
ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ВМІСТУ КАНАБІНОЇДНИХ СПОЛУК *CANNABIS SATIVA* L.

Міщенко С. В.

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-588-4-5>

ВСТУП

Все більше уваги в аграрній економіці та переробній промисловості приділяється до відродження галузі коноплярства, оскільки коноплі посівні (*Cannabis sativa* L.), їх все частіше називають «промислові», є культурою багатопланового господарського використання^{1,2,3,4}. Перш за все, це волокниста і біоенергетична рослина, що має високу теплотворну здатність та цілком може 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 харчування, гігієнічних та косметичних засобів, ліків тощо. Останнім часом все частіше насіння конопель використовується на харчові цілі як продукт дієтичного і/або збалансованого раціону людини.

¹ 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

² 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

³ 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

⁴ 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

Перспективним є використання вторинних метаболітів у фармацевтичній та медичній галузях.

Серед сучасних напрямів наукових досліджень і практичної селекції промислових конопель можна виділити наступні: збільшення вмісту волокна в стеблах, його урожайності, якості волокнопродукції^{5,6,7,8} та біоенергетичної цінності^{9,10,11,12}, підвищення насінневої продуктивності, вмісту олії та оптимізації її жирнокислотного складу^{13,14,15,16}, зниження вмісту тетрагідроканабінолу, створення сортів з підвищеним вмістом непсихотропних канабіноїдів, що можуть використовуватися в лікувальних цілях, і одночасно з мінімальним вмістом (не вище 0,2%)

⁵ Мигаль М. Д., Лайко І. М., Міщенко С. В. Взаємозв'язок між кількісними і якісними ознаками волокна конопель. *Луб'яні та технічні культури*. 2015. Вип. 4 (9). С. 14–39.

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., Базиленко Є. О. Перспективні культури для біоенергетики України. *Аграрні інновації*. 2022. № 11. С. 5–15. DOI: 10.32848/agraar.innov.2022.11.1

¹² Кириченко Г. І., Лайко І. М., Вировець В. Г., Міщенко С. В. Результати конкурсного сортовипробування нових сортів конопель. *Луб'яні та технічні культури*. 2018. Вип. 6 (11). С. 14–20. DOI: 10.48096/btc.2018.6(11).14-20

¹³ 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.

¹⁴ Міщенко С. В., Кириченко Г. І., Лайко І. М. Новий сорт промислових конопель 'Артеміда' універсального напрямку господарського використання з підвищеним вмістом 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

¹⁵ Laiko I. M., Kobyzova 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

¹⁶ Міщенко С. В., Кириченко Г. І., Марченко Т. Ю., Кривенко А. І., Пілярська О. О. Залежність жаростійкості гібридів промислових конопель від генотипу. *Аграрні інновації*. 2024. № 23. С. 167–172. DOI: 10.32848/agraar.innov.2024.23.25

чи відсутністю тетрагідроканабінолу^{17,18,19,20}, стабілізація ознаки однодомності в низці послідовних генерацій^{21,22,23,24} та ін.

Значна увага стала приділятися впливу біологічно активних сполук на експресію біологічних і селекційних ознак конопель, розробці методів і прийомів отримання нового вихідного селекційного матеріалу, подолання абіотичних стресів тощо, використовуючи при цьому можливості культури *in vitro* для вирішення окремих селекційних завдань^{25,26,27}.

Специфіка сучасної селекції конопель полягає в тому, що постійно потрібно контролювати, окрім властивостей продуктивності, ознаку однодомності, бо популяція може реверсувати до дводомності, та ознаку вмісту канабіноїдних сполук, оскільки вміст психотропного тетрагідроканабінолу не повинен перевищувати дозволеної чинним

¹⁷ Міщенко С. В. Вміст канабіноїдів у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів конопель F₁–F₃ та методичні аспекти їх створення. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2016. Вип. 21. С. 186–194.

¹⁸ 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

¹⁹ Laiko I. M., Mishchenko S. V., Kyrychenko H. I. Variability of cannabinoid contents depending on breeding methods. *Plant Breeding and Seed Production*. 2021. Vol. 119. P. 24–33. DOI: 10.30835/2413-7510.2021.236989

²⁰ 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

²¹ 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

²² Міщенко С. В. Статеву структуру конвергентних гібридів конопель. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 93–103. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-163-1-93-103

²³ 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

²⁴ Міщенко С. В. Генетична концепція стабілізації однодомності *Cannabis sativa* L. *Scientific Aspects of Conserving and Restoring Natural Resources under the Modern Development of Society: Scientific monograph*. Riga: Baltija Publishing, 2024. P. 2–30. DOI: 10.30525/978-9934-26-511-2-1

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.) 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

законодавством норми. У зв'язку з цим постає актуальне питання встановлення особливостей генетичного контролю наявності та вмісту канабіноїдних сполук.

У даному розділі монографії узагальнено аналіз закордонних наукових літературних джерел з даної проблеми та багаторічні результати досліджень, що проведені автором з колегами в Інституті луб'яних культур НААН з промисловими коноплями, вміст тетрагідроканабінолу у яких не перевищував дозволеної чинним законодавством норми.

1. Генетична концепція детермінації ознаки вмісту канабіноїдів

Канабіноїди є специфічними речовинами конопель, що належать до класу ароматичних сполук і синтезуються та накопичуються переважно у залозистих трихомах (волосках). Канабіноїди зустрічаються не лише в клітинах видільних тканин, що свідчить про те, що гени синтезу цих сполук можуть експресуватися у всіх клітинах рослини, однак, саме залозисті трихоми спеціалізовані на синтезі високих рівнів канабіноїдів, в інших тканинах вміст цих речовин набагато менший. Канабіноїди досить токсичні для клітин конопляної рослини і врешті-решт призводять до їх апоптозу. Для уникнення пошкодження та загибелі клітин і виникла адаптація, яка полягає у тому, що канабіноїди накопичуються та зберігаються у спеціалізованих видільних тканинах. Саме залозисті трихоми є місцем останнього етапу біосинтезу даних сполук. Вважається, що канабіноїди виконують захисну роль у рослині. Найбільш поширеними сполуками є тетрагідроканабінолова кислота (ТГКК), канабідіолова кислота (КБДК) і канабігеролова кислота (КБГК), а вже біоактивні форми канабіноїдів (є нейтральними хімічними сполуками) утворюються в результаті декарбоксилування під впливом зовнішніх умов.

Останнім часом канабіноїдні сполуки класифікують за їх хімічною структурою, в основному, виділяють 11 підкласів (в межах виявлених близько 120-ти сполук), до яких належать: 1) сім типів канабігеролу (КБГ); 2) п'ять типів канабіхромену (КБХ); 3) п'ять типів канабідіолу (КБД); 4) основний психоактивний Δ^9 -ТГК (тетрагідроканабінол) у дев'яти різних формах, включаючи його прекурсор Δ^9 -ТГКК (кислотну форму), Δ^8 -ТГК, який є найбільш стійким ізомером Δ^9 -ТГК, але на 20% менш активним; 5) три типи канабіциклолу (КБЛ); 6) п'ять різних форм канабіелсоїну (КБЕ); 7) сім типів канабінолу (КБН), який є кінцевим продуктом синтезу (окиснення) Δ^9 -ТГК; 8) канабітріол (КБТ); 9)

канабидиварин (КБДВ); 10) тетрагідроканабіварин (ТГКВ); 11) різний тип^{28,29,30}.

Для встановлення генетичних механізмів контролю ознаки вмісту канабіноїдів потрібно розуміти шляхи біосинтезу даних сполук. Установлено, що попередники біосинтезу канабіноїдів утворюються двома різними біосинтетичними шляхами: 1) полікетидним, в результаті чого продукується оліветолова кислота; 2) пластидним, в результаті чого продукується геранілдіфосфат. З цих двох речовин за участю пренілтрансферази синтезується КБГК, яка є центральним попередником як мінімум восьми різних канабіноїдів^{31,32}. Також виявлено та охарактеризовано специфічні синтази, які ферментують певну канабіноїдну сполуку^{33,34}, зокрема ТГКК-синтаза перетворює КБГК в ТГКК³⁵, відповідно КБДК-синтаза – в КБДК³⁶ і КБХК-синтаза – в канабіхроменову кислоту (КБХК)³⁷.

Гени для ТГКК-синтази і КБДК-синтази вважають кодомінантними алелями в одному локусі, тобто жоден з цих генів не є рецесивним, а гетерозиготні рослини експресують обидва фенотипи. Така

²⁸ Radwan M. M., Wanas, A. S. Chandra S. et al. Natural cannabinoids of cannabis and methods of analysis // *Cannabis sativa* L. – Botany and Biotechnology / S. Chandra et al. (eds.). Cham, 2017. P. 161–182. DOI: 10.1007/978-3-319-54564-6_7

²⁹ Elsohly M. A., Slade D. Chemical constituents of marijuana: the complex mixture of natural cannabinoids. *Life Sciences*. 2005. Vol. 78, Iss. 5. P. 539–548. DOI: 10.1016/j.lfs.2005.09.011

³⁰ Leghissa A., Hildenbrand Z., Schug K.A. A review of methods for the chemical characterization of cannabis natural products. *Journal of Separation Science*. 2018. Vol. 41, Iss. 1. P. 398–415. DOI: 10.1002/jssc.201701003

³¹ Fellermeier M., Zenk M. H. Prenylation of olivetolate by a hemp transferase yields cannabigerolic acid, the precursor of tetrahydrocannabinol. *FEBS Letters*. 1998. Vol. 427, Iss. 2. P. 283–285. DOI: 10.1016/S0014-5793(98)00450-5

³² Zirpel B., Kayser O., Stehle F. Elucidation of structure-function relationship of THCA and CBDA synthase from *Cannabis sativa* L. *Journal of Biotechnology*. 2018. Vol. 284. P. 17–26. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2018.07.031

³³ Degenhardt F., Stehle F., Kayser O. The biosynthesis of cannabinoids // *Handbook of Cannabis and Related Pathologies: Biology, Pharmacology, Diagnosis, and Treatment* / V. R. Preedy (ed.). 2017. P. 13–23. DOI: 10.1016/B978-0-12-800756-3.00002-8

³⁴ Taura F., Tanaya R., Sirikantaramas S. Recent advances in cannabinoid biochemistry and biotechnology. *Science Asia*. 2019. Vol. 45. P. 399–407. DOI: 10.2306/scienceasia1513-1874.2019.45.399

³⁵ Sirikantaramas S., Taura F., Tanaka Y. et al. Tetrahydrocannabinolic acid synthase, the enzyme controlling marijuana psychoactivity, is secreted into the storage cavity of the glandular trichomes. *Plant and Cell Physiology*. 2005. Vol. 46, Iss. 9. P. 1578–1582. DOI: 10.1093/pcp/pci166

³⁶ Taura F., Sirikantaramas S., Shoyama Y. et al. Cannabidiolic-acid synthase, the chemotype-determining enzyme in the fiber-type *Cannabis sativa*. *FEBS Letters*. 2007. Vol. 581, Iss. 16. P. 2929–2934. DOI: 10.1016/j.febslet.2007.05.043

³⁷ Morimoto S., Komatsu K., Taura F. et al. Purification and characterization of cannabichromenic acid synthase from *Cannabis sativa*. *Phytochemistry*. 1998. Vol. 49, Iss. 6. P. 1525–1529. DOI: 10.1016/S0031-9422(98)00278-7

кодомінантність обумовлена двома алелями для різних ізоформ однієї і тієї ж синтази, що має різну специфічність для перетворення КБГК-попередника в КБДК чи ТГКК відповідно³⁸, разом з тим ген для КБХК-синтази знаходиться в незалежному локусі. RAPD-аналіз показав, що здатність накопичувати ТГК не є домінантною ознакою, КБД синтезується раніше, первинний синтез непсихотропного КБД пов'язаний з високою активністю КБДК-синтази³⁹. Відтак було запропоновану генетичну модель успадкування ознак вмісту канабіноїдних сполук⁴⁰, за якою один локус *B* має два кодомінантні алелі, описані як *B_D* і *B_T*, що кодують дію ферментів – КБД-синтази і/або ТГК-синтази – з різною ефективністю при перетворенні КБГ – попередника – в КБД чи ТГК відповідно, а точніше – їх кислотних форм, $\text{г}^{\text{ен}}$ *B_C* кодує дію ферментів КБХ-синтази (табл. 1)⁴¹.

