

ПРО СПІВВІДНОШЕННЯ СТАТЕВИХ ТИПІВ КОНОПЕЛЬ У ЗВ'ЯЗКУ З ЇХ ЗАПИЛЕННЯМ І ПЛОДОНОШЕННЯМ

Мигаль М.Д., доктор біологічних наук, професор

Лайко І.М., доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

Міщенко С.В., кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

ДОСЛІДНА СТАНЦІЯ ЛУБ'ЯНИХ КУЛЬТУР ІСГПС НААН

Урожайність насіння однодомних конопель тісно пов'язана зі складом статевих типів сорту. Дослідження динаміки цвітіння жіночих і чоловічих квіток статевих типів показало, що високий рівень насінневої продуктивності гіпотетично може забезпечити популяція, яка складається з однодомної фемінізованої матірки та справжніх однодомних фемінізованих рослин з переважанням першої.

Підвищенню насінневої продуктивності конопель надається важливого значення, оскільки насіння їх потрібне не лише як посівний матеріал, але і як сировина для виробництва цінної харчової, технічної і лікарської олії. Урожайність насіння конопель залежить від багатьох зовнішніх і внутрішніх факторів, у тому числі значною мірою визначається співвідношенням статевих типів сорту, а точніше співвідношенням жіночих і чоловічих квіток у їх суцвіттях.

Коноплі з давніх-давен відомі як дводомна форма рослин, популяція яких складається з чоловічих і жіночих особин у співвідношенні, близькому 1 : 1. Сполучення матірки і плосконі – еволюційно прогресивне явище пристосування рослин до умов зовнішнього середовища [1, 2]. Це той випадок, коли одностатеві рослини високоорганізовано спеціалізуються на виконанні властивих для них функцій: плоскінь запилює жіночі квітки, а матірка плодоносить. Проте з огляду на практичне використання конопель дводомна форма виявилась невігдною. У зв'язку з цим вчені доклали багато зусиль для селекції однодомних конопель, у рослин яких чоловічі й жіночі квітки формуються в одному суцвітті. Запилення жіночих квіток здійснюється як в межах одного суцвіття, так і в межах різних рослин сорту-популяції. У теперішній час в Україні вирощують тільки сорти однодомних конопель, що є економічно вигідним [3].

У суцвіттях однодомних конопель формується різне співвідношення жіночих і чоловічих квіток. На основі цієї особливості побудована класифікація статевих типів, яка має теоретичне й практичне значення [4]. До основних статевих типів однодомних конопель відносяться: однодомна фемінізована матірка (ОФМ) – переважання в суцвітті жіночих квіток, справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР) – приблизно однакова

кількість чоловічих і жіночих квіток, однодомна фемінізована плоскінь (ОФП) – переважання чоловічих квіток і фемінізована плоскінь (ФП) – тільки чоловічі квітки. Збільшення чисельності жіночих квіток в популяції статевих типів однодомних конопель, звичайно, підвищує врожайність насіння конопель, але за умов достатньої кількості пилку, здатного запилити всі жіночі квітки. Отже, потрібен певний оптимальний баланс співвідношення квіток протилежної статі в популяції сорту в цілому.

Мета досліджень – показати динаміку цвітіння жіночих і чоловічих квіток статевих типів однодомних конопель у зв'язку з особливостями запилення і плодоношення рослин як важливої передумови формування насінневої продуктивності.

Методика досліджень. Експерименти проводили в польових умовах. На посівах відмічали фенологічні фази розвитку рослин, зокрема визначали фази бутонізації, початок і кінець цвітіння жіночих і чоловічих квіток. Підраховували співвідношення статевих типів. На окремих рослинах досліджували динаміку цвітіння квіток. При цьому чоловічі квітки обліковували щоденно упродовж усього періоду вегетації. Кількість жіночих квіток визначали побічним способом. У зв'язку з тим, що підрахунок жіночих квіток практично неможливий, оскільки вони дуже дрібні й малопомітні, у досліджуваних рослин установлювали кількість насінин, що зав'язались. Різниця між кількістю жіночих квіток і насінин у суцвітті якщо і є, то несуттєві.

У вегетаційному будинку в посудинах вирощували коноплі з метою дослідження впливу кількості пилку і кількості проведених запилень тих самих рослин на їх насінневу продуктивність.

