
ГЕНЕТИЧНА КОНЦЕПЦІЯ СТАБІЛІЗАЦІЇ ОДНОДОМНОСТІ *CANNABIS SATIVA* L.

Міщенко С. В.

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-511-2-1>

ВСТУП

Останнім часом з боку виробників агропродукції стрімко зростає інтерес до вирощування промислових конопель (*Cannabis sativa* L.), які є культурою багатопланового господарського використання^{1,2,3,4,5}. Перш за все, це волокниста і біоенергетична рослина, що має високу теплотворну здатність та здатна за рік накопичувати значну біомасу, харчова та лікарська культура, також вона характеризується біоремедіаційними властивостями, це культура безвідходного виробництва, бо усі частини рослин придатні для переробки і виготовлення широкого асортименту продукції. Її вирощування і переробка цілком відповідають низці цілей сталого розвитку. Використання конопель 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

¹ Коноплярство: наукові здобутки і перспективи: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

² 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

³ 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

⁴ 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

⁵ Наукове забезпечення розвитку коноплярства у XXI столітті: колективна монографія / за ред. С. В. Міщенка, Ю. В. Мохера. Суми: ФОП Цьома С. П., 2024. 210 с. DOI: 10.48096/monograph.2024

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.

Серед сучасних напрямів наукових досліджень і селекції промислових конопель можна виділити наступні: збільшення вмісту волокна в стеблах, його урожайності, якості волокнопродукції^{6,7,8} та біоенергетичної цінності^{9,10,11}, підвищення насінневої продуктивності, вмісту олії та оптимізації її жирнокислотного складу^{12,13,14}, зниження вмісту тетрагідроканабінолу, створення сортів з підвищеним вмістом непсихотропних канабіноїдів, що можуть використовуватися в лікувальних цілях, і одночасно з мінімальним вмістом (не вище 0,08%)

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 Лайко І. М., Міщенко С. В. Селекційні особливості прояву ознак волокнистості конопель. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2024. Т. 35. С. 29–34. DOI: 10.7124/FEEO.v34.1654

⁹ Лайко І. М., Вировець В. Г., Кириченко Г. І., Міщенко С. В., Кмець І. Л. Нове в прийомах розширення генетичного потенціалу конопель енергетичного напрямку використання. *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*. 2013. Вип. 19. С. 79–82.

¹⁰ 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

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

¹² 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.

¹³ 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

¹⁴ 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^{15,16,17,18,19}, стабілізація ознаки однодомності в низці послідовних генерацій^{20,21,22} та ін.

Значна увага стала приділятися впливу фітогормонів²³, вітамінів²⁴ та інших біологічно активних сполук на експресію біологічних і селекційних ознак конопель, використанні культури *in vitro* для вирішення окремих селекційних завдань^{25,26,27}, розробці методів і прийомів подолання абіотичних стресів²⁸ тощо. Досліджено генетичні

¹⁵ Міщенко С. В. Вміст канабіноїдів у сортолінійних, лінійносортних і міжлінійних гібридів конопель F₁–F₃ та методичні аспекти їх створення. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2016. Вип. 21. С. 186–194.

¹⁶ 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

¹⁷ 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

¹⁸ 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

¹⁹ 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

²⁰ Міщенко С. В., Лайко І. М. Вплив гаметоцидів на формування чоловічої стерильності та селекційних ознак однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2017. Вип. 111. С. 88–97. DOI: 10.30835/2413-7510.2017.104890

²¹ Міщенко С. В. Статеві структура конвергентних гібридів конопель. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 93–103. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-163-1-93-103

²² 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

²³ 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

²⁴ 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.

²⁵ 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.

²⁶ 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

²⁷ Міщенко С. В. Модифікація живильного середовища для культивування непахотропних 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

²⁸ Міщенко С. В. Генетичні, селекційні та біотехнологічні аспекти толерантності промислових конопель до абіотичних стресів. *Biological Sciences and Education in the Context of European Integration: Scientific monograph*. Riga: Baltija Publishing, 2024. P. 133–165. DOI: 10.30525/978-9934-26-443-6-7

механізми успадкування кількісних ознак, зокрема загальної і специфічної комбінаційної здатності в системі топкросів²⁹, наявності та вмісту канабіноїдних сполук³⁰, генетику поліплоїдів (три- і тетраплоїдів) конопель³¹.

Селекція на стабілізацію ознаки однодомності безперервно ведеться, починаючи з часу створення сортів конопель однодомної форми. Розроблено відповідні методики селекції і насінництва. Основна увага при цьому спрямована на зменшення кількості (до повного виключення в ряді послідовних генерацій) плосконі однодомних конопель – статевого типу, перезапилення з яким інших рослин може поступово розмити межу між однодомними і дводомними коноплями, і збільшення у статевій структурі однодомної фемінізованої матірки, яка містить у компактному суцвітті переважну більшість жіночих квіток. Реверс у бік дводомності відбувається тому, що у природі поширена еволюційно сформована дводомна форма конопель, яка характеризується статевим диморфізмом, а філогенез проходив у послідовності гермафродитизм → однодомність → дводомність. Однодомна форма штучно створена лише для задоволення потреб виробництва в одноразовому механізованому збиранні посівів. У зв'язку з цим і виникла необхідність обґрунтування генетичної концепції стабілізації однодомності конопель, створених різними методами.

У даному розділі монографії узагальнено багаторічні результати досліджень, що проведені автором з колегами в Інституті луб'яних культур НААН.

1. Будова генеративних органів, статевий поліморфізм конопель посівних та його генетична детермінація

Чоловіча квітка конопель складається з квітконіжки, 5-ти блідо-зелених листочків оцвітини та 5-ти тичинок з довгими чотиригніздими пиляками світло-жовтого кольору. Одним із важливих елементів чоловічої квітки є пилок. Форма пилкових зерен конопель куляста. Колір світло-жовтий. Поверхня рівна, позбавлена будь-яких виступів та

²⁹ 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/FEEEO.v21.808

³⁰ Міщенко С. В., Лайко І. М. Успадкування ознаки вмісту канабіноїдних сполук гібридами промислових конопель та теорія її генетичної детермінації. *Achievements of Ukraine and the EU in Ecology, Biology, Chemistry, Geography and Agricultural Sciences: Collective monograph* / Eds.: K. Kowalczyk, R. A. Vozhehova, S. V. Kokovikhin. Riga: Baltija Publishing, 2021. Vol. 2. P. 410–427. DOI: 10.30525/978-9934-26-086-5-32

³¹ 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

готовщень. Розмір свіжозібраних пилинок складає 25–28 мкм у однодомних конопель і 31–33 мкм у дводомних конопель. У звичайних лабораторних і польових умовах пилок конопель зберігає життєздатність не довше 2 діб.

Плоскінь дводомних конопель значно інтенсивніше запилює жіночі квітки, ніж статеві типи однодомних конопель. Цьому сприяють наступні біологічні особливості цвітіння. У плосконі формуються довгі квітконосні пагони і квітконіжки, у результаті чого квітки розташовуються розріджено, вільно звисають, висипають пилок, який легко розноситься вітром, і опадають. У однодомних конопель, навпаки, чоловічі квітки скупчуються на дуже коротких квітконосних пагонах і квітконіжках. Як наслідок, густе розміщення квіток стримує темпи розкриття їх і вивільнення пилку із пиляків. Деякі стиснуті квітки взагалі не розкриваються. Після відцвітання частина квіток не опадає. Скупчення їх у суцвітті може викликати загнивання, особливо у вологу погоду. Чоловічі квітки конопель розвиваються і цвітуть у суцвітті тривалий час. Одні квітки розкриваються, інші знаходяться на різних стадіях розвитку бутонів. Після розкривання бутона пиляки розтріскуються не синхронно, а поступово. Розтріскування пиляків відбувається в напрямку від верхівки до тичинкової нитки.

У плосконі дводомних конопель розкривання чоловічих квіток на головній осі суцвіття проходить у напрямку знизу вгору. Проте перші квітки починають розкриватися не в пазухах найнижчої бокової гілки, а дещо вище – в пазухах найбільш розвинених бокових гілок. На бокових гілках суцвіття розкривання чоловічих квіток відбувається в напрямку від основи до верхівки. Але інколи відмічається, що першими цвітуть квітки в середній частині бокової гілки або навіть на її верхівці³².