Таблиця 1

Генетична модель успадкування вмісту канабіноїдних сполук

Фермент	Кодомінантний алель
КБДК-синтаза	<i>B_D</i>
ТГКК-синтаза	<i>B_T</i>
КБХК-синтаза	<i>B_C</i>
Відсутність синтаз	<i>B₀</i>

На основі цієї моделі прийнято виділяти декілька хімічних фенотипів (хемотипів) конопель на основі співвідношення певних канабіноїдів:

хемотип I – психотропні коноплі з переважанням ТГК, тобто низьким співвідношенням КБД/ТГК (ТГК > 0,3%, КБД < 0,5%; алелі – *B_TB_T* або *B_TB₀*);

хемотип II – коноплі, яким властиве проміжне співвідношення КБД/ТГК, близьке до 1 (ТГК ≥ 0,3%, КБД > 0,5%; алелі – *B_TB_D*);

хемотип III – волокнисті коноплі з переважанням КБД і високим співвідношенням КБД/ТГК, у яких вміст ТГК становить від невеликого відсотка до повної відсутності (ТГК < 0,3%, КБД > 0,5%; алелі – *B_DB_D* або *B_DB₀*);

³⁸ de Meijer E. P., Bagatta M., Carboni A. et al. The inheritance of chemical phenotype in *Cannabis sativa* L. *Genetics*. 2003. Vol. 163, Iss. 1. P. 335–346.

³⁹ Sarsenbaev K. N., Kozhamzharova L. S., Yessimsitova Z. et. al. Polymorphism of DNA and accumulation of cannabinoids by the cultivated and wild hemp in Chu Valley. *World Applied Sciences Journal*. 2013. Vol. 26, Iss. 6. P. 744–749. DOI: 10.5829/idosi.wasj.2013.26.06.13381

⁴⁰ Mandolino G., Bagatta M., Carboni A. et. al. Qualitative and quantitative aspects of the inheritance of chemical phenotype in *Cannabis*. *Journal of Industrial Hemp*. 2003. Vol. 8, Iss. 2. P. 51–72. DOI: 10.1300/J237v08n02_04

⁴¹ Mandolino G., Carboni A. Potential of marker-assisted selection in hemp genetic improvement. *Euphytica*. 2004. Vol. 140, Iss. 1. P. 107–120. DOI: 10.1007/s10681-004-4759-

хемотип IV – коноплі з переважанням КБГ, який є основною сполукою, і низьким вмістом чи відсутністю ТГК (КБГ > 0,3%, КБД < 0,5%; алелі – B_0B_0);

хемотип V – коноплі з повною відсутністю канабіноїдних сполук, які практично не можна виділити в межах чутливості хроматографа (сумарний вміст канабіноїдів < 0,2%)^{42,43}.

Генетичний аналіз потомства двох варіантів гібридів, створених у результаті схрещування сорту з переважанням КБГК і сортом з переважанням ТГКК, а також сорту з переважанням КБГК із сортом з переважанням КБДК, показав, що ознака високого вмісту КБГК успадковується внаслідок дії єдиного рецесивного гена, потенційно детермінованого нефункціонуючим алельним варіантом гена ТГКК-синтази; «нульова» ТГКК-синтаза містить одонуклеотидний поліморфізм (SNP), який робить синтазу нездатною перетворювати КБГК в ТГКК, що й веде до значного накопичення першої сполуки⁴⁴.

Аналіз потомства створених нами реципрокних гібридів свідчить про те, що експресія ознаки вмісту канабіноїдів залежить від факторів цитоплазми (значною мірою високий вміст передається по материнській лінії), тобто успадковуються вони за ядерно-цитоплазматичним типом. Різновекторність характеру домінування ознаки високого вмісту канабіноїдів (від позитивного наддомінування до негативного наддомінування) і неперервна, кількісна мінливість ознаки вмісту канабіноїдів гіпотетично може свідчити про наявність полігенів, які зумовлюють її прояв і діють за типом кумулятивної полімерії^{45,46}.

У проаналізованих реципрокних гібридів, створених в результаті схрещування форм з різним рівнем вираження ознак, вміст канабіноїдних сполук успадковувався полігенно за ядерно-цитоплазматичним типом. У гібридів першого покоління відсутність /

⁴² Fournier G., Richez-Dumanois C., Duvezin J. et. al. Identification of a new chemotype in *Cannabis sativa*: cannabigerol-dominant plants, biogenetic and agronomic prospects. *Planta Medica*. 1987. Vol. 53, Iss. 3. P. 277–280. DOI: 10.1055/s-2006-962705

⁴³ Small E., Beckstead H. D. Common cannabinoid phenotypes in 350 stocks of *Cannabis*. *Lloydia*. 1973. Vol. 6, Iss. 2. P. 144–165.

⁴⁴ Garfinkel A. R., Otten M., Crawford S. SNP in potentially defunct tetrahydrocannabinolic acid synthase is a marker for cannabigerolic acid dominance in *Cannabis sativa* L. *Genes*, 2021. Vol. 12, 228. P. 1–14. DOI: 10.3390/genes12020228

⁴⁵ 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.

⁴⁶ 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* / 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

мінімум встановлено негативне неповне домінування ознаки високого вмісту КБД ($h_p = -0,82$) і негативне часткове домінування, близьке до негативного напівдомінування, високого вмісту ТГК ($h_p = -0,45$) і негативне неповне, також близьке до негативного напівдомінування, високого вмісту КБН ($h_p = -0,52$). Характер домінування значно залежить від генотипів конкретних батьківських форм, взятих для схрещування, оскільки в межах сімей встановлено значні розбіжності у коефіцієнтах: проявився розмах від позитивного наддомінування до негативного наддомінування. У реципрокного гібриду F_1 мінімум / відсутність встановлено факт наддомінування ознак високого вмісту КБД, ТГК і КБН. Коефіцієнти h_p відповідно становили 1,75, 5,14 і 2,82. Як бачимо, особливо високе значення цього коефіцієнта властиве ознаці вмісту ТГК, що є негативним для селекції і вимагає проведення багаторазових доборів на зменшення вмісту даної сполуки. У межах сімей за невеликим винятком коефіцієнти були додатними (наддомінування, неповне, часткове) (табл. 2).

Таблиця 2

Особливості домінування (коефіцієнти h_p) ознаки високого вмісту канабіноїдів у реципрокних гібридів конопель

Гібрид	КБД		ТГК		КБН	
	за середніми даними	в межах сімей	за середніми даними	в межах сімей	за середніми даними	в межах сімей
відсутність / мінімум	-0,82	Н, Ч, ННД, НН, НЧ	-0,45	НД, Н, НП, НН, НЧ	-0,52	Н, Ч, НП, НН, НЧ
мінімум / відсутність	1,75	НД, Н	5,14	НД, Ч, НН	2,82	НД
відсутність / максимум	-0,86	ННД, НП, НН, НЧ	-0,80	НП, НН, НЧ	-0,66	Ч, НП, НН, НЧ
максимум / відсутність	-0,16	Н, Ч, НН, НЧ	-0,53	Ч, НН, НЧ	-0,22	НД, Ч, НН, НЧ

Примітка. НД – наддомінування, Н – неповне, Ч – часткове, ННД – негативне наддомінування, НП – негативне повне, НН – негативне неповне, НЧ – негативне часткове.

Подібно до гібридів F_1 відсутність / мінімум, у гібридів F_1 відсутність / максимум встановлено негативне неповне домінування ознак високого вмісту КБД ($h_p = -0,86$), ТГК ($h_p = -0,80$) і КБН ($h_p = -0,66$). У межах сімей здебільшого отримано від'ємні коефіцієнти, і лише

для ознаки КБН – часткове, негативне повне, негативне неповне і негативне часткове. Дещо несподіваним виявився характер домінування досліджуваних ознак у гібридів типу максимум / відсутність. Здавалося б логічним, що в цьому варіанті схрещувань повинні отримати наддомінування, як у гібридів мінімум / відсутність, але за середніми даними гібридів коефіцієнт домінування h_r для ознаки високого вмісту КБД становив $-0,16$ (значення близьке до нуля, що вказує на незначні зміни у вмісті канабіноїдів, порівняно з материнською формою), h_r для ознаки високого вмісту ТГК склав $-0,53$ (характер успадкування близький до напівдомінування), h_r для ознаки високого вмісту КБН становив $-0,22$ (також значення невелике, тобто вміст канабіноїдів змінився слабо, порівняно з материнською формою).

Таку тенденцію домінування ознак могли спричинити щонайменше два фактори: 1) значна гетерозиготність вихідних форм з максимумом канабіноїдів як компонентів схрещувань, порівняно з материнськими формами, що містили мінімум цих сполук; 2) складний полігенний характер успадкування ознаки вмісту канабіноїдів. Для створення неспихотропного селекційного матеріалу зі зниженим вмістом всіх канабіноїдів доцільно проводити добір у гібридів типу відсутність / відсутність, відсутність / мінімум і відсутність / максимум, тобто за материнську форму добирати матеріал з нульовими показниками канабіноїдних сполук. У потомстві таких варіантів не лише менший вміст даних речовин, а й у F_2 не проявлялися рослини з їх високим вмістом.

Не зважаючи на те, що співвідношення за фенотипом ТГКК : КБДК узгоджується з простою моделлю кодомінантних алелів в одному локусі, нещодавніми дослідженнями встановлено факт наявності різноманітних послідовностей КБДК– і ТГКК-синтази, що передбачає участі багатьох зчеплених локусів для цих генів⁴⁷.