Результати досліджень. Перш за все слід уточнити термін ознаки «співвідношення чоловічих і жіночих квіток у суцвітті», оскільки це є важливим для вивчення досліджуваного нами питання. Фактично даний термін скорочений. Насправді, статеві типи однодомних конопель визначаються не за співвідношенням власне квіток, а за співвідношенням зон суцвіття, зайнятих чоловічими і жіночими квітками. Практично підраховувати квітки конопель проблематично, що було експериментально обґрунтовано нами раніше [4]. Суть цієї аргументації полягає в наступному.

Спостереження показують, що щільність чоловічих квіток у суцвітті значно вища, ніж жіночих, і що ці відмінності обумовлені особливостями біології цвітіння рослин конопель. Чоловічі квітки розвиваються розтягнуто: на одному й тому ж квітконосному пагоні одні квітки оцвітають і осипаються, а інші тільки-но починають розвиватися. Тому на невеликій ділянці суцвіття формується багато квіток. У однодомних конопель на одному квітконосному пагоні поступово розвивається до 20 і більше чоловічих квіток.

Жіночі квітки хоча і закладаються щільно, однак, з ростом пагона проміжок між ними поступово збільшується, що створює оптимальні умови для формування жіночих генеративних органів – від дрібних оцвітин з ледве помітними приймочками до крупним оцвітин зі стиглим насінням, тобто відсутнє явище зміни однієї квітки іншою, розташованою поряд, як це простежується в процесі розвитку квіток чоловічої статі.

За весь період вегетації статеві типи однодомних конопель продукують величезну кількість чоловічих і жіночих квіток (табл. 1). Особливо багато чоловічих квіток, а, отже, і пилку утворюють однодомна фемінізована плоскінь та фемінізована плоскінь (рис. 1). У суцвітті останньої в окремі декади (4, 5, 6, 7) в середньому розкривається 1035–1173 чоловічих квіток щоденно, розкриття квіток спостерігається до фази стиглості сорту. Лінія динаміки цвітіння чоловічих квіток однодомної фемінізованої плосконі значно нижча, у другій половині цвітіння інтенсивність формування чоловічих квіток різко падає, що пояснюється розвитком жіночих квіток.

Таблиця 1 – Кількість жіночих і чоловічих квіток у суцвітті статевих типів однодомних конопель сорту ЮСО-1 і тривалість їх цвітіння (густота рослин 50 x 50 см) [4]

Статевий тип	Загальна кількість квіток з 1 суцвіття, шт.		Тривалість цвітіння квіток, діб	
	жіночих	чоловічих	жіночих	чоловічих
ОФМ	4850	56	60	15
ОФМ	3466	1409	45	36
СОФР	1087	3113	36	53
ОФП	523	10870	21	75
ФП	–	26949	–	88