Жіноча квітка конопель складається з вузького довгастого листочка оцвіттини зеленого кольору, у якому знаходиться маточка з двома голкоподібними приймочками, що виходять назовні, та зав'язю (рис. 2.9). За наявності в повітрі достатньої маси пилку дуже дрібні малопомітні приймочки відразу запилюються й засихають. З розвитком квітки після запліднення яйцеклітини оцвітнина розростається в ширину у відповідності з величиною і формою насінини. У випадку стерильності маточки або відсутності пилку оцвітнина збільшується за розміром, стає зморшкуватою, а приймочки, ненормально розростаючись, довгий час зберігають білий колір. Жіноча квітка сидяча (не має квітконіжки). У природних умовах життєздатність маточок жіночої квітки конопель зберігається протягом 10–40 діб.

³² Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Систематика, ботанічна характеристика і статевий поліморфізм конопель. *Коноплярство: наукові здобутки і перспективи*: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

Динаміка цвітіння жіночих квіток у суцвітті матірки дводомних конопель проходить аналогічно тому, як це спостерігається у плосконі³³.

У онтогенезі однодомних рослин спостерігається чітка закономірність щодо розміщення квіток протилежної статі в суцвітті. Спочатку формуються чоловічі квітки в пазухах бокових гілок головної осі суцвіття і на бокових гілках, а потім формуються жіночі квітки. Чим довша зона чоловічих квіток, тим коротша зона жіночих квіток, аж до відсутності їх³⁴.

Суцвіття рослин конопель за характером галуження належать до моноподіального типу, а за характером розташування генеративних органів на квіткових пагонах суцвіття матірки дводомних конопель є складним колосом, суцвіття плосконі дводомних конопель – волоттю. Статеві типи однодомних конопель характеризуються поліморфізмом будови елементів суцвіття. У маскулінізованій матірки суцвіття – це розріджений колос, у фемінізованій плосконі – компактна волоть. У однодомних рослин спостерігається прояв комбінованого типу суцвіття: зона з чоловічими квітками – волоть, із жіночими – складний колос. При цьому у однодомних фемінізованих рослин волоть і складний колос компактні, у маскулінізованих – розріджені. Ступінь розвитку суцвіття в довжину й ширину визначає його форму³⁵.

Плід конопель – горішок, складається з оплодня (оболонки) і зародка, який знаходиться в середині його. Оболонка, що утворюється зі стінки зав'язі, – рівна, суха, жорстка, двостулкова і ділиться на три шари: епідерма, паренхіма і палісадний шар. У паренхімі міститься хлорофіл і формуються численні спіральні судини, що утворюють добре помітні жилки на поверхні оболонки. Зародок складається з двох сім'ядолей, зачаткового стебельця і зачаткового кореня. Ендосперм у конопель слабо розвинений, основні поживні речовини сконцентровані в сім'ядолях та інших тканинах зародка. Плід конопель має округло-яйцеподібну форму, злегка стиснуту з боків, або близьку до округлої. Агрономічний термін «насінина» у конопель співпадає з ботанічним поняттям «плід», що характерно для багатьох рослин з дрібним насінням³⁶.

³³ Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Систематика, ботанічна характеристика і статевий поліморфізм конопель. *Коноплярство: наукові здобутки і перспективи*: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

³⁴ Там само.

³⁵ Там само.

³⁶ Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Систематика, ботанічна характеристика і статевий поліморфізм конопель. *Коноплярство: наукові здобутки і перспективи*: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

Для конопель характерною особливістю є статевий поліморфізм, тобто сукупність рослин, які відрізняються між собою за комплексом первинних (генеративних органів) і вторинних (габітусу суцвіття) статевих ознак. Дане біологічне явище викликає особливий науковий і практичний інтерес для генетики і селекції³⁷.

У природних умовах коноплі є генетично стійкою дводомною формою з чітко вираженим статевим диморфізмом рослин: матірка (жіночі рослини) формує компактне суцвіття й жіночі квітки, а плоскінь (чоловічі рослини) формує розріджене суцвіття й чоловічі квітки.

Ці статеві типи відрізняються також за багатьма іншими ознаками, у тому числі й за тривалістю періоду вегетації. Плоскінь досягає на 30–40 днів раніше, ніж матірка. Неодночасність досягання плосконі й матірки дводомних конопель є адаптацією до умов існування. Плоскінь, виконавши свою функцію запильника, відмирає, тоді як матірка продовжує вегетацію, що пов'язано з розвитком і досяганням насіння. Цьому сприяє розрідження посіву, поліпшення умов живлення та освітлення рослин матірки внаслідок випадання плосконі. У практичному аспекті неодноразово досягання чоловічих і жіночих рослин конопель створює значні труднощі щодо збирання врожаю. Плоскінь, котра дозріває раніше, необхідно вибирати з посіву вручну. Незібрані чоловічі рослини до фази стиглості матірки поступово відмирають, при цьому втрачається значна частина волоконпродукції. Крім того, ускладнюється процес механізованого збирання конопель на насіння через численні намотування на робочі органи комбайна. Двodomні коноплі можна збирати без затрат ручної праці на вибирання плосконі лише при вирощуванні їх на волокно (зеленець) до фази технічної стиглості.

З огляду на вищезазначене проблема одночасності досягання рослин конопель стала однією з центральних у коноплярстві. Було проведено багато досліджень у напрямку пошуку зразків з меншим розривом між строками досягання плосконі й матірки та нижчим вмістом плосконі в популяції, щоб зменшити затрати ручної праці на її вибірку з посіву. Проте позитивних результатів не отримано.

На основі добору однодомних рослин, що спонтанно вищеплюються у популяції дводомних конопель експериментально виведена однодомна форма конопель. Як виявилось, рослини однодомних конопель дуже неоднорідні за ознаками статі. Якщо популяція дводомної форми складається лише з двох статевих типів, то у однодомної форми їх багато. Отже, для даного роду загальною властивістю є високий ступінь поліморфізму рослин за ознаками статі. Причому значні відмінності рослин відмічаються як за первинними, так і за

³⁷ Там само.

вторинними статевими ознаками. У зв'язку з цим виникає необхідність у систематизації рослин конопель за статевими типами (табл. 1)³⁸.

У основу класифікації покладено поділ рослин конопель за габітусом і співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у ньому. Фемінізована група – рослини з компактним типом суцвіття, як у матірки, а маскулінізована група – рослини з розрідженим типом суцвіття, як у плосконі. Зменшення кількості чоловічих квіток у суцвітті до відсутності їх дає матірку однодомних конопель і маскулінізовану матірку, тоді як зменшення чисельності жіночих квіток до відсутності дає фемінізовану плоскінь і плоскінь однодомних конопель.

Ще на самому початку селекції однодомних конопель було помічено, що маскулінізовані статеві типи непридатні для практичного використання, оскільки у них спостерігається сильне осипання насіння. У даній класифікації маскулінізовані статеві типи наводяться задля більш повного уявлення про поліморфізм статі конопель, вони мають важливе значення насамперед для теоретичних досліджень. Практичне визнання одержали фемінізовані статеві типи. На їх базі проводиться селекція сортів однодомних конопель. А маскулінізовані статеві типи являють лише небажану незначну домішку в посіві однодомних фемінізованих конопель і підлягають бракуванню.

Коноплі пройшли такий філогенетичний шлях розвитку статі: гермафродитні рослини → однодомні рослини → дводомні рослини. Цю концепцію підтверджують: 1) відсутність потенційно двостатевих жіночих і чоловічих квіток у дводомних конопель; 2) відсутність нормально розвинених гермафродитних квіток; 3) генетично обумовлений ряд статевих типів, який показує поступовий перехід однодомних рослин до дводомних; 4) наявність вищого ступеня життєздатності матірки й плосконі порівняно з однодомними рослинами; 5) відсутність самостерильності у однодомних рослин конопель як перехреснозапильної культури, тобто вироблення екзогенного типу онтогенезу за ознакою статі; 6) наявність реліктових нектарників у квітках конопель як анемофілів і специфічних запахів; 7) легкість трансформації однодомних конопель у дводомні при вільному перезапиленні і поступове збільшення кількості плосконі однодомних конопель при репродукуванні сортів без браковок за статтю^{39,40}.

