

---

## ГЕНЕТИЧНІ, СЕЛЕКЦІЙНІ ТА БІОТЕХНОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ТОЛЕРАНТНОСТІ ПРОМИСЛОВИХ КОНОПЕЛЬ ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСІВ

---

Міщенко С. В.

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-443-6-7>

### ВСТУП

Задля реалізації цілей сталого розвитку, стійкого розвитку сільських територій, відновлення й оптимізації природноресурсного потенціалу, провайдингу екоінновацій в умовах глобалізації в аграрній та суміжній сферах широкі можливості може мати впровадження нових сортів високопродуктивних неспсихотропних промислових конопель (*Cannabis sativa* L.) в агровиробництво. Існує велика ймовірність, що саме вирощування даної культури (хоча б як нішевої) сприятиме розвитку сільських територій на засадах екологічності, енергонезалежності й енергоефективності.

Промислові коноплі – культура багатопланового господарського використання<sup>1,2,3,4,5</sup>. Перш за все, це волокниста і біоенергетична культура, яка має високу теплотворну здатність та значну біомасу, характеризується біоремедіаційними властивостями, це культура безвідходного виробництва, бо усі частини рослин придатні для

---

<sup>1</sup> Коноплі: монографія / за ред. М. Д. Мигаля, В. М. Кабанця. Суми: Еллада, 2011. 384 с.

<sup>2</sup> Коноплярство: наукові здобутки і перспективи: монографія / за ред. І. О. Мариченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

<sup>3</sup> Міщенко С. В. Напрями селекційно-генетичних інновацій у коноплярстві, принципи їх формування та впровадження в агропромислову діяльність. *Формування нової парадигми розвитку агропромислового сектору в XXI столітті*: колективна монографія: у 2 ч. / ред. колегія: О. В. Аверчев, Н. С. Танклевська, В. І. Пічуря. Львів-Торунь: Ліга-Прес, 2021. Ч. 1. С. 30–57. DOI: 10.36059/978-966-397-240-4-2

<sup>4</sup> Міщенко С. В. Методологічне забезпечення селекції промислових конопель. *Development Trends of the World Agriculture in the XXIst Century: the View of the Modern Scientific Community*: Scientific monograph. Riga: Baltija Publishing, 2022. P. 174–204. DOI: 10.30525/978-9934-26-203-6-8

<sup>5</sup> Міщенко С. В. Кліматично орієнтована селекція промислових конопель. *Climate-Smart Agriculture: Science and Practice*: Scientific monograph. Riga: Baltija Publishing, 2023. P. 455–488. DOI: 10.30525/978-9934-26-389-7-22

переробки і виготовлення широкого асортименту продукції. Використання її на енергетичні цілі сприятиме збільшенню частки лісів у структурі земельних ресурсів, а створення і впровадження сортів різних напрямів господарського використання – формуванню сировинної бази для ефективної організації різновекторних виробництв, зокрема, біоенергетичних і текстильних виробів, продуктів корисного харчування, гігієнічних та косметичних засобів, ліків тощо. Слід зазначити, що промислові коноплі урізноманітнюють сівозміни, є добрим попередником для інших культур, поліпшують структуру ґрунту і сприяють зменшенню кількості бур'янів, знижуючи хімічне навантаження на довкілля, мають ґрунтозахисну здатність від водної ерозії тощо.

Сучасними напрямками селекції промислових конопель є наступні: збільшення вмісту волокна в стеблах, його урожайності, якості волоконпродукції<sup>6,7</sup> та біоенергетичної цінності<sup>8,9</sup>, підвищення насінневої продуктивності, вмісту олії та оптимізації її жирнокислотного складу<sup>10,11</sup>, створення сортів з підвищеним вмістом непсихотропних канабіноїдів, що можуть використовуватися в лікувальних цілях, і одночасно з мінімальним вмістом (не вище 0,08%)

---

<sup>6</sup> Мигаль М. Д., Міщенко С. В., Лайко І. М. Інцухт і гетерозис конопель: монографія. Суми: ФОП Щербина І. В., 2020. 146 с.

<sup>7</sup> Міщенко С. В., Марченко Т. Ю., Лавриненко Ю. О., Ткаченко С. М. Рівень прояву та успадкування селекційних ознак у міжлінійних гібридів конопель насінневого та волокнистого напрямів використання. *Таврійський науковий вісник. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Вип. 125. С. 84–90. DOI: 10.32851/2226-0099.2022.125.12

<sup>8</sup> Mishchenko S. Change of cells and layers sizes of hemp (*Cannabis sativa* L.) bast fibers in the synthetic breeding process. *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2019. No 3. P. 255–264. DOI: 10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.255-264

<sup>9</sup> Вожегова Р. А., Лавриненко Ю. О., Марченко Т. Ю., Міщенко С. В., Пілярська О. О., Базиленко Є. О. Перспективні культури для біоенергетики України. *Аграрні інновації*. 2022. № 11. С. 5–15. DOI: 10.32848/agr.innov.2022.11.1

<sup>10</sup> Міщенко С. В., Кириченко Г. І., Лайко І. М. Новий сорт промислових конопель ‘Артеміда’ універсального напрямку господарського використання з підвищеним умістом олії та поліпшеною якістю волокна. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2021. Т. 17, № 1. С. 43–50. DOI: 10.21498/2518-1017.17.1.2021.228208

<sup>11</sup> Laiko I. M., Kobzyeva L. N., Mishchenko S. V., Kyrychenko H. I. Intra-population variability of oil content and fatty acid composition in modern hemp cultivars. *Plant Breeding and Seed Production*. 2022. Vol. 121. P. 20–27. DOI: 10.30835/2413-7510.2022.260990

чи відсутністю тетрагідроканабінолу<sup>12,13,14,15</sup>, стабілізація ознаки однодомності в низці послідовних генерацій<sup>16,17</sup> та ін.

У зв'язку зі змінами клімату, які, перш за все, проявляються у глобальному потеплінні, під час вирощування коноплі зазнають негативного впливу посушливих умов, нетипового розподілу опадів протягом вегетаційного періоду і підвищеної температури середовища. Спостерігається зниження інтенсивності росту і розвитку рослин, фертильності пилку і здатності жіночих квіток до запліднення, частки життєздатних зародків. Успішне вирішення проблеми забезпечення населення продуктами харчування, одягом та іншими товарами народного вжитку залежить від інтенсифікації аграрного виробництва, підвищення продуктивності агрокультур та використання земель, які до цього часу вважались малопродатними для рослинництва, зокрема засолених. Наявність толерантності до абіотичних стресів є невід'ємною складовою реалізації потенційної продуктивності промислових конопель.

Селекція відіграє визначальну роль у забезпеченні людства продуктами харчування і промисловості сільськогосподарською сировиною. Специфічною функцією селекції є створення нових сортів і гібридів агрокультур для збільшення обсягів виробництва та поліпшення якості продукції. Впливаючи безпосередньо на підвищення рівня продуктивності та рентабельності сільського господарства, селекція перетворюється в ефективний засіб виробництва<sup>18</sup>. У сучасних умовах селекційні дослідження спрямовані на поглиблення генетичних знань про успадкування кількісних і якісних ознак, про стійкість до

---

<sup>12</sup> Міщенко С. В., Лайко І. М. Накопичення канабіноїду в онтогенезі рослин технічних (промислових) конопель. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. Т. 14, № 4. С. 390–399. DOI: 10.21498/2518-1017.14.4.2018.151902

<sup>13</sup> Mishchenko S. V., Kyrychenko H. I., Laiko I. M. Genotype screening of *Cannabis sativa* L. based on the specifics of minor cannabinoids manifestation. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2021. Vol. 17, No 3. P. 218–225. DOI: 10.21498/2518-1017.17.3.2021.242949

<sup>14</sup> Mishchenko S. V., Laiko I. M., Kyrychenko H. I. Breeding of industrial hemp with a high content of cannabigerol by the case of 'Vik 2020' cultivar. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2021. Vol. 17, No 2. P. 105–112. DOI: 10.21498/2518-1017.17.2.2021.236514

<sup>15</sup> Лайко І. М., Міщенко С. В., Кириченко Г. І. Особливості популяцій сортів конопель з різним складом канабіноїдних сполук. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2023. Т. 33. С. 42–46. DOI: 10.7124/FEEO.v33.1563

<sup>16</sup> Міщенко С. В. Статева структура конвергентних гібридів конопель. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 93–103. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-163-1-93-103

<sup>17</sup> Міщенко С. В., Марченко Т. Ю., Лавриненко Ю. О., Ткаченко С. М. Генетичний контроль ознаки однодомності *Cannabis sativa* L. в процесі інбридингу. *Таврійський науковий вісник. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Вип. 124. С. 85–91. DOI: 10.32851/2226-0099.2022.124.12

<sup>18</sup> Васильківський С. П., Кочмарський В. С. Селекція і насінництво польових культур: підручник. Миронівка, 2016. 376 с.

стресових факторів довкілля і використання цих знань для створення вихідного матеріалу, для селекції високопродуктивних сортів рослин, адаптованих до зональних умов вирощування. Все більшого значення набуває впровадження досягнень біотехнології в генетико-селекційний процес, що сприяє пошуку нових перспективних напрямів<sup>19</sup>.

Створення високопродуктивних сортів агрокультур, стійких до стресових факторів середовища, зазвичай здійснюють протягом вегетаційного періоду традиційними методами селекції – гібридизації, добору тощо, однак важливу роль у цьому процесі може відіграти й використання біотехнологічних методів.

### 1. Новітня методологія селекції промислових конопель

Основними класичними методами селекції даної культури є масовий та індивідуальний добір, кросбридинг, інбридинг і гібридизація, штучно індукований мутагенез. Додатково розробляються біотехнологічні методи селекції і молекулярні технології, зокрема використання генетичних маркерів для маркування селекційних ознак і добору. Зважаючи на окреслені напрями селекції, перед вченими постає важливе завдання розширення сортової різноманітності культури конопель, оптимізуючи та прискорюючи при цьому селекційний процес. За останнє десятиріччя розроблено методологію використання самозапиленних ліній та гібридизації в селекції<sup>20</sup>.

Обґрунтована наступна теоретична модель самозапиленої лінії як компонента схрещувань: 1) повна відсутність канабіноїдних сполук у родоводі сім'ї, що стабільно проявляється протягом декількох інбредних поколінь, тобто відсутність мутаційного тиску за цією ознакою; 2) відсутність у статевої структурі плосконі однодомних конопель, перезапилення з яким веде до дводомності; 3) статева структура, яка майже на 100% складається з однодомної фемінізованої матірки – основного статевого типу сучасних конопель, частка чоловічих квіток у суцвітті якого не перевищує 30%; 4) висока продуктивність за однією чи комплексом ознак; 5) низький ступінь прояву інбредної депресії; 6) добра комбінаційна здатність<sup>21</sup>.

У результаті багаторічних досліджень доведено ефективність створення сортолінійних, лінійносорткових і міжлінійних гібридів конопель, компонентами яких були самозапилені лінії сортів Глухівські 58, Глесія і Золотоніські 15, з наявністю гетерозисного ефекту при одночасній відсутності канабіноїдів і стабільній однодомності для

---

<sup>19</sup> Там само.

<sup>20</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

<sup>21</sup> Там само.

урізноманітнення вихідного матеріалу, розширення його генетичної основи та прискорення селекційного процесу<sup>22,23,24,25,26</sup>.

Гіпотетичний та істинний гетерозис у досліджуваних лінійносортових, сортолінійних і міжлінійних гібридів за ознаками загальної довжини відповідно становив до 23,7 і 17,4, технічної довжини – 27,0 і 25,8, діаметру стебла – 57,5 і 51,5, маси стебла – 140,8 і 114,9, маси волокна – 159,6 і 146,7, вмісту волокна – 15,1 і 10,5, маси насіння – 220,3 і 155,4, маси 1000 насінин – 18,9 і 17,3%. Основні селекційні ознаки у переважній більшості гібридів успадковувались за типом наддомінування<sup>27</sup>.