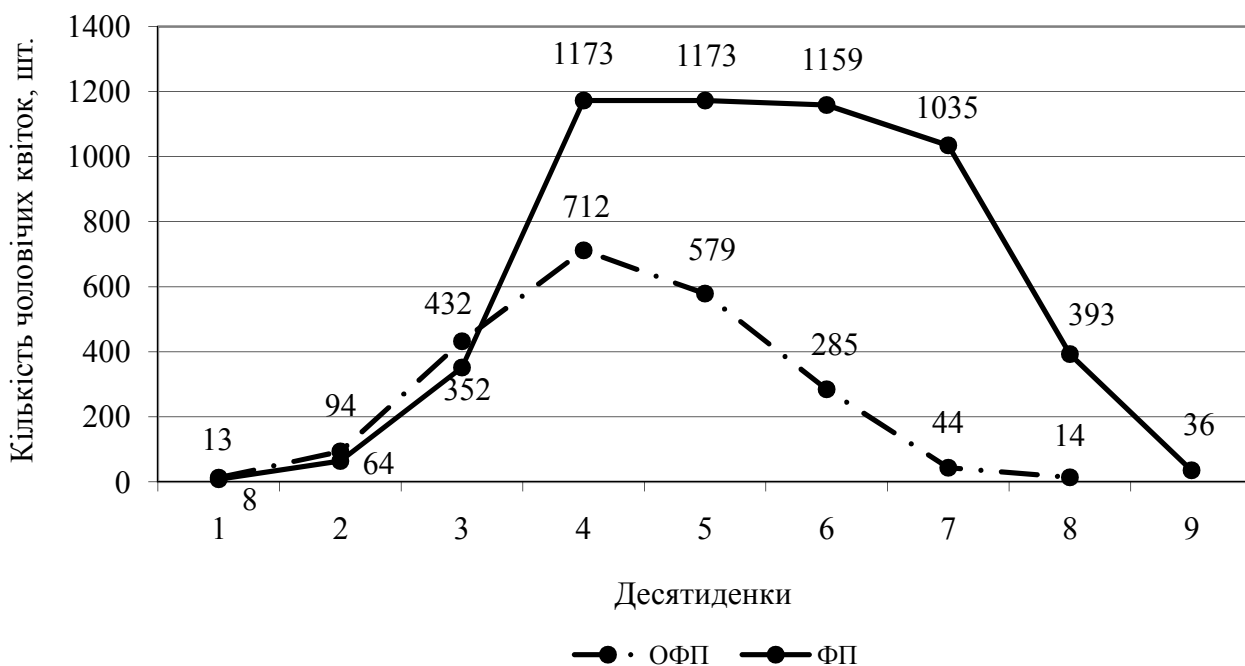


Рис. 1 – Динаміка цвітіння чоловічих квіток однодомної фемінізованої плосконі і фемінізованої плосконі [4]

Чоловічі квітки цвітуть дуже тривало. Якщо у однодомної фемінізованої матірки з малою кількістю чоловічих квіток (56 шт.) тривалість цвітіння становить усього 15 діб, то у фемінізованої плосконі з кількістю чоловічих квіток до 26949 шт. – 88 діб.

Кількість жіночих квіток (насінин) в середньому у суцвітті в межах статевих типів формується набагато менше – від 523 до 4850 шт. і цвітуть вони менш тривалий час – від 21 до 60 доби.

При дослідженні біології цвітіння однодомних конопель актуальним питанням є вивчення динаміки цвітіння жіночих і чоловічих квіток як в межах суцвіття, так і в межах рослин сорту в цілому з метою виявлення особливостей запилення популяції упродовж періоду вегетації [5].

Дані таблиці 2 і рисунка 2 показують, що у рослин однодомної фемінізованої матірки з невеликою кількістю чоловічих квіток першими зацвітають жіночі квітки (20.VI). Чоловічі квітки розкриваються на 6 діб пізніше (26.VI). Даний статевий тип нетривалий час (15 діб) може самозапилюватись (тут і далі мається на увазі перехресне запилення між рослинами однодомної фемінізованої матірки), але в цілому запилюється іншими статевими типами. У однодомної фемінізованої матірки з великою кількістю чоловічих квіток спостерігається одночасне зацвітань квіток протилежної статі, але при цьому чоловічі квітки оцвітають раніше, після чого насіння на них може зав'язатися лише завдяки пилку справжніх однодомних фемінізованих рослин, однодомної фемінізованої плосконі і фемінізованої плосконі.

Таблиця 2 – Динаміка цвітіння статевих типів однодомних конопель сорту Гляна (густота рослин 50 x 5 см, 2006 р.)

Статевий тип	Жіночі квітки		Чоловічі квітки	
	Початок – кінець цвітіння	Тривалість цвітіння, діб	Початок – кінець цвітіння	Тривалість цвітіння, діб
ОФМ	20.VI – 6.VIII	48	26.VI – 11.VII	15
ОФМ	27.VI – 9.VIII	43	26.VI – 29.VII	28
СОФР	8.VII – 11.VIII	34	24.VI – 9.VIII	46
ОФП	3.VIII – 14.VIII	11	25.VI – 15.VII	51
ФП	–	–	24.VI – 16.VIII	53

У справжніх однодомних фемінізованих рослин першими, на 14 діб раніше, розкриваються чоловічі квітки і відцвітають майже одночасно із жіночими квітками, що створює сприятливі умови для підвищення частоти самозапилення цих рослин при одночасному перехресному запиленні пилком здебільшого однодомної фемінізованої плосконі та фемінізованої плосконі. Однодомна фемінізована плоскінь формує небагато жіночих квіток, які запиляються як пилком власної рослини, так і пилком справжніх однодомних фемінізованих рослин і особливо

фемінізованої плосконі. У результаті пізньої появи і пізнього запилення жіночих квіток, насіння однодомної фемінізованої плосконі не завжди дозріває, причому воно дрібніше, порівняно з насінням справжніх однодомних фемінізованих рослин і однодомної фемінізованої матірki. Фемінізована плоскінь продукує тільки чоловічі квітки, пилок яких перехресно запилює рослини всіх без винятку статевих типів. Тривалість цвітіння даного статевих типу найдовша (53 доби).