³⁸ Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Систематика, ботанічна характеристика і статевий поліморфізм конопель. *Коноплярство: наукові здобутки і перспективи*: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

³⁹ Міщенко С. В. Генетичні детермінанти появи плосконі у статевій структурі популяції однодомних конопель та основні шляхи її подолання. *Луб'яні та технічні культури*. 2017. Вип. 5 (10). С. 76–90.

⁴⁰ Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Систематика, ботанічна характеристика і статевий поліморфізм конопель. *Коноплярство: наукові здобутки і перспективи*: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

**Класифікація статевих типів дводомних і однодомних конопель
за М.Д. Мигалем**

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

За теорією генотипічного визначення статі конопель М.Д. Мигалю⁴¹ у *X*-хромосомі локалізований ген-реалізатор жіночої статі *F* і ген *i*, що контролює компактний тип суцвіття, в *Y*-хромосомі – ген-реалізатор чоловічої статі *M* і ген *I*, що контролює розріджений тип суцвіття. Гени чоловічої статі домінують по відношенню до генів жіночої статі, що й визначає теоретично очікуване співвідношення статевих типів 1:1 у відповідності з характером розходження статевих хромосом у мейозі. Крім того, у генотипі матірки і плоскіні дводомних конопель знаходиться загальний комплекс детермінантів статі – дві пари алельних факторів, локалізованих в аутосомах: *A*-фактор, що зумовлює закладку чоловічих, і *G*-фактор, що зумовлює закладку жіночих

⁴¹ Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми: СОД, Козацький вал, 2004. 248 с.

генеративних органів. При цьому $AA > Aa > aa$ і $GG > Gg > gg$. Фактори статі загального комплексу знаходяться в аутосомах і розподіляються при діленні ядра незалежно від генів статі статевих хромосом. Гени-реалізатори статі дводомних конопель самі по собі не визначають тип квітки, а пригнічують дію факторів протилежної статі загального комплексу, тобто є генами-інгібіторами. Ген F пригнічує фактор A незалежно від його валентності й стимулює реалізацію фактора G , в результаті чого рослина формує лише жіночі квітки. Ген M , навпаки, пригнічує фактор G і стимулює реалізацію фактора A , що веде до формування лише чоловічих квіток. Виникнення генеративних або соматичних мутантів однодомних конопель з матірки та плосконі пов'язане з переходом алелів i, I, F, M у новий стан i_m, I_m, F_m, M_m , характерний для однодомних конопель. При цьому гени-реалізатори статі інактивуються, у результаті чого в силу вступають фактори аутосом. Співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті залежить від валентності аутосомних факторів статі загального комплексу AG . Саме множинний алелізм генів статі статевих хромосом є причиною поліморфізму рослин однодомних конопель за первинними й вторинними ознаками статі⁴².

2. Генетична концепція стабілізації однодомності у сортів, гібридів, самозапилених ліній і синтетичних популяцій промислових конопель

Спираючись на теорію генотипічного визначення статі конопель⁴³, можна узагальнено виділити дві причини появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомної форми:

1) взаємодія алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм (внаслідок запилення однодомних рослин плоскінню з цієї ж популяції або з популяції іншого сорту як однодомної, так і дводомної форми);

2) спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі (частота яких менша у популяціях сортів, а вища – у гібридів та перших поколіннях самозапилених ліній) (рис. 1)^{44,45}.

Проведені нами багаторічні дослідження свідчать про значні межі варіювання ознаки вмісту плосконі у статевій структурі популяцій конопель, що вищепилася як внаслідок взаємодії алельних генів

⁴² Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми: СОД, Козацький вал, 2004. 248 с.

⁴³ Там само.

⁴⁴ Міщенко С. В. Генетичні детермінанти появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основні шляхи її подолання. *Луб'яни та технічні культури*. 2017. Вип. 5 (10). С. 76–90.

⁴⁵ Міщенко С. В. Селекційно-генетична концепція стабілізації однодомності у гібридів, самозапилених ліній і синтетичних популяцій конопель. *Вісник Степу*. 2018. Вип. 15. С. 78–86.

статевих хромосом материнської і батьківської форм, так і спонтанних мутацій алелів однодомності в алелі плосконі (табл. 2).

Перш за все, плоскінь однодомних конопель з'являється в процесі репродукування. Якщо виключено перезапилення з іншими сортами чи репродукціями, у розсаднику розмноження плоскінь однодомних конопель була відсутня, то спочатку в популяції сорту виникають мутантні чоловічі рослини, а потім їх кількість стрімко зростає внаслідок взаємодії вже алельних генів статевих хромосом. У проведених дослідженнях від супереліти до II репродукції сорту ЮСО 31 у статевій структурі популяції плоскінь була відсутня, а починаючи з II репродукції її кількість зростає з 0,4 до 23,1% у V репродукції, тобто поступово однодомні коноплі здійснюють реверс до дводомності. Звідси випливає необхідність своєчасного видалення чоловічих рослин у ланках первинного насінництва та скорочений цикл репродукування даної культури^{46,47}.



Рис. 1. Причини появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основні шляхи її подолання

⁴⁶ Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

⁴⁷ Міщенко С. В. Зміна статевої структури популяції та особливостей цвітіння однодомних конопель у процесі репродукування. *Луб'яни та технічні культури*. 2011. Вип. 1 (6). С. 40–49.

Таблиця 2

Граничні межі ознаки вмісту плосконі різного генетичного походження у статевій структурі популяції однодомних конопель

Варіант досліджу	Вміст плосконі, %
Вищеплення плосконі внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм	
Супереліта сорту ЮСО 31 без проведення сортопрочинок у ланках насінництва	0
I репродукція сорту ЮСО 31 без проведення сортопрочинок у ланках насінництва	0
II репродукція сорту ЮСО 31 без проведення сортопрочинок у ланках насінництва	0,4
III репродукція сорту ЮСО 31 без проведення сортопрочинок у ланках насінництва	1,6
IV репродукція сорту ЮСО 31 без проведення сортопрочинок у ланках насінництва	5,3
V репродукція сорту ЮСО 31 без проведення сортопрочинок у ланках насінництва	23,1
Гібрид F ₁ ОФМ / ПОК	37,2–39,2
Потомство однодомної форми, отримане в результаті однорічного вільного переzapилення з дводомною формою	4,9–19,5
Потомство однодомної форми, отримане в результаті дворічного вільного переzapилення з дводомною формою	16,2–4,5
Гібриди F ₁ типу однодомні / дводомні (ОФМ / П)	42,3–46,9
Вищеплення плосконі внаслідок спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі	
Гібриди F ₁ типу дводомні / однодомні (М / ОФМ)	0–3,1
Гібриди F ₁ типу однодомні / однодомні (ОФМ / ОФМ, ОФМ / СОФР, ОФМ / ОФП, ОФМ / ФП)	0,2–0,6
Сортолінійні, лінійносортові та міжлінійні гібриди F ₁ типу однодомні / однодомні (ОФМ / ОФМ)	0–0,4
Самозапилени лінії	0–2,4
Синтетичні популяції	0

Важливим для сучасної селекції є виявлення різниці між впливом на стабільність ознаки однодомності запилення однодомних статевих типів ранньостиглою і пізньостиглою плоскінню однодомних конопель, що можна встановити шляхом аналізу потомства гібридів. Поділ на різні за стиглістю чоловічі рослини чітко простежується, пізньою (чи пізньостиглою) є плоскінь, яка знаходилась у фазі кінця бутонізації чи початку цвітіння орієнтовно після 1-го серпня, в період, коли основна маса жіночих квіток у популяції завершила цвітіння, і з'явилися перші

дозрілі насінини. Облік статевих типів показує, що гібриди F₁ ОФМ / ПОК рання у середньому мають 52,7% однодомної фемінізованої матірки, 6,4% справжніх однодомних фемінізованих рослин, 1,5% однодомної фемінізованої плосконі, 0,2% фемінізованої плосконі (в окремих сімей останні два статеві типи відсутні) та 39,2% плосконі однодомних конопель (у межах сімей 32,9–42,5%). Стає очевидним, що запилення плоскінню однодомних конопель стрімко веде до масової появи чоловічих рослин і дестабілізації ознаки однодомності. Потомство, отримане в результаті схрещування ОФМ / ПОК пізня, відрізняється від попереднього варіанту тим, що плосконі однодомних конопель на 2,0% менше. Наявні 0,7% однодомних маскулінізованих рослин. Отже, ми прийшли до висновку, що пізня плоскінь в значній мірі з раною веде до дестабілізації однодомності і незначним чином до маскулінізації потомства, що також є небажаним^{48,49, 50}.