Результативність селекційних доборів у гібридних поколіннях залежала від ступеня індивідуальної мінливості кількісних ознак конкретної сім'ї гібриду, наприклад встановлено, що міжлінійний гібрид I<sub>3</sub> Глесія / I<sub>3</sub>–I<sub>5</sub> Золотоніські 15 менш продуктивний, але ліпше піддавався індивідуальному добору, а гібрид I<sub>3</sub>–I<sub>5</sub> Золотоніські 15 / I<sub>3</sub> Глесія більш продуктивний, але меншою мірою піддавався добору, незначним чином знижував показники ознак волокнистості і характеризувався від'ємним ексцесом, що свідчить про розщеплення кількісних ознак у потомстві. Загалом створення цінного вихідного селекційного матеріалу за однією чи комплексом ознак і різних напрямів використання (волокнистого, біоенергетичного, насінневого тощо) можливе з використанням в межах одного еколого-географічного типу або різних трьох типів простих гібридів: сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних. Серед схрещувань в межах середньоєвропейського еколого-географічного типу найбільшу цінність мали міжлінійні гібриди, а в межах середньоєвропейського і південного – сортолінійні і лінійносортові. Зважаючи на встановлені особливості успадкування вмісту канабіноїдів та статі, при гібридизації віддалених

---

<sup>22</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

<sup>23</sup> Мигаль М. Д., Міщенко С. В., Лайко І. М. Індукт і гетерозис конопель. Суми: ФОП Щербина І. В., 2020. 146 с.

<sup>24</sup> Міщенко С. В. Рівень прояву та успадкування селекційних ознак у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів F<sub>1</sub> різних еколого-географічних типів. *Селекція і насінництво*. 2016. Вип. 109. С. 101–110. DOI: 10.30835/2413-7510.2016.74205

<sup>25</sup> Mishchenko S. Oil content in the seeds of variety×line, line×variety and interline hemp (*Cannabis sativa* L.) hybrids. *Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality: the scientific proceedings of the international network AgroBioNet*. Nitra, 2016. P. 325–329.

<sup>26</sup> Міщенко С. В. Вміст канабіноїдів у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів конопель F<sub>1</sub>–F<sub>3</sub> та методичні аспекти їх створення. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2016. Вип. 21. С. 186–194.

<sup>27</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

генотипів доцільно використовувати сорт середньоєвропейського типу, а самозапилену лінію – південного<sup>28</sup>.

При цьому явища гетерозису за вмістом канабіноїдів у досліджуваних гібридів не встановлено. Кількість рослин у потомстві створених сортолінійних, лінійносортових та міжлінійних гібридів  $F_1$  з відсутністю канабідіолу становило у середньому за три роки 93,3–100,0, з відсутністю тетрагідроканабінолу – 98,8–100,0 і з відсутністю канабінолу – 95,0–100,0%, що вказує на дуже високу однорідність отриманого гібридного матеріалу. Ознаки статі у досліджуваних гібридів зміщувалися у бік жіночої. Селекційна цінність різних типів гібридів конопель з точки зору збільшення частки однодомної фемінізованої матірки у співвідношенні статевих типів зростала у послідовності: сортолінійні, лінійносортові, міжлінійні. Статева структура була кращою у гібридів, створених шляхом оптимального добору форм для схрещування віддалених середньоєвропейського і південного еколого-географічних типів<sup>29</sup>. Проведення селекційного добору з метою закріплення і стабілізації бажаного рівня прояву ознак у потомстві гібридів (до  $F_3$ ) є обов'язковим заходом, що передує кінцевому результату – створенню сорту.

При доборі батьківських пар для отримання продуктивних гібридів необхідно не лише передбачити можливість прояву гетерозису, але і забезпечити бажане успадкування гібридом важливих господарських ознак і властивостей. Головна вимога для батьківських форм – це їх висока комбінаційна здатність. Комбінаційна цінність будь-якої батьківської форми може бути виражена двома способами: середньою величиною гетерозису за всіма гібридними комбінаціями і значенням цієї величини у тому чи іншому конкретному схрещуванні. Перша характеризує загальну комбінаційну здатність (ЗКЗ) даної батьківської форми, а друга – специфічну комбінаційну здатність (СКЗ). Комбінаційна селекція у процесі створення вітчизняних сортів конопель не проводилася, оскільки вона включає трудомісткий процес гібридизації великої кількості рослин, проведення складної статистичної обробки даних тощо. Нами вперше було доведено можливість і ефективність комбінаційної селекції виключно у

---

<sup>28</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

<sup>29</sup> Там само.

однодомних форм конопель середньоевропейського еколого-географічного типу<sup>30,31</sup>.

Дослідження різних самозапилених ліній і сімей сортів конопель Глухівські 58, Глесія та Золотоніські 15 за параметрами комбінаційної здатності у системі повних топкросів (тестери – сорти Гляна та Глухівські 51) показало значну їх диференціацію за ефектами ЗКЗ і варіансами СКЗ. Адитивні ефекти генів переважали за ознаками технічної довжини, маси стебла і вмісту волокна (це свідчить про доцільність проведення доборів за фенотипом), а неадитивні – за масою насіння з рослини і тисячі насінин (це свідчить про необхідність доборів за генотипом). Неадитивні ефекти генів здебільшого виявлені у міжсорткових схрещуваннях та у варіантах із залученням сорту Глесія та його самозапилених ліній, у свою чергу адитивні ефекти у значній мірі властиві гібридним комбінаціям з участю самозапилених ліній I<sub>6</sub>Глухівські 58 й I<sub>6</sub>Золотоніські 15. Для комбінаційної селекції на підвищення продуктивності доцільно використовувати саме лінійносортіві схрещування середньоевропейського і південного типів<sup>32,33</sup>.

Ученими висунута гіпотеза про те, що формотворчі процеси в селекції починаються з кросбридингу (простого або складного), як джерела високої гетерозиготності, з переходом на інбридинг (жорсткий, помірний або м'який), як засобу підвищення гомеостатичності вихідного матеріалу, і завершується третім видом формотворення – конвергенцією (вертикальною, горизонтальною і змішаною), бо проводять складні схрещування різного ступеня спорідненості<sup>34</sup>. Ми вважаємо, що в селекції рослин після кросбридингу фактично відбуваються два явища – дивергенція («розходження» ознак при інбридингу, внаслідок чого утворюється багато досить відмінного селекційного матеріалу від вихідних форм) і конвергенція («сходження» ознак внаслідок гібридизації різного ступеня спорідненості).

Конвергенція різних напрямів є джерелом позитивних і негативних трансгресій за найважливішими ознаками, які цікавлять селекціонера, і

---

<sup>30</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

<sup>31</sup> Міщенко С. В. Ефекти загальної та варіанси специфічної комбінаційної здатності самозапилених ліній і сортів конопель у системі топкросів. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 21. С. 62–67. DOI: 10.7124/FEEO.v21.808

<sup>32</sup> Там само.

<sup>33</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

<sup>34</sup> Поліщук І. Б., Поліщук В. Д. Формотворчі процеси у спадкових перетвореннях. *Вісник аграрної науки*. 2007. № 2. С. 45–49.

рушійним фактором експериментальної еволюції організмів (культурних рослин)<sup>35</sup>.

Вертикальна конвергенція: 1) сходження різних поколінь бекросів (помірний інбридинг) при внутрішньосімейному схрещуванні, де за батьківську беруть форми з ранніх, більш гетерозиготних поколінь, а за материнську – форми з більш пізніх гомозиготних поколінь; 2) сходження різних інбредних поколінь з однієї сім'ї (м'який інбридинг → помірний інбридинг), добір і пересіви в поколіннях та об'єднання кращих доборів в єдину субпопуляцію<sup>36</sup>.

Горизонтальна конвергенція: 1) сходження простих гібридів одного покоління, споріднених за однією з батьківських форм, – напівсисбів; 2) сходження бекросів одного покоління від різних батьківських пар, споріднених за рекурентним сортом<sup>37</sup>.

Експериментально встановлено, що в селекції конопель доцільним є використання схрещувань у напрямках вертикальної і горизонтальної конвергенції, особливо для отримання вихідного матеріалу з високими показниками біомаси рослин, волокнистості і насінневої продуктивності, зокрема: 1) першого і третього поколінь простих лінійносортових гібридів різних еколого-географічних типів, споріднених з однією з батьківських форм ( $F_1 // F_3$ ); 2) схрещування простих міжлінійних гібридів різних еколого-географічних типів з інбредною лінією середньоєвропейського типу більш пізнього покоління від самозапилення (міжлінійний гібрид // самозапилена лінія); 3) реципрокні схрещування простих міжлінійних гібридів різних еколого-географічних типів з вихідним сортом самозапиленої лінії середньоєвропейського типу (міжлінійний гібрид // сорт і сорт // міжлінійний гібрид); 4) схрещування простих лінійносортових і міжсортових гібридів першого покоління, споріднених за однією з батьківських форм<sup>38</sup>.

Подана методологія селекції промислових конопель однодомної форми на основі самозапилених ліній прогнозовано забезпечує створення стабільного матеріалу (сорт) за більш короткий проміжок часу, порівняно з використанням міжсортових схрещувань за типом дводомні коноплі / однодомні й однодомні коноплі / однодомні, строкатість потомства яких за переважною більшістю цінних господарських і біологічних ознак вимагає проведення багаторазових поліпшуючих чи стабілізуючих доборів.

---

<sup>35</sup> Там само.

<sup>36</sup> Там само.

<sup>37</sup> Там само.

<sup>38</sup> Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.



## 2. Створення жаростійких гібридів конопель шляхом гаметофітного добору

Очікується, що прояв екстремальної погоди, яка включає хвилі спеки та періоди посухи, збільшиться за інтенсивністю та тривалістю через зміну клімату. Агрокультури знаходяться під надзвичайною загрозою цих абіотичних стресів, особливо на репродуктивній стадії, що негативно впливає на урожайність і життєздатність насіння. У зв'язку з цим досліджуються механізми стійкості до посухи та спеки, включаючи експресію генів і фізіологічні властивості (активність вуглеводних метаболічних і антиоксидантних ферментів, а також ендогенні гормональні реакції). Ці дослідження допомагають зрозуміти генетичну та фізіологічну основу стійкості до посухи та спеки, а також розробити селекційні прийоми, пов'язані з осмотичною адаптацією, фітогормональною регуляцією, метаболізмом антиоксидантів та експресією нових генів<sup>39</sup>. Генетичні послідовності, пов'язані з ознаками, що впливають на врожайність, на етапі цвітіння, посухи або теплового стресу, можуть бути перевірені за допомогою методів молекулярної генетики. Крім того, ідентифіковані гени та їх експресію можна пов'язати з екофізіологією, профілем антиоксидантів і фітогормонів, щоб побачити потенціал ідентифікованих генів у селекції агрокультур<sup>40</sup>.

Для створення жаростійких генотипів вже запропоновано використання геномної селекції та нових методів селекції, зокрема редагування геному (генні модифікації) та так звану швидкісну селекцію<sup>41</sup>. Окрім того, є дані, що участь у детермінації ознак жаростійкості беруть не лише ядерні гени, а й цитоплазматичні, зокрема пов'язані з ендоплазматичним ретикулумом, що ускладнює генетичний механізм цього явища<sup>42</sup>.