Слід також враховувати, що реалізація генетичної програми у фенотипі щодо синтезу канабіноїдів залежить від чинників довкілля (температури повітря, відносної вологості повітря, вологості і складу ґрунту, режиму мінерального та органічного живлення, тривалості світлового дня тощо), тобто присутня модифікаційна мінливість. Конопля посівні є чутливим видом до впливу екзогенних регуляторів росту (фітогормонів) як за обробки вегетуючих рослин⁴⁸, так і в культурі

⁴⁷ Weiblen G. D., Wenger J. P., Craft K. J. et. al. Gene duplication and divergence affecting drug content in *Cannabis sativa*. *New Phytologist*. 2015. Vol. 208, Iss. 4. P. 1241–1250. DOI:10.1111/nph.13562

⁴⁸ 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

*in vitro*⁴⁹, зокрема НОК, ІОК, 2,4-Д, КІН, БАП, ГК₃, аскорбінова та нікотинова кислоти екзогенного походження у досліджуваних концентраціях і дозах викликали зміну вмісту канабіноїдів у рослин сорту ЮСО 31. Аскорбінова кислота, ауксини і ГК₃ істотно зменшували вміст канабіноїдів, а нікотинова кислота та цитокиніни – підвищували. У результаті трьохразового впливу нікотинової кислоти і БАП прояв змін у потомстві зберігався, проявилися епігенетичні ефекти, тобто успадкування і мінливість, не пов'язані зі спадковими змінами в нуклеотидних послідовностях ДНК. Додатковим прийомом для підвищення рівня неспсихотропних канабіноїдів може бути обробка вегетуючих рослин цитокиніном БАП (концентрація 40 мг/л, норма витрати 30 мл/м², фаза росту і розвитку ВВСН 51), який на відміну від високих концентрацій нікотинової кислоти, значно збільшував вміст КБД і меншою мірою – ТГК.

Динаміка накопичення канабіноїдних сполук в онтогенезі також є наслідком реалізації генетичної програми організму і пов'язана передусім з настанням певних фенологічних фаз, зокрема на початкових етапах розвитку формування канабіноїдних сполук і залозистих трихом слугують захистом молодих рослин конопель від шкідників і хвороб, помітне зростання досліджуваних речовин відбувається одночасно з настанням генеративної фази, що пов'язано з потребою захисту жіночих квіток від несприятливих абіотичних чинників і плодів, що перебувають у стадії формування тощо.

Побудована на основі отриманих емпіричних даних кореляційно-регресійна модель дає можливість прогнозувати врожай біомаси та кількість накопиченого КДБ на певну добу росту і розвитку конопель, при зменшенні чи збільшенні одиниці незалежної змінної. Вибіркові рівняння лінійної регресії можуть бути використані у сільськогосподарській практиці при вирощуванні конопель як сировини для фармацевтичної галузі (табл. 3)⁵⁰.

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

⁴⁹ 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.

⁵⁰ 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

Таблиця 3

Кореляційно-регресійна залежність накопичення рослинами конопель різних сортів біомаси і КБД від тривалості розвитку

Коефіцієнти детермінації, рівняння лінійної регресії		
Гляна	ЮСО 31	Золотоніські 15
Біомаса і тривалість розвитку		
$r^2 = 0,960$ $Y = -70,183 + 6,244X$	$r^2 = 0,941$ $Y = -86,638 + 7,250X$	$r^2 = 0,941$ $Y = -99,839 + 6,806X$
КБД і тривалість розвитку		
$r^2 = 0,902$ $Y = -0,425 + 0,057X$	$r^2 = 0,980$ $Y = -0,273 + 0,016X$	$r^2 = 0,941$ $Y = -0,337 + 0,015X$

Примітка. Y – маса, г/м²; X – тривалість розвитку, діб (істотно на рівні значущості 0,05)

2. Кореляційні взаємозв'язки між канабіноїдними сполуками

У межах досліджуваних нами низки колекційних зразків різного еколого-географічного і генетичного походження^{51,52} КБД і ТГК також досить сильно генетично пов'язані, про що свідчить коефіцієнт кореляції між даними ознаками. У загальній вибірці він становить 0,85 (достовірно на рівні значущості 0,05). Це означає, що зі зростанням кількості одного із зазначених канабіноїдів, зростає вміст іншої сполуки, і навпаки. Вміст КБГ фактично не пов'язаний з іншими двома основними канабіноїдами – КБД і ТГК (коефіцієнти кореляції становлять відповідно 0,04 і 0,00).

Установивши кореляції між досліджуваними сполуками у конопель різних хемотипів, зокрема III і V, було відмічено дещо відмінні особливості взаємозв'язків. Так, між ознаками вмісту КБД і ТГК зразків, що належать до хемотипу III, виявлено середній позитивний кореляційний зв'язок (коефіцієнт парної кореляції складає 0,66), а у зразків, що належать до хемотипу V, він – сильний (коефіцієнт парної кореляції складає 0,85). Коефіцієнти детермінації показують, що у 44-х і 72-х випадках зі 100 відповідно один фактор безпосередньо залежить від другого. Між КБГ та іншими канабіноїдами в межах зразків хемотипу III виявлено слабкий взаємозв'язок (до його відсутності), а в межах хемотипу V – середній позитивний кореляційний зв'язок між КБД і КБГ (коефіцієнт парної кореляції складає 0,44) (рис. 1).

⁵¹ Міщенко С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу і гібридації в селекції конопель: дис. ... докт. с.-г. наук: 06.01.05. Харків, 2020. 525 с.

⁵² Кириченко Г. І., Лайко І. М., Міщенко С. В. Аналіз колекційних зразків *Cannabis sativa* L. за вмістом канабіноїдних сполук і хемотипом. *Генетичні ресурси рослин*. 2019. № 25. С. 115–128. DOI: 10.36814/pgr.2019.25.09

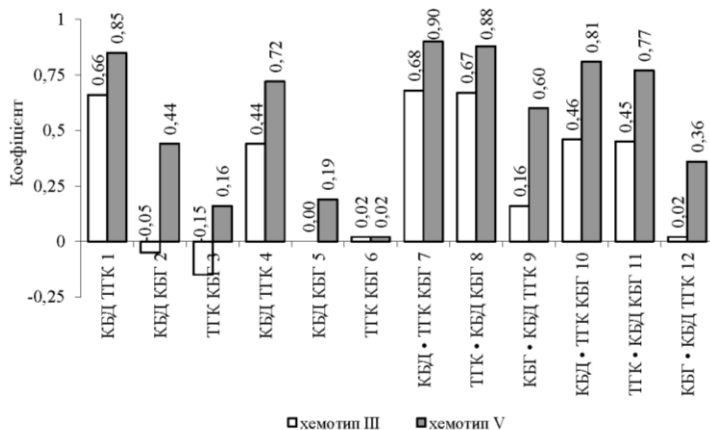


Рис. 1. Кореляції між ознаками вмісту канабіноїдних сполук у зразків конопель хемотипу III і V:

1–3 – коефіцієнти парної кореляції r ; 4–6 – коефіцієнти детермінації r^2 ; 7–9 – коефіцієнти множинної кореляції R ; 10–12 – коефіцієнти множинної детермінації R^2)

Множинні коефіцієнти кореляції змінних – це показник тісноти лінійного зв'язку між однією ознакою і сукупністю двох інших ознак. У наших дослідженнях вони показують, що у низки зразків хемотипу V КБД дуже сильно пов'язаний із сукупністю ТГК і КБГ ($R_{\text{КБД} \cdot \text{ТГК} \cdot \text{КБГ}} = 0,90$, $R^2 = 0,81$), це ж стосується і ТГК ($R_{\text{ТГК} \cdot \text{КБД} \cdot \text{КБГ}} = 0,90$, $R^2 = 0,77$). Прояв КБГ дещо менше залежить від сукупного впливу вмісту КБД і ТГК ($R_{\text{КБГ} \cdot \text{КБД} \cdot \text{ТГК}} = 0,60$, $R^2 = 0,36$), зважаючи на коефіцієнт множинної детермінації лише у 36-ти випадків зі 100 закономірність проявляється взаємодії досліджуваних властивостей. Серед зразків хемотипу III дані множинні коефіцієнти кореляції мають менші значення (0,68, 0,67 і 0,16 відповідно), тобто окремі компоненти канабіноїдного складу рослин взаємопов'язані слабше. Особливо це стосується сукупного впливу КБД і ТГК на рівень прояву КБГ: у даному випадку зв'язок майже відсутній ($R^2 = 0,02$).

Оскільки зв'язок між ознаками вмісту КБД і ТГК доволі тісний і прямолінійний, вимірювання здійснені в інтервальних шкалах, а розподіл значень апіорі можемо вважати нормальним, проведемо регресійний аналіз. Рівняння лінійної регресії показує залежність однієї ознаки від іншої та дає можливість прогнозувати наскільки підвищиться/знизиться вміст певної сполуки, наприклад, у результаті добору, при зміні рівня іншої ознаки на одиницю вимірювання.

Рівняння лінійної регресії також підтверджує той факт, що взаємозв'язки у зразків хемотипу III слабші, порівняно зі зразками хемотипу V. Перші гіпотетично можна рекомендувати до залучення в селекційний процес (добір, самозапилення, гібридизацію) з метою пошуку окремих рослин з перерваним процесом біосинтезу канабіноїдів, що дасть можливість змінювати вміст певної сполуки з мінімальною зміною чи елімінацією інших канабіноїдних компонентів (рис. 2).

Загалом, виявлені біохімічні особливості колекційних зразків конопель свідчать про складність їх використання в селекції як джерел і донорів ознаки високого вмісту міnorних канабіноїдів. Наявність сильних взаємозв'язків між канабіноїдними сполуками може спричинити труднощі у селекційній роботі, коли потрібно підвищити вміст якогось непсихотропного компонента, а знизити вміст іншого, наприклад ТГК. Істотну роль у протіканні біохімічних процесів у рослинах конопель відіграють і міnorні канабіноїди⁵³.

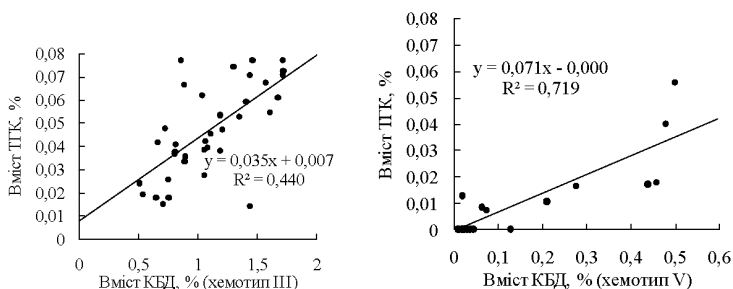


Рис. 2. Кореляційно-регресійна залежність вмісту КБД і ТГК у зразків конопель хемотипу III і IV

У межах досліджуваних зразків встановлено, що між ознаками вмісту КБХ і КБД є середній негативний ($r = -0,53$), КБХ і КБДВ – слабкий негативний взаємозв'язок ($-0,35$), а між ознаками вмісту КБХ і ТГК, КБХ і КБН – середній позитивний взаємозв'язок ($0,57$ і $0,59$ відповідно). Між ознаками вмісту КБДВ і КБД виявлено середній позитивний кореляційний зв'язок ($0,57$), а КБН має сильний позитивний

⁵³ 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

взаємозв'язок з ТГК (0,82). Слід зазначити, що КБГ майже не корелює з досліджуваними мінорними канабіноїдами (табл. 4).