Чоловічі квітки плосконі однодомних конопель починають цвісти раніше чоловічих квіток інших статевих типів. Поява даного статевого типу у фазі бутонізації – початку цвітіння спостерігається приблизно до середини чи трохи більше періоду цвітіння квіток рослин популяції. Квітуча плоскінь однодомних конопель наявна практично протягом основного періоду цвітіння однодомної фемінізованої матірки. Так, у 1974 р. у популяції сорту ЮСО 1 остання рослина плосконі у фазі бутонізації відмічена в період з 21.07 по 25.07, а у 1975 р. – з 15.06 по 19.06⁵¹.

У сучасного сорту ЮСО 31 основне кількісне вищеплення плосконі однодомних конопель змістилось на кінець періоду цвітіння рослин популяції. Обстеження посівів вказаного сорту площею 3–5 га показує, що пік бутонізації чи початку цвітіння плосконі припадає на кінець липня – початок серпня, зокрема у 2006 р. в період з 17.07 до 23.07 обліковано 39,3% даного статевого типу від загальної кількості виявлених, у 2007 р. в період 30.07–05.08 виявлено 33,3% плосконі однодомних конопель від загальної кількості. За 1–5-й тиждень від початку цвітіння у 2006 р. вищепилося 27,4% від загальної кількості, за 6–10-й тиждень – 72,6%; за 1–6-й тиждень 2007 р. – 20,5%, за 7–11-й тиждень – 79,5%. Таку плоскінь однодомних конопель, чисельність якої стрибкоподібно зростає, і прийнято називати пізньостиглою (пізньою).

⁴⁸ Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

⁴⁹ Міщенко С. В. Дестабілізація однодомності конопель ранньостиглою і пізньостиглою плоскінню. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агронія і біологія»*. 2010. Вип. 10 (20). С. 137–144.

⁵⁰ Міщенко С. В. Фенотиповий прояв ознак статі однодомних конопель у гібридів різних статевих типів. *Селекція і насінництво*. 2010. Вип. 98. С. 162–171.

⁵¹ Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми: СОД, Козацький вал, 2004. 248 с.

Спостереження за динамікою фази бутонізації гібридів типу F₁ ОФМ / ПОК та ВС₁ ОФМ / ПОК // ПОК показали, що запилення ранньостиглою плоскінню дає у потомстві фактично ранньостиглу плоскінь, а запилення пізньостиглою плоскінню – як ранньостиглу, так і пізньостиглу. Пік появи рослин плосконі у гібридів ОФМ / ПОК пізня, ОФМ / ПОК пізня // ПОК пізня в основному співпадає з таким у популяції вихідного сорту. У зазначеного гібрида у 2006 р. виявлено 43,4% плосконі однодомних конопель від загальної кількості в період з 17.07 до 23.07, у 2007 р. в період 23.07–29.07 – аж 37,1%. У той же час за 1–5-й тиждень 2006 р. вищепилося 36,4% цього статевого типу від загальної кількості, за 6–10-й тиждень спостережень – решта; за 1–6-й тиждень 2007 р. – 28,2%, а за 7–11-й тиждень – переважна більшість. У гібрида, отриманого в результаті запилення ранньостиглою плоскінню, до 22.07–23.07 вся плоскінь однодомних конопель зацвітає і, відповідно, є джерелом дестабілізації ознаки однодомності.

Необхідність браковки плосконі однодомних конопель як ранньостиглої, так і пізньостиглої, є очевидною, оскільки остання не тільки в значній мірі веде до дестабілізації однодомності, але й спричинює появу ранньостиглих чоловічих рослин, що орієнтовані на запилення жіночих квіток однодомної фемінізованої матірки популяції у той час, коли недостатня кількість пилку однодомних статевих типів. Збільшити інтервал між браковками у другій половині періоду цвітіння гіпотетично можна лише з тієї позиції, що в період цвітіння пізньостиглої плосконі основна кількість жіночих квіток вже запилена, а насіння, що зав'язалося в цей час, досягає мало.

Висота рослин плосконі однодомних конопель у різні фази розвитку (бутонізація, масове цвітіння, початок дозрівання), коли проводиться видалення даного статевого типу, завжди на достовірному рівні перевищує інші статеві типи, які представлені в популяції, але розглянувши граничні (мінімальні і максимальні) висоти рослин плосконі однодомних конопель та інших статевих типів, можна констатувати, що їх граничні значення значною мірою можуть співпадати. Отже, при проведенні бракування цього статевого типу слід ретельно оглядати суцвіття усіх ярусів стеблостою, оскільки даний статевий тип може знаходитись у будь-якому з них^{52,53,54}.

Загальновідомо, що всі зразки (види) конопель вільно схрещуються між собою. Для сортів однодомних конопель властиве явище різкого збільшення статевих типів дводомних конопель (плосконі і матірки)

⁵² Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

⁵³ Міщенко С. В. Дестабілізація однодомності конопель ранньостиглою і пізньостиглою плоскінню. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія»*. 2010. Вип. 10 (20). С. 137–144.

⁵⁴ Міщенко С. В. Фенотиповий прояв ознак статі однодомних конопель у гібридах різних статевих типів. *Селекція і насінництво*. 2010. Вип. 98. С. 162–171.

внаслідок сумісного вирощування з дводомними формами (так званого чужезапилення). Стійкі до чужезапилення сорти (популяції) відсутні. Так, у дев'яти сортів вихідна популяція складалась із 100,0% статевих типів однодомних конопель, а лише після одного року сумісного посіву цей показник знизився до 77,0–93,3%. Кількість плосконі сягає значення від 4,9% (потомство сорту Золотоніські ЮСО 11) до 19,5% (Глухівські 33). Після двох років сумісного вирощування статевих типів однодомних конопель стає 30,2 (потомство сорту Глера) – 67,6% (Глухівські 46). Вміст плосконі коливається від 16,2% (потомство сорту Золотоніські ЮСО 11) до 40,5% (Глера). Перезапилення (схрещування) однодомних конопель із дводомними має дуже негативні наслідки для ознаки однодомності.

Різні сорти однодомних конопель не в однаковій мірі піддаються чуже запиленню, що обумовлено наступними причинами: динамікою цвітіння (як різною кількістю рослин зі зближеними строками зацвітання квіток обох статей, так і строками зацвітання одного сорту відносно іншого); особливостями генотипу сорту (зокрема рівнем гетерозиготності рослин за ознаками жіночої, чоловічої та однодомної статі, різним ступенем активності генів-мутаторів алелів однодомності в плоскінь тощо); різною здатністю (вибірковістю) рослин того чи іншого сорту однодомних конопель запилюватись чужерідним пилком дводомних конопель, який є більш конкурентоздатним^{55,56}.

За умови примусового запилення однодомної фемінізованої матіррки плоскінню дводомних конопель (гібриди F₁ ОФМ / П) потомство у середньому складається з 43,4% матіррки, 11,7% однодомної фемінізованої матіррки і 44,9% плосконі. У проаналізованих сімей ці показники коливаються в межах 31,4–50,0%, 3,1–24,3%, 42,3–46,9% відповідно^{57,58}. Пояснимо такі результати з позиції теорії генотипічного визначення статі. У потомстві вищевказаного гібрида теоретично співвідношення плоскінь : матіррка + однодомні рослини повинно знаходитися в межах 1 : 1. Це положення трактується сполученням таких генетичних факторів: у ході мейозу плоскінь утворює приблизно однакову кількість гамет із задатками чоловічої статі Y-хромосоми (IM)

⁵⁵ Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

⁵⁶ Міщенко С. В., Вировець В. Г. Оцінка перспективних сортів однодомних конопель (*Cannabis sativa* L.) за стійкістю до чуже запилення. *Генетичні ресурси рослин*. 2009. № 7. С. 157–163.

