

**ЕПІГЕНЕТИЧНО ДЕТЕРМІНОВАНА ЗМІНА СТАТІ У ОДНОСТАТЕВИХ ГІБРИДІВ
КОНОПЕЛЬ ПІД ВПЛИВОМ ФОТОПЕРІОДУ**

Міщенко С.В.

Інститут луб'яних культур НААН, Україна

Наведено результати порівняльного аналізу фенотипічного прояву статі у одностаєвих гібридів конопель першого покоління, створених за схемою дводомні коноплі / одностатеві і вирощених в польових і штучних умовах при тривалості світлового дня 12 год. Установлено, що під впливом скороченого фотоперіоду одностатеві гібриди, гетерозиготні за ознаками жіночої і одностатеві статі, за фенотипом стають фактично одностатевими і проявляється плоскінь, що є епігенетично детермінованим.

Ключові слова: коноплі, стать, гібрид, одностатевість, фотоперіод, епігенетика

Вступ. Коноплі посівні (*Cannabis sativa* L.) є досить чутливим до фотоперіоду видом, що здебільшого використовують з метою коригування настання фенологічних фаз і розробки певної моделі розвитку конопель. Наприклад, період від сівби до цвітіння є важливим фактором, що визначає потенційні можливості урожаю стебел і волокна, максимальний вихід яких можна отримати незабаром після цвітіння [1].

Останні дослідження свідчать про те, що скорочення тривалості світлового дня до 13 год 40 хв і менше, порівняно з 14 год 40 хв, викликає раннє цвітіння конопель і прискорює досягання, що приводить до зниження висоти рослин, урожаю та якості волокна і збільшення діаметру стебла як у польових умовах, так і в умовах захищеного ґрунту [2]. Різні генотипи, в основному, реагують на фотоперіод, але з різною чутливістю. Досліджувані сорти Felina 34 і Futura диференційовано як малочутливі, Tiborszallasi оцінено як найбільш чутливий, а Carmagnola і Fibranova продемонстрували проміжну ознаку [3].

Коноплі розпочинають свій репродуктивний цикл, коли тривалість світлового дня стає коротше критичної. Фотоперіодичну чутливість культури можна контролювати шляхом активації або дезактивації генів, що детермінуються зміною тривалості світлового періоду і сприймаються фоторецептивними пігментами. Статевий диморфізм конопель генетично визначається хромосомними факторами, а статєва морфологія здебільшого є результатом ендегенних регуляторів росту рослин, які відзиваються на зміни навколишнього середовища. Виникнення випадкових інтерсексуальних квіток та одностатєвих рослин, очевидно, є результатом впливу навколишнього середовища [4].

Встановлення особливостей впливу фотоперіоду на продуктивність і успадкування статі конопель сприятиме оптимізації вирощування культури і надасть можливості розширення ареалу промислового культивування в нових (нетрадиційних) агроекологічних районах чи штучних умовах. Особливий науковий інтерес викликає зміна статі під впливом скороченого світлового дня та теоретичне обґрунтування цього явища.

Аналіз літературних джерел, постановка проблеми. Як зазначає Мигаль М.Д. [5], перший звернув увагу на зміну статі конопель у залежності від зовнішніх умов, зокрема інтенсивності світла та тривалості освітлення (вирощування конопель у зимовий період), Molliard M. і описав її у 1897 і 1898 рр. Гришко Н.Н. з колегами [6] у конопель описав різкі й різноманітні зміни статі квіток під впливом зовнішніх умов: зміні тривалості світлового дня, вирощуванні у теплиці в зимовий період, зниження температури під час бутонізації, травматичних пошкодженнях тощо. Виникали квітки інтерсексуальні й протилежної статі як на чоловічих (плоскінь), так і на жіночих рослинах (матірка). Таким чином, стать (одностатєвість) залежить не лише від спадкових факторів, але й умов зовнішнього середовища.

При цьому травматичні пошкодження і фотоперіоди можуть бути використані в селекції для створення вихідного матеріалу і для виявлення ступеня однодомності, оскільки у різних форм і навіть окремих рослин конопель схильність до однодомності неоднакова. Левченко В.И. [9] провів спостереження із впливу короткого (10 год) світлового дня на перетворення генеративних органів дводомних конопель. Фемінізація чоловічих квіток плосконі полягала в зміні кількості пиляків і перетворенні їх у маточки. Крім того, спостерігалася значна мінливість кількості листочків оцвітини та пиляків у квітці, а також трансформація листочків оцвітини чоловічої квітки в тичинки. При такому фотоперіоді близько половини жіночих рослин давали двостатеві квітки.

