ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ
ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ ИМЕНИ Н. И. ВАВИЛОВА» (ВИР)

На правах рукописи

ПОРОХОВИНОВА

Елизавета Александровна

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.): СОЗДАНИЕ, АНАЛИЗ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

03.02.07 – Генетика

06.01.05. – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

Д и с с е р т а ц и я

на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант

д.б.н. Н.Б.Брач

Санкт-Петербург – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ 2
ВВЕДЕНИЕ 6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ 13
1.1. Внутривидовая изменчивость и генетические коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.). 13
1.2. Генетика морфологических признаков растений 19
1.2.1. Окраска и форма цветка и семян, вызванная флавоноидами 19
1.2.2. Разнообразие льна по окраске и форме цветка и семян и его генетический контроль 27
1.2.3. Хлорофильная окраска растения 30
1.2.4. Разнообразие льна по хлорофильной окраске растения и его генетический контроль 34
1.2.5. Цитоплазматическая мужская стерильность 35
1.2.6. Карликовость и изменение формы стебля 37
1.3. Основные направления селекции льна 38
1.3.1. Жирнокислотный состав семян льна 48
1.3.2. Полисахариды слизи семян льна 54
1.3.3. Устойчивость льна к ржавчине 59
1.4. Картирование генов льна 61
1.4.1. Формально-генетическое картирование генов льна 61
1.4.2. Молекулярно-генетическое картирование льна 64
1.5. Заключение к главе 1 71
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ 72
2.1. Создание и полевое изучение линий 72
2.2. Скрещивание и изучение гибридов 73
2.3. Оценка устойчивости к ржавчине 73
2.4. Изучение семенной продуктивности и размера семян 74
2.5. Биохимический анализ растворимых полисахаридов семян 74
2.6. Биохимический анализ жирнокислотного состава масла семян 77
2.7. Выделение ДНК и анализ нуклеотидных последовательностей генов 80
2.8. Статистические методы, использованные для анализа биологического разнообразия льна 81
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ 83
3.1. Изучение линий признаковой коллекции по морфологическим признакам 83
3.1.1. Полиморфизм окраски и формы цветка и семян у льна 83

3.1.1.1. Линии с деформированными лепестками 83
3.1.1.2. Линии с недеформированными лепестками 94
Линии с белым венчиком 94
Линии со светло-голубым венчиком 104
Линии с голубым венчиком 105
Линии с синим или фиолетовым венчиком 111
Линии с розовым венчиком 121
3.1.1.3. Линии с измененными тычиночными нитями 127
3.1.1.4. Линии, различающиеся по цвету семян 130
3.1.2. Полиморфизм окраски вегетативных органов у льна 139
3.1.3. Изменение формы стебля у льна 142
3.1.4. Общие закономерности сочетания признаков у льна 144
3.2. Разнообразие линий генетической коллекции по хозяйственно ценным признакам и связь последних с морфологическими признаками 147
3.2.1. Разнообразие по высоте растения и продолжительности фаз вегетационного периода 147
3.2.2. Связь высоты растения и продолжительности фаз вегетационного периода с морфологическими признаками 153
3.2.3. Заключение к главе 3.2 161
3.3. Генетический контроль морфологических признаков льна 162
3.3.1. Гены, контролирующие бледный гипокотиль, белые или почти белые звездчатые цветки и связанные с ними признаки 162
3.3.2. Взаимодействие генов, контролирующих белые или почти белые звездчатые цветки 167
3.3.3. Гены, контролирующие светло-голубые или белые цветки с недеформированными лепестками 169
3.3.4. Взаимодействие генов светло-голубой окраски цветков 176
3.3.5. Взаимодействие генов, контролирующих образование белых или почти белых звездчатых цветков и генов светло-голубой окраски венчика 184
3.3.6. Гены, контролирующие светло-оранжевую окраску пыльников и связанные с ней признаки 192
3.3.7. Взаимодействие генов, контролирующих образование белой и светло голубой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян 194
3.3.8. Гены, контролирующие розовую окраску венчика и связанные с ней признаки 196
3.3.9. Взаимодействие генов, контролирующих образование белой, светло голубой

и розовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян 199
3.3.10. Гены, контролирующие фиолетовую или синюю окраску цветков 202
3.3.11. Гены, контролирующие желтую или светло-желто-коричневую окраску семян .. 207
3.3.12. Взаимодействие генов, контролирующих фиолетовую окраску венчика с другими генами окраски цветка, его деформации, цвета пыльников и семян ... 209
3.3.13. Взаимодействие генов, контролирующих изменение цвета семян с генами окраски венчика, его деформации и цвета пыльников 216
3.3.14. Ген *CSB1*, контролирующий образование ресничек на ложной перегородке коробочки 223
3.3.15. Ген *sgh1*, контролирующий зеленую окраску гипокотиля и его взаимодействие с другими генами морфологических признаков 226
3.3.16. Ген *FP1*, контролирующий складчатость лепестков и его взаимодействие с другими генами 229
3.3.17. Гены, контролирующие хлорофильную окраску растения 229
3.3.18. Взаимодействие генов, контролирующих хлорофильную окраску растения, с генами окраски цветка, его деформации и цвета семян 232
3.3.19. Гены, контролирующие изменение длины и формы стебля 235
3.3.20. Взаимодействие генов, контролирующих форму стебля, с генами окраски цветка, его деформации и цвета семян 236
3.3.21. Взаимодействие гена *CSB1*, контролирующего образование ресничек на ложных перегородках коробочек, с другими генами 240
3.3.22. Цитоплазматическая мужская стерильность и гены-восстановители фертильности пыльцы 247
3.3.23. Совместное наследование генов восстановления фертильности пыльцы при ЦМС и морфологических признаков 255
3.3.24. Заключение к главе 3.3. 261
3.4. Изучение линий генетической коллекции льна по устойчивости к ржавчине (*Melampsora lini* (Pers.) Lev.) 265
3.4.1. Изучение линий льна, контрастных по морфологическим признакам по устойчивости к ржавчине 265
3.4.2. Изучение связи морфологических признаков с устойчивостью к ржавчине 270
3.4.3. Заключение к главе 3.4 274
3.5. Полисахариды слизи семян льна 274
3.5.1. Характеристика линий, участвующих в эксперименте по морфологическим признакам 275

3.5.2. Углеводный состав слизи семян льна, выделенной экспресс методом, и его связь с морфологическими признаками ... 275
3.5.3. Характеристика семян линий льна, участвующих в углубленном эксперименте изучения слизи, по вегетационному периоду, размеру, форме и продуктивности по семенам ... 280
3.5.4. Продуктивность семян по слизи, количеству белка в ней и ее галактозидазной активности у линий льна ... 282
3.5.5. Углеводный состав слизи семян льна, экстрагируемой по стандартной методике . 284
3.5.6. Эксклюзионная хроматография слизи семян льна ... 286
3.5.7. Истинная вязкость полисахаридов слизи семян льна ... 288
3.5.8. Факторный анализ основных признаков семян и слизи из них ... 289
3.5.9. Заключение к главе 3.5 ... 293
3.6. Жирнокислотный состав масла семян льна ... 294
3.6.1. Изменчивость жирнокислотного состава масла семян льна в зависимости от условий среды ... 294
3.6.2. Изменение корреляций между признаками у групп льна, различающихся по уровню линоленовой кислоты в масле семян ... 301
3.6.3. Полиморфизм линий льна по генам низколиноленовости *LuFAD3A* и *LuFAD3B* ... 307
3.6.4. Заключение к главе 4.6. ... 310
ЗАКЛЮЧЕНИЕ ... 311
ВЫВОДЫ ... 313
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ ... 316
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ ... 317
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ... 321
ПРИЛОЖЕНИЯ ... 346

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы и степень ее разработанности. Лен (*Linum usitatissimum* L.) – ценная прядильная и масличная культура. Среди прядильных растений лен-долгунец занимает четвертое место в мире по площади возделывания, а лен масличный – десятое среди масличных (FAOSTAT..., 2017). Геном льна секвенирован в 2012 г. (Wang et al., 2012), но насыщение генетической карты генами с известными функциями идет недостаточно быстро. Это обусловлено слабой проработанностью частной генетики льна с использованием классических методов.

Изучение генетики каждой культуры основывается на генетических коллекциях. У льна такие коллекции созданы в Нидерландах, Франции, США, Украине. ВИР на данный момент обладает самой крупной генетической коллекцией, насчитывающей 523 линии льна.

Широким спектром изменчивости у льна (*L. usitatissimum*) обладают только окраски цветков и семян. В литературе описано около 60 генов, контролирующих эти признаки (Keizer, Metz, 1998), однако тесты на аллелизм между ними не проводились, и для частной генетики льна необходим поиск новых генов и их идентификация с уже известными. Большинство сортов льна морфологически одинаковы, а их ДНК паспортизация не нашла своего официального применения. Поэтому для защиты авторских прав селекционеров актуально выявление морфологических признаков с простым генетическим контролем, не связанных с хозяйственно ценными. У льна-долгунца по данным ГСИ РФ из 60 сортов, допущенных к использованию, только у двух окраска цветков и семян отличается от дикого типа (голубого и коричневого, соответственно), зато у льна-масличного из 33 – более половины имеют измененную окраску цветка и семян (Сорта растений..., 2017). Как правило, желтые семена характерны для льна пищевого назначения, в том числе с низколиноленовым маслом. Это направление в селекции льна заключается в стабилизации масла за счет уменьшения содержания линоленовой кислоты, которая полезна, но быстро окисляется при воздействии кислорода. Биосинтез линоленовой кислоты у льна контролируют два комплементарных гена *LuFAD3A* и *LuFAD3B*, мутации в которых приводят к значительному снижению ее содержания в масле. Известны последовательности этих генов, но образцы, несущие их, запатентованы и не доступны для селекционеров.

Слизь семян льна издавна используют в медицине как обволакивающее средство (Муравьева и др., 2002) и в кулинарии, как пенообразующее (Lipilina, 2009). Сейчас лен возрождается как «зерновая» культура, и изучение углеводного состава его семян поможет выявить ценные генотипы. Третье направление использования слизи льна – создание растительных биокомпозитов, где в качестве армирующего компонента выступает его волокно, а матрицей – слизь из семян (Alix et al., 2008).

Устойчивость к болезням обязательна в селекции льна. Ржавчина (*Melampsora lini* (Pers.) Lev.) – третий по актуальности (после фузариоза и мучнистой росы) патоген льна, но в случае

эпифитотии она наносит наибольший вред. Устойчивость к ржавчине контролируют 6 генов (40 аллелей), что говорит о долгой совместной эволюции и о возможности возникновения новых вирулентных рас гриба (Кутузова, 1994). Как правило, селекционеры льна используют недостаточное разнообразие устойчивых форм, что может спровоцировать возникновение эпифитотии. Поэтому необходимо иметь максимально большое генетическое разнообразие устойчивых к данному патогену форм.

Для любой культуры актуален поиск связи морфологических (визуально детектируемых) с хозяйственно важными, что облегчает массовый скрининг образцов по ценным признакам. Гены с плейотропным эффектом на оба признака имеют практическое значение для селекции. Хорошо изученная генетическая коллекция позволяет быстро выявлять закономерности сочетания количественных и качественных признаков.

Цель и задачи исследования.

Цель работы – создать генетическую коллекцию льна *L. usitatissimum*, на ее базе изучить наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков, разработать основные направления практического использования генетической коллекции льна в генетических и селекционных исследованиях.

Для реализации этой цели были поставлены следующие задачи:

1. На базе коллекции генетических ресурсов растений ВИР создать инбредные линии льна, константные по морфологическим и хозяйственно ценным признакам, охватывающие максимально возможное разнообразие вида *L. usitatissimum*.
2. Выявить и изучить наследование генов, контролирующих различные морфологические признаки, определить их хозяйственную ценность или нейтральность. Из гибридных популяций отобрать линии, гомозиготные по нескольким генам морфологических признаков. Провести тесты на аллелизм между генами, контролирующими сходные фенотипы.
3. Изучить полиморфизм линий льна по биохимическим и реологическим показателям слизи семян и жирнокислотному составу их масла. Определить корреляции внутри каждой группы признаков.
4. Разработать ДНК маркеры для идентификации аллелей генов *LuFAD3A* и *LuFAD3B* низколиноленовых линий льна, имеющихся в генетической коллекции ВИР.
5. Установить ассоциацию морфологических признаков, генотипа и родословной линий с проявлением хозяйственно ценных признаков (высоты растения, продолжительности фаз вегетационного периода, углеводного состава слизи семян, устойчивости к ржавчине).

Научная новизна. Создана генетическая коллекция, включающая 317 инбредных линий. Впервые в одной коллекции идентифицирован 41 ген, контролирующий морфологические признаки льна, 8 из которых характеризуются множественным аллелизмом. Описано шесть

ранее не известных генов. Установлено взаимодействие генов между собой. Выявлены 4 группы сцепления.

Впервые предложена схема взаимодействия генов, контролирующих морфологические признаки льна. Она включает 6 групп (основные гены, влияющие на несколько частей цветка и семена; гены, работающие только в семенах; гены, определяющие окраску пыльников; восстановители фертильности пыльцы при ЦМС; усилители окраски цветка; гены, контролирующие биосинтез хлорофиллов) и 5 отдельных генов *cs1* (*curly stem 1*), *dw1* (*dwarf 1*), *CSB1* (*Ciliated Septa of the Boll 1*), *sgh1* (*sunburn green hypocotyl 1*), *FP1* (*Folded Petals 1*). Предложенная схема взаимодействия генов льна на данный момент является наиболее детальной.

Впервые на большой выборке (33 линии) с использованием экспресс метода изучен полиморфизм углеводного состава слизи семян и более подробно – полисахаридный и белковый состав слизи и ее реологические свойства у 18 линий. Установлены корреляции этих признаков между собой и с другими хозяйственно ценными характеристиками.

Впервые установлено, что у средне- и низколиноленовых линий из-за резкого снижения синтеза линоленовой кислоты непропорционально меняется соотношение всех жирных кислот в масле, что подтверждается их общим факторным анализом и корреляционным анализом каждой из групп высоко- средне и низколиноленовых линий. Выявлено достоверное влияние генотипа и места выращивания на содержание пальмитиновой, олеиновой и линоленовой кислот в масле семян льна, а также его йодное число. При эколого-географических испытаниях линий льна показано, что погода в год выращивания может быть более значима, чем географические условия, что не согласуется с данными других авторов.

Впервые показана возможность использования рангового критерия U Манна-Уитни для выявления ассоциации морфологических признаков, генотипа и родословной линий с хозяйственно ценными признаками (продолжительность фаз вегетационного периода, высота, углеводный состав слизи семян, устойчивость к ржавчине).

Теоретическая и практическая значимость работы. Создана и изучена по морфологическим и хозяйственно ценным признакам генетическая коллекция льна, включающая 317 инбредных линий. В коллекции представлена большая часть известного в мире биологического разнообразия льна по исследуемым признакам. У 73 линий с помощью классического генетического анализа изучен контроль морфологических признаков. 60 линий – гомозигот по нескольким генам морфологических признаков создано в результате длительного отбора из гибридов от скрещивания контрастных линий.

Идентифицированы 3 системы ЦМС и 7 генов восстановителей фертильности, установлено их взаимодействие с морфологическими признаками. Выявлено разнообразие линий льна по жирнокислотному составу масла семян и его зависимость от условий среды. У

контрастных форм уровень пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот различался более чем в два, линолевой – в 6, линоленовой в 12, а соотношение линолевой и линоленовой в – 60 раз. Из 267 линий, различающихся по морфологическим признакам, выявлено 117 полностью устойчивых к ржавчине (*M. lini*).

С использованием критерия U Манна-Уитни показано, что линии, гомозиготные по гену *s1* (*star 1*), более высокорослы и поздно зацветают; *wf1* (*white flower 1*) – скороспелые; f^e и *dlb1 (dilution blue 1)* – высокорослые и скороспелые; *ysed2* (*yellow seed 2*) – позднеспелые; *ygp1* (*yellow green plant 1*) – более высокорослые, поздно зацветающие, но быстрее созревающие после цветения. Установлено, что гибриды, в родословной которых имеются линии гк-65 и 109 – более скороспелые; гк-124 – более высокорослые, быстро созревающие и скороспелые; гк-1, 2, 124 – более высокорослые и скороспелые; гк-221 – поздно зацветающие, но быстро созревающие и др.

Показано, что у желтых семян достоверно выше содержание ксилозы и фукозы и ниже – пектинов, гомогалактуронанов, галактуроновой кислоты. Линии, рецессивные гомозиготы по гену *s1*, имеют достоверно больше глюкозы, арабиноксиланов, арабинозы и ксилозы и меньше галактозы, пектинов, рамнозы и галактуроновой кислоты, чем доминантные гомозиготы.

Три группы линий: с синим венчиком, деформированными тычиночными нитями, гомозиготные по гену *CSB1,* более других устойчивы к ржавчине. Все линии, в родословной которых присутствует линия гк-132, абсолютно устойчивы к ржавчине.

Разработаны CAPS маркеры для идентификации аллелей гена *LuFAD3A*. Установлено, что все имеющиеся в коллекции ВИР низколиноленовые формы несут одинаковую мутацию (замену) в первом экзоне этого гена. Тест-система (Vrinten et al., 2005), разработанная для мутации в первом экзоне гена *LuFAD3B* генотипа 593-708, может быть применена и для идентификации мутации во втором экзоне у линии гк-391 и др. С использованием этих маркеров отобраны средне- и низколиноленовые гибриды от скрещивания гк-391 х гк-109, гомозиготные по обоим генам и созревающие на 8-10 дней раньше родительской низколиноленовой линии гк-391.

Методология и методы исследования. Основным методологическим подходом при создании линий были индивидуальная изоляция и стабилизирующий отбор (Пороховинова и др., 2011, 2012). Для унификации многолетних данных использовали метод приведенных средних к раннеспелому сорту стандарту (Брач, Пороховинова, 2011). Идентификацию генов морфологических признаков проводили с помощью классического генетического анализа. При изучении наследования количественных признаков (карликовость, стерильность) окончательное разделение на фенотипические классы проводили с применением дискриминантного анализа (Пороховинова и др., 2013).

Устойчивость к ржавчине изучали на искусственном инфекционном фоне по стандартной методике (Кутузова и др., 2015). Жирнокислотный состав масла (Пороховинова и др., 2016) и моносахаридный состав слизи семян определяли с помощью газовой хроматографии, физико-химические свойства слизи оценивали с помощью вискозиметра и эксклюзионной хроматографии по стандартным методикам (Pavlov et al., 2014).

Выделение ДНК проводили по методике Злотиной и др. (2012). Для ПЦР анализа нуклеотидных последовательностей использовали программы BLAST, MEGA7 и idtdna (Пороховинова и др., 2019).

Взаимодействие между хозяйственно ценными признаками изучали с помощью корреляционного и факторного анализов. Для оценки влияния генотипа и условий среды на проявление признаков использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Долю влияния фактора (η^2, %) вычисляли по Фишеру. Для выявления выделившихся образцов использовали критерий достоверной значимой разницы Тьюки. При сильном отклонении распределения признака от нормального использовали непараметрическую статистику. Результаты обрабатывали с помощью MS Excel 2007 (первичная статистика, метод χ^2), Statistica 7.0 (дисперсионный, факторный, дискриминантный анализ, t-критерий Стьюдента, непараметрическая статистика), SPSS13 (непараметрическая статистика). Для определения влияния морфологических признаков льна на хозяйственно ценные использовали ранговый критерий U Манна-Уитни и t-критерий Стьюдента (Наследов, 2012; StatSoft, Inc., 2013).

Положения, выносимые на защиту:

1. Создана генетическая коллекция, насчитывающая 317 инбредных линий льна, константных по морфологическим признакам, высоте растения, продолжительности фаз вегетационного периода, устойчивости к ржавчине, которая является уникальным материалом для исследования.
2. Морфологические признаки льна контролируются не менее чем 40 генами. Система взаимодействия этих генов состоит из 6 групп и 5 отдельных генов.
3. 117 линий льна полностью устойчивы к ржавчине. Линии с синим венчиком, деформированными тычиночными нитями, гомозиготные по гену *CSB1* и имеющие в родословной гк-132, более других устойчивы к ржавчине.
4. Линии льна, представленные в генетической коллекции ВИР, обладают широким полиморфизмом по биохимическим и реологическим характеристикам слизи семян. Существует тесная связь между большинством из этих признаков.
5. Линии льна, представленные в генетической коллекции ВИР, обладают широким полиморфизмом по жирнокислотному составу масла семян. Существует тесная связь между содержанием большинства жирных кислот, а также зависимость их соотношения от

погодных условий. При резком снижении содержания линоленовой кислоты соотношение других жирных кислот меняется непропорционально.

6. Созданные CAPS-маркеры генов *LuFAD3A* и *LuFAD3B*, контролирующих биосинтез линоленовой кислоты, позволяют отбирать гомозиготные низколиноленовые формы у гибридов от скрещивания наиболее распространенных сортов пищевого назначения.

Апробация результатов работы. Результаты работы были представлены на международных и всероссийских съездах, симпозиумах, конгрессах, конференциях, в том числе: Bast fibrous plants today and tomorrow, breeding, molecular biology and biotechnology beyond 21st century (St. Petersburg, 1998); II съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Санкт-Петербург, 2000); Second global workshop bast plants in the new millennium (Borovets, Bulgaria, 2001); FAO workshop of the FAO European co-operative research network on flax and other bast plants dedicated to the 60th anniversary of AGRITEC Ltd. (Sumperk, Czeck Republic, 2002); International conference of FAO/ESCORENA European cooperative research network on flax and other bast plants “Flax and allied fibre plants for human welfare” (Cairo, Egypt, 2003); «Innovative technologies for comfort» FAO/Escorena European cooperative research network of flax and other bast plant (Arad, Romania 2007); Международной научной конференции «Генетика и биотехнология на рубеже тысячелетий», посвященной 45-летию основания Института генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси (Минск, Беларусь, 2010); Международном научно-практическом семинаре «Роль льна в улучшении среды обитания и активном долголетии человека» (Тверь, 2012); III Вавиловской международной конференции «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире» (Санкт-Петербург, 2012), VI съезде ВОГиС (Ростов-на-Дону, 2014); Международной научной конференции «Генетические ресурсы растений – основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни» (Санкт-Петербург, 2014); II Международной научной конференции «Проблемы эволюции и систематики культурных растений» (Санкт-Петербург, 2014); Международной конференции «Генофонд и селекция растений», посвященной 80-летию СибНИИРС. (Новосибирск, 2016); IV Вавиловской международной конференции «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире» (Санкт-Петербург, 2017); IV международной научно-практической конференции ИЦиГ СО РАН «Генофонд и селекция растений» (Новосибирск, 2018).

Публикации. Общее число работ по теме диссертации, включая сборники трудов конференций, составляет 61, в том числе 18 статей в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Личный вклад автора заключается в выполнении основного объема теоретических и экспериментальных исследований по теме данной работы, включая анализ известных в литературе данных, планирование и проведение экспериментов, фенотипирование и генотипирование линий, анализ и обработку полученных данных. Диссертационная работа

является результатом исследований, проведенных автором в ВИРе в 1993-2018г., а также в университете г. Руана (Франция, 2006-2012гг.).

150 линий генетической коллекции, изученные в данном исследовании, создано лично автором, 18 – сотрудниками отдела генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (ГР МПК) Н.Б. Брач, и С.Н. Кутузовой, остальные – результат совместной работы. 9 линий получено из Украинского института масличных культур и 8 из Агритека (Чехия).

Биохимический анализ слизи семян льна проводили в университете г. Руана под руководством C. Morvan. Автор лично выполнял экспресс анализ. В подробном эксперименте автор участвовал в постановке опытов, изучении морфологических признаков и анализе результатов. Экспериментальная работа проводилась в той же лаборатории А.В. Павловым (экстракция и биохимический анализ), F. Paynel (галактозидазная активность) и C. Rihouey (физико-химическая оценка). Анализ жирнокислотного состава масла семян осуществляла Т.В. Шеленга (лаб. биохимии ВИР).

Выделение ДНК и анализ последовательности гена *LuFAD3B* проведен совместно с лабораторией генетической эрозии ВИР (рук. Е.К. Потокина), анализ генов *LuFAD3A* и *LuFAD3B* – совместно с кафедрой генетики и биотехнологии СПБГУ (рук. Т.В. Матвеева).

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 370 страницах печатного текста, содержит 107 таблиц и 46 рисунков. Состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, результатов исследования и их обсуждения, заключения, выводов, приложения и списка цитированной литературы, содержащего 331 источник.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность д.б.н. С.Н. Кутузовой, и д.б.н. В.А. Гавриловой за ценные советы и рекомендации при подготовке рукописи диссертационной работы. Благодарю научного консультанта д.б.н. Н.Б. Брач за помощь в написании диссертационной работы, к.б.н. Т.В. Шеленгу – за проведение жирнокислотного анализа семян, д.б.н. Е.К. Потокину и д.б.н. Т.В. Матвееву за помощь в анализе ДНК, к.с.-х.н. А.А. Санина за помощь в географическом изучении льна. Выражаю благодарность проф. C. Morvan, проф. S. Marrais, проф. P. Lerouge, за организацию трех стажировок, д-ров O. Soret-Morvan, A. Schaumann, F. Paynel, C. Rihouey, S. Alix, L. Callasse, за помощь и сотрудничество. Искреннюю благодарность за помощь на разных этапах работы автор адресует сотрудникам отдела ГР масличных и прядильных культур к.с.х.н. А.В. Павлову, к.с-х. н. А.Г. Дубовской, к.б.н. Л.П. Подольной, Е.О. Мигачевой, Л.Г. Макаровой, а также сотрудникам кафедры генетики и биотехнологии СПБГУ д.б.н., проф. Л.А. Лутовой и к.б.н. И.С. Бузовкиной.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Внутривидовая изменчивость и генетические коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.)

Изучение генетики вида начинается обычно с выявления форм, устойчиво различающихся по проявлению какого-либо признака или комплекса признаков (Смирнов, 2005). Дальнейший генетический анализ раскрывает как наследование изучаемого признака, так и генотип линий, участвующих в скрещивании, т.е. их маркируют не только фенотипически, но и генотипически, определенными генами. Параллельно с выявлением наследования отдельных генов, ведут поиск сцепления между ними.

Сейчас нет точного определения термина “генетическая коллекция”. Ее представляют как “совокупность образцов и линий, каждый из которых отличается от условного стандарта «дикого типа» изменением одного или нескольких признаков, включая характеристики кариотипа” (Смирнов, 2005). Другие говорят о ней, как о “совокупности мутантов, линий и сортов с идентифицированными аллелями генов, или комбинациями аллелей, контролирующими морфологические, биохимические, физиологические и др. признаки, формы с измененным кариотипом, библиотеки геномов” (Митрофанова, 1993; Коваль, 1993), выделяя отдельно признаковые коллекции – набор константных по фенотипу инбредных линий (Митрофанова, 1994; Коваль, 1993), т.е. различия касаются еще не исследованных генетически фенотипически константных форм. На наш взгляд правильным является первое определение, но второе удобней для работы с коллекцией.

Лен – космополит, возделывается на всех континентах кроме Антарктиды (Кутузова, 1998). Первым находкам волокна льна, использовавшимся на веревки, около 30 тысяч лет (Kvavadze et al., 2009). Его окультуривание началось за 7000 лет до н.э. (Jeist, Bakker-Herres, 1975 цит. по Diederichsen, Hammer, 1995), а за 5000 лет до н.э. он уже использовался как на волокно, так и на семена в пищу и для технических целей (Писарев, 1937).

Вид *Linum usitatissimum* L. (2n=30) морфологически и биохимически однороден и слабо изучен (табл. 1). К моменту написания данной работы описано только около 80 «менделевских» генов, отвечающих за различные признаки, но тесты на аллелизм между ними не проводились (табл. 2, 3, 5, Brutch, Porokhovinova, 2003). Мы попытались классифицировать их, исходя из фенотипического проявления. Больше всего известно генов, контролирующих окраску цветка и семян, однако, несмотря на то, что изучение этих признаков было начато в конце 19 века (Hoffman, 1875, цит. по Tammes, 1928), до сих пор нет полной картины их генетического контроля.

Таблица 1 – Полиморфные морфологические признаки льна

Признак		Возможные проявления	Источник[1]
Растение	Тип	Долгунец, межеумок, кудряш, крупносемянный, стелющийся, прыгунец	2
	Карликовость	Нет, есть	11

Признак		Возможные проявления	Источник[1]
	Окраска хлорофильная	Зеленая, желто-зеленая, желтая и др.	табл.5
	*Окраска антоциановая	Есть, нет	10
Гипокотиль	*Окраска антоциановая	Отсутствует, слабая, средняя, сильная	2
	Толщина	Тонкий, средний, толстый	9
Семядоли	Форма	Округлая, овальная, удлиненно-овальная	2
	Размер	Мелкие, средние, крупные	2
Стебель	*Общая высота	Очень низкий, низкий, средний, высокий, очень высокий	2
	*Техническая длина	То же	2
	Ветвление от основания	Есть, нет	9
	*Форма стебля	Прямой, многократно изогнутый	12
	Пониклость верхушки стебля	Прямая, полупониклая, пониклая	9
	Толщина (диаметр в средней части)	Тонкий, средний, толстый	2
	Сбежистость (отношение диаметров в верхней и нижней части стебля)	Сильная, средняя, слабая	2
	Облиственность (длина междоузлия)	Низкая, средняя, высокая	2, 9
	*Число листьев	Мало, средне, много	9
	*Окраска хлорофильная	Зеленая, желто-зеленая и др.	табл.5
	Окраска антоциановая	Есть, нет	2
Лист	Длина	Короткий, средний, длинный	9
	Ширина	Узкий, средний, широкий	9
	Форма	Ланцетный, широколанцетный, овальный и др.	2, 9
	Окраска хлорофильная	Зеленая, желто-зеленая, светло-зеленая, темно-зеленая, желтая, белая, полосатая, пятнистая и др.	табл.5
	Окраска антоциановая	Нет, есть	3
	Опушение	Без опушения, опушение снизу, опушение обеих сторон листа	9
Цветок	Форма	Открытый, открыто-раздельный, звездчатый	2
	*Степень раскрытия	Открытый, колокольчатый, полусвернутый, свернутый	2
	*Диаметр	Мелкий, средний, крупный	2
	Соотношение размеров тычинок и пестиков	На одном уровне, рыльца выше тычинок, тычиночные нити отогнуты, укороченные пестики и тычиночные нити, укороченные пестики	9
	Заостренность чашелистиков	Длинно-заостренная, промежуточно-заостренная, коротко-заостренная, тупая	9
	Выступание чашелистиков за пределы коробочки	Слабое, среднее, сильное	9
	Крапинки на чашелистиках	Отсутствуют, немного, средне, обильные	8
	Прозрачный край чашелистиков	Есть, нет	9
	Форма лепестков	Округлые, эллиптические, удлиненно-эллиптические	2
	Ширина лепестков	Очень узкие, узкие, широкие	2
	Форма края лепестков	Ровный, крупногородчатый, зазубреный и др.	2, 9
	*Окраска лепестков	Белая, бледно-голубая, голубая, синяя, розовая, фиолетовая и оттенки	2
	Окраска конуса лепестков в бутоне	То же	8, 10
	*Равномерность окраски лепестков	Равномерная, край окрашен сильнее, край окрашен слабее	10
	*Окраска жилок лепестков	Белая, голубая, розовая, фиолетовая	2
	*Сложенность лепестков	Плоские, слабо сложенные, сложенные	9
	*Гофрированность лепестков	Гладкие, слабо гофрированные, гофрированные	9
	*Окраска тычиночных нитей	Белая, голубая, синяя, розовая, фиолетовая	2
	*Деформированность тычиночных нитей	Нет, есть	4, 5
	*Окраска пыльников	Голубая, синяя, розовая, кремовая, оранжевая; белая	2
	Окраска пыльцы	Голубая, серая, желтая; голубая и желтая одновременно	
	*Стерильность пыльцы	Отсутствует, частичная, полная	2, 4
	*Окраска столбиков	Белая, голубая, синяя, розовая, фиолетовая	2
	*Окраска рылец	Белая, голубая, розовая, фиолетовая	2
	*Проявление окраски цветка в кислоте	Есть, нет	10
Соцветие	Длина	Кроткое, среднее, длинное	2
	Форма	Раскидистое, среднесжатое, сжатое	2
Коробочка	Величина	Мелкая, средняя, крупная	2

Признак	Возможные проявления	Источник[1]
Длина	Длинная, средняя, короткая	2
Ширина	Широкая, средняя, узкая	2
Форма	Шаровидная, сплюснутая, цилиндрическая,коническая	2
Форма базальной части	Выпуклая, прямая, вогнутая	10
*Растрекиваемость	Отсутствует, слабая, средняя, сильная, очень сильная	2
Ширина перегородок	Широкая, узкая	13, 9
*Наличие ресничек на перегородках коробочек	Отсутствуют, немного, есть	13, 6
Легкость обмолота	Трудно-, средне-, легко- обмолачиваемые	1
Ребристость коробочки	Слабо ребристая, ребристая, сильно ребристая	13, 9
Окраска антоцианом созревающих коробочек	Нет, слабая, сильная	13, 9
Семена *Окраска	Желтая, оливковая, пестрая, бурая, коричневая, темно-коричневая; умбровая, пятнистая красно-желто коричневая, пятнистая коричнево-желтая, пятнистая желтая - темно-желтая	1, 2, 7, 8, 10
Край семени	Однородный, более светлый	8
*Размер = масса 1000 семян	Мелкие, средние, крупные, очень крупные	2
Форма сверху	Округлые, овальные, удлиненно-овальные	9
Форма сбоку	Двояковыпуклые, выпукло-вогнутые	9

[1] - Вавилов, 1987[1], Международный классификатор СЭВ, 1989[2], Поляков 2000[3], Рыкова, 1979[4], Bateson, Gairdner, 1921[5], Keizer Metz, 1993 [6], Plonka, 1951 [7], 1956 [8], Rosenberg et al., 1979 [9], Tammes, 1928 [10], Пороховинова и др. 2013 [11], Tejklova, 2002 [12], Эллади, 1940 [13].
* - Генетический контроль изучался.

С развитием молекулярно-генетических исследований у льна описано множество генов, которые группируются по функции или типу контролируемых ими белков. В большинстве случаев для этого служит транскриптомный анализ и созданные на его основе библиотеки кДНК (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucest/?term=linum+usitatissimum). Для многих генов найден молекулярный полиморфизм, одновременно с этим изменение функции их продуктов, как правило, не изучается. Часто гены не отделяются от родственных им псевдогенов. Все это приводит к ложному представлению о достаточной изученности, хотя на самом деле появился еще один «количественный признак». Так, например, хорошо изученные гены, кодирующие целлюлозсинтазы *(CesA*), не привели к выявлению конкретных ассоциаций с хорошим качеством волокна.

Таблица 2 – Признаки льна и гены, контролирующие их

Группа признаков	Гены льна и контролируемые ими признаки	Источник[1]
Признаки жизнеспособности:		
Полная летальность	*sl1, sl2* – комплементарные гены, летальные для всходов, дают хлорофильную недостаточность	18
	albina – белые семядоли, летален для всходов	9
Снижение жизнеспособности	Многие гены хлорофильной недостаточности	табл.5
Морфологические признаки:		
Окраска гипокотиля,стебля,листьев антоцианами	p^{b1} – подавление синтеза антоцианов во всем растении	22, 23
Опушение и восковой налет	*H* –наличие ресничек на перегородках коробочек	17,
	S – наличие ресничек на перегородках коробочки, неполное доминирование	18
Изменение формы вегетативных органов	Не известны	
Кустистость	Не известны	
Нарушение морфогенеза	*Po* – допускает развитие близнецовых эмбрионов	17
	Am – увеличивает процент близнецовых зародышей	
Ядерные хлорофильные мутации	~12 генов	табл.5
Мутации в хлоропластном геноме	Не известны	
Окраска и форма соцветия, цветка, плода	~ 60 генов окраски и формы цветка и цвета семян.	табл.3,

Группа признаков	Гены льна и контролируемые ими признаки	Источник[1]
и семян	Гены, обуславливающие изменение формы семян, окраски и формы соцветия и коробочек не известны	4
Изменение формы стебля	*cs1* – кудрявый стебель. Неполное доминирование	27
Мерные признаки:		
Карликовость и другие признаки высоты	*dw1* – полудоминантный ген карликовости	5
Продолжительность фаз вегетационного периода	Полигенный контроль	3
Типы развития и фотопериодическая реакция	Не известны	
Биохимические признаки:		
Запасные белки	Не известны	
Ферменты	*Ap1, Ap2* (не сцеплены) – кислая фосфатаза	29, 14
	CO1 - CO3 – цитохромоксидаза	29
	Dia1 – диафораза	14
	GDH1, GDH2 (не аллельные) – глютаматдегидрогеназа	29
	GOT1 - GOT3 – аспартатаминотрансфераза	29
	Pgd1 – 6 фосфоглюконат дегидрогеназа	29
	Pgm1 – фосфоглюкомутаза	14
	SKDH1, SKDH2 – шикимат дегидрогеназа	29
	SOD1-SOD3 – супероксиддисмутаза	14
Антипитательные вещества	Не известны	
Ингибиторные вещества	Не известны	
Жирнокислотный состав масла	*ln1, ln2* – низкий процент линоленовой кислоты в масле	15
	ln1 (*LuFAD3A)*– 12 аллелей; только 3 дают низкий %,	28
	ln2 (*LuFAD3B*) – 18 аллелей; только 3 дают низкий %	28
	Не названный рецессивный ген высокого йодного числа	3
	Не названный ген высокого содержания пальмитиновой кислоты с неполным доминированием	8
	LuSAD2A, LuSAD2B – стеарил десатураза 2, много аллелей, но изменение функции нет.	28
	LuFAD2A, LuFAD2B – десатураза жирных кислот 2, много аллелей, но изменение функции нет.	28
	dgat1, dgat2 – образование диацилглицеролов.	11
Гормоны	Не известны	
ДНК-маркеры	Все известные для других растений. Хорошо изучены.	
miRNA	Для 8 образцов льна из 145 выявленных локусов miRNA 19 уникальны.	25, 16
Цитологические признаки:		
Нарушение микро- и макроспорогенеза и формирования семян	Не известны	
Нарушение митоза и мейоза	Не известны	
Структура хромосом	Есть идиограммы нескольких сортов	30
Мутации по хромосомным перестройкам	Транслокации, идентифицированы, но не названы	24
Вставка МГЭ	Хорошо изучены, используются как маркеры	13
Признаки скрещиваемости:		
Самонесовместимость	*gmx, gmy, gmz* – гены пониженной скорости роста пыльцевой трубки в столбиках того же генотипа	23
	gfx – снижение частоты образования рецессивных гомозигот, действует на уровне женского гаметофита	
Гибридные карликовость, некрозы и хлорозы	Не известны	
Высокая скрещиваемость с другими видами или подвидами, в норме отсутствующая	Не известны	
Признаки системы ЦМС		
Мутации в митохондриальном геноме	8 систем ЦМС с разным генетическим контролем, для всех известны свои восстановители.	6, 7, 17
Восстановители фертильности при ЦМС	Много восстановителей, тесты на аллелизм невозможны	10, 29
Признаки устойчивости к болезням, вредителям и условиям среды:		

Группа признаков	Гены льна и контролируемые ими признаки	Источник[1]
Устойчивость к болезням	*K - K_1, L - L_{12}, M - M_6, N - N_2, P - P_5, Q* - устойчивость к *Melampsora lini*, все гены секвенированы (см. ниже)	3 4
	Fu1 – Fu10 – устойчивость к *Fusarium oxysporum*	3
	Al – устойчивость к *Alternaria linicola*	3
	Ol – устойчивость к *Oidium lini*	3
	5 генов (не названы) – устойчивость к *Polyspora lini*	
Устойчивость к вредителям	Не известны	
Устойчивость к абиотическим факторам	Не известны	
Устойчивость к гербицидам	б/н – ген устойчивости к 2-4-дихлорфеноксиацетатной кислоте	10
	Als – устойчивость к хлоросульфурону, введение гена арабидопсиса через агробактериальную трансформацию	17
Взаимодействие с симбионтами	Не известны	

[1] - Брач, 1989 [1]; Вайло, Лях, 2014 [2] ; Кутузова, 1998 [3]; Рожмина, Лошакова, 2000 [4]; Пороховинова и др., 2013 [5]; Пороховинова, 2017 [6]; Рыкова, 1979 [7]; Arny, 1936[8]; Brethagne-Sagnard et al., 1996 [9]; Bothcun цит. по Beard, Comstock 1965 [10]; Cloutier et al.,2012 [11]; Ellis et al., 1992 [12]; Galingo Gonzales, Deyholos, 2012 [13]; Gorman et al., 1993 [14]; Green, 1986a [15]; Hlavackova et al., 2016 [16]; Keizer, Metz, 1993 [17]; Knowles цит по Beard, 1962 [18]; McSheffey, 1992 [19]; Myers, 1936 [20]; Ntiamoah et al., 1995 [21]; Plonka, 1956 [22]; 1971 [23]; Rajan, Sengupta, 1970 [24]; Razna et al., 2015 [25]; Rowland, Wilen, 1998 [26]; Tejklova, 2002 [27]; Thambugala et al., 2013 [28]; Yurenkova, 2001 [29]; Yurkevich et al., 2017 [30].

Каким бы тщательным не было изучение признака, оно теряет свою ценность, если не сохранились мутантные формы, его содержащие. Генколлекции, даже небольшие, но хорошо изученные, на данный момент – единственный способ сохранить это разнообразие.

Нам не известна судьба первой генколлекции льна, созданной Т. Таммес (Нидерланды), в которой должны быть линии как минимум с 10 генами морфологических признаков и близкородственные культурному льну виды (глава 1.2.1, табл. 3, Tammes, 1912, 1928, 1930).

Коллекция Ф. Плонка, содержащая около 50 линий, сохранилась в L'Institut national de la recherche agronomique (INRA, Франция), но законсервирована и недоступна. В этой коллекции есть часть линий из коллекции Т. Таммес (Fouilloux, 2001). В коллекции генетических ресурсов растений ВИР (ГРР ВИР) есть многие линии из коллекции Т. Таммес и Ф. Плонка, часть из них вовлечена в нашу генколлекцию (Брач и др., 2005).

Нам не известна судьба генколлекции по устойчивости к ржавчине Г.Г. Флора (США, Северная Дакота, Flor, 1962, 1971) и географически там же находящейся коллекции С. Комсток, включающей линии с морфологическими и хозяйственно ценными признаками, а также рекомбинантные линии от скрещивания контрастных форм по количественным и маркерным признакам (Comstock, 1963, 1965a и b, 1968, 1969, 1970).

Образцы с названиями, упоминающиеся в публикациях Т. Таммес Г. Флора, С. Комсток, встречаются в генбанках мира, поэтому генколлекции можно восстановить.

Не называется генколлекцией, но, по сути, ею является группа как минимум из 8 линий с идентифицированными 4 генами окраски семян, а также многочисленные рекомбинантные инбредные линии (RILs) от скрещивания контрастных по количественным и маркерным признакам форм, созданные в Саскачеванском Университете (Канада) Г. Ровландом с соавторами. Для всех 8 генов ими было проведено сравнение с уже имеющимися по классификации Т. Таммес. (глава 1.4.2, табл.3; Rowland,Willen, 1998; Mittapalli, Rowland, 2003; Cloutier et al., 2011, 2012 и др.).

В.А. Лях с сотр. (УкрНИИМК и Запорожский университет) с помощью радиационного мутагенеза создают коллекцию линий из районированных сортов и уже описали наследование 7 генов окраски цветка и семян и 6 – хлорофильной недостаточности (глава 1.2.1, 1.2.2, табл.3, 5; Лях и др., 2003; Мищенко, Лях, 2000; Ягло, Лях, 2015; Полякова и др., 2013; Полякова, 2008, 2009; Ярцева, Лях, 2015). К сожалению, авторы не дают названия идентифицированным генам, аналоги которых описаны ранее. Это затрудняет сравнение как с «чужими» генами, так и с генами, характеризующимися одинаковым фенотипическим проявлением, но описанными на разных мутантах одной коллекции.

Во ВНИИЛ не задекларирована, но существует коллекция линий с идентифицированными генами устойчивости к фузариозу и ржавчине, доноров высокой продуктивности, устойчивости к антракнозу, с полиэмбрионией. Многие из них имеются в генколлекции ВИР (Рожмина и др., 2016; Поляков, 2000).

Наш институт (ВИР) мог иметь свою генколлекцию с идентифицированными генами, еще в 30х годах прошлого века. Вероятней всего ее формирование началось в 20е годы во время систематизации Н.И. Вавиловым центров происхождения культурных растений. Е.В. Эллади, работавшая под его руководством, провела большую работу по описанию фенотипов и начала первые скрещивания. Но с началом «лысенковщины» генетику пришлось скрыть под очень подробно описанной систематикой. В ней было выделено 5 подвидов культурного льна со 117 разновидностями, где были описаны фенотипы – размер растения, признаки цветка и семян, многие из которых, как сейчас оказалось, контролировались одним геном с плейотропным эффектом или сцепленными генами. Здесь же, кратко изложена известная на тот момент генетика льна и часть выводов по наследованию количественных признаков, нигде не опубликованных ранее (Эллади, 1940). В.С. Федоровым в 1930е годы во время его работы в ВИРе и ЛГУ изучено наследование двух генов окраски цветка и впервые на льне описано явление эпистаза. Эти данные не были опубликованы, хотя и использовались в читаемых им лекциях (табл. 3, Тихомирова, 1990). Во время Блокады коллекция ВИР сильно пострадала, но часть форм удалось сохранить, и они используются в нашей работе (в родословной линий к-30 – к-4717).

Генетическая коллекция льна ВИР заново начала создаваться в 1970х годах – сначала С.Н. Кутузовой по устойчивости к ржавчине, затем Н.Б. Брач в 1980е годы создала линии, различающиеся по высоте и продолжительности фаз вегетационного периода и в 1990е совместно с С.Н. Кутузовой и Г.Г. Питько начала создавать линии, контрастные по морфологическим признакам. С 1995г. коллекцию по морфологическим признакам пополняет Е.А. Пороховинова. В генколлекцию включаются линии 6 поколения инбридинга, созданные сотрудниками ВИР, исходные линии, полученные из других учреждений. Сейчас генколлекция ВИР содержит 523 высокоинбредных линии (Пороховинова, 2002, Пороховинова и др., 2017, Брач и др, 2005; Гаврилова и др., 2012; Brutch et al., 1998, 2001).

1.2. Генетика морфологических признаков растений

Изучение морфологических признаков внесло большой вклад как в развитие общегенетических закономерностей, так и в частую генетику большинства сельскохозяйственных культур. Г.Мендель (1923) в 1865г. на горохе *Pisum sativum* L. открыл первые законы наследования, где в качестве семи альтернативных признаков выступали три окраски (боба, семенной кожуры и эндосперма), две формы (боба и семян), а также расположение цветков и высота растения.

При использовании рецессивных генов окраски, успешно изучался процент перекрестного опыления и предпочтение опыления рылец одного генотипа пыльцой другого (Dillman, 1938; Plonka et al. 1968). При изучении окраски цветка и формы пыльцы у душистого горошка В. Бэтсоном и Р. Пеннетом была впервые доказана возможность сцепления между генами (Тихомирова, 1990). Н. Нильсон-Эле доказал, что количественные признаки цвет зерновки овса и пшеницы может определяться двумя – тремя парами генов (Гайсинович, 1988). В большей части, используя именно признаки окраски и формы органов растений разных видов и родов, Н.И. Вавилов открыл “Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости” (Вавилов, 1935). Окраска генеративных органов применяется для определения степени родства видов при межвидовой гибридизации (Смирнов, Суриков, 1972).

В 1940е годы Б. Мак-Клинток и М. Родс на кукурузе с использованием антоциановых окрасок растения (алейронового слоя семян, вегетативных тканей) и формы семян (waxy) открыли транспозоны (Смирнов, 1991) – основу современной генной инженерии. В начале активного внедрения результатов молекулярной генетики в селекцию растений при изучении цвета венчика трансгенной петунии было описано явление сайленсинга, или замолкания генов, присутствующих в трансгенном растении в нескольких копиях на геном (Kroll et al., 1990).

1.2.1. Окраска и форма цветка и семян, вызванная флавоноидами

Цвет растения определяется наличием или отсутствием различных пигментов – флавоноидов, каротиноидов, хлорофиллов и меланинов. У льна в формировании окраски цветков и семян участвуют в основном флавоноиды – антоцианидины, флавонолы и флавоны.

Флавоноиды – О-гетероциклические соединения, их структурную основу составляет трициклическая молекула флавона или флавана, которая состоит из двух бензольных колец, обозначаемых А и В, соединенных С3-фрагментом, который вместе с кислородным атомом образует пироновое кольцо. Связующий С3-фрагмент определяет класс, к которому принадлежит тот или иной флавоноид. Антоцианидины имеют гидроксильную группу в С3 положении, флавоны – оксигруппу в С4, а флавонолы – гидроксильную группу в С3 и оксигруппу в С4. Внутри каждого класса флавоноиды различаются по числу и положению

заместителей в ароматических кольцах, которые обычно представлены ОН-группами и могут быть метилированы или гликозилированы. У большинства флавоноидов кольцо А имеет ОН-группы либо в положении С7, либо – С5 и С7. Эти группы редко метилируются. Кольцо В практически всегда гидроксилировано в положении С4' и обычно также в С3' и С5', в последних двух случаях ОН-группы часто метилированы (рис. 1; Бриттон, 1986). Всего известно свыше 9000 флавоноидов (Williams, Grayer, 2004).

Внутри классов антоцианов и флавонолов пигменты различаются наличием заместителей в С3' и С5' положениях. Всего известно более 300 индивидуальных флавонов и флавонолов и около 22 антоцианидинов (Бриттон, 1986; Гудвин, Мерсер, 1986). Ж. Дюбуа с коллегами (Dubois et al, 1979; Dubois, Harborne, 1975) установили, что лепестки льна содержат из антоцианидинов производные дельфинидина, цианидина, пеларгонидина; флавонолы представлены производными кемферола и мирицетина, а флавоны – изоориентином, витексином, изовитексином, вицетином-1 и -2, причем вне зависимости от антоциановой окраски. Те же флавоны присутствуют и в листьях, и, дополнительно, ориентин, люцетин-1 и -2. Было отмечено, что метоксилированные антоцианины не синтезируются ни в одной части растения. Не были подтверждены результаты Р. Ибрахима с коллегами (Ibrahim et al, 1971; Thakur et al, 1974, цит. по Dubois et al, 1979), которые показали, что в гипокотилях синтезируются хирзитидин и гликозиды мальвидина.

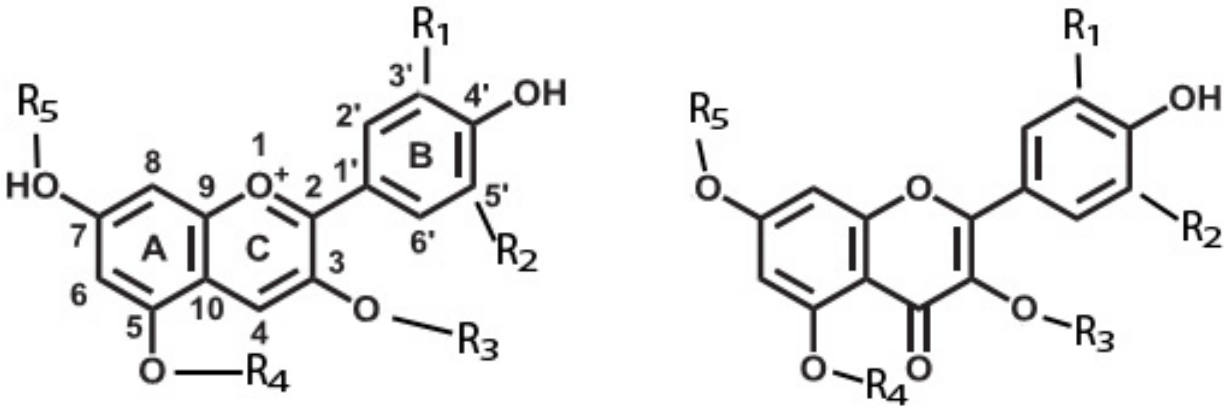


Рисунок 1 – Расположение заместителей в молекулах антоцианидинов (А) и флавонолов (Б) (Бриттон, 1986; Saito et al., 2013 с изм.) А: R_1=R_2=H – пеларгонидин, R_1=OH R_2=H – цианидин, R_1=R_2=OH – дельфинидин. В: R_1=R_2=H – кемпферол, R_1=OH R_2=H – кверцетин, R_1=R_2=OH – мирицетин. R_3, R_4, R_5 гликозидные остатки, чаще глюкозы, рамнозы и галактозы.

In vivo флавоноиды находятся в большинстве случаев, а возможно, и всегда в виде О-гликозидов с D-глюкозой в качестве наиболее широко представленного моносахарида. L-рамноза и D-галактоза встречается чаще, чем остальные сахара (Бриттон, 1986). Сахара могут присутствовать более чем в одном положении флавоноидной молекулы. Также возможно гликозилирование ди- и трисахаридами (Харборн, 1968).

