсутністю нормально розвинених гермафродитних квіток; 3) вищим ступенем життєздатності матірки й плосконі порівняно з однодомними рослинами; 4) наявністю генетично обумовленого ряду статевих типів, який показує поступовий перехід однодомних рослин до дводомних [2, 5, 6]. Частково до них належать ще й такі: 1) відсутність самостерильності у однодомних рослин конопель [7]; 2) наявність реліктових нектарників у квітках конопель як анемофілів [8]; 3) легкість трансформації однодомних конопель у дводомні. Нижче розглянемо ці аргументи.

Виокремлення основних статевих типів квіток базується переважно на даних зовнішньої морфології, що в значній мірі обумовлює ряд неточностей в описі одностатевих квіток. У природі має місце досить чітке розмежування двох типів одностатевих квіток: 1) квітки без зачатків (рудиментів) органів іншої статі — структурно одностатеві квітки; такі чоловічі і жіночі квітки описані у однодомних видів *Betula L.*, *Spinacia oleracea L.*, *Salix caprea L.*, *Populus pyramidalis Rozier*; жіночі — у дводомного виду *Urtica dioica L.* та ін.; 2) квітки із зачатками (рудиментами) органів іншої статі, ступінь розвитку яких може варіювати, — потенційно двостатеві квітки; такі чоловічі і жіночі квітки описані в однодомних видів *Zea mays L.*, *Acer L.*, чоловічі — у дводомного виду *Urtica dioica L.* і однодомного *Aesculus hippocastanum L.*, жіночі — у *Laurus nobilis L.* та ін. [1]. У конопель наявна виключно перша група квіток [1].

М.Д. Мигаль вказує, що порушення в розвитку квіток конопель зустрічаються часто. У результаті зміни статі генеративних органів, як правило, утворюються двостатеві квітки з недорозвиненим андроцеєм і гінецеєм. Такі квітки прийнято називати інтерсексуальними. Автор не зустрічав в природі справжніх гермафродитних квіток з нормально розвиненими генеративними органами обох статей. Він стверджує, що так звані “гермафродити”, — це не що інше, як інтерсексуальні рослини, тобто особини з аномальними двостатевими квітками [2]. Найбільш поширеною формою порушень у розвитку квіток конопель є онтогенетична інтерсексуальність однодомних рослин. Чоловічі квітки в суцвітті однодомних особин змінюються жіночими не різко, а шляхом поступового перетворення андроцея в гінецей. Перетворення чоловічих квіток у жіночі схематично проходить у такій послідовності: нормальні чоловічі квітки (андроцей), чоловічі квітки з порушеннями без ознак інтерсексуальності, андрогіноморфні квітки (інтерсексуальні квітки з перевагою ознак андроцея), гінандроморфні квітки (інтерсексуальні квітки з перевагою ознак гінецея), нормальні жіночі квітки (гінецей). Також у популяції дводомних і однодомних конопель зустрічаються інтерсексуальні рослини — інди-

віди, в яких замість усіх або частини чоловічих квіток утворюються двостатеві тератологічні квітки (модифікаційна інтерсексуальність рослин дводомних і однодомних конопель). У суцвітті цих індивідів зустрічаються п'ять типів квіток: нормальні чоловічі, нормальні жіночі, інтерсексуальні, тератологічні чоловічі та тератологічні жіночі без ознак перетворення статі. Описана інтерсексуальна форма карликових рослин та спадкова форма інтерсексуальної чоловічої стерильності однодомних конопель [2, 6, 9]. Спільним для усіх форм інтерсексуальності конопель є те, що трансформація ознак статі в природних умовах проходить в напрямку від чоловічих до жіночих генеративних органів [2], хоча є дані про маскулінізацію жіночих квіток [1].

Вищий ступінь життєздатності матірки й плосконі порівняно з однодомними рослинами полягає у наступному. Чоловічі квітки плосконі, маючи довгі квітконіжки, розташовуються на квітконосних пагонах розріджено, що створює умови для вільного розкриття квіток, легкого звільнення пиляків від пилку й осипання їх після відцвітання, порівняно з однодомними рослинами плоскінь цвіте інтенсивніше й дає більшу масу пилку в середньому з рослини, пилко більш конкурентоздатний до запилення; вищі показники маси тисячі насінин та їх схожості у матірки порівняно з рослинами однодомних конопель тощо [2, 6].