Малецкий С.И., Ройк Н.В., Драгавцев В.А. вважають, що виявлені Н.Н. Гришко зміни статі квіток конопель під впливом зовнішніх умов є епігенетично детермінованими. Не зважаючи на те, що нормальним для даного біологічного виду є сингамний спосіб визначення статі, коли хромосомна детермінація статі реалізується в момент злиття чоловічих і жіночих гамет, умови середовища (або сигнали) дозволили регулювати як стать квіток конопель, так і систему репродукції (відтворення) насіння, зберігши статус статевих хромосом у геномі [8, 9].

У останні роки дослідження у галузі епігенетики розвиваються особливо швидкими темпами, хоча ще відсутня повна чіткість у розумінні механізмів, що лежать в основі епігенетичної мінливості, є багато спірних питань.

Вчені все більше висловлюють думку про те, що реальний характер розподілу генотипів у потомствах визначається не лише менделівськими правилами успадкування (причому гени контролюють не тільки успадкування окремих простих ознак організмів, а й детермінують онтогенез від народження і до смерті, морфогенез і основні тенденції еволюції живого), але і структурою геномів (плоідністю), а також способом репродукції насіння у рослин (одно- і двобатьківський). Дані про способи відтворення насіння у різних видів і родів свідчать, що репродуктивні ознаки у більшій мірі важко віднести до менделівських, а їх успадкування, як правило, має епігенетичний характер. Наприклад, апоміктичний розвиток ембріонів у рослин належить до епігенетичної мінливості і пов'язаний з отриманням клітинами зародкових мішків або сім'ябруньок квітки зовнішніх або внутрішніх сигналів, що дозволяють перейти від однієї програми розвитку до іншої [8].

Епігенетичні дослідження розвинулись на базі феногенетичних досліджень ознак. Епігенетика – розділ сучасної генетики, який вивчає розвиток ознак у часі на базі конкретного генотипу та їх успадкування у наступних поколіннях. Поява епігенетики привела до нового поділу концепції спадковості на: а) генетичне успадкування і мінливість, пов'язану зі змінами в нуклеодитних послідовностях ДНК; б) епігенетичне успадкування і мінливість, пов'язану зі спадковими змінами в нуклеопротейному комплексі хромосом (хроматині) [10].

Зміни в хроматині, що виникають у ході епігенезу, можуть успадковуватися як у ряді клітинних так і спорофітних поколінь. Епігенетичні форми спадковості і мінливості не відповідають правилам Г. Менделя за наступними пунктами: 1) у онтогенезі особин у зародкових клітинах можуть виникати епігенетичні зміни структури хромосом, які успадковуються у клітинних і спорофітних поколіннях; 2) у гетерозигот взаємодія алельних генів може приводити до спадкових змін алелів (епігенетичні зміни, парамутації); 3) експресія генів, які переносяться через пилок і переносяться жіночим гаметофітом, може не співпадати у нащадків, якщо гамети несуть різні зміни в нуклеопротейнових комплексах хромосом [10].

Особливістю епігенетичних змін є те, що вони зберігаються при клітинному поділі. Відомо, що більшість епігенетичних змін проявляються лише в межах життя одного організму, в той же час, якщо зміни пройшли в статевих клітинах, то деякі епігенетичні прояви можуть передаватися від покоління до покоління. Це свідчить про можливість успадкування набутих ознак, генетично обумовлені можуть передаватися необмежено довго, а індуковані певними стимулами епігенетичні зміни зазвичай відтворюються у низці клітинних поколінь в межах існування одного організму, якщо ж вони передаються нащадкам, то можуть відтворюватися не більше 3–4 поколінь і при зникненні стимулу, що їх індукував, поступово також зникають [11].

Мета і задачі дослідження. Мета наших досліджень – встановити епігенетично детерміновану зміну статі у гібридів конопель внаслідок впливу фотоперіоду. Задачі дослідження – провести компаративний (порівняльний) аналіз фенотипічного прояву статі у одностатевих гібридів конопель першого покоління (створених за схемою дводомні коноплі / одностатеві), вирощених в польових і штучних умовах при скороченій тривалості світлового дня.