⁵⁷ Міщенко С. В. Успадкування ознак статі гібридами дводомних і однодомних конопель. *Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН»*. 2007. Вип. 3–4. С. 138–145.

⁵⁸ Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

і гамет із задатками жіночої статі X-хромосоми (iF), однодомні рослини дають гамети у вигляді серії множинних алелів X_m -хромосоми (від $i_m^1 F_m^1$ до $i_m^n F_m^n$), котрі контролюють ознаку однодомності. Гамети з IM -генами плосконі при сполученні з будь-якими алелями однодомності дають плоскінь, а сполучення гамет iF плосконі з алелями однодомності нічим не відрізняється від комбінації прямого схрещування дводомні коноплі / однодомні, тобто проявляється невизначене співвідношення матірки та однодомних статевих типів як наслідок проміжного успадкування вихідних ознак. Даний варіант сполучення генетичних факторів також вищеплює незначну кількість мутантної плосконі. Схема розщеплення: $i_m i_m F_m F_m / iIFM \rightarrow 1 i_m FF_m : 1 i_m IF_m M$.

Зауважимо, що у вищеписаних випадках (дослідах) не абсолютно вся плоскінь, що виникає внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом, досить мізерна частина з'являється і мутантної плосконі, якою ми можемо знехтувати.

Основними заходами (селекційно-насінницькими прийомами) подолання появи плосконі, що виникає внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, як свідчить аналіз наукових джерел та практичний досвід, є:

– надійна просторова ізоляція, що унеможливорює перезапилення з іншими популяціями конопель, а саме – 2–5 км до сортів дводомної форми і 2–3 км до сортів однодомної форми і нижчих репродукцій того ж сорту^{59,60,61};

– своєчасне видалення чоловічих рослин до цвітіння у селекційному матеріалі та ланках первинного насінництва^{62,63,64}.

Плоскінь мутантного походження може виникнути у популяції будь-якого сорту з різною частотою і часом появи, але найчастіше вона з'являється при гібридизації як дводомних форм з однодомними, так і однодомних з однодомними. Гібриди $F_1 M / OFM$ розщеплюються на

⁵⁹ Вировець В. Г., Лайко І. М., Ситник В. П. та ін. До вирішення проблеми стабілізації ознаки однодомності у сучасних сортів конопель. *Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель*. 2004. Вип. 3. С. 19–34.

⁶⁰ Ситник В. П., Вировець В. Г., Щербань І. І. та ін. Прийоми стабілізації ознаки однодомності в процесі первинного насінництва сортів однодомних конопель. *Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель*. 2004. Вип. 3. С. 3–9.

⁶¹ Лайко І. М., Вировець В. Г., Щербань І. І. та ін. Селекційні гарантії стійкості ознаки однодомності популяцій сортів однодомних конопель. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2009. Вип. 5. С. 8–11.

⁶² Там само.

⁶³ Вировець В. Г., Лайко І. М., Ситник В. П. та ін. Стабілізація популяцій однодомних конопель за статевим складом у процесі інтенсивної селекційно-насінницької роботи. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2007. Спец. вип. С. 48–59.

⁶⁴ Ситник В. П., Вировець В. Г., Щербань І. І. Сучасні сорти конопель. *Насінництво*. 2006. № 11. С. 9–11.

матірку, плоскінь і однодомну фемінізовану матірку. Плосконі у середньому виявлено від 0,2 до 3,1%. Часто в межах варіанту вона присутня лише в окремих сім'ях і представлена 1–2 рослинами. У цілому ж, співвідношення статевих типів зміщується у бік жіночої статі^{65,66,67}. За теорією генотипічного визначення статі М.Д. Мигалья матірка дводомних конопель за генами статевих хромосом дає однотипні гамети iF , тоді як однодомні рослини – різнотипні гамети з множинними алелями від $i_m^1 F_m^1$ до $i_m^n F_m^n$. У обох вихідних форм гамети несуть аутосомні фактори статі AG різної валентності. Спостерігається неповне (проміжне) успадкування вихідних ознак з помітним переважанням ознаки жіночої статі. У окремих сімей чисельність їх сягає 100%. Співвідношення матірки та однодомних рослин різне, залежить від комбінації сполучення генів статі статевих хромосом та аутосомних факторів материнської й батьківської форм і точно прогнозувати співвідношення жіночих і однодомних рослин у межах сімей неможливо. Також на низький рівень успадкування ознаки однодомності порівняно з ознаками жіночої статі вказує те, що в потомстві гібриду не тільки мало однодомних рослин, але в їх суцвіттях чоловічих квіток формується мізерна кількість, порівняно з батьківською формою. Схема розщеплення: $iiFF / i_m i_m F_m F_m = 100\% iiFF F_m$. Поява плосконі – це результат спонтанної мутації алелів однодомних конопель у домінантному напрямку при гібридизації. У генотипі матірки є гени-мутатори неоднакового ступеня активності, у результаті чого в кожній окремо взятій вихідній рослині матірки при заплідненні створюється різне генотипове середовище, котре й визначає показник частоти мутації алелів однодомності й відповідно до цього кількість плосконі в потомстві. Мутантна і немутантна плоскінь в однаковій мірі дестабілізують ознаку однодомності, проте в цілому для селекції більш негативною є мутантна плоскінь. Якщо немутантна плоскінь після її своєчасної браковки більше не проявляється в потомстві, то мутантна постійно вищеплюється в посіві, не дивлячись на систематичне проведення сортопрочинок.

Також плоскінь однодомних конопель мутантного походження вищеплюється у гібридів, отриманих, навіть, від схрещування однодомної фемінізованої матірки зі статевими типами фемінізованого ряду, хоча і у

⁶⁵ Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

⁶⁶ Міщенко С. В., Вировець В. Г. Плоскінь мутантного походження у гібридів дводомних і однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2009. Вип. 97. С. 128–136.

⁶⁷ Міщенко С. В. Гібриди дводомних і однодомних конопель з неактивним геном-мутатором алелів однодомності. *Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН»*. 2009. Вип. 1–2. С. 206–209.

різній кількості (0,2–0,6%). Стійких за ознакою однодомності статевих типів не виявлено, бо джерелом плосконі однодомних конопель можуть бути усі статеві типи, які мають різний ступінь гетерозиготності за ознаками жіночої, чоловічої та однодомної статі. Для створення вихідного матеріалу методом гібридизації однодомних конопель, у статевому складі якого переважала б однодомна фемінізована матірка, а кількість плосконі однодомних конопель була б мінімальною, доцільно проводити схрещування за схемами: ОФМ / ОФМ, ОФМ / СОФР, ОФМ / ОФМ // ОФМ і ОФМ / СОФР // СОФР^{68,69,70}. За умови схрещування ОФМ / ОФМ і добору на зниження частоти появи мутантної плосконі (аналізу родоводів сімей і ліній) у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів нами отримано досить високий рівень стабільності однодомності. Чоловічі рослини виявлено лише в окремих сім'ях у середньому в межах 0–0,4%⁷¹.

Плоскіль мутантного походження з'являється і у самозапилених ліній. У I₁ окремих сортів у середньому обліковано від 0 до 2,4% плосконі однодомних конопель, кількість якої поступово зменшується в процесі самозаплення рослин. У I₄ зазначеного статевого типу не виявлено. У межах окремих ліній вміст плосконі однодомних конопель може сягати порівняно високих значень (близько 15%)^{72,73}. Якщо генотип однодомної фемінізованої матірки за факторами аутосом *AaGG*, алелі генів статі статевих хромосом з низькими ступенями (*i_mI_mF_mM_m*), маємо отримати у I₁ такий розподіл генотипів: 1 *AaGG* (що характерно для справжніх однодомних фемінізованих рослин) : 2 *AaGG* (що характерно для однодомної фемінізованої матірки) : 1 *aaGG* (що характерно для матірки однодомних конопель). Однак, у I₁ ОФМ спостерігається зміщення ознак статі у бік жіночої. Останнє, очевидно, пов'язане з високим рівнем домінантності генів-реалізаторів жіночої статі з серії множинних алелів, порівняно високою валентністю фактору *G* чи внаслідок кумулятивної (сумісної) дії вказаних генетичних і

⁶⁸ Міщенко С. В., Вировець В. Г. Особливості успадкування ознак статі однодомних конопель у потомстві гібридів. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УАН*. Глухів, 2007. Вип. 4. С. 103–110.