У ботаніці загальноприйнятим є поділ квіток на двостатеві (гермафродитні), якщо вони містять андроцей і гінецей, і одностатеві, якщо вони містять один тільки андроцей або тільки гінецей. П.М. Жуковський зазначає, що зустрічаються різні поєднання, переходи від одного статевого типу до іншого, завдяки чому виокремлювані групи є відносними [10]. Е.Л. Кордюм, Г.И. Глуценко [1] наводять більш повну класифікацію статевих форм, в основу якої покладена класифікація М.А. Розанової:

1. Гермафродити — рослини тільки з двостатевими (гермафродитними) квітками.

2. Однодомні (синоніми: моноєцичні, еумоноїкести) — рослини з одностатевими чоловічими (тичинковими) і жіночими (маточковими) квітками, які формуються на одній і тій же особині. До однодомних рослин належать: а) андромоноєцичні (андромоноїкести) — рослини з двостатевими і чоловічими квітками; б) гіномоноєцичні (гіномоноїкести) — рослини з двостатевими і жіночими квітками; в) полігамні (тримоноїкести, полімоноїкести) — рослини з двостатевими, чоловічими і жіночими квітками.

3. Двodomні (синоніми: диєцичні, еудойкести) — популяції, у яких чоловічі і жіночі квітки формуються на різних особинах. До двodomних рослин належать: а) андродиєцичні (андродиойкести) — популяції, у яких двостатеві і чоловічі квітки формуються на різних особинах; б) гінодиєцичні (гінодиойкести) — популяції, у яких двостатеві і жіночі квітки формуються на різних особинах; в) полігамно диєцичні (полідиойкести) — популяції, на окремих чоловічих і жіночих особинах яких формуються квітки протилежної статі або двостатеві, чи ті і інші.

4. Трьохдомні (синоніми: триєцичні, тріойкести) — популяції, у яких чоловічі, жіночі і двостатеві квітки формуються на різних особинах.

Як вказують Е.Л. Кордюм, Г.И. Глущенко, різноманітні статеві форми зустрічаються у родинях і порядках, які займають різне місце в системі. Причому, якщо для одних таксономічних груп, зокрема родин чи родів, характерна якась одна статева форма, то для інших — різноманітні поєднання декількох статевих форм, що може спостерігатись і в межах одного виду. Наприклад, п'ять статевих форм — гермафродити, гіно- і андромоноєцичні, гіно- і андродієцичні описані у *Plantago media L.*; чотири статеві форми — гермафродити, однодомні, андро- і гіномоноєцичні — у *Ceratonia siliqua L.*; гермафродити, одно-, дводомні і полігамні форми — у *Carica papaya L.* та ін. [1]. Багатоманіття статевих форм покритонасінних обумовлюється наявністю декількох статевих типів квіток і їх різноманітним поєднанням як на окремих особинах, так і в межах популяції чи виду. Додаткову різноманітність статевих типів квітки створює явище стерильності (чоловічої і жіночої) [1].

У природних умовах конопля є дводомним видом з чітко вираженим статевим диморфізмом. Жіночі рослини (матірка) мають компактне суцвіття й жіночі квітки, чоловічі рослини (плоскінь) мають розріджене суцвіття й чоловічі квітки. Ці статеві типи також відрізняються за багатьма іншими морфологічними і фізіологічними ознаками. З біологічної точки зору розрив у дозріванні плосконі і матірки є адаптацією до умов існування, а дводомні коноплі — сучасний етап еволюційного розвитку виду. З практичного боку більш раннє досягання чоловічих рослин (приблизно на місяць) викликає труднощі при збиранні врожаю. Ось чому вчені зосередили свої зусилля на створенні одночасно дозріваючих конопель, які згодом були створені.