Таблиця 4

**Кореляційний зв'язок ознак вмісту мінорних канабіноїдів
з поширеними сполуками**

Коефіцієнти парної кореляції (r)	КБХ	КБДВ	КБН
КБД	-0,53*	0,57*	-0,10*
ТГК	0,57*	-0,12*	0,82*
КБГ	0,07*	-0,01	-0,06*
КБХ	—	-0,35*	0,59*
КБДВ	—	—	-0,08*

Примітка. * істотно на рівні значущості 0,05.

Оскільки біосинтез різних канабіноїдних сполук досить складний, а експресія ознак їхнього вмісту залежить від багатьох як генетичних, так і зовнішніх чинників, має сенс установлення часткової та множинної лінійної кореляції. Часткові коефіцієнти кореляції свідчать про те, що КБД і ТГК за постійного значення, або виключення (елімінації) КБХ, пов'язані лише слабким позитивним кореляційним зв'язком ($r_{\text{КБД ТГК} \cdot \text{КБХ}} = 0,22$), коли зазвичай між КБД і ТГК є сильна кореляція, коефіцієнти якої можуть наближатися до одиниці. КБН і ТГК, за виключення впливу КБХ, пов'язані сильним взаємозв'язком ($r_{\text{КБН ТГК} \cdot \text{КБХ}} = 0,97$). Зважаючи на коефіцієнт детермінації, ця закономірність у 94% випадків виявляється саме під впливом досліджуваних чинників. На відміну від парної кореляції, взаємозв'язок КБХ і КБН за елімінації впливу ТГК і навпаки (взаємозв'язок КБХ і ТГК за елімінації впливу КБН) є слабким ($r_{\text{КБХ КБН} \cdot \text{ТГК}} = 0,26$ і $r_{\text{КБХ ТГК} \cdot \text{КБН}} = 0,19$) (табл. 5).

За множинної кореляції трьох змінних (показника тісноти лінійного зв'язку між однією з ознак і сукупністю двох інших ознак) усі досліджувані мінорні канабіноїди на середньому чи сильному рівні залежать від сукупного впливу різних сполук. Найсильніше залежить уміст КБХ від взаємодії КБН і ТГК ($R_{\text{КБХ} \cdot \text{КБН ТГК}} = 0,99$, $R^2 = 0,98$), у свою чергу вміст ТГК і КБН сильно залежить від взаємодії КБХ з певною канабіноїдною сполукою ($R_{\text{ТГК} \cdot \text{КБН КБХ}}$ і $R_{\text{КБН} \cdot \text{ТГК КБХ}}$ становлять 0,83, $R^2 = 0,68$). Звідси випливає закономірність, що КБХ має істотний вплив на рівень накопичення основних канабіноїдів, хоча за поширеними теоріями генетичної детермінації вмісту канабіноїдів успадковується незалежно.

**Часткові й множинні коефіцієнти лінійної кореляції
та детермінації між ознаками вмісту міnorних
і поширених канабіноїдів**

Часткова лінійна кореляція			Множинна лінійна кореляція		
Ознаки	r	d	Ознаки	R	R ²
КБД ТГК · КБХ	0,22*	0,05	КБХ · КБД ТГК	0,58*	0,34
КБД КБДВ · КБХ	0,50*	0,25	КБХ · КБД КБДВ	0,59*	0,35
КБН ТГК · КБХ	0,97*	0,94	КБХ · КБН ТГК	0,99*	0,98
КБХ ТГК · КБД	0,60*	0,36	КБД · ТГК КБХ	0,57*	0,33
КБХ КБДВ · КБД	0,07*	0,01	КБД · КБДВ КБХ	0,67*	0,45
КБХ КБД · ТГК	-0,56*	0,32	ТГК · КБД КБХ	0,68*	0,46
КБХ КБН · ТГК	0,26*	0,07	ТГК · КБН КБХ	0,83*	0,68
КБХ КБД · КБДВ	-0,43*	0,18	КБДВ · КБД КБХ	0,57*	0,33
КБХ ТГК · КБН	0,19*	0,03	КБН · ТГК КБХ	0,83*	0,68

Примітка. * істотно на рівні значущості 0,05.

Останні дослідження свідчать, що тоді як високий рівень транскрипції ТГКК— та КБДК-синтази чітко відображає хімічний фенотип конопель, низький, але стабільний рівень транскрипції КБХК-синтази в усіх генотипах передбачає, що ці гени можуть робити внесок в остаточну кількість канабіноїдів. Було висунуто гіпотезу, що КБХК-синтази не лише є ферментами для перетворення КБГК в КБХК, а й можуть брати участь в утворенні ТГКК у матеріалі з переважанням КБД, відтак реципроний (взаємний) вплив груп генів має місце в кількісному вираженні хемотипу⁵⁴.

КБН – кінцевий продукт біосинтезу ТГК – ароматизований ТГК, продукт окиснення, який зазвичай ідентифікується, якщо рослинний матеріал конопель або ізольований ТГК тривалий час зазнає впливу ультрафіолетового випромінювання чи сонячного світла, тому логічними є встановлені нами особливості кореляції КБН з ТГК і КБХ: чим більше синтезувалося ТГК, тим більша його частина могла перетворитися в КБН, чим активніше діяла КБХК-синтаза, тим більше накопичилося ТГК. Оскільки КБДВ – п-пропіловий аналог КБД^{55,56}, то

⁵⁴ Fulvio F., Paris, R., Montanari M. et al. Analysis of sequence variability and transcriptional profile of cannabinoid synthase genes in *Cannabis sativa* L. chemotypes with a focus on cannabichromenic acid synthase. *Plants*. 2021. Vol. 10, Iss. 9. 1857. doi: 10.3390/plants10091857

⁵⁵ Nguyen G.-N., Kayser O. Biosynthesis and chemical modifications of minor cannabinoids. *eLS*. Chichester: John Wiley & Sons, 2020. P. 1–9. doi: 10.1002/9780470015902.a0028875

⁵⁶ Tuner S. E., Williams C. M., Iversen L., Whalley B. J. Molecular pharmacology of phytocannabinoids. *Phytocannabinoids. Progress in the Chemistry of Organic Natural*

середній кореляційний зв'язок між зазначеними сполуками є очевидним.

Рівень накопичення деяких мінорних канабіноїдів аналогічно залежить від впливу багатьох як генетичних, так і зовнішніх чинників, було встановлено різний характер кореляційних зв'язків між ними: КБДВ найбільш пов'язаний з КБД, КБН – з ТГК, ознака вмісту КБХ має вплив на формування КБД і, особливо, ТГК. Таким чином, КБХ має істотний вплив на рівень накопичення основних канабіноїдів, хоча за поширеними теоріями генетичної детермінації вмісту канабіноїдів успадковується незалежно. Припускаємо, що ген КБХК-синтази не знаходиться в незалежному локусі, у цьому разі діє складніший генетичний механізм детермінації синтезу канабіноїдів і ген КБХК-синтази, наприклад, має декілька зчеплених локусів, зокрема з генами КБДК– й ТГКК-синтази. Окрім того, КБГ майже не корелює з досліджуваними мінорними канабіноїдами, що є позитивним в плані створення КБГ-домінантних сортів з повною відсутністю ТГК. Тіснота лінійного взаємозв'язку основних і мінорних канабіноїдів між собою й поширеними компонентами дає змогу виділяти для селекції цінні зразки з підвищеним умістом як однієї, так і декількох сполук, за одночасної відсутності чи низького вмісту психотропного ТГК, тобто шукати рослини з перерваним процесом біосинтезу канабіноїдів⁵⁷.

Зважаючи на те, що у реципрокних гібридів конопель, колекційних зразків, що належать до різних хемотипів (принаймі, III і V) зв'язок може мати різний ступінь спряженості, логічно постає питання, чи є відмінності у характері прояву кореляції у сортів і самозапилених ліній, роблячи припущення, що в результаті інбридингу можна виділити селекційний матеріал з порівняно слабшими зв'язками між канабіноїдними сполуками.

В останній чверті минулого століття вітчизняну селекційно-генетичну роботу з коноплями поступово була переорієнтовано на створення однодомних високопродуктивних сортів і гібридів зі зниженим вмістом канабіноїдів. Згодом отримано сорти майже з повною їх відсутністю, однак дана ознака потребує подальшої стабілізації шляхом нейтралізації фізіолого-біохімічної функції конопель до синтезу канабіноїдів. Для прискорення селекційного процесу вже на початкових етапах селекції потрібно добирати такі вихідні рослини, які б у потомстві не виявляли здатність до формування

Products / A. Kinghorn, H. Falk, S. Gibbons, J. Kobayashi (Eds). Cham : Springer, 2017. Vol. 103. P. 62–101. doi: 10.1007/978-3-319-45541-9_3

⁵⁷ *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*

небажаних сполук. Дієвим методом при цьому може слугувати близькоспоріднене розмноження, зокрема його крайня форма – самозапилення, яке дозволяє диференціювати складну гетерозиготну популяцію перехреснозапильної культури на ряд порівняно гомозиготних ліній зі стабільним проявом переважної більшості селекційних ознак, та створення на основі самозаплених ліній гетерозисних гібридів, однорідних за ознакою відсутності канабіноїдних сполук.

Так, у самозаплених ліній конопель І₁–І₃ Глухівські 58 та І₁–І₃ Золотоніські 15 виявлено сильний позитивний кореляційний зв'язок між ознаками вмісту КБД і ТГК (коефіцієнти кореляції становили від 0,72 до 0,79 і від 0,71 до 0,90 відповідно), сильний або середній позитивний кореляційний зв'язок між ознаками вмісту КБД і КБН (0,68–0,80 і 0,67–0,82) і сильний позитивний зв'язок між ТГК і КБН (0,71–0,83 і 0,80–0,85). У той же час у порівнянні з вихідними формами (І₀) даний зв'язок був дещо слабшим, коефіцієнти, як правило, зменшувалися до І₃, і, що важливо для селекції конопель медичного напрямку використання, в результаті самозапилення різко підвищується розмах варіації граничних значень коефіцієнтів кореляції, особливо в І₁ (рис. 3, 4)⁵⁸.