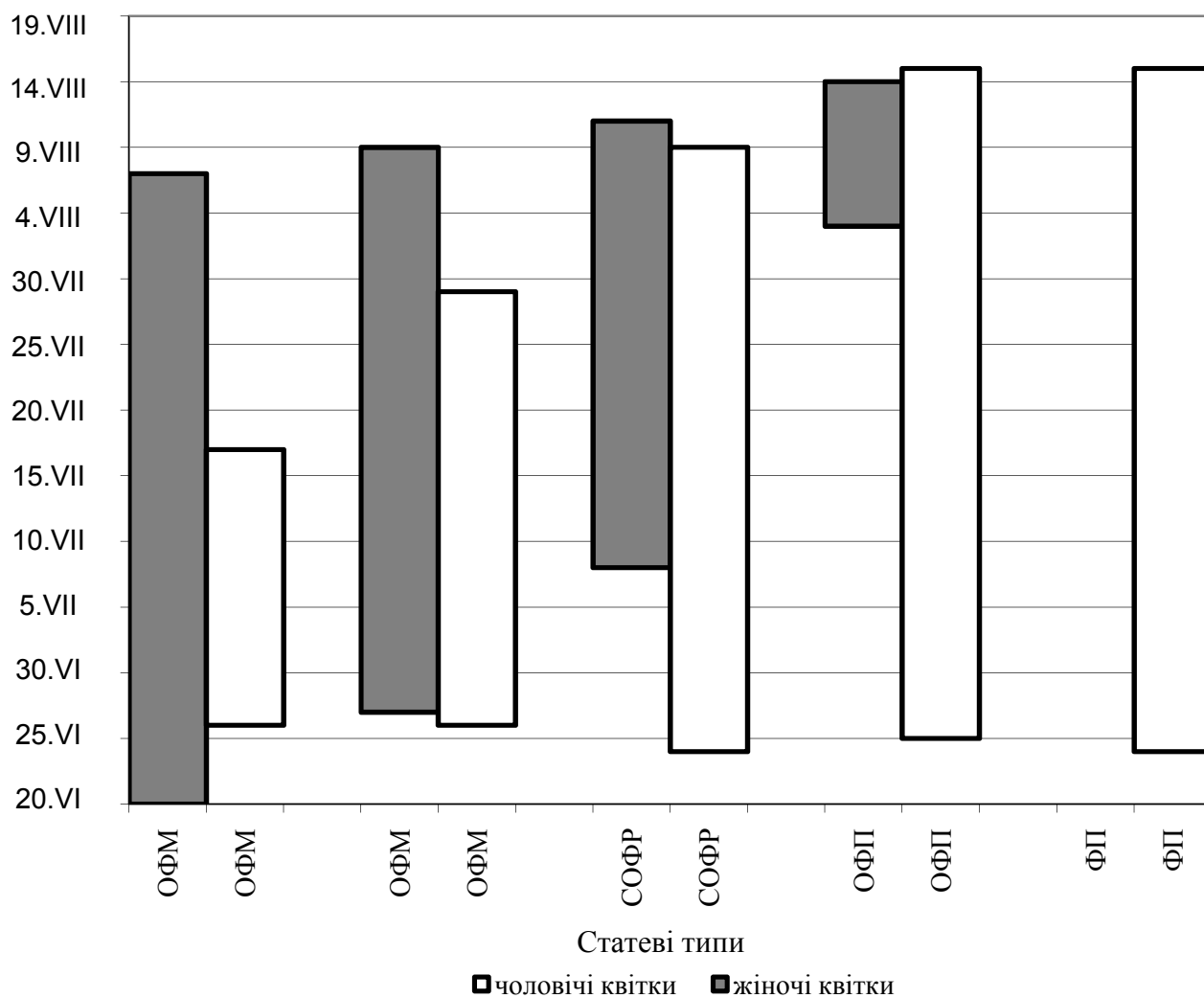


Рис. 2 – Тривалість цвітіння жіночих і чоловічих квіток статевих типів однодомних конопель