Матеріал і методи. Дослідження проводили на базі Інституту луб'яних культур НААН (м. Глухів, Сумська обл.) у 2016–2017 рр. Гібридизацію здійснювали в умовах вегетаційного будинку з використанням групових ізоляторів. Материнська форма – матірка дводомних конопель різного генетичного походження (як місцевих, так і селекційних сортів та зразків) північного, середньоросійського і південного еколого-географічних типів. Батьківська форма – одностатеві фемінізована матірка селекційних сортів середньоросійського еколого-географічного типу. Гібриди F₁ Єрмаківські місцеві / Глесія (5 сімей), ЮС 9 / Глесія (3), зразок UF0600569 (Італія) / Глесія (5), ЮС 22 / Глесія (8), зразок UF0600154 (Угорщина) / Глесія (5), Єрмаківські місцеві / Миколайчик (7), ЮС 9 / Миколайчик (7), ЮС 9 / Гляна (5) для проведення обліку статевих типів (по 60 рослин з кожної сім'ї) вирощували у польових умовах. Потім найбільш стабільні гібриди за досліджуваною ознакою (з мінімальним розмахом варіації, що забезпечує більш високу достовірність результатів експерименту) Єрмаківські місцеві / Глесія, ЮС 22 / Глесія, Єрмаківські місцеві / Миколайчик, ЮС 9 / Гляна у тому ж об'ємі вибірки вирощували у гроубоксі зі скороченою тривалістю світлового дня (один фактор впливу), а також зі скороченою тривалістю світлового дня і з видаленням точок росту у фазу 3–5 пар листків, що додатково стимулює епігенетичну зміну статі конопель (два фактори впливу). Фенологічні фази визначали за шкалою ВВСН [12]. У природних (польових) умовах тривалість світлового дня до настання початку бутонізації конопель становила близько 15–16,30 год. Поява бутонів (фази 51-59) і масове цвітіння (фази 60-65) спостерігали при тривалості світлового дня 16,30–16 год. У штучно створених умовах до початку генеративної фази фотоперіод тривав 14 год, а з появою перших бутонів чоловічих і жіночих квіток був скорочений до 12 год (табл. 1).

Таблиця 1

Тривалість світлового дня протягом онтогенезу конопель в природних (польових) і змінених умовах

Код за шкалою ВВСН	Основна фаза росту і розвитку	Тривалість світлового дня, год	
		природні умови	змінені умови
09	Проростання, сходи	14,54 ... 15,25	14,00
10-11	Розвиток листків	15,28 ... 15,54	14,00
12-16		15,57 ... 16,20	14,00
17-19/21-25	Розвиток листків / Формування бічних пагонів	16,22 ... 16,35	14,00
51	Поява суцвіття	16,36 ... 16,40	14,00
55-59		16,40 ... 16,36	12,00
60-61	Цвітіння	16,35 ... 16,22	12,00
62-65		16,20 ... 15,59	12,00
67		15,57 ... 15,28	12,00
69/ 71-75	Цвітіння / Розвиток плодів	15,25 ... 14,55	12,00
76-79/81	Розвиток плодів / Дозрівання плодів	14,51 ... 14,19	12,00
83-85	Дозрівання плодів	14,15 ... 13,37	12,00
87		13,33 ... 12,58	12,00
89		12,54 ... 12,19	12,00
91-99	Старіння	12,15 ... 11,40	12,00

Облік статевих типів проводили за класифікацією і методикою Н.Д. Мигалія [13], в основу якої покладені ознаки габітусу рослини і співвідношення чоловічих та жіночих квіток у суцвітті. Двodomні коноплі поділяють на матірку (М) – жіночі рослини, плоскінь (П) – чоловічі рослини. Статеві типи однодомних конопель об'єднані у фемінізовану (з компактним суцвіттям) та маскулінізовану (з розрідженим суцвіттям) групи. До фемінізованої групи належать: матірка однодомних конопель (МОК) – усі квітки жіночі, однодомна фемінізована матірка (ОФМ) – жіночі квітки переважають, справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР) – приблизно однакове співвідношення жіночих і чоловічих квіток, однодомна фемінізована плоскінь (ОФП) – чоловічі квітки переважають, фемінізована плоскінь (ФП) – усі квітки чоловічі. Відповідно до маскулінізованої групи належать: маскулінізована матірка (ММ), однодомна маскулінізована матірка (ОММ), справжні однодомні маскулінізовані рослини (СОМР), однодомна маскулінізована плоскінь (ОМП), плоскінь однодомних конопель (ПОК). Достовірність різниці між варіантами встановлювали за t-критерієм Стьюдента згідно методики польового досліду [14].