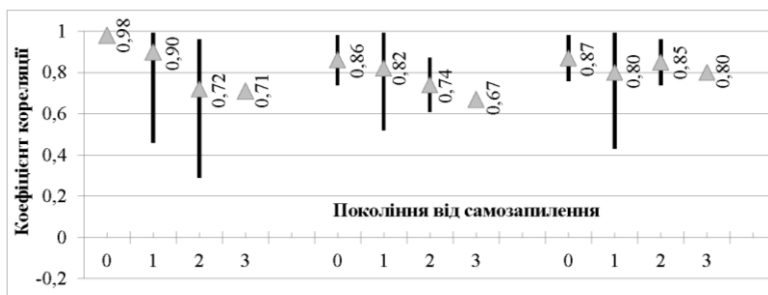


Рис. 3. Середні та граничні значення коефіцієнтів парної кореляції між ознаками вмісту канабіноїдів у вихідній формі та самозаплених ліній сорту Глухівські 58: зліва направо КБД і ТГК, КБД і КБН, ТГК і КБН (значення істотні на рівні значущості 0,05)

⁵⁸ Mishchenko S. V. Phenotypic expression of cannabinoid presence and content upon self-pollination and directional selection in monoecious hemp. *Plant Breeding and Seed Production*. 2020. Vol. 118. P. 58–73. DOI: 10.30835/2413-7510.2020.222333

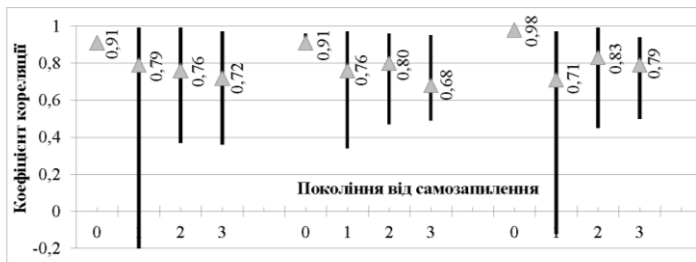


Рис. 4. Середні та граничні значення коефіцієнтів парної кореляції між ознаками вмісту канабіноїдів у вихідній формі та самозапилених ліній сорту Золотоніські 15: зліва направо КБД і ТГК, КБД і КБН, ТГК і КБН (значення істотні на рівні значущості 0,05)

Таким чином, існують передумови для виділення селекційного матеріалу, який характеризується перерваним процесом біосинтезу канабіноїдів, хоча самозапилені лінії зі слабкими (хоча б за окремими коефіцієнтами кореляції між різними канабіноїдами) чи середніми зв'язками трапляються досить рідко. Близькоспоріднене розмноження дає перспективи для створення вихідного матеріалу з підвищеним вмістом непсихотропних сполук і відсутністю ТГК.

Слід зазначити, що самозапилення є ефективним прийомом визначення стабільності популяції сорту конопель за ознаками наявності і вмісту канабіноїдних сполук і селекційним методом створення вихідного матеріалу зі стабільною ознакою їх відсутності чи наявності. За умови цілеспрямованого добору вихідних рослин з відсутністю КБД, ТГК і КБН в процесі самозапилення їх вміст зменшувався до повної відсутності. Стабільність (гомозиготація) ліній наступала у I_2 – I_6 і залежала від генотипу конкретного сорту. Самозапилені лінії саме цих поколінь доцільно залучати як батьківські компоненти у схрещуваннях. Також характерною особливістю досліджуваних сучасних сортів конопель є здатність вищеплювати вже у I_1 сім'ї з повною відсутністю КБД, ТГК і КБН (табл. 6)⁵⁹.

Побудовані рівняння криволінійної регресії дозволяють прогнозувати наскільки зменшиться вміст канабіноїдних сполук в наступних поколіннях від самозапилення рослин під впливом цілеспрямованого добору:

⁵⁹ Mishchenko S. V. Phenotypic expression of cannabinoid presence and content upon self-pollination and directional selection in monoecious hemp. *Plant Breeding and Seed Production*. 2020. Vol. 118. P. 58–73. DOI: 10.30835/2413-7510.2020.222333

– у сорту Глухівські 58 для КБД $y = 0,0018x^2 - 0,0383x + 0,1936$ ($R^2 = 0,5717$, тобто дана закономірність проявиться у 57 випадках зі 100), для ТГК $y = -0,0001x^2 - 0,0139x + 0,1384$ ($R^2 = 0,3373$, тобто дана закономірність проявиться у 33 випадках зі 100), для КБН $y = 0,001x^2 - 0,0246x + 0,1476$ ($R^2 = 0,4801$, тобто дана закономірність проявиться у 48 випадках зі 100);

– у сорту Золотоніські 15 для КБД $y = 0,0014x^2 - 0,0323x + 0,1787$ ($R^2 = 0,6894$, тобто дана закономірність проявиться у 68 випадках зі 100), для ТГК $y = 0,0012x^2 - 0,0261x + 0,1391$ ($R^2 = 0,6813$, тобто дана закономірність проявиться у 68 випадках зі 100), для КБН $y = 0,0028x^2 - 0,0541x + 0,243$ ($R^2 = 0,7634$, тобто дана закономірність проявиться у 76 випадках зі 100).

Таблиця 6

**Успадкування ознаки відсутності канабіноїдних сполук
в результаті цілеспрямованого добору самозапиленних ліній сортів
конопель з їх відсутністю**

Сполука	Кількість рослин (%) з відсутністю канабіноїдної сполуки у поколіннях												
	I ₀	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₅	I ₆	I ₇	I ₈	I ₉	I ₁₀	I ₁₁	I ₁₂
Глухівські 58													
КБД	88,2	81,3	75,4	80,0	100	97,5	100	100	100	100	100	100	100
ТГК	96,7	90,9	81,7	87,5	100	100	100	100	100	100	100	100	100
КБН	96,7	91,9	90,8	88,3	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Золотоніські 15													
КБД	83,6	81,1	81,2	96,7	96,7	92,5	100	100	100	100	100	100	100
ТГК	93,9	93,6	93,8	98,3	100	98,3	100	100	100	100	100	100	100
КБН	91,1	93,6	93,1	98,3	100	98,3	100	100	100	100	100	100	100
Глєсія													
КБД	100	97,4	96,2	98,0	100	100	100	100	100	100	100	100	100
ТГК	100	99,7	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
КБН	100	99,7	100	99,0	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Між ознаками вмісту канабіноїдних сполук встановлено сильні позитивні кореляційні зв'язки, що спрощує добір на зниження вмісту усіх компонентів канабіноїдів і значно ускладнює селекцію у напрямі підвищення КБД і одночасного зниження вмісту ТГК. Кореляційні зв'язки між вмістом канабіноїдних сполук у самозапиленних ліній дещо слабші за вихідні форми, що дозволяє використовувати близькоспоріднене розмноження в селекції на елімінацію ТГК і підвищення вмісту непсихотропних канабіноїдів, зокрема шляхом використання самозапиленних ліній для створення синтетичних

популяцій було створено сорт промислових конопель Вік 2020 з підвищеним вмістом КБГ⁶⁰.

3. Поліплоїди конопель: генетика та особливості експресії канабіноїдів

Поліплоїдія відіграє велику роль в процесах філогенезу і визначає один із шляхів еволюції рослин. Зміна норми реакції рослин за кратного збільшення хромосом приводить до розповсюдження їх в нових умовах довкілля. Поліплоїдні рослини зустрічаються у всіх районах суходолу, але їх кількість є різною. Найбільша частка поліплоїдів спостерігається в місцях з несприятливими кліматичними умовами, а головним зовнішнім фактором, що сприяє виникненню поліплоїдії, є наявність нових екологічних ніш⁶¹.

Поліплоїдні організми часто виявляють підвищену життєздатність і в деяких випадках перевершують своїх диплоїдних родичів за низкою показників. Ця чудова перевага поліплоїдів була використана багатьма селекціонерами, які індукували поліплоїдію та/або використовували природні поліплоїди для отримання більш досконалих сортів рослин. Найважливішим значенням поліплоїдії для селекції рослин є збільшення органів рослини, буферизація шкідливих мутацій, підвищена гетерозиготність і прояв гетерозису (гібридної сили). У результаті були створені сорти з більш високим рівнем врожайності, покращеною якістю продукції та підвищеною стійкістю як до біотичних, так і абіотичних стресів. У деяких випадках, коли схрещування між двома видами неможливе через відмінності в рівні плоїдності, поліплоїди можуть використовуватися як «міст» для переносу генів між ними. Крім того, поліплоїдія часто призводить до зниження фертильності через мейотичні помилки, що дозволяє отримувати сорти, які не утворюють насіння. З іншого боку, подвоєння геному у новоствореного стерильного гібриду дозволяє відновити його фертильність⁶².

За поліплоїдизації з селекційною метою найбільш вдалим є види, які в процесі еволюції ще не досягли високого ступеня плоїдності. Кожен із рівнів плоїдності характеризується специфічними змінами органів і всі ознаки мають пороговий рівень плоїдності, за якого найбільш повно реалізуються потенційні можливості генотипу.

⁶⁰ 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

⁶¹ Шевцов І. А. Генетичні принципи покращення автополіплоїдних рослин. Київ: Наукова думка, 1976. 216 с.

⁶² Sattler M. C., Carvalho C. R., Clarindo W. R. The polyploidy and its key role in plant breeding. *Planta*. 2016. Vol. 243. P. 281–296. DOI: 10.1007/s00425-015-2450-x

Найбільша практична цінність зазвичай досягається при переводі рослин на найближчий рівень плоідності. Такою є тетраплоідна форма, а в тих випадках, коли вдається отримувати гібриди між індукованими тетраплоїдами та вихідними диплоїдами, – триплоїдна форма. Стрибокоподібне зростання ступеня плоідності проходить паралельно з послабленням потужності рослин, депресією та різким падінням плодовитості⁶³.

Додатковий набір хромосом може бути отриманий в результаті внутрішньовидової дуплікації геному (автополіплоїдія) або гібридизації геномів різних видів і подвоєння хромосом (алополіплоїдія). Особливими формами поліплоїдії є автоалополіплоїдія та сегментарна алополіплоїдія. Поліплоїдія виникає в результаті двох основних процесів: порушень мейотичного поділу, що спонтанно виникають; індукованого хімічними агентами порушення мітозу. Перший включає індукцію та злиття нередукованих гамет, що призводить до утворення триплоїдів та тетраплоїдів. У другому процесі використовуються антими́тотики, які руйнують клітинні мікротрубочки та запобігають руху сестринських хроматид хромосоми під час анафази. Експозиція та концентрація антими́тотичних речовин, а також вид, сорт, генотип та тип тканини впливають на ефективність дуплікації геному. Поліплоїди, як правило, відрізняються від диплоїдів збільшеними розмірами клітин та підвищеним вмістом вторинних метаболітів. Дуплікація геному викликає кілька змін на епігенетичному рівні, що призводить до зміни експресії генів. Поліплоїдизація використовується в селекції рослин для подолання нежиттєздатності та безпліддя міжвидових гібридів, отримання безнасінних поліплоїдних сортів та підвищення стійкості й/або толерантності до біотичних і абіотичних чинників⁶⁴.

Розщеплення диплоїдних рослин за будь-якою парою алелів приводить до утворення трьох генотипів, поліпоїди ж мають більш складний характер розщеплення (згідно положень формальної генетики), наявність, наприклад, чотирьох гомологічних хромосом приводить до збільшення можливих поєднань рецесивних і домінантних алелів – виникає п'ять різних генотипів. Таке різне поєднання домінантних і рецесивних алелів викликає різний рівень експресії ознак і появу нових фенотипів⁶⁵.