Важливе історичне значення має класифікація статевих типів конопель, запропонована Н.Н. Гришко [3]. Усе різноманіття статевих форм він відносить до 4 типів: чоловічої рослини, жіночої рослини, фемінізованої чоловічої рослини, маскулінізованої жіночої рослини. При цьому виділяв наступні 20 найменувань типів однодомності: *Unisexualis masculus*, *Monoicus masculus*, *Trisexualis masculus*, *Hermaphroditus masculus*, *Unisexualis femineus*, *Monoicus femineus*, *Trisexualis femineus*, *Gynomonioicus femineus*, *Hermaphroditus femineus*, *Unisexualis masculus feminatus*, *Monoicus masculus feminatus*, *Trisexualis masculus feminatus*, *Andromonoicus masculus feminatus*, *Hermaphroditus masculus feminatus*, *Unisexualis femineus masculatus*, *Monoicus femineus masculatus*, *Trisexualis femineus masculatus*, *Gynomonioicus femineus masculatus*, *Hermaphroditus femineus masculatus* [3].

З наукової ж точки зору рослини з аномальними квітками не прийнято використовувати в системі статевих типів чи форм [1]. Згідно сучасної класифікації [2, 6], в основу якої покладені ознаки габітусу рослини і співвідношення чоловічих та жіночих квіток у суцвітті, статеві типи однодомних конопель об'єднані у фемінізовану (з компактним суцвіттям) та маскулінізовану (з розрідженим суцвіттям) групи. 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 жіно-

чих і чоловічих квіток, однодомна фемінізована плоскінь (ОФП) — чоловічі квітки переважають, фемінізована плоскінь (ФП) — усі квітки чоловічі. Відповідно до маскулінізованої групи належать: маскулінізована матірка (ММ), однодомна маскулінізована матірка (ОММ), справжні однодомні маскулінізовані рослини (СОМР), однодомна маскулінізована плоскінь (ОМП), плоскінь однодомних конопель (ПОК). У монографіях М.Д. Мигаля [2, 6] показано і цілісну систему взаємодії генетичних факторів статевих хромосом і аутосом, генетичну модель статевого поліморфізму однодомних конопель.

Зазначимо, що домінуючим статевим типом сучасних сортів конопель є однодомна фемінізована матірка, яка характеризується інтегративною властивістю давати у потомстві високу стабільність ознаки однодомності і продуктивність.

Г.С. Степанов вважає, що на певному етапі еволюції двостатева квітка ставала обмежуючим фактором еволюції, і нові умови середовища почали вимагати удосконалення її функцій шляхом переходу від гермафродитної статевої організації до роздільностатевої. При цьому жіноча квітка могла виникнути в результаті стерилізації андроцея двостатевої квітки, чоловіча — шляхом стерилізації гінцея. Ізоляція і відбір могли привести до корінної зміни сексуального типу рослин, тобто до вироблення екзогенного типу онтогенезу за ознакою статі, що на морфологічному рівні знайшло вираз в неоднаковому розміщенні квіток різних статевих типів на окремих особинах. Для конопель еволюційно простіше було перейти від самонесумісного гермафродитизму до однодомності, ніж виробити ефективний механізм самостерильності. Така точка зору підтверджується тим, що однодомні рослини майже ніколи не бувають самостерильними [7].

К. Фегри і Л. ван дер Пейл вказують, що наявність реліктових нектарників у квітках анемофілів (у т.ч. й конопель), специфічні запахи свідчать про виникнення анемофілії від ентомофілії, яка характерна для гермафродитних рослин. У анемофілів розвиток йшов від роздільностатевості до дводомності, яка завжди є вторинною у покритонасінних [8].