Зроблено спробу встановлення індексів урожайності, які найчастіше використовуються в селекції (середньоеметрична продуктивність GMP, індекс урожайності YI, середня продуктивність MP, індекс

---

<sup>39</sup> Shokat S., Grobkinsky D. K., Singh S., Liu F. The role of genetic diversity and pre-breeding traits to improve drought and heat tolerance of bread wheat at the reproductive stage. *Food Energy Secur.* 2023. Vol. 12. 478. DOI: 10/1002/fes3.478

<sup>40</sup> Shokat S., Grobkinsky D. K., Singh S., Liu F. The role of genetic diversity and pre-breeding traits to improve drought and heat tolerance of bread wheat at the reproductive stage. *Food Energy Secur.* 2023. Vol. 12. 478. DOI: 10/1002/fes3.478

<sup>41</sup> Ayanan M. A. T., Danquah A., Hanson P., Ampomah-Dwamena C., Sodedji F. A. K., Asante I. K., Danquah E. Y. Accelerating breeding for heat tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): An integrated approach. *Agronomy.* 2019. Vol. 9, Iss. 11. 720. DOI: 10.3390/agronomy9110720

<sup>42</sup> Yan H., Sun M., Zhang Z., Jin Y., Lin C., Wu B., He M., Xu B., Wang J., ... Huang L. Pangenomic analysis identifies structural variation associated with heat tolerance in pearl millet. *Nat Genet.* 2023. Vol. 55. P. 507–518. DOI: 10.1038/s41588-023-01302-4

стресостійкості SSI та STI, індекс толерантності TOL, індекс теплочутливості SHI й ін.), з метою виявлення генотипів, що поєднують жаростійкість і високий потенціал урожайності, а також для вивчення кореляції між показниками жаростійкості і розробки критеріїв добору на цій основі вихідного матеріалу<sup>43,44</sup>.

Також існують досить прості, але водночас ефективні селекційні прийоми створення жаростійкого селекційного матеріалу (показано на прикладі соняшника культурного), які полягають у доборі жаростійкого пилку (на рівні гаметофіту), запилення ним жіночих квіток і добір жаростійких генотипів на рівні зародка насінини шляхом прогрівання насіння<sup>45</sup>. Внутрішній гаметофітний добір відбувається уже в періоди утворення пилку, а зовнішній – при переносі гамет, їх проростанні та рості пилкових трубок. Установлено, що переважна більшість генів, експресія яких проходить в пилку, експресується також і в спорофіті, що й дозволяє проводити добір на рівні гамет. Необхідною умовою також є наявність різноякісного пилку за ступенем жаростійкості. У соняшника культурного прогрівання пилку протягом 1–3 год за температури 60°C у гетерогенній популяції гібридів першого покоління підвищує жаростійкість та в окремих випадках адаптаційні властивості спорофітів другого покоління, хоча й відбувається розщеплення в гібридних популяціях, до того ж режим обробки пилку необхідно підбирати для кожної комбінації схрещування індивідуально<sup>46</sup>. За аналогією з соняшником культурним<sup>47</sup>, нами були проведені дослідження з коноплями.

Мета наших досліджень – встановлення ефективності гаметофітного добору на жаростійкість у промислових конопель для створення селекційного матеріалу з високою здатністю до запилення, запліднення, формування життєздатних плодів, нормального росту і розвитку рослин в умовах підвищеної температури повітря; розроблення способу селекції сортів, адаптованих до екстремальних факторів середовища;

---

<sup>43</sup> Hamza F. E. A., Idris A. E., Elagib T. Y., Eltayeb A. H., Adam A. H. M. Evaluation of selection indices for heat tolerance and their correlation with yield in some chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes of sudan. *Journal of Agronomy Research*. 2023. Vol. 5, Iss. 1. P. 1–15. DOI: 10.14302/issn.2639-3166.jar-22-4403

<sup>44</sup> Paul P. J., Samineni S., Sajja S. B. Rathore A., Das R. R., Chaturvedi S. K., Lavanya G. R., Varshney R. K., Gaur P. M. Capturing genetic variability and selection of traits for heat tolerance in a chickpea recombinant inbred line (RIL) population under field conditions. *Euphytica*. 2018. Vol. 214. 27. DOI: 10.1007/s10681-018-2112-8

<sup>45</sup> Тоцький І. В., Лях В. А. Гаметофітний добір на жаростійкість у соняшника культурного. *Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки*. 2014. № 2. С. 156–160.

<sup>46</sup> Там само.

<sup>47</sup> Там само.

встановлення ролі генотипу в результативності гаметофітного добору на жаростійкість.

Дослідження були проведені на базі Інституту луб'яних культур НААН. З метою вирішення поставленої проблеми у 2021 р. в умовах штучної ізоляції було створено два гібриди конопель першого покоління по чотири варіанти кожен: 1) зразок UF0600042 / Гляна (Афродіта); 2) зразок UF0600253 / Гляна (Patriot). Для їх створення використано пилок, що прогрівали в сухожаровій шафі за температури 50 і 60°C, експозиції 0,5 і 1 год. У материнських формах до початку цвітіння були вибракувані рослини плосконі, залишені лише рослини матірки, а також видалені рослини з нетиповим габітусом. Дослідження потомства різних варіантів схрещування на жаростійкість на рівні зародків насіння здійснювали після прогрівання насіння у воді (на водяній бані) за різних температур і експозицій. Посівні якості визначали в лабораторних та польових умовах.

Результати досліджень показали, що вихідні енергія проростання і схожість насіння у гібридів склали 89 і 93%, а у контрольного варіанта (гібрид створено за звичайних польових умов), – 73 і 75% відповідно. Дослідження потомства різних варіантів схрещування на жаростійкість на рівні зародків насіння в лабораторних умовах за ознаками енергії проростання і схожості насіння після прогрівання насіння у воді (на водяній бані) за різних температур і експозицій показало, що з підвищенням температури прогрівання та його тривалості енергія проростання і схожість насіння зменшується, однак у гібридів, створених у результаті гаметофітного добору, це відбувається меншою мірою (на 2–5% за температури прогрівання 40, 50 і 60°C та тривалості 15 і 30 хв), ніж у селекційного матеріалу, вирощеного у полі, й популяція якого зазнавала вільного перезаплення (на 5–22% за вищевказаних умов). Якщо у гібридів енергія проростання і схожість насіння різко зменшились, починаючи з варіанта «60°C, 30 хв» (вони становили 49 і 56% відповідно), то у контрольного варіанта – вже, починаючи з варіанта «50°C, 15 хв» (37 і 46% відповідно). Поодинокі насінини гібридів ще здатні проростати за 70°C. За температури 75°C насіння у контрольному варіанті не проростало, а у створених гібридів на 7-му добу пророщування у 3 (експозиція 15 хв) і 1% насінин (експозиція 30 хв) вирости корінці на 1–2 мм, що не перевищило половини довжини насінин (пророслим таке насіння вважати не можна).

Отже, гаметофітний добір, який полягає у вибірковій здатності прогрітого пилку до запилення і маточок в умовах підвищеної температури повітря штучних ізоляторів до запліднення, є ефективним, оскільки насіння здатне проростати після впливу високих температур.

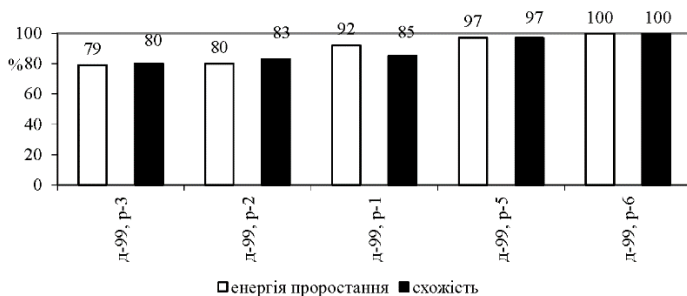
Також встановлено, що показники енергії проростання і схожості насіння досліджуваних гібридів залежать від генотипу. У гібрида F<sub>1</sub> зразок UF0600042 / Гляна краща енергія проростання і схожість спостерігалась за меншої експозиції прогрівання пилку, а гірша – за тривалішого часу прогрівання пилку. У гібрида F<sub>1</sub> зразок UF0600253 / Гляна виявлено протилежну закономірність. Можна припустити, що в одному випадку материнська рослина здатна до запліднення пилком з низькою функціональністю, внаслідок чого формується слабкий зародок, а в іншому – насіння просто не формується, а відбувається жорсткий добір на жаростійкість на рівні гамет.

Проаналізувавши потомство п'яти гібридних рослин одного варіанту схрещування за умови прогрівання насіння при 50°C і тривалості 15 хв, слід констатувати можливість індивідуально-сімейного добору кращих генотипів за жаростійкістю, оскільки енергія проростання коливалась в межах від 79 до 100%, а схожість – від 80 до 100% (рис. 1). Необхідно зазначити, що порівняно висока витривалість насіння конопель до прогрівання обумовлена міцністю і товщиною насінної оболонки.

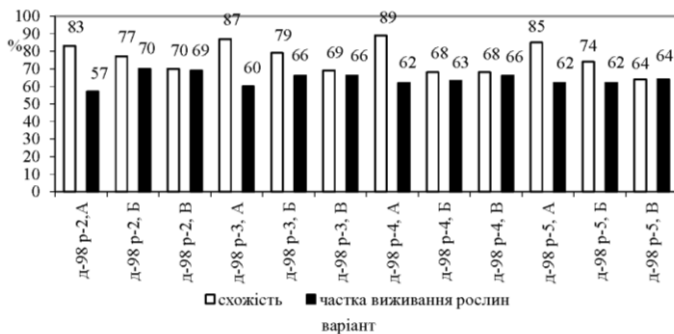
Польова схожість насіння, протестована у 2022 р., аналогічно до лабораторної, залежала від селекційного матеріалу, а саме – створеного в природних умовах чи методом гаметофітного добору жаростійкого пилку.

На прикладі гібриду F<sub>1</sub> зразок UF0600042 / Гляна можна простежити залежність ознак польової схожості та частки виживання рослин у різних сімей (тобто залежно від генотипу у широкому сенсі), які коливалися в межах 68–89 і 57–70% відповідно. Виявлені особливості дають можливість для проведення селекційного добору більш жаростійких сімей – нащадків окремих гібридних рослин (рис. 2).

Цінності даним прийомам додає ще й те, що прогрівання пилку за вказаних режимів, запилення материнських рослин в умовах підвищеної температури (добір на рівні гамет) і прогрівання насіння (добір на рівні зародка) не впливає на рівень експресії таких селекційних ознак, як висота рослин, технічна довжина та діаметр стебла, маса стебла, маса та вміст волокна, відсутність канабіноїдних сполук. У свою чергу гаметофітний добір спричиняє зниження насінневої продуктивності у контрольному варіанті й істотно її підвищує у гібридів.