Обговорення результатів. Статеві типи гібридів F₁, створених за схемою двodomні коноплі / однодомні (М / ОФМ) і вирощених у польових умовах, були представлені матіркою (М + МОК), однодомною фемінізованою матіркою і справжніми однодомними фемінізованими рослинами. Вміст матірки коливався від 47,0 (ЮС 22 / Глесія) до 100 % (Єрмаківські місцеві / Глесія, ЮС 9 / Глесія, Єрмаківські місцеві / Миколайчик, ЮС 9 / Миколайчик, ЮС 9 / Гляна), однодомної фемінізованої матірки – від 0 (переважна більшість гібридів) до 53,0 % (ЮС 22 / Глесія), справжніх однодомних фемінізованих рослин – від 0 (переважна більшість гібридів) до 6,2 % (зразок UF0600569 (Італія) / Глесія). Високий вміст однодомної фемінізованої матірки проявився у сортів чи зразків, яким властива генотипічна здатність вищеплювати однодомні особини у вільно схрещуваній популяції. У цілому, співвідношення статевих типів зміщувалося у бік жіночої статі, а плоскінь (П + ПОК) була відсутня у досліджуваних гібридів (табл. 2).

Таблиця 2

Статевий склад гібридів F₁ М / ОФМ в природних (польових) умовах і при скороченій тривалості світлового дня

Гібрид F ₁	Умови вирощування	Статеві типи, %							
		без видалення точок росту				з видаленням точок росту			
		М + МОК	ОФМ	СОФР	П + ПОК	М + МОК	ОФМ	СОФР	П + ПОК
Єрмаківські місцеві / Глесія	ПУ	100,0	0	0	0				
	СД	14,3	82,1	3,6	0	7,1	82,2	7,1	3,6
ЮС 9 / Глесія	ПУ	100,0	0	0	0				
Зразок UF0600569(Італія) / Глесія	ПУ	62,5	31,3	6,2	0				
	СД	10,4	24,1	62,1	3,4	0	20,7	72,4	6,9
ЮС 22 / Глесія	ПУ	47,0	53,0	0	0				
	СД	10,4	24,1	62,1	3,4	0	20,7	72,4	6,9
Зразок UF0600154 (Угорщина) / Глесія	ПУ	68,4	31,6	0	0				
	СД	10,4	79,3	6,9	3,4	3,4	72,4	17,3	6,9
ЮС 9 / Миколайчик	ПУ	100,0	0	0	0				
ЮС 9 / Гляна	ПУ	100,0	0	0	0				
	СД	7,7	84,6	3,9	3,8	0	88,5	7,7	3,8

Примітка. ПУ – природні (польові) умови, СД – скорочена тривалість світлового дня.

Згідно з теорією генотипічного визначення статі конопель [13] матірка 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 $i_m^n F_m^n$. В обох вихідних форм гамети несуть аутосомні фактори статі AG різної валентності. У даній комбінації схрещування спостерігається неповне (проміжне) успадкування вихідних ознак з помітним переважанням ознаки жіночої статі (до 100 %). Співвідношення матірки та однодомних рослин різне, що залежить від комбінації сполучення генів статі статевих хромосом та аутосомних факторів материнської й батьківської форм, тому точно прогнозувати співвідношення жіночих і однодомних рослин у межах сімей неможливо. Низький рівень успадкування ознаки однодомності, порівняно з ознаками жіночої статі, вказує також те, що в потомстві гібриду не тільки мало однодомних рослин, але в їх суцвіттях чоловічих квіток формується менша кількість, в порівнянні з вихідною батьківською формою. Схема розщеплення даного варіанту: $iiFF / i_m i_m F_m F_m = 100 \% ii_m FF_m$. Отже, у більшості випадків отримуємо одностатеві гібриди, які представлені лише матіркою (М + МОК), гетерозиготною за ознаками дводомної і однодомної статі.