Однодомні коноплі легко трансформуються у дводомні. Так, за нашими даними, у вихідній популяції сорту однодомних конопель ЮСО-31 матірка і плоскінь відсутня, після 1-го року сумісного вирощування і вільного переzapилення з дводомними коноплями матірки обліковано 1,8%, а плоскінь — 9,0%, після 2-х років — 26,1% і 35,0%, 3-х років — 40,2% і 46,8% відповідно. При гібридизації однодомної фемінізованої матірки сорту Однодомні 9ЧС з плоскінною дводомних конопель сорту Єрмаківські місцеві у F_1 вищеплюється 44,9% чоловічих рослин. Плоскінь однодомних конопель з'являється починаючи з II генерації (у популяції розсадника розмноження сімей, супереліти, еліти, I генерації вона відсутня). Вільне переzapилення з рештою рослин популяції приводить до збільшення її кількості з 0,8% до 34,9% у VI генерації.

Виникає необхідність комплексних досліджень популяцій однодомних сортів конопель із застосуванням генетичного, цитологічного, ембріологічного, фізіологічного, біохімічного і молекулярно-біологічного методів для

більш глибокого пізнання генетичних механізмів визначення та філогенезу статі, органогенезу одностатевих квіток.

Література

1. Кордюм Е.Л. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных / Е.Л. Кордюм, Г.И. Глушенко.— К.: Наукова думка, 1976.— 198 с.
2. Мигаль М.Д. Экспериментальна зміна статі конопель: [монографія] / М.Д. Мигаль.— Суми : ВАТ “СОД”, вид-во “Козацький вал”, 2004.— 248 с.
3. Гришко Н.Н. Одновременно созревающая конопля / Н.Н. Гришко.— М.: Сельхозгиз, 1937.— 53 с.— (Серия “Новое в сельском хозяйстве”; вып.5.).
4. Биология конопля: [Труды ВНИИ конопля / под ред. Н.Н. Гришко].— К.— Харків: Держсільгоспвид УРСР, 1935.— Вып.8.— 272 с.
5. Мигаль Н.Д. Генетические аспекты эволюции пола конопля / Н.Д. Мигаль // Генетика.— 1991.— Т.27, №5.— С. 1561–1569.
6. Мигаль Н.Д. Генетика пола конопля / Н.Д. Мигаль.— Глухов: 1992.— 212 с.
7. Степанов Г.С. Разнокачественность репродуктивных органов у основных половых типов однодомной конопля / Г.С. Степанов // Доклады Россельхозакадемии.— 1997.— №6.— С. 12–14.
8. Фегри К. Основы экологии опыления / Фегри К., Л. ван дер Пэйл ; пер. с англ. Л.В. Ковалевой, Э.Л. Миляевой ; под. ред. А.П. Меликяна.— М.: Мир, 1982.— 380 с.
9. Бородина Е. И. Цитозембриология интерсексуальности половых типов конопля: дисс. ... кандидата с.-г. наук: 06.00.23 / Бородина Екатерина Ивановна.— Глухов, 1995.— 139 с.
10. Жуковский П.М. Ботаника / П.М. Жуковский.— М.: Высшая школа, 1964.— 668 с.

Резюме

На основе анализа литературных источников поданы аргументы в пользу концепции эволюции пола конопля в направлении гермафродитизм → однодомность → двудомность.

На основі аналізу літературних джерел подано аргументи на користь концепції еволюції статі конопель у напрямку гермафродитизм → однодомність → дводомність.

The conception of hemp sex type evolution in the direction of hermaphroditism → monoeciousness → dioeciousness is proved on the basis of analyzes of literature sources.

МОНТВІД П.Ю.

Інститут овочівництва і багаторічності УААН,

Україна, 62478, п/в Селекційне Харківського р-ну Харківської обл.,

e-mail: montvid@mail.ru

ВИКОВІ ОСОБЛИВОСТІ МЕЙОЗУ У *SOLANUM ANGUIVIVUM* LAM., *SOLANUM MARGINATUM* L. І МІЖВИДОВОГО ГІБРИДУ F_1 *SOLANUM LINNAEUM* L. × *SOLANUM INCANUM* L.

Міжвидова гібридизація залишається одним з важливих методів створення вихідного матеріалу для селекції баклажана, оскільки його дикорослі види є носіями генів стійкості щодо біотичних і абіотичних чинників [1]. Так, в селекційних програмах використовується вид *Solanum incanum* L.,