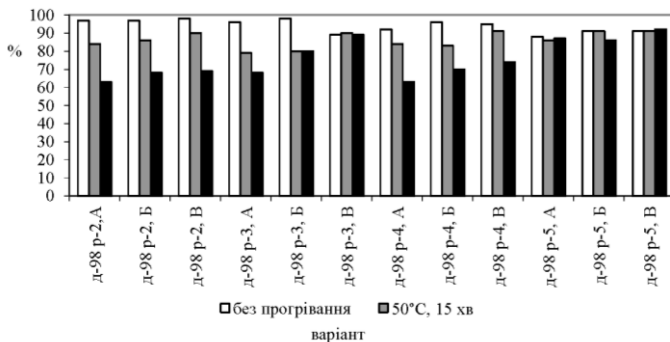


**Рис. 1.** Залежність енергії проростання та схожості насіння від генотипу (F<sub>1</sub> зразок UF0600253 / Гляна), прогрівання насіння за 50°C, 15 хв



**Рис. 2.** Залежність польової схожості насіння та частка виживання рослин до фази ВВСН 87-89 від режиму прогрівання та генотипу F<sub>1</sub> зразок UF0600042 / Гляна (А – без прогрівання; Б – 50°C, 15 хв; В – 50°C, 30 хв)

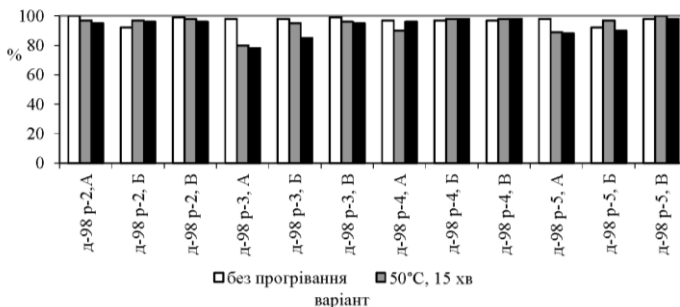
Аналіз досліджуваних показників якості насіння у F<sub>2</sub> різних гібридних рослин одного і того ж варіанту схрещування показує, що жаростійкість детермінована генотипом, режим прогрівання пилку і насіння необхідно підбирати для кожного варіанту схрещування окремо, дещо нижчі показники енергії проростання і схожості у другому поколінні, порівняно з першим поколінням гібридів, свідчать про розщеплення за ознакою жаростійкості у потомстві (рис. 3, 4). Створений жаростійкий вихідний матеріал (зразки Афродіта та Patriot) залучено до подальшої селекційної роботи.



**Рис. 3. Залежність лабораторної енергії проростання насіння від режиму прогрівання та генотипу F<sub>2</sub> зразок UF0600042 / Гляня (варіант прогрівання насіння F<sub>1</sub> А – без прогрівання; Б – 50°C, 15 хв; В – 50°C, 30 хв)**

Таким чином, ступінь жаростійкості гібридів промислових конопель залежала від генотипових особливостей батьківських форм. Підтверджено ефективність способу гаметофітного добору жаростійких генотипів конопель посівних (патент на корисну модель 155180 UA<sup>48</sup>), згідно якого вирощування материнських рослин і їх запилення здійснюють під тканинно-плівковими ізоляторами в умовах підвищеної температури повітря 40–50°C (добір жіночих гамет), хімічну стерилізацію чоловічих квіток – двократною обробкою 2,0% суспензією дибутилфталату у фазу ВВСН 15 та ВВСН 61, запилення – прогрітом пилок за температури 50–60°C та експозиції 30–60 хв (добір чоловічих гамет), добір стійких генотипів на рівні зародка насінини до підвищеної температури – шляхом прогрівання насіння за температури 50°C і експозиції 15–30 хв, індивідуальний добір у гібридних поколіннях – за комплексом цінних господарських ознак.

<sup>48</sup> Спосіб гаметофітного добору жаростійких генотипів конопель посівних: пат. 155180 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М. № u 2023 03657; заявл. 28.07.2023; опубл. 25.01.2024, Бюл. № 4.



**Рис. 4. Залежність лабораторної схожості насіння від режиму прогрівання та генотипу F<sub>2</sub> зразок UF0600042 / Гляна (варіант прогрівання насіння F<sub>1</sub> А – без прогрівання; Б – 50°C, 15 хв; В – 50°C, 30 хв)**

### 3. Добір толерантних генотипів за штучного моделювання сольового стресу в культурі *in vitro*

Засоленість ґрунтів залежно від природи засолення поділяють на первинну та вторинну: перша виникає у результаті природного накопичення солей впродовж тривалого часу (наприклад, морської солі, принесеної вітром чи водою, вивільнення солей за ерозії гірських порід), а друга виникає внаслідок діяльності людини (наприклад, штучного зрошення)<sup>49</sup>.

Слід пам'ятати, що сольовий стрес є одним з найсерйозніших абіотичних стресів, який впливає на ріст і розвиток рослин. Засолення ґрунту в багатьох випадках призводить до токсичних ефектів у рослин, негативно впливаючи на встановлення рослинним організмом адекватного балансу поживних речовин, тому існує чіткий негативний зв'язок між рівнем виробництва агропродукції та рівнем засоленням ґрунтів; продуктивність може бути потенційно збільшена за рахунок використання культур, що є стійкими до впливу надмірних концентрацій солей, однак цьому має передувати дослідження фізіологічних та молекулярних механізмів сольового стресу<sup>50</sup>.

Зазвичай вважають, що токсичними для рослин є вміст у ґрунті хлоридів вищий за 1%, сульфатів – за 2%, карбонатів – за 0,6%. Засоленість вважають відсутньою, якщо вміст відповідних солей у

<sup>49</sup> Isayenkov S. V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. *Cytol Genet.* 2012. Vol. 46, No. 5. P. 302–318. DOI: 10.3103/S0095452712050040

<sup>50</sup> Isayenkov S. V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. *Cytol Genet.* 2012. Vol. 46, No. 5. P. 302–318. DOI: 10.3103/S0095452712050040

сухому залишку не перевищує 0,15% (хлоридно-карбонатний, сульфатно-карбонатний, карбонатно-хлоридний і карбонатно-сульфатний), 0,20% (сульфатно-хлоридний), 0,25% (хлоридно-сульфатний), 0,15% (хлоридний) чи 0,30% (сульфатний тип засолення). З рештою засоленість поділяють на слабку, середню, сильну та у крайньому разі ґрунти відносять до солончаків<sup>51</sup>. Наприклад, карбонати та деякі інші солі погіршують властивості ґрунту, його структуру та щільність, оскільки зменшується здатність колоїдів до коагуляції. Найтоксичнішим для сільськогосподарських рослин є натрій карбонат ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ), за вмісту більше 0,6% він робить ґрунт повністю неродючим, а за вмісту близько 0,1% – пригнічує рослини<sup>52</sup>. Водорозчинні солі підвищують осмотичний потенціал ґрунтового розчину, внаслідок чого й погіршується водопостачання рослин через недостатню всмоктувальну силу корневих волосків. Волога в ґрунті є, але рослини не можуть її повною мірою використовувати. У результаті знижується інтенсивність транспірації, фотосинтезу і мінерального живлення. Все це призводить до пригнічення, або й загибелі рослин<sup>53</sup>. Сольовий стрес підвищує внутрішньоклітинний осмотичний тиск і може призвести до накопичення  $\text{Cl}^-$  й особливо  $\text{Na}^+$  до токсичного рівня, таким чином, сольовий стрес викликає іонний стрес. Сольовий стрес також негативно впливає на мінеральний гомеостаз ряду поживних мікроелементів, а саме  $\text{Ca}^{2+}$  та  $\text{K}^{+54,55}$ .

Рослини активно уповільнюють швидкість росту у відповідь на сольовий стрес (наприклад, через зниження ефективності фотосинтезу), що призводить до збільшення виживання. Рослини ведуть прикріпленій спосіб існування і тому повинні розробити відповідні фізіологічні механізми для пристосування до середовища з високим вмістом солі<sup>56</sup>. У відповідь на сигнали сольового стресу рослини адаптуються за допомогою регуляції іонного гомеостазу, активації шляху осмотичного стресу, опосередкування передачі сигналів рослинними гормонами, регулювання динаміки цитоскелету та складу клітинної стінки<sup>57</sup>. Солевитривалі рослини характеризуються більшим насінням і підвищеним вмістом у них іонів  $\text{Cl}^-$ , гідрофільністю цитоплазми,

---

<sup>51</sup> Ґрунтознавство: підручник/ за ред. Д. Г. Тихоненка. Київ, 2005. 703 с.

<sup>52</sup> Там само.

<sup>53</sup> Назаренко І. І., Польчина С. М., Нікорич В. А. Ґрунтознавство: підручник. Чернівці, 2004. 400 с.

<sup>54</sup> Isayenkov S. V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. *Cytol Genet.* 2012. Vol. 46, No. 5. P. 302–318. DOI: 10.3103/S0095452712050040

<sup>55</sup> Zhao S., Zhang Q., Liu M., Zhou H., Ma C., Wang P. Regulation of plant responses to salt stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22, Iss. 9. 4609. DOI: 10.3390/ijms22094609

<sup>56</sup> Там само.

<sup>57</sup> Там само.



підвищеним вмістом хлорофілу й інтенсивним фотосинтезом, що дозволяє підтримувати підвищений осмотичний потенціал клітинного соку не за рахунок використання солей, а завдяки продуктам фотосинтезу – цукрам, низькою інтенсивністю дихання<sup>58</sup>. Саме розкриття механізмів, що лежать в основі цих фізіологічних та біохімічних реакцій на сольовий стрес, може дати цінні стратегії для підвищення врожайності сільськогосподарських культур<sup>59</sup>.

У зв'язку з вищевикладеним актуальності набуває потреба в розробці методів (приймів) тестування солетолерантності у сільськогосподарських культур Прогрес у транскриптоміці, геноміці та молекулярній біології дозволив виявити нові роди генів, що беруть участь у формуванні відповіді на сольовий стрес рослиною<sup>60</sup>. Отже, стійкість рослин до несприятливих факторів середовища є генетично детермінованою і проявляється на різних рівнях організації життя, зокрема на клітинному та тканинному. Це дає можливість для використання біотехнологічних методів з метою виділення стійких генотипів при зменшенні матеріальних витрат за порівняно короткий період.

Як свідчать джерела наукової літератури, оцінку на стійкість до сольового стресу здійснюють різними методами: 1) пророщування насіння на засоленому субстраті; 2) вивчення чутливості проростків до іонів Na (ввечері, коли проростки закриваються з рослин зривають листки і вміщують в розчин NaCl, через певний час перевіряють їх стан: чим менше розкриється, тим більш солевитривалим є сорт чи вид рослин)<sup>61</sup>.

Останнім часом поширення набуло тестування з використанням біотехнологічних методів, яке полягає у додаванні різних концентрацій певної солі до живильного середовища та встановлення життєздатності експлантів, особливостей їх проходження за фазами росту і розвитку, за проявом морфологічних ознак тощо. У результаті виникає можливість проведення добору та розмноження стійких генотипів. Культивування *in vitro* є дієвим і швидким інструментом для вивчення відповіді рослин на сольовий стрес, у той час, як інші фактори (поживні речовини, освітлення, температура) залишаються постійними і контролюються оптимальним чином<sup>62</sup>. При цьому толерантність до сольового стресу

---

<sup>58</sup> Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин: підручник. Суми, 2004. 464 с.

<sup>59</sup> Zhao S., Zhang Q., Liu M., Zhou H., Ma C., Wang P. Regulation of plant responses to salt stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22, Iss. 9. 4609. doi: 10.3390/ijms22094609

<sup>60</sup> Isayenkov S. V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. *Cytol Genet.* 2012. Vol. 46, No. 5. P. 302–318. doi: 10.3103/S0095452712050040

<sup>61</sup> Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин. Суми, 2004. 464 с.

<sup>62</sup> Campanelli A., Ruta C., Morone-Fortunato I., de Mastro G. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) clones tolerant to salt stress: *in vitro* selection. *Cent. Eur. J. Biol.* 2013. Vol. 8, Iss. 8. P. 765–776. DOI: 10.2478/s11535-013-0194-1

визначають різними шляхами. Наприклад, у досліді з люцерною толерантними вважали проростки, які вижили у середовищі з найвищою концентрацією NaCl (200 мМ), а потім на основі випробування відібраних клонів в умовах помірнього сольового стресу (75 мМ NaCl)<sup>63</sup>.