Биосинтез флавоноидов хорошо изучен (рис. 2; Holton, Cornish, 1995; Winkel, 2008). Халконсинтаза катализирует конденсацию малонил-СоА и р-кумароил-СоА до тетрагидро-

ксихалкона. Халконизомераза катализирует стереоспецифическую изомеризацию желто-окрашенного тетрагидроксихалкона в неокрашенный нарингенин, который флавон-3-гидроксилазой превращается в дигидрокемферол. Дигидрокемферол гидроксилируется флавоноид-3'-гидроксилазой с образованием дигидрокверцетина или флавоноид-3',5'-гидроксилазой до дигидромирицетина; этот же фермент может превращать дигидрокверцетин в дигидромирицетин. У льна гидроксилирование в кольце В контролируется геном *D*, в лепестках и семенах растений *dd* нет дельфинидина, но есть пеларгонидин. Этот ген был идентифицирован как *FLAVONOID 3'5' HYDROXYLASE* (*F3'5'H*) и относится не к кладе *F3'5'H*, а к *F3'H* (*flavonoid 3' hydroxylase*), но без F3'H активности. Других F3'H или F3'H-подобных генов в геноме льна нет. Эта новая функция *F3'H* связана с заменой Thr498 → Ser498, выраженной в изменении субстратной специфичности. Ген *D* состоит из 3 экзонов и 2 интронов. Мутантный аллель *d* имеет однонуктеотидную делецию во втором экзоне, что приводит к образованию стоп-кодона и белка в 278 а.к. вместо 528 а.к. у дикого типа (Sudarshan et al., 2017).

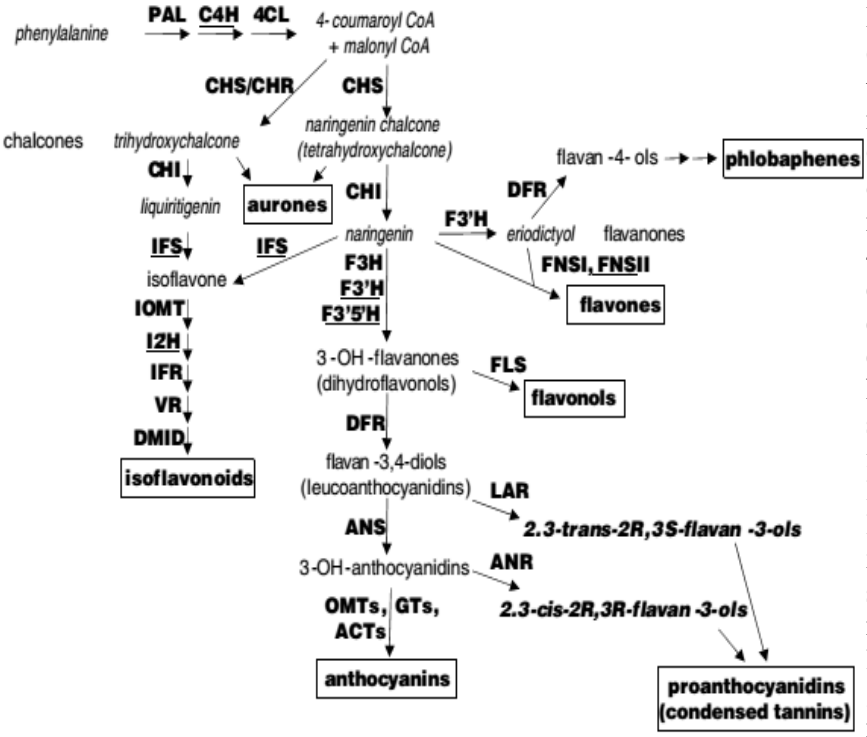


Рисунок 2 – Биосинтез флавоноидов (по Winkel, 2008). ACTs, acetyl transferases; ANR, anthocyanidin reductase; ANS, anthocyanidin synthase; C4H, cinnamate-4-hydroxylase; CHI, chalcone isomerase; CHR, chalcone reductase; CHS, chalcone synthase; 4CL, 4-coumaroyl:CoA-ligase; DFR, dihydroflavonol 4-reductase; DMID, 7,2'-dihydroxy, 4'-methoxyisoflavanol dehydratase; F3H, flavanone 3-hydroxylase; FNSI and FNSII, flavone synthase I and II; F3'H and F3'5'H, flavonoid 3' and 3'5' hydroxylase; IOMT, isoflavone O-methyltransferase; IFR, isoflavone reductase; I2'H, isoflavone 2'-hydroxylase; IFS, isoflavone synthase; LAR, leucoanthocyanidin reductase; OMTs, O-methyltransferase; PAL, phenylalanine ammonia-lyase: GTs, glucosyl transferases; VR, vestitone reductase.

Минимум три фермента необходимы для синтеза антоцианинов из неокрашенных дигидрофлавонолов. Дигидрофлавонолы превращаются в флаван-3,4-цисдиолы (лейкоантоцианидины) дигидрофлавонол-4-редуктазой. Далее осуществляется окисление, дегидратация и гликозидация лейкоантоцианидинов с образованием антоцианидин-3-гликозидов. Затем они модифицируются гликозидацей, метилированием и ацетилированием (Holton, Cornish, 1995).

Гены, кодирующие ферменты биосинтеза пигментов разных видов, часто представлены несколькими копиями (Holton, Cornish, 1995). Иногда это является следствием наличия нескольких геномов (Генетика культурных растений, 1986), что затрудняет генетический

анализ. С другой стороны, структурные гены обладают высокой гомологией, которая облегчает поиск генов окрасок у мало изученных растений (Holton, Cornish, 1995). Гены, контролирующие биосинтез пигментов, могут работать во всем растении или обладать плейотропным эффектом на окраску нескольких частей цветка и семена одновременно (Neuffer et al., 1968; Генетика культурных растений, 1986, 1990), или действовать только в лепестках, и даже в их частях (Martin et al., 1991; Яншина, 1973), тычинках или некоторых тканях семени (Смирнов, 1991). У льна ген p^{b1} ингибирует образование антоцианов во всем растении. Ген f^{an} прекращает синтез антоцианов и флавонолов, но только в цветке, а ген n^{c} – только в лепестках (Dubois et al, 1979). Вероятно, в данном случае на экспрессию структурных генов ферментов биосинтеза антоцианов влияют регуляторные гены, которые изменяют интенсивность и тип антоцианового биосинтеза, а также тканеспецифичность этих реакций (Holton, Cornish, 1995; Roth, et al., 1991; Martin et al., 1991).

У флавоноидных пигментов гликозилирование имеет две основные функции: придает устойчивость к свету и действию ферментов, а также увеличивает их растворимость в клеточном соке (Харборн, 1968). Уровень гликозидации антоцианидинов влияет на окраску. Образование дигликозидов, как правило, доминантно по отношению к образованию моногликозидов. У льна ген n^{f}, блокирует полное гликозилирование антоцианидинов: вместо ди- и тригликозидов образуются моногликозиды, при этом цвет лепестков меняется с голубого на фиолетовый, а с розового на темно-розовый (Dubois et al, 1979). Одна аминокислотная замена может вызвать изменение субстратной специфичности антоцианидин галактозил трансферазы на глюкозил трансферазу (Kubo et al., 2004, цит. по Winkel, 2008).

У флавоноидов всех классов ОН-заместители в кольце В (С3', С4' и С5') вносят несвязанные электроны, которые в конечном счете усиливают окраску, поэтому окисленные антоцианидины окрашены в более синий цвет по сравнению с менее окисленными. Так дельфинидин (содержащий три гидроксильные группы в кольце В) имеет розово-лиловый, цианидин (две ОН-группы) – фуксиновый, а пеларгонидин (одна гидроксильная группа) – алый цвет. Как правило формы с большим числом ОН-групп в кольце В доминантны по отношению к менее гидроксилированным (Олстон, 1968). Например, у душистого горошка наличие дельфинидина доминантно по отношению к цианидину, а цианидина – к пеларгонидину (Ратькин, Тарасов, 2010), а иногда, например, у видов мака *Papaver rhoeas* и *P. somniferum,* наоборот (Евдокимова и др., 1980). Метилирование гидроксильных групп антоцианов усиливает красный оттенок, так что пеонидин (3' метокси 4' оксизамещенный) имеет более розовый цвет, чем цианидин (3',4' диоксизамещенный) (Олстон, 1968).

Флавоноиды – фенолы и их спектры поглощения меняются при высоких pH (выше 9), при которых происходит ионизация фенольных ОН-групп, а также в результате образования

хелатов с ионами металлов, вследствие чего их максимумы поглощения сдвигаются в длинноволновую часть спектра и они приобретают синюю окраску. Так как многие антоцианы имеют синий цвет в щелочной среде и красный – в кислой, то гены, определяющие pH клеточного сока, могут модифицировать окраску уже после их формирования. Различия pH клеточного сока генетически обусловлено и кислое значение обычно доминирует над щелочным (Олстон, 1968). У льна для выявления “псевдо-белой” окраски лепестков применяется HCl, под воздействием которой они розовеют (Tammes, 1928; Srivastava, 1973). Окраска антоциана может зависеть и от металлов, входящих с ним в состав хелата: красная определяется железом, синяя и фиолетовая – молибденом, белая – никелем или медью (Фадеева и др., 1980).

Количество антоцианов в тканях также влияет на формирование цвета. Например, содержание антоцианов в "нормальном" синем васильке составляет 0,05% (от сухой массы), тогда как у темно-пурпурной разновидности – 13-14% (Гудвин, Мерсер, 1986). У китайской астры содержание антоцианов варьирует от 30 до 1454мг в пересчете на 100г сухого вещества, больше их содержится в соцветиях с темно-красными (1454мг), красными (1131) и фиолетовыми (919) цветками, меньше – с сиреневыми (30) и кремовыми (46) (Петренко, 1975). Содержание флавоноидов зависит и от возраста и стадии развития, как правило, в молодых тканях их содержится больше, чем в старых (Бриттон, 1986).

Антоцианы до попадания в вакуоль бесцветны. Их биосинтез начинается в цитозоле в микросомах, затем продолжается в эндоплазматической сети, на мембране которой заякоривается часть ферментов, вместе с другими энзимами образующая мультиэнзимный комплекс. В конце биосинтеза к антоцианидину присоединяется сахар и уже вместе с ним антоциан переносится в вакуоль (Kitamura, 2008).

Антоцианы депонируются в вакуолях, от pH которых зависит их окраска. Тонопласт всегда более кислый чем цитоплазма, его pH зависит от работы H^+-помпы. Мутации, приводящие к ее «поломке», меняют окраску цветка с красного на синий, что было показано у петунии и ипомеи, однако, большинство дефектных генов, контролируют транскрипционные факторы, непосредственно не участвующие в переносе протонов (Quattrocchio et al., 2008). Перемещение антоцианов от места синтеза в вакуоль также влияет на окраску. По гомологии продукта гена *bz2* кукурузы, изменяющего антоциановую окраску растения, и *An13* локуса петунии со стресс-связанными белком – глютатион-S-трансферазой предполагают, что соединение с глютатионом требуется для транспорта антоцианов в вакуоль (Holton, Cornish, 1995).

Флавоны и флавонолы практически не поглощают свет видимой части спектра и ответственны за белую и кремовую окраску цветков, которые без них были бы почти прозрачными. Флавонолы поглощают свет в области ближнего УФ, "видимого" для пчел и других насекомых (Бриттон, 1986). У кукурузы ген *bz1* вызывает помимо светло-коричневого

(вместо пурпурного) цвета алейрона семян и красно-коричневого, вместо пурпурного – растения, ярко-желтую флюоресценцию пыльников в УФ лучах (Neuffer et al., 1968). Этот ген кодирует фермент UDP-глюкоза-флавонол-3-О-гликозил трансферазу, переносящий глюкозный остаток в С3 положение флавонола (Roth et al., 1991). Некоторые флавоны стабилизируют антоцианы, если последние находятся в "неустойчивом" состоянии (Бриттон, 1986). У растений наблюдается копигментация между антоцианами и другими флавоноидами или более простыми фенольными соединениями, что приводит к усилению синей окраски (Бриттон, 1986, Харборн, 1968). Так, ген *B* у петунии, ответственный за увеличенную продукцию кверцетина и кемферола, придает цветку фиолетовую окраску вместо чисто красной, как у рецессивных гомозигот по этому гену (Meynet et al., 1971).

Обычно свет стимулирует синтез флавоноидов. У льна цвет лепестков зависит от солнечного освещения. Одни генотипы имеют светло-голубой цвет бутона только в жаркое лето, а в пасмурное – остаются белыми. Другие – при ярком освещении меняют голубой цвет венчика на светло-голубой, а розовые – практически неотличимы от белых (Plonka, 1956). Наследование цвета лепестков – классическая модель для изучения модификационной изменчивости, на нем описано явление варьирующей пенетрантности – изменение соотношения классов расщепления в зависимости от внешних факторов или условий генотипической среды, а также экспрессивности – степени проявления варьирующего признака. Так, у примулы розовая (*P*-) и белая (*pp*) окраска цветка наследуется по моногибридной схеме, если растения растут при температуре 15-25^{o}С, а в интервале 30-35^{o}С – все цветки окажутся белыми. При температуре, около 30^{o}С, можно получить разнообразные соотношения от 25 до 100% растений с белыми цветками (Инге-Вечтомов, 1989).

Биохимические модификации пигментов влияют не только на цвет, но и на форму лепестков. У дремы (*Melandrium alba* L.) обнаружены нарушения в биосинтезе С-гликозида флавона изовитексина – отсутствие глюкозидных остатков в молекуле, при этом формировались маленькие цветки с тонкими курчавыми лепестками (Brederobe, Nigtevecht, 1974, цит. по Ратькину и Андрееву, 1988). У льна известно несколько типов деформации лепестков и Ж. Дюбуа с сотр. (Dubois et al., 1979) показали наличие моногликозида изовитексина и других флавонов в листьях, стеблях и лепестках, но конкретное присутствие флавоноидов в этих генотипах выявлено не было.

Опылители видят разные диапазоны цвета. Пчелы предпочитают желтые, голубые и белые цветы и не чувствительны к красному цвету, но могут различать УФ область; бабочки – яркие, включая красные и пурпурные тона; жуки – серые, кремовые и зеленоватые; моль – красные и пурпурные тона, белые или светло-розовые; мухи – серые, коричневые, пурпурные или зеленые; птицы – ярко-красные, а также двуцветные – красно-желтые и т.д. Поэтому отбор

пигментов от наиболее примитивного – цианидина шел в двух направлениях: (1) образование красной окраски в результате делеций – к пеларгонидину (оранжево-красный) и апигенину (желтый), в тропических странах из-за преобладания птиц-опылителей; (2) образование голубой окраски у растений умеренного пояса в результате добавления новых этапов биосинтеза к дельфинидину (пурпурный), петунидину (розовато-лиловый) и мальвидину (красно-лиловый) из-за преобладания пчел (Харборн, 1985).

Флавоноиды могут напрямую контролировать опыление. У петунии есть мутация *wha*, частично инактивирующая халконсинтазу, что приводит к уменьшению синтеза антоцианинов и флавонолов (кемпферола и кверцетина) в лепестках, меняя их цвет с пурпурного на фиолетовый, а также к полному ингибированию этих флавонолов в пыльниках, делая их белыми и стерильными (Napoli et al., 1999). Фенольные соединения непосредственно участвуют в репродуктивном процессе. У мутантов *Chlamydomonas eugametos* женские гаметы неспособны копулировать с мужскими без добавления флавоноидов (изорамнетин, кверци-тин) или некоторых их предшественников (Birch et al., 1953, цит. по Запрометов, 1970). У двух разновидностей форзиций обнаружено, что в пыльце содержатся флавоноидные гликозиды рутин и кверцетин. Растение, завязывающее семена при опылении пыльцой, содержащей рутин, имеет фермент гидролизующий этот гликозид, а рыльце, «не совместимое» с такой пыльцой, не обладает им (Kuhn, Low, 1949, цит. по Запрометов, 1970). Добавление кемпферола также восстанавливает фертильность у мутантов по гену *wha* петунии (Napoli et al., 1999).

Флавоноиды могут не только привлекать полезных животных, но и защищать от вредных. Доказано пагубное влияние кемпферола, кверцетина и мирицетина на перистальтику нематод, поражающих тропические культуры (Wuyts et al., 2006, цит. по Mierziak et al., 2014).

Флавоноиды, присутствующие в оболочках семян, часто прочно связаны, и их трудно выделить обычными методами. Роль флавоноидов в семенах не совсем ясна. Они могут быть ингибиторами прорастания или создавать в растении запас углеводов (Харборн, 1968). Флавоноиды (флавоны, изофлавоны, флавононы и халконы) играют решающую роль во взаимодействии между растениями семейства бобовых и азотфиксирующими бактериями, обеспечивая расоспецефичное узнавание симбионтов на начальном этапе симбиоза при прорастании семян (Dakora, 1994). Показано, что нарингенин стимулирует образование клубеньков у люцерны с *Rhisobium leguminosarum*, а кверцетин – ингибирует (Jones, 2007, цит. по Mierziak et al., 2014). Вероятно, что это только частный случай во взаимодействии растений с бактериями их ризосферы.

Проантоциановые полимеры придают семенам коричневую окраску, обуславливают покой семян и сохранение их всхожести, защищают от абиотического и биотического стрессов (Debeaujon et al., 2003, цит. по Quattrocchio et al., 2008). Они накапливаются в семенах,

исключительно в их оболочке, в отличие от флавоноидов, имеющихся также и в зародыше. Мутации, прекращающие синтез проантоцианов или их накопление, делают оболочку прозрачной. У арабидопсиса известно более 20 генов, контролирующих синтез проантоцианов, как структурных, так и регуляторных, с плейотропным эффектом (Quattrocchio et al., 2008), например, ген *TTG2* (*Transparent Testa Glabra2*), кодирует транскипционный фактор, также влияющий на образование трихом и отложение слизи (Johnson et al., 2002, цит. по Quattrocchio et al., 2008).

В ингибировании окраски семян участвуют пролин богатые белки клеточной стенки. Ген *I* обуславливает желтую окраску оболочки семян сои, кодирует белок клеточной стенки PRP1 массой 35 кДа, относящийся к семейству пролин богатых белков. Этот полипептид и его мРНК редуцированы в молодых черных семенах генотипа *ii* (Lindstrom, Vodkin, 1991).

Большое влияние на окраску оказывают регуляторные гены. У кукурузы ген *P1* (*Pericarp color 1*) кодирует R2R3-Myb транскрипционный фактор (Grotewold et al., 1998, цит по Quattrocchio et al., 2008) и принадлежит к крупному семейству генов, которое только у кукурузы насчитывает более 250 членов. Этот ген активирует часть генов биосинтеза флавоноидов, таких как *C2* (халконсинтаза), *CHI* (халкон изомераза) и *A1* (дигидрофлаванол 4-редуктаза) (Grotewold et al., 1994, цит по Quattrocchio et al., 2008). Ко второму семейству регуляторных генов, кодирующих белки bHLH (basic helix-loop-helix), относят, например, гены *R* и *B* кукурузы (Lesnick, Chandler, 1998). К третьему семейству принадлежат гены, кодирующие WDR (WD-repeat) белки, как например, ген *PAC1* (*pale aleurone color1*) у кукурузы и ген *TTG1* (*transparent testa glabra1*) арабидопсиса. В отличие от гена *pac1*, ген *ttg1*, помимо участия в биосинтезе пигментов оболочки семени, ингибирует образование слизи в семени, трихом и влияет на формирование корневых волосков (Selinger, Chandler, 1999; Walker et al., 1999).

Повреждения и инфекции усиливают синтез флавноидов, но этот процесс может просто отражать общее возрастание активности фенилаланинаммиаклиазы, вызванное образованием фенольных фитоалексинов в связи с повышением устойчивости растений к заболеваниям (Бриттон, 1986; Ward et al, 1991). У кукурузы в ответ на заражение *Bipolaris maydis* в здоровых клетках, граничащих с пораженными, увеличивается накопление цианидин-3-дималонил глюкозида, который защищает от токсинов и перекисных метаболитов, вырабатывающихся при формировании устойчивости (Hipskind et al., 1996).

Флавоноиды, в основном изофлавоны, флаваны и флаваноны, могут непосредственно ингибировать прорастание спор, рост гифов гриба-паразита, инактивировать бактериальную адгезию и внутриклеточный транспорт белков, разрушать клеточные мембраны микробов. Возможна и более глубокая регуляция за счет ингибирования ДНК-гираз, необходимых для синтеза ДНК, а также вирусных полимераз или их капсида (Mierziak et al., 2014).

Флавоноиды эффективно защищают растение от различных абиотических факторов, таких

как УФ-излучение, засуха, холод, засоление почвы и тяжелые металлы в ней, часто просто контролируя транспорт ауксинов (Mierziak et al., 2014).

Таким образом, флавоноиды влияют на многие процессы, происходящие в растении и необходимо как можно подробнее описать и изучить мутации, меняющие их биосинтез.

1.2.2. Разнообразие льна по окраске и форме цветка и семян и его генетический контроль

Лен – одно из тех растений, на которых Г. де Фриз переоткрыл законы Г. Менделя (Tammes, 1928). Уже в начале XX в. Т. Таммес предложила первую систему генов, влияющих на различные признаки льна-долгунца (Tammes, 1912, 1928, 1930). Всего ею описано 10 локусов, отвечающих за изменение окраски и формы цветков и семян (табл. 3).

Таблица 3 – Гены, контролирующие морфологические признаки льна (кроме хлорофильной окраски)

Ген	Автор[1]	Фенотип
дикий тип		Лепестки голубые, плоские и гладкие; жилки темно-голубые; тычиночные нити и столбики синие; пыльники голубовато-желтые; рыльца голубые; семена красно-коричневые.
p^{b1}	Pl.	Лепестки белые, сложенные и гофрированные,пыльники желтые.Семена желто-зеленые
b1	Tam.	Лепестки белые, гофрированные, пыльники желтые, семена серо-зеленые.
$b1^{vg}$	M&R	Семена пятнистые. Без плейотропного эффекта на цветок. $b1^{vg} > b1$ по результатам тестов на аллелизм. Возможно, аллелизм ошибочен.
a	Ф.	Белый гофрированный цветок.
Y	Лях	Белый венчик, кремовые пыльники. Форма лепестков и цвет семян не изучались.
f^{an}	Pl.	Лепестки белые, сложенные и гофрированные, пыльники желтые. Не влияет на семена.
z	Лях	Белый венчик, кремовые пыльники. Форма лепестков и цвет семян не изучались.
p^{b2}	Pl.	Бутон светло-голубой, лепестки белые, менее сложенные и гофрированные, чем у p^{b1}, пыльники серые или грязно-желтые. Не влияет на цвет семян.
b2	Tam.	Венчик белый, пыльники желтые, лепестки гофрированные, семена коричневые.
f^{dl}	Pl.	Лепестки почти белые (в бутоне голубые), менее сложенные и гофрированные, чем у p^{b1} и f^{an}; пыльники желто-серые. Не влияет на семена.
dl^a	Pl.	Ослабляет голубую окраску венчика. Не влияет на форму лепестков и окраску семян.
a	Tam.	Ослабляет окраску венчика; действует во всех окрашенных лепестках.
f^e	Pl.	Во время раскрытия венчик очень светло-голубой, затем белеет, пыльники серые. По ранним работам родительская линия имела пятнистые семена с моногенным контролем. Одновременно окраска лепестков и семян не рассматривалась.
e	Tam.	Лепестки цвета белого медведя. Ген *e* действует во всех генотипах, дающих окрашенные лепестки. Цвет семян не изучался.
k	Tam.	Неравномерность окраски лепестков, край окрашен сильнее центра, действует во всех генотипах, обеспечивающих окрашенные лепестки.
a^d	Pl.	Бледно-розовые лепестки с голубовато-розовыми жилками; пыльники и пыльца желтые или оранжево-желтые, розовые рыльца; голубые тычиночные нити и столбики. Семена от желтых до серо-желто-коричневых.
d	Tam.	Розовые лепестки; желтые пыльники; семена желтые, желто-коричневые, но никак не красно-коричневые.
d	M&R	Желтые семена. Плейотропное действие на розовую окраску венчика.
b	Ф.	Розовая окраска венчика.
б/н.[2]	Лях	Белые лепестки с окрашенными у ноготка жилками, розовые или желтые пыльники, желтые семена.
L^m	Pl.	У розовых лепестков (ген a^d) появляется светло-сиреневый оттенок. В других генотипах этот цвет маскируется голубыми и пурпурными пигментами. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано.
dl^m	Pl.	Светло-сиреневый цвет в пластинке лепестка генотипа $a^d L^m$ ослаблен. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано.

Ген	Автор[1]	Фенотип
L^r	Pl.	Подавление темно-розового цвета лепестков генотипа a^d. Жилки остаются ярко- красными, пигмент из них проникает в пластинку лепестка, и она становится очень светло-розовой вместо белой. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано.
n^c	Pl.	n^cn^c – цветок белый, пыльники голубые. N^cn^c − лепестки светло-голубые, жилки, тычиночные нити, столбики − белые, пыльники голубые; Не влияет на форму лепестков. В жаркое лето некоторые формы n^cn^c имеют светло голубой бутон, а N^cn^c – голубые лепестки.
c	Tam.	Лепестки белые, пыльники голубые, неполное доминирование.
x	Лях	*xx* − лепестки белые, пыльники голубые; *Xx* − лепестки бледно-голубые; *XX* − дикий тип.
n^f	Pl.	У A^dn^f венчик фиолетовый. Жилки лепестков и тычиночные нити фиолетовые. Голубые пыльники и пестики. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано. У $a\ ^dn^f$ –лепестки из светло-розовых (a^dN^f) становятся темно розовыми.
f	Tam.	Лиловый венчик, *d f* лепестки темно-розовые.
б/н.	Лях	Фиолетово-голубые лепестки.
a^h	Pl.	Пыльники и пыльца желто-оранжевые. Не влияет на форму лепестков. Влияние на цвет семян не описано.
h	Tam.	Желтый цвет пыльников во всех возможных генотипах.
б/н.	Лях	Кремовые пыльники.
f^k	Pl.	Тычиночные нити не окрашены. Слегка ослабляется пигментация жилок лепестков и столбиков. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано.
f^b	Pl.	Тычиночные нити не окрашены. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано.
r^m	Pl.	Семена не красно-коричневые. Не влияет на окраску и форму цветка.
g	Tam.	Желтый цвет семян во всех возможных генотипах.
ysed22	R&W	Желтые семена.
Y1	P&M	Желтые семена.
YSED18	R&W	Желтые семена.
X	Shaw	Усиливает желтый цвет семян до темно-желтого, желто-коричневый до темно-желто-коричневого.
$b1^{vg}$	M&R	Семена пятнистые. Без плейотропного эффекта на цветок. $b1^{vg} > b1$ по результатам тестов на аллелизм. Возможно, аллелизм ошибочен.
б/н.	Лях	Семена пятнистые.
M	Tam.	Реснички на ложных перегородках коробочки.
H	K&M	То же.
S	Kn.	То же.
cs1	Tej.	Кудрявый стебель. Неполное доминирование.

[1] - Лях – Лях и др. (Лях и др., 2003; Мищенко, Лях, 2000; Ягло, Лях, 2015); Ф. – Федоров (цит. по Тихомирова, 1990); Kn. –Knowles (цит. по: Beard, 1965); K&M –Keijzer, Metz (Keijzer, Metz, 1993); M&R – Mittapalli & Rowland (Mittapali, Rowland, 2003); Pl. –Plonka (Plonka, 1951, 1956, 1971; Plonka et al., 1968); P&M –Popescu & Marinescu (Popescu, Marinescu, 1996); R&W –Rowland & Willen *(*Rowland, Wilen, 1998*)*; Shaw – (Shaw et al. 1931);Tam. –Tammes (Tammes, 1912, 1928, 1930);Tej.–Tejklova (Tejklova, 2002).
[2] - *б/н.* – ген не назван (Лях и др, 2003; Ягло, Лях, 2015).

В Индии, на масличном льне, Ф. Шоу с коллегами выявили 14 генов, 6 из которых по действию были сходны с генами, обнаруженными Т. Таммес (табл.3, Shaw, 1931).

В середине прошлого века Ф. Плонка во Франции определил наследование 16 генов, и до недавнего времени это была наиболее полная классификация. Из 16 генов, 10 влияют на окраску нескольких частей цветка одновременно, а 2 – помимо плейотропного эффекта на цветок изменяют и цвет семян (табл.3, 4, Dubois, Harborne, 1975; Dubois et al., 1979; Plonka, 1951, 1956, 1971; Plonka et al., 1968). У большинства генотипов определены пигменты и их гликозиды (Dubois, Harborne, 1975; Dubois et al., 1979) и была построена схема совместного действия генов (рис. 3; Plonka, 1971).

Таблица 4 – Пигменты цветков льна различного генотипа (Dubois, Harborne, 1975; Dubois et al., 1979)

Ген	Окраска цветка и семян	Пигменты цветка
Дикий тип	Лепестки голубые плоские с темно-голубыми жилками, пыльники голубые, семена коричневые	DpGGR*, DpGGG, DpGG, CyGGR. Основной антоцианидин DpGGR. CyGGR есть только в жилках. Есть метилированный флавон и мирицетин глюкозид.
p^{b1}	Лепестки белые деформированные, пыльники и семена желтые	Подавление синтеза всех антоцианов в растении, много моно- и диглюкозидов Km.
f^{an}	Лепестки белые деформированные, пыльники желтые,семена коричневые	Синтез антоцианов и флавонолов подавлен только в цветке.
f^{dl}	Лепестки очень светло голубые деформ., пыльники серые, семена коричневые	DpGGR, DpGG, CyGGR, но DpGGG характерный для дикого типа отсутствует.
f^{e}	Лепестки очень светло-голубые, плоские, пыльники серые	DpGGR.
dl^{a}	Лепестки светло-голубые, плоские, пыльники голубые, семена коричневые	Уменьшение концентрации DpGGG, DpGG, CyGGR, а содержание DpGGR не изменяется.
a^{d}	Лепестки бледно-розовые, жилки голубовато-розовые, пыльники желтые, семена оттенков желтого.	Dp модифицируется в Pg. Много PgGGR и CyGGR, CyGGR идет из жилок. Следы PgGR и CyGR. Много моно- и диглюкозидов Km и аналогичного не известного вещества. В отличие от других генотипов мало моногликозида витексина.
L^{m}	У розовых лепестков $a^{d}a^{d}$ появляется светло-сиреневый оттенок.	$a^{d}a^{d}L^{m}$- – содержит те же антоцианы, что и $a^{d}a^{d}l^{m}l^{m}$ – CyGGR, CyGR, PgGGR, PgGR и немного DpGG. В жилках концентрация CyGGR увеличена, а PgGGR значительно меньше; Km отсутствует
n^{c}	$n^{c}n^{c}$ – цветок белый, пыльники голубые, $N^{c}n^{c}$ – лепестки светло-голубые, жилки белые, пыльники голубые.	$n^{c}n^{c}$ – подавление синтеза антоцианов в цветке; присутствуют только флавонолы. $N^{c}n^{c}$ – DpGGR, DpGR, возможны следы DpGGG и CyGGR.
n^{f}	Лепестки A^{d}-$n^{f}n^{f}$ – фиолетовые, $a^{d}a^{d}n^{f}n^{f}$ – интенсивно-розовые, $a^{d}a^{d}n^{f}n^{f}L^{m}$- – красные.	Блокируется полное гликозилирование антоцианидинов: вместо ди- и тригликозидов образуются моногликозиды. A^{d}-$n^{f}n^{f}$ – DpGR и DpG. $a^{d}a^{d}n^{f}n^{f}$ – CyGR, CyG, PgGR и PgG. Много гликофлаво-нов, производных Km нет. $a^{d}a^{d}n^{f}n^{f}L^{m}$- – CyGR, PgGR и следы CyGGG, CyGGG –обнаружен только в этом генотипе. В присут-ствии L^{m} n^{f} не влияет на гликозилирование Cy.

* – Dp –дельфинидин, DpGGR –дельфинидин рутинозид, DpGGG –дельфинидин триглюкозид, DpGR – дельфинидин рамноглюкозид, DpGG –дельфинидин диглюкозид, DpG –дельфинидин моноглюкозид, CyGGR –цианидин глюкозилрутинозид, CyGGG – цианидин триглюкозид, CyGR – цианидин рутинозид, CyG – цианидин моноглюкозид, PgGGR – пеларгонидин глюкозилрутинозид, PgGR – пеларгонидин рутинозид, PgG –пеларгонидин моноглюкозид, Km – кемпферол.

Часть линий Ф. Плонка имели то же название и происхождение, что и линии Т. Таммес. Он впервые провел аналогию (но можно говорить об идентичности) между генами из его и Т. Таммес коллекций, что отразилось в номенклатуре описанных им генов. Ф. Плонка впервые описал неравновероятностное оплодотворение яйцеклеток спермиями определенного генотипа, что обуславливало отклонения от ожидаемого расщепления по генам морфологических признаков, сцепленных с этими генами (Plonka, 1971).

В 1926 году в монографии “Центры происхождения культурных растений” на основе комплексного изучения экспедиционных образцов, поступивших в коллекцию ВИР, Н.И. Вавиловым впервые была показана приуроченность контрастных форм льна к определенным очагам происхождения (Вавилов, 1987; Эллади, 1940).

Было отмечено, что Юго-Западной Азии свойственны кудряши с коричневыми, умбровыми и светло-желтыми семенами, эндемичные расы с узкими и гофрированными

лепестками. Льны Хивинского оазиса характеризуются преимущественно белоцветковыми формами с желтыми семенами. В Индии сосредоточен максимум сортовой изменчивости. Этому центру происхождения присущи расы с не вполне раскрывающимися мелкими цветками, а также с лепестками, не опадающими после цветения. Для них свойственно высокое содержание антоциана в гипокотиле и созревающих коробочках. Такие интенсивно окрашенные расы найдены еще только в Малой Азии. Для Индии также характерны разновидности со светло окрашенными семенами и узколепестными цветками и расы с крупными семенами, но мелкими цветками. Найдены формы и с очень мелкими семенами (Вавилов, 1987; Эллади, 1940).

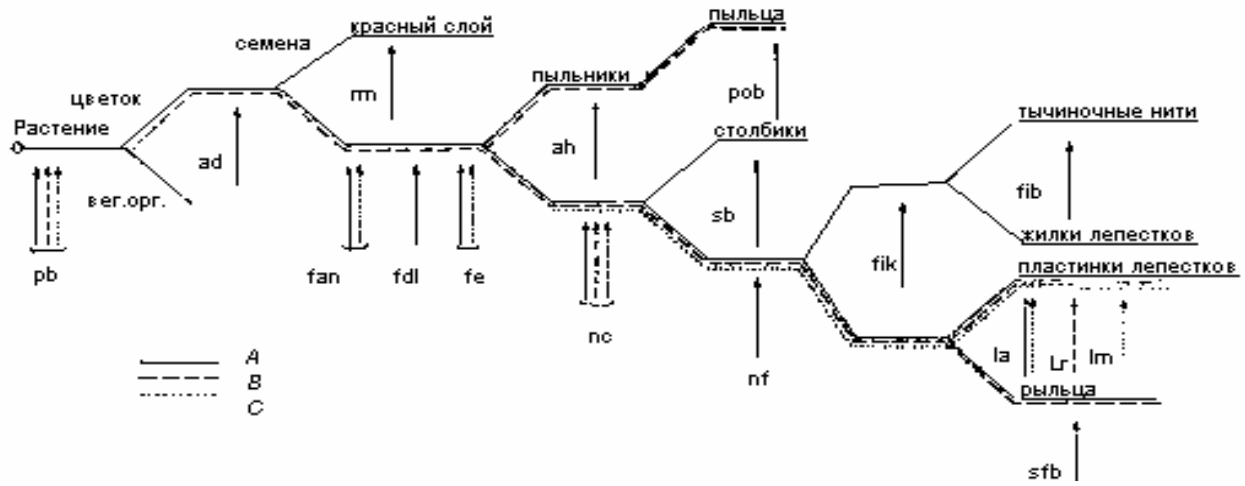


Рисунок 3 – Уровни действия генов подавления, разбавления или модификации антоциановых пигментов (Plonka, 1971). *A* – предшественник антоциановых пигментов вегетативных органов, голубых пигментов цветка и красного слоя семян; *B* – предшественник розовых пигментов жилок лепестков и рылец; *C* – предшественник пигмента цвета мальвы в пластинках лепестков.

Кашгару свойственны расы с белыми и узкими лепестками, желтыми пыльниками и белыми семенами с периодом цветения, сильно отличающимся от обыкновенного льна. Реже встречаются образцы с белыми, не гофрированными цветками. Для Хорезма и Персии характерны желтосемянные формы, отличные от индийских (Вавилов, 1987; Эллади, 1940).

Средиземноморскому побережью присущи расы с крупными цветками, коробочками и семенами, которые, контролируются несколькими генами с плейотропным эффектом. Для Египта характерны крупносемянные формы с очень большими, или наоборот, мелкими цветками. В Абиссинии обнаружены эндемичные формы с голубыми цветками и желтыми семенами (Вавилов, 1987; Эллади, 1940).

Глобализация и быстрый обмен семенным материалом позволил бы использовать все имеющееся мировое разнообразие, однако сжатые сроки селекции и требования интенсивного возделывания снизили разнообразие современных сортов.

1.2.3. Хлорофильная окраска растения

Фотосинтез – один из главных биологических процессов, обеспечивающий жизнь на планете. У фотосинтезирующих растений в этом процессе принимает участие четыре основных

комплекса: фотосистема I (ФС1), фотосистема II (ФС2), цитохромный (b_6/f) и АТФ-синтазный комплексы, встроенные в липидные мембраны тиллакоидов хлоропластов. В хлоропласте есть собственная ДНК и рибосомы, но только часть его белков формируется на месте, другие же синтезируются в цитоплазме, затем транспортируются в пластиду (Шестаков, 1998; Медведев, 2013).

Биогенез хлоропласта контролируется несколькими тысячами ядерных генов и около 100 пластидными (Belcher et al., 2015). Каждый из четырех основных комплексов аппарата фотосинтеза состоит из белков, кодируемых как хлоропластным, так и ядерным геномами. Белки светособирающих и хлорофилл содержащих комплексов, а также участвующие в переносе электронов от ФС2 к ФС1, кодируются только ядерными генами. Имеется и множество других белков, не принимающих непосредственного участия в фотосинтезе, но играющих важную роль в его обслуживании, например, ферменты биосинтеза хлорофилла, каротиноидов, транспортеры ионов, кофакторов, транслоказы, протеиназы и др. (Шестаков, 1998).

Обычно диплоидная растительная клетка содержит две копии ядерных генов, но тысячи копий генов пластид от двух до 200 на органеллу. Количество пластидной ДНК в процессе онтогенеза может меняться. Хлоропластная ДНК имеет кольцевую структуру. Как правило, она сконцентрирована в одном или нескольких нуклеоидах и прикреплена к мембране (Даниленко, Давыденко, 2003).

Хлоропластная ДНК состоит из четырех зон: большой однокопийный район (LSC), малый однокопийный район (SSC) и два инвертированных повторяющихся района (IRs), разделяющих LSC и SSC. Как правило, пластом высших растений содержит 60-80 белок кодирующих генов, 3-5 генов, кодирующих рРНК и 17-35 – тРНК. Есть открытые рамки считывания (ORF) с неизвестной функцией. Пластидные гены условно разделяют на генетические и фотосинтетические. К первым относят гены, связанные с работой генетического аппарата пластид: гены транспортных и рибосомальных РНК, РНК полимеразные гены и гены, кодирующие белки пластидных рибосом и т.д. Ко вторым принадлежат гены большой субъединицы рибулозодифосфат карбоксилазы, фотосистем I и II, цитохромного комплекса b/f, АТФ-синтазные гены (Даниленко, Давыденко, 2003).

Пластом льна состоит из 156721 п.н. и имеет типичную структуру из четырех зон: две IR 31990 п.н., отделяют LSC 81767 п.н. и SSC 10974пн. В нем было найдено 109 уникальных генов и 2 псевдогена. По сравнению с другими видами, у льна произошло два глобальных изменения: перенос генов *rps19/rpl2/rpl23/trnI* из IR в LSC, и перенос генов *trnH, psbA, trnK* (частично) *matK* (частично) из LSC, и генов *ycf1* (частично), *rps15, ndhH, ndhA* (частично), из SSC в IR, на границах этих зон и привело к сильному изменению их размеров (Lopes et al., 2018).

Генетический контроль хлорофильной окраски хорошо изучен на однодольных – ячмене, кукурузе, пшенице, овсе, рисе, и двудольных – арабидопсисе, горохе, томате и подсолнечнике.

Согласно классификации Калам и Орав, разработанной на ячмене, хлорофильные мутации разделяются по типу проявления на 4 крупные группы с 17 подгруппами (список). Помимо окрасок они различаются строением хлоропластов, содержанием хлорофилла, различных аминокислот и др. веществ (Калам, Орав, 1974).

Список – Классификация хлорофильных мутаций (Калам, Орав, 1974)

I. *CHLOROHOM* – растения окрашены равномерно, одинаково в течение всего периода вегетации
1. *atroviridis* – темно зеленый
а) *glauca;* б) *viridissima*
2. *viridis* – светло зеленый
а) *olivacea*; б) *elatoviridis*; в) *flavoviridis*; г) *viriduloalba*; д) *chlorotica*; е) *chlorina*
3. *xantha* – желтые
а) *aurea*; б) *lutea*
4. *albina* – белый
II *CHLORODIV* – растения многоцветные в течение всей вегетации
1. *masculata* – пятнистый
а) *punctata*; б) *viridomaculata*; в) *xanthomaculata*; г) *albomaculata*
2. *striata* – продольно-полосатый
а) *viridostriata*; б) *viridoxanthostriata*; в) *viridoalbostriata*; г) *xanthostriata*
3. *tigrina* – поперечно-полосатый
а) *xanthtigrina*; b) *albotigrina*
4. apicalis – верхушки и основания листьев окрашены явно неодинаково
а) *xanthoviridis;*б) *alboviridis;* в) *viridoxantha*; г) *viridoalbina*; д) *alboxantha*; е) *xantoalbina*
5. *marginata* – края листьев окрашены явно различно
а) *viridomarginata*; б) *albomarginata*
6. *costata* – ребра листьев окрашены явно различно
а) *viridocostata*; б) *xanthocostata*; в) *albocostata*
III *CHLOROMUT* – растения меняют цвет плавно в ходе развития
1. *virescens* – растение превращается в зеленое
а) *viridovirescens*; б) *xanthovirescens*; в) *albovirescens*
2. *lutescens* – растение превращается в желтое
а) *viridolutescens*; б) *albolutescens*
3. *albescens* – растение превращается в белое
а) *viridoalbescens*; б) *xanthoalbescens*
IV. *CHLOROFRACT* – растения меняют цвет скачкообразно на определенной стадии развития
1. *viridoterminalis* – первые листья с хлорофильными нарушениями, начиная со второго или третьего – зеленые
а) *xanthoviridoterminalis*; б) *alboviridoterminalis*
2. *xanthoterminalis* – листья начиная со второго или третьего – желтые
а) *viridoxanthoterminalis*; б) *alboxanthoterminalis*
3. *albоterminalis* – листья начиная со второго или третьего – белые
а) *viridoalboterminalis*; б) *xanthoalboterminalis*

У имеющихся спонтанных или индуцированных «классическими» способами мутантов, несмотря на все преимущества (однородность, стабильность проявления, не нулевая жизнеспособность, хорошая изученность), есть серьезный недостаток – они очень разные и сосредоточены в разных коллекциях, что делает невозможным их одновременное комплексное изучение. Поэтому изучают искусственно полученные с использованием инсерционного мутагенеза (Т-ДНК или транспозонов) из одного сорта мутанты. Последовательность Т-ДНК и транспозонов известны, поэтому можно определить точное место мутации и последовательность содержащего ее локуса.

Для изучения ядерных генов, контролирующих биосинтез белков хлоропластов с помощью агробактериальной трансформации, у арабидопсиса было получено 1200 не гомозиготных мутантов, из них при переведении в гомозиготное состояние только 521 оказались жизнеспособными, больше 200 летальными и 268 не содержали инсерции. У нежизнеспособных было выявлено 33 гена, имеющих по 2 аллеля, 26 генов летальных или «сломанных» и 36 одиночных аллелей. Мутации могли начинать действовать как на гаметофитном уровне, так и прекращать развитие зародыша на ранних или более поздних

стадиях. Зрелые нежизнеспособные семена могли быть другого цвета (коричневые, белые, светло зеленые, желтые, красные или оранжевые). Иногда проростки могли появляться только на искусственной среде. Среди мутантов встречались карлики и совсем мелкие розетки, были как темно-зеленые, светло-зеленые, так и желтые растения. Для одних мутантов был необходим высокий уровень CO_2 в воздухе, другим он был губителен. Также были выделены формы, мутантные по хлорофильной флуоресценции. Для многих мутантов был определен поврежденный ген и охарактеризована его функция (Savage et al., 2013).

У кукурузы получена коллекция из 2200 транспозонных *Mu*-индуцированных мутантов с нарушенным фотосинтезом. Они отличаются по окраске листьев (светло-зеленые, белые, желтые, полосатые, зеленеющие), измененной хлорофильной флуоресценцией, некрозами и летальностью. Среди них были мутанты по потере разных этапов биогенеза хлоропластов, таких как импорт белков, их сортировка, синтез пигментов, липидов, протеолитических групп, экспрессии хлоропластных генов, сборке фотосинтетического аппарата и светособирающего комплекса. Были определены неизвестные ранее гены факторов сборки хлоропласта, узнавания (targeting) белков, PPR и рибосомальных белков, тРНК-синтетазы, шаперонинов. Всего в коллекции идентифицировано 94 гена, контролирующие эти признаки (Stern et al.,2004; Belcher et al., 2015).

За этими работами остаются незамеченными идентификация последовательности и продуктов «менделевских» генов. Так на кукурузе создана старейшая, хорошо описанная коллекция спонтанных хлорофильных мутантов, практически для каждого из которых известен генконтроль и положение генов на формально-генетической карте. Только для примерно половины генов определено положение на молекулярно-генетической карте, и для десятой части (8) известны последовательность и продукт (названия генов из Калам, Орав, 1974 в базе данных maizegdb.org, Andorf et al., 2016). В последнем обзоре по хлоропластному биогенезу показано, что гены, выявленные с помощью *Mu*-мутагенеза, контролировали большей частью регуляторные белки, тогда как у ранее описанных «менделевских» генов 4 из 5 – ферменты (Belcher et al., 2015), что увеличивает ценность последних.

1.2.4. Разнообразие льна по хлорофильной окраске растения и его генетический контроль

У льна до конца XX века было известно два типа хлорофильных мутантов, но в последнее время получено большое разнообразие по этому признаку. Большей частью это связано с работой по радиационному мутагенезу под руководством В.А.Ляха в УкрНИИМК и Запорожском университете. Уже описано 12 типов мутаций из 44 по классификации Калам и Орав (список, табл. 5, Калам, Орав, 1974). Для 12 мутаций известен генконтроль, однако тесты на аллелизм между генами, контролирующими сходные фенотипы, не проводился (табл. 5).

Таблица 5 – Мутации по хлорофильной окраске растений льна

Ген	Фенотип	Авторы
yg	желто-зеленый цвет молодых листьев, во время цветения листья зеленые.	Comstock et al., 1963
sl1, sl2	хлорофильная недостаточность, комплементарные гены, летальные для всходов.	Knowles, цит. по: Beard, 1965
albina	*albina.* Мутант поддерживается в культуре клеток.	Brethagne-Sagnard et al., 1996
б/н.	*chlorina* – семядоли светло желто-зеленые, растение желто-зеленое.	Лях и др., 2003, Полякова и др., 2013
wig	*xantha* – в начале вегетации растения ярко желтого цвета, в конце – бледно зеленые.	Лях и др., 2003, Полякова, 2009
dyg	dirty yellow-green; *xanthoviridis* (*viridomaculata?*) – листья с грязно-желтыми пятнами, по мере роста желтая пигментация остается в нижней части, а верхушка становится зеленой.	Полякова, 2009
yg	yellow-green*; viridis* – листья верхней части растения в стадии бутонизации светло-зеленые с желтоватым оттенком.	Полякова, 2009, Ярцева, Лях, 2015
lg1	light-green; *viridis* – бледно зеленая окраска растения. Угнетенность развития низкая семенная продуктивность.	Полякова, 2008
albina	*albina* – белые семядоли. Летальна для всходов.	Вайло, Лях, 2014
-	*lutescent* – верхняя часть растения светло-зеленая с желтым оттенком, остальная часть растения – зеленая.	Полякова и др., 2013
-	*xanthocorreded* – листья деформированы, край листа подсыхает и сворачивается.	Полякова и др., 2013
-	*striata* – растение зеленое, листья имеют желтоватую жилку и продольные белые полосы.	Полякова и др., 2013
-	*albocorroded* – растение зеленое, листья бело-зеленые, некротичные, подсыхающие.	Полякова и др., 2013
ygp1	yellow green plant 1; *xanthovirescens* – желто-зеленая окраска растущего растения.	Пороховинова, 2011
ygp2	yellow green plant 2; *xanthovirescens* – желто-зеленая окраска растущего растения.	Пороховинова и др., 2016
ygp1ygp2	*xantha* – желтая окраска растущего растения.	Пороховинова и др., 2016
zeb1, zeb2?	zebrine white green plant 1; *viridoalbostriata* – яркое освещение – карликовость, белая со следами некроза, окраска растущих стебля и листьев. При затенении – зеленая окраска стебля, zebrina окраска листьев. Цветки деформированные, мелкие.	Пороховинова, 2011
-	*Xanthoveriscens / viridoalbostriata* желто-зеленые семядоли и ювенильные листья, которые потом затем зеленеют, перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы.	Pavelek, Porokhovinova, не опубл.

Изучалось плейотропное действие генов хлорофильной окраски льна. У мутаций, полностью блокирующих окраску – это летальность всходов, у других часто встречаются некрозы, задержка цветения (Лях и др., 2003; Полякова и др., 2013; Пороховинова, 2011). При изучении мутантов *xantha* (М81) и *viridis* (М28) по сравнению с их родительскими формами оказалось, что у ювенильных листьев *xantha* хлорофилла *a* столько же, сколько у родителя, однако хлорофилла *b* в 2 раза меньше, а каротиноидов в 2 раза больше, хлоропласты в 3 раза тоньше, и в ~3 раза меньше по площади. В дефинитивных листьях хлорофилла *a* и *b* немного, а каратиноидов в 2,5 раза меньше, размер хлоропластов увеличивается по длине, превосходя родительские, но оставаясь немного тоньше, и в целом той же площади. У мутанта *viridis* изменения того же направления, но менее существенные. Так в ювенильных листьях

хлорофилла *a* столько же, сколько у родителя, хлорофилла *b* в 2 раза меньше, а каротиноидов на 1/3 больше, хлоропласты на 1/3 тоньше и по площади в ~2 раза меньше. У дефинитивных листьев хлорофилла *a* и *b* немного, а каратиноидов в 2 раза меньше, хлоропласты короче и тоньше и в 2 раза меньше по площади (Ярцева и др., 2015).

Количество хлоропластов может компенсировать недостаток их размера. Для трех мутантов *viridis* (M80), *xantha* (M81) *и xanthaviridis* (M84), имеющих на одном растении как несущие хлорофильный дефект, так и восполнившие его старые листья, было показано, что у молодых листьев *xantha* площадь поверхности хлоропласта в 4 раза меньше, чем у родительского сорта Циан, а у зрелых она превышает Циан, но хлоропластов становится меньше. Для *xanthaviridis* выявлено, что на начальном этапе хлоропласты меньше родительских в 2 раза за счет длины, зато их число в ~2 раза больше, тогда как у старых листьев хлоропласты в 2 раза больше, но их меньше. У *viridis* на раннем этапе площадь хлоропласта меньше в 3, а количество больше в 1,5 раза, тогда как у старых листьев площадь хлоропласта больше в 2 раза, а число то же, что и у родительского сорта. Это использовали создатели высоко продуктивного сорта Золотистый, районированного с 2005 года на Украине (Левчук и др., 2012).

1.2.3. Цитоплазматическая мужская стерильность

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) используется для создания гетерозисных гибридов у многих культурных растений. Как правило, она появляется в отдаленных скрещиваниях, соматической гибридизации, при длительном самоопылении, или в результате сомаклональной изменчивости (Даниленко, Давыденко, 2003).

За возникновение ЦМС отвечают мутации в митохондриальном геноме, часто с возникновением химерных генов, затрагивающие субъединицы АТФ-синтазы (*atp*), компоненты дыхательной цепи (*nad, cox*), рибосомальную РНК (*rrn26*) и белки (*rps12*), т-РНК или просто *orf* с неизвестной функцией. В качестве восстановителей фертильности выступают ядерные гены, инактивирующие как саму митохондрию, так и часть ее генома, влияющие на экспрессию ЦМС локуса, посттрансляционную регуляцию, РНК – редактирование, а также элиминацию конечного продукта (Даниленко, Давыденко, 2003; Анисимова, Гаврилова, 2012).

По фенотипическому проявлению ЦМС может быть спорогенной, когда пыльца не формируется; структурной, при которой модификация цветка не позволяют ему самоопыляться, обычно изменяются соотношения размеров, или происходят гомеозисные превращения тычинок в пестилоиды, петалоиды или карпеллы; функциональной, когда пыльца формируется, но пыльники не раскрываются (Hanson, Bentolia, 2004; Kumar, 2013).

Источники ЦМС льна, как правило, имеют закрытый тип цветения, деформированные

тычиночные нити, желтые щуплые пыльники, отклонения от «дикого типа» (голубой) окраски цветка. Это показывает влияние генома митохондрий на проявление окраски и формы цветка или предпочтение проявления ЦМС в цветках не «дикого типа». У ЦМС форм подсолнечника, табака и петунии тоже встречаются деформированные тычинки, у табака описан трубчатый цветок (Анащенко, 1968; Баранова и др, 2015; Hanson, Bentolia, 2004).