⁶⁹ Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

⁷⁰ Міщенко С. В. Фенотиповий прояв ознак статі однодомних конопель у гібридів різних статевих типів. *Селекція і насінництво*. 2010. Вип. 98. С. 162–171.

⁷¹ Міщенко С. В. Особливості успадкування ознак статі у сортолінійних, лінійносортових та міжлінійних гібридів однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2015. Вип. 108. С. 122–130.

⁷² Міщенко С. В., Лайко І. М. Успадкування ознак статі в першому поколінні самозапилених рослин середньоросійського і південного сортів однодомних конопель. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія»*. 2011. Вип. 4 (21). С. 161–163.

⁷³ Міщенко С. В. Успадкування ознак статі у самозапилених ліній однодомних конопель та її еволюційні аспекти. *Селекція і насінництво*. 2013. Вип. 103. С. 143–152.

аутосомних факторів. На користь цього припущення спостерігається менша кількість справжніх однодомних фемінізованих рослин, порівняно з матіркою однодомних конопель.

Досить стабільними за ознакою однодомності виявились синтетичні популяції, створені шляхом об'єднання гомозиготних за селекційними ознаками самозапилених ліній I₄–I₆ для випадкового схрещування між собою^{74,75,76}. Плоскінь однодомних конопель була відсутня у *syn-1* і *syn-2* різних синтетичних популяцій, звичайно в межах досліджуваних вибірок.

Дуже позитивним є те, що досліджуваний селекційний матеріал характеризується високим вмістом основного статевого типу однодомної фемінізованої матірки, порівняно з вихідними формами (сортами). Його кількість становила від 85,9 (*syn-1* ZOL15) до 97,7% (*syn-1* HL), що суттєво перевищує аналогічний показник у вихідних форм (64,9–87,5%). Вміст справжніх однодомних фемінізованих рослин у *syn-1* не перевищує 10%, коливаючись в межах від 1,8 (*syn-1* HL58) до 9,9% (*syn-1* ZOL15). У вихідних форм граничні межі варіювання цієї ознаки суттєво вищі, а саме – від 10,4 до 24,2%. Такі небажані статеві типи, як однодомна фемінізована плоскінь і фемінізована плоскінь, за невеликим винятком були відсутні у статевій структурі синтетичних популяцій першого покоління.

У *syn-2* основні риси статевої структури зберігаються. У деяких випадках спостерігається тенденція до її поліпшення, бо відбувається зміщення статевих типів потомства у бік однодомної фемінізованої матірки, вміст якої становив від 92,5 (*syn-2* ZOL15) до абсолютних 100,0% (*syn-2* HL). Справжніх однодомних фемінізованих рослин виявлено від 0 (*syn-2* HL) до 6,3% (*syn-2* ZOL15), однодомної фемінізованої плоскінь обліковано від 0 (*syn-2* HL) до 1,3% (*syn-2* HL58), фемінізована плоскінь була відсутня.

Дослідження статевого складу синтетичних популяцій та їх вихідних форм (сортів) за умови на порядок більшої вибірки у розсаднику по типу міні-сортівипробування також показали високий вміст однодомної фемінізованої матірки, що свідчить про однорідність стеблостою за статевим складом. Зазначеного статевого типу обліковано 97,6 у *syn-1* HL58 і 93,7% у *syn-1* HL, разом з тим зовсім виявлено фемінізованої плоскінь, однодомних маскулінізованих рослин і плоскінь однодомних

⁷⁴ Міщенко С. В. Генетичні детермінанти появи плоскінь у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основні шляхи її подолання. *Луб'яні та технічні культури*. 2017. Вип. 5 (10). С. 76–90.

⁷⁵ Міщенко С. В. Селекційно-генетична концепція стабілізації однодомності у гібридів, самозапилених ліній і синтетичних популяцій конопель. *Вісник Степу*. 2018. Вип. 15. С. 78–86.

⁷⁶ 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.

конопель. Вміст справжніх однодомних фемінізованих рослин і однодомної фемінізованої плоскої незначний – 2,1 і 4,5, 0,3 і 0,8% відповідно.

Не виключено, що плоскої мутантного походження з'явиться і у синтетичних популяціях однодомних конопель, створених на основі самоzapилених ліній з відсутністю чоловічих рослин у ряді послідовних генерацій, але проведені дослідження на конкретному селекційному матеріалі вказують на можливість і перспективність використання синтетичних популяцій (сортів) конопель як джерела стабільної однодомності.

Основними заходами (селекційно-насіницькими прийомами) подолання появи мутантних чоловічих рослин, як свідчить аналіз наукових джерел і практичний досвід, є добір на зниження частоти мутації алелів однодомності в алелі плоскої^{77,78}, який включає:

- попередню оцінку генотипів за вмістом плоскої^{79,80,81,82};
- повне видалення сімей на селекційних розсадниках, якщо вони містять плоскої мутантного походження (якщо плоскої має не мутантну природу, то видаляти всю сім'ю немає сенсу);
- спеціальний добір вихідних форм для гібридизації, створення синтетичних популяцій, самоzapилення на основі вивчення родоводу, пілотних схрещувань і аналізу відповідно F_1 , I_1 , $syn-1$.

Також була висунута гіпотеза про те, що пізня (пізньостигла) плоскої у меншій мірі дестабілізує ознаку однодомності, вона потенційно є однодомним маскулінізованим статевим типом, який не встигає проявити ознаку однодомності. При цьому пізньою (чи пізньостиглою) буде вважати плоскої, яка знаходилась у фазі кінця бутонізації чи початку цвітіння орієнтовно після 1-го серпня, в період, коли основна маса жіночих квіток у популяції завершила цвітіння, і з'явилися перші дозрілі насінини.

⁷⁷ Мигаль М. Д. Цитогенетичний аналіз реципрокних гібридів конопель за ознаками статі. *Селекція, технологія виробництва та первинної переробки льону і конопель*. Глухів, 2000. С. 64–72.

⁷⁸ Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми: СОД, Козацький вал, 2004. 248 с.

⁷⁹ Ситник В. П., Вировець В. Г., Щербань І. І. та ін. Прийоми стабілізації ознаки однодомності в процесі первинного насінництва сортів однодомних конопель. *Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель*. 2004. Вип. 3. С. 3–9.

⁸⁰ Вировець В. Г., Лайко І. М., Ситник В. П. та ін. Стабілізація популяцій однодомних конопель за статевим складом у процесі інтенсивної селекційно-насіницької роботи. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2007. Спец. вип. С. 48–59.

⁸¹ Ситник В. П., Вировець В. Г., Щербань І. І. Сучасні сорти конопель. *Насінництво*. 2006. № 11. С. 9–11.

⁸² Ситник В. П. Про сортову типовість однодомних конопель. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2009. Вип. 5. С. 12–21.

Гібридологічний аналіз показує, що гібриди F₁ ОФМ / ПОК рання у середньому мають 39,2% плосконі однодомних конопель (у межах сімей 32,9–42,5%). Стає очевидним, що запилення плоскістю однодомних конопель стрімко веде до масової появи чоловічих рослин і дестабілізації ознаки однодомності у всіх проаналізованих сімей (табл. 3)^{83,84}.

Потомство, отримане в результаті схрещування ОФМ / ПОК пізня, відрізняється від попереднього варіанту тим, що плосконі однодомних конопель на 2,0% менше. Наявні 0,7% однодомних маскулінізованих рослин. Отже, ми прийшли до висновку, що пізня плоскінь в значній мірі з ранньою веде до дестабілізації однодомності і незначним чином до маскулінізації потомства. Останнє також є небажаним. Дослідження показують, що статева структура розглянутих гібридів F₁, в загальних рисах, зберігається у гібридів F₂, ВС₁ і ВС₂.