Культура *in vitro* була успішно використана для оцінки впливу сольового стресу багатьох культур: пшениці, ячменю, тритикале<sup>64,65</sup>; міскантусу<sup>66</sup>; баклажану<sup>67</sup>; люцерни<sup>68</sup>; кмину<sup>69</sup>; тополі, верби<sup>70</sup>; пальми<sup>71</sup> та ін. До того ж встановлено, що адаптивну роль до засолених умов відіграють накопичення проліну та цукрів, підвищення активності антиоксидантних ферментів<sup>72</sup> й аскорбінової кислоти<sup>73</sup>, а окремі фізіологічно активні речовини виявляють захисний ефект в умовах сольового стресу, наприклад жасмонова кислота (0,1 і 10 мкМ) частково долає негативний сольовий вплив на основні фотосинтетичні пігменти

---

<sup>63</sup> Там само.

<sup>64</sup> Пикало С. В., Дубровна О. В., Демидов О. А. Клітинна селекція тритикале озимого на стійкість до сольового стресу. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 20. С. 247–251. DOI: 10.7124/FEEEO.V20.773

<sup>65</sup> Пикало С. В., Демидов О. А., Юрченко Т. В., Прокопик Н. І., Харченко М. В., Рибка К. М. Розроблення способів добору *in vitro* генотипів зернових культур на стійкість до несприятливих чинників довкілля. *Екологічні науки*. 2021. № 4 (37). С. 90–97. DOI: 10.32846/2306-9716/2021.eco.4-37.13

<sup>66</sup> Коцар М. О. Вплив сольового стресу *in vitro* на розвиток пагонів міскантусу. *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*. 2014. Вип. 21. С. 221–225.

<sup>67</sup> Hannachi S., Werbrouck S., Bahrini I., Abdelgadir A., Siddiqui H. A., van Labeke M. C. Obtaining salt stress-tolerant eggplant somaclonal variants from *in vitro* selection. *Plants*. 2021. Vol. 10, Iss. 11. 2539. DOI: 10.3390/plants10112539

<sup>68</sup> Campanelli A., Ruta C., Morone-Fortunato I., de Mastro G. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) clones tolerant to salt stress: *in vitro* selection. *Cent. Eur. J. Biol.* 2013. Vol. 8, Iss. 8. P. 765–776. DOI: 10.2478/s11535-013-0194-1

<sup>69</sup> Razavizadeh R., Adabavazeh F., Chermahini M. R. Adaptive responses of *Carum copticum* to *in vitro* salt stress. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*. 2017. Vol. 11, No. 1. P. 37–42. DOI: 10.5281/zenodo.1128905

<sup>70</sup> Хома Ю., Худолеєва Л., Куцоконь Н. Вплив сольового стресу на рослини тополі клону 'INRA 353-38' та верби клону 'Житомирська-1' в умовах культури *in vitro*. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*. 2020. Т. 83, № 4. С. 43–49. DOI: 10.17721/1728\_2748.2020.83.43-49

<sup>71</sup> Ibraheem Y. M., Pinker I., Böhme M., Al-Hussin Z. Screening of some date palm cultivars to salt stress *in vitro*. *Acta Hort.* 2012. Vol. 961. P. 359–365. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.961.47

<sup>72</sup> Razavizadeh R., Adabavazeh F., Chermahini M. R. Adaptive responses of *Carum copticum* to *in vitro* salt stress. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*. 2017. Vol. 11, No. 1. P. 37–42. DOI: 10.5281/zenodo.1128905

<sup>73</sup> Hannachi S., Werbrouck S., Bahrini I., Abdelgadir A., Siddiqui H. A., van Labeke M. C. Obtaining salt stress-tolerant eggplant somaclonal variants from *in vitro* selection. *Plants*. 2021. Vol. 10, Iss. 11. 2539. DOI: 10.3390/plants10112539

та підтримує осмос клітин картоплі під час засолення<sup>74</sup>. Також було виявлено, що симптоми сольового стресу у конопель можна полегшити в старих листках саме за допомогою застосування Si (коноплі мають генетичну схильність до поглинання силікатної кислоти і накопичення її у вигляді кремнезему в клітинах епідермісу листків і трихомах)<sup>75,76</sup> та біостимуляторів росту білкового походження<sup>77</sup>.

Стійкі клітинні лінії, наприклад до NaCl, можна отримувати двома шляхами: 1) розвинену калюсну тканину відразу пересаджують на середовище з постійною концентрацією солі; 2) калюсну тканину піддають впливу ступінчастого збільшення концентрації солі. Другий варіант є більш ефективним, оскільки калюси характеризуються компактним ростом, зеленим кольором, відсутністю некротичних зон<sup>78</sup>.

У розробленому нами способі добору *in vitro* толерантних до сольового стресу генотипів конопель<sup>79</sup>, який включає культивування експлантів в умовах дії стресового чинника, спрямованого проти нормального розвитку і виживання нестійких форм, добір окремих генотипів проводять на рівні регенованих з калюсів соматоклонів з додаванням до живильного середовища залежно від типу засолення 0,25% NaCl або 0,75% MgCl<sub>2</sub> · 6H<sub>2</sub>O за хлоридного засолення, 0,5% MgSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O або 1,0% Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> за сульфатного засолення, 0,15% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> або 0,30% NaHCO<sub>3</sub> за карбонатного засолення. Саме такі концентрації сполук є селективними й виявляють сублетальний та летальний ефект та дають змогу провести добір солетолерантних генотипів конопель. Оцінка за умов додавання до живильного середовища різних типів солей (хлоридів, сульфатів чи карбонатів)

---

<sup>74</sup> Efimova M. V., Mukhamatdinova E. A., Kovtun I. S., Kabil F. F., Medvedeva Yu. V., Kuznetsov V. V. *Jasmonic acid enhances the potato plant resistance to the salt stress in vitro*. *Dokl Biol Sci.* 2019. Vol. 488, Iss. 1. P. 149–152. DOI: 10.1134/S0012496619050077

<sup>75</sup> Bemri R., Mandlik R., Hausman J.-F., Guerriero G. Silicon-induced mitigatory effects in salt-stressed hemp leaves. *Physiol. Plant.* 2021. Vol. 171, Iss. 4. P. 476–482. DOI: 10.1111/ppl.13097

<sup>76</sup> Dabravolski S. A. Isayenkov S. V. *The physiological and molecular mechanisms of Silicon action in salt stress amelioration*. *Plants.* 2024. Vol. 13. 525. DOI: 10.3390/plants13040525

<sup>77</sup> Di Mola I., Cozzolino E., Otaiano L., Conti S., Rouphael Y., Mori M. *Performance of hemp grown under salt stress conditions? Sustainable Management of Cropping Systems: Proceedings of the 49th National Conference of the Italian Society for Agronomy (16–18 September 2020, Bari, Italy.)*. Bari, 2020. P. 71–72.

<sup>78</sup> Hannachi S., Werbrouck S., Bahrini I., Abdelgadir A., Siddiqui H. A., van Labeke M. C. Obtaining salt stress-tolerant eggplant somaclonal variants from *in vitro* selection. *Plants.* 2021. Vol. 10, Iss. 11. 2539. doi: 10.3390/plants10112539

<sup>79</sup> Спосіб добору *in vitro* толерантних до сольового стресу генотипів конопель посівних: пат. 151514 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М., Ткаченко С. М. № u 2022 01227; заявл. 14.04.2022; опубл. 03.08.2022, Бюл. № 31.

дозволяє виділяти толерантні до сольового стресу генотипи для різних типів засолення ґрунтів<sup>80</sup>.

Калюсну культуру отримують на основі гіпокотильних сегментів, інокульованих на середовищі Мурасіге і Скуга, доповненому 0,5 мг/л 2,4-дихлорофеноксоцтової кислоти, 0,3 мг/л кінетину, 0,5 мг/л гіберелової кислоти для калюсогенезу і морфогенезу<sup>81,82</sup>, а також залежно від типу засолення відповідною концентрацією солі. Потім проводять мікроклональне розмноження утворених соматиклонів (рослин-регенерантів з калюсної тканини), зокрема пагони відокремлюють, за можливості ділять на сегменти, які містять латеральну меристему, і роблять пасаж на безгормональне середовище Мурасіге і Скуга, доповнене залежно від типу засолення вищевказаними концентраціями солей. Після укорінення мікроклони адаптують в умовах *in vivo*. Різну реакцію на соловий стрес і толерантність (стійкість) до сольового стресу кожного окремого генотипу визначають за рівнем виживання калюсів, інтенсивністю калюсогенезу (приростом тканини) і частотою органогенезу, рівнем виживання рослин-регенерантів, морфометричними показниками мікроклонів за селективних умов в порівнянні з контрольним варіантом – середовищем без додавання солей<sup>83</sup>.

Також можна провести ідентифікацію генотипів конопель, негативна реакція яких на соловий стрес долається дією аскорбінової кислоти як антиоксиданта, оскільки в умовах *in vivo* її вплив аналогічний до *in vitro*<sup>84</sup>.

Дослідження, проведені в Інституті луб'яних культур НААН. Показали, що коноплі досить різко реагували на підвищення концентрації солей у живильному середовищі. В умовах сольового стресу спостерігалось зменшення схожості насіння, висоти пагонів, вирощених з насіння, і кількості міжвузлів на них, висоти мікроклонів, кількості міжвузлів і частоти ризогенезу за умови мікроклонального

---

<sup>80</sup> Там само.

<sup>81</sup> Міщенко С. В. Індукція калюсогенезу в технічних (промислових) конопель в умовах *in vitro*. *Луб'яні та технічні культури*. 2018. Вип. 6 (11). С. 21–28. DOI: 10.48096/btc.2018.6(11).21-28

<sup>82</sup> Міщенко С. В. Модифікація живильного середовища для культивування неспихотропних конопель (*Cannabis sativa* L.) середньоевропейського еколого-географічного типу *in vitro*. *Луб'яні та технічні культури*. 2019. Вип. 7 (12). С. 15–23. doi: 10.48096/btc.2019.7(12).15-23

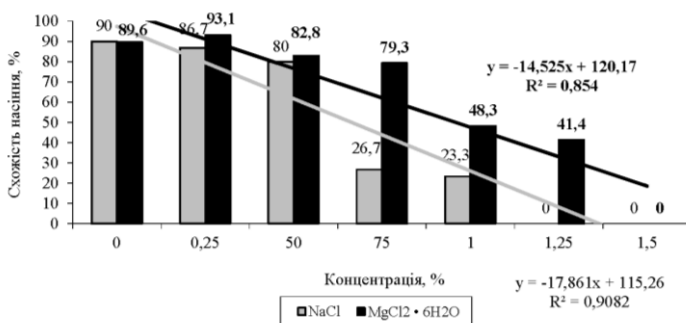
<sup>83</sup> Спосіб добору *in vitro* толерантних до сольового стресу генотипів конопель посівних: пат. 151514 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М., Ткаченко С. М. № u 2022 01227; заявл. 14.04.2022; опубл. 03.08.2022, Бюл. № 31.

<sup>84</sup> Міщенко С. В. Вплив аскорбінової кислоти екзогенного походження на *Cannabis sativa* L. в умовах *in vitro* та *in vivo*. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2019. Вип. 26. С. 67–74.

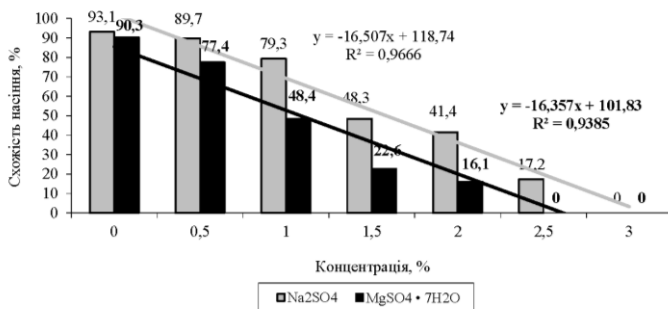
розмноження, частоти калусогенезу і накопичення маси калюсу в результаті застосування фітогормонів.