Також може бути вищеплення плосконі (П + ПОК). Цей статевий тип не є результатом взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, як при схрещуванні однодомні коноплі / дводомні, його поява викликана внаслідок спонтанної мутації алелів однодомних конопель у домінантному напрямку при гібридизації. Так, 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 алелей однодомності й відповідно до цього кількість плосконі в потомстві. Частота зазначених мутацій і ступінь активності генів-мутаторів, як було встановлено нашими попередніми дослідженнями [15, 16], дуже залежить від конкретного сорту (материнської чи батьківської форми).

За штучно зміненої тривалості світлового дня у рослин все ж таки наступала генеративна фаза, насіння формувалось і достигало, але тривалість фаз росту і розвитку була дещо скороченою, порівняно з фенологічними фазами у природних умовах, різко змінювалась статева структура гібридів.

По-перше, зменшувався вміст матірки (М + МОК), який коливався в межах від 7,7 (ЮС 9 / Гляна) до 14,3 % (Єрмаківські місцеві / Глесія), по-друге, зростав вміст однодомної фемінізованої матірки і справжніх однодомних фемінізованих рослин, відповідно в межах від 24,1 (ЮС 22 / Глесія) до 84,6 % (ЮС 9 / Гляна) і від 3,6 (Єрмаківські місцеві / Глесія) до 62,1 % (ЮС 22 / Глесія), по-третє, з'явилась плоскінь (П + ПОК), за винятком одного варіанту, хоча і порівняно у невеликій кількості (не більше 3,8 %).

При поєднанні двох факторів впливу – фотоперіоду і видалення точок росту – статева структура досліджуваних гібридів ще більше змістилась у бік чоловічої статі. У даному випадку матірка у невеликій кількості була виявлена лише у двох гібридів, а саме – Єрмаківські місцеві / Глесія (7,1 %) і Єрмаківські місцеві / Миколайчик (3,4%), суттєво збільшився вміст справжніх однодомних фемінізованих рослин з 7,1 (Єрмаківські місцеві / Глесія) до 72,4 % (ЮС 22 / Глесія), у яких суцвіття містить близько половини чоловічих квіток, та рослин плосконі, кількість яких була в межах 3,6–6,9 %. Вміст однодомної фемінізованої матірки в одних випадках зменшувався, а в інших – збільшувався (табл. 2, 3).

Встановлено закономірність, що після видалення апікальних меристем спочатку формуються чоловічі квітки, навіть, у рослин, в яких до травмування були закладені бутони виключно жіночих квіток. Іноді спостерігали формування чоловічих квіток впереміж з жіночими, появу тератологічних квіток на основі обох статей, значне збільшення зони інтерсексуальних квіток тощо (зазначимо, що у однодомних рослин конопель у суцвітті спочатку формуються нормально розвинені чоловічі квітки, потім спостерігається розвиток перехідної зони з інтерсексуальними квітками від чоловічих до нормально розвинених жіночих квіток).

Зміна статевого складу гібридів F₁ М/ОФМ, вирощених в умовах скороченої тривалості світлового дня, порівняно з гібридами, вирощеними в польових умовах (контроль), та ступінь достовірності різниці

Гібрид F ₁	+ або – до контролю, %							
	варіант без видалення точок росту				варіант з видаленням точок росту			
	М + МОК	ОФМ	СОФР	П + ПОК	М + МОК	ОФМ	СОФР	П + ПОК
Єрмаківські місцеві /Глесія	-85,7*	+82,1*	+3,6	0	-92,9*	+82,2*	+7,1*	+3,6
ЮС 22 /Глесія	-36,6*	-28,9*	+62,1*	+ 3,4	-47,0*	-32,3*	+72,4*	+6,9*
Єрмаківські місцеві /Миколайчик	-89,6*	+79,3*	+6,9*	+ 3,4	-96,4*	+72,4*	+17,3*	+6,9*
ЮС 9 /Гляна	-92,3*	+84,6*	+3,9	+ 3,8	-100,0*	+88,5*	+7,7*	+3,8

Примітка. * – достовірно за t-критерієм Стьюдента на рівні значимості 0,05.

Описану вище зміну статевої структури під впливом екзогенних факторів (штучно модифікованих умов вирощування), коли одностатеві гібриди конопель (гетерозиготні за ознаками жіночої і однодомної статі) за фенотипом стають фактично однодомними, містять плоскінь, коли статева структура зміщується у бік чоловічої статі, важко пояснити з точки зору положень теорії генотипічного визначення статі конопель. Така різка зміна статі в онтогенезі гібридів є епігенетично детермінованою. Крім того, встановлено, що індукована таким чином ознака однодомності у даного селекційного матеріалу є спадковою і її можна використати у практичній селекції для прискорення створення сорту однодомної форми.