Таблиця 3

Співвідношення статевих типів гібридів ОФМ / ПОК

Батьківські форми та гібриди	ОФ М	СОФ Р	ОФ П	ФП	ОМ Р	ПО К
Р Однодомні 9ЧС	73,1	15,1	11,8	0	0	0
Р ЮСО-31	79,7	14,7	5,5	0,1	0	0
F ₁ ОФМ / ПОК рання	52,7	6,4	1,5	0,2	0	39,2
F ₁ ОФМ / ПОК пізня	50,3	8,3	3,5	0	0,7	37,2
ВС ₁ ОФМ / ПОК // ПОК рання	51,4	6,5	3,8	0	0	38,3
ВС ₁ ОФМ / ПОК // ПОК пізня	51,8	9,0	6,3	0	0,3	32,6
F ₂ ОФМ / ПОК рання	51,6	8,3	2,0	1,1	0	37,0
F ₂ ОФМ / ПОК пізня	50,1	9,4	4,8	0,1	0,9	34,7
ВС ₂ ОФМ / ПОК // ПОК /// ПОК рання	50,1	8,5	4,5	0,1	0	36,8
ВС ₂ ОФМ / ПОК // ПОК /// ПОК пізня	49,9	10,0	8,4	0,2	0,5	31,0

Загальноприйнятим було вважати, що чоловічі квітки плосконі однодомних конопель починають цвісти раніше чоловічих квіток інших статевих типів. Поява даного статевого типу у фазі бутонізації – початку цвітіння спостерігається приблизно до середини чи трохи більше

⁸³ 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.

⁸⁴ Міщенко С. В. Генетичні детермінанти появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основні шляхи її подолання. *Луб'яні та технічні культури*. 2017. Вип. 5 (10). С. 76–90.

періоду цвітіння квіток рослин популяції. Квітуха плоскінь однодомних конопель наявна практично протягом основного періоду цвітіння однодомної фемінізованої матірки. Виявлено, що у сучасного сорту ЮСО-31 основне кількісне вищеплення плосконі однодомних конопель змістилось на кінець періоду цвітіння рослин популяції (рис. 2)^{85,86}.

Обстеження посівів вказаного сорту (площею 3–5 га) показує, що пік бутонізації чи початку цвітіння плосконі припадає на кінець липня – початок серпня. Так, у 2006 р. в період з 17.07 до 23.07 обліковано 39,3% даного статевого типу від загальної кількості виявлених. У 2007 р. в період 30.07–05.08 виявлено 33,3% плосконі однодомних конопель від загальної кількості. За 1–5-й тиждень від початку цвітіння у 2006 р. вищепилося 27,4% від загальної кількості, за 6–10-й тиждень – 72,6%; за 1–6-й тиждень 2007 р. – 20,5%, за 7–11-й тиждень – 79,5%. Таку плоскінь однодомних конопель, чисельність якої стрибкоподібно зростає, і прийнято називати пізньостиглою (пізньою), тому ми і брали пилок для запилення з плосконі, що з’являлася орієнтовно після 1-го серпня. Спостереження за динамікою фази бутонізації гібридів типу F₁ ОФМ / ПОК та ВС₁ ОФМ / ПОК // ПОК показали, що запилення ранньостиглою плоскінно дає у потомстві фактично ранньостиглу плоскінь, а запилення пізньостиглою плоскінно – як ранньостиглу, так і пізньостиглу. Пік появи рослин плосконі у гібридів ОФМ / ПОК пізня, ОФМ / ПОК пізня // ПОК пізня в основному співпадає з таким у популяції сорту ЮСО-31. Так, у цього гібрида у 2006 р. виявлено 43,4% плосконі однодомних конопель від загальної кількості в період з 17.07 до 23.07. У 2007 р. в період 23.07–29.07 – аж 37,1%. У той же час за 1–5-й тиждень 2006 р. вищепилося 36,4% цього статевого типу від загальної кількості, за 6–10-й тиждень спостережень – рещта; за 1–6-й тиждень 2007 р. – 28,2%, а за 7–11-й тиждень – переважна більшість. У гібрида, отриманого від запилення ранньостиглою плоскінно, до 22.07–23.07 вся плоскінь однодомних конопель зацвітає і, отже, є джерелом дестабілізації однодомності.

⁸⁵ 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.

⁸⁶ Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Проблемні питання статі й продуктивності конопель. *Вісник Степу*. 2020. Вип. 17. С. 81–89.

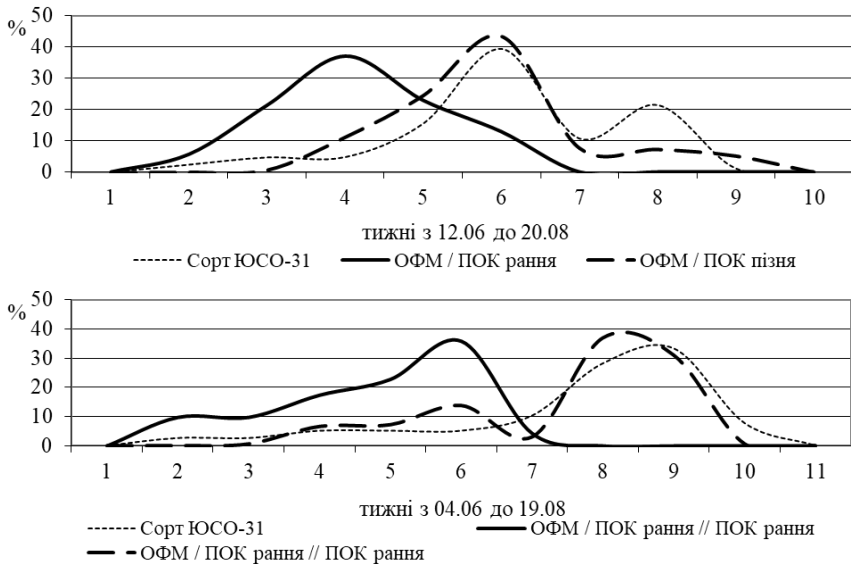


Рис. 2. Динаміка вищеплення ПОК у популяції сорту ЮСО-31, гібридів F_1 ОФМ / ПОК (2006 р.) і BC_1 ОФМ / ПОК // ПОК

Звідси випливає необхідність видалення плосконі однодомних конопель як ранньостиглої, так і пізньостиглої, оскільки остання не тільки в значній мірі веде до дестабілізації однодомності, але й спричинює появу ранньостиглих чоловічих рослин, що орієнтовані на запилення жіночих квіток однодомної фемінізованої матірки популяції у той час, коли недостатня кількість пилку однодомних статевих типів. Збільшити інтервал між браковками у другій половині періоду цвітіння гіпотетично можна лише з тієї позиції, що в період цвітіння пізньостиглої плосконі основна кількість жіночих квіток вже запилена, а насіння, що зав'язалося в цей час, досягає мало⁸⁷.

ВИСНОВКИ

Однодомним коноплям властивий статевий поліморфізм, який детермінується факторами статевих хромосом і аутосом.

Генетична концепція стабілізації однодомності у різних сортів, гібридів, самозапилених ліній і синтетичних популяцій конопель зводиться до наступного. Поява плосконі у статевій структурі є

⁸⁷ 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.

генетично детермінованою. Спираючись на теорію генотипічного визначення статі конопель М.Д. Мигала, можна виділити дві причини появи плосконі у статевій структурі популяції однодомної форми: 1) взаємодія алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм; 2) спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі.

Основними селекційно-генетичними заходами прийомами подолання появи плосконі, яка виникла внаслідок взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, є надійна просторова ізоляція, що унеможливує перезапилення з іншими популяціями конопель, та своєчасне видалення чоловічих рослин (як ранньостиглих, так і пізньостиглих) до цвітіння у селекційному матеріалі та ланках первинного насінництва, а основними прийомами подолання появи мутантних чоловічих рослин є добір на зниження частоти мутації алелів однодомності в алелі плосконі, повне видалення сімей на селекційних розсадниках, якщо вони містять плоскінь мутантного походження, спеціальний добір оптимальних форм для схрещування.

Досить стабільними за ознакою однодомності виявились синтетичні популяції, створені шляхом об'єднання гомозиготних за селекційними ознаками самозапилених ліній I₄–I₆ для випадкового схрещування між собою. Плоскінь однодомних конопель в межах досліджуваних вибірок була відсутня у *syn-1* і *syn-2* різних варіантів. Проведені дослідження на конкретному селекційному матеріалі вказують на і перспективність використання синтетичних популяцій (сортів) конопель як джерела стабільної однодомності.