Таким чином, вищенаведені дані загалом засвідчують про складну систему самозапилення статевих типів популяції однодомних конопель і перехресного запилення між ними, що суттєво впливає на популяційну мінливість кількісних і якісних ознак рослин, перш за все таких, як вміст волокна, маса насіння, вміст канабіноїдів (при їх наявності в сорті), співвідношення статевих типів та ін.

На рисунку 2 графічно показано календарну динаміку цвітіння п'яти найбільш показових індивідуальних рослин статевих типів, з яких складається популяція сорту Гляна (ОФМ – 89,1, СОФР – 6,5, ОФП – 3,7 і ФП – 0,61%). Отже, в основній масі рослин у суцвітті формується більше жіночих квіток, ніж чоловічих, що важливо для підвищення насінневої продуктивності сорту. Виникає питання: чи забезпечує дана популяція в достатній кількості пилком жіночі квітки упродовж усього періоду вегетації сорту. Відповідь позитивна. Це відбувається особливо завдяки наявності (крім однодомної фемінізованої матірки і справжніх однодомних фемінізованих рослин) однодомної фемінізованої плосконі і фемінізованої плосконі.

Дані показують: популяція однодомних конопель, яка складалась би тільки з рослин однодомної фемінізованої матірки, що є найбільш підходящим варіантом підвищення насінневої продуктивності, не гарантує повного забезпечення жіночих квіток пилком навіть з урахуванням наступної особливості біології цвітіння.

У рослин однодомної фемінізованої матірки тривалість фази цвітіння чоловічих квіток різна. У певній частині рослин чоловічі квітки розкриваються тривалий час, хоча й закінчують цвітіння раніше, ніж жіночі квітки. Однак простежується, що в популяції сорту з різних причин строки цвітіння рослин у межах одного й того ж статевого типу помітно не співпадають (неоднакові мікроумови схожості насіння, росту і розвитку рослин, генетична неідентичність рослин за тривалістю періоду вегетації тощо), у результаті чого, як правило, одні рослини цвітуть раніше, інші – пізніше. Тому загальний період розкриття чоловічих квіток рослин однодомної фемінізованої матірки, як і інших статевих типів, більш подовжений порівняно з окремо взятою рослиною, що у даному випадку є позитивним фактором запилення популяції. Разом з тим відомі й дуже впливові негативні фактори, які більшою-меншою мірою знижують ефективність запилення рослин.

При високій вологості повітря чоловічі квітки розкриваються, але не пилять. Для розкриття пиляків потрібна вологість повітря не вище 50–60%. Оптимальна температура проростання пилкових зерен 22–24 °С. Висока температура знижує життєздатність пилку і швидкість росту пилкових трубок. У польових умовах вивільнений з пиляків пилкок зберігає життєздатність всього до 2 діб. На процес запилення рослин негативно впливає дощ, холод, спека, вітер [4].

За нашими спостереженнями особливо негативно вплинула на запилення рослин конопель посушлива спекотна погода 2010 р., коли тривалий час температура стояла на позначці 30 °С і вище. На рослинах виявлено велику кількість незапліднених жіночих квіток, що зовні виражалось у наявності великої кількості крупних білих приймочок. У спекотну погоду приймочки недостатньо виділяють специфічних речовин, призначених для уловлювання пилкових зерен і стимулювання

їх проростання. У результаті дії негативних умов одержана дуже мала кількість насіння. У селекційних розсадниках навіть за звичайних погодних умов в окремі роки спостерігається нестача пилку, що підтверджується наявністю незапилених приймочок.