У льна ЦМС была описана за 10 лет до ее официального открытия у кукурузы (Bateson, Gairdner, 1921; Rhoades, 1931; Хаджинов, 1935, цит. по Анисимова, Гаврилова, 2012). Основные работы по ее изучению датированы 1950-70ми годами (Рыкова, 1979). Создание гетерозисных гибридов тогда было признано не рентабельным, так как необходимо иметь много семян ЦМС линии. Большинство ЦМС линий со временем было утеряно. Сейчас интерес к таким линиям может возникнуть вновь, так как к сортам льна предъявляются иные, чем ранее, требования.

У льна известно минимум 5 типов ЦМС, большинство затрагивают окраску и форму цветков. Первый – описан в скрещиваниях стелющегося льна, выщепившегося из образца *L.grandiflorum* (Bateson, Gairdner, 1921; Gairdner, 1929) или *L.floccosum* (Gajewski, 1937, цит. по Рыкова 1979). Стерильные гибриды имели полусвернутый цветок с изогнутыми тычиночными нитями и атрофированными пыльниками. В скрещиваниях оба родителя и F_1 были мужски фертильны. Стерильность была только у гомозигот F_2 по гену *m*, полученному от отцовской линии с цитоплазмой от потомка дикого вида (Gairdner, 1929).

Второй тип ЦМС найден в США, независимо у трех сортов Marine 96, Redwood 137, Normal 126 и изучался одновременно. В качестве плейотропного эффекта эта ЦМС обуславливает трубчатый венчик с мелкими лепестками. Материнские линии уже мужскистерильны (Dubey, Singh, 1965, 1966; Kumar, Singh, 1970, 1972). В качестве восстановителя фертильности выступают 4 аллеля гена *Ms – Ms* (полная фертильность) > *Ms2* (неполное восстановление фертильности) > *Ms1* (еще более слабое восстановление фертильности) (Kumar, Singh, 1970, 1972), Ms ~ Ms3 (Comstock, 1965, 1970).

Третий тип ЦМС описан у формы из Палестины (к-1991) с бледно-голубым венчиком, оранжевыми фертильными пыльниками и светло-коричневыми семенами (Рогаш, 1968, цит. по Рыкова, 1979), на его основе созданы две линии ЦМС – Светоч 1560 и Светоч 1561 также с фертильными цветками. Стерильность и реципрокные различия проявляются во втором поколении от скрещивания каждого из них с другими образцами. Для них удалось подобрать образец, при скрещивании с которым образовывались цветки с нередуцированными лепестками, но стерильными пыльниками, а также формы, при гибридизации с которыми получаются растения с полуоткрытыми цветками и стерильной пыльцой (Марченков, 1975, 1977, цит. по Рыкова, 1979; Марченков, 1979). Т.е. форма цветка и его стерильность имеют разную генетическую основу. Светоч 1560 всегда однороден, а Светоч 1561 спонтанно

выщепляет стерильные формы, имеющие трубчатый венчик (Марченков, 1979).

Четвертый тип ЦМС с закрытым типом цветения и белыми крупными сморщенными пыльниками без пыльцы выделен из сорта Redwood (Сорочинская, Галкин, 1977). Возможно, он идентичен второму типу, так как был получен из сорта льна того же названия.

Пятый тип выделен из расщепляющейся по окраске, размеру и форме цветка популяции *L. nervosum* (Рыкова, 1979).

Остальные типы ЦМС (или генной мужской стерильности?) получены с помощью обратной генетики. На основе гомологии с геном *Ms2 A. thaliana* клонирован ген *MS2-F* у линии с доминантной генной мужской стерильностью, но с помощью классического генанализа расщепления по фертильности показано не было (Hui et al., 2010, abstract). Отмечено, что продукт гена *MS2* – редуктаза жирных кислот локализован в пластидах и нужен для развития оболочки пыльцы (Chen et al., 2011). S. Kumar с соавторами (Kumar et al., 2013) при скрещивании двух фертильных образцов Double Low и McDuff получили расщепление по стерильности пыльцы, которое не соответствовало Менделевскому. Стерильность контролировалась геном *LuWD40-1* (из сорта McDuff), гомологичным на 89% гену *MS2-F* (Hui et al., 2010, цитировано по Kumar et al., 2013). Агробактериальные трансформанты с его сверхэкспрессией у сорта Prairie Grande имели закрытую форму цветка, изогнутые тычиночные нити с редуцированными стерильными пыльниками (Kumar et al., 2013).

1.2.4. Карликовость и изменение формы стебля

Создание низкорослых (карликовых) форм зерновых культур, устойчивых к полеганию, привело к значительному повышению их урожайности в 1960-70х годах, и было одной из главных задач «зеленой революции» (Khush, 2001, цит. по Билова и др., 2016).

У кукурузы известно 5 генов карликовости и 19 компактности растения, из них секвеникрованы и проанализирована последовательность у 9. Почти все гены участвуют в биосинтезе гибберелинов и имеют плейотропный эффект на форму листьев, изменение формы и состава соцветий, форму цветка, а иногда и окраску семян (названия генов из Генетика культурных растений..., 1988 в базе данных maizegdb.org, Andorf et al., 2016).

У риса известно более 50 генов карликовости, если в генотипе встречается несколько из них то это часто приводит к стерильности цветков (Генетика культурных растений..., 1988). Карликовость овса контролируется 6 генами (Генетика культурных растений..., 1988), пшеницы – 10, ржи – 6, ячменя – 10 (Генетика культурных растений..., 1986).

Многие из сортов, участвовавших в «зеленой революции», несут мутации в генах метаболизма или передачи сигнала гиббереллина (ГА). Изменения в ГА-зависимых процессах

могут приводить как к низкорослости, так и к гигантизму. Среди известных ГА физиологически активны только $ГА_1$, $ГА_3$, $ГА_4$, $ГА_5$ и $ГА_7$. ГА вовлечены во многие этапы развития растений, такие как прорастание семян, рост стеблей и корней, формирование флоральных меристем и развитие цветка, в том числе возникновения мужской стерильности, плода и семян, фотоморфогенез и регуляцию циркадных ритмов. Если у мутантов затронуты гены ферментов биосинтеза и деактивации ГА, то их рост можно восстановить, обработав активной ГА. Если затронуты процессы рецепции и трансдукции гиббереллинового сигнала, то мутанты не чувствительны к экзогенным ГА (Билова и др., 2016).

У льна до недавнего времени не было известно истинных карликов. Короткостебельность льна-кудряша, находится под полигенным контролем. Этот лен имеет определенный ареал возделывания, но хорошо скрещивается с другими типами льна (межеумком и долгунцом). Другой тип короткостебельности – следствие плейотропного действия некоторых генов хлорофильной окраски (Полякова и др., 2013).

Нами на льне впервые описан ген карликовости *dw1* (*dwarf 1*) с неполным доминированием (Пороховинова и др., 2013).

Еще один тип изменения формы стебля – «кудрявый стебель (*curly stem*)» был независимо получен дважды в начале 1970х гг. и 2000г. у EMS мутантов (Bianu et al., 1972, цит. по Tejklova, 2002, Tejklova, 2002). Подобный фенотип не описан ни на одной известной культуре. Эта мутация контролируется геном *cs1* с неполным доминированием (Tejklova, 2002).

1.3. Основные направления селекции льна

Лен по использованию подразделяется на три типа – долгунец (на волокно), кудряш (на семена) и межеумок (на семена и волокно). Лен кудряш практически нигде не возделывается и под масличным льном сейчас подразумевают лен-межеумок.

Лен-долгунец – ценная прядильная культура. В мире он возделывается на площади более 221 тыс. га и среди прядильных культур занимает четвертое место после хлопчатника, джута и сизаля. Россия занимает третье место в мире по площади возделывания прядильного льна после Франции и Беларуси. По урожайности соломы Россия находится на уровне Беларуси, Украины, Египта и Аргентины, значительно отставая от Франции, Бельгии и Нидерландов, но статистические данные вызывают сомнение, так как различие в 7 раз между странами – лидерами и аутсайдерами может говорить о разной системе замеров массы соломы – возможно, ее брали разной вылежки или влажности (рис. 4 А, Б, Д; FAOSTAT..., 2017). В 2016г. Россия высевала лен-долгунец на 48,2 тыс.га, в основном в Тверской, Смоленской, Вологодской и Омской областях, Алтайском крае и Удмуртии. Урожай волокна был в среднем 9 ц/га, достигая 12,5 ц/га в Алтайском крае (рис. 5 А, Валовые сборы и урожайность..., 2017, Посевные площади..., 2017).

Лен-масличный в мире занимает 2,8 млн. га, т.е. примерно в 10 раз большую площадь, чем прядильный. Россия уже несколько лет является лидером по этому показателю, благодаря сокращению площадей в Канаде из-за запрета продажи трансгенного льна (0-толерантность к ГМО) в Евросоюзе, Бразилии и Японии (Viju et al., 2011). Однако по продуктивности Россия уступает Канаде, США и Франции (рис.4 В, Г, Д, FAOSTAT..., 2017).

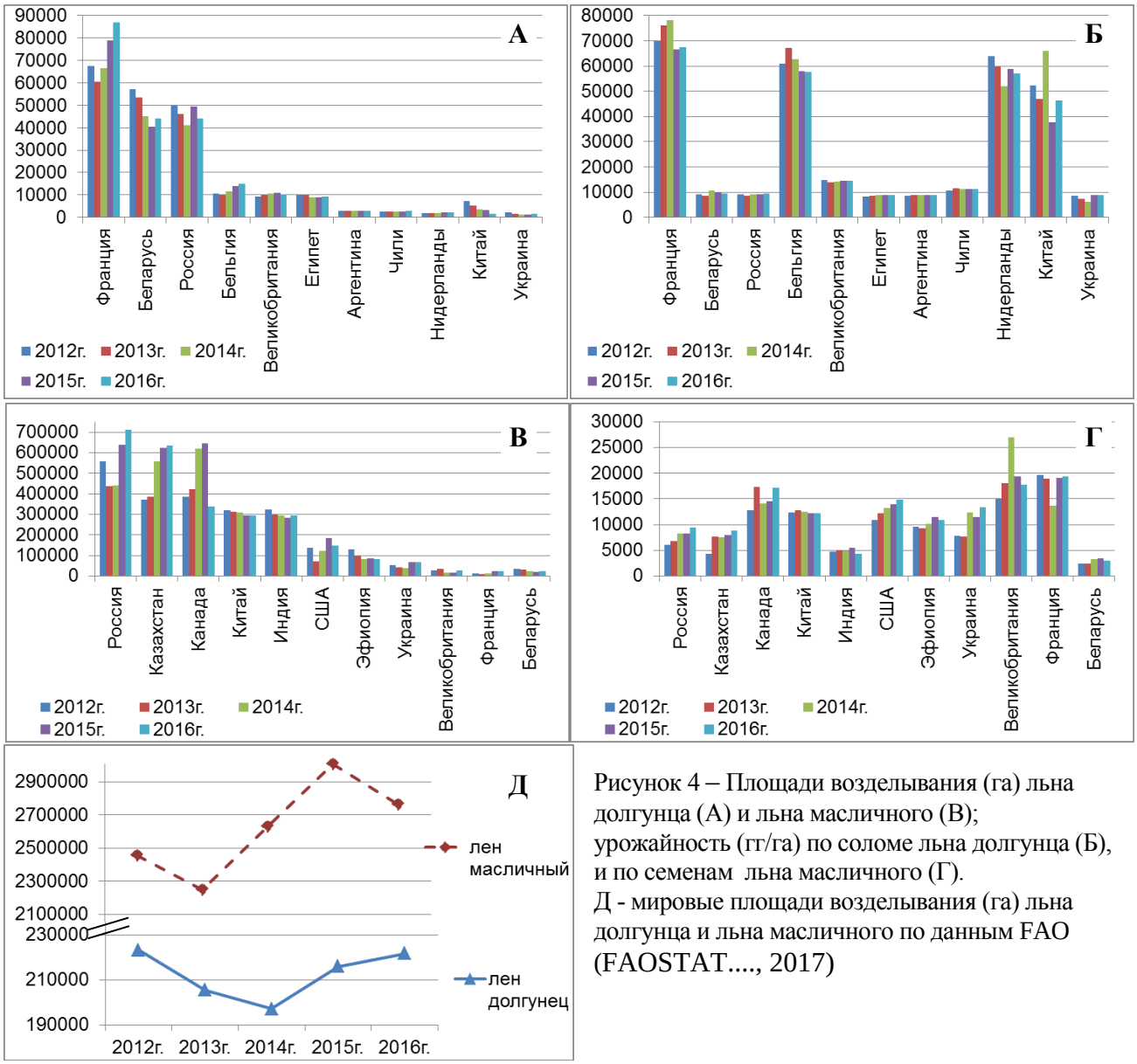


Рисунок 4 – Площади возделывания (га) льна долгунца (А) и льна масличного (В);
урожайность (гг/га) по соломе льна долгунца (Б), и по семенам льна масличного (Г).
Д - мировые площади возделывания (га) льна долгунца и льна масличного по данным FAO (FAOSTAT...., 2017)

В 2016г. Россия высевала масличный лен на площади в 709 тыс. га, практически во всех регионах, но больше всего в Ростовской и Волгоградской областях и Ставропольском и Алтайском краях. Урожай семян был в среднем 10 ц/га, достигая 14,2 ц/га в Курской обл. (рис.5 Б, Валовые сборы и урожайность..., 2017, Посевные площади..., 2017). Лен может служить и резервной культурой для восполнения дефицита сырья в случае неурожая подсолнечника и сои не только на Юге, но и в других регионах РФ. Его посевные площади можно значительно расширить по всей России до 2836 тыс. га, большей частью за счет Приволжского, Южного, Центрального и Сибирского федерального округов (Лукомец и др., 2015).

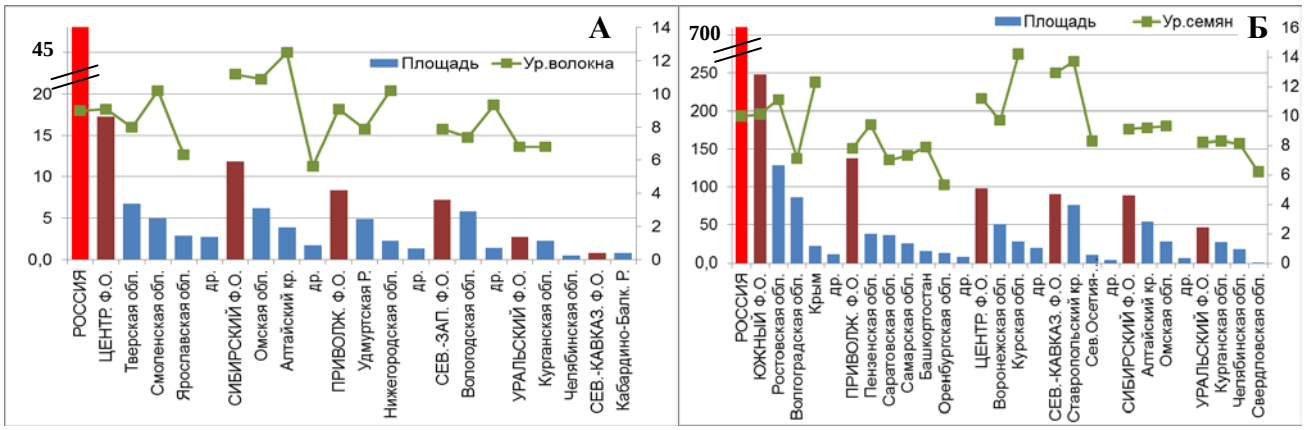


Рисунок 5 – Площади возделывания (га) и урожайность (ц/га) (А) льна долгунца и (Б) льна масличного в России по данным РОССТАТА (Валовые сборы и урожайность..., 2017, Посевные площади..., 2017)

Общими преимуществами возделывания льнов обоих типов являются болезни и вредители, характерные только для этих культур, быстрое созревание. Основными отличиями в производстве льна-долгунца и масличного являются длинная технологическая цепочка у льна-долгунца, большая требовательность к качеству почвы, узость переработки.

Для обоих типов льна скороспелость является одним из основных направлений селекции, позволяющих минимизировать затраты на их выращивание и уйти от засухи и заморозков. С другой стороны, необходимо иметь средне и позднеспелые образцы, так как они, как правило, более урожайны и в случае больших площадей посева позволяют растянуть время оптимальной уборки. Скороспелость зависит от двух основных периодов – всходы-цветение и цветение-созревание. Для льна масличного лучше укорачивать первый, а у долгунца – второй (Голуб и др., 2003). Наследование фаз вегетационного периода имеет полигенный характер, и в зависимости от скрещиваемых форм скороспелость может быть как доминантной, так и рецессивной или иметь промежуточное доминирование (Брач, 1989; Голуб и др., 2003). В странах с высокой агрокультурой – Канада, США, Евросоюз предпочитают использовать среднеспелый лен (Pavelek et al., 2015).

Еще одно направление селекции – создание озимых сортов. В странах с мягким климатом лен часто сеют под зиму. Осенью он достигает стадии елочки и начинает немного «куститься». Весной, собирая всю влагу, он быстро созревает и уходит от весенней и летней засух. Перспективные формы созданы и вовлечены в селекцию во ВНИИМКе (Рябенко и др., 2015).

Устойчивость к болезням является важным показателем для селекции современных сортов. Основные болезни льна – фузариозное увядание, мучнистая роса, ржавчина, антракноз, пасмо. Ржавчина, благодаря стараниям селекционеров ВНИИЛ и ВИР, в последние десятилетия не очень актуальна на территории России и Беларуси, так как возделываются устойчивые сорта, но в случае внедрения восприимчивых сортов, ситуация резко ухудшится, так как этот патоген имеет большую скорость распространения (Рожмина, Лошакова 2016; Рожмина и др., 2016, Голуб и др., 2003, Кутузова и др., 2015).

Устойчивость к полеганию необходима для льна любого направления селекции. Полегание может быть вызвано четырьмя причинами – излишней густотой стояния, интенсивными осадками, сильным ветром и избытком удобрений. Как правило, устойчивые формы имеют более плотную древесину, и /или повышенное содержание целлюлозы (Голуб и др., 2003, Павлов и др., 2007).

В южных регионах России не так много культур, устойчивых к засухе, и масличный лен входит в их число, поэтому он часто включается в севооборот не через 7, а через 3-4 года, что приводит к льноутомлению почвы, выражающемуся в гибели растений и снижении урожайности (Зеленцов и др., 2016). С подобной проблемой сталкиваются и хозяйства, возделывающие лен-долгунец, переработка которого сильно зависит от близости специализированной техники и заводов по переработке тресты. В этом случае страдают урожай соломы и качество волокна (Прудников и др., 2009). Селекция автотолерантных сортов крайне затруднена, так как не определена главная причина угнетения растений. Сейчас главными виновниками проблемы считаются грибные болезни, такие как фузариозное увядание у льна масличного и антракноз у льна-долгунца (Зеленцов и др., 2016; Прудников и др., 2009).

Большинство посевных площадей льна находится в зоне неустойчивого земледелия, поэтому необходимо создавать сорта с большой экологической пластичностью и адаптивностью к неблагоприятным условиям (Голуб и др., 2003; Лукомец и др., 2010, Brutch et al., 2008).

Лен чувствителен к засорению полей сорняками от стадии всходов до «елочки» затем растения приобретают хорошие почвопокровные свойства. Поэтому для льна необходимо применение гербицидов как перед посевом, так и при появлении второй волны сорняков в стадию «елочки» (Голуб и др., 2003). Но после уборки поле практически полностью избавляется от сорняков. В мире существует несколько Канадских сортов ГМО с устойчивостью к гербициду глифосат, но лицензии по ним аннулированы из-за запрета экспорта ГМО-семян льна и обнаружения примесей ГМО семян в более чем 20% партий не ГМО сортов (Viju et al., 2011). После таких санкций возобновление работ в этом направлении маловероятно. У льна естественная устойчивость к гербицидам не обнаружена. Имеются данные о негативном влиянии некоторых из них на качество волокна у льна-долгунца, не заметное по внешнему виду стебля (Аврова, 2001), поэтому ведутся работы по поиску гербицидов, к которым лен толерантен. Баковые смеси гербицидов против злаковых и двудольных сорняков приводят к увеличению чувствительности к ним льна-долгунца, уменьшению его высоты, нарушению развития коробочек и семян, а также задержке созревания на неделю (Голуб и др., 2003). В Европе и Канаде коммерческие сорта имеют специфическую устойчивость к гербициду десиканту «Баста» с действующим веществом глюфосинат аммония, который должен помочь растению сбросить листья, но не повредить стебель и коробочки (Pavelek et al., 2015).

Еще одно направление селекции – отзывчивость льна на удобрения. Азотные удобрения

на льне долгунце приводят к увеличению урожайности соломы, но их необходимо применять с осторожностью, так как избыток приводит к поражению болезнями и полеганию. Использование калийных удобрений приводит к увеличению урожая соломы и волокна, улучшению его качества, а выход волокна остается прежним. Лен сильно чувствителен к микроудобрениям – цинку, меди и бору. Медь способствует увеличению гибкости и прочности волокна, цинк – формированию волокон граненой формы с более тонкими стенками и меньшим диаметром полости, увеличению количества элементарных волокон на срезе и снижению числа одревесневших волокон (Ходякова, цит. по Голуб и др., 2003). Внесение бора повышает урожайность волокна и семян, снижает заболеваемость фузариозом и антракнозом (Голуб и др., 2003).

Лен является кальциефобом. Одной из самых распространенных болезней на территории Беларуси является кальциевый хлороз, характерный для льна, растущего на переизвесткованных почвах, который можно только частично устранить поливом цинковыми удобрениями. Создание сортов льна, устойчивых к этому заболеванию – одно из направлений селекции льна в Беларуси (Голуб и др., 2003).

Так как лен напрямую не используется в пищу, его высевают на загрязненных почвах с целью проведения фитомелиорации по выносу тяжелых металлов, в основном свинца и кадмия. Большой вынос этих веществ с одной стороны, и толерантность к ним с другой – приоритетные направления селекции в Европе и Канаде (Pavelek et al., 2015).

Для льна-долгунца и для льна масличного, высеваемого на севере России, актуальна Al-толерантность, т.к. большинство почв северных регионов выращивания имеет повышенную кислотность (Кишлян и др., 2010). Совсем недавно достигнут прогресс в изучении молекулярных механизмов этой толерантности. Повышенную экспрессию имеют гены, вовлеченные в трансмембранный транспорт UDP-гликозилтрансферазы и глутатион-S-трансферазы особенно у устойчивых форм (Dmitriev et al., 2016). Также различия между устойчивыми и восприимчивыми формами заключались в уровне экспрессии микроРНК miR319 и miR390. Первая взаимодействует с множеством белков, но более вероятно с Teosinte Branched/Cycloidea/PCF transcription factor 3 и 4 (TCP) семейства транскрипционных факторов 3 и 4, которые возможно и контролируют Al-устойчивость. Вторая – miR390, тоже взаимодействует с множеством белков, но для устойчивости наиболее вероятен фактор развития – growth-regulating factor 5 (GRF5) (Dmitriev et al., 2017).

У льна не существует промышленных гибридов F_1, так как их производство нерентабельно из-за малой площади питания растения (Рыкова, 1979; Марченков, 1979).

При создании новых сортов льна-долгунца и масличного используют многоступенчатые скрещивания, мутагенез, а затем отбор в поздних поколениях с оценкой по качественным показателям и устойчивости к неблагоприятным условиям. Перспективным направлением

считается получение дигаплоидов, но сортов на их основе еще нет (Pavelek et al., 2015; Голуб и др., 2003). В Канаде сорт CDC Normandy получен в результате сомаклональной изменчивости в культуре тканей из сорта McGregor (Duguid, 2009). У льна масличного, как в «опять новой» культуре России, есть сорта, полученные в результате массового отбора из перспективных образцов и зарубежных сортов. Только поздние низколиноленовые сорта селекции Канады и Чехии получены с помощью мутагенеза, скрещиваний, а затем отбора по ДНК маркерам генов биосинтеза линоленовой кислоты (Dribnenki et al., 2003; Pavelek, Tejklova, 2007). При всех известных нам селекционных учреждениях льна зарубежья и многих в России существуют лаборатории, занимающихся ДНК-маркированием, но результаты их работы не публикуются, возможно, потому, что она стала рутинной, наподобие биохимической, или наоборот, прорывной и скрывается. Среди таких работ – устойчивость к патогенам (ржавчина, фузариоз, мучнистая роса), вызванная R-генами, и полигенное наследование (Spielmeyer et al., 1998; Oh et al.,1998.; Asgarinia et al., 2013 и др.).

CAPS-маркирование используется только для специфичных аллелей генов низколиноленовости (Vrinten et al., 2005; Лемеш и др., 2015). Большинство картирующих популяций изначально создавались для поиска связи морфологических и хозяйственно ценных признаков, но с развитием молекулярной генетики их стали использовать для определения групп сцепления (Cloutier et al., 2011; Lindenback, 2015; Sudarshan et al., 2017 и др.). С их помощью локализовали на хромосомах гены биосинтеза ЖК, один ген устойчивости к ржавчине и определили район, где находится ген устойчивости к фузариозу, но каковы его функции на биохимическом уровне не ясно (Cloutier et al., 2011, 2012; Soto-Serda et al., 2014). Тем же способом были локализованы на хромосомах два гена желтосемянности, у одного из них известна функция (Cloutier et al., 2012; Sudarshan et al., 2017). Локализованы на трех хромосомах копии гена целлюлозсинтазы *CesA*, но их влияние на качество волокна не доказано (Yurkevich et al., 2017). Остальные работы пока носят фундаментальный характер.

Чтобы избежать «массового отбора» из сорта, необходимо его маркировать, лучше признаками, видными во время цветения. Практически все районированные сорта льна-долгунца имеют дикий тип окраски венчика и отличаются только по наличию ресничек на ложной перегородке коробочек. Это объясняется жесткими требованиями к однородности и тем, что практически невозможно полностью освободить оборудование по обмолоту и очистке семян льна от сорта, обрабатываемого первым. Несколько сотен семян, среди миллионов используемых для промышленного посева, не изменят чистоту конечной продукции, но не пропустят сорт в районирование по сортовой чистоте (Protocol...2007). Поэтому из 60 сортов, допущенных к посеву в России, только 2 имеют белые цветки (Сорта растений.., 2017).

Современные сорта масличного льна хорошо морфологически маркированы, из 33,

находящихся в районировании, 13 – имеют окраску цветка и/или семян не дикого типа, а еще 5 – более светлый венчик (Сорта растений.., 2017). Это объясняется значимостью желтосемянности для селекции, меньшей нормой высева и возможностью использования нескольких комплектов оборудования по обмолоту семян. Идет поиск форм, сочетающих редкие морфологические и лучшие хозяйственно ценные признаки (Pavelek et al., 2015; Маслинская, 2011).

Культура льна-долгунца переживает сейчас не лучшие времена. Поэтому на первом месте у него стоит урожайность волокна, напрямую зависящая от урожая соломы. Наибольшая урожайность по России 10,2-12,5 ц/га у хозяйств Алтайского края, Омской и Смоленской областей (Валовые сборы и урожайность..., 2017). Несмотря на сокращение площадей, увеличивается валовый сбор и урожайность волокна (Коновалов, 2017). Селекция сортов по продуктивности у льна подошла к биологическим границам, однако даже в прогрессивных хозяйствах Беларуси продуктивность сортов реализуется на 25-30% (Голуб и др., 2003).

Высота льна-долгунца – один из обязательных признаков качества волокна. На льне-долгунце хорошо представлено изучение наследования количественных признаков с использованием метода К. Мазера и Дж. Джинкса, основанного на диаллельных скрещиваниях, и характеризующего как тип взаимодействия генов, так и относительное число доминантных/ рецессивных аллелей генов в циклическом скрещивании для каждого сорта. Этот метод трудоемкий, но дает точную характеристику генотипов по пригодности для селекции, как по одиночным, так и по комплексу признаков, таким как высота растения, скороспелость, урожайность по волокну и семенам (Брач, 1990; Popescu et al., 1998; Титок и др., 2010).

Высокое содержание волокна и значительная высота растения льна-долгунца современного селекционного материала обладают незначительной изменчивостью и хорошо передаются потомству (Голуб и др., 2003; Брач и др., 2010).

Качество волокна не менее важно, чем урожай. Его оценка начинается с определения качества (цветности, пораженности) соломы, продолжается при характеристике тресты и заканчивается волокном. Качество волокна – комплексный признак. Его можно разделить на три части: (1) мерные показатели – гибкость, разрывная нагрузка и тонина, (2) расчетная – относительная разрывная нагрузка, вычисляемая исходя из первых трех показателей, (3) органолептическая – средний номер длинного волокна, определяющийся при сравнении с волокном эталонных номеров квалифицированным оценщиком. Окончательно о качестве льнопродукции можно говорить после прядения опытной партии по числу разрывов нитей и др. показателям (Павлов, 2007). Высокое содержание волокна часто отрицательно коррелирует с его качеством (Кутузова и др., 2005; Брач и др., 2010).

Биологически качество волокна определяется волокнистыми пучками стебля, которые состоят из элементарных волокон 20-30мм длиной и диаметром 20-30мкм. Пучки, располагаясь

по периферии стебля, образуют плотное кольцо. Каждое кольцо состоит из 20-40 пучков. Количество волокнистых пучков характеризует качество волокна – чем их больше, тем лучше. Существуют только косвенные методы определения качества волокна у единичных растений, основанные на анатомическом строении стебля (Голуб и др., 2003; Павлов, 2007; Чернова и др., 2007).

В промышленности ощущается существенный недостаток длинного волокна льна. В экспериментальных посевах лен может в среднем содержать до 25-30% всего волокна и 10-20% длинного, в производстве выход всего волокна тот же, однако длинного – только 4,25%, остальное составляет короткое волокно. Длинное волокно в производстве уступает и в качестве экспериментальному посеву, имея номер 10,5 вместо 20-27 (Брач и др., 2015; Коновалов, 2017). В Западной Европе соотношение длинного и короткого волокна 60:40, в Беларуси 25:75, тогда как в России 15:85 (Голуб и др., 2003; Коновалов, 2017). Для производства постельных и бытовых тканей используется волокно 10-12 номеров, а для одежды необходимо волокно 13-15 номеров (Голуб и др., 2003). Потенциальная возможность текстильной промышленности России производить более 800 млн. $м^2$ льняных тканей удовлетворяется сейчас не более чем на 10%. При этом в 2015г. 70% волокна потреблял строительный сектор (утеплители, нетканые материалы) и только 29% – текстильная промышленность (Ущаповский и др., 2017). Короткое волокно тоже очень ценно. Возрождение льноперератывающей индустрии началось именно с него. На первом этапе создаются заводы по переработке короткого волокна на вату, нетканые материалы и утеплитель, а отходы идут на пелеты и наполнители кошачьих лотков (Ганенко, 2016).

Еще одно направление – использование волокна льна на производство пороха, где не важна его длина, а необходимо высокое содержание целлюлозы и минимальное количество зольных веществ. Во ВНИИ льна уже создан сорт Универсал, обладающий этими качествами и имеющий 88% целлюлозы (Рожмина, 2017). Перспективное направление использования – производство биокомпозитов, еще недавно утилизировавшее отходы производства. Однако сейчас для армирования панелей автомобилей и водного транспорта используется длинное волокно (http://www.dehondtcomposites.com/en/products), но разработчики не публикуют свои результаты в открытой печати, а рекламируют только конечную продукцию.

На 2017 г. в Реестре селекционных достижений России находится 60 сортов льна долгунца, из них официально высеваются 15. Большие площади приходятся на сорта СибНИИСХиТ, ВНИИЛ, Смоленской ГОСХОС и Голландской селекции (Сорта растений.., 2017; Коновалов, 2017).

Лен масличный в 2016 году занимал площадь 709 тыс. га – большую, чем во всем СССР перед распадом (680 тыс. га) в 1991г. (FAOSTAT..., 2017). Расширение площадей возделывания льна масличного объясняется его способностью хорошо произрастать как в засушливых, так и в переувлажненных регионах и северных условиях, простой агротехникой, раннеспелостью, позволяющей проводить уборку сразу после озимой пшеницы, низкими затратами на

производство семян, высокой рентабельностью, а также хорошим экспортным потенциалом (Зеленцов, 2017). По сравнению с другими масличными культурами в России лен – четвертый по доходности после подсолнечника, сои и рапса (Лукомец и др., 2015). От 70 до 90% семян льна масличного идет на экспорт, что делает производителей зависимыми от потребностей рынка и экспортных цен. Основными странами экспорта России в 2016г. были Евросоюз, Турция, Китай и Вьетнам (Новиков и др., 2017).

К масличному льну относятся лен кудряш и межеумок. На территории России возделывается только последний. Масличный лен по своему назначению делится на высоколиноленовый (технический) и низколиноленовый (solin – или пищевой). Обе группы съедобны, первая даже полезней, но высоколиноленовое масло очень «капризно» и быстро прогоркает, поэтому продукт из лечебного становится ядовитым. В России к использованию допущено 33 сорта, из них 4 низколиноленовых. Основными селекционными учреждениями являются ВНИИМК, как головная организация, так и Сибирская и Донская опытные станции, НИИ сорго и кукурузы. Районированы также сорта из Германии, Голландии и Англии. Самыми высокомасличными признаны сорта селекции ВНИИМК (Сорта растений.., 2017).

Урожайность льна масличного – комплексный признак и складывается из числа стеблей на одном растении, ветвистости его соцветия, числа коробочек, семян в коробочке и массы 1000 семян, их масличности и урожая масла с площади возделывания. Некоторые показатели имеют негативную корреляцию между собой, как например масса 1000 семян и урожай семян с растения. Урожайность льна подвержена влиянию погодных условий, особенно такие признаки, как количество семян в коробочке, масличность и содержание насыщенных кислот. Наиболее стабильна масса 1000 семян. Случайным колебаниям подвержены признаки продуктивности одного растения – количество коробочек, семян в них и масса этих семян (Вакула и др., 2009).

В зависимости от способа обработки выпускают масло двух видов: рафинированное отбеленное и нерафинированное (1 и 2 сорта). Рафинированное масло используют в лако-красочной промышленности, в пищу не употребляют. Наиболее ценно масло «первого холодного отжима». Для оценки качества жировых компонентов используют термин «биологическая эффективность», который характеризует содержание полиненасыщенных незаменимых ЖК. Эти кислоты являются предшественниками гормоноподобных веществ – простагландинов, проявляющих антиатерогенные и иммуномоделирующие свойства. Льняное масло содержит фитостерины, снижающие всасывание холестерина из кишечника. В нем содержатся все виды токоферолов, есть стеролы, каротиноиды и фосфолипиды (Лисовая и др., 2015).

Льняное масло незаменимо в фармацевтической, парфюмерной, косметической, мыловаренной, лакокрасочной промышленностях (Рожмина, и др., 2016). Для производства олиф и красок необходимо быстрое высыхание масла, которое оценивается по его йодному

числу. В норме оно колеблется от 180 до 190 (Каталог мировой коллекции ВИР..., 2006).

Льняное масло может использоваться как присадка к летнему дизельному топливу уменьшая дымность, содержание вредных выбросов NOx, CO, CHx. Лучшим было признано соотношение 95:5 (Марков и др., 2015).

Отходы от производства масла – жмых и шрот являются ценной добавкой в корм сельскохозяйственных животных (Lardy et al., 2016, Брач и др., 2016). Жмых, полученный из пищевого льна, идет на изготовление полуобезжиренной муки (Зубцов и др., 2007).

Мука из семян льна используется в хлебопечении как цельная, так и в смеси с пшеничной. Рекомендуется добавлять льняную муку к пшеничной для дрожжевого теста в количестве 10-15% от массы пшеничной муки, для бездрожжевого – до 20%. В отличие от масла, жиры в размолотом семени более устойчивы к окислению под действием воздуха, солнечного света и высокой температуры, в том числе при выпечке (Зубцов и др., 2007). Полисахариды, а не все семя, могут тоже значительно улучшить хлебопекарные свойства муки (Миневич и др., 2017).

Коричневая оболочка семян после обмолота придает муке серый цвет, поэтому для выпечки лучше использовать желтые семена. Из 33 сортов, районированных в России, все 4 низколиноленовые и еще 3 высоколиноленовые имеют такую окраску (Сорта растений.., 2017).

Слизь льна по своей влагоудерживающей способности близка к гуаровой камеди и может использоваться в пищевой промышленности как гидрокаллоид (Миневич и др., 2017).

Обезжиренную муку льна применяют как водоудерживающий компонент в мясных изделиях (Крашенникова и др., 2015) и как замену хлеба в них с целью увеличения калорийности при приготовлении котлет (Рудницкая, Березовикова, 2010).

Льняные семена – это комплексное лекарство, где помимо льняного масла содержатся слизи, лигнаны, фитостероиды, токоферолы и др. витамины, микроэлементы (Рожмина, и др., 2016, Брач и др., 2016). Семена льна входят в пособия по фармакогнозии из-за слизи, используемой как обволакивающее средство при раздражении кишечника (Муравьева и др., 2002).

Для пищевого льна идет направленная селекция на повышение количества лигнанов и пониженное – цианогенных гликозидов в семени (Pavelek et al., 2015).

Слизь из семян льна используется при производстве биокомпозитов (Alix et al., 2008).

При выращивании льна масличного в качестве отходов остается солома, которая сейчас практически нигде не используется, однако уже разработаны линии по производству из нее короткого волокна (Новиков и др., 2017). В Европе и Канаде ведется селекция на снижение массы стебля у масличного льна, чтобы минимизировать отходы и увеличить аттракцию полезных веществ из листьев и стебля (Pavelek et al., 2015).

В настоящее время в Канаде селекционные работы фокусируются на двойном использовании льна – на волокно и семена. Отмечено, что у масличного льна получается в

среднем 33% урожая волокна от льна-долгунца, тогда как у льна-долгунца – около 60% семян от урожая льна масличного, то есть за основу селекции нужно брать именно долгунец. Однако, проблема в том, что семена созревают до трех недель позже того, как волокно сформирует свое оптимальное качество (Pavelek et al., 2015).

Таким образом, две культуры одного вида постепенно сближаются и вполне возможно, что почти всю площадь посевов будет занимать лен комплексного использования, а небольшая часть будет отводиться под лен-долгунец для производства элитарных тканей (батист, и др.) и масличного льна на семена для медицинских целей.

В дальнейшем обзоре будут подробно обсуждены наиболее хорошо изученый ЖК состав масла семян, находящийся на пике популярности состав полисахаридов семян и не теряющая своей актуальности устойчивость льна к ржавчине.

1.3.1. Жирнокислотный состав семян льна

Липиды играют большую роль в жизни всех растительных клеток. Они составляют 5 – 10% от сухого веса клетки, в основном входя в состав мембран (Ohrogge, Browse, 1995). Мембраны типичных растительных клеток содержат несколько сотен различных липидов. Значимость, функции и механизмы регуляции многих из них до конца не ясны. Липиды используются в качестве запасных веществ, катализируют биохимические и биофизические реакции, являются фотопротекторами, инактивируют свободные радикалы, защищают наружную поверхность растения от излишков воды и, наоборот, от ее испарения, а также против поедания как низшими, так и высшими организмами. Липиды участвуют в модификации белков, внутри- и межклеточном переносе сигналов (Browse, Somerville, 1994).

Биосинтез жирных кислот (ЖК) изучен очень хорошо. Его можно разделить на несколько этапов (Ohrogge, Browse, 1995):

1. Образование ацетил КОА – субстрата для синтеза ЖК;
2. Синтез насыщенных ЖК 16:0 и 18:0 с помощью 3-кетоацил-АСР-синтаз, проходящий в цитозоле, строме хлоропласта, сферосомах. Для синтеза 18:0 из 16:0 ЖК необходим ген *fab1*.
3. Синтез 18:1 ЖК с помощью стеароил-АСР десатуразы, идущий в матриксе цитоплазмы, сферосомах. Эта десатураза в отличие от других не заякорена в мембране. Для синтеза 18:1 из 18:0 ЖК необходим ген *fab2*, при мутации в котором растения становятся карликовыми.
4. Синтез глицеролипидов. У двудольных растений существует два пути биосинтеза – прокариотический и эукариотический. В прокариотическом пути на глицерин в sn1 позицию крепится 18:1, а в sn2 – 16:0, в эукариотическом, наоборот. Также продукты обоих путей отличаются и третьим заместителем в sn3 положении. У однодольных остался только эукариотический путь.

5. Синтез ненасыщенных ЖК с помощью заякоренных в мембране хлоропласта или эндоплазматического ретикулума (ЭР) десатураз (FAD –Fatty Acid Desaturase). У арабидопсиса продукты двух локусов *fad2* (18:1→18:2) и *fad3* (18:2→18:3) отвечают за десатурацию нехлоропластных и пяти –хлоропластных липидов (*fad4* и *fad5* 16:0→16:1, *fad6* 18:1→18:2, *fad7* и *fad8* 18:2→18:3).

Гены, отвечающие за одинаковые функции в хлоропластах и ЭР, взаимодействуют. Так двойные мутанты по генам, ответственным за преобразование 18:1 → 18:2 – *fad2* (ЭР) и *fad6* (хлоропласт), нежизнеспособны, но могут выращиваться на среде с сахарозой, тогда они содержат меньше хлорофиллов, а в остальном не отличаются от дикого типа. Мутанты по трем генам, ответственным за преобразование 18:2→18:3 *fad3* (ЭР) и *fad7*, *fad8* (хлоропласт), того же габитуса, что и дикий тип, но имеют мужскую стерильность (Browse, Somerville, 1994).

Запасные липиды находятся в форме триацилглицерола (TAG). В отличие от глицеролипидов, участвующих в образовании мембран, TAG служат исключительно для запаса углерода. Их биосинтез (Kennedy pathways) отличается от эукариотического добавлением еще одного этапа – присоединением на вакантное место диацилглицерола третьей жирной кислоты, катализируемое диацетилглицерол ацилтрасферазой (Ohrogge, Browse, 1995).

В зрелых семенах TAG плотно упакованы в сферических олеосомах около 1 мкм диаметром. Размер олеосом не меняется во время созревания семян, а запас масла увеличивается только за счет их числа. В отличие от других органелл олеосомы имеют однослойную мембрану, которая содержит фосфолипиды и специальные белки – олеозины. Мембрана составляет около 5% от веса олеосом, остальное приходится на TAG (Ohrogge, Browse, 1995). Считается, что синтез TAG может продолжаться и в олеосомах (Murphy et al., 1997, цит. по Верещагин, 2007).

Олеозины – небольшие белки ~15-30 кДа, широко представленные в семенах, отвечают за размер и стабильность олеосом, а также помогают им сливаться во время обезвоживания семян. N и C концы этого белка находятся в цитоплазме, а большой гидрофобный домен заякорен внутри липидного бислоя ЭР. Этот домен содержит пролиновый узелок (prolin knot) – участок, который помогает формированию расширения у конфигурации типа «шпильки», способствующей стабилизации TAG в растущих олеосомах (Chapman et al., 2012). Олеозины контролируются 4 генами *oleo1 – oleo4*, мутации в которых приводят к уменьшению числа олеосом и увеличению их размера. Низкие температуры во время набухания семян на начальном этапе прорастания обуславливают еще большее слияние олеосом у мутантов. Во время прорастания семян олеозины рекрутируют липазы, а возможно и другие ферменты, вовлекая их в деградацию запасных липидов. Мембраны олеосом содержат калеозины и стеролеозины с подобными олеозинам функциями. В самих олеосомах присутствуют протеазы,

фосфолипазы и липазы, многие из которых участвуют в разрушении олеосом и TAG во время прорастания семян (Chapman et al., 2012).

Олеосомы есть и в клетках тапетума пыльников. На поздних этапах формирования пыльцы TAG используются для ее питания, тогда как стериловые эфиры, олеозины, флавоноиды и алканы совместно формируют гидрофобный барьер, который защищает ее от неблагоприятных условий окружающей среды (Chapman et al., 2012).

Не ясно, как растение понимает, когда надо синтезировать запасные липиды, а когда – липиды мембраны.

Многие мутанты по генам биосинтеза ЖК становятся сильно восприимчивыми к пониженным температурам. Так мутанты по гену *fad2* (18:1→18:2) при $t^o=22^oC$ не отличаются от дикого типа, тогда как при $t^o=6^oC$ листья имеют некрозы и другие повреждения и интенсивно окрашены антоцианом. Мутанты по гену *fab1* (16:0→18:0), имеют повреждения при $t^o=2^oC$, но не столь серьезные как ожидаемое при сильном увеличении содержания 16:0. Мутация в гене *fab2* (18:0→18:1) приводит к карликовости, помимо роста страдают клетки эпидермиса и мезофилла листьев, тогда как клетки устьиц и трихомы листьев остаются прежнего размера. Когда мутанты *fab2* выращивают при повышенной температуре, уровень 18:0 остается прежним, но размер растения меняется не столь значительно (Browse, Somerville, 1994).

У мутантов по генам *fad5* и *fad6* (16:0→16:1 и 18:1→18:2) во время синтеза ЖК в хлоропластах воздействие низкой температурой приводит к хлорозу листьев, уменьшению скорости роста и затруднению развития хлоропластов (Browse, Somerville,1994).

Погодные условия оказывают влияние и на состав TAG. Было показано, что рост содержания линоленовой кислоты в масле льна, вызванный понижением внешней температуры, затрагивает не все виды TAG, а только те, которые включали помимо линоленовой кислоты, пальмитиновую и линолевую, а уровень TAG, содержащих только линоленовую, олеиновую и стеариновую практически не изменялся. Увеличение уровня линоленовой кислоты шло за счет олеиновой, а содержание линолевой и насыщенных кислот почти не изменялось (Верещагин, 2007).

Во время созревания увеличение йодного числа (показатель ненасыщенности ЖК масла, связан с содержанием 18:3 и 18:2) у разных сортов льна происходит по-разному. У сорта с низким йодным числом оно остается практически неизменным, тогда как у сортов со средним и высоким йодным числом оно резко увеличивается с 10 по 20й день после цветения и остается неизменным до уборки на 32-35 день. Накопление пальмитиновой, стеариновой и линолевой кислот идет медленно, тогда как олеиновой и линоленовой – быстро (Dybing, Zimmerman, 1966).

Повышение температуры окружающей среды увеличивает содержание масла и уменьшает его йодное число, что связано с сокращением времени накопления линоленовой кислоты, вызванного ранним высыханием коробочек (Dybing, Zimmerman, 1966). Удлинение светового

дня после цветения с 16 до 20 часов приводит к увеличению содержания масла, снижению процента олеиновой кислоты за счет увеличения линолевой и линоленовой. Укорочение светового дня с 16 до 8 часов оказывает примерно то же влияние на процентный состав ЖК в масле (Dybing, Zimmerman, 1966).

При искусственном охлаждении проростков льна ночью до 6-7^{o}C также наблюдается повышение йодного числа у завязавшихся в дальнейшем на этих растениях семян (Ручкин, 1928, цит. по Иванов и др., 1931).

Интенсивность освещения также оказывает влияние на ЖК состав масла. Увеличение его с 1200 до 2700 ft-c приводит к увеличению содержания линоленовой кислоты и соответственно, йодного числа (Dybing, Zimmerman, 1966).

Не менее ценно изучение влияния комплекса факторов на ЖК состав масла с помощью эколого-географических испытаний (Гаврилова и др., 2007, Низова и др., 2006). Одна из первых таких работ проведена Н. Ивановым в 1920х г., где для двух сортов, изученных в 24 пунктах, показано, что в северных и средних широтах бывшего СССР лен дает масло с более высоким йодным числом, чем в южных. В горных районах йодное число такое же высокое, как и в северных широтах (Иванов, 1926). Позже уточнено, что ряд факторов, среди которых пониженная температура, а главным образом увеличенная влажность влечет за собой удлинение вегетационного периода, в свою очередь дающее возможность семенам накопить больше масла. Особенно важно, что в последние стадии созревания семени образуется масло с наибольшим количеством непредельных ЖК (Иванов и др., 1931). Подобные данные были получены А. Ермаковым (1958) для 10 образцов, представляющих разные разновидности льна, по результатам трехлетнего возделывания в 14 пунктах. Однако, муссонный климат Дальнего Востока приводит к аномально низкому йодному числу масла (Иванов, 1926; Ермаков, 1958).

Те же, что и в эколого-географических условиях закономерности изменения состава масла наблюдаются и при возделывании льна в одном месте, но в контрастные по метеорологическим условиям годы, что было продемонстрировано на коллекции из 30 сортов льна в г. Пушкине (Кузнецова, 1976) или на 20 образцах льна в п. Екатеринино, Тамбовской обл. (Ермаков, Мегорская, 1972). Влажное и холодное лето обусловило развитие семян с более высоким процентом линоленовой и линолевой кислот, чем жаркое и сухое, когда отмечалось большее содержание олеиновой.

В последнее десятилетие возросла роль льна в пищевой промышленности, в том числе семян для производства муки. Единственный ее недостаток – быстрое прогоркание из-за окисления линоленовой кислоты (Киреева и др., 2013). У льна в масле присутствуют 5 основных ЖК: 2 насыщенные – пальмитиновая (16:0) и стеариновая (18:0) и 3 ненасыщенные – олеиновая (18:1), линолевая (18:2) и линоленовая (18:3). По наличию последней двойной связи

линолевая относится к ω6, а линоленовая к ω3 кислотам. Льняное масло содержит около 50% линоленовой кислоты, которая имеет исключительное значение в медицине как сильный антиоксидант, но быстро прогоркает, что затрудняет применение масла в пищевой промышленности (Кутузова и др., 1998, Гаврилова и др., 2005).

При использовании льна как основного продукта в спецпитании для замещения муки злаков рекомендуется соблюдать соотношение ω6/ω3 кислот 5-10/1 для обычного питания и 3-5/1 – для лечебного. Большинство сортов имеют соотношение ~0,25/1 (Рациональное питание, 2008). Поэтому для производства полножирновой муки надо уменьшать в семенах содержание линоленовой кислоты (Брач и др., 2016).

Первые низколиноленовые сорта (solin) Linola™ появились только в конце 70х годов прошлого века в Канаде (Green, 1986). Они содержат около 2% линоленовой кислоты и являются двойными рецессивными гомозиготами по комплементарным генам *ln1* и *ln2*. Затем были выведены другие сорта, как потомки сорта Linola, так и полученные независимо от него. Все они обладают сбалансированным составом масла. Эти сорта широко возделываются, но запатентованы и практически недоступны для научных исследований (Брач и др., 2016).

У льна биосинтез ЖК достаточно хорошо изучен. Первые гены стеароил-АСР десатуразы (18:0→18:1) *sad1* и *sad2* были секвенированы в 1994г. (Singh et al., 1994, цит. по Thambugala et al., 2013) в 2007г. – гены десатуразы 2 *fad2a* и *fad2a* (18:1→18:2) (Krazowska et al., 2007, Khadake et al., 2009, цит. по Thambugala et al., 2013), в 2005 – гены десатуразы 3 *fad3a* и *fad3b* (18:2→ 18:3; Vrinten et al., 2005). Ферменты начала биосинтеза ЖК – кетоацил СоА синтазы (*KAS*) были секвенированы в 2004г. (Fofana et al., 2004), но определили их точную функцию только в 2014г. *KASIII* (Acetyl-CoA+Malonil-CoA→4:0), *KASI* (4:0→16:0), *KASII* (16:0→18:0) (You et al., 2014).

Каждый из генов *sad* содержит 3 экзона и 2 интрона, *sad1* длиной 3626пн, а *sad2* – 2519пн, оба кодируют белки 396 а.к. с гомологией 91% по последовательности генов и 99% по последовательности белка. Для sad1 известно 4 изоформы, первую – А (3 аллели с синонимичными заменами) имели практически все 120 образцов коколлекции Канады, изученной по ЖКС. Другие три изоформы отличались от первой заменой одной аминокислоты и обнаружены у 4 образцов. Для sad2 характерны две изоформы, первая встречается в три раза чаще второй. Эти изоформы имеют по 4 и 2 аллеля с синонимичными заменами, соответственно (Thambugala et al., 2013).

Оба гена *fad2 и fad3*, кодируют заякоренные в мембране белки, с тремя HYS-box мотивами каждый, необходимыми для ферментативной активности (You et al., 2014).

Гены *fad2a* и *fad2b* длиной 1137 и 1149п.н., не имеют интронов, кодируют белки 378 и 382ак, с гомологией 82% по последовательности генов и 87% по последовательности белка, соответственно. Для fad2a известно 3 изоформы, первую – А (11 аллели с синонимичными заменами) имели 95 из 120 образцов, изоформы В и С имели по пять аллелей с синонимичными

заменами. Для fad2b известно 4 изоформы, первую – A (2 аллеля с синонимичными заменами) имели 113 из 120 образцов, остальные три были мономорфны (Thambugala et al., 2013).

Ценными для селекции льна считают гены *fad3a* и *fad3b* (они же *ln1* и *ln2*), так как кодируют десатуразы, превращающие линолевую кислоту в линоленовую, необходимую для технического масла, но нежелательную – для пищевого (You et al., 2014).

Гены *fad3a* и *fad3b* длиной 3280 п.н. и 3002 п.н. соответственно и содержат по 6 экзонов и 5 интронов, кодируя белки 391 и 392 а.к. Сходство по последовательности генов – 85%, сходство по последовательности белка – 94%. По размеру гены различаются из-за инделей от 1 до 29п.н., локализованных в интронах. Для Fad3a известно 6 изоформ, 4 из которых не приводит к инактивации фермента. Первая – A (8 аллелей с синонимичными заменами) самая распространенная, изоформы B, C, E (по 1-2 аллели) редки. Изоформы D и E потеряли функциональность из-за нонсенс мутации. Для Fad3b известно 7 изоформ, 5 из которых не приводят к инактивации фермента. Это изоформы A (4 аллели), D (8 аллелей), G (7 аллелей) E, F (по 2 аллели). Только две изоформы не дают полноценного продукта – B из-за нонсенс мутации в первом экзоне и C – в связи с заменой гистидина на тирозин в первом His-box активного центра десатуразы. Все образцы с генами, не имеющие функционального продукта, получены с помощью EMS-мутагенеза (Thambugala et al., 2013).