⁶³ Шевцов І. А. Генетичні принципи покращення автополіплоїдних рослин. Київ: Наукова думка, 1976. 216 с.

⁶⁴ Trojak-Goluch A., Kawka-Lipińska M., Wielgusz K., Praczyk M. Polyploidy in industrial crops: applications and perspectives in plant breeding. *Agronomy*. 2021. Vol. 11, Iss. 12. 2574. DOI: 10.3390/agronomy11122574

⁶⁵ Шевцов І. А. Генетичні принципи покращення автополіплоїдних рослин. Київ: Наукова думка, 1976. 216 с.

Поліплоїдні геноми можуть бути більш схильними до таких структурних змін, як втрата генних копій або послідовностей (варіація наявності-відсутності) та наявність генів або послідовностей у кількох копіях (варіація кількості копій). Хоча два основних типи геномних структурних варіацій, які зазвичай достовірно ідентифікують, – це варіація наявності-відсутності та варіація кількості копій, було висунуто припущення, що гомологічні обміни становлять третю основну форму геномних структурних варіацій у поліплоїдів⁶⁶. Гомологічні обміни, як відомо, дуже поширені серед поліплоїдів і передбачають заміну одного геномного сегмента аналогічною копією з іншого генома або дубльованої спадкової області. Виявлення всіх видів геномних структурних варіацій є складним завданням, але останні досягнення в молекулярній біології дозволяють запропонувати потенційні стратегії, які допомагають ідентифікувати структурні варіанти навіть у складних поліплоїдних геномах. Відомо, що всі три основні типи геномної структурної варіації (наявність-відсутність, кількість копій і гомологічний обмін) впливають на фенотипи сільськогосподарських рослин, включаючи настання генеративної фази, морозостійкість, інші адаптивні й агрономічні ознаки. Геномна структурна мінливість є дуже важливою для генетичного покращення поліплоїдних культур⁶⁷.

Для успішного використання їх в селекції слід враховувати основні принципи, які впливають з генетичних особливостей поліплоїдів, зокрема: 1) залучення до поліплоїдизації зразків різного генетичного походження з метою добору цінного вихідного матеріалу; 2) встановлення найбільш ефективного рівня плоідності для певного виду чи сільськогосподарської культури; 3) включення поліплоїдів у гібридизацію, оскільки це додаткові можливості для отримання ефекту гетерозису; 4) розробка прийомів підвищення рівня плодовитості поліплоїдних рослин; 5) розробка специфічних прийомів вирощування з метою реалізації їх генетичного потенціалу⁶⁸.

Природні поліпоїди, отримані мейотичним шляхом, є більш високогетерозиготними, а штучні поліпоїди, отримані мітотичним шляхом, є більш високогомозиготними, тому найбільш ефективним напрямом покращення експериментальних поліплоїдів слід вважати гібридизацію генетично різноманітного матеріалу у поєднанні з

⁶⁶ Schiessl S.-V., Kathe E., Thien E., Chawla H. S., Mason A. S. The role of genomic structural variation in the genetic improvement of polyploid crops. *The Crop Journal*. 2019. Vol. 7, Iss. 2. P. 127–140. DOI: 10.1016/j.cj.2018.07.006

⁶⁷ Schiessl S.-V., Kathe E., Thien E., Chawla H. S., Mason A. S. The role of genomic structural variation in the genetic improvement of polyploid crops. *The Crop Journal*. 2019. Vol. 7, Iss. 2. P. 127–140. DOI: 10.1016/j.cj.2018.07.006

⁶⁸ Шевцов І. А. Генетичні принципи покращення автополіплоїдних рослин. Київ: Наукова думка, 1976. 216 с.

добором високоплодовитих форм⁶⁹. В природі та у сільськогосподарському виробництві поширена диплоїдна форма конопель, лише нещодавно було встановлено, що рідко можуть зустрічатися й популяції, представлені тетраплоїдними рослинами конопель, особливо в стресових умовах середовища⁷⁰.

Існують наступні механізми реалізації поліплоїдизації:

1) мітотична поліплоїдизація, в основі якої лежить подвоєння хромосом у клітинах соматичної тканини;

2) мейотична поліплоїдизація, під час якої утворюється диплоїдна (2n) гамета⁷¹.

Поліплоїдія рослин може бути штучно індукована двома шляхами за умов обробки антимітотичними речовинами: 1) насіння, паростків, верхівок пагонів *in vivo*; 2) асептичних експлантів в умовах *in vitro*.

У тетраплоїдних конопель, порівняно з вихідною диплоїдною формою, зростають розміри пилкових зерен (23,1 і 28,0 мкм відповідно), та кількість проросткових пор (3,06 і 4,23 шт. відповідно)⁷². Дослідження показали, що кратне збільшення плоідності істотно відображається на процесі мейозу і подальших стадіях мікроспорогенезу. Якщо диплоїдні рослини характеризуються переважно правильною, бівалентною кон'югацією хромосом в профазі I, то у тетраплоїдів поряд з бівалентами утворюються тетраваленти і триваленти, а в певній частини хромосом взагалі не відбувається кон'югація, вони залишаються в унівалентному стані. На 100 материнських клітин пилку тетраплоїди мають лише близько 30 клітин з повністю бівалентною кон'югацією. У середньому на одну материнську клітину пилку припадає 18,35 бівалентів, 0,44 тетравалентів, 0,21 тривалентів і 0,91 унівалентів. У тетраплоїдних однодомних конопель під час мейозу спостерігаються різноманітні відхилення від норми, які є однією з причин зниженої фертильності пилку. Так, фертильність пилку тетраплоїдів у середньому складає 74,7, диплоїдів – 86,1%, а життєздатність його за пророщування на штучному живильному середовищі, – 40,0–42,0 і 54,4–59,5% відповідно⁷³.

У результаті дії колхіцину у більшості рослин конопель помітних відхилень у формуванні та диференціації квіток не спостерігалось, однак у 21% рослин було відмічено часткову або повну елімінацію

⁶⁹ Там само.

⁷⁰ Sharma V., Srivastava D. K., Gupta R. C., Singh B. Abnormal meiosis in tetraploid (4x) *Cannabis sativa* (L.) from Lahaul-Spiti (Cold Desert Higher Altitude Himalayas) – A neglected but important herb. *J. Biol. Chem. Chron.* 2015. Vol. 2, Iss. 1. P. 38–42.

⁷¹ Ramsey J., Schemske D. W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploidy formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1998. Vol. 29. P. 467–501.

⁷² Там само.

⁷³ Там само.

чоловічих квіток, що свідчить про більшу схильність чоловічої статі, порівняно з жіночою, до токсичного впливу даного алкалоїду. Чоловічі та жіночі квітки загалом, а пиляки та насіння тетраплоїдів зокрема, за розмірами помітно перевищують диплоїди⁷⁴. За іншими даними у поліплоїдних рослин конопель все ж таки спостерігаються аномалії квіток. У чоловічих квіток формується шість пиляків замість п'яти, утворюються двостатеві квітки з різним ступенем недорозвиненості генеративних органів обох статей. Такі квітки рідко утворюють життєздатне насіння⁷⁵.

Генетичний контроль статі у тетраплоїдних конопель досить складний. Фенотипові вираження ознак статі залежить не тільки від співвідношення X– та Y-хромосом у клітинах, але й від взаємодії генів цих хромосом з аутосомними факторами. Також достовірно встановлено, що визначення статі у тетраплоїдів певною мірою визначається мутаціями генів статевих хромосом. Даний факт підтверджується наявністю статевих мозаїк. Відхилення від нормального проходження динаміки цвітіння та місця розташування чоловічих і жіночих квіток у суцвітті, крім того, свідчить про порушення фізіолого-біохімічних процесів, пов'язаних зі змінами фітогормонального балансу, тобто порушуються функції аутосомних факторів AG. Описаний механізм контролю насправді є ще складнішим, бо в популяції вищеплюються рослини іншої плоїдності⁷⁶.

Реципрокні схрещування автотетраплоїдної форми конопель з диплоїдною $4x \times 2x$ і $2x \times 4x$ з метою отримання триплоїдів ($2n = 30$) показали, що в обох комбінаціях гібридного насіння утворюється дуже мало, однак використання у ролі батьківської форми (запилювача) диплоїдної форми конопель, яка продукує життєздатний пилок, забезпечувало формування більш повноцінного насіння. У схрещуваннях, де в ролі запилювача була тетраплоїдна форма, життєздатного насіння утворилось значно менше, до того ж у більшості рослин вони були недорозвиненими, легкими, з масою тисячі штук в межах 4–12 г. Схожість гібридного насіння першої комбінації схрещування була вищою (58,8%), порівняно з другою комбінацією (лише 12,0%). Значна частина однодомних і чоловічих рослин характеризувалась високим ступенем стерильності пилку, яка досягала значення 97–100%. Вихід тетраплоїдів у першому поколінні гібридів був невисоким: у комбінації $4x \times 2x$ він склав 23,3%, а в комбінації $2x \times$

⁷⁴ Сидоренко М. М. Тетраплоїдні однодомні коноплі як вихідний матеріал для селекції: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.01.05 «Селекція і насінництво». Київ, 1984 23 с.

⁷⁵ Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми, 2004.248 с.

⁷⁶ Там само.

4x – 13,2%; решта гібридного потомства була диплоїдною. Такий характер успадкування пояснюється тим, що за різноплоїдних схрещувань утворюються переважно слабо життєздатне триплоїдне насіння з недорозвиненим зародком і рослини гинуть на різних етапах онтогенезу. Із гібридів першого покоління більшість триплоїдних рослин за статевими типами були жіночими рослинами, решта – чоловічими (вихідна форма – дводомна)⁷⁷.

У результаті схрещування триплоїдних жіночих рослин (матірки) з тетраплоїдними однодомними рослинами за схемою $3x \times 4x$ у першому поколінні було отримано різноплоїдні рослини, співвідношення яких за статтю було наступним: 21 тетраплоїд: 2 триплоїди: 1 диплоїд. Утворення тетраплоїдів при цьому, як зазначає автор, обумовлено участю у заплідненні диплоїдних нередукованих гамет, які частково утворюються у триплоїдів в процесі макроспорогенезу. Важливо, що характерною особливістю отриманих від схрещування $3x \times 4x$ мейотичних тетраплоїдів конопель було те, що в першому і другому поколіннях за інтенсивністю росту і висоту стебел вони були ліпшими не лише за мейотичну тетраплоїдну форму, індуковану безпосередньо дією колхіцину, а й за вихідну диплоїдну форму⁷⁸.

У будь-якому випадку реакція на поліплоїдизацію залежить від генотипу конопель і її потрібно встановлювати для кожного селекційного матеріалу. У перспективі виділення таких тетраплоїдів чи триплоїдів, які матимуть значну селекційну цінність і будуть перевищувати вихідні форми-диплоїди. Інше важливе питання – це вплив поліплоїдії на вміст специфічних рослин конопель канабіноїдів.