Для запилення жіночих квіток з метою підвищення насінневої продуктивності потрібно якомога більше пилку, що пов'язано з особливостями взаємодії пилкових зерен і приймочок. Установлено: пилкові зерна конопель, як і приймочки, виділяють специфічні речовини. При цьому виявлено, що зі збільшенням густоти посіву пилку *in vitro* більше виділяється цих речовин, унаслідок чого підвищується процент пророслих пилкових зерен і швидкість росту пилкових трубок [7]. Наприклад, при посіві малої кількості пилку (10 ± 1 шт. у полі зору мікроскопа) проростає 50% пилкових зерен зі швидкістю росту пилкових трубок 1,34 мкм/год., середньої кількості пилку (50 ± 2 шт.) – 60% і 2,90 мкм/год., великої кількості пилку (100 ± 5 шт.) – 82% і 4,51 мкм/год. (табл. 3).

Таблиця 3 – Вплив густоти посіву пилкових зерен конопель на їх проростання і ріст пилкових трубок

Сорт	Середня густота посіву пилкових зерен, шт.	З них проросло, %	Середня довжина пилкових трубок, мкм	Швидкість росту пилкових трубок, мкм/год.
СОУ	10	50	32,24	1,34
	50	60	69,74	2,90
	100	82	108,28	4,51
ЮС-1	10	50	32,60	1,36
	50	60	68,40	2,85
	100	77	93,58	3,90
Однодомні 2	10	40	29,15	1,21
	50	62	54,75	2,28
	100	72	63,00	2,62

Дану закономірність підтверджено результатами проведення дослідів по гібридизації конопель із застосуванням методу запилення рослин різною кількістю пилку [7, 8]. У вегетаційному будинку в посудинах був здійснений експеримент по запиленню рослин такими способами: одноразова мала кількість пилку, одноразова велика кількість пилку і чотириразове запилення одних і тих же рослин. Рослини материнських форм ізолювали пергаментними ізоляторами для окремих посудин. Сорт СОУ запилювали батьківськими сортами Південні черкаські та Однодомні 2. Пилок збирали в польових умовах. За кількістю насінин, зібраних у середньому з рослини, найкращі результати

дало чотириразове запилення рослин як наслідок нанесення на приймочки великої кількості пилку в міру формування онтогенетично нових жіночих квіток (рис. 3).

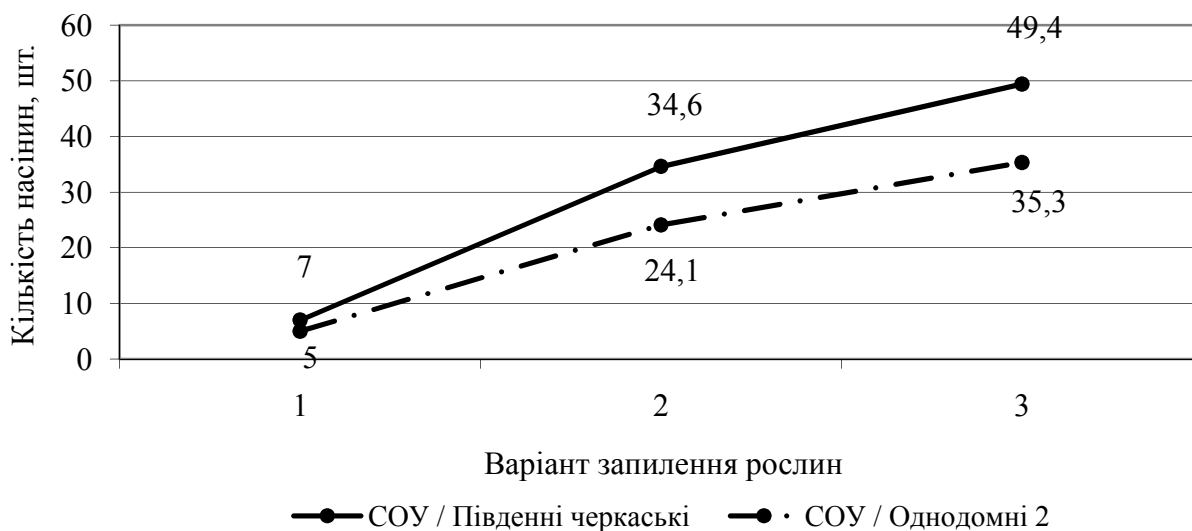


Рис. 3 – Зміна кількості насінин у середньому з однієї рослини у залежності від запилення рослин конопель різною кількістю пилку:

1 – мала кількість пилку; 2 – велика кількість пилку; 3 – чотириразове запилення

Позитивний вплив практичного застосування кількості пилку на врожайність насіння конопель довів А.П. Демкин [9] шляхом застосування додаткового механічного дозапилення посіву (табл. 4).