Известна третичная структура ферментов fad3. Этот белок компактной цилиндрической формы, содержит 10 α-спиралей и 1-2 антипараллельных β- слоев. Все модели содержат одну короткую (α1) и одну длинную (α6) α-спираль. Спирали α2 и α4 прерываются 1-2 аминокислотами, нарушающими структуру спирали. У fad3b всегда есть антипараллельный β- слой, у fad3a их может быть от 0 до 2. Все известные мембран-заякоренные десатуразы характеризуются наличием трех гистидиновых (H1-H3) кластеров H(X)3-4H, H(X)2-3HH и H/Q(X)2-3HH, находящихся в очень консервативном положении каждого белка. У fad3 это His-boxes в положениях 103-107, 140-145 и 307-311 ак. Эти кластеры могут формировать активный центр десатуразы, показанный для других железосодержащих ферментов (Khadake et al., 2011).

У обоих ферментов присутствует 6 трансмембранных спиралей, составляющих около 30% белка. Они функционируют как мембранные якоря и сводят все три His-boxes вместе, формируя активный центр фермента. Оба гена, кодирующих эти ферменты имеют одиночные cAMP и cGMP зависимые сайты фосфорилирования протеинкиназами, один сайт амидирования и 4 сайта фосфорилирования тирозин-киназой. Одиночный сайт гликозидации присутствует только у *fad3a* гена, но отсутствует у *fad3b*. Также гены отличаются по количеству сайтов взаимодействия как минимум с тремя другими киназами (Khadake et al., 2011).

Дополнительное разнообразие вносит и окружение генов биосинтеза ЖК, которое вместе с геном (по определению молекулярных генетиков) входит в термин «локус». При сравнении

сорта CDC Bethune с высоколиноленовой линией M5791 было показано, что окружение генов *sad* и *fad2b* высоко консервативно, тогда как у генов *fad2a* и *fad3* оно наиболее вариабельно. У «локуса» гена *fad2a* ~95kb длиной характерно 297 SNP и 36 инделей, тогда как для ~110kb гена *fad2b* только 7 SNP и 4 индели. В отличие от других генов, *fad2b* образует кластер из 7 потенциально функциональных копий с уровнем подобия от 59 до 90%, но экспрессируется при этом только одна. В «локусы» всех генов, кроме *sad2* входят мобильные элементы. В «локус» генов *sad1, sad2* и *fad3a* входят гены биосинтеза углеводов и жиров (Thambugala et al., 2016).

Помимо работающих генов, контролирующих синтез ЖК в геноме льна, есть псевдогены и гены со слабой экспрессией (см. ниже, You et al., 2014).

Таким образом, основные работы по изменению ЖК состава масла льна должны быть связаны с поиском спонтанных или индуцированных мутантов в генах *fad3a* и *fad3b* и обязательным биохимическим подтверждением изменения состава масла.

1.3.2. Полисахариды слизи семян

Слизи встречаются практически во всех частях растения. Они помогают расти корню вглубь почвы, а пыльцевым трубкам внутрь пестика, защищают плоды и семена от поедания, или наоборот помогают их распространению, выделяются при повреждении стебля, могут накапливаться в листьях суккулентов, чтобы удерживать влагу. В семенах слизь служит для депонирования воды при прорастании, защиты от патогенов, узнавания симбионтов.

Генетический контроль биосинтеза и секреции слизи изучен на примере *Arabidopsis thaliana*. Наиболее полно он рассмотрен в обзорной статье Т. Вестерн (Western, 2012). Всего у арабидопсиса секвенировано 44 гена, контролирующих биосинтез слизи. Условно их разделяют на 4 группы: (1) регуляторы дифференциации наружного интегумента; (2) синтеза и секреции слизи; (3) структуры и модификации слизи; (4) дифференциации клеток, секретирующих слизь (Western, 2012).

Все известные гены, регулирующие дифференциацию наружного интегумента, кодируют транскрипционные факторы. Два из них *nars1* и *nars2* обуславливают сморщенную форму семян, а *ats* и *ap2* (*apetala2*) – сердцевидную форму семян, последний вызывает также отсутствие лепестков у цветка (Western, 2012).

К генам непосредственно синтеза и секреции слизи относятся *rhm2* (*mum4*), кодирующий UDP-L-рамноза синтазу, которая кроме синтеза рамнозы изменяет форму клеток сплющенной колумеллы, а также гены галактуронозилтрансферазы (*GAUT11*), которая, возможно, участвует в биосинтезе гомогалактуронана, или *GAUT-LIKE5* (*GALT5*), участвующий в биосинтезе рамногалактуронана 1. Ген *RSW3* (глюкозидаза II) участвует в процессинге N-глюкана в

эндоплазматической сети. Два гена секреции пектинов (*SEC8, EXO70A1*), кодируют субъединицы экзоцист. Имеются и многочисленные гены – регуляторы секреции пектина (*ROH1*) и синтеза слизи (*TTG1*, а также 7 транскрипционных факторов, принадлежащих к 3 семействам). К ним же относится ген биосинтеза абсцизовой кислоты (*ABA1*), гены регуляторы синтеза слизи. Для некоторых других генов функция еще не известна (Western, 2012).

К генам, ответственным за структуру и модификацию слизи, относятся гены биосинтеза целлюлозы (*MUM3* (*CESA5*), *SOS 5*(*FLA4*), *FEI2*), ген синтеза β-галактозидазы (*MUM2*), ген бифункциональной β-ксилозидаза / α-арабинофуранозидаза (*AtBXL1*), а также сериновой протеазы (*AtSBT1.7*), аденозин киназы (*ADK1*) и два гена, кодирующие ко-репрессоры Groucho/TUP1 семейства (*MUM1*(*LUH*), *LUG*). Для некоторых других генов функция не известна (Western, 2012).

К генам дифференциации клеток, секретирующих слизь, относится ген биосинтеза кутина (*DCR*) и два гена целлюлозсинтазы (*CESA9, CESA2*). Ген *MOR1* кодирует белок, ассоциированный с микротрубочками, который возможно влияет на упаковку слизи, или управляет синтезом целлюлозы в колумелле. Несколько генов участвуют в биосинтезе, рецепции и деградации гиббереллина. В первую очередь это ген биосинтеза гиббереллина (*GA1*), который помимо своей изначальной функции регулирует дифференциацию клеток, секретирующих слизь. Интересен ген *AtGA3OX4*, кодирующий белок гиббереллин-3-оксидазу, стимулирующий деградацию крахмала в течение дифференциации клеток слизи, и два гена гиббереллин нечувствительной карликовости (*AtGID1a и b*) (Western, 2012).

Лен – культура многостороннего использования. Помимо льняного волокна и масла одним из продуктов его переработки является слизь, которая составляет около 5-5,3% от веса семян (Bhatty, 1993). С давних времен она используется в медицинских целях при гастритах и других нарушениях слизистой желудочно-кишечного тракта (Муравьева и др., 2002).

С конца XX века в связи с модой на здоровое питание было обнаружено ее действие на уменьшение холестерина в крови, метаболизм глюкозы, снижение риска атеросклероза, диабета, нефрита и гормонозависимого рака (Rubial et al, 2010). Самое простое – использование слизи в составе льняной муки, полученной как из цельных семян, так и из жмыха. Из цельной муки в смеси с пшеничной (до 30 – 50%) изготавливается дрожжевой хлеб и сахарная сдоба, которые значительно превышают аналоги по питательной ценности (Киреева и др., 2013; Lipilina, 2009). Мука, полученная из жмыха или шрота, используется для корма животных, но в разумных пропорциях к основному корму, так как помимо положительного действия на пищеварение, здесь есть опасность – антипитательные вещества, которые после экстракции масла имеют значительную концентрацию (Bhatty, 1990).

В последнее десятилетие резко возрос интерес к биокомпозитным материалам, полностью

состоящим из растительного сырья, в том числе и изо льна. Они экологичны, обладают превосходными изоляционными свойствами, легкостью и прочностью, сравнительно дешевы и биоразлагаемы (Alix et al., 2008).

Слизь образуется во вторичной клеточной стенке эпидермальных клеток оболочки семян льна (Freeman, 1995) и состоит из 30-31% полисахаридов, 20-24% белков и 9-10% зольных веществ (Bhatty, 1993). Химический состав полисахаридов зависит от способа экстракции слизи. Она экстрагируется в основном из целых семян, но сообщалось и об экстракции из муки (Goh et al., 2006) и жмыха (Warrand et al, 2005b), деионизированной водой разной температуры (t^o=20 – 100^{o}C) и разное время (2-4 часа). Иногда используется последовательная экстракция при разных температурах (Alix et al., 2008). Затем слизь осаждается неполярным растворителем – этанолом или ацетоном. В последнее время было показано, что это осаждение далеко не идеально и после него нарушаются функциональные свойства слизи (Wang et. al., 2010).

Полисахариды слизи льна разделяют с использованием эксклюзионной хроматографии (SEC). Эта хроматография позволяет разделять вещества в соответствии с их молекулярной массой (Mw) с помощью фильтрации через растворы сорбента. Существует возможность установить гомогенность образца по значению коэффициента полидисперсии. Затем с помощью газовой хроматографии определяют моносахаридный состав каждой фракции. Часто, особенно в ранних работах, определяют моносахаридный состав не разделенной на фракции слизи. Это тоже имеет свои преимущества, так как разделенная на части, а затем соединенная обратно, слизь обладает иными реологическими свойствами, чем исходная (Naran et al., 2008).

У желтосемянного льна неизвестного происхождения полисахариды слизи состоят из нейтральной (Mw=1,16×10^6, 75% – от общего количества слизи) и двух кислых (Mw=6,52×10^5, 3,75% и Mw=1,35×10^4, 21,25%) фракций (Warrand et al., 2003). Но и они не однородны. Внутри нейтральной фракции можно выделить еще три, а внутри последних двух еще 2 и 4, соответственно (табл.6; Warrand et al., 2005c). Здесь есть и свои приближения, так как вполне вероятно, что изначально все три фракции находятся вместе, и только в процессе экстракции разделяются случайным образом.

На результаты SEC анализа влияет изначальная концентрация слизи. Для арабиноксиланов (AX) было показано, что с уменьшением концентрации процент возвращенной после фильтрации массы (Mr = recovered mass, %) резко увеличивается с 7, 15 до 40% для растворов с концентрацией 2, 1 и 0,5 г/л, при этом меняется соотношение фракций в сторону более тяжелых. После предварительной обработки (t^o=80^{o}C, 15 мин.) было выявлено, что значение Mr резко увеличился, причем за счет тяжелой фракции (Warrand et al., 2005a).

Семь основных моносахаридов входят в состав слизи: ксилоза (Xyl), арабиноза (Ara), рамноза (Rha), галактуроновая кислота (GalA), галактоза (Gal), фукоза (Fuc) и глюкоза (Glc).

Таблица. 6 – Характеристика фракций слизи (по Warrand et al., 2003, 2005c)

Характеристика	Нейтральная фракция				Кислая фракция	
	NF общая	NFa	NFb	NFc	AF1	AF2
Среднемассовая молекулярная масса (Mw)	$1{,}16\times10^6$	$5{,}7\times10^6$	$9{,}3\times10^5$	$3{,}2\times10^5$	$6{,}52\times10^5$	$1{,}35\times10^4$
% от общего количества слизи	75	8,3	31,7	34,0	3,75	21,25
Коэффициент полидисперсии (D)*	2,91	1,1	1,2	1,2	1,41	1,27
Молярное отношение, %						
D-Xyl	62	68,9	61,4	58,6	7,0	3,5
D-Gal	12,7	10,4	16,2	18,7	24,3	22,2
D-Ara	12,7	16,2	14,8	14,0	н.д.	2,3
L-Fuc	6,6	4,5	7,6	8,7	12,8	7,4
L-Rha	3,1	н.о.	н.о.	н.о.	29,8	41,3
D-GalA	2,3	н.о.	н.о.	н.о.	26,0	23,3

D=1 – фракция гомогенна, D>1,2 – не гомогенна. н.д. – не детектируется. н.о. – не определялось.

Нейтральная фракция слизи ($Mw=1{,}16\times10^6$) это пентозан – (галакто)арабиноксилан (AX) с соотношением Ara/Xyl=0,20. Как видно из названия, скелет образуется остатками Xyl, на который крепится Ara и Gal, также в состав полисахарида входят Fuc и Rha с GalA, последние два, возможно, являются примесью следующей фракции. Две кислые фракции ($6{,}52\times10^5$ и $1{,}35\times10^4$) – это пектин – рамногалактуронан 1 (RG1). Его скелет образуется чередующимися остатками Rha и GalA, на Rha крепится Gal, также в него входят Fuc и Xyl. Фракции отличаются между собой молекулярным весом и процентным соотношением сахаров (Warrand et al., 2003, 2005c).

По результатам метилирования сахаров можно судить об участии их в ветвлении полисахарида. Так, для нейтральной фракции 72,5% Xyl была замещена в двух позициях (C2 и C3), т.е. имела две дополнительные ветви, 2,5% – в одной позиции (C2) и 25% не замещена (т.е. входила только в скелет AX). Не было обнаружено Xyl, которая имела бы только одну связь с другими сахарами в C3 позиции, т.е. являющейся боковой ветвью. Gal, Fuc и Xyl могут быть концевыми сахарами, тогда как Ara участвует в удлинении боковой цепочки через связи в C1 и C3 позициях (Warrand et al., 2005c).

О кислой фракции можно судить по работе Cui et al., 1994, (цит. по Mazza et al., 1995), там показано, что Rha может быть замещена в C1 и 2 позициях (т.е. входить только в скелет RG1), или в C1, 2 и 3, т.е. иметь боковую ветвь, а GalA замещена в C1 и C4 позициях, т.е. является только частью скелета. Интересно, что в другой работе (Naran et al., 2008) было отмечено наличие L-Gal замещенного исключительно в C3 позиции, а не в C4.

Последовательная экстракция слизи при разных температурах (t= 20, 40, 100^{o}C) дает возможность определить, в каком порядке (и в какую силу) экстрагируются полисахариды. Так для масличного льна сорта Aurora, было показано, что с увеличением времени и температуры экстракции в большей пропорции экстрагируется RG1, а при t=100^{o}C начинается экстракция белка и Glc в том числе и из эндосперма. Доля AX при низких температурах уменьшается, а затем при t=100^{o}C резко увеличивается, а в последней экстракции так же резко падает (Alix,

2008). Возможно, при высокой температуре начинается экстракция не только из оболочки семени, но и из зародыша. С другой стороны, через 3-4 часа после замачивания в воде начинается прорастание семян, при этом зародыш выделяет вещества, которые изменяют моносахаридный состав раствора.

Одно из основных физических свойств слизи – это вязкость. Вязкость слизи зависит от ее концентрации. Когда она низкая, раствор соответствует Ньютоновскому (истинная вязкость), а когда концентрация больше 0,2%, слизь ведет себя как полимерный раствор (Mazza, Biliaderis, 1989). Здесь речь идет о структурной вязкости, связанной с возникновением структуры в жидкости и зависящей от градиента скорости течения (БСЭ). Известно, что нейтральная фракция слизи с большим молекулярным весом ответственна за образование полимерного раствора. Менее крупные кислые фракции имеют свойства Ньютоновских растворов даже при больших концентрациях (Cui & Mazza, 1996). Слизь ведет себя как слабый гель, который увеличивает текучесть, когда подвергается достаточно большим нагрузкам. Она образует трехмерную сеть легче при более высокой температуре. При этом реологические свойства полученного геля также повышаются (Chen et al., 2006). Показано, что его вязкость увеличивается с увеличением содержания Xyl (Wannerberger et al.,1991, цит. по Judd,1995) или АХ в целом (Cui et al.,1996a, Chornick et al., 2002).

Р. Наран с коллегами (Naran et al., 2008) для коричневосемянного льна описал противоположную закономерность, т.е. наибольшую вязкость имеет раствор исходной слизи АХ-RG1, немного ниже раствор выделенного из нее RG1, затем механическая смесь АХ+RG1, и только затем АХ. Возможно, здесь повлияли более мягкие и долгие условия экстракции (t=20^{o}C, 24ч, вместо t=40^{o}C, 2ч) или генотип льна (другой цвет семян).

У слизи также определяется истинная вязкость, для этого к ней добавляют NaCl (Alix et al, 2008; Cui, Mazza, 1996). Это позволяет элиминировать действие внешних условий и сравнивать ее растворы между собой.

Состав слизи льна зависит от условий его выращивания. Так, экстремальная влажность в течение уборки дает значительно меньшее содержание слизи (Dorrel, Daun, 1980, цит. по Diederichsen et al., 2006). Дисперсионный анализ влияния генотипа, места и года посева у 16 сортов льна показал достоверное влияние взаимодействия место×год, год×генотип, место× год×генотип, а особенно генотипа (больше 50%) на MIV (mucilage indicator value) – косвенный показатель количества слизи, вычисляемый исходя из ее вязкости (Diederichsen et al., 2006).

Генотип льна оказывает существенное влияние не только на содержание, но и на состав слизи. В работе (Cui et al., 1996a) было изучено по 6 образцов льна с желтыми и коричневыми семенами. Так, 5 из 6 образцов с желтыми семенами имеют меньшее содержание кислой и большее нейтральной фракции в слизи по сравнению с 5 из 6 образцов с коричневыми

семенами, что придает слизи свойство слабого геля, а не обычной жидкости. Но по одному образцу из каждой группы имеет прямо противоположный состав, что может говорить, как о различном контроле желтосемянности, так и о других генах, действующих на изучаемый признак. Из 1689 образцов льна большинство с наименьшим показателем слизи MIV имеют желтые семена (Diederichsen et al., 2006).

200 образцов льна изучено по содержанию слизи и доли оболочки в семени. Показано что типы использования льна (долгунец или масличный) не различаются по обоим признакам, однако желтосемянные формы содержат на 2,7% меньше оболочки в семени. С помощью полногеномного поиска ассоциаций (genome-wide association studies, GWAS) и 1,7 млн SNP маркерах. Выявлено 7 QTL маркеров, находящихся в 4 хромосомах по содержанию слизи и 4 маркера в 4 хромосомах по оболочке. Из них только для трех – показано присутствие рядом (40-240kb) генов кандидатов подобных *GALT5, MUM4, PME36* (*PECTIN METHYLESTERASE 36*), *SBT1.7, TRANSPARENT TESTA 8 (TT8), NARS1* для содержания слизи и *AGAMOUS-LIKE MADS-BOX PROTEIN (AGL62), GH17 (GLYCOSYL HYDROLASE FAMILY 17), DBR1 (LARIAT DEBRANCHING ENZYME)* и *UGT79B1 (UDP-GLUCOSE FLAVONOL 3-O-GLUCOSYLTRANSFERASE).* Но ни для одного из них не было подтверждено наличие полиморфизма у контрастных форм (Soto-Cerda et al., 2018).

Из приведенного обзора видно, что большинство генов, определяющих состав слизи, относятся к регуляторам или гормонам и должны иметь плейотропный эффект на морфологические признаки растения. Поэтому важно изучить разнообразие льна с известным генетическим контролем морфологических признаков по составу слизи с целью поиска генов, влияющих на биосинтез слизи, и возможно сахаров в целом.

1.3.3. Устойчивость льна к ржавчине

Ржавчина (*Melampsora lini* (Pers.) Lev.) является одним из вредоносных заболеваний льна. Генетический контроль вертикальной устойчивости к ней изучен достаточно хорошо, всего известно шесть локусов: *K, L, M, N, P* и *Q*, для первых пяти из них характерен множественный аллелизм ($K - K_1$, $L - L_{12}$, $M - M_6$, $N - N_2$, $P - P_5$), всего около 40 аллелей (Flor, 1962; Islam, Mayo, 1989; Islam, Shepherd, 1991; Пороховинова, Лутова, 2000). Не имея видимой разницы по проявлению, действие этих локусов отличается на гистологическом уровне (Littlefield, 1973). Установлено сцепление между *N* и *P* генами в 15 сМ. Гены *M* и M_3 также сцеплены с частотой кроссинговера в 0,002сМ. Остальные локусы наследуются независимо (Flor, 1962).

Девятнадцать генов секвенированы (11 локуса *L*, 3 – *M*, 3 – *N*, 2 – *P*), доказана их частичная гомология (Ravensdale et al., 2011). Размер этих генов в среднем составляет около 4500 пн, а их продуктов около 1200 а.к. (Lawrence et al., 1995). Каждый ген состоит из четырех экзонов и трех интронов (Lawrence et al., 1995; Anderson et al., 1997; Dodds et al., 2001a и b).

Белки, кодируемые этими генами, контролируют передачу сигнала о заражении внутри клетки, принадлежат к классу TIR-NBS-LRR белков и содержат в аминотерминальном конце домен “лейциновая молния” (LZ – leucine zipper), в большинстве случаев принадлежащий к семейству TIR (Toll/Interleukin-1 Resistance) и нуклеотид-связывающий сайт (NBS – nucleotide binding site). Карбокситерминальный район имеет несовершенные богатые лейцином повторы (LRRs – leucine rich repeats) (Hammond-Kosack, Jones, 1997). LRR домен имеет подковообразную форму молекулы, состоит из лейцин-обогащенных повторов (xxLxLxx мотивы, где L – лейцин, а x – любая аминокислота) по 24-30 а.к. каждый, и отвечает за R-Avr взаимодействие (Kobe, Deisenhofer, 1995, цит. по Ravensdale et al.,2011).

Продукты R-генов льна можно разделить на два подкласса, различающихся наличием на С-конце CNL домена, не богатого лейцином и гомологией домена LZ с TIR. В первый входят гены *L, M* и, возможно, *N* семейства, которые имеют TIR-NBS-LRR структуру и около 80% гомологии, во второй – *P*, имеющие LZ-NBS-LRR-CNL структуру (Dodds et al., 2001b). Продукты генов *L* и *M* обладают также N-терминальным гидрофобным участком, возможно, отвечающем за заякоривание в мембране, то есть предполагается их внутриклеточная локализация (Ellis et al., 2007). Для *L* гена известно множество аллелей, а *N*, M и P локусы обладают, соответственно, 4, более чем 15, или 6-8 тандемно повторяющимися паралогами (Anderson et al., 1997; Dodds et al., 2001a и b; Ravensdale et al., 2011).

Еще одной особенностью L_6, *M* и *N*, но не *P* генов является альтернативный сплайсинг, в результате которого образуется два продукта – полноразмерный и укороченный (Dodds et al., 2001a). Например, у укороченного продукта гена L_6 отсутствует большая часть LRR-домена и имеется короткий С-терминальный участок, что объясняется трансляцией части 3 интрона и терминацией трансляции на границе 3 интрона – 4 экзона (Lawrence et al., 1995). Роль таких альтернативных продуктов не ясна, хотя они известны также и для гена *N* табака, кодирующего устойчивость к вирусу табачной мозаики (Lawrence et al., 1995; Dodds et al, 2001a).

Различия между аллелями одного гена касаются большей частью лейцин богатых доменов, в основном вогнутой поверхности β-слоя, принимающего участие в R-Avr взаимодействии. Так продукты генов P_2 и *P* отличаются заменой 10 а.к. в четырех xxLxLxx мотивах LRR домена, причем для изменения их специфики достаточно только 6. Различия между продуктами генов *P*, P_1, P_2, P_3, P_4 также касаются LRR домена (Dodds et al., 2001b). Белки L_6 и L_{11} различаются только по 32 а.к. в LRR домене, а ген, рекомбинантный по LRR домену генов L_6 и L_{11}, показал новую специфику (Ellis et al., 2007 цит. по Ravensdale et al., 2011). Химерный ген, содержащий LRR домен гена L_2, а остальной участок от генов L_6 или L_{10} показал специфику именно гена L_2, и наоборот – химерный ген, содержащий LRR домен гена L_{10} и остальной участок от гена L_2 показал новую специфичность (Ellis et al., 1999).

Белки L_3 и L_{10} имеют идентичные кодирующие последовательности, возможно, их различия обуславливаются различным генетическим окружением или мутацией в промоторной области. Ген *L_4* имеет единичную замену в нуклеотидной последовательности, приводящую к единичной аминокислотной замене в NBS домене по отношению к этим генам. Возможно L_3, L_4 и L_{10} имеют одинаковую специфику (Ellis et al., 1999 и 2007). Белки L_6 и L_7 различаются только по 11 а.к. в TIR домене (Ellis et al., 2007). Ген *L_5* отличается от *L_6* и *L_7* нуклеотидными заменами в первом экзоне (Ellis et al., 1999). Наиболее крупные различия в *L* локусе наблюдаются у трех аллелей: *L_1* и *L_8* имеют соответственно две или одну крупные делеции в LRR кодирующем районе, а *L_2*, наоборот, дупликацию (Ellis et al., 1999).

Аллельный полиморфизм может вызываться и неравным кроссинговером между аллелями (генами), имеющими множественные повторы. Так, П. Андерсон с коллегами получили 3 мутантных аллеля гена *M*, имеющие в отличие от «дикого типа» по одному LRR домену вместо двух (Anderson et al., 1997).

Таким образом, специфика генов устойчивости к ржавчине может обуславливаться изменениями в различных участках их последовательностей. Накопление как «безразличных» мутаций, так и неэффективных аллелей этих генов говорит о долгой совместной эволюции льна и ржавчины. С другой стороны, это обнадеживает, так как высокий полиморфизм R-генов по мутациям в сайтах «специфики» может говорить и о высокой частоте мутаций, что позволяет с легкостью находить новые, не описанные в литературе гены (аллели), которые затем могут быть проверены на идентичность с другими, с использованием высокотехнологичных, но быстрых методов молекулярной генетики.

1.4. Картирование генов льна

Изучение частной генетики льна сильно затруднено биологическими и генетическими особенностями объекта. Цитологический анализ кариотипа сложен, так как все 30 хромосом у льна очень мелки и единообразны (Chennaweeraiah, 1983), однако с развитием техники дифференциальных окрасок удалось их различить (Yurkevich et al., 2017, рис. 13).

1.4.1. Формально-генетическое картирование генов льна

У льна известно 17 групп сцепления (рис. 6), выявленных с помощью формальной генетики. Ф. Плонка (Plonka, 1971) обнаружил четыре группы сцепленных генов, определяющих окраску частей цветка и семян льна, а также неравновероятностное опыление пыльцой разных генотипов. К первой принадлежит ген f^{an}, определяющий полное подавление антоциановой пигментации в цветке, сложенность и гофрированность лепестка и ген f^{dl}, ослабляющий голубую окраску венчика и пыльников, незначительно деформирующий лепестки с расстоянием 32,6сМ. Между ними находится ген *gmz*, определяющий пониженную скорость роста пыльцевой трубки. Ко второй группе – относится ген n^c, обуславливающий белый

недеформированные венчик, тычиночные нити и столбики, и ген f^e, контролирующий образование светло-голубого цветка с серыми пыльниками с расстоянием 2сМ. От гена n^c на расстоянии 28 сМ находится ген *gmx*. С другой стороны, к гену f^e, примыкает ген *gmy*. Действие генов *gmx* и *gmy* аналогично работе гена *gmz*. В данной группе находится и ген *gfx*, снижающий частоту образования гомозигот по этому гену.

Третью группу образует ген n^f, усиливающий окраску лепестков, и не названный ген, отвечающий за пониженную скорость роста пыльцевой трубки. В четвертую – входят ген p^{b1}, запрещающий синтез антоцианов в растении и не названный ген (*gf ?*), отвечающий за снижение частоты образования гомозигот по этому гену.

Ф. Шоу с коллегами (Shaw et al, 1931) установили сцепление между генами *g* (желтый цвет семян), *I* (ингибитор гена окраски рыльца) и *n* (усилитель лиловой окраски лепестков генотипа *df*). Для генов *g* и *I* оно было 5-10 сМ, *I* и *n* – 10-15сМ, *g* и *n* – 15-20сМ. Было обнаружено сцепление 20 сМ между генами *d* (лепестки белые с розовым оттенком) и гена *x* (ослабление желтого цвета семян). С. Раджан и К. Сенгюпта (Rajan, Sengupta, 1970) обнаружили сцепление в 15сМ гена *g* (желто-коричневая окраска семян) с точкой разрыва при транслокации, выражавшейся в полустерильности гетерозигот по ней.

Ж. Ровланд и Р. Вилен после RAPD анализа гибридов F_2 показали сцепление доминантного гена желтой окраски семян *YSED18* с полиморфным фрагментом последовательности, выявляемым с помощью праймера UBC249, а также рецессивного гена желтой окраски семян *ysed22* с – UBC506 (15сМ) (Rowland, Wilen, 1998).

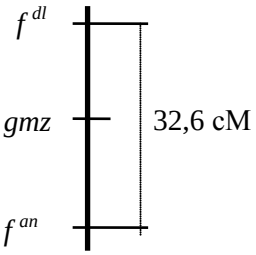
В. Комсток (Comstock, 1970) определил сцепление в 28 сМ между геном *d* (светло-розовый венчик, желтые семена) и восстановителем фертильности *Ms3*. Было установлено, что тот же ген *d* сцеплен с генами высокого содержания масла и малого веса семян, но связи между последними не обсуждались (Comstock et al., 1969).

А. Арни (Arny, 1936, цит. по Kendall et al. 1955) выявлено сцепление (12,0±1,7сМ) между не названными генами, отвечающими за желтосемянность (возможно ген b_1 по классификации Т. Таммес) и высоким йодным числом масла. Но по представленным результатам в этой (или другой) работе того же года публикации (Arny, 1936), здесь показано плейотропное действие гена желтосемянности на повышение йодного числа.

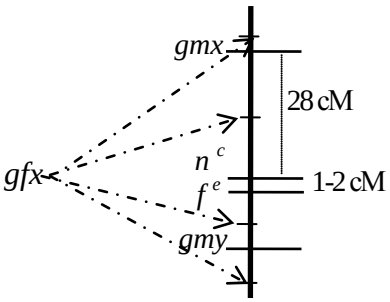
Г. Флор установил сцепление в 15сМ между генами N и P устойчивости к ржавчине (Flor, 1962). Д. Мизра и Р. Пандей (Misra, Pandey, 1981) установили, что ген (возможно *Ol*) устойчивости к мучнистой росе сцеплен с не названным геном устойчивости к ржавчине (17-22сМ).

После агробактериальной трансформации системой Ac/Ds кукурузы было определено сцепление в 28,8сМ между Ac-элементом и L_6 геном устойчивости к ржавчине (Ellis et al., 1992).

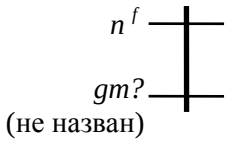
М. Горманом с соавт. (Gorman et al., 1993) показано сцепление генов, кодирующих ферменты диафоразу (*Dia1*) и фосфоглюкомутазу (*Pgm1*).



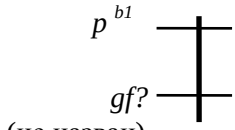
(1)



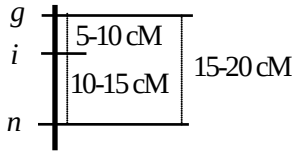
(2)



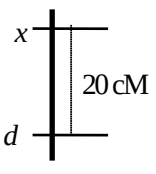
(3)



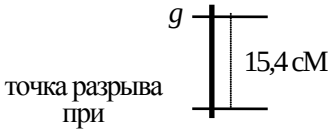
(4)



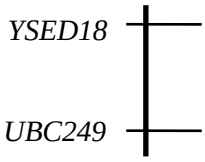
(5)



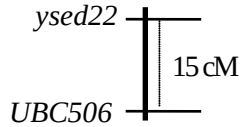
(6)



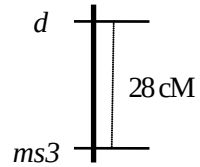
(7)



(8)

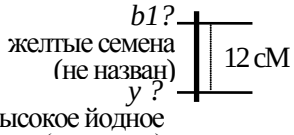


(9)

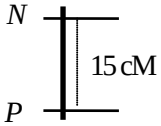


(10)

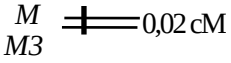
(11)



(12)

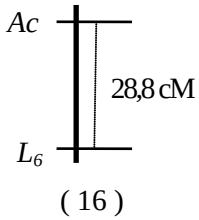


(13)

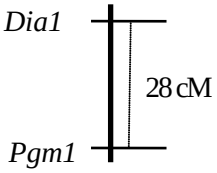


(14)

(15)



(16)



(17)

Рисунок 6 – Группы сцепления у льна.
Оригинаторы:
1 - 4 - Plonka, 1971,
5 - 6 - Shaw et al, 1931,
7 - Rajan, Sengupta, 1970,
8 - 9 - Rowland, Wilen, 1998,
10 - Comstock, 1970,
11- Comstock et al., 1969,
12 - Arny, 1936, цит по Kendall et al.,1955,
13 - 14 - Flor, 1962,
15 - Misra, Pandey, 1981,
16 - Ellis et al., 1992,
17-Gorman et al., 1993.

На этом построение классических генетических карт затормозилось. Это связано даже не с широким развитием молекулярной генетики, а с большим количеством накопленных хорошо изученных с точки зрения агрономии и генетики линий и рекомбинантных инбредных линий (RILs), которые анализируются с использованием молекулярных методов.

1.4.2. Молекулярно-генетическое картирование льна

Геном льна секвенирован в 2012 г. (Wang et al., 2012), но насыщение физической карты маркерами «менделевских признаков» идет очень медленно.

Первые генетические карты льна появились в конце 1990гг. На 143 линиях-дигаплоидах, полученных из близнецовых зародышей популяции F_2 от скрещивания низколиноленового образца CRZ8/RA91 с сортом Glenelg, с помощью 213 AFLP и 8 RFLP маркеров, покрывающих около 1400сМ генома льна, было промаркировано 18 групп сцепления (рис.7, Spielmeyer et al.,

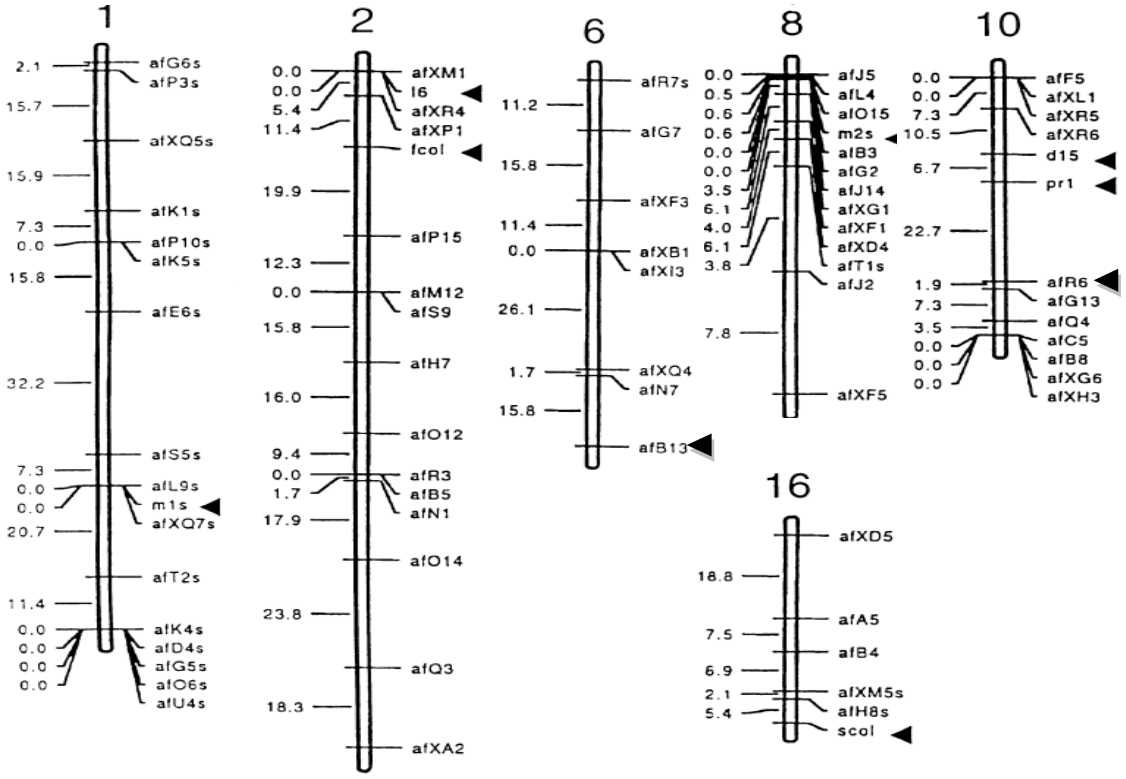


Рисунок 7 – Картирование генов устойчивости к фузариозу (QTL маркеры ассоциированы с *atB13, atR6* локусами) и ржавчине (*l6, m1s, m2s*), генов окраски цветка (*fcol*) и семян (*scol*) с использованием AFLP и RFLP маркеров по Spielmeyer et al., 1998.

1998). В эти группы помимо ДНК маркеров входили два QTL устойчивости к фузариозу *Fusarium oxysporum lini* в 6-й и 10-й группах сцепления. Был картирован ген L_6 устойчивости к ржавчине *Melampsora lini* во второй группе сцепления, и два независимых *M* гена устойчивости к ржавчине (1-я и 8-я группы сцепления). Последнее противоречит другим более ранним и поздним исследованиям, по которым множественные аллели *M* гена (по результатам классического теста на аллелизм (Flor, 1962)) по данным молекулярной генетики образуют кластер сцепленных генов (Ravensdale et al., 2011) и можно предположить, что один из них – это псевдоген или

гомологичный гену *N*. В этой же работе было обнаружено, но не озвучено, сцепление гена L_6 и неизвестного гена окраски цветка, предположительно из сорта Glenelg, по проявлению подобного гену *sfbs1* (венчик белый звездчатый, пыльники оранжевые, семена коричневые, по нашей классификации (Пороховинова, 2011) в 16,8сМ. В 16 группе сцепления был картирован не названный ген окраски семян из линии CRZ8, предположительно *YSED1* (Пороховинова, 2011). Были получены результаты, косвенно говорящие о нахождении генов «близнецовости зародышей» в первой группе сцепления и ее ингибиторов – в одиннадцатой (Spielmeyer et al., 1998).

Второй генетической картой послужил результат маркирования 20 RFLP и 520 RAPD маркерами по 50 гибридов F_2 от каждого из скрещиваний Stormont cirrus x CI 1303 и Koto x Leona, покрывающих около 1000сМ генома льна. Было промаркировано 15 групп сцепления. В эти группы помимо маркеров входили ген рибосомальной РНК (rDNA), 5S rRNA (15s1, 15s2, 15s3), 2 независимых локуса, кодирующих убиквитин (*Vub1, Vub2*) (рис. 8, Oh et al., 1998).

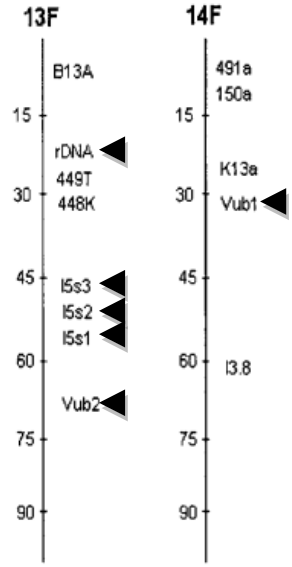


Рисунок 8 – Картирование генов рибосомальной РНК (рДНК), 5S рРНК (15s1, 15s2, 15s3) 2 независимых убиквитиновых локусов (*Vub1, Vub2*) с использованием RFLP и RAPD маркеров по Oh et al., 1998.

Следующий этап картирования тесно связан с секвенированием генома льна и выполнялся международным коллективом под руководством канадских исследователей по программе Total Utilization Flax GENomics (TUFGEN) и др. Была создана библиотека из 43776 BAC клонов (Bacterial artificial chromosome) и на их основе 87552 BAC-end последовательностей (BES) сорта CDC Bethune. Часть BES'ов была исключена из анализа, так как они были пустыми, короткими или гомологичными хлоропластным генам винограда. 80337 BES'ов (~8-14,8% от возможного размера генома льна 370-675 Mb) были отобраны для дальнейшего анализа. Полученная физическая карта содержит 416 перекрывающихся последовательностей ДНК (контигов) общей протяженностью ~368Mb и составлена из 32025 отпечатков (fingerprints), что соответствует 55,4-99,4% от генома льна. Еще один контиг из 796 клонов представляет хлоропластный геном. Из ядерных BES'ов 20,5% это повторяющиеся элементы (13,8% – рДНК, 5,8% – ретротранспозомы, 0,4 – ДНК транспозоны, 0,2 – SSR маркеры, 0,6 – однонуклеотидные повторы),

интересно, что из всех 2556 SSR, возможно только 129 EST-SSR (expressed sequence tags – SSR), маркирующих 96 контигов. 26,8% ядерных BES'ов содержат кодирующие и 7,3% уникальные последовательности. Функции 45,1% последовательностей неизвестны (Ragupathy et al., 2011).

В 2012 г. геном льна сорта CDC Bethune был *de novo* секвенирован методом дробовика (whole-genome shotgum – WGS) на платформе Illumina (Wang et al., 2012). Это секвенирование выделило 302 Mb нередуцируемых последовательностей, оценочно перекрыв ~81% всего генома и ~96% всех опубликованных последовательностей EST. По сравнению с независимо секвенированными BAC последовательностями выявлена небольшая ошибка при сборке генома и оценке его размеров. Оно в целом подтвердило соотношение кодирующих и некодирующих последовательностей ДНК, определенное ранее (Ragupathy et al., 2011). Так, от всей ДНК 20,6% приходится на ретротранспозоны, 3,8% – на ДНК транспозоны. Удалось определить долю некодирующих РНК. Так miRNA составляют 0,01%, tRNA и rRNA по 0,03%, за синтез и перенос snRNA отвечают 0,02% от всего генома (Wang et al., 2012).

Было выявлено 43484 гена, кодирующих белки средней длиной 1200пн. Большинство из них имеет реальные белковые продукты и присутствует в полногеномном сиквенсе арабидопсиса и тополя (89,4 и 91,7%, соответственно). Используя базу данных (Pfam-A) семейств белковых доменов, были проанализированы продукты генов, содержащие консервативные домены. Практически все 5312 доменов были найдены с той же частотой, что у арабидопсиса и тополя. Только 47 доменов отличались по частоте встречаемости у льна и арабидопсиса и 53 у льна и тополя, из них 12 значительно чаще встречались у льна, чем у обоих других видов – белки теплового шока HSP70, BSP (basis secretory protein) пептидазы и агглютинин, ответственные за защиту от патогенов, белки самонесовместимости, PPR белки и др.. И наоборот, домены, которые были недопредставлены в предсказанных генах льна, некоторые классы лейцин-богатых повторов, F-box ассоциированные домены, связанные с клеточной стенкой киназы и др. Из предсказанных генов, были выявлено 9920 дуплицированных пар и по количеству замен внутри них была предсказана их дивергенция, произошедшая 5-9 млн. лет назад (Wang et al., 2012).

Был выявлен 31 скаффолд, содержащий главным образом хлоропластную ДНК, но их не удалось соединить в единый хлоропластный геном, хотя они перекрывают ~ 89% независимо секвенированного «чернового» хлоропластного генома льна (McDill не опубл., цит. по Wang et al., 2012). Много пластидных генов находится в ядерном геноме (Wang et al., 2012). Данные по митохондриальному геному не представлены.

Параллельно с секвенированием генома у сорта льна Bethune идет поиск внутривидовых отличий. В 10 кДНК библиотеках льна с 146611 EST был выявлен 851 SSR маркер, из них для

23 образцов масличного льна, включая сорт Bethune, выявлен полиморфизм по 248 парам праймеров, показавших 275 EST-SSR локусов (Cloutier et al., 2009).

Для улучшения и уточнения последовательностей генома CDC Bethune на основе физической и генетической карт была построена *de novo* «оптическая» карта с использованием BioNano IRIS platform (BNG карта), которая составляет 97% от всех предсказанных методом WGS генов. Были исправлены множество ошибок, неизбежных при WGS секвенировании. Определены множественные дупликации как в одной, так и в другую хромосому, число генов в каждой хромосоме от 2192 до 4071 (You et al., 2016).

На основе 114 маркеров (103 SSR, 5 SNP, 4 гена биосинтеза липидов – *fad2A, fad2B, fad3A, dgat1* и окраски семян) и результатов QTL-анализа была построена карта для маркирования генов биосинтеза липидов и окраски семян с использованием 78 дигаплоидов, полученных из культуры пыльников F_1 от скрещивания низколиноленовой желтосемянной линии SP2047 с высоколиноленовой коричневосемянной UGG5-5. Было выявлено 24 группы сцепления со 113 маркерами, перекрывающими ~833,8 cM. Еще один ген *fad3B* был независим от других. Как и в публикации Спеймеллера с соавт. (Spielmeyer et al., 1998) для трети маркеров обнаружено нарушение в расщеплении 1:1, в том числе практически у всей группы сцепления LG3, что объясняли различным ответом микроспор на культивирование *in vitro* (рис. 9; Cloutier et al., 2011).

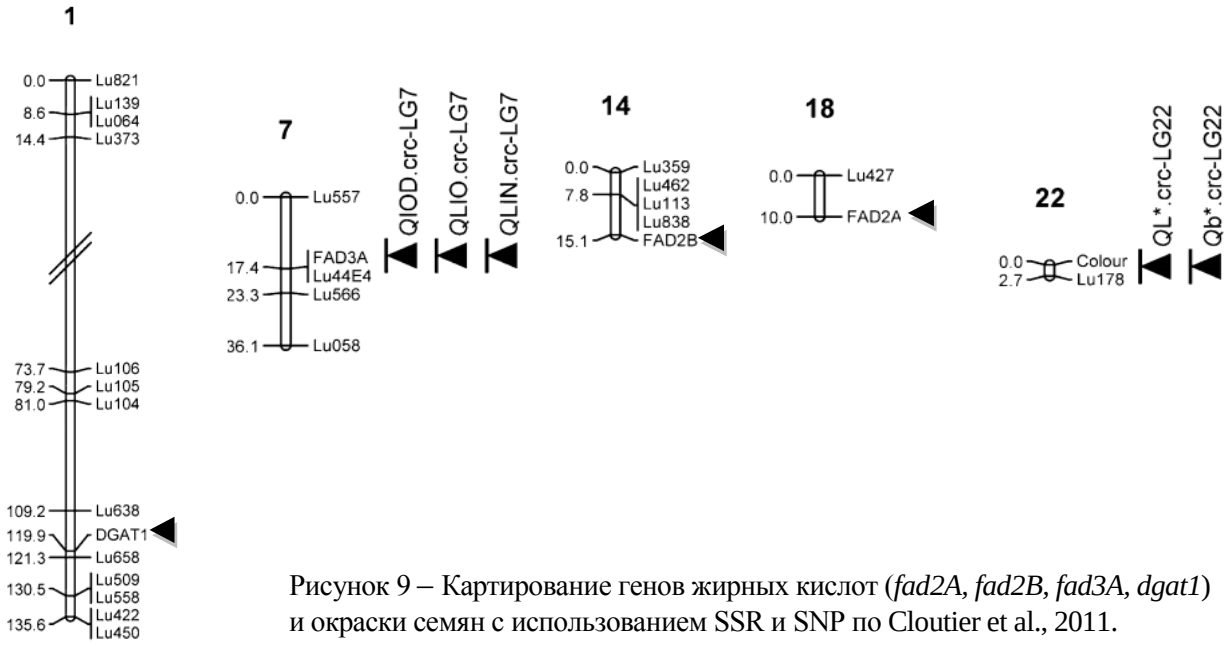


Рисунок 9 – Картирование генов жирных кислот (*fad2A, fad2B, fad3A, dgat1*) и окраски семян с использованием SSR и SNP по Cloutier et al., 2011.

С использованием гибридов от трех скрещиваний были созданы первая консенусная генетическая и физическая карты. Первые 243 линии (RIL) F_6 от скрещивания «обычных» CDS Bethune x Macbeth (BM), вторые – 96 RIL F_6 от скрещивания низколиноленового сорта E1747 и сорта Viking (EV), третьи – 78 дигаплоидов от F_1 SP2047 x UGG5-5 (SU) из ранее изученных (Cloutier et al., 2011). У BM 385 маркеров образовало 16 групп сцепления, и 4 маркера были независимы. Общая длина карты – 2007cM, со средней плотность маркеров 1 на 5,2cM. Здесь

картировали гены *dgat1* и *dgat2*. У EV 442 локуса образовали 16 групп сцепления, и один маркер остался независимым, длина карты 1731cM и средняя плотность маркеров 1 на 3,9 cM. У SU 469 маркеров образовало 15 групп сцепления, длина карты 3044cM со средней плотностью маркеров 1 на 6,5cM. Здесь картировали 6 генов биосинтеза ЖК *fad2A, fad2B, fad3A, fad3B, dgat1, dgat2* и ген желтосемянности *ysc1* (Cloutier et al., 2012).

Для трех картирующих популяций с использованием 795 маркеров получили 821 локус (22 маркера в 2-4 локусах), 114 были общими для всех трех популяций, 257 для двух из трех. Всего промаркировали 770 локусов в 15 группах сцепления консенснусной карты. Общая длина карты 1551cM, что значительно меньше, чем каждая из трех карт в отдельности, группы сцепления варьируют от 60 до 170cM с плотностью маркеров 1 на 2cM, что выше, чем для каждой из карт в отдельности. Как и в предыдущих гибридных популяциях наблюдался высокий процент отклонения расщепления маркеров от Менделевского: 15, 17 и 36, соответственно. Особенно часто оно встречалось в 11 и 8 группах сцепления. Из 770 маркеров 670 были «заякорены» на 204 из 416 FPC contigs (fingerprint contig) физической карты (Ragupathy et al., 2011), что соответствует 274 Mb или 74% от всего генома (рис. 10, Cloutier et al., 2012).

На эту карту хорошо наложились результаты QTL анализа ко-коллекции канадского генбанка из 390 образцов с различным ЖК составом по 460 микросателлитным маркерам. Было установлено 9 районов – кандидатов на роль генов, влияющих на биосинтез ЖК, из которых 2 совпали с соответствующими генами (Soto-Serda et al., 2014).

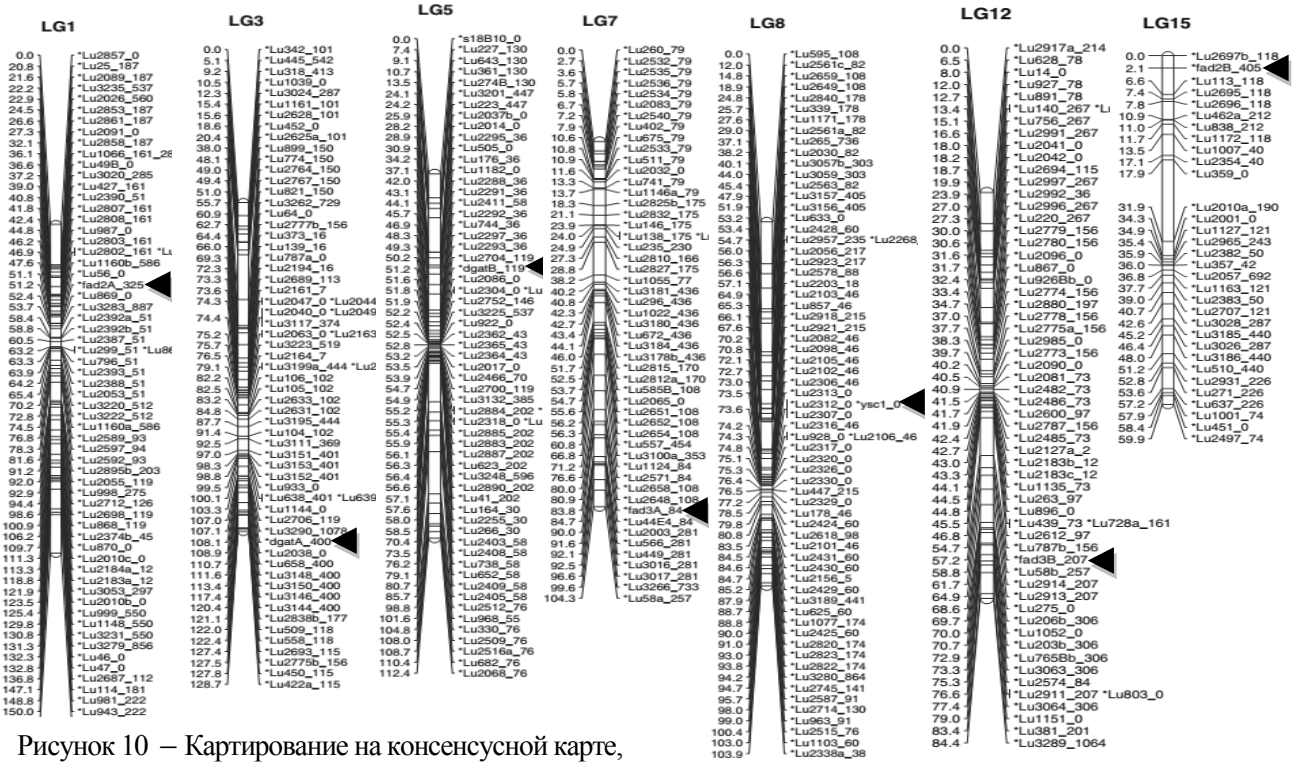


Рисунок 10 – Картирование на консенсусной карте, интрегрированной из трех картирующих популяций, генов жирных кислот (*fad2A, fad2B, fad3A, fad3B, dgat1, dgat2*) и окраски семян *ysc1* с использованием EST-SSR маркеров по Cloutier et al., 2012.