Щоб максимізувати врожай, виробники конопель з високим вмістом КБД чи інших сполук надають перевагу жіночим рослинам (матірці), яка містить більше канабіноїдних сполук⁷⁹, це досягається за рахунок: 1) використання вартісного насіння, з якого розвивається близько 100% жіночих рослин (таке насіння отримують у першому поколінні у результаті запилення жіночих рослин однодомними рослинами, або в результаті утворення насіння на жіночих рослинах внаслідок їх самозапилення чоловічими квітками, поява яких індукована хімічними агентами); 2) використання вегетативно розмножуваних клонів жіночих рослин; 3) видалення чоловічих рослин (плосконі) з посівів дводомної форми конопель. Пилок конопель розноситься вітром на великі відстані, без належної просторової ізоляції посівів відбувається запилення

⁷⁷ Сидоренко М. М. Тетраплоїдні однодомні коноплі як вихідний матеріал для селекції: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.01.05 «Селекція і насінництво». Київ, 1984 23 с.

⁷⁸ Там само.

⁷⁹ Kurtz L. E., Brand M. H., Lubell-Brand J. D. Production of tetraploid and triploid hemp. *HortScience*. 2020. Vol. 55, Iss. 10. P. 1703–1707. DOI: 10.21273/HORTSCI15303-20

жіночих рослин, що призводить до зниження вмісту КБД⁸⁰ чи інших сполук, внаслідок переорієнтації фізіолого-біохімічних процесів не на формування максимальної кількості залозистих волосків (трихом) і вмісту канабіноїдів, а на формування насіння, а також внаслідок того, що рослин переходять до фази дозрівання насіння і відбувається скорочення як тривалості вегетаційного періоду, так і тривалості періоду біосинтезу канабіноїдів, зменшення розмірів суцвіття і жіночих квіток у них, які містять специфічні сполуки.

З метою попередження небажаного запилення жіночих рослин конопель дослідниками було запропоновано використання стерильних триплоїдів⁸¹. Індукція триплоїдії – звичайна стратегія, що використовується селекціонерами для одержання стерильного матеріалу багатьох сільськогосподарських культур. При цьому триплоїдні коноплі отримують шляхом схрещування природно диплоїдних конопель з тетраплоїдними, отриманими штучно з використанням попередньо пророслого насіння та інгібіторів мітотичного веретена. Такі рослини лише інколи можуть мати знижену фертильність, зокрема частка утвореного на них насіння склала 2%, порівняно з диплоїдними аналогами. Статистично істотного збільшення вмісту канабіноїдів не відбувається, але разом з тим триплоїди демонструють збільшення загальної біомаси і маси суцвіття⁸², тобто у підсумку можна отримати більший урожай непсихотропного КБГ з одиниці площі.

Дослідники повідомляють, що на листках тетраплоїдних конопель приблизно на 40% збільшилася щільність трихом у поєднанні зі значними змінами в профілі терпенів та збільшенням КБД на 9% (у відносних одиницях), при цьому істотного збільшення врожаю сухих суцвіть чи вмісту ТГК не спостерігали⁸³. Поліплоїдизація могла збільшувати вміст ТГК тільки у міксоплоїдних рослин, а у тетраплоїдних рослин вміст цієї речовини був нижчим, ніж у

⁸⁰ Там само.

⁸¹ Там само.

⁸² Crawford S., Rojas B. M., Crawford E., Otten M., Schoenenberger T. A., Garfinkel A. R., Chen H. Characteristics of the diploid, triploid, and tetraploid versions of a cannabigerol-dominant F₁ hybrid industrial hemp cultivar, *Cannabis sativa* ‘Stem Cell CBG’. *Genes*. 2021. Vol. 12. 923. DOI: 10.3390/genes12060923

⁸³ Parsons J. L., Martin S. L., James T., Golenia G., Boudko E. A., Hepworth S. R. Polyploidization for the genetic improvement of *Cannabis sativa*. *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. 476. DOI: 10.3389/fpls.2019.00476

диплоїдних^{84,85}. Частоти варіаційного ряду зміщувались у бік менших значень вмісту канабіноїдних сполук (лівостороння асиметрія)⁸⁶. Ми отримали результати вмісту канабіноїдів у дослідженнях з поліплоїдизації, об'єктом яких слугував сорт промислових конопель практично з відсутністю канабіноїдних сполук (інколи проявляються лише слідові кількості), однак окремі тенденції можна виокремити (табл. 7)⁸⁷.

Таблиця 7

Вміст канабіноїдних сполук у різноплоїдних форм однодомних конопель сорту Миколайчик

Форма	Вміст канабіноїдних сполук, % (середній, Min–Max)				
	КБД	ТГК	КБН	КБХ	КБГ
Диплоїдна	0,094	0,002	0,000	0,000	0,160
Тетраплоїдна	0,056 0,000–0,094	0,000 –	0,000 –	0,000 –	0,048 0,000–0,240

Так, у тетраплоїдній форми, порівняно з диплоїдною, за середніми даними вміст канабіноїдних сполук зменшився: КБД з 0,094 до 0,056%, ТГК з 0,002 до відсутності у межах чутливості газового хроматографа з детектуванням і застосовуваних методів ідентифікації (0,000%), КБГ з 0,160 до 0,048%. При цьому окремі потомства тетраплоїдних рослин характеризувались вмістом КБД на рівні вихідної форми (0,094%), а окремі за вмістом КБГ перевищували її (0,240%). КБН та КБХ ідентифіковано не було. Позитивним є те, що в тетраплоїдних рослин конопель був відсутній саме ТГК (у вихідної форми знаходився в межах дозволеної чинним законодавством норми), що відкриває широкі перспективи для селекції конопель з відсутністю психотропних властивостей.

Отже, дослідження поліплоїдії у лікарських конопель здебільшого спрямовані у двох напрямках – збільшення біомаси рослин, придатної

⁸⁴ Mansouri H., Bagheri M. Induction of polyploidy and its effect on *Cannabis sativa* L. *Cannabis sativa* L. – *Botany and Biotechnology* / eds: S. Chandra, H. Lata, M. ElSohly. Cham: Springer, 2017. 3. 365–383. DOI: 10.1007/978-3-319-54564-6_17

⁸⁵ Bagheri M., Mansouri H. Effect of induced polyploidy on some biochemical parameters in *Cannabis sativa* L. *Appl Biochem Biotechnol*. 2015. Vol. 175, Iss. 5. P. 2366–2375. DOI: 10.1007/s12010-014-1435-8

⁸⁶ Сидоренко М. М. Тетраплоїдні однодомні коноплі як вихідний матеріал для селекції: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.01.05 «Селекція і насінництво». Київ, 1984 23 с.

⁸⁷ 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

для виділення канабіноїдів, та у напрямі підвищення вмісту непсихотропних сполук.

ВИСНОВКИ

1. Експресія ознаки вмісту канабіноїдів залежить від факторів цитоплазми (значною мірою високий вміст передається по материнській лінії), тобто успадковуються вони за ядерно-цитоплазматичним типом. Реалізація генетичної програми у фенотипі щодо синтезу канабіноїдів залежить від чинників довкілля (температури повітря, відносної вологості повітря, вологості і складу ґрунту, режиму мінерального та органічного живлення, тривалості світлового дня тощо).

2. Різновекторність характеру домінування ознаки високого вмісту канабіноїдів (від позитивного наддомінування до негативного наддомінування) і неперервна, кількісна мінливість ознаки вмісту канабіноїдних сполук гіпотетично може свідчити про наявність полігенів, які обумовлюють її прояв і діють за типом кумулятивної полімерії. Не зважаючи на те, що співвідношення за фенотипом ТГК: КБД узгоджується з простою моделлю кодомінантних алелів в одному локусі, можна припустити про участь багатьох зчеплених локусів для цих генів.

3. Серед поширених канабіноїдних речовин КБД і ТГК пов'язані сильним кореляційним зв'язком, КБГ найменш пов'язаний з іншими сполуками. Рівень накопичення деяких мінорних канабіноїдів залежить від впливу багатьох як генетичних, так і зовнішніх чинників, встановлено різний характер часткової та множинної кореляції між ними: КБДВ найбільш пов'язаний з КБД, КБН – з ТГК, ознака вмісту КБХ має вплив на формування КБД і, особливо, ТГК. Висунуто гіпотезу, що ген КБХК-синтази не знаходиться в незалежному локусі, у цьому разі діє складніший генетичний механізм детермінації синтезу канабіноїдів і ген КБХК-синтази, наприклад, має декілька зчеплених локусів, зокрема з генами КБДК-синтази й, особливо, ТГКК-синтази.

4. Дослідження поліплоїдії у лікарських конопель здебільшого спрямовані у двох напрямках – у напрямі збільшення біомаси рослин, придатної для виділення канабіноїдів, та у напрямі підвищення вмісту непсихотропних сполук. Статистично істотного збільшення вмісту канабіноїдів при цьому не відбувається, але разом з тим триплоїди демонструють збільшення загальної біомаси і маси суцвіття. Позитивним є те, що в тетраплоїдних рослин конопель був відсутній саме ТГК (у вихідної форми знаходився в межах дозволеної чинним законодавством норми), що відкриває широкі перспективи для селекції конопель з відсутністю психотропних властивостей.

АНОТАЦІЯ

У даному розділі монографії узагальнено аналіз переважно закордонних наукових літературних джерел з даної проблеми та багаторічні результати досліджень, що проведені автором з колегами в Інституті луб'яних культур НААН. Подано особливості генетичного контролю ознаки наявності та вмісту канабіноїдних сполук у *Cannabis sativa* L. Значна увага приділена встановленню кореляційних зв'язків між основними та міnorними канабіноїдами. Окреслено напрями і перспективи добору рослин з перерваним процесом біосинтезу даних сполук з метою створення сортів промислових конопель з відсутністю психотропних властивостей. Описано генетику поліплоїдів та перспективи їх використання в селекції і виробництві.

Література

1. 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
2. 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
3. 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
4. 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
5. Мигаль М. Д., Лайко І. М., Міщенко С. В. Взаємозв'язок між кількісними і якісними ознаками волокна конопель. *Луб'яні та технічні культури*. 2015. Вип. 4 (9). С. 14–39.
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., Базиленко Є. О. Перспективні культури для біоенергетики України. *Аграрні інновації*. 2022. № 11. С. 5–15. DOI: 10.32848/agraar.innov.2022.11.1
12. Кириченко Г. І., Лайко І. М., Вировець В. Г., Міщенко С. В. Результати конкурсного сортовипробування нових сортів конопель. *Луб'яні та технічні культури*. 2018. Вип. 6 (11). С. 14–20. DOI: 10.48096/btc.2018.6(11).14-20
13. 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.
14. 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
15. 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
16. Міщенко С. В., Кириченко Г. І., Марченко Т. Ю., Кривенко А. І., Пілярська О. О. Залежність жаростійкості гібридів промислових конопель від генотипу. *Аграрні інновації*. 2024. № 23. С. 167–172. DOI: 10.32848/agraar.innov.2024.23.25
17. Міщенко С. В. Вміст канабіноїдів у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів конопель F₁–F₃ та методичні аспекти їх створення. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області*. 2016. Вип. 21. С. 186–194.