Таблиця 4 – Підвищення урожайності насіння конопель у результаті застосування додаткового механічного дозапилення посіву [9]

Варіант досліджу	Урожайність за роками, ц/га			Середнє	
	1939	1946	1951	ц/га	Приріст, %
<i>Сорт Н.-Сіверські</i>					
Контроль	7,8	9,4	9,6	8,9	100
Дозапилення	9,2	12,6	12,2	11,3	126,9
Різниця	1,4	3,2	2,6	2,4	+ 26,9
<i>Сорт Південнодостигаючі</i>					
Контроль	8,2	11,6	7,9	9,2	100
Дозапилення	9,2	13,3	9,0	10,5	114,1
Різниця	1,0	1,7	1,6	1,4	+ 14,1

Згідно з результатами цих досліджень, урожайність насіння сорту Н.-Сіверські підвищився на 2,4 ц/га, а сорту Південнодостигаючі – на 1,4 ц/га.

На посіві дводомних конопель додаткову механічне дозапилення проводили 3–4 дні з інтервалом 2–3 дні, починаючи його у фазі цвітіння приблизно 1/3 чоловічих квіток у суцвітті. Роботу здійснювали після того, як спаде роса, шляхом струшування пилку довгою жердиною або натягнутою вірьовкою, котру проносять двоє робітників над посівом, торкаючись верхівок рослин. Особливо ефект даного прийому спостерігається в безвітряну погоду, у роки з частими дощами і низькими температурами.

Ми наводимо позитивні результати по дослідженню різної густоти посіву пилкових зерен на штучному поживному середовищі, різної кількості нанесеного пилку при схрещуванні рослин та при застосуванні додаткового механічного дозапилення рослин аби загострити увагу на необхідності проведення селекції сортів однодомних конопель з урахуванням створення популяції з оптимально збалансованим співвідношенням жіночих і чоловічих квіток, яке забезпечило б високу насінневу продуктивність сорту. Бажання одержати більше насіння шляхом збільшення кількості жіночих квіток у суцвітті завдяки адекватному зменшенню чисельності чоловічих квіток може призвести до значної нестачі пилку з відповідними наслідками. На нашу думку, оптимальним варіантом як з точки зору наявності великої кількості жіночих квіток, так і достатньої кількості пилку для їх запилення є популяція, що складається з однодомної фемінізованої матірki і справжніх однодомних фемінізованих рослин з переважанням перших.

Чоловічі квітки в суцвітті індивідуальних екземплярів справжніх однодомних фемінізованих рослин починають розкриватись раніше чоловічих, а закінчують цвітіння приблизно разом із жіночими квітками. Крім того, зважаючи на неодноразовість проходження фази розкриття чоловічих квіток індивідуальних рослин цього статевого типу популяції, загальний період цвітіння їх значно подовжується, пилку вистачає як для самозапилення справжніх однодомних фемінізованих рослин, так і для запилення однодомної фемінізованої матірki.

Крім того, доведено, що схрещування однодомної фемінізованої матірki зі справжніми однодомними фемінізованими рослинами є досить прийнятним варіантом для отримання збалансованого співвідношення статевих типів у потомстві і забезпечення стабільної ознаки однодомності [6].

З точки зору забезпечення популяції однодомних конопель пилком рослини однодомної фемінізованої плоскої та фемінізованої плоскої не є зайвим, проте вони відносяться до негативних статевих типів, коли ставиться питання про підвищення насінневої продуктивності сорту. А от створення популяцій, які складаються переважно з рослин однодомної фемінізованої матірki з кількістю чоловічих квіток у суцвітті близько 30%, є актуальним напрямом теоретичних досліджень і фактично впровадженим в практику.