На данном этапе нельзя обойтись без прямой генетики и поиска растений-мутантов. Так, поиск генов биосинтеза ЖК с помощью обратной генетики дал неточный результат. В референсном геноме сорта Bethune только для семейства *FAD2* генов, помимо двух независимых *FAD2a* и *FAD2b*, были найдены еще 6, сцепленных с геном *FAD2b*, разной степени гомологии (*FAD2d - h*). Ген *FAD2a* был дуплицирован в первой группе сцепления, а группа *FAD2* генов, за исключением *FAD2h,* дуплицирована в другую группу сцепления. Показано, что гены *FAD2c, d, g* являются псевдогенами. Для семейства *FAD3* генов, помимо 2 независимых – *FAD3a* и *FAD3b* показано наличие еще двух независимых дуплицированных генов – *FAD3c-1* и *-2, FAD3d-1* и *-2*, последние два – псевдогены (You et al., 2014).

При сравнении скаффолдов двух сортов льна Bethune и M5791, содержащих, помимо генов десатураз ЖК, еще 5-20 генов, было показано значительное различие окружения «генов интереса». Наблюдались индели как в генах, так и некодируемых участках и МГЭ, только окружение гена *fad3a* было стабильно (Thambugala et al., 2016).

Были осуществлены первые попытки отметить группы сцепения генами – «сигналами». На основе картирующей популяции из 479 линий F_9 генерации от скрещивания CDC Bethune x G1186/94, показано что ген *d* из G1186/94, контролирующий розовую окраску венчика и желтую – семян, находится во второй группе сцепления консенсусной карты (рис.11, Sudarshan, 2013). На основе позиционного картирования установлено, что этот ген кодирует фермент флавоноид 3’ гидроксилазу (F3’H), имеет 3 экзона, кодирующие 521 ак, и на 62% гомологичен TT7 гену арабиопсиса (Sudarshan, 2013). Этот ген превращает розовоокрашенный пеларгонидин

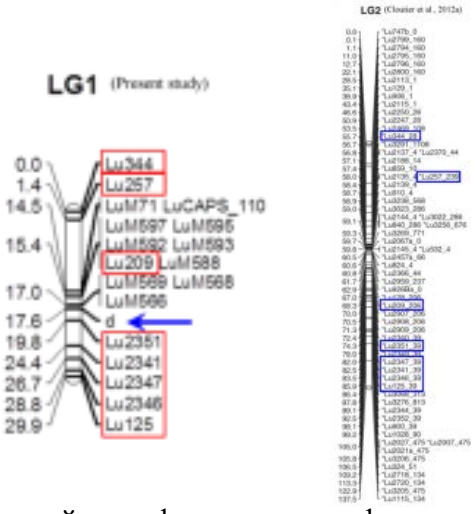


Рисунок 11 – Картирование гена розовой окраски цветка и желтой – семян с использованием SSR,SNP и CAPS маркеров по Sudarshan, 2013.

в синий дельфинидин, его функция была предсказана Дюбуа с соавт. (Dubois et al., 1979). Однако только современные методы позволили показать изменение этих пигментов не только в лепестках, но и семенах (Sudarshan et al., 2017).

Менее удачной оказалась попытка картировать ген b^{vg} пятнистости семян. Этот ген имеет рецессивный тип наследования (Mittapalli, 2002). При тесте на аллелизм он показал ложную аллальность с геном *b1* (венчик белый звездчатый, семена желтые), так как семена в F_1 были

пятнистыми, а в F_2 было расщепление 427 пятнистых : 53 желтым. При этом только желтым семенам соответствовал белый звездчатый венчик (Lindenback, 2015). По нашему мнению, пятнистость контролировалась мобильными элементами по принципу Ac/Dc кукурузы (Смирнов, 1991). Там где при скрещивании с «диким типом» наблюдалось ращепление по пятнистости, второй родитель нес ее ингибитор, а у сорта Crystall (*b1*) его не было (Mittapalli, 2002). Для гибридной популяции из 102 RILs от скрещивания CDC Bethune x M96006 (b^{vg}) отмечена только ложная ассоциация гена b^{vg} с 16 маркерами, находящимися в 10 из 15 группах сцепления (Lindenback, 2015), что может быть косвенным доказательством этой теории.

С развитием и удешевлением технологии WGS с ее помощью секвенировали геномы родителей в скрещиваниях и сравнили их с референсным геномом. С использованием 300 гибридов F_2, семей F_3 от скрещивания NorMan (S) x Linda (R) и 143 SSR маркеров была составлена карта с 15 группами сцепления общей длиной 1241cM. На ней определено положение 3 генов устойчивости к мучнистой росе *Oidium lini* Skoric. в 1, 7 и 9 группах сцепления (рис. 12, Asgarinia et al., 2013). В работе была использована часть SSR маркеров из

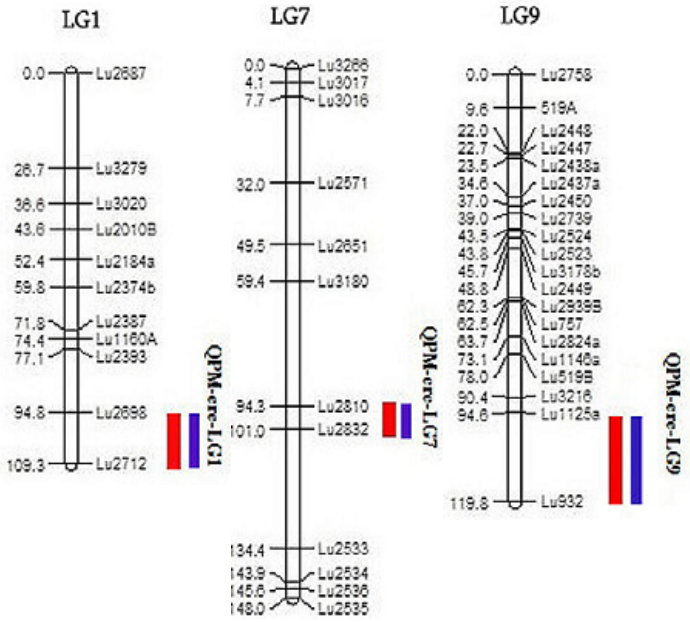


Рисунок 12 – Картирование генов устойчивости к мучнистой росе с использованием SSR маркеров по Asgarinia et al., 2013

референсного генома, поэтому карту можно сопоставить с уже имеющейся консенснусной (Cloutier et al., 2012). Как и ранее, примерно для трети маркеров наблюдали отклонение от менделевского расщепления, особенно в 8 и 12 группах сцепления (Asgarinia et al., 2013).

Особый интерес представляет совмещение имеющихся карт с цитологической. У льна все 30 хромосом – метацентрики, очень мелки и единообразны и только недавно с развитием техники дифференциальных окрасок удалось их различить (рис. 13, Yurkevich et al., 2017).

При совмещении цитологической карты с консенсусной физической использовали с одной стороны FISH маркеры на 26S, 5S рДНК и ген целлюлозсинтазы *CesA*, а с другой – маркеры групп сцепления консенсусной карты (Cloutier et al., 2012). Совмещение удалось провести

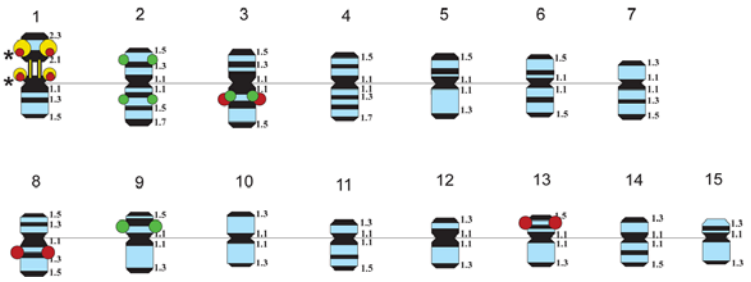


Рисунок 13 – Идиограмма хромосом *L.usitatissimum*. Показаны все возможные положения полос при DAPI окрашивании (черные полосы). Желтым цветом отмечены 26S рДНК, красным 5S рДНК, зеленым – консервативный участок *CesA* гена. по Yurkevich et al., 2017.

только для гена *CesA* на 3 хромосоме и LG11. В остальных случаях число меток FISH отличалось от числа участков на группах сцепления, гомологичных последовательностям генов (рис. 14, Yurkevich et al., 2017).

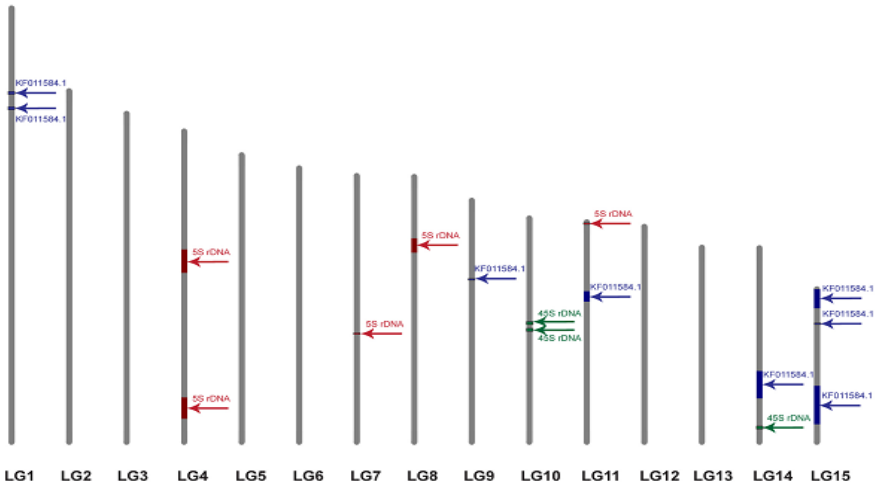


Рисунок 14 – Локализация последовательностей 5S и 45S рДНК, и консервативного участка *CesA* гена (KFO11584,1). по Yurkevich et al., 2017.

1.5. Заключение

Таким образом, лен, как и многие культуры, перешел рубеж, когда оценка многих хозяйственно ценных признаков на биохимическом уровне и молекулярно-генетическое изучение на уровне ДНК, хромосом и генома опередило морфологическое и формально генетическое. Узким местом стало не изучение признаков, а поиск новых форм, то есть расширения разнообразия. Ощущается недостаток работ, совмещающий все три направления изучения. Генетическая коллекция ВИР уже сейчас может полностью удовлетворить потребности науки, хотя и создавалась по большей части вслепую.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основную работу осуществляли в отделе ГР масличных и прядильных культур (ГР МПК) ВИР. Создание и полевое изучение линий, а также скрещивание и изучение гибридов следующих поколений проводили с 1993 по 2016гг. на полях НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт Петербург, г. Пушкин).

2.1. Создание и полевое изучение линий

Коллекции генетических ресурсов растений ВИР (ГРР ВИР) содержит около 6200 образцов льна. Она хорошо изучена, но выявление редких фенотипов, к которым относятся окраски всего растения, цветка и семян отличные от дикого типа, все равно остается трудоемкой задачей. Очень часто они встречаются как примесь. Поэтому на начальном этапе создания генколлекции (ГК) необходимо зафиксировать как можно больше фенотипов в чистолинейном материале. Часто требуется 2-4 поколения для получения константных форм.

Линии создавали с помощью индивидуальной изоляции в течение 6 поколений без расщепления. Изучение проводили на однорядковых делянках шириной 20 см с междурядьями 20см, 20 растений на рядке. Через каждые 20 делянок выращивали по одному стандарту – раннеспелому долгунцу (к-7472, Призыв 81, Беларусь) или позднеспелому межеумку (к-5831, ВИР1650, Россия). Проводили направленный отбор на дружное прохождение фаз вегетационного периода, скороспелость, выровненный габитус, хорошую завязываемость под изолятором, продуктивность по семенам, устойчивость к заболеваниям.

Каждый год проверяли однородность линий по окраске гипокотиля, растения, конуса лепестков в бутоне, лепестков и их жилок, тычиночных нитей и столбиков, пыльников, пыльцы, семян; деформации стебля, венчика, тычиночных нитей. Оценивали размер и форму цветка, коробочек и семян, наличие ресничек на ложных перегородках коробочки. Каждый год линии изучали по продолжительности фаз вегетационного периода (ВП): всходы – цветение первого цветка (T1), цветение первого цветка – созревание первой коробочки (T2) всходы – созревание первой коробочки (T3); общей (Но) высоте, длине до первой коробочки (H1k) и технической (Ht), длине соцветия (Inf), определяли тип льна. Так как погодные условия в годы изучения отличались, данные выравнивались с использованием приведенного среднего (Брач, Пороховинова, 2011, Пороховинова и др., 2018) к раннеспелому сорту стандарту (к-7472, Призыв 81) по формуле (1). Затем вычислялось среднее многолетнее из этих значений.

$$x_{прив.ср.} = \frac{x_{st.ср.} \times x_{ср.\%}}{100} \qquad (1)$$

где $x_{прив.ср.}$ – приведенное среднее значение признака изучаемого образца, $x_{st.ср.}$ – среднее многолетнее значение признака у стандарта, $x_{ср\%}$ – средний процент выраженности признака образца по отношению к стандарту, выращенному одновременно с ним.

Для оценки связи высот и фаз ВП с другими признаками 363 линии (приложение 2) были разделены на группы, контрастные по морфологическим признакам, генотипу и родословной.

2.2. Скрещивание и изучение гибридов

В скрещиваниях использовали 71 линию шестого поколения инбридинга из ГК, созданной в отделе ГР МПК ВИР и 6 линий из ГК УкрНИИМК. В ГК входят 5 линий, созданных на основе образцов, полученных из лаборатории Ф. Плонка (INRA, Франция), 2 – Т.Таммес (Голландия). 22 линии выделены из исходных сортов, описанных ранее как носители конкретных мутаций.

Для генетического анализа проводили скрещивания между линиями (приложение 1): у материнского растения за день до распускания цветка, обрезали чашелистики, вынимали лепестки и пыльники, наносили пыльцу отцовским цветком и изолировали пестик ватой. После созревания собирали гибридные коробочки, легко определявшиеся по отсутствию чашелистиков.

F_1 выращивали под изолятором и обмолачивали индивидуально по растениям. Полученные семьи F_2 от реципрокных скрещиваний высевали рядом с родительскими линиями и F_1 на делянках шириной 40 см, междурядьями 20 см, 50 растений на рядке. В качестве эталона дикого типа использовали линию льна-долгунца гк-2. При необходимости индивидуальной оценки растений в течение всего периода вегетации, гибриды F_2 высаживали в луночный питомник 2,5×2,5 см, где каждое растение имело свой номер (Брач, 1989). Для оценки признаков на разных стадиях развития, контрастные фенотипы во время всходов отмечали проволокой или разрезанными поперечными кольцами коктельных пластиковых трубочек разных цветов, в период цветения – нитками разных цветов и фактуры, а после созревания подсчитывали каждый фенотип (Пороховинова, 2011). Для оценки завязываемости при ЦМС во время цветения растения отмечали этикетками с номерами на клейкой основе. При необходимости для подтверждения результатов изучали семьи F_3.

2.3. Оценка устойчивости к ржавчине

Устойчивость к ржавчине (*Melampsora lini* Pers. Lew.) оценивали у линий поздних поколений инбридинга на искусственном инфекционном фоне в 1999-2014гг. по модифицированной С.Н. Кутузовой стандартной методике ВИР (Изучение коллекции льна..., 1988). Инфекционный фон создавали ежегодно с помощью внесения инфекции на поздние разреженные посевы при обильном азотном питании. Посев проводили на месяц позднее обычных сроков на 1 рядковых делянках шириной 40см с междурядьями 20см, по 40 растений. Через каждые 20 делянок, а также по краю посева высевался стандарт, сильно восприимчивый к

ржавчине сорт-провокатор (к-6258, Danish 40). После появления всходов на посевы раскладывали прошлогоднюю солому льна с телейтопустулами, которую зимой хранили в естествен-ных условиях. Оценку устойчивости проводили дважды: развитие уредостадии во время цветения, глазомерно, а телейтостадии – после созревания для каждого растения на делянке по четырехбальной шкале. Устойчивость (или развитие болезни) вычисляли по формуле (2).

$$Рб = \frac{100\sum(a \times b)}{A \times K} \quad (2)$$

где: *Рб* – развитие болезни (%); *a* – число растений с одинаковыми признаками поражения; *b* – соответствующий этому признаку балл поражения; *A* – число растений в учете; *K* – высший балл учетной шкалы (Методические указания..., 1969).

2.4. Изучение семенной продуктивности и размера семян

Для изучения продукции слизи оценивали как семенную продуктивность (**SePr,** гр/м^2**)**, так и массу 1000 семян (**Se1000**, гр). Морфометрические параметры изучали на 10 семенах каждой линии с использованием микрометра. Измеряли длину, ширину и высоту семени (**SeL**, **SeW**, **SeH**, мм). Из них рассчитывали форму семени – удлиненность (**SeL/W = SeL/SeW**) и утолщенность (**SeH/W** = **SeH/SeW**). Объем семени (**SeV**), площадь поверхности одного семени (**SeS**) и поверхность 1 грамма семян (**SeAllS**) рассчитывали по формулам (3, 4, 5):

$$SeV = \frac{4}{3} \times \pi \times SeL \times SeH \times SeW \quad (3);$$

$$SeS = 4 \times \pi \times \left(\frac{SeL^p \times SeH^p + SeL^p \times SeW^p + SeH^p \times SeW^p}{3} \right)^{\frac{1}{p}}; \text{где } p=1{,}6075 \quad (4);$$

$$SeAllS = SeS \times 1000 / Se1000 \quad (5).$$

2.5. Биохимический анализ растворимых полисахаридов семян

Для изучения биохимического состава полисахаридов легко экстрагируемой слизи льна использовали семена 30 линий и 3 районированных сорта. Для более подробного анализа из них было отобрано 17 линий и 1 сорт (табл. 7).

Биохимический анализ слизи проводили в университете г. Руана (Франция) под руководством К. Морван. Первый эксперимент осуществляли Е. Пороховинова с соавт. (Пороховинова и др., 2017). Второй проводился А. Павловым с коллегами в той же лаборатории (Pavlov et al., 2014).

В первом эксперименте (экспресс метод) 10 семян каждой линии замачивали в 2 мл. бидистиллированной воды (t^o=20^{o}C, 2×1ч., первый раз перемешивая). Во втором – 2 г семян замачивали в 20 мл бидистиллированной воды (t^o=25-28^{o}C, 2×1ч., не перемешивая). Для изучения моносахаридного состава и капиллярной вискозиметрии брали слизь, осажденную 95% этанолом (4:1 v:v) и высушенную при 40°C. Чтобы определить массу слизи (**m**) аликвотный объем высушивали при 80°C. Для проведения эксклюзионной хроматографии, определения

содержания белка и галактозидазной активности использовали слизь, высушенную с помощью лиофильной сушки.

В первом эксперименте моносахаридный состав полученного раствора слизи (процент Ara, Xyl, Rha, GalA, Fuc, Gal и Glc) изучали с помощью газовой хроматографии после лиофильной сушки, метанолиза и силилирования по стандартной методике (Goubet et al., 1995). Затем вычисляли процент различных полисахаридов: скелетной цепи RG1 (RG1b = 2 × Rha), гомогалактуронана (HGA = GalA – Rha), пектина (pect = Rha + GalA), арабиноксилана (AX = Ara + Xyl) и соотношения сахаров Ara/Xyl, RG1b/AX.

Таблица 7 – Происхождение, фенотип и генотип линий и сортов льна из коллекции ВИР для изучения углеводного состава растворимых полисахаридов семян

Линия	Родословная, цвет семян	Тип льна	Гены окраски семян
	Линии с красно-коричневыми семенами		
гк-2*	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	д	
гк-22*	л-3-2 из к-562 (Псковский кряж, Россия)	д	
гк-79*	л-1-2 из к-5408 (Печерский кряж, Россия)	д	
гк-91*	л-1 из к-5522 (Палкинский кряж, Россия)	д	
гк-130*	л-1 из к-6577 (Medra, Чехия)	д	
гк-109*	л-3-2 из к-6099 (Makovi M.A.G, Аргентина)	д	
гк-210**	л-1 из и-588294 (Б 210, Литва)	д	
к-6807*	Оршанский 2, Беларусь	д	
гк-160*	л-2-1 из к-7659 (биологическая примесь в сорте Bionda, Германия)	м	
гк-125*	л-5-1 из к-6296 (Koto, США)	м	
к-8409	Кинельский 2000, Россия	м	
к-7822	Циан, Россия	м	
гк-132	л-1 из к-6608 (Currong, Австралия)	м	
гк-396	л-1-1 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия)	м	
гк-393	л-2 из и-595808 (биологическая примесь в сорте Linola, Канада)	м	
гк-394	л-3 из и-595808 (биологическая примесь в сорте Linola, Канада)	м	
	Линии с желтыми семенами		
гк-103*	л-4 из к-5896 (Lin 255, Нидерланды)	м	*s1*
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехословакия)	м	*s1*
гк-351	л-1 из (гк-136 × гк-121), Россия	м	*s1*, *rs1*
гк-159*	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	м	*YSED1*
гк-390	л-1 и-595808 (биологическая примесь в сорте Linola, Канада)	м	*YSED1*
гк-391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	м	*YSED1*
гк-395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	м	*YSED1*
гк-173*	л-1 из и-548145 (Ottawa 2152, Германия)	м	*ysed2*
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	м	*pf-a^d*, *yspf1*
	Линии с измененным цветом семян		
гк-141*	л-1 из к-6815 (К-6, Россия), семена темно желто-коричневые	д	*pf1*
гк-143*	л-1 из к-6917, (с (47-4) 80, Versailles, Франция), семена желто-коричневые	д	*pf-a^d*
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, семена желто-коричневые	м	*pf1*, *rs1*
гк-176*	л-1 из (гк-141 × гк-103), Россия, семена желто-коричневые	д	*pf1*, *s1*
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L.Dominion, Сев.Ирландия), семена светло-желто-коричневые	м	*rs1*
гк-65*	л-3 из к-3178 (местный, Тверская обл.), семена красно-коричневые с желтыми крапинами	м	*ora1*
гк-124*	л-1 из к-6284 (Stormont Mothley, Сев.Ирландия), семена красно-коричневые с желтым пятном	д	*f^e*

* – линии участвуют в подробном изучении физико-химических свойств слизи, ** – линия участвует только в подробном изучении.

Во втором эксперименте выход полисахаридов слизи изучали фенол-сернокислым методом (Dubois et al., 1956), используя смесь сахаров, включая GalA, как стандарт, на приборе Total Carbon analyzer Shimadzu TOC-V CSN. Концентрацию уроновых кислот определяли колориметрически (Blumenkrantz, Asboe-Hansen, 1973). Моносахаридный состав полученного раствора слизи и соотношения сахаров изучали как в первом эксперименте.

Содержание белка определяли по микро-Бредфорд протоколу (Bradford, 1976), используя бычий сывороточный альбумин как стандарт.

β-D-галактозидазную (EC 3.2.1.23) активность в сырой слизи оценивали с помощью гидролиза 1.5 mM *p*-nitrophenyl-β-D-galactopyranoside (*p*NP-Gal, Sigma-Aldrich) в 0.1 M ацетате натрия, pH 5 при 40°C 30 мин (Paynel et al., 2013). Активность оценивали в nkatal на 1 гр. семян (**ag**), или к слизи (**ag/m**) или на белок (**ag/pr**).

Физико-химическую характеристику слизи оценивали двумя методами (Paynel et al., 2013). Истинную вязкость (intrinsic viscosity) **[η]** осажденной этанолом слизи (изначальная концентрация C = 2 мг/мл в 0,1M $LiNO_3$) определяли, используя capillary tube Fica 5360/20/058 и рассчитывали по формуле (6):

$$\eta_{sp}/C = [\eta] + k_H \times [\eta]^2 \times C \qquad (6)$$

где: k_H константа Хиггинса, $\eta_{sp} = (t-t_0)/t_0$, t и t_0 время потока раствора полимера и чистого растворителя, соответственно.

Экстракт слизи (1 мг/мл 0,1M $LiNO_3$) изучали с помощью эксклюзионной хроматографии (SEC) в дополнении с multi-angle laser light scattering (MALLS), детектором дифференциального рефракционного индекса (dRI) и вискозиметром Wyatt Technology Inc. (Santa Barbara, USA). Полисахариды элюировали с $LiNO_3$ 0.1 M со скоростью 0,5мл/мин. Концентрацию каждой фракции оценивали с помощью dRI (RID 10A Shimadzu, Japan) исходя из средней величины полисахарида dn/dC (0,15 мл/г), и рассчитывали долю фракций (**Mr**). Молярную массу (**MM**) рассчитывали по методу 1 Зимма. Три фракции были выделены и названы **Fr1** (с 24 по 26 мин), **Fr2** (с 26 по 30 мин) and **Fr3** (с 30 до 40 мин) по мере убывания **MM**. Индекс полидисперсии (**p**) рассчитывали, как соотношение между **MM**w (рассчитанной по весу) and **MM**n (рассчитанной по числу). Среднюю истинную вязкость **[η]w**, определяли для **Fr1** и **Fr2**, в SEC / MALLS / dRI / Visco, используя уравнение Марка-Куна-Хаувинка (Mark-Houwink, **MH**) соотношение (7). Все данные SEC анализировали с помощью пакета анализа Astra V-5.3.4.

$$[\eta]_w = KM^{a(MH)} \qquad (7)$$

где **K** и **a(MH)** константы соотношения MH. Эти параметры использовали только для рассчета конформации основной второй фракции (**Fr2**).

2.6. Биохимический анализ жирнокислотного состава масла семян

Для изучения влияния почвенно-климатических условий на жирнокислотный (ЖК) состав масла семян использовали 27 образцов льна (24 линии и 3 сорта) из них – 24 высоколиноленовых (ВЛ) и 3 низколиноленовых (НЛ, solin) (табл.8). Образцы выращивали в 2011 г. на полях НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт Петербург, под рук. Н.Б. Брач) и в 2012 г. в Самарской обл. (г. Кинель, ПНИИСС, под рук. А.А. Санина). Климатические условия во время проведения исследования не были типичными для этих регионов (рис.15) – температура выше среднемноголетней, осадков меньше, они выпадали неравномерно и в не характерное время.

Таблица 8 – Происхождение, фенотип и генотип линий и сортов льна из коллекции ВИР для изучения жирно-кислотного состава масла семян льна в различных природно-климатических условиях

Линия	Родословная линии	Название и происхождение сорта или исходного образца линии	Окраска семян	*гены*
Высоколиноленовые образцы				
гк-2	л-1 из к-48	селекции Альтгаузена, Россия	красно-коричневая	
гк-22	л-3-2 из к-562	Псковский кряж, Россия	«	
гк-54	л-5 из к-1507	Местный, Россия, Вятская губ.	«	
гк-65	л-3 из к-3178	Местный, Россия, Тверская губ.	красно-коричневая с желтыми крапинами	*ora1*
гк-67	л-2 из к-4035	Ottawa 770B, Канада	желтая	*s1*
гк-79	л-1-2 из к-5408	Печерский кряж, Россия	красно-коричневая	
гк-91	л-1 из к-5522	Палкинский кряж, Россия	«	
гк-100	л-1-2-1-2 к-5821	Karnobat 5, Венгрия	«	
гк-103	л-4 из к-5896	Lin 225, Нидерланды	желтая	*s1*
гк-109	л-3-2 из к-6099	Macovi M. A.G., Аргентина	красно-коричневая	
гк-119	л-2-3 из к-6210	NP (RR) 38, Индия	«	
гк-124	л-1 из к-6284	Stormont Motley, Северная Ирландия	красно-коричневая с желтой пятнистостью	f^e
гк-125	л-5-1 из к-6296	Koto, США	красно-коричневая	
гк-129	л-2 из к-6392	Bolley Golden, США	желтая	*pf-a^d, yspf1*
гк-130	л-1 из к-6577	Medra, Чехословакия	красно-коричневая	
гк-136	л-1 из к-6634	Mermilloid, Чехословакия	желтая	*s1*
гк-141	л-1 из к-6815	К-6, Россия	темно-желто-коричневая	*pf1*
гк-146	л-1-1 из к-6988	Франция	красно-коричневая	
гк-159	л-1-1 из к-7659	Bionda, Германия	желтая	*YSED1*
гк-160	л-2-1 из к-7659	Bionda, Германия	красно-коричневая	
гк-173	л-1 из и-548145	48254, Ottawa 2152, Германия	желтая	*ysed2*
гк-176	л-1 из (гк-141 х гк-103)	Россия, Санкт-Петербург, ВИР	желто-коричневая	*pf1, s1*
к-7472	сорт	Призыв 81, Беларусь	красно-коричневая	
гк-390*	л-1 из и-595808	Linola, Канада	желтая	*YSED1*
Низколиноленовые образцы				
гк-391	л-1-2 из и-601679	Eyre , Австралия	«	*YSED1*
и-595808	сорт	Linola, Канада	«	*YSED1 ln1, ln2*
и-601680	сорт	Walaga, Австралия	«	*YSED1*

* - не входит в выборку ВЛ линий.

В г. Пушкине в 2011г. не было весенней засухи. Засуха и повышенные температуры во время цветения помогли льну быстро пройти эту фазу, а высокие влажность и температура во

время налива семян позволили им хорошо сформироваться и быстро созреть. Такое сочетание условий обычно характерно для г. Кинели.

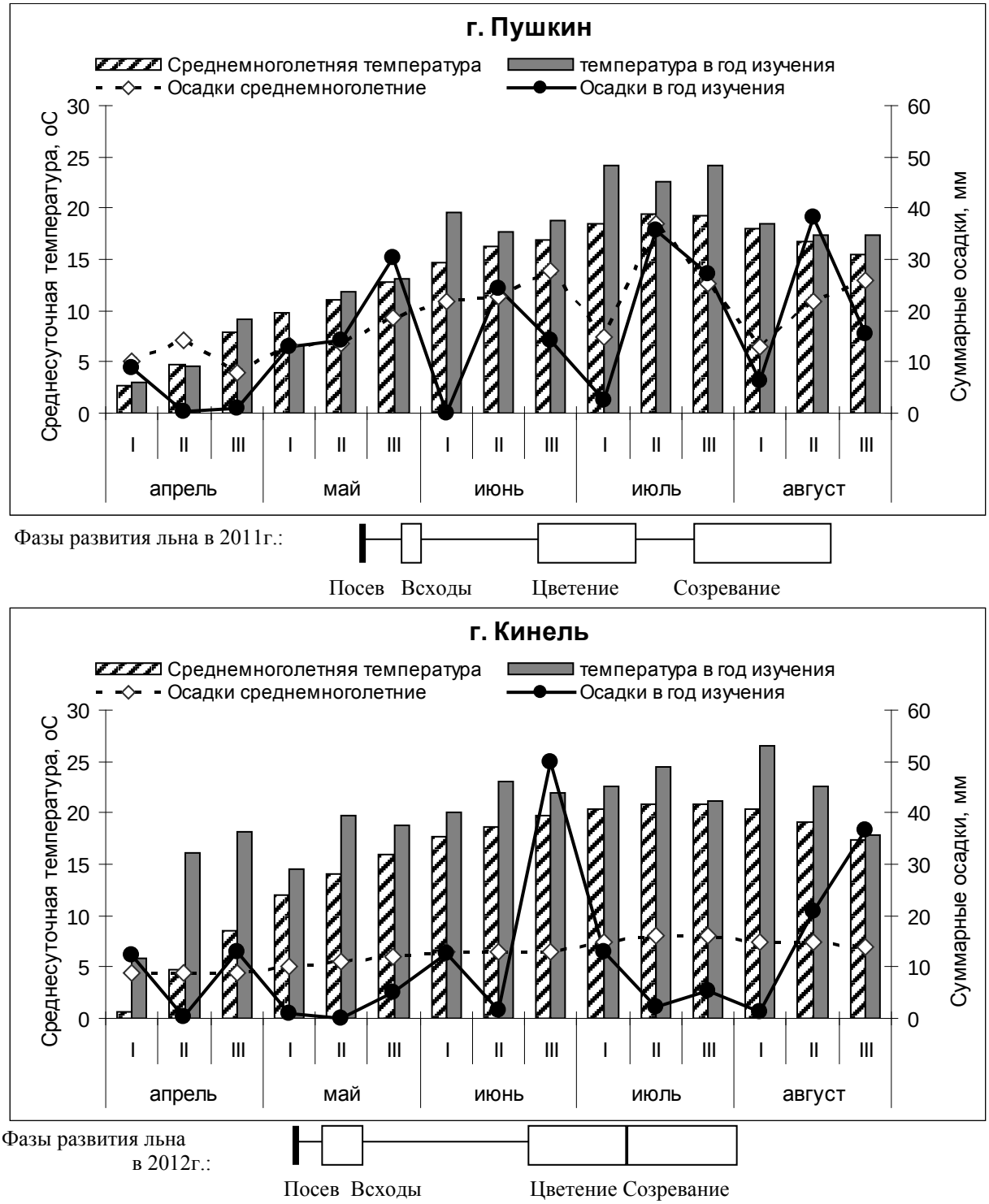


Рисунок 15 – Погодно-климатические условия г. Пушкин, Ленинградской обл. и г.Кинель, Самарской обл. во время вегетации льна (данные метеостанций ВИР и ПНИИСС).

В г. Кинель в 2012 г. во время прорастания льна была засуха. Дожди в период цветения растянули его продолжительность, а засуха затем укоротила время созревания. Такое явление, но с лимитирующим фактором «пониженная температура», более характерно для г. Пушкина.

ЖК анализ состав масла проводила Т. Шеленга (лаб. биохимии ВИР) с помощью газожидкостной хроматографии с масспектромерией метиловых эфиров ЖК на хроматографе

Agilent 6850. Определен процентный состав 5 ЖК в масле: пальмитиновой (PAL), стеариновой (STE), олеиновой(OLE), линолевой (LIO), линоленовой (LIN), а также соотношение LIO/LIN.

Основной характеристикой технического масла является его йодное число (IOD). Это показатель ненасыщенности ЖК масла, чем он выше, тем быстрее масло высыхает. Йодное число масла вычисляли по формуле(8) (AOCS Method Cd 1c-85, цит. по Thambugala et al., 2013):

IOD = 0,86×OLE+1,732×LIO+2,616×LIN (8);

где IOD – йодное число масла, OLE, LIO, LIN – доля олеиновой, линолевой и линоленовой кислот в масле, соответственно.

Совместный анализ контрастных ВЛ и НЛ показал сильное нарушение нормальности распределения. Поэтому дополнительно к параметрической была использована непараметрическая статистика. Отдельно рассматривали группу ВЛ образцов, за исключением линии гк-390, выделенной из solin-сорта Linola.

В эксперименте по изучению систем корреляций у групп линий, различающихся по уровню LIN было использовано 19 ВЛ, 7 среднелиноленовых (СЛ) и 14 НЛ линий (табл.9).

Таблица 9 – Происхождение, фенотип и генотип линий и сортов льна из коллекции ВИР для изучения жирно-кислотного состава масла семян льна у контрастных групп по содержанию линоленовой кислоты

№ линии или родословная	Название и происхождение исходного образца	Окраска семян	Гены
Линии с высоким содержанием линоленовой кислоты			
гк-2	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	красно-коричневая	«дикий тип»
гк-65	л-3 из к-3178 (Россия, Местный, Тверская губ.)	крапчатая	*ora1*
гк-483	л-1 из к-3713 (Китай, к северу от Кашагара)	желтая	*pf-ad?*
гк-448	л-1 из к-3730 (Китай, Западный Китай)	желтая	*s1*
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	желтая	*s1*
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Makovi M. A.G., Аргентина)	красно-коричневая	*wf1*
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L.Dominion, Сев. Ирландия)	св. желто-коричневая	*rs1*
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехословакия)	желтая	*s1*
гк-173	л-1 из и-548145 (48254, Ottawa 2152,Германия)	желтая	*ysed2*
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, Литва, ЛитНИИЗ)	красно-коричневая	
гк-393	л-2 из и-595808 (Linola, примесь, Канада)	красно-коричневая	
гк-472	л-3-1 из и-601679 (Eyre, Австралия)	желтая	*YSED1*
гк-498	л-3-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	желтая	*YSED1*
гк-392	л-1 из (гк-132 х гк-103), Россия, СПб, ВИР	желтая	*sfbs1, s1*
391х65-1	I_4^1 л-1 из (гк-391 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	желтая	*ora1, sfbs1, YSED1*
391х109-5	I_4 л-5 из (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	желтая	*sfbs1, wf1, YSED1*
391х121-1	л-1 из (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	св. желто-коричневая	*sfbs1, sfc1, rs1*
391х173-1	л-1 из (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	желтая	*sfbs1, sfc3-2, ysed2*
391х173-2	л-2 из (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	желтая	*sfc3-2, sfbs1, ysed2*
Линии с пониженным содержанием линоленовой кислоты			
гк-163[2]	л-2-1 из к-726 (Солецкий кряж, Псковская губ.)	красно-коричневая	
гк-119	л-2-3 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	красно-коричневая	
гк-390	л-1 из и-595808 (Linola, примесь, Канада)	желтая	*YSED1*
гк-394	л-3 из и-595808 (Linola, примесь, Канада)	красно-коричневая	
391х65-2	I_4 л-2 из (гк-391 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	желтая	*ora1, sfbs1, YSED1*
391х109-2	I_4 л-2 из (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	желтая	*wf1, YSED1*
391х109-3	I_4 л-3 из (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	желтая	*sfbs1, wf1, YSED1*
391х121-2	л-2 из (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	св. желто-коричневая	*sfbs1, sfc1, rs1*

№ линии или родословная	Название и происхождение исходного образца	Окраска семян	Гены
Низколиноленовые линии и сорта			
595808-8	I_5 л-8-1 из и-595808 (Linola, Канада)	желтая	*YSED1*
гк-391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	желтая	*sfbs1, YSED1*
гк-441	л-4 из и-601679 (Eyre, Австралия)	желтая	*sfbs1, YSED1*
гк-420	л-5 из и-601679 (Eyre, Австралия)	желтая	*sfbs1, YSED1*
гк-395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	желтая	*YSED1*
гк-474	л-1 из и-612949 (Amon, Чехия, Agritec)	желтая	*YSED1?*
гк-512	л-1 из и-620803 (N852, неизвестно)	желтая	*sfbs1?, YSED1?*
гк-513	л-2 из и-620804 (N853, неизвестно)	желтая	*sfbs1?, YSED1?*
гк-514	л-3 из и-620805 (N854, неизвестно)	желтая	*sfbs1?, YSED1?*
гк-515	л-4 из и-620806 (N858, неизвестно)	желтая	*pf-ad?*
гк-516	л-5 из и-620807 (N864, неизвестно)	желтая	*sfbs1?, YSED1?*
391х109-1	I_4 л-1 из (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	желтая	*wf1, YSED1*
391х109-4	I_4 л-4 из (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	желтая	*sfbs1, wf1, YSED1*
391х392-1	л-1 из (гк-391 х гк-392), Россия, СПб, ВИР	желтая	*s1, sfbs1, YSED1*
к-8677[2]	Исток, Россия, Пензенский НИИСХ	желтая	*YSED1?*
к-8871[2]	ЛМ98, Россия, ВНИИЛ	желтая	*YSED1?*

[1] – поколение инбридинга для создающихся линий, где не отмечено –шесть и более.
[2] – образцы не участвуют в статистическом анализе
[3] – исходя из фенотипа линии, тест на аллелизм не проводился.

Для полного изучения корреляций помимо ЖК состава масла рассмотрены признаки, рассчианные с помощью условного среднего за 1995-2016г: всходы – цветение первого цветка (Т1), цветение первого цветка – созревание первой коробочки (Т2), всходы – созревание первой коробочки (Т3), общей (Но) и технической (Ht) высоте и длине соцветия (Inf).

2.7. Выделение ДНК и анализ нуклеотидных последовательностей генов

Выделение ДНК для каждой линии осуществляли из 10 двухдневных корешков проростков льна по стандартной методике (Использование..., 2012).

ПЦР проводили в объеме 20 мкл. В состав смеси входили: DreamTaq™ Green Master Mix (2X) (ThermoScientific), по 5 пикомолей каждого праймера и 1 мкл препарата ДНК. Праймеры синтезированы компанией «Евроген» (Сокорнова и др., 2018). Праймеры, фланкирующие участок с предположительной мутацией в гене *LuFAD3A,* подбирали с использованием программы idtdna.com (https://eu.idtdna.com). Для выявления мутаций в гене *LuFAD3B* использовали опубликованные ранее праймеры и протокол (Vrinten et al., 2005).

Секвенирование ДНК проводили на базе РЦ СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и Евроген. В работе использовали референсные последовательности для гена *LuFAD3A*: HM991829.1, HM991830.1, HM991831.1, JQ963128.1.

Выравнивание последовательностей генов осуществляли с помощью программы tcoffee (Notredame et al., 2000). Анализ нуклеотидных последовательностей выполняли при помощи программы MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016) и UGENE 1.29 (Okonechnikov et al., 2012).

Выделение ДНК и анализ последовательности гена *LuFAD3B* осуществляли совместно с лабораторией генетической эрозии ВИР (рук. Е.К. Потокина), анализ генов *LuFAD3A и LuFAD3B* – совместно с кафедрой генетики и биотехнологии СПБГУ (рук. Т.В. Матвеева).

2.8. Статистические методы, использованные для анализа биологического разнообразия льна

Интервал для минимального и максимального значений для каждого из количественных признаков рассчитывали как min+НСР (наименьшая существенная разница, по Фишеру) или max–НСР, соответственно (Ивантер, Коросов, 2003).

Для изучения связей между признаками вычисляли коэффициенты корреляции (r – коэффициент корреляции Браве-Пирсона). Для коэффициентов корреляции была принята стандартная градация: очень сильные $|r|\geq 0{,}90$, сильные $0{,}90>|r|\geq 0{,}70$, умеренные $0{,}70>|r|\geq 0{,}50$, слабые $0{,}50>|r|\geq 0{,}30$. Анализ систем корреляций между признаками проводили с построением корреляционных колец (автор макроса П.А. Лезин) или плеяд. В качестве показателя сходства матриц корреляций использовали коэффициент корреляции между z-преобразованными корреляционными матрицами (Ростова, 2002).

Для определения влияния морфологических признаков льна на хозяйственно ценные показатели использовали ранговый критерий U Манна-Уитни и t-критерий Стьюдента (Наследов, 2012).

Факторный анализ (метод главных компонент) использовали для раскрытия основных факторов выявляющих изменчивость групп линий по комплексу признаков. Для определения числа факторов в факторном анализе, использовали критерий каменистой осыпи Р.Кэттеля (R.Cattell scree-test). В случае неоднозначной интерпретации факторов (достоверные нагрузки одного признака по нескольким факторам) применяли вращение методом варимакс, предложенный Р.Кайзером (StatSoft, Inc., 2013). Если достоверные нагрузки для одного признака по нескольким факторам отличаются на 0,2 и более, то меньшей из них пренебрегали (Наследов, 2012).

Для выявления влияния генотипа и условий среды на признаки использовали двуфакторный дисперсионный анализ (ANOVA, main components). Долю влияния фактора (η^2, %) по Фишеру вычисляли по формуле (9) (Ивантер, Коросов, 2003):

$$\eta^2 = \frac{SS_{фактора.}}{SS_{общая}} \times 100\%; \quad (9)$$

где: η^2, % – доля влияния фактора, $SS_{фактора}$ – факторная сумма квадратов отклонений, $SS_{общая}$ – общая сумма квадратов отклонений.

Для выявления выделившихся образцов использовали критерий достоверной значимой разницы Тьюки (ДЗР, HSD – Honestly significant difference Tukey), осуществляющий апостериорное попарное сравнение средних после отклонения гипотезы H_0 об отсутствии различий по результатам дисперсионного анализа. Метод сводится к последовательному сравнению всех пар средних для одного фактора (StatSoft, 2013, Наследов, 2012).

Основными допущениями дисперсионного анализа являются: (1) распределение зависимой переменной для каждой градации фактора соответствует нормальному; (2) дисперсии выборок, соответствующие разным градациям фактора, равны между собой (Наследов, 2012). Считается, что нарушение первого требования не оказывает существенного влияния на результаты дисперсионного анализа, а второго – только в том случае, когда сравниваемые выборки различаются по численности (Наследов, 2012) или имеется корреляция между выборочным средним и его дисперсией (Stat Soft Inc., 2013, Ростова, 2002).

Соответствие распределения значений признаков нормальному оценивали с помощью теста d Колмогорова-Смирнова (Stat Soft Inc., 2013), а также отношения асимметрии к ее ошибке и эксцесса к его ошибке (Лакин, 1990). Проверку однородности дисперсии осуществляли с помощью критерия χ^2 Бартлетта (Bartlett χ^2) (Stat Soft Inc., 2013; Наследов, 2005).

При нарушении нормальности распределения дополнительно к параметрической была использована непараметрическая статистика: коэффициент корреляции Спирмана, аналог однофакторного дисперсионного анализа – критерий H Краскала-Уоллеса (Kruskal-Wallis H) (Stat Soft Inc., 2013; Наследов, 2005).

Обработку расщеплений в F_2 и последующих поколениях проводили методами классического генетического анализа (Лакин, 1990; Тихомирова, 1990) с использованием оригинальных макросов, написанных автором в среде MS Excel 2002.

При изучении наследования карликовости или стерильности окончательное разделение на фенотипические классы проводили с применением дискриминантного анализа. В качестве обучающей выборки (центр каждого класса) использовали родительские линии (карликовость или ЦМС), F_1 (карликовость) и F_2 противоположного направления скрещивания (ЦМС). Гибрид относили к тому классу, где значение функции классификации максимально (Пороховинова, 2017а, 2017б).

Результаты обрабатывали с помощью MS Excel 2007, в том числе пакета анализа (первичная статистика, метод χ^2), Statistica 7.0 (дисперсионный, факторный, дискриминантный анализ, t-критерий Стьюдента, непараметрическая статистика), SPSS13 (непараметрическая статистика) (Лакин, 1990; Иванов, Коросов, 2003; Терентьев, Ростова, 1977; Наследов, 2012; StatSoft, Inc., 2013).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Изучение линий генетической коллекции по морфологическим признакам

Лен недостаточно изучен по морфологическим признакам. Большинство публикаций либо описывают признаки цветка линий льна с точки зрения их наследования, либо в виде классификатора дают характеристику каждого признака в отдельности. Исключение составляет глава в «Культурной флоре СССР» (Эллади, 1940), где подробно описано разнообразие льна на примере мировой коллекции ВИР, собранной к тому времени. За прошедшее время было собрано и создано множество форм, не укладывающиеся в предложенную классификацию. Поэтому перед нами была поставлена задача изучить как уже имеющиеся, так и новые линии признаковой коллекции, по ряду морфологических признаков, а также выявить закономерности возможных сочетаний по ним (Nozkova et al., 2011; Brutch et al., 1998, 2001a, 2001b, 2002; Razna et al., 2015, Пороховинова, 2002, Брач и др., 2005, Hlavackova et al., 2016; Кутузова, Пороховинова, 2011).

3.1.1. Полиморфизм окраски и формы цветка и семян

3.1.1.1. Линии с деформированными лепестками

Лен может иметь как плоские, так и различным образом деформированные лепестки (табл. 10). Основными типами изменений являются продольная сложенность и гофрированность пластинки лепестка, затрагивающие как всю ее поверхность, так и только наружный край. Реже встречается мятость всей поверхности. Деформация обнаружена у белых, светло-голубых, голубых, синих, фиолетовых, но не розовых цветков, что объясняется плейотропным действием гена, отвечающего за розовую окраску.

Все линии с белым деформированным венчиком имеют зеленый гипокотиль, белые тычиночные нити, столбики, рыльца и желтые пыльники. Гипокотиль без антоциана есть только у одной линии со светло-голубыми лепестками, а его осветление часто встречается у растений с ослабленной окраской венчика. Почти всегда линии с деформированным цветком имеют осветленные тычиночные нити и столбики. Линии с белыми, но окрашенными в бутоне лепестками, чаще имеют желтые пыльники, но бывают и серые или голубые. Окрашенные лепестки могут быть как с белым, так и того же цвета, что и лепестки, ноготком. Цветки с таким венчиком обладают либо голубыми, либо серыми пыльниками и могут иметь рыльца всех возможных окрасок, т.е. белые, светло-голубые, голубые, светло-фиолетовые, фиолетовые или синие.

В полной степени сложенность и гофрированность, обычно именуемая звездчатостью, проявляется только у цветков с белым или фиолетовым венчиком. В других случаях деформация лепестков выражена слабее (табл. 10: 1).

Все сильно деформированные лепестки имеют удлиненно-эллиптическую или эллиптическую форму, и лишь у трех линий со слабым проявлением этого признака лепестки округлой формы. Также в генколлекции есть три линии, имеющие укороченно-эллиптические

Таблица 10 – Линии льна с деформированными лепестками и родственные им

Линия	Происхождение	*Гены*	Тип льна	Окраска						(Л)		Форма (Ц)	(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц), (С)	Примечание
				(Г)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	деформ.	форма					
1	2	*3*	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Линии с полным подавлением биосинтеза антоцианов в гипокотиле, цветке и семенах, выделенные из мировой коллекции ВИР																
67	л-2 из к-4035 (Ottawa 770 B, Канада)	*b1=p^{b1}=s1, fp1, L, P5*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	элл.	колок.		желт.	ср.	
103	л-4 из к-5896 (Lin N 225, Нидерланды)	*s1, fp1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехословакия)	*s1=p^{b1}, sps1, fp1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
137	л-1 из к-6645 (Modzuron,Чехословакия?)	*s1-2*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	есть	зел.	ср., кр.	
290	л-1 из к-6255 (Canadien green seed, Канада)		д	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	укор.-элл.	колок.		зел.	м., ср.	(Л) узкие и короткие
8	л-1 из к-255 (Россия, Тверская губ.)	*s1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.		оливк.	ср.	
448	л-1 из к-3730 (Западный Китай)	*s1, dlb3-10*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	оч.оч.сл.слож оч. оч. сл. гофр., мятый	элл.	колок.	есть	желт.	кр., ?	(К) цил., (С) удл.
449	л-3 из к-3730 (Западный Китай)		м	зел.	бел. в жару бел. с гол. отт.,(Б)бел. с гол. отт.	бел.	бел.	желт.	бел.	оч.сл.слож., оч.сл.гофр.	удл.-элл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) цил., (С) удл.
287	л-2 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)	*s1, dlb3*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.гофр.	элл.	колок.	нет	желт.	ср., кр.	(С) удл.
328	л-4 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
384	л-1 из к-6146 (1012 Ottawa 770 D, Канада)	*b1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср., кр.	(К) кон., шар.
385	л-1 из к-6967 (Dillman CI 687, США)	*b1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	есть	желт. с зел.отт	ср.	
158	л1 из к7413(Уругвай х 1288/12, Россия,МоВИР)	*s1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	нет	желт.	м., ср.	(С) округл.
451	л-1 из к4039(Tammes crimped,Нидерланды)	*b1?*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	м., ср.	
308	л-1 из к-5677 (Ottawa	*b1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож.,	удл.-	откр.	нет	желт. с	ср.	(С) удл.