АНОТАЦІЯ

У розділі монографії подано особливості будови генеративних органів *Cannabis sativa* L. Значна увага приділена статевому поліморфізму однодомних конопель, який детермінується факторами статевих хромосом і аутосом. Описано генетичну концепцію стабілізації однодомності у різних сортів, гібридів, самозапилених ліній і синтетичних популяцій конопель. Спираючись на теорію генотипічного визначення статі конопель, виділено дві причини появи плосконі у статевій структурі популяції однодомної форми: взаємодія алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм; спонтанні мутації алелів однодомності в алелі плосконі. Для попередження появи плосконі однодомних конопель розроблено низку селекційно-генетичних заходів. Доведено ефективність створення стабільних за ознакою статі синтетичних популяцій промислових конопель.

Література

1. Коноплярство: наукові здобутки і перспективи: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.
2. 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
3. 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
4. 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
5. Наукове забезпечення розвитку коноплярства у XXI столітті: колективна монографія / за ред. С. В. Міщенка, Ю. В. Мохера. Суми: ФОП Цьома С. П., 2024. 210 с. DOI: 10.48096/monograph.2024
6. Мигаль М. Д., Міщенко С. В., Лайко І. М. Індухт 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. Лайко І. М., Міщенко С. В. Селекційні особливості прояву ознак волокнистості конопель. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2024. Т. 35. С. 29–34. DOI: 10.7124/FEEO.v34.1654
9. Лайко І. М., Вировець В. Г., Кириченко Г. І., Міщенко С. В., Кмець І. Л. Нове в прийомах розширення генетичного потенціалу конопель енергетичного напрямку використання. Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків. 2013. Вип. 19. С. 79–82.
10. 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
11. 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/agrar.innov.2022.11.1

12. 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.

13. 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

14. Laiko I. M., Kobyzeva 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

15. Міщенко С. В. Вміст канабіноїдів у сортолінійних, лінійносортних і міжлінійних гібридів конопель F₁–F₃ та методичні аспекти їх створення. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2016. Вип. 21. С. 186–194.

16. 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

17. 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

18. 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

19. 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/FEEEO.v33.1563

20. Міщенко С. В., Лайко І. М. Вплив гаметоцидів на формування чоловічої стерильності та селекційних ознак однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2017. Вип. 111. С. 88–97. DOI: 10.30835/2413-7510.2017.104890

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

22. 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

23. 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

24. 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.

25. 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.

26. 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

27. Міщенко С. В. Модифікація живильного середовища для культивування непсихотропних 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

28. Міщенко С. В. Генетичні, селекційні та біотехнологічні аспекти толерантності промислових конопель до абіотичних стресів. *Biological Sciences and Education in the Context of European Integration: Scientific monograph*. Riga: Baltija Publishing, 2024. P. 133–165. DOI: 10.30525/978-9934-26-443-6-7

29. 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

30. Міщенко С. В., Лайко І. М. Успадкування ознаки вмісту канабіноїдних сполук гібридами промислових конопель та теорія її генетичної детермінації. *Achievements of Ukraine and the EU in Ecology, Biology, Chemistry, Geography and Agricultural Sciences: Collective monograph / Eds.: K. Kowalczyk, R. A. Vozhehova, S. V. Kokovikhin*. Riga: Baltija Publishing, 2021. Vol. 2. P. 410–427. DOI: 10.30525/978-9934-26-086-5-32

31. 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

32. Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Систематика, ботанічна характеристика і статевий поліморфізм конопель. *Коноплярство*:

наукові здобутки і перспективи: монографія / за ред. І. О. Маринченка, Guo Chunjing. Суми: ФОП Щербина І. В., 2018. С. 14–34.

33. Міщенко С. В. Генетичні детермінанти появи плосконі у статевій структурі популяцій однодомних конопель та основні шляхи її подолання. *Луб'яні та технічні культури*. 2017. Вип. 5 (10). С. 76–90.

34. Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми: СОД, Козацький вал, 2004. 248 с.

35. Міщенко С. В. Селекційно-генетична концепція стабілізації однодомності у гібридів, самозапилених ліній і синтетичних популяцій конопель. *Вісник Степу*. 2018. Вип. 15. С. 78–86.

36. Міщенко С. В. Селекційно-генетичні основи стійкості ознаки однодомності сучасних сортів конопель: дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Глухів, 2008. 193 с.

37. Міщенко С. В. Зміна статевої структури популяції та особливостей цвітіння однодомних конопель у процесі репродукування. *Луб'яні та технічні культури*. 2011. Вип. 1 (6). С. 40–49.

38. Міщенко С. В. Дестабілізація однодомності конопель ранньостиглою і пізньостиглою плоскінною. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія»*. 2010. Вип. 10 (20). С. 137–144.

39. Міщенко С. В. Фенотиповий прояв ознак статі однодомних конопель у гібридів різних статевих типів. *Селекція і насінництво*. 2010. Вип. 98. С. 162–171.

40. Міщенко С. В., Вировець В. Г. Оцінка перспективних сортів однодомних конопель (*Cannabis sativa* L.) за стійкістю до чужезапилення. *Генетичні ресурси рослин*. 2009. № 7. С. 157–163.

41. Міщенко С. В. Успадкування ознак статі гібридами дводомних і однодомних конопель. *Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН»*. 2007. Вип. 3–4. С. 138–145.

42. Вировець В. Г., Лайко І. М., Ситник В. П. та ін. До вирішення проблеми стабілізації ознаки однодомності у сучасних сортів конопель. *Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель*. 2004. Вип. 3. С. 19–34.

43. Ситник В. П., Вировець В. Г., Щербань І. І. та ін. Прийоми стабілізації ознаки однодомності в процесі первинного насінництва сортів однодомних конопель. *Біологія, вирощування, збирання та первинна переробка льону і конопель*. 2004. Вип. 3. С. 3–9.

44. Лайко І. М., Вировець В. Г., Щербань І. І. та ін. Селекційні гаранті стійкості ознаки однодомності популяції сортів однодомних конопель. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2009. Вип. 5. С. 8–11.

45. Вировець В. Г., Лайко І. М., Ситник В. П. та ін. Стабілізація популяції однодомних конопель за статевим складом у процесі інтенсивної селекційно-насінницької роботи. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2007. Спец. вип. С. 48–59.

46. Ситник В. П., Вировець В. Г., Щербань І. І. Сучасні сорти конопель. *Насінництво*. 2006. № 11. С. 9–11.
47. Міщенко С. В., Вировець В. Г. Плоскінь мутантного походження у гібридів дводомних і однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2009. Вип. 97. С. 128–136.
48. Міщенко С. В. Гібриди дводомних і однодомних конопель з неактивним геном-мутатором алелів однодомності. *Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН»*. 2009. Вип. 1–2. С. 206–209.
49. Міщенко С. В., Вировець В. Г. Особливості успадкування ознак статі однодомних конопель у потомстві гібридів. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. Глухів, 2007. Вип. 4. С. 103–110.
50. Міщенко С. В. Особливості успадкування ознак статі у сортолінійних, лінійносортових та міжлінійних гібридів однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2015. Вип. 108. С. 122–130.
51. Міщенко С. В., Лайко І. М. Успадкування ознак статі в першому поколінні самозапилених рослин середньоросійського і південного сортів однодомних конопель. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агронія і біологія»*. 2011. Вип. 4 (21). С. 161–163.
52. Міщенко С. В. Успадкування ознак статі у самозапилених ліній однодомних конопель та її еволюційні аспекти. *Селекція і насінництво*. 2013. Вип. 103. С. 143–152.
53. 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.
54. Мигаль М. Д. Цитогенетичний аналіз реципрокних гібридів конопель за ознаками статі. *Селекція, технологія виробництва та первинної переробки льону і конопель*. Глухів, 2000. С. 64–72.
55. Ситник В. П. Про сортову типовість однодомних конопель. *Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН*. 2009. Вип. 5. С. 12–21.
56. Мигаль М. Д., Міщенко С. В. Проблемні питання статі й продуктивності конопель. *Вісник Степу*. 2020. Вип. 17. С. 81–89.

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