Висновки. Коноплі посівні є досить чутливими до фотоперіоду, під впливом якого змінюються строки настання і тривалість фенологічних фаз, урожайність. У природних (польових) умовах тривалість світлового дня до настання початку бутонізації становив близько 15–16,30 год, поява бутонів (фази 51-59) і масове цвітіння (фази 60-65) спостерігали при тривалості світлового дня 16,30–16 год. За штучно створених умов, коли до початку бутонізації фотоперіод тривав 14 год, а з появою перших бутонів чоловічих і жіночих квіток був скорочений до 12 год, у рослин конопель генеративна фаза наступала, насіння формувалось і достигало, але тривалість фаз росту і розвитку була дещо скороченою, порівняно з фенологічними фазами у природних умовах, змінювалась статева структура.

Статевий склад гібридів F₁, створених за схемою дводомні коноплі / однодомні і вирощених у польових умовах, переважно був представлений матіркою і невеликою кількістю однодомних рослин. Статева структура зміщувалась у бік жіночої статі. Під впливом скороченої тривалості світлового дня статева структура гібридів зміщувалась у бік чоловічої статі, тобто зменшувався вміст матірки (на 36,6–92,3 %), зростав вміст однодомних статевоїх типів, спостерігалась поява плосконі. При поєднанні двох факторів впливу – фотоперіоду і видалення точок росту – зазначена закономірність проявлялась ще більш чітко. Зміна співвідношення статевоїх типів під впливом фотоперіоду, коли одностатеві гібриди (гетерозиготні за ознаками жіночої і однодомної статі) за фенотипом стають фактично однодомними і проявляється плоскінь, важко пояснити з точки зору положень теорії генотипічного визначення статі конопель, вона є епігенетично детермінованою.

Список використаних джерел

1. Lisson S.N., Mendham N.J., Carberry P.S. Development of a hemp (*Cannabis sativa* L.) simulation model 2. The flowering response of two hemp cultivars to photoperiod. Australian Journal of Experimental Agriculture. 2000. Vol. 40 (3). P. 413–417. DOI: 10.1071/EA99059
2. Hall J., Bhattarai S.P., Midmore D.J. The effects of photoperiod on phenological development and yields of industrial hemp. Journal of Natural Fibres. 2014. Vol. 11 (1). P. 87–106. DOI: 10.1080/15440478.2013.846840
3. Amaducci S., Colauzzi M., Bellocchi G., Venturi G. Modelling post-emergent hemp phenology (*Cannabis sativa* L.): theory and evaluation. European Journal of Agronomy. 2008. Vol. 28 (2). P. 90–102. DOI: 10.1016/j.eja.2007.05.006
4. Hall J., Bhattarai S.P., Midmore D.J. Review of flowering control in industrial hemp. Journal of Natural Fibres. 2012. Vol. 9(1). P. 23–36. DOI: 10.1080/15440478.2012.651848
5. Мигаль М.Д. Експериментальна зміна статі конопель. Суми, 2004. 248 с.
6. Гришко Н.Н. Одновременно созревающая конопля. Новое в сельском хозяйстве. 1937. Вып. 5. С. 4–51.
7. Левченко В.И. Изменение в морфологии цветка конопли под влиянием укороченного дня и травматических повреждений. Сборник научных трудов ВНИИ конопли. 1937. Вып. 5. С. 109–124.
8. Малецкий С.И., Роик Н.В., Драгавцев В.А. Третья изменчивость, типы наследственности и воспроизводства семян у растений. Сельскохозяйственная биология. 2013. № 5. С. 3–29. DOI: 10.15389/agrobiology.2013.5.3rus
9. Малецкий С.И. Эпигенетическая изменчивость пола цветков и создание на ее основе однодомных форм конопли (*Cannabis sativa* L.). Интродукция растений. 2008. № 1. С. 100–113.
10. Малецкий С.И. и др. Репродуктивная биология покрытосеменных растений. Генетический словарь. Новосибирск, 2004. 106 с.
11. Эпигенетика. Отв. ред. Закиян С.М. и др. Новосибирск, 2012. 592 с.
12. Mishchenko S., Mokher J., Laiko I., Burbulis N., Kyrychenko H., Dudukova S. Phenological growth stages of hemp (*Cannabis sativa* L.): codification and description according to the BVCH scale. Žemės ūkio mokslai (Agricultural Sciences). 2017. T. 24 (2). P. 31–36. DOI: 10.6001/zemesukiomokslai.v24i2.3496
13. Мигаль Н.Д. Генетика пола конопли. Глухов, 1992. 212 с.
14. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва, 1973. 336 с.
15. 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.
16. Міщенко С.В., Вировець В.Г. Плоскінь мутантного походження у гібридів дводомних і однодомних конопель. Селекція і насінництво. 2009. Вип. 97. С. 128–136.