84

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	770В, Канада)									гофр.	элл.			зел.отт.		
361	л-1 из к-5924 (Украина, Закарпатская обл., Дрогобыч)		мд	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср., кр.	
421	л-1 из к-7643 (Хесан-2, Корея)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	есть	желт.	ср., кр.	(С) удл.
	2. Линии с подавлением биосинтеза антоцианов в гипокотиле и цветке, выделенные из мировой коллекции ВИР															
132	л-1 из к-6608 (примесь в Currong, Австралия)	*sfbs1, rpbc1, fp1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок. откр.-разд.	нет	кр.-кор.	кр., ср	(Л) узкие
156	л-1-2 из к-7130 (Rabat l 2, Марокко)	*f^{an}=sfbs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., сл.гофр.	удл.-элл.	откр.		кр.-кор.	кр., о.кр	(Л) узкие, (С) удл.
185	л-1 из к-2601 (Португалия, Лиссабон)	*sfbs1*	мк	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	кр.-кор.	кр.	(Л) узкие
284	л-2-1 из к-2601 (Португалия, Лиссабон)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.		кр.-кор.	кр.	(Л) узкие, (С) удл.
396	л-1-1 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*sfbs1, cs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., мятый, сл.гофр.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	ср.	"кудрявый" стебель, (Л) узкие
391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*sfbs1,YSED1 CSB1, ln1,ln2*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	(С) округл., *solin тип
441	л-4 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*sfbs1,YSED1 CSB1, ln1,ln2*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	*solin тип
420	л-5 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*sfbs1,YSED1 CSB1, ln1,ln2*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр., ?	*solin тип
428	л-1 из и-606138 (М12 мутант с.Циан, УкрНИИМК)	*sfbs1-2, dlb3-5*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(С) округл.
нет	л-1 из и-620803 (852, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр., ср	(К) цил. или шар., *solin тип
нет	л-2 из и-620804 (853, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	(К) цил. или шар., *solin тип
нет	л-3 из и-620805 (854, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	(К) цил. или шар., (С) удл., *solin тип

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
нет	л-5 из и-620807 (864, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	(С) удл.,* solin тип
329	л-1 из к-4580 (ч.л.1381, Украина)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл. слож. край,сл.гофр	удл.-элл.	сверн.	нет	кр.-кор.	ср.	
306	л-2 из к-4580 (ч.л.1381, Украина)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл. слож. край,сл.гофр	удл.-элл.	сверн.	нет	кр.-кор.	ср.	
201	л-1 из к-7022 (Р 35-15-3 (66 S2), Пакистан, Лаялпур)		мк	св. фи-ол	бел., (Б) св.гол.	бел.	бел.	желт.	бел.	гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	кр.-кор.	кр.	
202	л-2 из к-7022 (Р 35-15-3 (66 S2), Пакистан, Лаялпур)		м	фи-ол.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	элл.	п/сверн.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(К) цил. или кон., (С) удл.
3. Линии с белыми, но окрашенными в бутоне лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР																
208	л-1 из к-7947 (Pale blue crimped, США)	*pbc1, L3*	м	фи-ол.	бел., (Б) оч.св.гол.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ср	
188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*pbc1*	м	фи-ол.	бел., (Б) св.гол.	гол.	бел.	желт.	бел.	слож., оч.сл. гофр.	удл.-элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	
288	л-5 из к-4717 ("жасмин", Узбекистан, Джизакский р-н)	*pbc1-2*	м	св. фи-ол.	бел., (Б) св.гол.	св. гол.	бел.	сер.	бел.	сл.гофр., "жасмин"	элл.	откр.		кр.-кор.	кр.	(К) цил., (С) удл.
293	л-1 из к-6756 (Linseed N.P.(R.R.) 5, "жасмин", Индия)	*pbc1-2*	м	св. фи-ол.	бел., (Б) оч.св.гол.	бел.	бел.	желт.	бел.	гофр., "жасмин"	элл.	п/сверн.	нет	кр.-кор.	кр.	(С) удл.
53	л-1-4 к-1044 (Витебский кряж, Беларусь, Витебская губ.,Городокский у.)	*pbc3*	м	зел.	бел., (Б) св.гол.	св. гол.	(Т) син. у (П), (Ст) син.	гол.	св. фиол.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	кр.-кор.	м., ср.	(С) округл.
376	л-2 из к-270 (Россия, Саратовская губ.)		м	фи-ол.	бел., (Б) св.гол.	гол.	бел.	гол.	гол.	оч.сл.слож., оч.сл. гофр.	удл.-элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
358	л-1 из к-2417 (Индия, Индостан)		к	св. фи-ол.	бел., (Б) оч.св.гол.	оч.оч. св.гол	бел.	желт.	бел.	оч.сл.слож., оч.сл. гофр.	удл.-элл.	колок. откр.-разд.*		кр.-кор.	ср.	* иногда цветет в (Б)
56	л-4 из к-2417 (Индия, Индостан)		к	фи-ол.	бел., (Б) бел; оч.св.гол.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	п/сверн.	нет	кр.-кор.	ср.	
184	л-1 из к-2420 (Индия, низмен. Инда и Ганга)		к	фи-ол.	бел., (Б) оч.св.гол.	бел.	(Т)оч.св.гол (Ст) бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	п/сверн.		кр.-кор.	ср., м	(С) удл.
433	л-1 из к-6615 (NP		м	фи-	бел.,	оч.оч.	бел.	желт.	гол.	сл.слож.,	удл.-	п/сверн	нет	св.кр.-	ср.	(С) удл.

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	124, Индия)			ол.	(Б) оч.св.гол.	св.гол				сл.гофр.	элл.	сверн.		кор.		
468	л-4-2 из к-6615 (NP-124, Индия)		м	фи-ол.	бел., (Б) оч.оч.св.гол.	оч.оч. св.гол	бел.	желт.	бел.	оч.сл.слож., оч.сл.гофр.	удл.-элл.	сверн. п/сверн	нет	кр.-кор.	м., ср.	
485	л-8 из к-6615 (NP 124 "жасмин", Индия)		мк	фи-ол.	бел., (Б) оч.св.гол.	оч.св. гол.	оч.св.гол.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр., "жасмин"	удл.-элл.	сверн.	нет	желт.	ср.	
331	л-8 из к-6148 (Крупносемянный, Р-9, Россия, СПб, ВИР)		м	фи-ол.	бел., (Б) св.гол.	гол.	(Т) оч.св. гол., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	кр.-кор., пятн.	ср., кр.	на1м (Раст) деформ. и не деформ. (Ц)
120	л-3-1 к6210 (N.P.(RR) 38, "жасмин", Индия)		к	фи-ол.	бел., (Б) св.гол.	оч.св. гол.	бел.	желт.	бел.	гофр. "жасмин"	элл.	сверн.		желт.	ср., кр.	(С) округл.
	4. Линии со светло-голубыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР															
172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехия)	*dlb3-2, FP1*	м	фи-ол.	св.гол.,(Н) бел., (Б) син.	гол.	(Т) св.гол, (Ст) бел.	гол.	бел.	сл.слож.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(С) удл.
285	л-1 из к-3263 (Индия, Indore)	*dlb3*	м	св. фи-ол.	св.гол.,(Н) бел., (Б) син.	син.	(Т)оч.св. гол, (Ст)св.гол	гол.	бел.	сл.слож.	удл.-элл.	п/ сверн, сверн.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	раннецвету-щий, узко-ланц. листья
309	л-1 из к-5847 (Гибридный 3387, Россия, КОС)		м	фи-ол.	св.гол., светлее у осн., (Н) бел., (Б) син.	гол.	бел.	гол.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	п/сверн откр.-разд.	есть	кр.-кор.	кр.	на 1м (Раст) деформ. и не деформ. (Ц), (С) удл.
	5. Линии с синими лепестками, деформация которых зависит от погоды, выделенные из мировой коллекции ВИР															
нет	л-5 из к-7946 (Burke (L1), США)	*L1*	м	фи-ол.	син.	син.	син.	гол.	св. фиол.	мятый	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	
174	л-1 из и-549589 (Швеция)	*sfc5*	м	фи-ол.	син., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)гол.у осн.	гол.	св. гол.	оч. сл. гофр.*	округл	откр.		кр.-кор.	кр.	*рваный край (Л), (С)округл.
151	л-2 из к-7003 (Polk CI 1191 (N1), США	N1, L9, Q	м	фи-ол.	син.	син.	син.	гол.*	бел.	д.т. или мятый*	округл	колок.	нет	кр.-кор.		*зависит от погоды
	6. Линии с фиолетовыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР															
101	л-1-1-8 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия)	*sfc2*	м	фи-ол.	син.-фиол. с кр. отт., (Н) бел., (Б) т.син.-фиол.	кр.-фиол.	бел.	гол.	бел.	край мятый	элл.	колок.		кр.-кор.	ср., кр.	(С) округл.
102	л-1-1 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия)	*sfc2*	м	фи-ол.	син.-фиол.с кр. отт., (Н) бел., (Б) т.син.-фиол.	кр.-фиол.	бел.	сер.	бел.	оч.сл. гофр.*	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	* край (Л) «мертвый», мятый
100	л-1-2-1-2 из к-5821	*sfc2, svf1,*	д	фи-	син.-фиол.с кр.	кр.-	бел.	гол.	гол.	слож.,	удл.-	п/	есть	кр.-	ср.	иногда стер. (П),

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	(Karnobat 5, Венгрия)	*fp1*		ол.	отт.,(Н) бел., (Б) т.син.-фиол.	фиол.				гофр.*	элл.	сверн.		кор.		*край (Л) «мертвый»
187	л-2 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*sfc9, bep2?*	м	фи-ол.	св.кр.-фиол. при расп. т.кр.-фиол. выгор.,(Н)ж.-зел.	кр.-фиол.	(Т) фиол., (Ст) син.	гол.	фиол.	оч.сл. гофр., леп. загнуты	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	(К) шар. или цил., (С) округл.
7. Линии с лепестками, деформация которых обусловлена плейотропным действием гена *cs1* «кудрявый» стебель, выделенные из и-605311 (Чехия)																
нет	л-2 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фи-ол.	св.гол., (Н) бел., (Б) син.	гол.	(Т)св.гол., (Ст) син. у осн.	гол.	св. гол.	сл.слож., мятый, оч.сл. гофр.	округл	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	"кудрявый" стебель, (С) удл.
409	л-3-2 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фи-ол.	гол., (Б) син.	син.	син.	гол.	син.	мятый	удл.-элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	"кудрявый" стебель, (К) цил., (С) удл.
411	л-3-3-2 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фи-ол.	оч. св.гол., (Н) бел., (Б) син.	св. гол.	бел.*	сер.	бел.	мятый	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	"кудрявый"стебель, *отгн.(П),изогн.(Т), с неполн. пенетр.
412	л-3-4 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фи-ол.	гол., (Н) бел., (Б) син.	син.	син.	гол.	син.	складки, мятый	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	желт.	кр., ср.	"кудрявый" стебель, (С) удл.
8. Линии, гомозиготы по гену *s1* с полным подавлением биосинтеза антоцианов в гипокотиле, цветке и семенах, полученные в результате гибридизации																
444	л-1 (гк-103 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfbs1*	мд	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	элл.	колок.	нет	желт.	ср., ?	(К) спл. или шар.
392	л-1 (гк-132 х гк-103), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfbs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср., ?	
нет	I_4 л-1 (гк-210 х гк-392),Россия,СПб,ВИР	*ygp1, s1, sfbs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	(Раст) ж.-зел., (К) цил., шар.
нет	I_4 л-2 (гк-210 х гк-392), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, s1, sfbs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	(Раст) ж.-зел.
нет	л-1 (гк-391 х гк-392), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfbs1, YSED1,csb1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
415	л-1 (гк-100 х гк-103), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfc2, svf1*	дм	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
344	л-2 (гк-109 х гк-136), Россия, СПб, ВИР	*s1, wf1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
нет	л-2 (гк-124 х гк-176), Россия, СПб, ВИР	*s1, f^e, pf1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	элл.	откр.	нет	желт.	ср.	
338	л-1 (гк-65 х гк-136),	*s1, ora1,*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож.,	удл.-	колок.	нет	желт.	ср.	(С) удл.

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	Россия, СПб, ВИР	*sps1*								гофр.	элл.					
350	л-2 (гк-136 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*s1, ora1, sps1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	(С) удл.
349	л-2 (гк-121 х гк-136), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
351	л-1 (гк-136 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
352	л-1 (гк-136 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, rpf1*	м	зел.	бел с роз. отт., (Б) бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср.	(С) удл.
353	л-10 (гк-136 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, rpf1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср.	(С) удл.
176	л-1 (гк-141 х гк-103), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, fp1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср.	(К) кон. или шар.
нет	I_3 л-2 (гк-159 х гк-176), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, YSED1, csb1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	колок.	нет	желт.	кр., ?	(К) кон. или шар.
нет	л-3 (гк-176 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, sfc3-2, ysed2, csb1, SGH1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср., кр.	(С) удл.
9.Линии, гомозиготы по гену *sfbs1* с полным подавлением биосинтеза антоцианов в гипокотиле и цветке, полученных в результате гибридизации																
475	л-1 (гк-188 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pbc1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ср	(С) округл.
нет	л-1 (гк-288 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pbc1-2*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	
нет	I_4 л-3 (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	округл	откр.	есть	желт.	ср.	*solin тип
нет	I_4 л-4 (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	округл	откр.	есть	желт.	ср.	(С) удл., *solin тип?
нет	I_4 л-5 (гк-391 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	округл	откр.	есть	желт.	кр.	(С) удл.,
нет	I_2 л-1 (гк-396 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, cs1, sfbs1, dlb3*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	оч.сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.		нет	кр.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел., "кудрявый"стебель
нет	I_4 л-1 (гк-391 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1,ora1, YSED1,csb1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	желт.	ср.	
нет	I_4 л-2 (гк-391 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1,ora1, YSED1,csb1*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	*solin тип
439	л-1 (гк-132 х гк-141),	*sfbs1, pf1,*	мд*	зел.	бел с роз. отт.,	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	округл	откр.	нет	ж.-	ср.	

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	Россия, СПб, ВИР	*RPF1*			(Б) бел.									кор.		
437	л-1 (гк-141 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1, RPF1*	м	зел.	бел с роз. отт., (Б) бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	округл	откр.	нет	ж-кор, пятн?	ср.	
438	л-3 (гк-141 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1, RPF1*	мд	зел.	бел с роз. отт., (Б) бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	округл	откр.	нет	ж.-кор.	ср.	
нет	л-1 (гк-132 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
нет	л-1 (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1, csb1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
нет	л-2 (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1, CSB1*	м*	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	есть	св.ж.-кор.	ср.	*solin тип
476	л-1 (гк-132 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, csb1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр., "жасмин"	укор.-элл.	сверн.	нет	т. желт.	м., ср.	(Л) укор., согнуты поперек
нет	л-2 (гк-132 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, csb1, sgh1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр., "жасмин"	укор.-элл.	п/ сверн.	нет	т. желт.	м., кр	(Л) укор., согнуты поперек
нет	л-1 (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, CSB1, sgh1*	м	зел.	бел.	бел	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	укор.-элл.		есть	желт.	м., кр	(Л) укор.,длина (Т и Ст) как у д.т.
нет	л-2 (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, CSB1, sgh1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр., "жасмин"	укор.-элл.		есть	желт.	кр., ср	(Л) узкие и короткие, менее л-1
нет	I_3 л-2 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1, sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	сверн.		св.ж.-кор.	ср., ?	"кудрявый" стебель
нет	I_3 л-3 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1, sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	сверн.	нет	св.ж.-кор.	ср., ?	"кудрявый"сте-бель, (К)цил.,шар.

10. Линии с белыми, но окрашенными в бутоне лепестками, полученные в результате гибридизации

нет	I_3 л-1 (гк-124 х гк-208), Россия, СПб, ВИР	*pbc1, f ^{e}*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	нет	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	HCL!!!!
нет	I_3 л-1 (гк-124 х гк-53), Россия, СПб, ВИР	*pbc3, f ^{e}*	м	зел.	оч.оч.св.гол., (Б) оч.св.гол.	оч.св. гол.	(Т)оч.св.гол., (Ст) бел.	желт.	бел.	нет	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
нет	л-1-2 (гк-173 х гк-53), Россия, СПб, ВИР	*pbc3, sfc3-2, ysed2, csb1*	м	зел.	бел с гол.-фиол. отт., в дождь св.гол.., (Б)св.гол.	оч.св. гол.	(Т) гол., (Ст) т.гол.	св. ор.	св. гол.	слож., гофр.	удл.-элл.		нет	желт.	ср., кр.	в хол.погоду (Л) укороч, загнуты перпенд. (С) удл.

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
11. Линии с фиолетовыми лепестками, гомозиготные по генам *sfc2, svf1*, полученные в результате гибридизации																
416	л-2 (гк-100 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	мд	фи-ол.	син.-фиол.с кр. отт., , (Н) бел., (Б) т.син.-фиол.	син.-фиол.	(Т) син.-фиол., (Ст) гол.	гол.	гол.	слож., гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	на 1м (Раст) деформ. и не деформ. (Ц), (С) округл.
422	л-1 (гк-100 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	д	фи-ол.	син.фиол.с кр. отт., (Н) бел., (Б) т.син.-фиол.	син.-фиол.	(Т)св.син.-фиол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	сл.слож., сл.гофр.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(С) округл.
417	л-3 (гк-121 х гк-100), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	мд	фи-ол.	син.фиол.с кр. отт., (Б) т.син.-фиол.	син.-фиол.	(Т) фиол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	слож., гофр.	удл.-элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	на 1м (Раст) деформ. и не деформ. (Ц), (С) округл.
460	л-1 (гк-100 х гк-186), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, bep1*	м	фи-ол.	св.кр-фиол, выгор., (Н) бел., (Б) св.кр.-фиол.	кр-фиол, выгор	(Т) фиол., (Ст) бел.	гол.	фиол.	слож., гофр.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	* (Л) загнуты наружу
12. Линии с лепестками, деформация которых обусловлена плейотропным действием гена(ов) хлорофильной окраски *zebrina 1* (и *2*) *zeb1, zeb2*, как исходной, так и полученных в результате гибридизации																
281	л-1-8 к-48 (хлорофильный мутант, сел. Альтгаузена, Россия)	*zeb1, zeb2*	д	фи-ол.	гол., (Б) син.	син	бел.	гол.	бел.	оч.сл. сл.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр-кор	м.	(Раст) *zebrina*, (К) спл.
нет	л-2 (гк-281 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*zeb1, zeb2, sfc1, rs1*	м	фи-ол.	син.-фиол., (Б) син.	син.-фиол.	син.	гол.	фиол.	оч.сл. сл.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	м.	(Раст) *zebrina*, (К) спл.
нет	л-1 (гк-210 х (гк-281 х гк-121)), Россия, СПб, ВИР	*zeb1, sfc1, rs1*	м	фи-ол.	син.-фиол., (Б) син.	т.син-фиол	(Т) син., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	оч.сл. сл.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор	м, ср.	(Раст) *zebrina*, (К) спл.

* - Здесь и далее: обозначения (сокращение подчеркнуто) белая, (Б)утон, выгорают, (Г)ипокотиль, голубая, гофрированные, деформированные, единообразие, желтая, (Ж)илки, зеленая, коричневая, крапчатые, красно, (Л)епестки, (Н)оготок**,** малиновый, окраска, оранжевая, осветленные, оттенки, очень, плоские, промежуточная, (П)ыльники, пятнистые, (Раст)ение, (Ресн)ички, розовая, светло, серая, (С)емена, синяя, складчатые, слабо, сложенные, стерильные, (Ст)олбики, темная, трубчатые, (Т)ычиночные нити, осветленные, фертильные, фиолетовая, (Ц)веток, черные.

лепестки, значительно уступающие по размеру чашелистикам, тычинкам и пестику. Одна из них выделена из мировой коллекции ВИР, а две получены в результате гибридизации. Цветки с деформированным венчиком бывают всех известных форм, т.е. открытыми, открыто-раздельными, колокольчатыми, полусвернутыми или свернутыми (табл. 10).

В признаковой коллекции, выделенной из мировой коллекции ВИР, имеется 21 линия разного происхождения с белыми венчиком, тычиночными нитями и столбиками, желтыми пыльниками и желтого цвета, или оттенка (желтый, желтый с зеленым оттенком, зеленый, оливковый) семенами. Последние три оттенка зеленого цвета встречаются только у линий этого фенотипа. Две линии с белым, но окрашенным в бутоне венчиком и одна голубоцветковая обладают желтыми семенами. У одной линии с белым, но окрашенным в бутоне венчиком, семена пятнистые (табл. 10: 1, 2, 7, 8, 9).

Из 16 линий с белой окраской лепестков, тычиночных нитей, столбиков и желтой – пыльников, но красно-коричневыми семенами, только одна имеет сложенные и гофрированные лепестки, у остальных деформация выражена слабее, возможно потому, что лепестки более длинные, а изменения затрагивают только их край (табл. 10: 2).

Сине-фиолетовый звездчатый цветок у гк-100 (л-1-2-1-2 из к-5821) описан нами впервые как соматическая мутация в линии л-1 к-5821 (Karnobat 5, Венгрия). Родоначальник – веточка соцветия с сине-фиолетовыми звездчатыми цветками на растении, имеющем не деформированные цветки той же окраски. Мутантная линия значительно выше исходной. На протяжении шести поколений инбридинга она не ревертировала к «дикому» типу. Однако, родительская линия л-1 к-5821 из поколения в поколение увеличивала степень деформации лепестков и через 4 года стала более похожа на мутантную, чем на исходный образец (гк-102 л-1-1 (Л) оч.сл.гофр.; гк-101 л-1-1-8 (Л) с мятым краем) (табл. 10: 6).

Деформированность может проявляться как плоский (не сложенный) лепесток с гофрированным краем. В этом случае цветок льна по форме напоминает цветок жасмина. В коллекции ВИР имеется несколько линий со светло-голубым венчиком подобного фенотипа (табл. 10: 3).

Одно из самых слабых изменений формы лепестка – продольная складка, обнаружено у линий со светло-голубой или голубой окраской венчика (табл. 10: 4).

Степень проявления деформации лепестков зависит не только от генотипа, но и от условий выращивания. Кроме них на признак влияют не установленные пока факторы. Так у гк-331 (л-8 из к-6148, Крупносемянный Р9, Россия) и гк-309 (л-1 из к-5847, Гибридный 3387, Россия), на одном растении в один день могут распускаться цветки с плоским и со слабо звездчатым венчиком. Проявление этого признака также зависит от возраста соцветия и от погодных условий (табл. 10: 3, 4).

Еще один тип деформации – «мятость» пластинки лепестков. Он зависит от не установленных компонентов климата (в один день все растения на делянке имеют мятые лепестки, на следующий, все – с лепестками дикого типа). Этот признак был описан для гк-151 (л-2 из к-7003, Polk, США), гк-174 (л-1 из и-549589, Швеция) и л-5 из к-7946 (Burke, США) (табл. 10: 5).

Некоторые гены имеют широкое плейотропное действие на все растение, включая цветок. Так ген *cs1*, помимо фенотипа «кудрявый стебель», обуславливает «мятый венчик», лепестки которого изогнуты вокруг центральной жилки, придавая им «мятость», причем в зависимости от генотипа она может переходить как в «сложенность», так и в «гофрированность» (табл. 10: 7). Другой ген, *zeb1* помимо фенотипа *zebrina* уменьшает размер всего цветка, сужает и немного складывает его лепестки (табл. 10: 12).

Подавляющее большинство (46) линий с деформированными лепестками – межеумки, 7 из которых относятся к низколиноленовым (solin), 6 – долгунцы и 7 – кудряши.

Обычно линии с деформированными лепестками имеют шаровидные коробочки и овальные семена «дикого типа». Реже встречаются цилиндрические (12 линий) или конические (7) коробочки, сплюснутая форма характерна только для 4 линий, три из которых хлорофилл-недостаточные. Удлиненная форма семян встречаетя довольно часто (27), округлая – реже.

Всего в генколлекции ВИР есть 108 линий, имеющих деформацию лепестков, из которых 95 шестого и более поколения инбридинга. Большинство линий выделено из местных или селекционных образцов Индии и Пакистана, Чехии, России, Канады, Австралии, Нидерландов, США, Украины и Франции (рис. 16). Есть линии, созданные из одного исходного расщепляющегося образца.

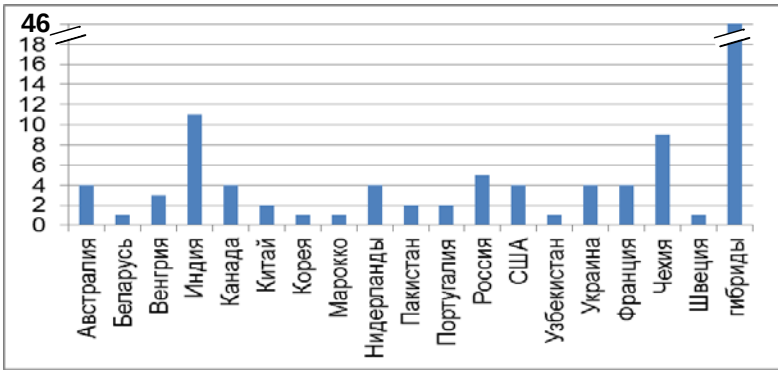


Рисунок 16 – Происхождение исходных образцов линий с деформированными лепестками

46 линий создано нами в результате гибридизации линий, обладающих деформированными лепестками, с другими, а затем отбора и последующего инцухта потомков (см. главу 3.3). У некоторых из них проявление гена деформации подавлено геном ингибитором. Такие линии имеют новые сочетания признаков, в том числе хозяйственно ценных и необходимы для изучения взаимодействия и плейотропного эффекта генов. В этой группе 17 гомозигот по гену *s1* (полное подавление синтеза антоциана в растении, звездчатый цветок), полученных от скрещивания гк-103 (л-4 из к-5896, N255, Нидерланды) или гк-136 (л-1 из к-6634, Mermilloid,

Чехословакия) с 11 другими линиями, гомозиготами по 14 генам различных морфологических признаков (табл. 10: 8), также 25 гомозигот по гену *sfbs1* (подавление синтеза антоциана в гипокотиле, цветке, деформация лепестков) от скрещивания гк-132 (л-1 из к-6608, Currong, Австралия), гк-391 (л-1-2 из и-601679, Eyre, Австралия), гк-396 (л-1-1 из и-605311, Agt1392/02, Чехия) с 14 другими линиями, гомозиготами по 16 генам различных морфологических признаков (табл. 10: 9). Имеется три линии, гомозиготные по генам *pbc1* и *pbc1-2*, две – по гену *pbc3*, контролирующим ослабление голубой окраски венчика и его слабую деформацию, с тремя другими линиями, гомозиготными по 5 генам (табл. 10: 10). Пять линий гомозиготны по гену фиолетовой окраски венчика *sfc2* и его деформации *svf1* получены от скрещивания гк-100 с 3 другими линиями, гомозиготными по 3 генам морфологических признаков (табл. 10: 11).

Были получены из других коллекций или выделены заново из исходных образцов 2 линии коллекции T. Tammes, 2 – F. Plonka, 5 – F. Shaw, 4 – H. Flor, 1 – В. Лях и 28 (исходных) и 46 (гомозиготных гибридов) с идентифицированными генами генколлекции ВИР.

Многие линии с деформированными лепестками могут найти практическое применение. Все скороспелые линии (гк-184, 185, 201, и др. см. главу 3.2), можно использовать в селекции. Быстрое зацветание хорошо передается от линии гк-132 (л-1 из к-6608, Currong, Австралия), несущей также гены устойчивости к ржавчине (см. главу 3.4) и от гк-53 (л-1-4 из к-1044, Беларусь). Помимо гк-132 еще 7 линий устойчивы к ржавчине. В генколлекции есть линии с желтыми семенами вследствие как плейотропного эффекта гена, отвечающего за деформацию венчика, так и наследуемых независимо от генов деформации лепестков. У линий гомозигот по гену *s1* семена имеют слизь с повышенным содержанием арабиноксиланов (см.главу 3.5.2). Есть также 7 низколиноленовых линий и еще 5, унаследовавших этот признак гибридов (см. главу 3.6.3).

3.1.1.2. Линии с недеформированными лепестками

Линии с белым венчиком. Линии льна с белым венчиком во всех случаях имеют белые тычиночные нити и столбики. Их можно условно разделить на группы с голубыми и с желтыми пыльниками (табл. 11: 1, 2). Как правило, первая группа имеет красно-коричневые семена, а вторая – измененные, в т.ч. желтые.

У некоторых линий первой группы в жаркое лето конус лепестков в бутоне, а иногда и венчик, сразу после раскрытия бывают светло-голубого цвета. У других – лепестки белые при любых погодных условиях. Возможно, фенотип «белый венчик, голубые пыльники» всегда обусловлен геном *wf1*, так как в результате теста на аллелизм все 7 изученных линий разного происхождения имели его. Обычно линии, относящиеся ко второй группе – гибридного происхождения, имеют в своем генотипе два из восьми рецессивных генов – *s1, sfbs1, pbc1, pbc3,* и *wf1, f ^{e}, dlb3, pf1*.

Таблица 11 – Линии льна с белыми или светло-голубыми недеформированными лепестками и родственные им

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска							Форма		(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц),(С)	Примечание
				(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Линии с белыми лепестками и голубыми пыльниками, выделенные из мировой коллекции ВИР																
109	л-3-2 из к-6099 (Mocovi M.A.G., Аргентина)	*wf1*	д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср.	
128	л-7-1 из к-6307 (Victory A, США)	*wf1, M4*	м		бел.	бел.	бел.	бел.	гол.		округл.	откр.		кр.-кор.	кр.	(С) округл.
135	л-1 из к-6626 (Fibra, Нидерланды)	*wf1 (n^c), fp1*	д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	гол.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср.	
41	л-1-4 из к-867 (Вотский кряж, Россия, Вотская авт.обл., Дебесский уезд)	*wf1, 1 R-ген уст. к ржавчине*	д		бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.				кр.-кор.	ср.	
144	л-2 из к-6935 (Wiera l 2, Нидерланды)	*n^c (wf1)*	д	фиол.	бел.; ж.лето св.гол.	бел.	бел.	бел.	гол.	гол.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср.	
145	л-2 из к-6936 (Hera, Нидерланды)	*n^c (wf1)*	д	фиол.	бел.; ж.лето св.гол.	бел., оч.св.гол.	бел.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср.	
431	л-1 из и-606142 (Л2, Украина, УкрНИИМК)	*x=wf-x*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	(К) шар., кон.
482	л-8 из к-1186 (type 15, Индия, Pusa Bihar)		к	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	удл.-элл.	п/сверн.	нет	кр.-кор.	ср.	(К) кон.
302	л-1 из к-1288 (Афганистан, Туркестанская пров.,Мадор)		к	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	гол.	элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	
190	л-1 из к-4027 (Tammes white, Нидерланды)		д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср.	
96	л-2 из к-5691 (Fibrifora fl.poenileis, Венгрия)		д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	гол.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср., кр.	
484	л-1-1-3 из к-6441 (Эфиопия)		к	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	удл.-элл.	п/сверн.	нет	кр.-кор.	м., ср.	
294	л-1 из к-7132 (Safi l 4-2-2, Марокко)		м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.		кр.-кор.	кр.	
386	л-2 из к-7754 (Sargamagvu, Венгрия)		д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ср.	
408	л-1 из к-7754 (Sargamagvu, Венгрия)		д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	

95

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
492	л-8 из к-7954 (CI 1888-8 (P4), США)	*P4*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	(К) кон. или шар.
305	л-2 из к-4037 (Ecru olive seed, Канада)		м?	фиол.	бел.; ж.лето оч.св.гол.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	(С) округл.
	2. **Линии с белыми лепестками и желтыми пыльниками и родственные им, выделенные из мировой коллекции ВИР**															
450	л-1 из к-4033 (Tammes yellow seed, Нидерланды)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	
455	л-1 из к-6417 (Arany len, Венгрия)		м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	
202	л-2 из к-7022 (P 35-15-3 (66 S2), Пакистан, Лаялпур)		м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт	бел.	элл.	п/ сверн.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(К) цил., кон., (С) удл.
201	л-1 из к-7022 (P 35-15-3 (66 S2), Пакистан, Лаялпур)		мк	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол.*	бел.	бел.	желт	бел.	удл.-элл.	колок.	есть	кр.-кор.	кр.	*(Л) гоф.
328	л-4 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
287	л-2 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)	*s1, dlb3*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт	бел.	элл.	колок.	нет	желт.	ср., кр.	*(Л) сл.гоф., (С) удл.
191	л-1 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)		м	фиол.	св.гол.	оч.св.гол., (Н) бел.	гол.	св.гол.	гол.	бел.	удл.-элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
448	л-1 из к-3730 (Западный Китай)	*s1, dlb3-10*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт	бел.	элл.	колок.	есть	желт.	кр., ?	*(Л) оч.оч.сл.сл., оч.оч.сл. гоф., мятый., (К) цил., (С) удл.
428	л-1 из и-606138 (M12 мутант с.Циан, Украина, УкрНИИМК)	*sfbs1-2, dlb3-5*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	*(Л) сл.сл., сл.гоф., (С) округл.
	3. Линии с очень светло-голубыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР															
1	л-1 из к-30 (сел. Альтгаузена, Россия)	*dlb1, ora2, fp1*	д	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол.	т.гол.	(Т) св.гол., (Ст)гол.у осн.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	
72	л-1 из к-4225(ч.л.2970, Россия, Псковская губ.)	*dlb1*	д	фиол.	св.гол. с фиол. отт.	св.гол., с фиол.отт.*	син.с фиол. от.	(Т) св.гол., (Ст)син.у осн.	гол.	фиол	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., м.	*фиол.после высыхания
124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев.Ирландия)	*f^e, sps1, fp1*	д	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол.	гол.	(Т) св.гол. у (П),(Ст)св.гол	сер.	бел.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, ФРГ)		д	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.св.гол.	св.гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	сер.	бел.	элл.	откр.	нет	слабая пятн.	ср.	
362	л-2 из к-6678 (Steppenlein, ФРГ)		д	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.св.гол.	св.гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	пятн.	ср.	

96

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
403	л-1 из к-4016 (Pale blue, Нидерланды)		м	зел.	оч.оч.св.гол. почти бел.	бел. с гол. отт.	оч.оч. св.гол.	бел.	гол.	оч.св гол.	элл.	откр.	есть	св.кр.-кор.	ср.	
нет	л-3 из к-2417 (Индия, Индостанкий п/остров)		к	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол., почти бел.	оч.св. гол.	бел.	желт	бел.	удл.-элл.	п/сверн сверн.	нет	кр.-кор.	ср., кр.	(К) шар., цил., (С) удл.
68	л-1 из к-4044 (Pale Pink, Нидерланды)		д	фиол.	св.гол.	оч.св.гол.	т.гол.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
193	л-2 из к-4717(Узбекистан, Джизакский р-н)		к	фиол.	св.гол.	оч.св.гол., край более темный, (Н) бел.	св.гол.	бел.	гол.	гол.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	ср.	
206	л-1 из к-7095 (IBM 10-1-1 Rg 247 l6, Аргентина)		м	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	

4. Линии со светло-голубыми лепестками и родственные им, выделенные из мировой коллекции ВИР

32	л-2-1 из к-716 (Псковский кряж, Россия, Псковская губ., Опочецкий уезд, дер. Постелево)	*dlb3,sps1 fp1, 1 R-ген уст. к ржавчине*	д	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	бел.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	
210	л-1 из и-588294 (Б-125,Литва,ЛитНИИЗ)	*ygp1, dlb3*	д	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
199	л-3 из к-6855 (Tammes E, Нидерланды)	*dlb3-e, ora3*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., оч.кр	(К) кон., (С) удл.
198	л-2 из к-6855 (Tammes E, Нидерланды)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	(Л) загнуты наружу
119	л-2-3 из к-6210 (N.P.(RR)38, Индия)	*dlb3-e, ora3*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	св.гол.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	т.кр.-кор.	ср., кр.	(К) цил., (С) удл.
95	л-3-1 к-5642 (var.floribibis roseces, Неизвестно)	*dlb3-3*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	св. гол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	(С) удл.
429	л-1 из и-606139 (М23 мутант с.Циан, Украина, УкрНИИМК)	*dlb3-5, ora2*	м		т.гол.	св.гол., у края темнее, (Н) бел.	гол.	бел.	св. ор.	бел.	удл.-элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(С) округл.
427	л-1 из и-606137 (Циан, Украина, УкрНИИМК)	*dlb3-5*	м	зел.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	св. фиол	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(С) округл.
57	л-1-2 из к-2499 (Эфиопия, Harrar)	*dlb3-7, spt1?*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	св.гол.	(Т) св.гол., (Ст)син. у осн.	гол.	св. гол.	элл.	откр.-разд.	нет	пятн.	ср.	
310	л-1 из к-6068 (Узбекистан, Бостандакский р-н)		м	фиол.	св.гол.	св.гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	гол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) кон.
304	л-1 из к-4019 (Tammes pale blue, Нидерланды)		м	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(С) удл.

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
299	л-2 из к-300 (Lin commun, Франция)		м	фиол.	т.гол.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(С) округл.
481	л-1-2 к-435 (Таджикистан, Горная Бухара, Нимичи)		мк	фиол.	т.гол.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	м., кр.	(К) цил., (С) удл.
326	л-3 из к-435 (Таджикистан, Горная Бухара, Нимичи)		к	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	м.	
283	л-4 из к-1100 (Lin d'Abyssinie flerir blanc, Эфиопия, Саддо)		к	фиол.	т.гол.	св.гол.	син.	(Т) гол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
442	л-1 из к-5538 (Ozimi Lan N254, Хорватия		м	фиол.	т.гол.	св.гол., (Н) бел.	син.	(Т)оч.св.гол., (Ст) бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ср.	
296	л-1 из к-7951 (Cortland M5, США)	*M5*	м	фиол.	т.гол.	св.гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	гол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) шар., кон.
445	л-5 и-0140701 (Светоч ДМС 0,0016%, Россия, МоВИР)		мд	фиол.	т.гол.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
нет	л-6 из и-620808 (TDL 16, высоколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м	фиол.	т.гол.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	оч.св. гол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср.	(К) шар., цил.
177	л-1 из к-173 (Россия, Саратовская губ.)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол. у (П), (Ст) св.гол.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	ферт. (П), (К) цил., шар., (С) удл.
257	л-1 из к-6968 (Vitagold, Германия)		д	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
495	л-8 из к-8019 (Akmolnsk (P1), Австралия)	*P1*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	гол.	гол.	бел.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср., ?	
297	л-1 и-558127 (Commune di Fracia, Германия)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.		кр.-кор.	оч. кр.	(С) удл.
480	л-1 из и-612950 (AGT 907/07 Dihaploid, хлф. мутант, Чехия,Шумперк)		м	фиол.	син.	св.гол.	т.гол.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср..	(Раст) ж.-зел., затем бел. полосы на листьях, (К) спл.
54	л-5 из к-1507 (местный, Россия, Вятская губ.)	*waf1, fp1*	д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т)оч.св.гол. (Ст) син.	гол.	фиол	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	

5. **Линии со светло-голубыми лепестками, слабая деформация которых вызвана генами, не связанными с ослаблением окраски, выделенные из мировой коллекции ВИР**

285	л-1 из к-3263 (Индия, Indore)	*dlb3*	м	св. фиол.	син.	св.гол.*, (Н) бел.	син.	(Т) оч.св. гол., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	удл.-элл.	п/сверн или сверн.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	*(Л) сл.слож., узко-ланцетные листья
172	л-1 из к-7771 (Beta 15,	*dlb3-2,*	м	фиол.	син.	св.гол.*,	гол.	(Т) св.гол.,	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-	ср.,	*(Л) сл.сл.,

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	Чехия)	*FP1*				(Н) бел.		(Ст) бел.						кор.	кр.	(С) удл.
383	л-1 из к-4791 (Неизвестно)		м	фиол.	т.гол.	св.гол.*, (Н) бел.	т.гол.	бел.	гол.	св. фиол	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр	*(Л) сл.слож., (С) удл.
411	л-3-3-2 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	оч.св.гол.*, (Н) бел.	св.гол.	бел.**	сер.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	"кудрявый" стебель, *(Л) мятый,**отогн. (П), изогн. (Т), с неполн. пенетр.
нет	л-2 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	св.гол.*, (Н) бел.	гол	(Т) св.гол., (Ст) син. у осн.	гол.	св. гол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	"кудрявый"стебель *(Л) сл.сл., мятый, оч.сл. гоф., (С) удл.
	6. **Линии со светло-голубыми с небольшим фиолетовым оттенком лепестками или имеющие ген светло-голубой окраски венчика**															
474	л-1 из и-612949 (Amon, Чехия, Шумперк)		м*	фиол.	син.	св.гол. с небольшим фиол. отт.	син. с фиол. отт.	(Т) гол., (Ст) гол.	гол.	св. фиол	элл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	*solin-тип
469	л-1-1 из к-6966 (Malabrigo l 2-7, Уругвай)		м	фиол.	т.гол.	св.гол. с фиол. отт., выгорает с краю,(Н)бел.	гол.	(Т) оч.св. гол., (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	фиол. край листа
336	л-5 из к-7125 (lin a'grosses graines Vilmorin N1, Франция)		м	фиол.	гол.	св.гол. с фиол. отт., (Н) бел.	гол.	(Т)оч.св.гол., (Ст) св.гол. у осн.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., кр.	(С) удл.
нет	I_4 л-5-1-1 из к-4069 (Bombay Sel (late), Индия, через США)		м	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол., оч. слаб. фиол. отт., (Н) бел.	гол. с фиол. отт.	(Т) бел., (Ст) оч.св.гол.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) цил., кон., (С) удл.
нет	I_4 л-5-1-3 из к-4069 (Bombay Sel (late), Индия, через США)		м	св. фиол.	св.син.-фиол.	св.гол. с фиол. отт., (Н) бел.	син.-фиол.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) кон., (С) удл.
186	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*sfc9, bep1,dlb8*	м	фиол.	св.син.-фиол.	оч.св.кр.фиол.. выгор.(Н)ж.зел	св.син -фиол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
	7. **Линии со светло-голубыми лепестками и деформированными тычиночными нитями**															
434	л-1-1 к-7779 (источник ЦМС, Россия,ВНИИМК)		м	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	св.гол.	бел.*	желт.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	м., кр.	*отогн. (П), (К) спл.
315	л-1 из к-7126 (Lin de Safi Vilmorin N2, Франция)		м	фиол.	син.	св.гол., край б. темный, (Н) бел.	т.гол.	св.гол.*, (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	*отогн (П), ферт. (П), (С) округл.
203	л-1 из к-7026 (Р-1-2-5А, Пакистан, Лаялпур)		м	фиол.	син.	?св.гол.	?т.гол.	св.гол.*, (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср.	*отогн. (П), ферт. (П)

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
321	л-2 1408-96 (Гибрид КОС 1408/96, Россия)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	св.гол.*, (Ст) бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	*длин. (Т), ферт. (П), (К) цил., шар., (С) удл.
194	л-1-1 из к-6017 (Buck 3, Аргентина)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	(Т) гол.*, (Ст) бел.	желт.	гол.	элл.	откр.-разд.		кр.-кор.	кр., оч. кр.	*дл.и изогн. (Т), (К) шар., цил., (С) удл.
205	л-1 из к-7093 (GC-1-156, Франция)		м	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	син.	син. у (П)*, (Ст) бел.	желт.	гол.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	*изогн.(Т), стер.(П), (С) удл.
нет	л-1 к-7778 (источник ЦМС из к-3637, Россия, ВНИИМК)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	син. у (П)*, (Ст) гол. у осн.	желт.	бел.	элл.	п/сверн.или сверн.	есть	кр.-кор.	м., ср.	*изогн.(Т), (К) цил., (С) удл.
327	л-1 к-3528 (Шатилов-ский, Россия, Орловская обл., Шатиловская оп.ст.)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.*	желт.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	*корот. и изогн. (Т), стер.(П), (К) цил., шар., (С)удл.
8.Линии с белыми лепестками, гомозиготы по гену *wf1* (подавление окраски (Л, Т, Ст) и деформации (Л)), полученные в результате гибридизации																
344	л-2 (гк-109 х гк-136), Россия, СПб, ВИР	*s1, wf1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
нет	I_3 л-3 (гк-391 х гк-109),Россия,СПб, ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
нет	I_3 л-4 (гк-391 х гк-109),Россия,СПб, ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	(С) удл.
нет	I_3 л-5 (гк-391 х гк-109),Россия,СПб, ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) кон., (С) удл.
443	л-1 (гк-124 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, f^e*	д	св. фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	сер.	бел.	элл.	колок.	есть	пятн.	ср., ?	
374	л-2 (гк-65 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, ora1*	д	фиол.	бел.	бел., (Н) бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	крапч.	ср.	
370	л-3 (гк-109 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*wf1, ora1*	м	фиол.	бел.	бел., (Н) бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	крапч.	ср.	
357	л-2 (гк-141 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, pf1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	т.ж.-кор.	ср.	
345	л-1 (гк-109 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*wf1, pf1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	
343	л-2 (гк-109 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*wf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(К) шар., кон.
348	л-1 (гк-121 х гк-109),	*wf1, sfc1,*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	св.ж.-	ср.	(К) шар., цил.

100

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	Россия, СПб, ВИР	*rs1*												кор.		
нет	I_3 л-1 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*wf1, YSED1, CSB1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	(К) цил., (С) удл.
нет	I_3 л-2 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*wf1, YSED1, CSB1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	св.фиол.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
нет	I_1 л-1 (гк-109 х гк-397), Россия,СПб,ВИР	*dw1, wf1, csb1*	dw	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	элл.	п/ сверн.	нет	кр.-кор.	м., ср.	(Раст) карлик
9. **Линии, гомозиготы по гену *f*^{e} (ослабление окраски (Л, Т, П, Ст), ингибирование деформации (Л), пятнистость (С)), полученные в результате гибридизации**																
нет	л-2 (гк-124 х гк-176), Россия, СПб, ВИР	*s1, f*^{e}, *pf1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср.	
нет	I_2 л-1 (гк-124 х гк-208), Россия,СПб,ВИР	*pbc1, f*^{e}	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
нет	I_2 л-1 (гк-124 х гк-53), Россия, СПб, ВИР	*pbc3, f*^{e}	м	зел.	оч.св.гол.	оч.оч.св.гол.	оч.св. гол.	(Т)оч.св.гол., (Ст) бел.	желт.	бел.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
нет	л-2 (гк-1 х гк-124) Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}, *dlb1*	д	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.оч.св.гол. почти бел.	оч.св. гол.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	пятн.	ср.	
414	л-1 (гк-72 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}, *dlb1*	дм	св. фиол.	оч.оч.св.гол. почти бел.	оч.оч.св.гол., почти бел.	бел.	бел.	сер.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн.	ср., м.	
368	л-1 (гк-65 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}, *ora1*	мд	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн. и крапч.	ср.	
369	л-2 (гк-65 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}, *ora1*	м	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	оч.св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн. и крапч.	ср.	
371	л-4 (гк-124 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}, *ora1*	мд	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн. и крапч.	ср.	
нет	I_1 л-2(л-1(гк-65 х гк-124) х гк-397),Россия,СПб,ВИР	*dw1, f*^{e}, *ora1*	dw	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол.	оч.св. гол.	(Т) св.гол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	п/ сверн.		пятн. и крапч.	м., ?	(Раст) карлик
436	л-1 (гк-124 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}, *pf1, rpf1*	д	св. фиол.	бел.	бел. с роз. отт.	бел.	бел.	желт.	бел.	элл.	колок.	нет	ж.-кор.	ср.	
477	л-1 (гк-159 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e},*YSED1, csb1*	мд	св. фиол.	св.гол. с фиол. отт.	оч.св.гол.	гол.	(Т) св.гол. у (П), (Ст) оч. св.гол.	сер.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	
10. **Линии, гомозиготы по гену *dlb1* (сильное ослабление окраски (Л)), полученные в результате гибридизации**																
381	л-2 (гк-1 х гк-2), Россия, СПб, ВИР	*dlb1*	д	фиол.	оч.св.гол.	оч.оч. св.гол.	т.гол.	(Т)оч.св.гол., (Ст) син.у осн.	гол.	гол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср.	
нет	л-2 (гк-1 х гк-32), Россия, СПб, ВИР	*dlb1, dlb3,ora2*	м	св. фиол.	оч.св.гол.	оч.оч.св.гол., почти бел.	син. с фиол. от	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	
413	л-1 (гк-119 х гк-1),	*dlb1,dlb3*	д	фиол.	св.гол.	почти бел. с	св.гол.	бел.	св.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-	ср.	

101

Продолжение таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	Россия, СПб, ВИР	*ora2*				гол. отт.			ор.					кор.		
11. **Линии, гомозиготы по гену *dlb3* (умереннное ослабление окраски (Л)), несущие гены хлорофильной окраски, полученные в результате гибридизации**																
нет	л-1 (гк-396 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1,cs1, sfbs1,dlb3*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	ср.	*(Л)оч.сл.сл.,сл.гоф (Раст) ж.-зел., "кудрявый"стебель
нет	I_1 л-1 (гк-210 х гк-473), Россия,СПб,ВИР	*ygp1,ygp2, dlb3*	д	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	оч.св.гол.	гол.	св. фиол	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	(Раст) желт., (К) спл.
нет	I_1 л-2 (гк-473 х гк-210), Россия,СПб,ВИР	*ygp1,ygp2, dlb3*	д	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	оч.св.гол.	гол.	св. фиол	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	(Раст) желт., (К) спл.
нет	I_4 л-2 (гк-255 х гк-210), Россия,СПб,ВИР	*ygp1,dlb3, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	св.син.-фиол., (Н) бел.	син.	(Т) син., (Ст) св.гол.	гол.	св. фиол	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
12. **Линии с белыми лепестками, гомозиготы по гену *pf1* (розовая окраска (Л)), полученные в результате гибридизации**																
176	л-1 (гк-141 х гк-103) Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, fp1*	д	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	св. ор	бел.	элл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср.	*не окрашиваются кислотой
352	л-1 (гк-136 х гк-141) Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, rpf1*	м	зел.	бел.	бел. с роз. отт.*	бел.	бел.	св. ор	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср.	*не окрашиваются кислотой
353	л-10 (гк-136 х гк-141) Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, rpf1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср.	*не окрашиваются кислотой
нет	I_2 л-2 (гк-159 х гк-176) Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, YSED1,csb1*	д	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	св. ор	бел.	элл	колок.	нет	желт.	кр.; ?	*не окрашиваются кислотой
нет	л-3 (гк-176 х гк-173) Россия, СПб, ВИР	*s1,pf1,sfc3-2,ysed2, csb1,SGH1*	д	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср.	*не окрашиваются кислотой
437	л-1 (гк-141 х гк-132) Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1,RPF1*	м	зел.	бел.	бел. с роз. отт.*	бел.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср.	*не окрашиваются кислотой
438	л-3 (гк-141 х гк-132) Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1,RPF1*	мд	зел.	бел.	бел. с роз. отт.*	бел.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср.	*не окрашиваются кислотой
439	л-1 (гк-132 х гк-141) Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1,RPF1*	мд	зел.	бел.	бел. с роз. отт.*	бел.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср.	*не окрашиваются кислотой

102

Линии с голубыми пыльниками имеют голубые или белые рыльца, тогда как при наличии у цветка желтых пыльников рыльца всегда белые.

Большинство линий с белым венчиком имеют фиолетовый гипокотиль, однако, осветленный или зеленый встречается часто.

Белые цветки бывают открытыми, открыто-раздельными, колокольчатыми или полусвернутыми, а лепестки округлыми, эллиптическими или удлиненно-эллиптическими. Коробочки в основном шаровидные, редко встречаются конусовидные и цилиндрические. Семена чаще всего овальной формы, но бывают удлиненные и округлые. В коллекции представлены линии со средними, крупными или мелкими цветками, средними или крупными коробочками и семенами.

Всего в генколлекции ВИР есть 17 белоцветковых линий с голубыми пыльниками, выделенных из мировой коллекции и 5, полученных в результате гибридизации, 4 линии с желтыми пыльниками, отобранными из мировой коллекции ВИР и 17 – после гибридизации (табл. 11:1,2,8, 12).

Большинство линий выделено из голландских и венгерских сортов и селекционных образцов (рис. 17), так как в европейских сортах льна-долгунца часто происходят спонтанные мутации в гене *WF1* (→*wf1*). Линии, выделенные из мировой коллекции ВИР, обычно промежуточного или долгунцового типа и только 3 относятся ко льну кудряшу.

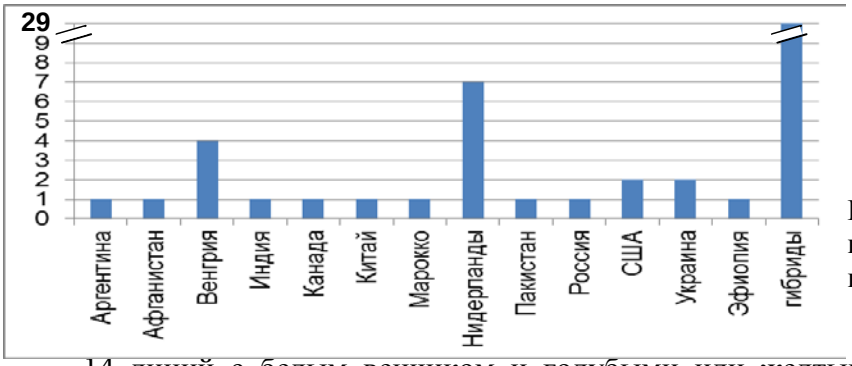


Рисунок 17 – Происхождение исходных образцов линий с белыми плоскими лепестками генколлекции

14 линий с белым венчиком и голубыми или желтыми пыльниками получено нами в результате гибридизации линии гк-109, обладающей белым цветком с голубыми пыльниками, гомозиготной по гену *wf1*, с 7 другими линиями, гомозиготами по 10 генам, а затем отбора и последующего инцухта потомков (табл. 11: 8).

10 линий с белым венчиком и желтыми пыльниками получено нами в результате гибридизации линии гк-141, обладающей розовым цветком со светло-оранжевыми пыльниками, гомозиготой по гену *pf1*, или гк-176, обладающей белым цветком с желтыми пыльниками, гомозиготой по генам *s1* и *pf1* с 6 другими линиями, гомозиготами по 6 генам, а затем отбора и последующего инцухта потомков (табл. 11: 9, 12).

Были получены из других коллекций или выделены заново из исходных образцов 3 линии коллекции F. Plonka, 2 – H. Flor, 1 – В. Лях, 6 (исходных) + 24 (гомозиготных гибридов) с идентифицированными генами генколлекции ВИР.

Линии со светло-голубым венчиком. Лен может иметь лепестки разной степени ослабления голубой окраски – от почти белой, очень светло-голубой, светло-голубой, до голубой с небольшим разбавлением за счет ноготка (табл. 11: 2-7). Изменения окраски венчика во всех случаях затрагивают пластинку лепестка распустившегося цветка, но могут не проявляться в его жилках и/или в конусе лепестков бутона. Линии с одинаковой окраской пластинки могут существенно различаться как по окраске жилок, так и/или по окраске конуса лепестков в бутоне. Светло-голубая окраска очень часто встречается у масличного льна. В признаковой коллекции ВИР имеются 6 линий со светло-голубым с фиолетовым оттенком венчиком, у одной из них лепестки только после высыхания становятся фиолетовыми. У всех исследованных линий этого фенотипа ослабление голубой окраски происходит не только в лепестках, но и в тычиночных нитях и (или) столбиках. Тычиночные нити могут быть голубыми, светло-голубыми однородными, или только у пыльников окрашенными в синий, голубой или светло-голубой цвет, а также совсем белыми. Столбики бывают синими, голубыми, светло-голубыми, очень светло-голубыми, белыми, или окрашенными только у основания в синий, голубой или светло-голубой цвет. Степень ослабления окраски лепестков не всегда связана с ослабением окраски их жилок, тычиночных нитей и столбиков, то есть встречаются как «блеклые» однотонные, так и «яркие» с почти белым венчиком, но синими жилками, тычиночными нитями и столбиками цветки. Лепесток имеет окрашенный в тот же цвет или белый ноготок, который может визуально осветлять цветок.