Схожість насіння різко знизилася за масової частки 0,75 і 1,00% NaCl у середовищі (26,7 і 23,3%, порівняно з 90,0% у контролі). За частки 1,25% NaCl у середовищі зовсім не проростало, або корінець гинув після розтріскування насіння. Інший хлорид –  $MgCl_2 \cdot 6H_2O$  – більш м'яко впливав на досліджувані ознаки. Невисока його частка (0,25%), навіть, стимулювала схожість насіння (93,1 у даному варіанті й 89,6% у контролі). Досить значне пригнічення спостерігали, починаючи з варіанта з 1,00%  $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ . Насіння зовсім не проростало за концентрації 1,50%  $MgCl_2 \cdot 6H_2O$  (рис. 5).

Аналогічна реакція конопель на сольовий стрес в культурі *in vitro* була і при застосування сульфатів. За масової частки 0,5 і 1,0%  $Na_2SO_4$  вона становила 89,7 і 79,3% відповідно (у контрольному варіанті – 93,1%), різке зниження показника спостерігали у варіанті з 1,5 і 2,0%  $Na_2SO_4$  (48,3 і 41,4% відповідно), за збільшення концентрації натрій сульфату до 2,5% він впав до 17,2%, а у варіанті з 3,0% зазначеної солі у живильному середовищі насіння конопель взагалі не проросло. Більш чутливими коноплі виявилися до  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ . За штучно змодельованого сольового стресу із використанням  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  різке зниження схожості (48,4%) спостерігали вже за концентрації діючого агента 1,0%. У варіантах з 2,5 і 3,0%  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  проростання насіння не спостерігали (рис. 6).

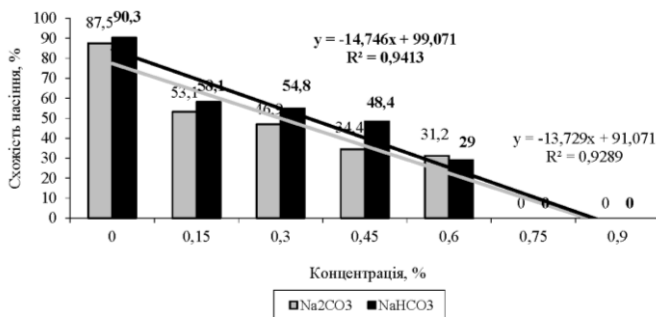


**Рис. 5. Вплив різних концентрацій хлоридів ( $NaCl$  і  $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ ) у живильному середовищі на схожість насіння конопель сорту Гляна**



**Рис. 6. Вплив різних концентрацій сульфатів (Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> і MgSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O) у живильному середовищі на схожість насіння конопель сорту Гляна**

Найбільш негативний вплив на процеси проростання насіння і подальший ріст пагонів мали карбонати. Вже за порівняно низької концентрації (0,3% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> і NaHCO<sub>3</sub>) схожість насіння падала приблизно вдвічі, порівняно з контрольним середовищем, а зовсім проростки не формувались за масової частки зазначених солей 0,75 і 0,90% у середовищі. Слід зазначити, що NaHCO<sub>3</sub> чинив менш негативний вплив на коноплі (рис. 7).



**Рис. 7. Вплив різних концентрацій карбонатів (Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> і NaHCO<sub>3</sub>) у живильному середовищі на схожість насіння конопель сорту Гляна**

Загалом, враховуючі інші морфологічні ознаки (висоту пагонів, вирощених з насіння, і кількості міжвузлів на них, висоту мікроклонів, кількість міжвузлів і частоту ризогенезу за умови мікроклонального

розмноження, частоту калюсогенезу і накопичення маси калюсу) найбільш придатним для культивування конопель було середовище з сульфатами, а найменш – з карбонатами (причому за порівняно низьких концентрацій). За умови поєднання різних типів засолення (хлоридно-сульфатного, хлоридно-карбонатного, сульфатно-хлоридного, сульфатно-карбонатного, карбонатно-хлоридного, та карбонатно-сульфатного), коли перший тип солі переважав (3/5 від сумарної кількості), спостерігали або синергетичний їх негативний вплив на ріст і розвиток експлантів, або менше пригнічення, порівняно з вихідною концентрацією однієї солі.

Побудовані наступні рівняння прямої лінійної регресії  $y = -17,861x + 115,26$  ( $R^2 = 0,908$ ), де  $x$  – масова частка  $\text{NaCl}$ , %;  $y = -14,525x + 120,17$  ( $R^2 = 0,854$ ), де  $x$  – масова частка  $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ , %;  $y = -16,507x + 118,74$  ( $R^2 = 0,997$ ), де  $x$  – масова частка  $\text{MgSO}_4$ , %;  $y = -16,357x + 101,83$  ( $R^2 = 0,938$ ), де  $x$  – масова частка  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ , %;  $y = -13,729x + 91,071$  ( $R^2 = 0,929$ ), де  $x$  – масова частка  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , %;  $y = -14,746x + 99,071$  ( $R^2 = 0,941$ ), де  $x$  – масова частка  $\text{NaHCO}_3$ , %; вони дозволяють використовувати дані моделі для прогнозування схожості насіння ( $y$ , %) в практичному землеробстві, залежно від величини збільшення/зменшення концентрації солі в ґрунтовому розчині.

Загалом визначення залежності схожості насіння від засолення – це лише перший крок на шляху успішного створення стійкого (толерантного) селекційного матеріалу чи сорту. Необхідна ціла низка теоретичних і прикладних досліджень, які включають наступні етапи:

1) визначення схожості насіння конопель посівних, ступеня виживаності пагонів, рівня розвитку мікроклонів, інтенсивності калюсоутворення на гіпокотильних сегментах, викликаного фітогормонами екзогенного походження, та частки морфогенних калюсів в умовах сольового стресу;

2) теоретичне узагальнення даних з реакції конопель на штучно змодельований сольовий стрес в умовах *in vitro*, зокрема на стійкість до основних типів засолення ґрунтів (хлоридного, сульфатного, хлоридно-сульфатного, хлоридно-карбонатного, сульфатно-хлоридного, сульфатно-карбонатного, карбонатно-хлоридного і карбонатно-сульфатного) за різних концентрацій солей;

3) розробка й апробація тест-систем для проведення скринінгу генотипів на стійкість до сольового стресу в культурі *in vitro*, що забезпечуватимуть значну селективність при доборі, та рекомендацій з дослідження стійкості конопель до сольового стресу;

4) виділення вихідного селекційного матеріалу конопель з підвищеною стійкістю до сольового стресу<sup>85</sup>.

Біотехнологія у сільському господарстві доповнює традиційні методи селекції рослин (включаючи кліматично орієнтовані) та розробляє нові технології, що дозволяють підвищити ефективність виробництва загалом. При цьому клітинна і тканинна біотехнологія базується на можливості клітин існувати і розмножуватись на живильному середовищі в умовах *in vitro*, здатності до тотипотентності і регенерації (органогенезу), спадкових змінах, які можна використати в селекції.

Останнім часом розроблено окремі способи і прийоми культивування промислових неспсихотропних конопель середньо-європейського еколого-географічного типу в культурі *in vitro*, що можуть бути використані для створення селекційного матеріалу, стійкого до абіотичних стресів, зокрема:

– спосіб розмноження рослин з насіння з низькою схожістю та життєздатністю (для стерилізації насіння застосовують розчин гіпохлориту натрію у зниженій концентрації до 1,5% з експозицією 12,5 хв, насіння висаджують на живильне середовище Мурасіге і Скуга з макро– і мікроелементами у повній дозі, до складу якого входить 5,0 мг/л тіаміну, 1,0 мг/л піридоксину, 5,0 мг/л аскорбінової кислоти, 0,4 мг/л гіберелової кислоти, 4,0 мг/л бурштинової кислоти, 15,0 г/л сахарози і яке не містить нікотинової кислоти, культивують за замінної температури: 3–4 доби при температурі 20–22°C і надалі при температурі 24–26°C)<sup>86,87</sup>;

– спосіб індукції калусогенезу (сегменти гіпокотила довжиною 4–8 мм зі стерильних пагонів віком 7–14 діб культивують на середовищі Мурасіге і Скуга з макро– і мікроелементами у повній дозі, до складу якого входять 5,0 мг/л тіаміну, 1,0 мг/л піридоксину, 7,5 мг/л аскорбінової кислоти, 2,0 мг/л гліцину, 100,0 мг/л мезоінозиту, 0,5 мг/л 2,4-дихлорофеноксоцтової кислоти, 0,3 мг/л кінетину, 0,5 мг/л

---

<sup>85</sup> Міщенко С. В., Лайко І. М., Марченко Т. Ю., Мачульський Г. М. Теоретичне обґрунтування тестування стійкості конопель до сольового стресу в культурі *in vitro*. *Таврійський науковий вісник. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Вип. 128. С. 341–346. doi: 10.32851/2226-0099.2022.128.47

<sup>86</sup> Спосіб розмноження рослин конопель з насіння з низькою схожістю та життєздатністю: пат. 120489 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М. № u 2017 02849; заявл. 27.03.2017; опубл. 10.11.2017, Бюл. № 21.

<sup>87</sup> Міщенко С. В. Ефективність розмноження *Cannabis sativa* L. з насіння з низькою схожістю та життєздатністю в умовах *in vitro*. *Таврійський науковий вісник*. 2018. Вип. 100. Т. 2. С. 3–8.



гіберелової кислоти, 30,0 г/л сахарози і яке не містить нікотинової кислоти)<sup>88,89</sup>;

– додавання до середовища аскорбінової кислоти як антиоксиданта, що поліпшує виживання та ріст експлантів<sup>90,91</sup>;

– спосіб створення тетраплоїдних рослин конопель (пагони культивують протягом 72 год на безгормональному середовищі, що містить 0,125 мг/л колхіцину та 30 г/л глюкози, з подальшим пасажем експлантів для індукції ризогенезу на середовище, що містить 0,4 мг/л індол-3-оцтової кислоти, 5 мг/л аскорбінової кислоти та 12,5 г/л глюкози, до бутонізації проводять ідентифікацію тетраплоїдних рослин за співвідношенням довжина листка до ширини, й видаляють рослини зі співвідношенням вище за 5,01)<sup>92,93</sup>;

– модифіковане живильне середовище для культивування (до середовища Мурасіге і Скуга внесено наступні зміни складових: 2400 мг/л (30 мМ)  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , 1768 мг/л (17,5 мМ)  $\text{KNO}_3$ , 136 мг/л (1 мМ)  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , 34,72 мг/л (125 мкМ)  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , комплексованого (хелатованого)  $\text{EDTA-Na}_2$ , 12,36 мг/л (200 мкМ)  $\text{H}_3\text{BO}_3$ , комплексованого (хелатованого)  $\text{C}_3\text{H}_5(\text{OH})_3$ , 0,05 мг/л (0,2 мкМ)  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ , 0,05 мг/л (0,2 мкМ)  $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ , 5 мг/л аскорбінової кислоти (вітамін С), 1 г/л активованого вугілля, 10–30 г/л глюкози, 8 г/л агару і вилучено нікотинову кислоту)<sup>94,95</sup>.

---

<sup>88</sup> Спосіб одержання калусної тканини однодомних ненаркотичних конопель посівних (*Cannabis sativa* L.) середньоросійського еколого-географічного типу в культурі *in vitro*: пат. 132944 UA / Міщенко С. В. № у 2018 05574; заявл. 21.05.2018; опубл. 25.03.2019, Бюл. № 6.

<sup>89</sup> Міщенко С. В. Індукція калусогенезу в технічних (промислових) конопель в умовах *in vitro*. *Луб'яні та технічні культури*. 2018. Вип. 6 (11). С. 21–28. DOI: 10.48096/btc.2018.6(11).21-28

<sup>90</sup> Міщенко С. В. Вплив аскорбінової кислоти екзогенного походження на *Cannabis sativa* L. в умовах *in vitro* та *in vivo*. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2019. Вип. 26. С. 67–74.