18. 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
19. Laiko I. M., Mishchenko S. V., Kyrychenko H. I. Variability of cannabinoid contents depending on breeding methods. *Plant Breeding and Seed Production*. 2021. Vol. 119. P. 24–33. DOI: 10.30835/2413-7510.2021.236989
20. 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
21. 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
22. Міщенко С. В. Статеві структура конвергентних гібридів конопель. *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 93–103. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-163-1-93-103
23. 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
24. Міщенко С. В. Генетична концепція стабілізації однодомності *Cannabis sativa* L. *Scientific Aspects of Conserving and Restoring Natural Resources under the Modern Development of Society*: Scientific monograph. Riga: Baltija Publishing, 2024. P. 2–30. DOI: 10.30525/978-9934-26-511-2-1
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.) 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
28. Radwan M. M., Wanas, A. S. Chandra S. et al. Natural cannabinoids of cannabis and methods of analysis // *Cannabis sativa* L. – Botany and

Biotechnology / S. Chandra et al. (eds.). Cham, 2017. P. 161–182. DOI: 10.1007/978-3-319-54564-6_7

29. Elsohly M. A., Slade D. Chemical constituents of marijuana: the complex mixture of natural cannabinoids. *Life Sciences*. 2005. Vol. 78, Iss. 5. P. 539–548. DOI: 10.1016/j.lfs.2005.09.011

30. Leghissa A., Hildenbrand Z., Schug K.A. A review of methods for the chemical characterization of cannabis natural products. *Journal of Separation Science*. 2018. Vol. 41, Iss. 1. P. 398–415. DOI: 10.1002/jssc.201701003

31. Fellermeier M., Zenk M. H. Prenylation of olivetolate by a hemp transferase yields cannabigerolic acid, the precursor of tetrahydrocannabinol. *FEBS Letters*. 1998. Vol. 427, Iss. 2. P. 283–285. DOI: 10.1016/S0014-5793(98)00450-5

32. Zirpel B., Kayser O., Stehle F. Elucidation of structure-function relationship of THCA and CBDA synthase from *Cannabis sativa* L. *Journal of Biotechnology*. 2018. Vol. 284. P. 17–26. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2018.07.031

33. Degenhardt F., Stehle F., Kayser O. The biosynthesis of cannabinoids // Handbook of *Cannabis* and Related Pathologies: Biology, Pharmacology, Diagnosis, and Treatment / V. R. Preedy (ed.). 2017. P. 13–23. DOI: 10.1016/B978-0-12-800756-3.00002-8

34. Taura F., Tanaya R., Sirikantaramas S. Recent advances in cannabinoid biochemistry and biotechnology. *Science Asia*. 2019. Vol. 45. P. 399–407. DOI: 10.2306/scienceasia1513-1874.2019.45.399

35. Sirikantaramas S., Taura F., Tanaka Y. et al. Tetrahydrocannabinolic acid synthase, the enzyme controlling marijuana psychoactivity, is secreted into the storage cavity of the glandular trichomes. *Plant and Cell Physiology*. 2005. Vol. 46, Iss. 9. P. 1578–1582. DOI: 10.1093/pcp/pci166

36. Taura F., Sirikantaramas S., Shoyama Y. et al. Cannabidiolic-acid synthase, the chemotype-determining enzyme in the fiber-type *Cannabis sativa*. *FEBS Letters*. 2007. Vol. 581, Iss. 16. P. 2929–2934. DOI: 10.1016/j.febslet.2007.05.043

37. Morimoto S., Komatsu K., Taura F. et al. Purification and characterization of cannabichromenic acid synthase from *Cannabis sativa*. *Phytochemistry*. 1998. Vol. 49, Iss. 6. P. 1525–1529. DOI: 10.1016/S0031-9422(98)00278-7

38. de Meijer E. P., Bagatta M., Carboni A. et al. The inheritance of chemical phenotype in *Cannabis sativa* L. *Genetics*. 2003. Vol. 163, Iss. 1. P. 335–346.

39. Sarsenbaev K. N., Kozhamzharova L. S., Yessimsiitova Z. et al. Polymorphism of DNA and accumulation of cannabinoids by the cultivated

and wild hemp in Chu Valley. *World Applied Sciences Journal*. 2013. Vol. 26, Iss. 6. P. 744–749. DOI: 10.5829/idosi.wasj.2013.26.06.13381

40. Mandolino G., Bagatta M., Carboni A. et. al. Qualitative and quantitative aspects of the inheritance of chemical phenotype in *Cannabis*. *Journal of Industrial Hemp*. 2003. Vol. 8, Iss. 2. P. 51–72. DOI: 10.1300/J237v08n02_04

41. Mandolino G., Carboni A. Potential of marker-assisted selection in hemp genetic improvement. *Euphytica*. 2004. Vol. 140, Iss. 1. P. 107–120. DOI: 10.1007/s10681-004-4759-

42. Fournier G., Richez-Dumanois C., Duvezin J. et. al. Identification of a new chemotype in *Cannabis sativa*: cannabigerol-dominant plants, biogenetic and agronomic prospects. *Planta Medica*. 1987. Vol. 53, Iss. 3. P. 277–280. DOI: 10.1055/s-2006-962705

43. Small E., Beckstead H. D. Common cannabinoid phenotypes in 350 stocks of *Cannabis*. *Lloydia*. 1973. Vol. 6, Iss. 2. P. 144–165.

44. Garfinkel A. R., Otten M., Crawford S. SNP in potentially defunct tetrahydrocannabinolic acid synthase is a marker for cannabigerolic acid dominance in *Cannabis sativa* L. *Genes*, 2021. Vol. 12, 228. P. 1–14. DOI: 10.3390/genes12020228

45. 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.

46. 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* / 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

47. Weiblen G. D., Wenger J. P., Craft K. J. et. al. Gene duplication and divergence affecting drug content in *Cannabis sativa*. *New Phytologist*. 2015. Vol. 208, Iss. 4. P. 1241–1250. DOI:10.1111/nph.13562

48. 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

49. 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.

50. Кириченко Г. І., Лайко І. М., Міщенко С. В. Аналіз колекційних зразків *Cannabis sativa* L. за вмістом канабіноїдних сполук і хемотипом.

Генетичні ресурси рослин. 2019. № 25. С. 115–128. DOI: 10.36814/pgr.2019.25.09

51. 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

52. Fulvio F., Paris, R., Montanari M. et al. Analysis of sequence variability and transcriptional profile of cannabinoid synthase genes in *Cannabis sativa* L. chemotypes with a focus on cannabichromenic acid synthase. *Plants*. 2021. Vol. 10, Iss. 9. 1857. doi: 10.3390/plants10091857

53. Nguyen G.-N., Kayser O. Biosynthesis and chemical modifications of minor cannabinoids. *eLS*. Chichester : John Wiley & Sons, 2020. P. 1–9. doi: 10.1002/9780470015902.a0028875

54. Tuner S. E, Williams C. M, Iversen L., Whalley B. J. Molecular pharmacology of phytocannabinoids. *Phytocannabinoids. Progress in the Chemistry of Organic Natural Products* / A. Kinghorn, H. Falk, S. Gibbons, J. Kobayashi (Eds). Cham : Springer, 2017. Vol. 103. P. 62–101. doi: 10.1007/978-3-319-45541-9_3

55. Mishchenko S. V. Phenotypic expression of cannabinoid presence and content upon self-pollination and directional selection in monoecious hemp. *Plant Breeding and Seed Production*. 2020. Vol. 118. P. 58–73. DOI: 10.30835/2413-7510.2020.222333

56. 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

57. Шевцов І. А. Генетичні принципи покращення автополіплоїдних рослин. Київ: Наукова думка, 1976. 216 с.

58. Sattler M. C., Carvalho C. R., Clarindo W. R. The polyploidy and its key role in plant breeding. *Planta*. 2016. Vol. 243. P. 281–296. DOI: 10.1007/s00425-015-2450-x

59. Trojak-Goluch A., Kawka-Lipińska M., Wielgus K., Praczyk M. Polyploidy in industrial crops: applications and perspectives in plant breeding. *Agronomy*. 2021. Vol. 11, Iss. 12. 2574. DOI: 10.3390/agronomy11122574

60. Schiessl S.-V., Katche E., Ihien E., Chawla H. S., Mason A. S. The role of genomic structural variation in the genetic improvement of polyploid crops. *The Crop Journal*. 2019. Vol. 7, Iss. 2. P. 127–140. DOI: 10.1016/j.cj.2018.07.006

61. Sharma V., Srivastava D. K., Gupta R. C., Singh B. Abnormal meiosis in tetraploid (4x) *Cannabis sativa* (L.) from Lahaul-Spiti (Cold

Desert Higher Altitude Himalayas) – A neglected but important herb. *J. Biol. Chem. Chron.* 2015. Vol. 2, Iss. 1. P. 38–42.

62. Ramsey J., Schemske D. W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploidy formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1998. Vol. 29. P. 467–501.

63. Сидоренко М. М. Тетраплоїдні однодомні коноплі як вихідний матеріал для селекції: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.01.05 «Селекція і насінництво». Київ, 1984 23 с.

64. Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель: монографія. Суми, 2004. 248 с.

65. Kurtz L. E., Brand M. H., Lubell-Brand J. D. Production of tetraploid and triploid hemp. *HortScience*. 2020. Vol. 55, Iss. 10. P. 1703–1707. DOI: 10.21273/HORTSCI15303-20

66. Crawford S., Rojas B. M., Crawford E., Otten M., Schoenenberger T. A., Garfinkel A. R., Chen H. Characteristics of the diploid, triploid, and tetraploid versions of a cannabigerol-dominant F₁ hybrid industrial hemp cultivar, *Cannabis sativa* ‘Stem Cell CBG’. *Genes*. 2021. Vol. 12. 923. DOI: 10.3390/genes12060923

67. Parsons J. L., Martin S. L., James T., Golenia G., Boudko E. A., Hepworth S. R. Polyploidization for the genetic improvement of *Cannabis sativa*. *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. 476. DOI: 10.3389/fpls.2019.00476

68. Mansouri H., Bagheri M. Induction of polyploidy and its effect on *Cannabis sativa* L. *Cannabis sativa* L. – *Botany and Biotechnology* / eds: S. Chandra, H. Lata, M. ElSohly. Cham: Springer, 2017. 3. 365–383. DOI: 10.1007/978-3-319-54564-6_17

69. Bagheri M., Mansouri H. Effect of induced polyploidy on some biochemical parameters in *Cannabis sativa* L. *Appl Biochem Biotechnol.* 2015. Vol. 175, Iss. 5. P. 2366–2375. DOI: 10.1007/s12010-014-1435-8

70. 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

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