Линии со светло-голубыми лепестками могут иметь как голубые, так и светло-оранжевые пыльники. У растений со светло-оранжевыми пыльниками рыльца за одним исключением белые, а с голубыми – белые или голубые. Для некоторых линий со светло-оранжевыми пыльниками характерны изогнутые, а чаще укороченные тычиночные нити и/или стерильная пыльца (табл. 11: 7). В группе со светло-голубыми цветками представлены все возможные формы венчика и лепестков.

У большинства (47) линий со светло голубой окраской венчика, выделенных из мировой коллекции ВИР, семена красно-коричневые и только 5 имеют семена с желтым пятном на красно-коричневом фоне и 3 – желтые. Большинство из 18 линий льна, полученных в результате искусственной гибридизации, имеют измененную окраску семян, что обусловлено геном одного из родителей.

Большинство линий со светлой окраской венчика имеют фиолетовый гипокотиль, однако, осветленный или зеленый – встречается часто.

Светло-голубые лепестки и цветки бывают всех возможных форм, коробочки в основном шаровидные, редко встречаются конусовидные, цилиндрические и сплюснутые. Семена чаще

всего овальной формы, но бывают удлиненные и округлые. В коллекции представлены линии со средними, очень крупными, крупными или мелкими цветками, коробочками и семенами.

Всего в генколлекции ВИР есть 73 линии с разной степенью ослабления голубой окраски венчика, большинство выделено из местных или селекционных образцов России, Индии, Нидерландов, Франции и Чехии (рис.18), есть полученые из одного расщепляющегося образца. Линии, выделенные из мировой коллекции ВИР, в подавляющем большинстве межеумки (44), только 9 – долгунцы и 3 – кудряши.

8 линий со светло-голубым венчиком получено нами в результате гибридизации линии гк-124, гомозиготы по гену f^e (венчик очень светло голубой, семена пятнистые), с 7 другими линиями, гомозиготами по 5 генам (табл. 11: 9), 3 линии выделилось при гибридизации линии гк-1, гомозиготой по гену *dlb1* (венчик очень светло-голубой), с 3 другими линиями, гомозиготами по 2 генам (табл. 11: 10) и 4 линии – при гибридизации линии гк-210, гомозиготы по гену *dlb3* (венчик светло-голубой), с 3 другими линиями, гомозиготами по 6 генам (табл. 11: 11). Все гибриды прошли отбор и последующий инцухт потомков.

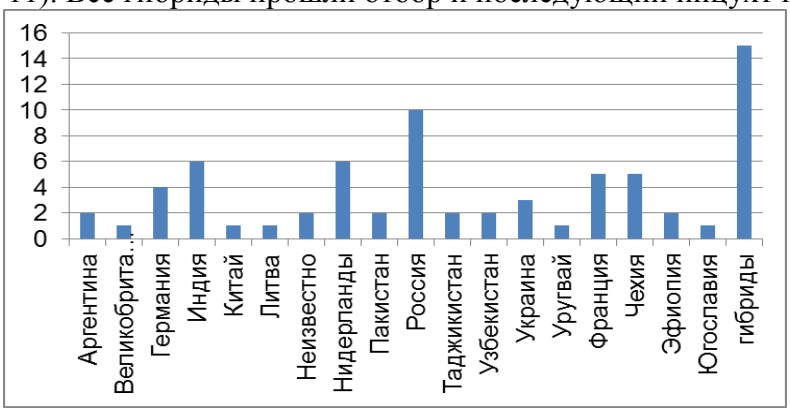


Рисунок 18 – Происхождение исходных образцов линий со светло-голубыми плоскими лепестками генколлекции ВИР.

Были получены из других коллекций или выделены заново из исходных образцов 1 линия коллекции T. Tammes, 1 – F. Plonka, 1 – F. Shaw, 2 – H. Flor, 2 – В. Ляха и 11 (исходных) и 15 (гомозиготных гибридов) с идентифицированными генами генколлекции ВИР.

Многие линии с белыми или светло-голубыми лепестками имеют хозяйственное значение. Все скороспелые линии, (гк-201, 336 и др. см главу 3.2), могут найти применение в селекции. Однозначно хорошо этот признак передается от гк-124 (л-1 из к-6284, Stormont Motley, Сев.Ирландия), гк-1 (л-1 из к-30, Россия), гк-72 (л-1 из к-4225, Россия). Среди них есть 7 линий с эффективными генами устойчивости к ржавчине.

Линии с голубым венчиком. В группу входят линии «дикого типа» и с небольшим отклонением от него. Все представители группы имеют фиолетовый гипокотиль, голубой, синий в бутоне, венчик с синими жилками. В этой группе полностью представлены все формы цветка и его лепестков, коробочек и семян, а также широкое разнообразие по размеру цветка, коробочек и семян от очень мелких до очень крупных. Часть линий отбирали из того же образца, что и линии с «необычным» фенотипом, для облегчения генотипирования последнего.

«Дикий тип» это прежде всего линия из образца льна долгунца дореволюционной селекции Л.Ф. Альтгаузена (л-1 из к-48) гк-2 – стандарт, принятый в ВИРе, линии гк-153, 154 из сортов-стандартов льна-долгунца Azur и Crista в INRA (Франция, коллекция Ф. Плонка), линия 1 из сорта Bethune (и-623786) из Канады с секвенированным геномом (You et al., 2016). Гк-325 (л-1 из к-435, Горная Бухара) может выступать как стандарт по окраске для льна-кудряша, а гк-316 (л-1 из к-7127, Франция) – для крупносемянного льна-межеумка (табл. 12: 1).

В генколлекцию ВИР включены 27 голубоцветковых линий разного происхождения с ослабленной окраской тычиночных нитей, столбиков, белым ноготком и 5 линий со светло-оранжевыми пыльниками. Также в группе представлен полный спектр окрасок рылец. У одной линии светло-фиолетовый гипокотиль, у всех остальных – фиолетовый (табл. 12: 2, 4).

12 желтосемянных линий с венчиком «дикого типа», имеющихся в коллекции, могут служить ценным материалом для кондитерского направления селекции, а 7 линий с изогнутыми тычиночными нитями – ценны для гетерозисной селекции (табл. 12: 3, 5). 8 линий гибридного происхождения представлены отборами на желтосемянность и окраску пыльников (табл. 12: 6).

Большинство из 58 линий с голубыми плоскими лепестками получено из российских, канадских и французских сортов и селекционных образцов (рис. 19), в основном являющихся межеумками, 10 – долгунцами и только 4 относятся ко льну кудряшу.

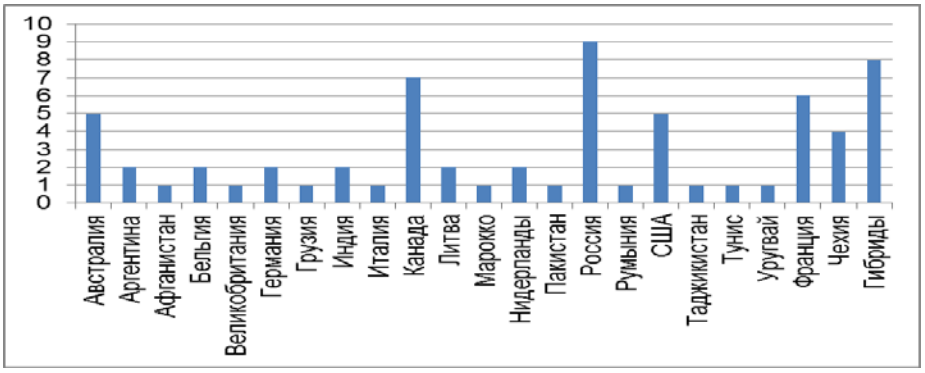


Рисунок 19 – Происхождение исходных образцов линий с голубыми плоскими лепестками генколлекции ВИР.

Были получены из других коллекций или выделены заново из исходных образцов 2 линии коллекции F. Plonka, 8 – H. Flor и 8 (исходных), а также 4 гомозиготных гибрида с идентифицированными генами генколлекции ВИР.

Многие линии с голубыми лепестками имеют хозяйственное значение. Желтосемянность у 6 из 12 голубоцветковых линий контролируется доминантным геном *YSED1*, который уже вовлечен в селекцию на пищевое использование. Высокорослая желтосемянная гк-159 (*YSED1*, л-1-1 из к-7659, Германия) может быть пригодна для двойного использования. У остальных генконтроль этого признака не изучен, но, вероятно является простым. Гк-2 и 65 могут служить донорами короткого периода цветение-созревание. Все скороспелые линии, (гк-2, 195, и др. см. главу 3.2), могут найти применение в селекции. У трех линий наблюдается стерильность

Таблица 12 – Линии льна с голубыми недеформированными лепестками и родственные им

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска							Форма		(Ресн)	Окрас-ка (С)	Размер (Ц),(С)	Примечание
				(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Линии «дикого типа», выделенные из мировой коллекции ВИР																
2	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	*sps1, fp1*	д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	гол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	st="дикий тип" (ВИР)
153	л-1 из к-7016 (Azur, Бельгия)		д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	св. фиол.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср.	st="дикий тип" (INRA, Ф.Плонка)
154	л-2 из к-7017 (Crista, Бельгия)		д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	гол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	м.	st="дикий тип" (INRA, Ф.Плонка)
нет	I_3 л-1 из и-623786 (Bethune, Канада)		м	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	св. фиол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., ?	Референсный геном
325	л-1-1 к-435 (Таджикистан, Горная Бухара, Нимичи)		мк	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	
316	л-1 из к-7127 (Lin a'grosses graines Vilmorin l7,Франция)		м	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	оч. кр.*	*самый крупн.венчик, (К) цил., (С) удл.
2. Линии «дикого типа» с небольшим ослаблением окраски ноготка лепестка, тычиночных нитей и столбиков, выделенные из мировой коллекции ВИР																
54	л-5 из к-1507 (Местный, Россия, Вятская губ.)	*waf1, fp1*	д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т)оч.св.гол (Ст) син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	
179	л-1 из к-300 (Lin commun, Франция)		м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	гол.	округл.	откр.		кр.-кор.	кр.	(С) удл.
418	л-1 из к-1184 (Индия, Guzerat)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	син.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	плох. завязываемость, (П) ферт., фиол. стебель во вр. цветения, (К) цил., (С) удл.
359	л-1 из к-4037 (Ecru olive seed, Канада)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	(С) удл.
нет	I_3 л-5-1-2 из к-4069 (Bombay Sel (late),Индия, через США)	*N, Q*	м	св. фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)гол.у осн.	гол.	св. фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	о.кр. кр.	(К) кон., цил., (С) удл.
нет	I_3 л-8 из к-5647 (Stormont Cirrus, Сев.Ирландия)		м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	св. фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	м.	из исх. обр. получены генотрофы (Cullis,)
108	л-1 из к-6028 (Solido Blaumbloei, Нидерланды)		д	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) бел., (Ст) гол.	гол.	бел.	округл.	откр.		кр.-кор.	м.	
197	л-1 из к-6381 (Пастель, Франция)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т)св.гол., (Ст) бел.	гол.	бел.	округл.	откр.		кр.-кор.	кр.	(С) удл.

107

Продолжение таблицы 12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
334	л-2 из к-7015 (местный, Тунис)		к	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) св.гол., (Ст)гол.у осн	гол.	бел.	элл.	п/ сверн.	нет	кр.-кор.	ср.	(К) цил., шар.
155	л-2-1 из к-7130 (Rabat l 2, Марокко)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	
489	л-8 из к-7948 (Barnes (L7), США)	*L7*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	
490	л-8-1 из к-7949 (Tawner (L8), США)	*L8*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	фиол.	округл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср., ?	(К) шар., спл.
491	л-8-2 из к-7949 (Tawner (L8), США)	*L8*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	
нет	л-5 из к-7952 (CI 2008-4 (M6), США)	*M6*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)син.у осн	гол.	фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., ?	
494	л-8 из к-8018 (Ward (M2), Австралия)	*M2*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	св. фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	
366	л-2 из к-8029 (Румыния)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(С) удл.
502	л-5 из к-8178 (Bison (L9), Австралия)	*L9*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	св. фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	фиол. край листа
387	л-8 из и-099849 (Колхидский 1, Грузия)		w	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ?	
298	л-1 1400-96 (Гибрид КОС 1400/96, Россия)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) гол.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(С) удл.
393	л-2 из и-595808 (Linola, кор. примесь, Канада)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	гол.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	фиол. край листа и ветви соцветия
281	л-1-8 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	*zeb1, zeb2*	д	фиол.	син.	гол.*	син.	бел.	гол.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	м.	*(Л) оч.сл. сл., (Раст) *zebrina*, (К) спл.
473	л-1 из и-606307 (Б-200, Литва, ЛитНИИЗ)	*ygp2*	д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
409	л-3-2 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	гол.*	син.	син.	гол.	син.	удл.-элл.*	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	*(Л) мятые, кудрявый стебель; (К)цил.,(С)удл.
410	л-3-3-1 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	гол.*, (Н) бел.	син.	(Т)оч.св.гол., (Ст)бел.	гол.	фиол.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	кр., ср.	*(Л) мятые, кудрявый стебель
397	EMS (EMS мутант из сорта (Ново)торжский, Франция, Руан)	*dw1*	dw	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) син.*, (Ст) гол.	гол.	фиол.	элл.	сверн.	нет	кр.-кор.	оч. м., м.	*укор. (Т), карлик, короткие междоузлия, стебель толстый,(К)спл.,(С)округл.
нет	л-1 из гк-397 (EMS мутант из сорта (Ново)торжский, Франция, Руан)	*dw1*	dw	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) син.*, (Ст) гол.	гол.	фиол.	элл.	сверн.	нет	кр.-кор.	оч. м., м.	*укор. (Т), карлик, короткие междоузлия, стебель толстый,(К)спл.,(С)округл.

108

Продолжение таблицы 12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	3. **Желтосемянные линии с венчиком «дикого типа» и родственные им, выделенные из мировой коллекции ВИР**															
159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	*YSED1, CSB1*	д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	гол.	элл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) кон.
160	л-2-1 из к-7659 (Bionda, Германия)		д	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) син., (Ст)син.у осн.	гол.	св. гол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	
390	л-1 из и-595808 (Linola, Канада)	*YSED18?= YSED1, CSB1*	м	фиол.	син.	гол, светлее st	син.	син.	гол.	син.	элл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	
нет	I_4 л-8-1 из и-595808 (Linola, Канада)	*YSED1, ln1, ln2*	м	фиол.	син.	гол, светлее st	син.	син.	гол.	син.	элл.	откр.	есть	желт.	ср.	(К) шар., цил.
394	л-3 из и-595808 (Linola, кор. примесь, Канада)		м	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ср.	(С) удл.
472	л-3-1 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*ln1, ln2, YSED1?*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) шар., цил., (С) округл.
498	л-3-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*ln1, ln2, YSED1?*	м	фиол.	син.	гол, светлее st	син.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) шар., цил., (С) округл.
395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	*YSED1, ln1, ln2, CSB1*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	(С) удл.
454	л-1 из к-5694 (Италия)		мк	фиол.	син.	гол. светлее st за счет (Ж)	син.	(Т) бел., (Ст)син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	желт.	м.	
406	л-4 из к-6699 (местный масличный, Афганистан)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	(С) округл.
470	л-1-2 из к-6966 (Malab-rigo l 2-7, Уругвай)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол, (Ст) син.	гол.	св. фиол.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	
нет	I_3 л-1 из к-8606 (Omega, Канада)		м	фиол.	син.	гол, светлее st	син.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
нет	I_2 л-1 из к-8861 (Agt14/c3, 05x11056,Чехия,Шумперк)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	св. фиол.	элл.	колок.	есть	желт.	кр., ?	ж.-зел. (Раст)
412	л-3-4 и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	гол.*, (Н) бел.	син.	син.	гол.	син.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	желт.	кр., ср.	*(Л) скл., мятый, кудрявый стебель, (С) удл.
	4. **Линии с венчиком «дикого типа» и светло-оранжевыми пыльниками, выделенные из мировой коллекции ВИР**															
286	л-1 из к-4041 (Tammes deep pink, Нидерланды)		м	фиол.	син.	гол.	син.	син.	св. ор.	гол.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	м.	
203	л-1 из к-7026 (Р-1-2-5А, Пакистан, Лаялпур)		м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) св.гол, (Ст)син.у осн.	св. ор.	бел.	элл.	п/сверн	нет	кр.-кор.	ср., ?	(К) шар., кон.
65	л-3 из к-3178 (Местный, Россия, Тверская губ.)	*ora1, sps1, fp1*	м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	св. ор.	гол.	элл.	колок.	нет	крапч.	ср.	

109

Продолжение таблицы 12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
211	л-1 из и-588306 (Б-137, Литва, ЛитНИИЗ)	*ora1-2*	д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол, (Ст) син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	крапч.	ср.	
320	л-2-4 из к-7953 (Marschall, США)	*N2*		фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)св.гол	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	крапч.	ср., кр.	
	5. Линии с венчиком «дикого типа» с деформированными тычиночными нитями, выделенные из мировой коллекции ВИР															
204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)	CYT^{s1}, *rfo6*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.*	желт.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	*короткие и изогн. (Т), (П) отогн. стер.
435	л-1-2 из к-7779(источник ЦМС, Россия,ВНИИМК)		м	фиол.	син.	гол.	син.	бел.*	св. ор.	бел.	удл.-элл.	откр.	есть	желт.	м.	отогн., ферт. (П)
181	л-1 из к-1173 (Lineta, Аргентина, Santa Fe'Ramona)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.*	син.	гол.**	св. ор.	гол.	элл.	откр.		кр.-кор.	кр.	*у (Н) интенсивность окр. меньше, **ферт. (П) выше (Рыл), (С) удл.
479	л-3-1 к-3528 (Шатиловский, Россия, Орловская обл., Шатиловская оп.ст.)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел.*, (Ст) св.гол.	желт.	гол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	*менее короткие и изогн. (Т), чем у л1, спир. изогн. (Т), стер. (П), (С) удл.
360	л-1-1 к-5836 (Крымский 250,Россия,Крымская ГСС)		м	фиол.	син.	гол, выгор. по центру	син.	бел.*	желт.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор. пятн.?	м.	*дл. и спир.изогн. (Т), стер. (П)
289	л-1-2 к-5836 (Крымский 250,Россия,Крымская ГСС)		к	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.*	св. ор.	бел.	округл.	откр.		кр.-кор.	ср.	*дл. и изогн. (Т), (С) округл.
195	л-2 из к-6017 (Buck 3, Аргентина)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.*	желт.	гол.	элл.	п/сверн.	есть	кр.-кор.	ср., оч.кр	*дл. и изогн. (Т), ферт. (П), (С) удл.
	6. **Линии с венчиком «дикого типа» и измененной окраской пыльников и семян, полученные в результате гибридизации**															
354	л-1 (гк-141 х гк-2), Россия, СПб, ВИР		д	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	желт.	гол.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср., м.	спонтанная мутация
355	л-2 (гк-141 х гк-2), Россия, СПб, ВИР		д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср., м.	спонтанная мутация, (С) округл.
372	л-4 (гк-141 х гк-2), Россия, СПб, ВИР		д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср., м.	спонтанная мутация, (С) округл.
373	л-5 (гк-141 х гк-2), Россия, СПб, ВИР		д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	св. ор.	гол.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	ср., м.	(К) шар., спл., (С) округл.
499	л-1 (гк-2 х гк-159), Россия, СПб, ВИР	*YSED1, csb1*	д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
459	л-1 (гк-159 х гк-2), Россия, СПб, ВИР	*YSED1, csb1*	д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	желт.	ср.	
нет	I_1 л-3(гк-204хгк-159), Россия, СПб, ВИР	CYT^{s1}, *rfo6, YSED1, CSB1*	м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	св. ор.	бел.	удл.-элл.	колок., п/сверн	есть	желт.	ср., ?	(Т) укор., изогн (Рыл) выше (П), (П) стер.
нет	I_1л-1 (л-1 (гк-65 х гк-124) х гк-397),Россия, СПб,ВИР	*dw1, ora1*	dw	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	п/сверн	нет	крапч.	м., ?	карлик

пыльцы, и для одной из них (гк-204, л-1 из к-7091, Франция) определен тип ЦМС. Среди голубоцветковых линий есть 8 с эффективными генами устойчивости к ржавчине.

Линии с синим или фиолетовым венчиком. Эту группу с «темным» венчиком среди культурных льнов можно условно разделить по оттенкам окраски на синие, сине-фиолетовые и красно-фиолетовые. В нее входят также близкие родственники культивируемого льна *L.usitatissimum* v. *crepitans, L.angustifolium* и *L.bienne*, линии из которых также представлены в генколлекции ВИР.

В генколлекции ВИР имеется 17 линий с синим венчиком, 4 из них получены из дифференциаторов рас ржавчины коллекции Г. Флора и несут эффективные гены устойчивости к этой болезни (табл. 13: 1).

Среди 19 линий с сине-фиолетовым венчиком есть линии с разной интенсивностью «синевы» – от синих с фиолетовым оттенком или голубо-фиолетовых до темно сине-фиолетовых. Среди них 3 линии, выделенные из одного образца, имеют деформированный венчик (табл.13: 2, 3).

13 линий генколлекции ВИР имеют красно-фиолетовый венчик. У этой группы значительно чаще других наблюдаются фиолетовые тычиночные нити, столбики и рыльца, т.е. изменение окраски затрагивает не только венчик, но и другие части цветка (табл. 13: 4).

Еще одну подгруппу образуют 9 линий со светло-фиолетовой окраской, которая может быть изначальной или результатом выгорания на солнце (неустойчива к инсоляции), так и наоборот, проявляться при высыхании лепестков (табл. 13: 5).

Обособленно от других стоят две группы линий, являющиеся дикими сородичами культурного льна. Первая образована 5 линиями льна-прыгунца, отличающегося от культурного льна растрескиванием коробочки, а также продольной складкой лепестка. Две линии (гк-209, 388) ультрараннецветущие кудряши из Португалии, и 3 межеумка (2 из Чехословакии, 1 из Германии). Гк-209 оказалась нечувствительной к длине дня и является донором этого признака (табл. 13: 7).

Вторая группа представлена дикими видами *L. angustifolium* и *L. bienne*, которые отличаются от культурного льна мелким размером цветка, коробочек и семян и характерной складкой лепестка, а *L. angustifolium* еще и растрескиваемостью коробочки. Внутри группы помимо окрасок эти линии различаются по габитусу (табл. 13: 8). Одни сразу формируют несколько прямостоячих стеблей, каждый из которых заканчивается соцветием (гк-505, л-1 из к-5825, л-1 из и-0137503, л-1 из и-0124867), другие сначала образуют распластанные стебли, которые поднимаются во время цветения (гк-97), третьи, очень декоративны, образуют 2-4 тонких стебля с небольшим числом листьев и пониклым соцветием (гк-313), четвертые – сначала формируют розетку из множества сильнооблиственных стеблей, а потом, ближе к осени, один или несколько из них зацветает (л-1 из и-595855), и, наконец, последний, имеет 4-5

Таблица 13 – Линии льна с синими или фиолетовыми недеформированными лепестками и родственные им

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска							Форма		(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц), (С)	Примечание
				(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Линии с синими лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР																
174	л-1 из и-549589 (Швеция)	*sfc5*	м	фиол.	син.	син.,* (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) гол. у осн.	гол.	св. гол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр.	*(Л) оч.сл.гоф., рваный край. (С) округл.
292	л-1 из к-6298 (Minerwa, США)	*sfc6, g=ysed2*	мд	фиол.	син.	син.	син.	(Т) син., (Ст) гол.	гол.	син.	округл.	колок.	есть	желт.	кр.	(К) кон.
447	л-1 из к-2172 (Эфиопия, Харрарский р-н, Chalengo)	*sfc10,dlb9 ysed2*	м	фиол.	син.	син.*, (Н) бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	колок.	есть	желт.	кр., ср.	*(Л) при затенении гол. на свету син.
378	л-1 из к-271 (Россия, Саратовская губ.)		м	фиол.	син.	син., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	син.	гол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	оч. кр.	(К) кон., шар.
301	л-3 к-1100 (Lin d'Abyssinie flerir blanc,Эфиопия, Саддо)		м	фиол.	син.	син.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	
189	л-2 из к-3263 (Индия, Indore)		к	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	бел.	элл.	откр. п/сверн		кр.-кор.	м., кр.	
307	л-1 из к-5013 (Украина, Одесская обл.)		м	фиол.	син.	син., край выгорает, (Н) бел.	син.	бел.	гол.	гол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	оч. кр.	чашелистики загнуты в бутоне, (К) цил., шар.
463	л-1из к-6250 (Sumpersky Fa13 jemny,Чехословакия)		м	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	син.	элл.	откр.	есть	желт.	ср.	
405	л-1 из к-6346 (Италия, Рим)		м	фиол.	т.фиол	син.	син.	(Т) св.гол.*, (Ст) син.	син.	фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	*спир. изогн. (Т), повр. стебель фиол. (К)кон.,(С)удл.,округл
457	л-2 из к-6614 (NP-11, Индия)		м	фиол.	син.	син.	син.	(Т) св.гол.*, (Ст) син.	гол.	св. гол.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	*(П) выше (Рыл), фиол. край листа и стебель, компактное соцветие
486	л-4-1-1 из к-6615 (NP-124, Индия)		м	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	фиол.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	желт.	м., ср.	
146	л-1-1 из к-6988 (Франция)		м	фиол.	син.	син., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	син.	фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	
151	л-2 из к-7003 (Polk CI 1191 (N1), США)	*N1, L9, Q*	м	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	бел.	округл.	колок.	нет	кр.-кор.	кр., ?	
нет	л-5 из к-7946 (Burke (L1), США)	*L1*	м	фиол.	син.	син.*	син.	син.	гол.	св. фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	*(Л) мятые

112

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
365	л-1-3 из к-7953 (Marschall (N2), США)	*N2*	м	фиол.	син.	син., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол. у (П), (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	фиол.край листа, (С) округл.
493	л-8 из к-8017 (Linore (L11), Австралия)	*L11*	м	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., ?	
462	л-1 и-0140701 (Светоч ДМС 0,0016%, Россия, МоВИР)		д	фиол.	син.	син.	син.	св.гол.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
	2. Линии с сине-фиолетовыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР															
121	л-1-1 из к-6272 (L.Dominion, Сев. Ирландия)	*sfc1, fp1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол.	т.син.-фиол.	син.	гол.	гол.	элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
430	л-1 и-606145 (М17 мутант с.Антарес, УкрНИИМК)	*б/н= sfc6-2*	м	фиол.	син.	син.с фиол. отт.	т.син.-фиол.	(Т) св.гол. у (П), (Ст)син.	гол.	фиол.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	фиол. листья
118	л-1-1 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	*sfc7*	м	фиол.	т.фиол.	син-фиол.ближе к син., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	
465	л-1 из к-6618 (IP 27 (NP(RR)37), Индия)	*?*	мк	фиол.	син.	син. с фиол. отт., (Н) бел.	син.	син.	гол.	св. фиол.	элл.	откр.	нет	желт.	м., ср.	(К) кон.
497	л-1-2 из к-8354 (NP-53, Индия)	*?*	м	фиол.	кр.-фиол.	син. с фиол. отт., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол.*, (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	оч.кр. кр.	(П) отогнутые, (К) цил., (С) удл.
180	л-1 из к-1127 (Safi, Тунис)		м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., оч.кр.	
446	л-2-1 из к-1529 (Россия, Северный Кавказ)		м	фиол.	син.	син.-фиол.	син.-фиол.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	гол.	элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср., ?	
402	л-1-8 из к-2499 (Эфиопия, Harrar)		мд	фиол.	т.фиол.	син.-фиол., (Н) бел.	т.син.-фиол.	(Т) бел., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	фиол.край листа и стебель
291	л-1 к-6280 (N.Mandarin, Сев. Ирландия)		д	фиол.	син.	син.-фиол.	т. фиол.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	бел.	удл.-элл.	п/ сверн.		кр.-кор.	м., ср.	
456	л-1 из к-6391 (Abyssinian, Эфиопия)		м	фиол.	фиол.	син-фиол.,ближе к син.,(Н)бел.	син.-фиол.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	откр., п/сверн	есть	желт.	ср.	
478	л-1-2 из к-6441 (Эфиопия)		к	фиол.	син.	син.-фиол. с преобладанием син., (Н) бел.	т.син.	св.гол.	гол.	св. фиол.	элл.	п/ сверн. колок.	нет	желт.	м., ср.	(К) кон., (С) удл.
487	л-6 из к-6441 (Эфиопия)		к	фиол.	син.	св.син.-фиол. с преобладанием син., в пасм. по-году син.-фиол.	син.-фиол.	(Т) оч.св.гол., (Ст) св.гол.	гол.	св. фиол.	элл.	п/ сверн.	нет	желт.	м., ср.	(С) удл.
407	л-3 из к-6932 (Puperbloci, Нидерланды)		м	зел.	син.	син.-фиол.*, (Н) бел.	син.-фиол.	син.*	гол.	ярко фиол.	элл.	колок.	нет	кр.-кор.	м., ср.	*(Л) не опад., корот. изогн.(Т),неполная пенетр., ферт. (П)

113

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
295	л-1 из к-7454 (Datche, Франция)		д	фиол.	т.фиол.	син.-фиол.	т. фиол.	син.	гол.	фиол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	
175	л-1 из и-550556 (Aislev 2984, Швеция)		д	фиол.	т.син.-фиол.	т.син.-фиол., ближе к син.	син.-фиол.	син.	син.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., оч.кр.	(С) удл.
207	л-1 из к-7131 (Safi l 1-1-5, Марокко)		м	зел.	син.	гол.-фиол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол.	гол.	гол.	округл.	откр.		кр.-кор.	оч.кр. кр.	(К) цил., шар., (С) удл.
3. Линии с сине-фиолетовыми деформированными лепестками, окраска которых наследуется независимо, выделенные из мировой коллекции ВИР																
100	л-1-2-1-2 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия)	*sfc2, svf1, fp1*	д	фиол.	т.син.-фиол.	син.-фиол. с кр. отт.*, (Н) бел.	кр.-фиол.	бел.	гол.	гол.	удл.-элл.	п/сверн.	нет	кр.-кор.	ср.	*(Л) слож., гофр., край(Л)«мертвый» иногда стер. (П)
101	л-1-1-8 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия)	*sfc2*	м	фиол.	т.син.-фиол.	син.-фиол. с кр. отт.*, (Н) бел.	кр.-фиол.	бел.	гол.	бел.	элл.	колок.		кр.-кор.	ср., кр.	*край (Л) мятый, (С) округл.
102	л-1-1 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия)	*sfc2*	м	фиол.	т.син.-фиол.	син.-фиол. с кр. отт.*, (Н) бел.	кр.-фиол.	бел.	сер.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	*(Л) оч.сл. гоф., край «мертвый»
4. Линии с красно-фиолетовыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР																
122	л-3-2 из к-6272 (L.Dominion, Сев.Ирландия)	n^f=*sfc3, sfc8?,fp1*	д	фиол.	почти черн.	кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	
123	л-1-1 к-6273 (L.Duke, Сев.Ирландия)	n^f=*sfc3, sfc8?,fp1*	м	фиол.	т.фиол.	кр.-фиол.	т. фиол.	фиол.	гол.	фиол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	
375	л-1 из к-6263 (Giza Purple, Египет)	*sfc3-2, sfc6?*	м	фиол.	син.	т.кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	т.фиол.	гол.	т.-фиол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	м., ср.	
173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	*sfc3-2, sfc6,ysed2, CSB1,sgh1*	м	зел.	т.фиол.	т.кр.-фиол., выгорает, (Н) бел.	т.кр.-фиол.	(Т) св.гол., (Ст) гол.	гол.	гол.	округл.	откр.	есть	желт.	кр., оч. кр.	фиол. край листа и молодой стебель, (С) удл.
452	л-1 из к-4042 (Tammes pink, Нидерланды)		мд	фиол.	син.	кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	син.	гол.	гол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., ?	
363	л-1 из к-6850 (Tammes A, Нидерланды)		м	фиол.	т.кр.-фиол.	кр.-фиол., выгор.	т.кр.-фиол.	(Т)св.фиол., (Ст) син.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	кр.	
192	л-1 к-4224 (2968 лиловый, Россия, Ярославская обл.)		д	фиол.	син.	кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	(Т)син-фиол., (Ст) син.	гол.	фиол.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср., м.	(С) округл.
183	л-1 к-1337 (Енисейск, Россия, Енисейская губ.)		м	фиол.	т.фиол.	т.кр.-фиол.	т. фиол.	(Т)син-фиол., (Ст) син.	син.	фиол.	элл.	откр.		кр.-кор.	ср.	
303	л-1 к-2038 (Азербайджан, Ленкоранский р-н)		мк	фиол.	т.кр.-фиол.	т.кр.-фиол., (Н) бел.	т.кр.-фиол.	(Т)син-фиол., (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	кр., ср.	(К) кон., (С) округл.
196	л-1 из к-6076 (fleur blanche, Бельгия)		д	фиол.	син.	т.кр.-фиол.	т. фиол.	(Т)т.кр.-фиол., (Ст) т.фиол.	гол.	т.-фиол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., м.	
330	л-1 из к-6131 (Norfolk Earl, США)		д	фиол.	т.фиол.	т.кр.-фиол.	т. фиол.	син.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	

114

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
311	л-2 из к-6416 (Reziszta, Венгрия)		м	фиол.	т.кр.-фиол.	т.кр.-фиол., (Н) бел.	кр.-фиол.	бел.*	син.	фиол.	округл.	откр.		кр.-кор.	ср., кр.	*(Т) спир. изогн., повр. побеги фиол., (К) кон.
200	л-1 из к-6962 (Liral Purple, Сев.Ирландия)		д	фиол.	син.	т.кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	син.	гол.	бел.	округл.	п/сверн.	нет	кр.-кор.	м., ср.	(С) округл.
5. Линии с ослабленной фиолетовой окраской лепестков, выделенные из мировой коллекции ВИР																
187	л-2 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*sfc9, bep2?*	м	фиол.	св.фиол.	св.кр.-фиол. при распускании т. кр.-фиол.выгорает*, (Н) ж-.зел.	кр.-фиол.	(Т) фиол., (Ст) син.	гол.	фиол.	элл.	откр.		кр.-кор.	кр.	*(Л) оч.сл. гоф., загнуты наружу, (К) цил., шар., (С) округл.
186	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*sfc9,bep1 dlb8*	м	фиол.	св.син.-фиол.	оч.св. кр.-фиол., выгор.,(Н)ж-.зел	св.син.-фиол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	
382	л-2 к-3528 (Шатиловский, Россия, Орловская обл., Шатиловская оп.ст.)		м	фиол.	св.кр.-фиол.	оч.св. кр.-фиол., край выгор., (Н) ж-.зел.	св.син.-фиол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	м., кр.	ферт. (П)
471	л-2 из к-7080 (Abyssinian yellow CI36, Эфиопия)		к	фиол.	син.	св.син.-фиол., в дождь син-фиол	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	ярко фиол.	элл.	п/сверн.	нет	желт.	ср.	(С) удл.
182	л-1 из к-1195 (Эфиопия, Harrar)		к	фиол.	св.фиол. гол.	оч.св.син.-фиол., (Н) бел.	син.-фиол.	св.син.-фиол.	гол.	св. фиол.	элл.	сверн. п/сверн	нет	кр.-кор.	ср.	
469	л-1-1 из к-6966 (Malabrigo l 2-7, Уругвай)		м	фиол.	т.гол.	св.гол. с фиол. отт., выгор. с краю, (Н) бел.	гол.	(Т) оч.св.гол., (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	фиол. край листа
336	л-5 из к-7125 (lin a'grosses graines Vilmorin N1, Франция)		м	фиол.	гол.	св.гол. с фиол. отт., (Н) бел.	гол.	(Т) оч.св.гол., (Ст) св.гол. у осн.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., кр.	(С) удл.
нет	I4 л-5-1-3 из к-4069 (Bombay Sel (late), Индия, через США)	*N, Q*	м	св. фиол.	св.син.-фиол.-гол.	св.гол., выгор. св.гол. с фиол. отт., (Н) бел.	син.-фиол.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) кон.
нет	I4 л-5-1-1 из к-4069 (Bombay Sel (late), Индия, через США)	*N, Q*	м	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол., оч.слаб. фиол. отт., (Н) бел.	гол. с фиол. отт.	(Т) бел., (Ст) оч.св.гол.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) цил., кон.
6.Линия с розовыми лепестками, интенсивность пигментации которых определяется геном фиолетовой окраски, выделенная из мировой коллекции ВИР																
нет	л-1 из и-606143 (ЛР-1-1 (Л-3 х Л-2 или Л-1), Украина, УкрНИИМК)	*б/н1= pf-ad, yspf1, б/н2=sfc1*	м	фиол.	т.роз.	т.роз., (Н) бел.	т.кр.-фиол.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	ср., кр.	(С) округл.
7. Линии льна-прыгунца (*Linum usitatissimum* v. *crepitans*) с фиолетовыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР																
162	л-1-1-1-2 из к-7689 (прыгунец, Германия)		м**	фиол.	син.	св.син.-фиол.*	т.син.-фиол.	(Т) фиол., (Ст) син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	*(Л) с продольной скл., **crepitans тип

115

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
388	л-1 из и-562343 (*L.strictum*, Португалия)		к**	фиол.	син.	св.син.-фиол.*	син.-фиол.	(Т) син. у (П), (Ст) син.	гол.	т. син.-фиол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	м., ср.	*(Л)с прод.скл., мятый, **crepitans тип, (С) округл.
209	л-2 из и-562348 (ранний 233/95, Португалия)		к3*	фиол.	син.	св.син.-фиол., выгорает*	син.-фиол.	(Т) св.гол.**, (Ст) син.	гол.	св. фиол.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	кр.-кор.	кр.	*(Л) с прод. скл. , мятый, держится б. дня, **(П)ниже(Рыл), 3*crepitans тип, ультраннецвету-щий, (С) округл.
171	л-2-1 из к-7769 (Astorga, прыгунец, Чехословакия)		м**	фиол.	син.	св.кр.-фиол.*	т. фиол.-син.	син.	син.	син.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	м., кр.	*(Л) скл. заос-тренный край, **crepitans тип
138	л-1-1 из к-6712 (прыгунец (1-33), Чехословакия ?)		м**	фиол.	син.	т.кр.-фиол.*	т.син.-фиол.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср., ?	*(Л)с прод. скл., мятый, **crepitans тип, (К) кон.
	8. Линии однолетних «диких» видов льна с фиолетовыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР															
нет	л-1 из к-5825 (*L.angustifolium*, Дания)		w**	фиол.	т.кр.-фиол.	син.-фиол., однородный*	син.-фиол.	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	м., ?	*(Л) с продольной скл. *crepitans тип,прямостоячий
нет	л-1 и-0137503 (*L.angustifolium*, Россия, Элиста)		w	фиол.	т.фиол.	св.фиол., однородный*	фиол.	син.	гол.	фиол.			есть	кр.-кор.	ср., ?	прямостоячий
324	л-1 из и-528462 (*L.hispanicum*, "зелен.", Швейцария)		w**	фиол.	т.син.-фиол.	св.син.-фиол., край более темный*	т.син.-фиол.	(Т) гол., (Ст) син.	син.	фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	оч.м.	*(Л) с продольной скл., мятый, **crepitans тип, (К) кон., шар.
505	л-1 из и-539141 (*L.bienne*, Франция)		w**	фиол.	т.син.-фиол.	св.син.-фиол., край более темный*	т.син.-фиол.	син.	син.	фиол.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	оч.м. , ?	*(Л) с продольной скл.**crepitans тип,прямостоячий
нет	л-1 из и-0124867 (*L.angustifolium*, Россия, Якутия)		w	фиол.	т.фиол.	сирен.-фиол., однородный*	син.-фиол.	(Т) гол., (Ст) син.	син.	фиол.			есть	кр.-кор.	м., ?	прямостоячий
нет	л-1 из и-595855 (*L.angustifolium*, Lin 1855/95 "розетка", Португалия)		w	фиол.	т.син.-фиол.	св.сирен.-фиол., край более темный	син.-фиол.	бел.	гол.	бел.	элл.	колок.	есть	кр.-кор.	м.	формирует розетку, (К) кон., шар., (С) округл.
313	л-1 из к-6718 (*L.angustifolium* "элег.", Болгария)		w**	фиол.	т.фиол.	оч.св.кр.-фиол., край б.темный*	син.-фиол.*	(Т) бел., (Ст) син.	син.	фиол.	элл.	откр.		кр.-кор.	оч.м., ?	*(Л) с продольной скл., **crepitans тип
97	л-1 из к-5697 (*L.angustifolium* v.*prostrata*, Чехословакия)		w	фиол.	син.	кр.-фиол.	син.-фиол.	(Т) син. с фиол. отт., (Ст) син.	син.	фиол.	удл.-элл.	откр.	есть	кр.-кор.	м.	

116

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
9. Линии, гомозиготы по гену *sfc1* (сине-фиолетовый венчик), полученные в результате гибридизации																
351	л-1 (гк-136 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	*(Л) слож., гофр.
нет	л-1 (гк-132 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		нет	св.ж.-кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гофр.
нет	л-2 (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1,sfc1, rs1, CSB1*	м**	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		есть	св.ж.-кор.	ср.	*(Л)сл.слож.сл. гофр.,**solin тип?
нет	л-1 (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1, csb1*	м**	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		нет	св.ж.-кор.	ср.	*(Л)сл.слож. сл. гофр.,**solin тип?
нет	I_2 л-3 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб,ВИР	*cs1,sfbs1 sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	сверн.	нет	св.ж.-кор.	ср., ?	"кудрявый" стебель, (Л) сл.слож., сл.гоф.,(К)цил.,шар
нет	I_2 л-2 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1,sfbs1 sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	сверн.		св.ж.-кор.	ср., ?	"кудрявый"стебель, (Л) сл.слож., сл.гоф.
343	л-2 (гк-109 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*wf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(К) кон., шар.
348	л-1 (гк-121 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(К) цил., шар.
нет	л-2 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1,dlb3, sfc1,rs1*	м	фиол.	син.	св.син.-фиол., (Н) бел.	син.	(Т) син., (Ст) бел.	гол.	св. фиол	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
337	л-2 (гк-65 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*ora1,SPS1 sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол.	(Т) св.гол. у (П), (Ст)син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
367	л-1 (гк-65 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sps1,sfc1*	м	св. фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол.	(Т) св.гол. у (П),(Ст)син	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	фиол. край чашелистиков
346	л-2 (гк-121 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол.	(Т)св.гол.у (П), (Ст)син.у осн.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
347	л-5 (гк-121 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sps1,sfc1*	м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол.	(Т) св.гол. у (П),(Ст)син	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
389	л-2-1 (гк-121 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sps1,sfc1*		фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	син.-фиол.	(Т) св.гол. у (П),(Ст)гол.	св. ор.	св. фиол	элл.	откр.	нет	крапч.	ср.	
254	л-2 (гк-121 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	ж.-кор.	ср.	фиол. ветви соцветия
255	л-3 (гк-121 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	
256	л-4 (гк-121 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*		фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	(С) удл.
253	л-1 (гк-141 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	

117

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
нет	I_3 л-1 (гк-159 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, YSED1,csb1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	(Т) оч.св.гол., (Ст)гол.у осн.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	(К) кон., шар.
нет	л-1 (гк-210 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*ygp1,pf1, sfc1, rs1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	(К) спл., шар.
нет	I_4 л-3 (гк-210 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*ygp1,pf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	син.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
нет	I_1 л-2 (гк-255 х гк-397), Россия, СПб, ВИР	*dw1, pf1, sfc1, rs1*	dw	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	сверн.	нет	т.ж.-кор.	м., ср.	(Раст) карлик, (К) спл.
нет	I_4 л-1 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1, pf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	удл.-элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	"кудрявый" стебель
440	л-1 (гк-121 х гк-159), Россия, СПб, ВИР	*sfc1,YSED1 rs1, csb1*	м	фиол.	т.син.-фиол.	син.-фиол.	т.син.-фиол.	син.	гол.	син.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	
500	л-5 (гк-121 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfc1,rs1,ysed2, csb1, sgh1*	м	зел.	син.	син.-фиол.	син.-фиол.	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
323	л-6 (гк-141 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc1*	д	фиол.	син.	син.-фиол.	фиол.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	
нет	л-2 (гк-281 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*zeb1,zeb2, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол.*	син.-фиол.	син.	гол.	фиол.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	м.	*(Л)оч.сл.сл.(Раст) *zebrina*,(К)спл.
нет	I_4 л-1(гк-210х(гк-281х гк-121)), Россия, СПб, ВИР	*zeb1, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол.*	т.син.-фиол.	(Т) син., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	м., ср.	*(Л)оч.сл.сл.(Раст) *zebrina*,(К)спл.
нет	л-4 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, sfc1, rs1*	д	зел.	син.	син.-фиол.	т.син.-фиол.	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
нет	I_4 л-1 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, sfc1, rs1*	м	зел.	син.	син.-фиол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(Раст)ж.-зел.,фиол. стебель и край листа, (К) спл.

10. Линии, гомозиготы по гену *sfc3-2* (красно-фиолетовый венчик), полученные в результате гибридизации

нет	л-3 (гк-176 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, sfc3-2,ysed2, csb1,SGH1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср., кр.	(К) кон., (С) удл.
нет	л-2 (гк-132 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1,sfc3-2, ysed2, csb1,sgh1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	т.желт.	м., кр.	*(Л) сл. слож..,сл. гоф.,"жасмин",укор. согнуты поперек
476	л-1 (гк-132 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2,csb1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	укор.-элл.	сверн.*	нет	т.желт.	м., ср.	*(Л) сл. слож..,сл. гоф.,"жасмин",укор., согнуты поперек

118

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
нет	л-1 (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1,sfc3-2, ysed2, CSB1,sgh1*	м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	желт.	бел.	укор.-элл.		есть	желт.	м., кр.	**(Л)сл.слож.,сл.гоф.,"жасмин",укор., длина (Т и Ст) как у д.т., *solin тип?
нет	л-2 (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1,sfc3-2, ysed2, CSB1,sgh1*	м**	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	укор.-элл.		есть	желт.	кр., ср.	*(Л)сл.слож.,сл.гоф. "жасмин", узкие и короткие, менее л-1, **solin тип?
нет	I_4 л-1-2 (гк-173 х гк-53), Россия, СПб, ВИР	*pbc3, sfc3-2, ysed2,csb1*	м	зел.	св.гол.	бел. с гол.-фиол. отт., в дождь св.гол.*	оч.св.гол.	(Т) гол., (Ст) т.гол.	св. ор.	св. гол.	удл.-элл.		нет	желт.	ср., кр.	*(Л) слож., гофр., в хол.погоду укор., загнуты поперек,(С) удл.
нет	I_4 л-1 (гк-65 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*ora1,sfc3-2, ysed2,csb1*	м	фиол.	т.кр.-фиол.	кр.-фиол., (Н) бел.	т.кр.-фиол.	(Т)св.фиол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т. желт.	ср.	
нет	I_2 л-2 (гк-65 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*ora1,sfc3-2, ysed2, csb1,sgh1*	м	зел.	т.кр.-фиол.	кр.-фиол., (Н) бел.	т.кр.-фиол.	(Т) оч.св.фиол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр.	фиол стебель и край листа
нет	л-2 (гк-176 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc3-2, ysed2, csb1,SGH1*	д	фиол.	т.роз.	роз. в хол. погоду т.роз., (Н) бел.	роз.-фиол.	(Т) фиол., (Ст) син.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр.	фиол. стебель
нет	I_1 л-1 (гк-210 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, sfc3-2, ysed2, csb1*	д	зел.	т.кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	кр.-фиол.	(Т) бел., (Ст)син. у осн.	гол.	фиол	округл.	откр.	нет	желт.	кр, ?	(Раст) ж.-зел., (С) удл.
11.Линии, гомозиготы по генам *sfc2* (сине-фиолетовый венчик) и *svf1* (деформированный фиолетовый венчик), полученные в результате гибридизации																
415	л-1 (гк-100 х гк-103), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfc2, svf1*	дм	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	*(Л) слож., гофр.
416	л-2 (гк-100 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	мд	фиол.	син.	син.-фиол. с кр. отт.*, (Н) бел.	син.-фиол.	(Т) син.-фиол., (Ст) гол.	гол.	гол.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	*(Л) слож., гофр., на одном(Раст)деформ и не деформ. (Ц), (С) округл.
422	л-1 (гк-100 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	д	фиол.	син.	син.-фиол. с кр. отт.*, (Н) бел.	син.-фиол.	(Т) св.син.-фиол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гофр., (С) округл.
417	л-3 (гк-121 х гк-100), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	мд	фиол.	син.	син.-фиол.*	фиол.	(Т) фиол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	удл.-элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	*(Л) слож., гофр., на одном(Раст)деформ и не деформ. (Ц), (С) округл., фиол. край листа
460	л-1 (гк-100 х гк-186), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, bep1*	м	фиол.	св.кр.-фиол.	св.кр.-фиол., выгор.*, (Н) бел.	кр.-фиол., выгор.	(Т) фиол., (Ст) бел.	гол.	фиол.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	*(Л) слож., гофр., загнуты наружу

119

хорошо облиственных длинных стеблей, образующих по несколько коробочек на также облиственном соцветии (гк-324). В этой группе представлено практически все разнообразие «диких» видов мировой коллекции ВИР.

Большинство представителей группы с синим и фиолетовым венчиком имеет фиолетовый гипокотиль, однако у трех линии он зеленый, а у двух родственных – светло-фиолетовый. Здесь полностью представлены все формы цветка и его лепестков, коробочек и семян, а также широкое разнообразие по размеру цветка, коробочек и семян от очень мелких до очень крупных.

У линий с темноокрашенными лепестками ноготок бывает пигментирован тем же цветом, или белым. Последний может визуально осветлять цветок, если он светлый, или наоборот, делать более ярким, если он темный, за счет жилок, тычиночных нитей и столбиков. Возможно, белый ноготок играет также роль в привлечении опылителей, делая заметным центр цветка. Как и у голубоцветковых линий, у «темных» кроме синих тычиночных нитей и столбиков часто встречаются осветленные и белые в разных комбинациях.

У всех линий с синими или фиолетовыми лепестками, выделенных из мировой коллекции ВИР, пыльники голубые, синие или серые. Форм с желтыми или светло-оранжевыми пыльниками не обнаружено, но они были получены в результате гибридизации с другими линиями. Среди линий с темным венчиком очень часто (~ 1/3 от всех) встречаются желтосемянные, что может быть как следствием сцепления генов синей окраски цветка и желтой – семян, так и совместного отбора по этим признакам.

У линий с синим и фиолетовым венчиком часто встречается фиолетовая окраска стебля, веточек соцветия, края и/или центральной жилки листа, как в норме, так и после повреждения. Последний феномен нами обнаружен пока только у одной голубоцветковой линии из Эфиопии.

Всего в генколлекции ВИР насчитывается 71 линия с синей или фиолетовой окраской венчика, выделенные из мировой коллекции ВИР, большинство из местных образцов Индии, Эфиопии и России (рис.20), большей частью – межеумки (63), 13 – долгунцы и 7 – кудряши; 13 относятся к диким сородичам. Есть линии, полученые из одного расщепляющегося образца.

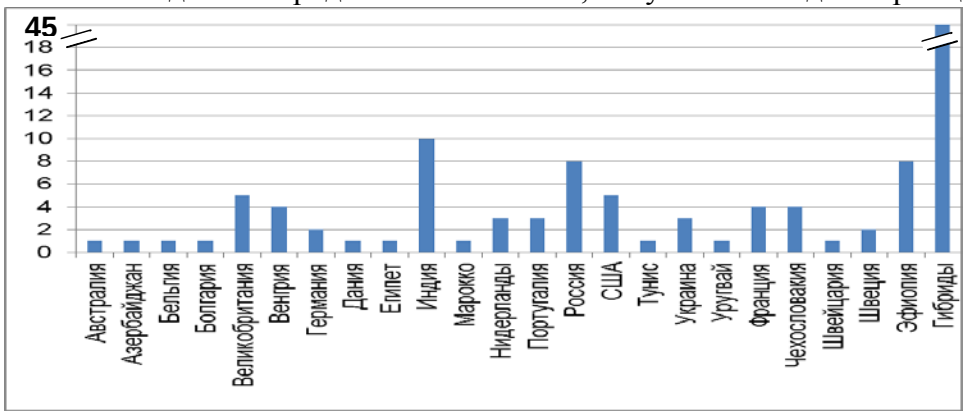


Рисунок 20 –Происхождение исходных образцов линий с синими или фиолетовыми плоскими лепестками генколлекции ВИР.

45 линий получено нами в результате гибридизации линий, обладающих фиолетовыми лепестками, с другими линиями, а затем отбора и последующего инцухта потомков (см. главу

3.3). У некоторых из них окраска подавлена геном ингибитором. В этой группе 30 гомозигот по гену *sfc1* (сине-фиолетовый венчик), полученных от скрещивания гк-121 (L. dominion, Сев. Ирландия) или гк-255 (гк-121 х гк-141) с 12 другими линиями, гомозиготами по 15 генам морфологических признаков. Также получено 10 гомозигот по гену *sfc3-2* (красно-фиолетовый венчик) от скрещивания гк-173 (Ottawa 2152, Германия) с 6 другими линиями, гомозиготами по 8 генам морфологических признаков. Пять линий, гомозиготных по гену фиолетовой окраски венчика *sfc2* и его деформации *svf1*, получены от скрещивания гк-100 с 3 другими линиями, гомозиготными по 3 генам морфологических признаков.