Недостача пилку також спостерігається при створенні самозапилених ліній, коли за вихідну рослину взято однодомну фемінізовану матірku з невеликою кількістю чоловічих квіток. Це відбувається як через штучний не зовсім сприятливий мікроклімат під ізолятором, короткий період розкриття

чоловічих квіток і тривалий період цвітіння жіночих, так і через депресію генеративних органів, яка виникає внаслідок близькоспорідненого розмноження. Відповідно незначний вихід насіння маємо і в сортолінійних та лінійних гібридів, синтетичних популяцій. Залишається проблемним питання оптимального підбору статевих типів при створенні селекційного матеріалу таким методом.

Висновки

1. Особливістю однодомних конопель є те, що насіннева продуктивність сорту сильно залежить від складу статевих типів, у суцвітті яких формується різне співвідношення жіночих і чоловічих квіток.

2. Зі збільшенням кількості жіночих квіток підвищується маса насіння з рослини, але зменшується кількість чоловічих квіток, а отже, знижується інтенсивність запилення рослин, що може призвести до значного недобору насіння. Тому потрібен оптимальний баланс співвідношення жіночих і чоловічих квіток популяції, яка формувала би велику кількість жіночих квіток за умови наявності достатньої маси пилку для їх запилення.

3. Дослідження динаміки цвітіння жіночих і чоловічих квіток статевих типів показало, що високий рівень насінневої продуктивності гіпотетично може забезпечити популяція, яка складається з однодомної фемінізованої матірки та справжніх однодомних фемінізованих рослин з переважанням першої.

1. Мигаль М. Д. Експериментальна зміна статі конопель / М. Д. Мигаль. – Суми : Козацький вал, 2004. – 246 с.

2. Мигаль Н. Д. Генетические аспекты эволюции пола конопли / Н. Д. Мигаль // Генетика. – 1991. – Т. 27, № 9. – С. 1561–1569.

3. Вировець В. Г. Селекція / В. Г. Вировець, І. М. Лайко, М. М. Орлов [та ін.] // Коноплі. – Суми : Еллада, 2011. – С. 78–132.

4. Мигаль Н. Д. Генетика пола конопли / Н. Д. Мигаль. – Глухов : Інститут лубяних культур УААН, 1992. – 212 с.

5. Міщенко С. В. Динаміка цвітіння різних статевих типів сучасних сортів однодомних конопель / С. В. Міщенко // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Суми : СОД, 2009. – Вип. 5. – С. 91–100.

6. Міщенко С. В. Фенотиповий прояв ознак статі однодомних конопель у гібридів різних статевих типів / С. В. Міщенко // Селекція і насінництво : міжвідомч. тематичн. наук. зб. – Х., 2010. – Вип. 98. – С. 162–171.

7. Аринштейн А. И. Влияние количества пыльцевых зерен конопли на прорастание, рост пыльцевых трубок и урожай гибридных семян / А. И. Аринштейн, Н. Д. Мигаль // Агробиология. – 1965. – № 1. – С. 151–153.

8. Аринштейн А. И. Влияние опыления конопли на развитие гибридов / А. И. Аринштейн, Н. Д. Мигаль // Лен и конопля. – 1966. – № 11. – С. 26–27.

9. Демкин А. П. Итоги научно-исследовательской работы по изучению важнейших вопросов семеноводства конопли / А. П. Демкин // Труды ВНИИ лубяных культур. – К. : Госсельхозиздат УССР, 1959. – С. 219–236.

О СООТНОШЕНИИ ПОЛОВЫХ ТИПОВ ОДНОДОМНОЙ КОНОПЛИ В СВЯЗИ С ИХ ОПЫЛЕНИЕМ И ПЛОДОНОШЕНИЕМ

Мигаль Н.Д., Лайко И.М., Мищенко С.В.

Урожайность семян однодомной конопли тесно связана с составом половых типов сорта. Исследования динамики цветения женских и мужских цветков половых типов показали, что высокий уровень семенной продуктивности гипотетически может обеспечить популяция, которая состоит с однодомной феминизированной матерки и настоящих однодомных феминизированных растений с преобладанием первой.

About correlation of sexual types of monoecious hemp in connexion with their pollination and fruiting

Myhal M.D., Layko I.M., Mischenko S.V.

The productivity of seed of monoecious hemp is closely related to composition of variety sexual types. Researches of dynamics of female and male flowers of sexual types showed that the high level of the seeds productivity hypothetically can provide population, which consists of monoecious feminized pistillate hemp and real monoecious feminized plants with predominance of the first one.