References

1. Lisson SN, Mendham NJ, Carberry PS. Development of a hemp (*Cannabis sativa* L.) simulation model 2. The flowering response of two hemp cultivars to photoperiod. Australian Journal of Experimental Agriculture. 2000; 40 (3): 413–417. DOI: 10.1071/EA99059
2. Hall J, Bhattarai SP, Midmore DJ. The effects of photoperiod on phenological development and yields of industrial hemp. Journal of Natural Fibres. 2014; 11 (1): 87–106. DOI: 10.1080/15440478.2013.846840
3. Amaducci S, Colauzzi M, Bellocchi G, Venturi G. Modelling post-emergent hemp phenology (*Cannabis sativa* L.): theory and evaluation. European Journal of Agronomy. 2008; 28 (2): 90–102. DOI: 10.1016/j.eja.2007.05.006
4. Hall J, Bhattarai SP, Midmore DJ. Review of flowering control in industrial hemp. Journal of Natural Fibres. 2012; 9 (1): 23–36. DOI: 10.1080/15440478.2012.651848
5. Myhal MD. Experimental change of hemp sex. Sumy; 2004. 248 p.
6. Grishko NN. Simultaneously ripening hemp. Novoe v selskom hozyaystve. 1937; 5: 4–51.

7. Levchenko VI. Change in the morphology of the hemp flower under the influence of a shortened day and traumatic injuries. *Sbornik nauchnykh trudov VNII konopli*. 1937; 5: 109–124.
8. Maletsky SI, Roik NV, Dragavtsev VA. Third variability, the inheritance types and seed reproduction in plants. *Selskohozyaystvennaya biologiya*. 2013; 5: 3–29. DOI: 10.15389/agrobiology.2013.5.3rus
9. Maletsky SI. Epigenetic variability of the flower floor and the creation on its basis of monoecious forms of hemp. *Introduktsiia roslin*. 2008; 1: 100–113.
10. Maletsky SI et al. Reproductive biology of angiosperms. *Genetic Dictionary*. Novosibirsk; 2004. 106 p.
11. Zakiyan SM et al., ed. *Epigenetics*. Novosibirsk; 2012. 592 p.
12. Mishchenko S, Mokher J, Laiko I, Burbulis N, Kyrychenko H, Dudukova S. Phenological growth stages of hemp (*Cannabis sativa* L.): codification and description according to the BBCH scale. *Agricultural Sciences*. 2017; 24 (2): 31–36. DOI: 10.6001/zemesukiomokslai.v24i2.3496
13. Migal ND. *Genetics of hemp sex*. Gluhov; 1992. 212 p.
14. Dospekhov BA. *Methods of field experience*. Moscow; 1973. 336 p.
15. Mishchenko SV. Dioecious and monoecious hemp hybrids with the inactive mutator gene alleles of monoecious. *Zbirnyk naukovykh prats NNTs Instytut zemlerobstva UAAN*. 2009; 1–2: 206–209.
16. Mishchenko SV, Vyrovets VH. Male mutant plant origin in hybrids dioecious and monoecious hemp. *Sel. Nasinn*. 2009; 97: 128–136.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИ ДЕТЕРМИНИРОВАННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПОЛА В ОДНОПОЛЫХ ГИБРИДОВ КОНОПЛИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ФОТОПЕРИОДА

Мищенко С.В.

Институт лубяных культур НААН, Украина

Конопля посевная (*Cannabis sativa* L.) является достаточно чувствительным к фотопериоду видом.

Цель и задачи исследования – провести сравнительный анализ фенотипического проявления пола в однополых гибридов конопли первого поколения (созданных по схеме двудомная конопля / однодомная), выращенных в полевых и искусственных условиях при сокращенной продолжительности светового дня.