<sup>91</sup> Живильне середовище для культивування однодомних ненаркотичних конопель (*Cannabis sativa* L.) середньоросійського еколого-географічного типу в умовах *in vitro*: пат. 139471 UA / Міщенко С. В. № у 2019 06014; заявл. 31.05.2019; опубл. 10.01.2020, Бюл. № 1.

<sup>92</sup> Спосіб отримання тетраплоїдних рослин конопель посівних (*Cannabis sativa* L.): пат. 155391 UA / Міщенко С. В. № у 2023 04622; заявл. 02.10.2023; опубл. 22.02.2024, Бюл. № 8.

<sup>93</sup> Міщенко С. В. Штучно індуквана поліплоїдія у промислових конопель. *Modern Aspects of Natural Science Research in the Context of Sustainable Development of Society: Scientific monograph*. Riga: Baltija Publishing, 2023. P. 2–27. DOI: 10.30525/978-9934-26-395-8-1

<sup>94</sup> Живильне середовище для культивування однодомних ненаркотичних конопель (*Cannabis sativa* L.) середньоросійського еколого-географічного типу в умовах *in vitro*: пат. 139471 UA / Міщенко С. В. № у 2019 06014; заявл. 31.05.2019; опубл. 10.01.2020, Бюл. № 1.

<sup>95</sup> Міщенко С. В. Модифікація живильного середовища для культивування неспихотропних конопель (*Cannabis sativa* L.) середньоєвропейського еколого-географічного типу *in vitro*. *Луб'яні та технічні культури*. 2019. Вип. 7 (12). С. 15–23. DOI: 10.48096/btc.2019.7(12).15-23

У селекційно-генетичній роботі все більш затребуваним стає застосування біотехнологічних методів для отримання принципово нового селекційного матеріалу, однак рослини цього типу є недостатньо чутливими до культивування *in vitro* загалом та культури ізольованих клітин і тканин зокрема, хоча й реагують на обробку фітогормонами *in vivo*<sup>96</sup>. Вони слабо піддаються впливу фотоперіоду і здатні до цвітіння при значному розмаху варіації тривалості світлового дня (фенологічні фази лише незначним чином подовжуються чи скорочуються), а тому швидко закінчують свій розвиток і відмирають, що унеможливило їх подальше використання *in vitro*, характеризуються сильним апікальним домінуванням. Зважаючи на вищевикладені аргументи, актуальною є розробка такого живильного середовища для культивування неспихотропних конопель, яке б покращувало цей процес і результат за рахунок інтенсифікації росту пагонів і поліпшення їх життєздатності, сприяло подовженню тривалості вегетативної стадії розвитку і онтогенезу загалом, гальмувало настання генеративної стадії, виступало інгібітором накопичення фенольних сполук.

## ВИСНОВКИ

Розроблена методологія використання самозапилених ліній та комбінаційної селекції в однодомних конопель засвідчила свою ефективність на практиці. Дослідження самозапилених ліній і сортів конопель за параметрами комбінаційної здатності показало значну їх диференціацію за ефектами ЗКЗ і варіансами СКЗ. Для комбінаційної селекції на підвищення продуктивності слід використовувати саме лінійносортові схрещування середньоєвропейського і південного еколого-географічних типів. Доцільним є використання схрещувань у напрямках вертикальної і горизонтальної конвергенції, особливо для отримання вихідного матеріалу з високими показниками біомаси рослин, волокнистості і насінневої продуктивності.

У зв'язку зі змінами клімату, які, перш за все, проявляються у глобальному потеплінні, під час вирощування коноплі зазнають негативного впливу посушливих умов, нетипового розподілу опадів протягом вегетаційного періоду і підвищеної температури середовища. Успішне аграрне виробництво залежить від його інтенсивності, підвищення продуктивності агрокультур та використання земель, які до цього часу вважались малоприсаєднаними для рослинництва, зокрема засолених. Наявність толерантності до абіотичних стресів є

---

<sup>96</sup> Mishchenko S. V., Laiko I. M., Tkachenko S. M., Lavrynenko Y. O., Marchenko T. Y., Piliarska O. O. The influence of exogenous growth regulators on the cannabinoid content and the main selection traits of hemp (*Cannabis sativa* L. SSP. *sativa*). *Journal of Agricultural Sciences (Belgrade)*. 2022. Vol. 67, No. 3. P. 237–251. DOI: 10.2298/JAS2203237M

невід’ємною складовою реалізації потенційної продуктивності сучасних промислових конопель.

Підтверджено ефективність способу гаметофітного добору жаростійких генотипів конопель посівних, згідно якого вирощування материнських рослин і їх запилення здійснюють під тканинно-плівковими ізоляторами в умовах підвищеної температури повітря 40–50°C (добір жіночих гамет), хімічну стерилізацію чоловічих квіток – двократною обробкою 2,0% суспензією дибутилфталату у фазу ВВСН 15 та ВВСН 61, запилення – прогрітим пилком за температури 50–60°C та експозиції 30–60 хв (добір чоловічих гамет), добір стійких генотипів на рівні зародка насінини до підвищеної температури – шляхом прогрівання насіння за температури 50°C і експозиції 15–30 хв, індивідуальний добір у гібридних поколіннях – за комплексом цінних господарських ознак. Жаростійкість у промислових конопель детермінована генотипом, а режим прогрівання пилку і насіння необхідно підбирати для кожного варіанту гібридизації окремо.

Стійкість рослин до несприятливих факторів середовища є генетично детермінованою і проявляється на різних рівнях організації життя, зокрема на клітинному та тканинному. Це дає можливість для використання біотехнологічних методів з метою виділення толерантних (стійких) генотипів при зменшенні матеріальних витрат за порівняно короткий період. Коноплі досить різко реагують на підвищення концентрації солей у живильному середовищі, зокрема спостерігалось зменшення схожості насіння. Найбільш придатним для культивування конопель було середовище з сульфатами, а найменше – з карбонатами; за умови поєднання різних типів засолення – спостерігався або синергетичний їх негативний вплив на ріст і розвиток експлантів, або менше пригнічення, порівняно з вихідною концентрацією однієї солі. Розроблені й апробовані тест-системи (що включають концентрації досліджуваних солей) для проведення скринінгу до сольового стресу, забезпечують селективність при доборі. Селективними концентраціями солей у середовищі визначено наступні: хлориди – 0,25 NaCl, 0,75% MgCl<sub>2</sub> · 6H<sub>2</sub>O; сульфати – 0,5 MgSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O, 1,0 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; карбонати – 0,15 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, 0,30% NaHCO<sub>3</sub>. Використання нового способу дозволяє отримувати толерантний до сольового стресу вихідний матеріал і прискорювати селекційний процес.

Розроблено та апробовано окремі способи і прийоми культивування промислових неспсихотропних конопель в культурі *in vitro*, що можуть бути використані для створення селекційного матеріалу, стійкого до абіотичних стресів, зокрема: спосіб розмноження рослин з насіння з низькою схожістю та життєздатністю; спосіб індукції калюсогенезу;

спосіб створення тетраплоїдних рослин конопель; модифіковане живильне середовище для культивування.

## АНОТАЦІЯ

Розглянуто генетичні, селекційні та біотехнологічні аспекти толерантності промислових конопель до абіотичних стресів. Розкрито основні засади новітньої методології селекції даної культури, розроблені в Інституті луб'яних культур НААН (м. Глухів Сумської обл.) впродовж останніх років. Наведено особливості створення жаростійких гібридів конопель шляхом гаметофітного добору. На основі аналізу наукових джерел і власних досліджень зроблено висновки про ефективність добору толерантних генотипів за штучного моделювання сольового стресу в культурі *in vitro*. Розкрито досягнення і проблеми введення промислових конопель в культуру *in vitro*.

## Література

1. Коноплі: монографія / за ред. М. Д. Мигалья, В. М. Кабанця. Суми: Еллада, 2011. 384 с.
2. Коноплярство: наукові здобутки і перспективи: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.
3. Міщенко С. В. Напрями селекційно-генетичних інновацій у коноплярстві, принципи їх формування та впровадження в агропромислову діяльність. *Формування нової парадигми розвитку агропромислового сектору в XXI столітті*: колективна монографія: у 2 ч. / ред. колегія: О. В. Аверчев, Н. С. Танклевська, В. І. Пічура. Львів-Торунь: Ліга-Прес, 2021. Ч. 1. С. 30–57. DOI: 10.36059/978-966-397-240-4-2
4. Міщенко С. В. Методологічне забезпечення селекції промислових конопель. *Development Trends of the World Agriculture in the XXIst Century: the View of the Modern Scientific Community*: Scientific monograph. Riga: Baltija Publishing, 2022. P. 174–204. DOI: 10.30525/978-9934-26-203-6-8
5. Міщенко С. В. Кліматично орієнтована селекція промислових конопель. *Climate-Smart Agriculture: Science and Practice*: Scientific monograph. Riga: Baltija Publishing, 2023. P. 455–488. DOI: 10.30525/978-9934-26-389-7-22
6. Мигаль М. Д., Міщенко С. В., Лайко І. М. Інцухт і гетерозис конопель: монографія. Суми: ФОП Щербина І. В., 2020. 146 с.
7. Міщенко С. В., Марченко Т. Ю., Лавриненко Ю. О., Ткаченко С. М. Рівень прояву та успадкування селекційних ознак у міжлінійних гібридів конопель насінневого та волокнистого напрямів використання. *Таврійський науковий вісник. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Вип. 125. С. 84–90. DOI: 10.32851/2226-0099.2022.125.12

8. Mishchenko S. Change of cells and layers sizes of hemp (*Cannabis sativa* L.) bast fibers in the synthetic breeding process. *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2019. No 3. P. 255–264. DOI: 10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.255-264

9. Вожегова Р. А., Лавриненко Ю. О., Марченко Т. Ю., Міщенко С. В., Пілярська О. О., Базиленко Є. О. Перспективні культури для біоенергетики України. *Аграрні інновації*. 2022. № 11. С. 5–15. DOI: 10.32848/аграр.innov.2022.11.1

10. Міщенко С. В., Кириченко Г. І., Лайко І. М. Новий сорт промислових конопель ‘Артеміда’ універсального напрямку господарського використання з підвищеним умістом олії та поліпшеною якістю волокна. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2021. Т. 17, № 1. С. 43–50. DOI: 10.21498/2518-1017.17.1.2021.228208

11. Laiko I. M., Kobzyeva L. N., Mishchenko S. V., Kyrychenko H. I. Intra-population variability of oil content and fatty acid composition in modern hemp cultivars. *Plant Breeding and Seed Production*. 2022. Vol. 121. P. 20–27. DOI: 10.30835/2413-7510.2022.260990

12. Міщенко С. В., Лайко І. М. Накопичення канабідіолу в онтогенезі рослин технічних (промислових) конопель. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. Т. 14, № 4. С. 390–399. DOI: 10.21498/2518-1017.14.4.2018.151902

13. Mishchenko S. V., Kyrychenko H. I., Laiko I. M. Genotype screening of *Cannabis sativa* L. based on the specifics of minor cannabinoids manifestation. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2021. Vol. 17, No 3. P. 218–225. DOI: 10.21498/2518-1017.17.3.2021.242949

14. Mishchenko S. V., Laiko I. M., Kyrychenko H. I. Breeding of industrial hemp with a high content of cannabigerol by the case of ‘Vik 2020’ cultivar. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2021. Vol. 17, No 2. P. 105–112. DOI: 10.21498/2518-1017.17.2.2021.236514

15. Лайко І. М., Міщенко С. В., Кириченко Г. І. Особливості популяцій сортів конопель з різним складом канабіноїдних сполук. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2023. Т. 33. С. 42–46. DOI: 10.7124/FEEO.v33.1563

16. Міщенко С. В. Статива структура конвергентних гібридів конопель. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 93–103. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-163-1-93-103

17. Міщенко С. В., Марченко Т. Ю., Лавриненко Ю. О., Ткаченко С. М. Генетичний контроль ознаки однодомності *Cannabis sativa* L. в процесі інбридингу. *Таврійський науковий вісник. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Вип. 124. С. 85–91. DOI: 10.32851/2226-0099.2022.124.12

18. Васильківський С. П., Кочмарський В. С. Селекція і насінництво польових культур: підручник. Миронівка, 2016. 376 с.

19. Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридизації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

20. Міщенко С. В. Рівень прояву та успадкування селекційних ознак у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів F<sub>1</sub> різних еколого-географічних типів. *Селекція і насінництво*. 2016. Вип. 109. С. 101–110. DOI: 10.30835/2413-7510.2016.74205

21. Mishchenko S. Oil content in the seeds of variety×line, line×variety and interline hemp (*Cannabis sativa* L.) hybrids. *Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality: the scientific proceedings of the international network AgroBioNet*. Nitra, 2016. P. 325–329.

22. Міщенко С. В. Вміст канабіноїдів у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів конопель F<sub>1</sub>–F<sub>3</sub> та методичні аспекти їх створення. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2016. Вип. 21. С. 186–194.

23. Міщенко С. В. Ефекти загальної та варіанси специфічної комбінаційної здатності самозапилених ліній і сортів конопель у системі топкросів. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 21. С. 62–67. DOI: 10.7124/FEEO.v21.808

24. Поліщук І. Б., Поліщук В. Д. Формотворчі процеси у спадкових перетвореннях. *Вісник аграрної науки*. 2007. № 2. С. 45–49.

25. Shokat S., Großkinsky D. K., Singh S., Liu F. The role of genetic diversity and pre-breeding traits to improve drought and heat tolerance of bread wheat at the reproductive stage. *Food Energy Secur.* 2023. Vol. 12. 478. DOI: 10/1002/fes3.478

26. Ayenan M. A. T., Danquah A., Hanson P., Ampomah-Dwamena C., Sodedji F. A. K., Asante I. K., Danquah E. Y. Accelerating breeding for heat tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): An integrated approach. *Agronomy*. 2019. Vol. 9, Iss. 11. 720. DOI: 10.3390/agronomy9110720

27. Yan H., Sun M., Zhang Z., Jin Y., Lin C., Wu B., He M., Xu B., Wang J., ... Huang L. Pangenomic analysis identifies structural variation associated with heat tolerance in pearl millet. *Nat Genet.* 2023. Vol. 55. P. 507–518. DOI: 10.1038/s41588-023-01302-4

28. Hamza F. E. A., Idris A. E., Elagib T. Y., Eltayeb A. H., Adam A. H. M. Evaluation of selection indices for heat tolerance and their correlation with yield in some chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes of sudan. *Journal of Agronomy Research*. 2023. Vol. 5, Iss. 1. P. 1–15. DOI: 10.14302/issn.2639-3166.jar-22-4403

29. Paul P. J., Samineni S., Sajja S. B. Rathore A., Das R. R., Chaturvedi S. K., Lavanya G. R., Varshney R. K., Gaur P. M. Capturing genetic variability and selection of traits for heat tolerance in a chickpea recombinant inbred line (RIL) population under field conditions. *Euphytica*. 2018. Vol. 214. 27. DOI: 10.1007/s10681-018-2112-8

30. Тоцький І. В., Лях В. А. Гаметофітний добір на жаростійкість у соняшника культурного. *Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки*. 2014. № 2. С. 156–160.
31. Спосіб гаметофітного добору жаростійких генотипів конопель посівних: пат. 155180 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М. № u 2023 03657; заявл. 28.07.2023; опубл. 25.01.2024, Бюл. № 4.
32. Isayenkov S. V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. *Cytol Genet.* 2012. Vol. 46, No. 5. P. 302–318. DOI: 10.3103/S0095452712050040
33. Ґрунтознавство: підручник/ за ред. Д. Г. Тихоненка. Київ, 2005. 703 с.
34. Назаренко І. І., Польчина С. М., Нікорич В. А. Ґрунтознавство: підручник. Чернівці, 2004. 400 с.
35. Zhao S., Zhang Q., Liu M., Zhou H., Ma C., Wang P. Regulation of plant responses to salt stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22, Iss. 9. 4609. DOI: 10.3390/ijms22094609
36. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин: підручник. Суми, 2004. 464 с.
37. Campanelli A., Ruta C., Morone-Fortunato I., de Mastro G. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) clones tolerant to salt stress: *in vitro* selection. *Cent. Eur. J. Biol.* 2013. Vol. 8, Iss. 8. P. 765–776. DOI: 10.2478/s11535-013-0194-1
38. Пикало С. В., Дубровна О. В., Демидов О. А. Клітинна селекція тритикале озимого на стійкість до сольового стресу. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 20. С. 247–251. DOI: 10.7124/FEEO.V20.773
39. Пикало С. В., Демидов О. А., Юрченко Т. В., Прокопик Н. І., Харченко М. В., Рибка К. М. Розроблення способів добору *in vitro* генотипів зернових культур на стійкість до несприятливих чинників довкілля. *Екологічні науки*. 2021. № 4 (37). С. 90–97. DOI: 10.32846/2306-9716/2021.есо.4-37.13
40. Коцар М. О. Вплив сольового стресу *in vitro* на розвиток пагонів міскантусу. *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*. 2014. Вип. 21. С. 221–225.
41. Hannachi S., Werbrouck S., Bahrini I., Abdelgadir A., Siddiqui N. A., van Labeke M. C. Obtaining salt stress-tolerant eggplant somaclonal variants from *in vitro* selection. *Plants*. 2021. Vol. 10, Iss. 11. 2539. DOI: 10.3390/plants10112539
42. Razavizadeh R., Adabavazeh F., Chermahini M. R. Adaptive responses of *Carum copticum* to *in vitro* salt stress. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*. 2017. Vol. 11, No. 1. P. 37–42. DOI: 10.5281/zenodo.1128905
43. Хома Ю., Худолєєва Л., Куцоконь Н. Вплив сольового стресу на рослини тополі клону 'INRA 353-38' та верби клону 'Житомирська-1'

в умовах культури *in vitro*. Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія. 2020. Т. 83, № 4. С. 43–49. DOI: 10.17721/1728\_2748.2020.83.43-49

44. Ibraheem Y. M., Pinker I., Böhme M., Al-Hussin Z. Screening of some date palm cultivars to salt stress *in vitro*. *Acta Hortic.* 2012. Vol. 961. P. 359–365. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.961.47

45. Efimova M. V., Mukhamatdinova E. A., Kovtun I. S., Kabil F. F., Medvedeva Yu. V., Kuznetsov V. V. Jasmonic acid enhances the potato plant resistance to the salt stress *in vitro*. *Dokl Biol Sci.* 2019. Vol. 488, Iss. 1. P. 149–152. DOI: 10.1134/S0012496619050077

46. Berni R., Mandlik R., Hausman J.-F., Guerriero G. Silicon-induced mitigatory effects in salt-stressed hemp leaves. *Physiol. Plant.* 2021. Vol. 171, Iss. 4. P. 476–482. DOI: 10.1111/ppl.13097

47. Dabravolski S. A. Isayenkov S. V. The physiological and molecular mechanisms of Silicon action in salt stress amelioration. *Plants.* 2024. Vol. 13. 525. DOI: 10.3390/plants13040525

48. Di Mola I., Cozzolino E., Ottaiano L., Conti S., Roupheal Y., Mori M. Performance of hemp grown under salt stress conditions? Sustainable Management of Cropping Systems: Proceedings of the 49th National Conference of the Italian Society for Agronomy (16–18 September 2020, Bari, Italy,). Bari, 2020. P. 71–72.

49. Спосіб добору *in vitro* толерантних до сольового стресу генотипів конопель посівних: пат. 151514 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М., Ткаченко С. М. № у 2022 01227; заявл. 14.04.2022; опубл. 03.08.2022, Бюл. № 31.

50. Міщенко С. В. Індукція калусогенезу в технічних (промислових) конопель в умовах *in vitro*. *Луб'яні та технічні культури*. 2018. Вип. 6 (11). С. 21–28. DOI: 10.48096/btc.2018.6(11).21-28

51. Міщенко С. В. Модифікація живильного середовища для культивування непсихотропних конопель (*Cannabis sativa* L.) середньоєвропейського еколого-географічного типу *in vitro*. *Луб'яні та технічні культури*. 2019. Вип. 7 (12). С. 15–23. DOI: 10.48096/btc.2019.7(12).15-23

52. Міщенко С. В. Вплив аскорбінової кислоти екзогенного походження на *Cannabis sativa* L. в умовах *in vitro* та *in vivo*. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2019. Вип. 26. С. 67–74.

53. Міщенко С. В., Лайко І. М., Марченко Т. Ю., Мачульський Г. М. Теоретичне обґрунтування тестування стійкості конопель до сольового стресу в культурі *in vitro*. *Таврійський науковий вісник. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Вип. 128. С. 341–346. doi: 10.32851/2226-0099.2022.128.47



54. Спосіб розмноження рослин конопель з насіння з низькою схожістю та життєздатністю: пат. 120489 UA / Міщенко С. В., Лайко І. М. № у 2017 02849; заявл. 27.03.2017; опубл. 10.11.2017, Бюл. № 21.

55. Міщенко С. В. Ефективність розмноження *Cannabis sativa* L. з насіння з низькою схожістю та життєздатністю в умовах *in vitro*. *Таврійський науковий вісник*. 2018. Вип. 100. Т. 2. С. 3–8.

56. Спосіб одержання калусної тканини однодомних ненаркотичних конопель посівних (*Cannabis sativa* L.) середньоросійського еколого-географічного типу в культурі *in vitro*: пат. 132944 UA / Міщенко С. В. № у 2018 05574; заявл. 21.05.2018; опубл. 25.03.2019, Бюл. № 6.

57. Живильне середовище для культивування однодомних ненаркотичних конопель (*Cannabis sativa* L.) середньоросійського еколого-географічного типу в умовах *in vitro*: пат. 139471 UA / Міщенко С. В. № у 2019 06014; заявл. 31.05.2019; опубл. 10.01.2020, Бюл. № 1.

58. Спосіб отримання тетраплоїдних рослин конопель посівних (*Cannabis sativa* L.): пат. 155391 UA / Міщенко С. В. № у 2023 04622; заявл. 02.10.2023; опубл. 22.02.2024, Бюл. № 8.

59. Міщенко С. В. Штучно індукована поліплоїдія у промислових конопель. *Modern Aspects of Natural Science Research in the Context of Sustainable Development of Society: Scientific monograph*. Riga: Baltija Publishing, 2023. P. 2–27. DOI: 10.30525/978-9934-26-395-8-1

60. Mishchenko S. V., Laiko I. M., Tkachenko S. M., Lavrynenko Y. O., Marchenko T. Y., Piliarska O. O. The influence of exogenous growth regulators on the cannabinoid content and the main selection traits of hemp (*Cannabis sativa* L. SSP. *sativa*). *Journal of Agricultural Sciences (Belgrade)*. 2022. Vol. 67, No. 3. P. 237–251. DOI: 10.2298/JAS2203237M

#### **Information about the author:**

**Mishchenko Serhii Volodymyrovych,**

Doctor of Agricultural Sciences,

Associate Professor at the Department of Biology, Human Health  
and Teaching Methods

Oleksandr Dovzhenko Hlukhiv National Pedagogical University

24, Kyivska str., Hlukhiv, Sumy region, 41400, Ukraine