Материал и методы. Исследования проводились на базе Института лубяных культур НААН (г. Глухов, Сумская обл.). Гибридизацию проводили в условиях вегетационного домика с использованием групповых изоляторов по схеме двудомная конопля / однодомная. Родительские формы – местные, селекционные сорта и образцы различных эколого-географических типов. Гибриды F₁ выращивали в полевых условиях и гроубоксе с сокращенной продолжительностью светового дня 12 ч, начиная с фазы начала бутонизации. Фенологические фазы определяли по шкале BBCH. Учет половых типов проводили по классификации и методике Н.Д. Мигалы (1992).

Обсуждение результатов. В естественных (полевых) условиях продолжительность светового дня до наступления начала бутонизации составляла около 15–16,30 ч. Появление бутонов (BBCH 51-59) и массовое цветение (BBCH 60-65) наблюдали при продолжительности светового дня 16,30–16 ч. В искусственно созданных условиях при фотопериоде 12 ч генеративные фаза также наступала, но менялась половая структура гибридов. Половые типы гибридов F₁, выращенных в полевых условиях, были представлены матеркой и небольшим количеством однодомных растений. Половая структура смещалась в сторону женского пола. Под влиянием сокращенной продолжительности светового дня соотношение половых типов гибридов смещалось в сторону мужского пола, то есть уменьшалось содержание матерки (на 36,6–92,3 %), возросло количество однодомных половых типов, наблюдалась появление поскони. При сочетании двух факторов

воздействия – фотопериода и удаления точек роста – указанная закономерность проявлялась еще более четко.

Выводы. Изменение половой структуры под воздействием фотопериода, когда однополые гибриды конопли (гетерозиготные по признакам женской и однодомного пола) по фенотипу становятся фактически однодомными и проявляется посконь, является эпигенетически детерминированным.

Ключевые слова: конопля, пол, гибрид, однодомность, фотопериод, эпигенетика

EPIGENETIC DETERMINED SEX CHANGE OF THE HEMP UNISEXUAL HYBRIDS UNDER THE INFLUENCE OF PHOTOPERIOD

Mishchenko S.V.

Institute of Bast Crops of NAAS, Ukraine

Hemp (*Cannabis sativa* L.) is quite sensitive species to photoperiod.

The aim and tasks of the study were a comparative analysis of the phenotypic expression of sex in unisexual hybrids of the first generation hemp (dioecious hemp / monoecious) grown in field and under artificial conditions of reduced daylight hours.

Material and methods. The studies were conducted on the basis of the Institute of Bast Crops of the NAAS (Glukhov, Sumy region). Hybridization was carried out under conditions of glass house with the use of group isolators according to the scheme of dioecious hemp / monoecious. Local, selection varieties and samples of various ecological and geographical types were parent forms. F₁ hybrids were grown in the field and growers from the beginning of budding phase with a shortened daylight duration of 12 hours. The phenological phases were determined on the basis of the BBCH scale. Sex types were determined by N.D. Migal's (1992) classification and methodology.

Results and discussion. In natural (field) conditions, the duration of a light day before the beginning of budding phase was about 15–16.30 hours. Appearance of buds (BBCH 51-59) and mass flowering (BBCH 60-65) were observed with the duration of daylight at 16.30–16 hours. The generative phase occurred in artificially created conditions with a photoperiod of 12 hours too, but the sexual structure of the hybrids was changed. The sex structure of F₁ hybrids which were grown in the field, was represented with the female plants and a small number of monoecious plants. The sex structure shifted to the female. Under the influence of the shortened daylight hours, the sexual structure of the hybrids shifted to the male, that is, the content of the female plants decreased (from 36.6 to 92.3 %), the content of monoecious sexual types increased. The emergence of male plants was observed. This regularity expression was more clearly when combined with two exposure factors (photoperiod and the removal of growth points). An epigenetically determined change of the hemp hybrids sexual structure occurs under the influence of a photoperiod. The change of the sexual structure under the influence of the photoperiod is epigenetically deterministic; such as unisexual hybrids (heterozygous for the female and monoecious sex) become almost monoecious in the phenotype and contain male plants.

Conclusions. To establish epigenetically determined changes of sex in hemp hybrids under the influence of photoperiod.

Key words: hemp, sex, hybrid, monoecious, photoperiod, epigenetics