Были получены из других коллекций или выделены заново из исходных образцов 3 линии коллекции – F. Plonka, 3 – F. Shaw, 6 – H. Flor, 2 – В. Ляха и 13 (исходных), а также 43 гомозиготных гибридов с идентифицированными генами генколлекции ВИР.

Многие линии с синими и фиолетовыми лепестками имеют хозяйственное значение. Светлосемянность у линий может контролироваться как минимум тремя независимым генами: одним доминантным – *YSED1* и двумя рецессивными *ysed2* и *rs1*. Ультраранняя гк-209 (л-2 из и-562348, Португалия) не чувствительна к длине дня и может быть вовлечена в селекцию льна-долгунца для южных территорий РФ. Среди темноцветковых линий есть 6 с эффективными генами устойчивости к ржавчине.

Линии с розовым венчиком. Данная группа занимает наиболее обособленное положение, возможно потому, что все известные гены, контролирующие этот фенотип, обладают широким плейотропным эффектом и обуславливают осветление тычиночных нитей, столбиков, имеют светло-оранжевые пыльники, белые рыльца, придают семенам желтый оттенок (цвет) и запрещают деформацию лепестков (табл. 14).

Из всех окрасок венчика розовая – наиболее подвержена выгоранию. Поэтому конкретную окраску следует определять по конусу лепестков в бутоне за сутки до распускания. Он может быть почти белым (очень очень светло-розовым), белым с розовым оттенком, очень светло-розовым, светло-розовым и темно-розовым, а раскрывшийся цветок – почти белым (очень очень светло-розовым), белым с розовым оттенком, очень светло-розовым, светло-розовым, розовым и темно-розовым. Значительную роль в окраске лепестков играют их жилки, которые обычно голубовато-розовые, но бывают фиолетово-розовыми, темно-красно-фиолетовыми, розово-фиолетовыми и просто розовыми. На цвет пластинки лепестка также влияет окрашенность ноготка. Белый ноготок как и у фиолетовых лепестков может либо ослаблять окраску, если жилки лепестка светлые, либо добавлять яркости, если они и тычиночные нити со столбиками темные. Тычиночные нити и столбики, за двумя исключениями, светлые, с полным спектром окрасок от голубой до белой.

Розовые цветки могут быть открытыми, открыто-раздельными, колокольчатыми полусвернутыми или свернутыми, лепестки – округлыми, эллиптическими или удлиненно-эллиптическими, а семена – черными, темно-желто-коричневыми, желто-коричневыми, светло-желто-коричневыми, желтыми и темно-желто-коричневыми с желтой пятнистостью, обычно овальной формы, но встречаются как округлой, так и удлиненной. Коробочки обычно шаровидные, реже конические, цилиндрические или сплюснутые, могут быть с ресничками на ложных перегородках или без них. Цветки и семена средние или крупные, у одного гибрида они мелкие. Гипокотиль обычно фиолетовый, но есть по две линии с зеленым и светло-фиолетовым.

Условно розовоцветковые линии можно разделить на две группы по интенсивности окраски: (1) почти белые и (2) розовые и темно-розовые. Различия между ними, вероятно, обуславливаются генами *RPF1* (осветление розового венчика) и *sfc-* (усиление окраски венчика). Первую группу образуют в основном южные масличные желтосемянные формы, вторую – более северные, как долгунцы, так и межеумки.

Всего в генколлекции ВИР находится 30 линий с розовой окраской венчика, выделенных из мировой коллекции ВИР, большинство из селекционных образцов России, Франции, Нидерландов, Украины и Аргентины (рис. 21), в основном это межеумки (21), 5 – долгунцы и 4 – кудряши. Есть линии, полученые из одного расщепляющегося образца.

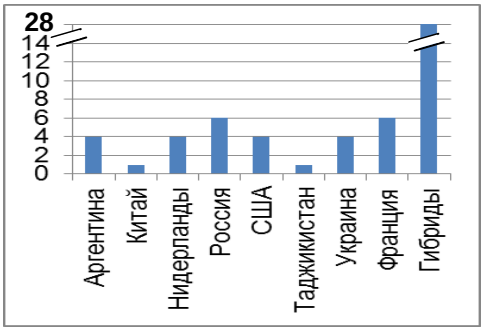


Рисунок 21. Происхождение исходных образцов линий с розовыми плоскими лепестками генколлекции ВИР.

30 гомозигот по гену *pf1* (розовый венчик) получены от скрещивания гк-141 (К-6, Россия), гк-176 (гк-141 х гк-103) или гк-255 (гк-121 х гк-141) с 11 другими линиями, гомозиготами по 13 генам морфологических признаков, а затем отбора и последующего инцухта потомков. У некоторых из них окраска подавлена геном ингибитором (табл. 14: 3).

Поступили из других коллекций или выделены заново из исходных образцов: 4 линии коллекции T.Tammes, 3 – F.Plonka, 1 – H.Flor, 4 – В. Ляха и 1(исходная). В генколлекцию включены 28 гомозиготных по нескольким генам линий, полученных нами в результате гибридизации.

Многие линии с розовым венчиком имеют хозяйственное значение. У некоторых из них желтосемянность, как следствие плейотропного эффекта гена *pf-ad*. Гк-129 (л-2 из к-6392, Нидерланды) и гк-458 (л-1 из к-7776) – восстановители фертильности при ЦМС. Гк-143 (л-1 из к-6917, Франция) может быть использована как донор высокорослости. Гк-515 (л-4 из и-620806, Франция) низколиноленовая.

Таблица 14 – Линии льна с розовыми недеформированными лепестками и родственные им

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска							Форма		(Ресн)	Окрас-ка (С)	Размер (Ц), (С)	Примечание
				(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Линии с почти белыми лепестками, выделенные из мировой коллекции ВИР																
129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, Нидерланды)	*L10,a^d=pf-ad, Lr=RPF1, yspf1, sps1*	мк	фиол.	оч.св. роз.	бел. с роз. отт., (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср., кр.	
98	л-1 из к-5784 (Golden, США)	*d*	мк	фиол.	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.,(Н)бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.		желт.	кр.	(С) удл.
458	л-1 из к-7776 (примесь, восстановитель фертильности, Россия, ВНИИМК)	*pf-ad, RPF1, yspf1, sps1*	м	фиол.	оч.св. роз.	оч.оч.св. роз., (Н) бел.	фиол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	ср	(С) удл.
426	л-1 из и-606146(М45 мутант с. Антарес,Украина,УкрНИИМК)	*б/н1=pf-ad, RPF1*	м	зел.	оч.оч. св.роз.	бел.с роз.отт., (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	кр.	(С) удл.
483	л-1 из к-3713 (Китай, к северу от Кашагара Артыш)		м	фиол.	св. роз.	оч.св.роз.	фиол.-роз.	(Т) бел., (Ст) син. у осн.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	желт.	ср	
нет	I_3 л-1 из к-6048 (Белосемянный 14, Таджикистан)		к	фиол.	оч.св. роз.	оч.оч.св. роз.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	ср	
423	л-1 из к-6304 (Signal, желт. прим., США)		м	фиол.	оч.оч. св.роз.	оч.оч.св.роз., почти бел., (Н) бел.	фиол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	
464	л-1 из к-6882 (Мир, Россия, ВНИИМК)		м		оч.св. роз.	оч.оч.св.роз., (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	
317	л-1 из к-7385 (Памир-201 он же Tamf-201, США)		м	фиол.	оч.св. роз.	оч.оч.св.роз., (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.-разд.	есть.	желт.	кр.	(К) цил., (С) удл.
161	л-1 из к-7679 (Buenos Aires 106, Аргентина)		мк	фиол.	св.роз.	оч.св.роз., (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) кон., (С) удл.
424	л-1 из и-606140 (М24, мутант с. Циан, Украина, УкрНИИМК)		м	зел.	оч.св. роз.	оч.оч.св.роз., почти бел., (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(С) удл.
425	л-3 из и-606144 (Л-3, Украина, УкрНИИМК)		м	зел./ св.фиол	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.,(Н)бел	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	кр.	(С) удл.
нет	л-4 из и-620806 (858, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	фиол.	оч.оч. св.роз.	оч.оч.св.роз., почти бел., (Н) бел.	фиол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	п/ сверн., откр.	есть	желт.	кр.	*solin тип

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
319	л-1-5 из к-7654 (Sonta Catalina, Аргентина)			фиол.	оч.св. роз.	оч.св.роз., выгорает от центра	гол.-роз.	(Т) бел., (Ст)св.гол. у осн.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	
318	л-1-4 из к-7654 (Sonta Catalina, Аргентина)			фиол.	св.роз.	св.роз.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) кон.
377	л-2-4 из к-7654 (Sonta Catalina, Аргентина)		м	фиол.	св.роз.	оч.св.роз.	гол.-роз.	(Т) бел., (Ст)св.гол. у осн.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	ж.-кор.	кр.	
419	л-1 из к-5849 (Гибрид N4, Россия, КОС ВИР)		м	фиол.	бел. с роз.отт.	оч.оч.св.роз. (Н) бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	кр.	(С) окр.
461	л-2 из к-5849 (Гибрид N4, Россия, КОС ВИР)		м	фиол.	оч.св. роз.	оч.оч.св.роз., (Н) бел.	фиол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.-разд.	есть	ж.-кор.	кр.	(С) удл.
332	л-1 из к-6260 (Datch 1, Нидерланды)		д	фиол.	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.	гол.-роз.	(Т)св.гол. (Ст) гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср., кр.	(К) спл., (С) удл.
314	л-1-1 из к-7125 (lin a'grosses graines Vilmorin N1, Франция)		м	фиол.	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	т.ж.-кор.	ср., кр.	
364	л-1-2 из к-7125 (lin a'grosses graines Vilmorin N1, Франция)		м	фиол.	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.,(Н)бел.	гол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	т.ж.-кор.	ср., кр.	
335	л-1 из к-7124 (HL 01, Франция)		м	фиол.	оч.св. роз.	бел. с роз. отт., (Н) бел.	роз.-фиол.	(Т) бел., (Ст) оч.св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	пятн. желт/ т.ж.кор	кр.	(К) кон., шар., (С) удл.

2. Линии с розовыми лепестками и родственные им, выделенные из мировой коллекции ВИР

141	л-1 из к-6815 (примесь в К-6, Россия, Псковский НИИСХ)	*pf1,rpf1, sps1, fp1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	гол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
142	л-1 из к-6916 (Ariane=Versa-illes c(47-4) l 5, Франция)	a^d=*pf-ad*, l^r=*rpf1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	гол.-роз.	(Т) гол., (Ст)св.гол	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	ср	
143	л-1 из к-6917 (Versailles c(47-4)80, Франция)	*pf1(ad), rpf1, fp1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	гол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.		св.ж.-кор.	ср	
нет	л-1 из и-606143 (ЛР-1-1 (Л-3 х Л-2 или Л-1), Украина, УкрНИИМК)	*б/н1=pf-ad, yspf1, б/н2=sfc1*	м	фиол.	т.роз.	т.роз., (Н) бел.	т.кр.-фиол.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	ср., кр.	(С) окр.
404	л-6 из к-4042 (Tammes pink, Нидерланды)	*d*	д	фиол.	т.роз.	т.роз.	роз-фиол. с преобл. роз.	(Т) бел., (Ст) св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	черн.	ср	
432	л-5 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)	*pf-d=d, rpf1*	дм	фиол.	т.роз.	т.роз.	роз-фиол. с преобл. роз.	(Т) бел., (Ст) св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	есть	черн.	ср	

124

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
191	л-1 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)		м	фиол.	св.гол.	оч.св.гол., (Н) бел.	гол.	св.гол.	гол.	бел.	удл.-элл.	колок, от-разд.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(С) окр.
287	л-2 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)	*s1, dlb3*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	элл.	колок.	нет	желт.	ср., кр.	*(Л) сл.гоф., (С) удл.
328	л-4 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
178	л-1 из к-270 (Россия, Саратовская губ.)		м	фиол.	т.роз.	роз.	гол.-роз.	св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср	(С) окр.

3. Линии с различной интенсивностью розовой окраски венчика, полученные в результате гибридизации

176	л-1 (гк-141 х гк-103), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, fp1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср	(К) кон., шар.
352	л-1 (гк-136 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, rpf1*	м	зел.	бел.	бел. с роз. отт.*	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср	*(Л) не окраш. кислотой, (С) удл.
353	л-10 (гк-136 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, rpf1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср	(С) удл.
нет	л-2 (гк-124 х гк-176), Россия, СПб, ВИР	*s1, fe, pf1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср	
нет	I_2 л-2 (гк-159 х гк-176), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, YSED1, csb1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	желт.	кр., ?	(К) кон., шар.
нет	л-3 (гк-176 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*s1, pf1, sfc3-2, ysed2, csb1, SGH1*	д	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср., кр.	(К) кон., (С) удл.
439	л-1 (гк-132 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1, RPF1*	мд	зел.	бел.	бел. с роз. отт.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср	
437	л-1 (гк-141 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1, RPF1*	м	зел.	бел.	бел. с роз. отт.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср	
438	л-3 (гк-141 х гк-132), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, pf1, RPF1*	мд	зел.	бел.	бел. с роз. отт.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	нет	ж.-кор.	ср	
345	л-1 (гк-109 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*wf1, pf1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
357	л-2 (гк-141 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, pf1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	т.ж.-кор.	ср	
436	л-1 (гк-124 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*f^e, pf1, rpf1*	д	св. фиол.	бел.	бел. с роз. отт.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	элл.	колок.	нет	ж.-кор.	ср	
339	л-1 (гк-65 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1*	м	фиол.	роз.	св.роз.	роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	(К) спл.

125

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
340	л-2-1 (гк-65 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1*	д	фиол.	роз.	св.роз.	роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
341	л-2-2 (гк-65 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1*	дм	фиол.	оч.оч. св.роз.	оч.оч.св. роз.	роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
342	л-4 (гк-65 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1*	м	фиол.	св.роз.	св.роз.	роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
356	л-3 (гк-141 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*pf1*	м	фиол.	св.роз.	оч.св.роз.	роз.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	ж.-кор.	ср	
254	л-2 (гк-121 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*		фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	ж.-кор.	ср	фиол. ветви соцветия
255	л-3 (гк-121 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
256	л-4 (гк-121 х гк-141), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*		фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	(С) удл.
253	л-1 (гк-141 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	
нет	I_2 л-1 (гк-159 х гк-176), Россия, СПб, ВИР	*pf1, YSED1, csb1*	д	фиол.	роз.	св.роз.	гол.-роз.	(Т) гол., (Ст)св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	желт.	кр., ?	(К) цил., шар.
нет	I_3 л-1 (гк-159 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*pf1, sfc1, YSED1, csb1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	(Т) оч.св. гол., (Ст) гол. у зав.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	(К) кон., шар.
нет	л-2 (гк-176 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfc3-2, pf1, ysed2, csb1, SGH1*	д	фиол.	т.роз.	роз. в хол. пог. т.роз., (Н) бел.	роз.-фиол.	(Т)фиол., (Ст) син.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр.	фиол. стебель
нет	I_2, л-3 (гк-210 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, pf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	син.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср	(Раст) ж.-зел.
нет	л-1 (гк-210 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, pf1, sfc1, rs1*	д	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	(Раст) ж.-зел., (К) спл., шар.
нет	I_1, л-2 (гк-255 х гк-397), Россия, СПб, ВИР	*dw1, pf1, sfc1, rs1*	dw	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	бел.	св. ор.	бел.	округл.	сверн.	нет	т.ж.-кор.	м., ср.	карлик, плохая завязываемость, (К) спл.
нет	I_4 л-1 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1, pf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	т.роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	удл.-элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср	"кудрявый" стебель

126

3.1.1.3. Линии с измененными тычиночными нитями

В признаковой коллекции льна ВИР имеется 27 линий с необычными тычиночными нитями. Самая сильная деформация – короткие и изогнутые тычиночные нити. Они, как правило, несут стерильные пыльники (табл. 15: 1), иногда размер изогнутых тычиночных нитей не меняется, а иногда они становятся длиннее. Пыльники бывают просто отогнуты, что может сопровождаться стерильностью. Есть две линии, у которых тычинки спирально изогнуты, при этом одна линия стерильна, а другая полностью фертильна (табл. 15: 1, 3). Все стерильные линии способны образовывать немного пыльцы в конце цветения, поэтому в некоторых изолированных коробочках бывает по несколько крупных семян. Все линии «карлики» имеют короткие по сравнению с пестиками тычинки – следствие плейотропного действия гена *dw1* (табл. 19: 1).

Деформации тычиночных нитей свойственна неполная пенетрантность и варьирующая экспрессивность, так как в пасмурную погоду она проявляется слабее, чем в ясную и в один день может быть не у всех растений.

Линии с деформированными тычиночными нитями имеют голубые, светло-голубые или розовые плоские лепестки, желтые, светло-оранжевые, серые или голубые пыльники, причем стерильные пыльники всегда желтые или светло-оранжевые. Эти линии всегда с осветленными тычиночными нитями и столбиками, имеют все возможные окраски рылец и форму лепестков и цветка, красно-коричневые, желтые, темно-желто-коричневые, пятнистые, крапчатые, пятнистые и крапчатые семена (табл. 19:1; 15).

Линии с «гетеростилией» интересны для изучения эволюции проявления этого признака. Стерильность пыльников может найти применение в создании гетерозисных гибридов. Особенно интересны формы с открытыми стерильными цветками, контролируемыми системой Cyt^s – *rfo* и доминантной желтосемянностью (табл. 15: 1).

Таблица 15 – Линии льна с деформированными тычиночными нитями и родственные им

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска							Форма			ферт. (П)	(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц),(С)	Примечание
				(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)	(Т)					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1. Линии со стерильными пыльниками и родственные им, выделенные из мировой коллекции ВИР																		
204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)	*Cyt^{s1}, rfo6*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	желт.	бел.	округл.	откр.	корот. и изогн.(Т), (П) отогн.	стер.	есть	кр.-кор.	кр.	(К) цил., шар.
нет	I_1 л-3 (гк-204 х гк-159),Россия,СПб,ВИР	*Cyt^{s1}, rfo6, YSED1, CSB1*	м	фиол.	син.	гол.	син.	бел.	св.ор.	бел.	удл.-элл.	колок., п/сверн	короткие и изогнутые (Т)	стер.	есть	желт.	ср., ?	
327	л-1 из к-3528 (Шатиловский, Россия, Орловская обл., Шатиловская оп.ст.)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.	желт.	бел.	элл.	колок.	короткие и изогнутые (Т)	стер.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(К)цил.,шар., (С) удл.
479	л-3-1 к-3528 (Шатиловский, Россия, Шатиловская оп.ст.)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)св.гол	желт.	гол.	элл.	колок.	менее короткие и изогн. (Т),чем у л1	стер.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	(С) удл.
360	л-1-1 из к-5836 (Крымский 250, Россия, Крымская ГСС)		м	фиол.	син.	гол.,* (Н) бел.	син.	бел.	желт.	бел.	элл.	откр.	дл. и изогнутые перпендикулярно и спирально (Т)	стер.	есть	слаб. пятн.	м., кр.	* выгор. по центру
289	л-1-2 из к-5836 (Крымский 250, Россия, Крымская ГСС)		к	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст)св.гол у осн.	св.ор.	бел.	округл.	откр.	длинные и изогнутые (Т)			кр.-кор.	ср.	(С) округл.
205	л-1 из к-7093 (GC-1-156, Франция)		м	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	син.	(Т) син. у (П),(Ст)бел	желт.	гол.	элл.	откр.	изогнутые (Т)	стер.	есть	кр.-кор.	кр.	(С) удл.
нет	л-1 из к-7778 (источник ЦМС, Россия, ВНИИМК)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	(Т) син у (П), (Ст) гол. у осн.	желт.	бел.	элл.	п/ сверн., сверн.	изогнутые (Т)	стер.	есть	кр.-кор.	м., ср.	(К) цил., (С) удл.
434	л-1-1 из к-7779 (источник ЦМС, Россия, ВНИИМК)		м	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	св. гол.	бел.	желт.	бел.	элл.	колок.	отогнутые (П)	стер.	есть	кр.-кор.	м., кр.	(К) спл.
435	л-1-2 из к-7779 (источник ЦМС, Россия, ВНИИМК)		м	фиол.	син.	гол.	син.	бел.	св.ор.	бел.	удл.-элл.	откр.	отогнутые (П)	ферт.	есть	желт.	м., кр.	
нет	л-3 из к-2417 (Индия, Индостанк.п-остров)		к	св. фиол.	св. гол.	оч.св.гол почти бел	оч.св. гол.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	п/сверн сверн.	щуплые (П)	стер.	нет	кр.-кор.	ср., кр.	(К)цил.,шар. (С) удл.
2. Линии с изогнутыми тычиночными нитями и фертильными пыльниками, выделенные из мировой коллекции ВИР																		
181	л-1 из к-1173 (Lineta, Аргентина, Santa Fe'Ramona)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.*	син.	гол.	св.ор.	гол.	элл.	откр.	(П) выше (Рыл)	ферт.		кр.-кор.	кр.	*у (Н) инт-ть окр. меньше, (С) удл.

128

Продолжение таблицы 15

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
194	л-1-1 из к-6017 (Buck 3, Аргентина)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	(Т) гол., (Ст) бел.	желт.	гол.	элл.	откр.-разд.	длинные и изогнутые (Т)		есть	кр.-кор.	кр.	(К)цил.,шар. (С) удл.
195	л-2 из к-6017 (Buck 3, Аргентина)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	желт.	гол.	элл.	п/сверн.	длинные и изогнутые (Т)	ферт.	есть	кр.-кор.	ср., о.кр	(С) удл.
407	л-3 из к-6932 (Puperbloci, Нидерланды)		м	зел.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	син.-фиол.	син.	гол.	я. фи-ол.	элл.	колок.	короткие и изогнутые (Т),неполная пенетрантность	ферт.	нет	кр.-кор.	м., ср.	(Л) не опадают
411	л-3-3-2 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	оч.св. гол., (Н) бел.	св. гол.	бел.	сер.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	отгнутые (П), изогн (Т), неполная пенетрантность		есть	кр.-кор.	кр., ср.	*(Л) мятые, кудрявый стебель
3. Линии со спирально изогнутыми или удлиненными (Т) или отогнутыми (П) и фертильной пыльцой, выделенные из мировой коллекции ВИР																		
457	л-2 из к-6614 (NP-11, Индия)		м	фиол.	син.	син.	син.	(Т)св.гол (Ст) син.	гол.	св. гол.	ок-ругл.	откр.	(П) выше (Рыл)		есть	желт.	кр.	фиол. край листа и стебель, комп. соцв
321	л-2 1408-96 (Гибрид КОС 1408/96, Россия)		м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	(Т)св.гол (Ст) син.	св.ор.	бел.	ок-ругл.	откр.	длинные (Т)		нет	кр.-кор.	кр.	(К) цил.,шар., (С) удл.
315	л-1 к-7126 (Lin de Safi Vilmorin N2, Франция)		м	фиол.	син.	св.гол.*, (Н) бел.	т.гол.	(Т)св.гол (Ст) бел.	св.ор.	бел.	элл.	колок.	отогнутые (П)	ферт.	есть	кр.-кор.	ср., кр.	* край (Л) более темный, (С) округл.
203	л-1 из к-7026 (Р-1-2-5А, Пакистан,Лаялпур)		м	фиол.	син.	?св.гол.	т.гол.	(Т)св.гол (Ст) бел.	св.ор.	бел.	элл.	колок.	отогнутые (П)	ферт.	есть	кр.-кор.	ср.	
405	л-1 из к-6346 (Италия, Рим)		м	фиол.	т. фиол.	син.	син.	(Т)св.гол (Ст) син.	син.	фи-ол.	ок-ругл.	откр.	спирально изогнутые (Т)		есть	кр.-кор.	кр., о.кр	повр. стебель фиол. (К)кон., (С)удл.,округл.

129

3.1.1.4. Линии, различающиеся по цвету семян

Линии в генколлекции ВИР имеют следующие окраски семян: красно-коричневую («дикий тип»), желтую, темно-желтую, желтую с зеленым оттенком, зеленую, оливковую, светло-желто-коричневую, желто-коричневую, темно-желто-коричневую, черную, темно-желто-коричневую с желтой пятнистостью, красно-коричневую с желтой пятнистостью, красно-коричневую с желтой крапчатостью, и красно-коричневую с желтой пятнистостью и крапчатостью (табл. 10, 14, 16).

Красно-коричневые семена встречаются у линий с венчиком всех возможных форм и цветов, кроме розовых (табл. 14). Желтые семена были найдены у линий как с деформированным, так и с недеформированным венчиком, имеющим плоские белые, светло-голубые, голубые, синие, фиолетовые или розовые лепестки (табл. 10: 1-3; 14; 16: 1-7). Желтые с зеленым оттенком, зеленые и оливковые семена встречаются только у линий с белыми звездчатыми цветками (см. табл. 10: 1). Желто-коричневая, темно-желто-коричневая, черная и темно-желто-коричневая с желтой пятнистостью окраска семян наблюдается только у линий с розовым или белым венчиком (см.табл. 14). Причем в последнем случае линии гомозиготны по гену розовой окраски и ингибитору его проявления в лепестках. Светло-желто-коричневая окраска семян есть у фиолетово- и розово-цветковых линий, а также их дочерних форм с голубым и белым венчиком (табл. 14, 16: 8, 11). Красно-коричневые с желтой пятнистостью семена были обнаружены у линий со светло-голубым венчиком и серыми пыльниками или у гибридов с одной из них (табл. 16: 8, 12). Красно-коричневые с желтой крапчатостью семена наблюдаются только у линий с голубыми лепестками и светло-оранжевыми пыльниками, или у гибридных с ними форм (табл. 16: 8, 13). Красно-коричневые с желтыми пятнистостью и крапчатостью семена получены только у гибридов от скрещивания линий с пятнистыми и крапчатыми семенами (табл. 16: 12).

Наибольший интерес для селекции представляют желтосемянные формы. Этот фенотип контролируется несколькими генами. Ген *s1* помимо цвета семян ингибирует антоциановую окраску всего растения и обуславливает деформацию лепестков (см. табл. 11: 1, 8). Несущие этот ген образцы и линии как правило позднеспелы и малопродуктивны, что ограничивает их применение в селекции. Другой ген *pf1-ad*, помимо желтосемянности, обуславливает розовую окраску венчика, что облегчает отбор нужных генотипов уже во время цветения, но недостатком этого гена является усиление окраски семян генами-модификаторами, нежелательными для селекции, но присутствующими во многих голубоцветковых сортах (см. табл. 14: 1, 2). Самый востребованный для селекции доминантный ген желтосемянности *YSED1* введен в практически все низколиноленовые сорта и в некоторые высоколиноленовые – кондитерского использования (табл. 16: 1-2). Этот ген удачно маскирует переопыление (5-7%) с

Таблица 16 – Линии льна с измененной окраской семян и родственные им

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска							Форма		(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц), (С)	Примечание
				(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Желтосемянные линии, выделенные из высоколиноленовых сортов																
159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	*YSED1, CSB1*	д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	гол.	элл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) кон.
257	л-1 из к-6968 (Vitagold, Германия)		д	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
292	л-1 из к-6298 (Minerwa, США)	*sfc6, g=ysed2*	мд	фиол.	син.	син.	син.	(Т) син., (Ст) гол.	гол.	син.	округл.	колок.	есть	желт.	кр.	(К) кон.
173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	*sfc3-2, sfc6, ysed2,CSB1,sgh1*	м	зел.	т.фиол.	т.кр.-фиол., выгор.(Н)бел.	кр.-фиол.	(Т) св.гол., (Ст) гол.	гол.	гол.	округл.	откр.	есть	желт.	кр., о.кр.	фиол. край листа и молодой стебель
нет	I_3 л-1 из к-8606 (Omega, Канада)		м	фиол.	син.	гол.светлее st, (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
2. Желтосемянные линии, выделенные из низколиноленовых сортов																
391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*sfbs1, YSED1, CSB1, ln1, ln2*	м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф.
420	л-5 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*sfbs1, YSED1, CSB1, ln1, ln2*	м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр., ?	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф.
441	л-4 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*sfbs1, YSED1, CSB1, ln1, ln2*	м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	колок.	есть	желт.	кр.	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф.
472	л-3-1 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*ln1, ln2*	м*	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	*solin тип, (К) цил., шар.
498	л-3-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	*ln1, ln2*	м*	фиол.	син.	гол.,светлее st, (Н) бел.	син.	(Т)бел.,(Ст) оч.св.гол.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	*solin тип, (К) цил., шар.
395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	*YSED1, ln1, ln2, CSB1,*	м*	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	
390	л-1 из и-595808 (Linola, Канада)	*YSED18?= YSED1, CSB1*	м	фиол.	син.	гол., светлее st, (Н) бел.	син.	син.	гол.	син.	элл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	
нет	I_4 л-8-1 из и-595808 (Linola, Канада)	*YSED1, ln1, ln2*	м*	фиол.	син.	гол., светлее st	син.	син.	гол.	син.	элл.	откр.	есть	желт.	ср.	*solin тип, (К) цил., шар.
нет	л-1 из и-620803 (852, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		есть	желт.	кр., ср.	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф., (К) цил., шар.
нет	л-2 из и-620804 (853, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		есть	желт.	кр.	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф., (К) цил., шар.

131

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
нет	л-3 из и-620805 (854, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		есть	желт.	кр.	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф., (К) цил., шар.
нет	л-5 из и-620807 (864, низколиноленовый, Франция,Terre de Lin)		м*	зел.	бел.	бел.**	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		есть	желт.	кр.	*solin тип, **(Л) сл.слож., сл.гоф.
474	л-1 из и-612949(Amon, низколиноленовый, Чехия, Шумперк)		м*	фиол.	син.	св.гол. с небо-льшим фиол. отт., (Н) бел.	син. с фиол. отт.	гол.	гол.	св. фиол	элл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	*solin тип
3. Желтосемянные линии и родственные им, выделенные из высоколиноленовых образцов Индии и Афганистана																
457	л-2 из к-6614 (NP-11, Индия)		м	фиол.	син.	син.	син.	(Т)св.гол.*, (Ст) син.	гол.	св. гол.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	фиол.край листа и сте-бель, компактное соц-ветие, (П) выше (Рыл)
497	л-1-2 из к-8354 (NP-53, Индия)		м	фиол.	кр.-фиол.	син. с фиол. отт., (Н)бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	о.кр кр.	(П) отогнуты, (К) цил.
465	л-1 из к-6618 (IP 27 (NP(RR)37), Индия)		мк	фиол.	син.	син. с фиол. отт., (Н)бел.	син.	син.	гол.	св. фиол.	элл.	откр.	нет	желт.	м., ср.	(К) кон.
120	л-3-1 из к-6210 (NP (RR) 38, "жасмин", Индия)		к	фиол.	св.гол.	бел.* (св.гол.)	оч.св. гол.	бел.	же-лт.	бел.	элл.	сверн		желт.	ср., кр.	(Л) гоф.
119	л-2-3 из к-6210 (NP RR) 38, Индия)	*dlb3-e, ora3*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	св.гол.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	т.кр-кор.	ср., кр.	(К) цил.
485	л-8 из к-6615 (NP 124 "жасмин", Индия)		мк	фиол.	оч.св.-гол.	оч.св.гол.,* (Н) бел.	оч.св. гол.	оч.св.гол.	же-лт.	бел.	удл.-элл.	сверн.	нет	желт.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф., "жасмин"
486	л-4-1-1 из к-6615 (NP 124, Индия)		м	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	фиол.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	желт.	м., ср.	
406	л-4 из к-6699 (местный масличный, Афганистан)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср., кр.	
4. Желтосемянные линии и родственные им, выделенные из высоколиноленовых образцов Эфиопии																
447	л-1 из к-2172 (Эфиопия, Харрарский р-н,Chalengo)	*sfc10, dlb9, ysed2*	м	фиол.	син.	син.*, (Н) бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	колок.	есть	желт.	кр., ср.	(Л) при затенении гол. на свету син.
57	л-1-2 из к-2499 (Эфиопия, Harrar)	*dlb3-7, spt1?*	м	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	св. гол.	(Т) св.гол., (Ст)син.у осн.	гол.	св. гол.	элл.	откр.-разд.	нет	пятн.	ср.	
402	л-1-8 из к-2499 (Эфиопия, Harrar)		мд	фиол.	т. фиол.	син.-фиол., (Н) бел.	т.син-фиол	(Т) бел., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	фиол.край листа, фиол. стебель
301	л-3 из к-1100 (Lin d'Abyssinie flerir blanc, Эфиопия, Саддо)		м	фиол.	син.	син.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	гол.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	
283	л-4 из к-1100 (Lin d'Abyssinie flerir blanc, Эфиопия, Саддо)		к	фиол.	т.гол.	св.гол.	син.	(Т) гол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
456	л-1 из к-6391 (Abyssi-nian, Эфиопия)		м	фиол.	фиол.	син.-фиол.,ближе к син., (Н) бел.	син-фиол	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	фиол.	округл.	откр., п/сверн	есть	желт.	ср.	
478	л-1-2 из к-6441 (Эфиопия)		к	фиол.	син.	син.-фиол. с преобл. син., (Н)бел.	т.син	св.гол.	гол.	св. фиол.	элл.	п/ сверн. колок.	нет	желт.	м., ср.	(К) кон.
487	л-6 из к-6441 (Эфиопия)		к	фиол.	син.	св.син.-фиол., с преобл.син.*	син-фиол	(Т)оч.св.гол., (Ст) св.гол.	гол.	св. фиол.	элл.	п/ сверн.	нет	желт.	м., ср.	*в пасмурную погоду син.-фиол.
471	л-2 из к-7080 (Abyssinian yellow CI36, Эфиопия)		к	фиол.	син.	св.син.-фиол.*	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	ярко фиол	элл.	п/ сверн.	нет	желт.	ср.	*в дождь син.-фиол.
	5. Желтосемянные линии, выделенные из высоколиноленовых европейских образцов															
450	л-1 из к-4033 (Tammes yellow seed,Нидерланды)		м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	
455	л-1 из к-6417 (Arany len, Венгрия)		м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр., ср.	
408	л-1 из к-7754 (Sargamagvu, Венгрия)		д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	
463	л-1 к-6250 (Sumpersky Fa13 jemny,Чехословакия)		м	фиол.	син.	син.	син.	син.	гол.	син.	элл.	откр.	есть	желт.	ср.	
412	л-3-4 и-605311 (Agt1393 /02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	син.	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	желт.	кр., ср.	"кудрявый" стебель
нет	I_2 л-1 к-8861(Agt14/c3,05x 11056, Чехия, Шумперк)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	св. фиол	элл.	колок.	есть	желт.	кр., ?	(Раст) ж.-зел
454	л-1 из к-5694 (Италия)		мк	фиол.	син.	гол. светлее за счет (Ж)	син.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	желт.	м., ?	
	6. Желтосемянные линии, выделенные из высоколиноленового образца Уругвая															
469	л-1-1 из к-6966 (Mala-brigo l 2-7, Уругвай)		м	фиол.	т.гол.	св.гол. с фиол. отт.* (Н)бел.	гол.	(Т) оч.св. гол.,(Ст)син.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	* выгорает с краю, фиол. край листа
470	л-1-2 из к-6966 (Mala-brigo l 2-7, Уругвай)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	св. фиол	округл.	откр.	нет	желт.	кр., ср.	
	7. Желтосемянные линии, выделенные из российских образцов, источников ЦМС															
382	л-2 из к-3528 (Шатилов-ский, Россия, Орловская обл., Шатиловская оп.ст.)		м	фиол.	св.кр.-фиол.	оч.св.кр.-фиол., край выгор., (Н) ж.-зел.	св. син.-фиол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	желт.	м., кр.	ферт. (П)
435	л-1-2 к-7779 (источник ЦМС,Россия,ВНИИМК)		м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	бел*	св. ор.	бел.	удл.-элл.	откр.	есть	желт.	м., кр.	*отогн.(П), ферт.(П)
	8. Линии с ослабленной, но не желтой окраской семян, выделенные из мировой коллекции ВИР															
121	л-1-1 к-6272 (L.Domi-nion, Ирландия Сев.)	*sfc1, fp1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол.	т. фиол	син.	гол.	гол.	элл.	колок.	нет	св.ж. кор.	ср.	

133

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
446	л-2-1 из к-1529 (Россия, Сев. Кавказ)		м	фиол.	син.	син.-фиол.	син-фиол	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	гол.	элл.	колок.	нет	св.ж. кор.	ср.	
403	л-1 из к-4016 (Pale blue, Нидерланды)		м	зел.	оч.оч. св.гол.	бел. с гол. отт.	оч.оч. св.гол.	бел.	гол.	оч.св гол.	элл.	откр.	есть	св.кр. кор.	ср.	
124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Ирландия Сев.)	*f ^{e}, sps1, fp1*	м	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол.	гол.	(Т) св.гол. у (П), (Ст) св. гол.	сер.	бел.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
360	л-1-1 из к-5836 (Крымский 250, Россия, Крымская ГСС)		м	фиол.	син.	гол., выгор. по центру, (Н)бел.	син.	бел*	же-лт.	бел.	элл.	откр.	есть	слаб. пятн.	м., кр.	*дл.и спир. изогн. (Т), стер. (П)
362	л-2 из к-6678 (Steppenlein, ФРГ)		д	св. фиол.	оч.св. гол.	оч.св.гол.	св. гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	пятн.	ср.	
333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, ФРГ)		д	св. фиол.	оч.св. гол.	оч.св.гол.	св. гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол.	сер.	бел.	элл.	откр.	нет	слаб. пятн.	ср.	
65	л-3 к-3178 (местный, Россия, Тверская губ.)	*ora1, sps1, fp1*	м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	св. ор.	гол.	элл.	колок.	нет	крапч.	ср.	
211	л-1 из и-588306 (Б-137, Литва, ЛитНИИЗ)	*ora1-2*	д	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	крапч.	ср.	
320	л-2-4 из к-7953 (Marschall (N2), США)	*N2*	м	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) бел., (Ст) св.гол.	св. ор.	бел.	округл.	откр.	есть	крапч.	ср., кр.	
	9. Желтосемянные линии, гомозиготные по гену *YSED1*, полученные в результате гибридизации															
499	л-1 (гк-2 х гк-159), Россия, СПб, ВИР	*YSED1, csb1*	д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
459	л-1 (гк-159 х гк-2), Россия, СПб, ВИР	*YSED1, csb1*	д	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	желт.	ср.	
нет	I_1 л-3 (гк-204 х гк-159), Россия,СПб,ВИР	*YSED1, CSB1,* Cyt^{s1}*, rfo6*	м	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) бел., (Ст) син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	желт.		
477	л-1 (гк-159 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f ^{e}, YSED1, csb1*	мд	св. фиол.	св.гол. с фиол. отт.	оч.св.гол.	гол.	(Т) св.гол. у (П), (Ст) оч. св. гол.	сер.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	
нет	I_4 л-1 (гк-65 х гк-159), Россия, СПб, ВИР	*ora1, YSED1, CSB1*	м	фиол.	син.	гол., ближе к син.	син.	гол.	св. ор.	син.	элл.	откр.	нет	желт.	ср.	(К) кон.
440	л-1 (гк-121 х гк-159), Россия, СПб, ВИР	*sfc1,YSED1, rs1, csb1*	м	фиол.	т.син.-фиол.	син.-фиол.	т.син-фиол	син.	гол.	син.	округл.	откр.	нет	желт.	ср.	
нет	л-1 (гк-391 х гк-392), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfbs1, YSED1, csb1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср.	*(Л) слож., гоф.
нет	I_3 л-1 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*wf1, YSED1, CSB1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	(К) цил.

134

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
нет	I_3 л-2 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*wf1, YSED1, CSB1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	св. фиол	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
нет	I_3 л-3 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1, CSB1,*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
нет	I_3 л-4 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1, CSB1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	ср.	
нет	I3 л-5 (гк-391 х гк-109), Россия,СПб,ВИР	*sfbs1, wf1, YSED1, CSB1*	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	округл.	откр.	есть	желт.	кр.	(К) кон.
нет	I_3 л-1 (гк-391 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sfbs1, YSED1, csb1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	желт.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.
нет	I_3 л-2 (гк-391 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sfbs1, YSED1, csb1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.

10. Желтосемянные линии, гомозиготные по гену *ysed2*, полученные в результате гибридизации

нет	л-1 (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, CSB1, sgh1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	укор.-элл.		есть	желт.	м., кр.	*(Л) сл.слож., сл.гоф., укор. (Т) и (Ст) дикий тип
нет	л-2 (гк-391 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfc3-2, sfbs1, ysed2, CSB1, sgh1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	укор.-элл.		есть	желт.	кр., ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф., укор. (Т) и (Ст) дикий тип
нет	л-2 (гк-132 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, csb1, sgh1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.	п/ сверн.	нет	т. желт.	м., кр.	*(Л)сл.слож.,сл.гоф. жасмин", укор. согнуты поперек
476	л-1 (гк-132 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, csb1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	укор.-элл.	сверн.	нет	т. желт.	м., ср.	*(Л)сл.слож.,сл.гоф. жасмин", укор. согнуты поперек
нет	I_4 л-1-2 (гк-173 х гк-53), Россия, СПб, ВИР	*pbc3, sfc3-2, ysed2, csb1*	м	зел.	св.гол.	бел. с гол.-фиол. отт., в дождьсв.гол.*	оч.св. гол.	(Т) гол., (Ст) т.гол.	св. ор.	св. гол.	удл.-элл.		нет	желт.	ср., кр.	*(Л) слож.,гоф., в хол.погоду (Л)укор., загнуты поперек
нет	I_1 л-1 (гк-210 х гк-173), Россия,СПб,ВИР	*ygp1, sfc3-2, ysed2, csb1*			т.кр.-фиол.	т.кр.-фиол.	кр.-фиол.	(Т) бел., (Ст)син.у осн.	гол.	фиол.			нет	желт.		(Раст) ж.-зел.
500	л-5 (гк-121 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*sfc1,rs1,ysed2, csb1, sgh1*	м	зел.	син.	син.-фиол.	син-фиол	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	желт.	ср.	
нет	I_4 л-1 (гк-65 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sfc3-2, ysed2, csb1*	м	фиол.	т.кр.-фиол.	кр.-фиол., (Н) бел.	т.кр-фиол	(Т)св.фиол. (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т. желт.	ср.	
нет	I_2 л-2 (гк-65 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sfc3-2, ysed2,csb1,sgh1*	м		т.кр.-фиол.	кр.-фиол., (Н) бел.	т.кр-фиол	(Т)оч.св.фи-ол.,(Ст)бел.	св.-ор.	бел.	округл.	откр.	нет	желт.	кр.	фиол. стебель и край листа

135

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
11. Линии со светло-желто-коричневыми или желтыми семенами, гомозиготные по гену *rs1*, полученные в результате гибридизации																
322	л-5 (гк-121 х гк-2), Россия, СПб, ВИР	*rs1*		фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	гол.	элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	
351	л-1 (гк-136 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*s1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.	колок.	нет	желт.	ср.	*(Л) слож.,гоф.
нет	л-1 (гк-132 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		нет	св.ж. кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.
нет	л-2 (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1, CSB1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		есть	св.ж. кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.
нет	л-1 (гк-391 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfbs1, sfc1, rs1, csb1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.		нет	св.ж. кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.
343	л-2 (гк-109 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*wf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	(К) кон., шар.
348	л-1 (гк-121 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, sfc1, rs1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	округл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	(К) цил., шар.
346	л-2 (гк-121 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол	(Т) св.гол. у (П), (Ст) син. у осн.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	
347	л-5 (гк-121 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sps1, sfc1*	м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол	(Т) св.гол. у (П), (Ст) син.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	
337	л-2 (гк-65 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*ora1, SPS1, sfc1, rs1,*	м	фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	фиол	(Т) св.гол. у (П),(Ст) син.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	нет	св.ж. кор.	ср.	
416	л-2 (гк-100 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	мд	фиол.	син.	син.-фиол.с кр. отт., (Н) бел.	син-фиол	(Т)син.-фиол. (Ст) гол.	гол.	гол.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж. кор.	ср.	
422	л-1 (гк-100 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	д	фиол.	син.	син.-фиол. с кр.отт., (Н) бел.	син-фиол	(Т) св.син.-фиол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж. кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.
417	л-3 (гк-121 х гк-100), Россия, СПб, ВИР	*sfc2, svf1, rs1*	мд	фиол.	син.	син.-фиол.	фиол	(Т) фиол., (Ст) св.гол.	гол.	гол.	удл.-элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	фиол. край листа, фиол. лист
нет	I_4 л-1 (гк-210 х (гк-281 х гк-121)),Россия,СПб,ВИР	*zeb1, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол.	т.син-фиол	(Т) син., (Ст) св.гол.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	м., ср.	(Раст) *zebrina*, (К) спл.
нет	л-2 (гк-281 х гк-121), Россия, СПб, ВИР	*zeb1, zeb2, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	син.-фиол.	син-фиол	син.	гол.	фиол.	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж. кор.	м.	(Раст) *zebrina*, (К) спл.
нет	I_2 л-3 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1, sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.	сверн.	нет	св.ж. кор.	ср.	*(Л)сл.слож.,сл.гоф., "кудрявый" стебель, (К) цил., шар.

136

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
нет	I_2 л-2 (гк-255 х гк-396), Россия,СПб,ВИР	*cs1, sfbs1, sfc1, rs1*	м	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	же-лт.	бел.	удл.-элл.	сверн		св.ж. кор.	ср.	*(Л) сл.слож., сл.гоф.
нет	л-4 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, sfc1, rs1*	д	зел.	син.	син.-фиол.	т.син-фиол	син.	гол.	фиол.	элл.	колок.	нет	св.ж. кор	ср.	(Раст) ж.-зел.
нет	I_4 л-1 (гк-255 х гк-210), Россия,СПб,ВИР	*ygp1, sfc1, rs1*	м	зел.	син.	син.-фиол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	(Раст) ж.-зел., фиол. стебель и край листа, (К) спл.
нет	I_4 л-2 (гк-255 х гк-210), Россия,СПб,ВИР	*ygp1, dlb3, sfc1, rs1*	м	фиол.	син.	св.син.-фиол., (Н) бел.	син.	(Т) син., (Ст) бел.	гол.	св. фиол.	элл.	откр.	нет	св.ж. кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
12. Линии с пятнистыми семенами, гомозиготные по гену *f*^{e}, полученные в результате гибридизации																
нет	I_2 л-1 (гк-124 х гк-208), Россия,СПб,ВИР	*pbc1, f*^{e}	м	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
нет	л-1 (гк-124 х гк-53), Россия, СПб, ВИР	*pbc3, f*^{e}	м	зел.	оч.св. гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	(Т)оч.св.гол., (СТ) бел.	же-лт.	бел.	элл.	колок.	нет	пятн.	ср.	
443	л-1 (гк-124 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, fe*	д	св. фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	сер.	бел.	элл.	колок.	есть	пятн.	ср.	
нет	л-2 (гк-1 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}*, dlb1*	д	св. фиол.	оч.св. гол.	оч.оч.св.гол. почти бел.	оч.св. гол.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	колок.	есть	пятн.	ср.	
414	л-1 (гк-72 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}*, dlb1*	дм	св. фиол.	оч.оч. св.гол.	оч.оч.св.гол. почти бел.	бел.	бел.	сер.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн.	ср.	
368	л-1 (гк-65 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}*, ora1*	мд	св. фиол.	оч.св. гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн., крапч	ср.	
369	л-2 (гк-65 х гк-124), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}*, ora1*	м	св. фиол.	оч.св. гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	оч.св.гол.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн., крапч	ср.	
371	л-4 (гк-124 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*f*^{e}*, ora1*	мд	св. фиол.	оч.св. гол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	пятн., крапч	ср.	
нет	I_1 л-2 (л-1 (гк-65хгк-124) х гк-397),Россия, ВИР	*dw1, f*^{e}*, ora1*	dw	св. фиол.	св.гол.	оч.св.гол.	оч.св. гол.	(Т) св.гол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	п/ сверн.		пятн., крапч	м., ?	карлик
13. Линии с крапчатыми семенами, гомозиготные по гену *ora1*, полученные в результате гибридизации																
389	л-2-1 (гк-121 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*ora1, sps1, sfc1*		фиол.	син.	син.-фиол., (Н) бел.	син-фиол	(Т) св.гол. у (П), (Ст)гол.	св. ор.	св. фиол.	элл.	откр.	нет	крапч.	ср.	
374	л-2 (гк-65 х гк-109), Россия, СПб, ВИР	*wf1, ora1*	д	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	крапч.	ср.	
370	л-3 (гк-109 х гк-65), Россия, СПб, ВИР	*wf1, ora1*	м	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	крапч.	ср.	
нет	I_1 л-1 (л-1 (гк-65хгк-124) х гк-397),Россия, ВИР	*dw1, ora1*	dw	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол. (Ст) бел.	св. ор.	бел.	элл.	п/ сверн.	нет	крапч.	м., ?	карлик

137

коричневосемянными формами, обычное при размножении суперэлиты. Еще один ген – *ysed2* «рецессивный желтый» сцеплен с геном синей окраски венчика с частотой кроссинговера 9%, пока недооценен в современной селекции, но был использован ранее. Вероятнее всего, он изначально присутствовал в местных сортах льна кудряша Эфиопии и Индии, которые в результате экспедиций или обмена были получены селекцентрами и включены в гибридизацию. Всего в генколлекции имеется 76 линий с желтыми семенами, выделенных из образцов мировой коллекции ВИР (см. табл. 10: 1, 14: 1-2, 16: 1-5).

Менее известна светло-желто-коричневая окраска семян. Она может быть как следствием плейотропного действия гена *pf1* (табл. 14: 2), так и контролироваться органоспецифическим геном *rs1* (табл. 16: 1, 2). В генколлекции ВИР имеется 4 таких линии, выделенные из образцов мировой коллекции ВИР. Еще 8 розовоцветковых линий имеют желто-коричневые, темно-коричневые, пятнистые желтые-темно-желто-коричневые и 2 – черные семена (см.табл. 14: 1-2).

Пять линий имеют семена оттенков зеленого цвета от желтой с зеленым оттенком, оливковых до зеленых (см. табл. 10: 1). Четыре линии, выделенные из 3 образцов мировой коллекции ВИР, имеют пятнистые семена и 3 – крапчатые.

Всего в генколлекции ВИР насчитывается 95 линий с измененной окраской семян, отобранные из мировой коллекции, большинство из селекционных образцов России, Нидерландов, Франции, Эфиопии, Индии, Австралии, Канады и США (рис. 20), в основном это межеумки. Есть линии, полученые из одного расщепляющегося образца. Все имеющиеся в генколлекции низколиноленовые линии (solin тип) имеют желтые семена.

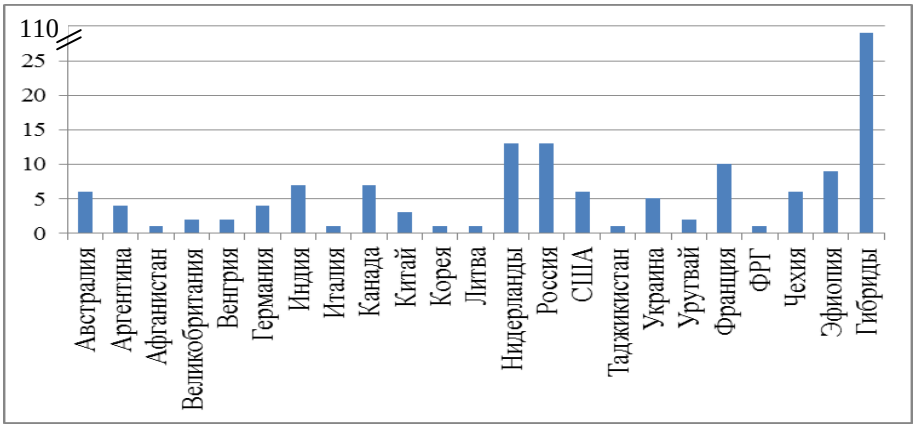


Рисунок 20 – Происхождение исходных образцов линий с измененной окраской семян генколлекции ВИР.

99 линий получено нами в результате гибридизации линий, обладающих измененным цветом семян с другими линиями, а затем отбора и последующего инцухта потомков (см. главу 3.3). У некоторых из них окраска контролируется несколькими генами желтосемянности. В группе представлено 17 гомозигот по гену *s1*, полученных от скрещивания одной из двух несущих этот ген линий, с 11 другими линиями, гомозиготами по 14 генам морфологических признаков (см.табл. 10: 8) и 30 гомозигот по гену *pf1*, отобранных от скрещивания одной из трех несущих этот ген линий, с 11 другими линиями, гомозиготами по 13 генам морфологических признаков (см.табл. 14: 3). В группу входят также 14 гомозигот по гену

YSED1, полученных от скрещивания одной из двух линий (гк-159, 391), несущих этот ген, с 7 другими линиями, гомозиготами по 13 генам морфологических признаков (табл. 16: 9), 9 гомозигот по гену *ysed2*, полученных от скрещивания линии гк-173, несущей этот ген, с 6 другими линиями, гомозиготами по 9 генам морфологических признаков (табл. 16: 10), 20 гомозигот по гену *rs1*, полученных от скрещивания одной из двух линий (гк-121, 255), несущих этот ген, с 10 другими линиями, гомозиготами по 12 генам морфологических признаков (табл. 16: 11), 9 гомозигот по гену f^e, полученных от скрещивания линии гк-124, несущей этот ген, с 7 другими линиями, гомозиготами по 7 генам морфологических признаков (табл. 16: 12), 3 гомозиготы по гену *ora1*, полученных от скрещивания линии гк-65, несущей этот ген, с 3 другими линиями, гомозиготами по 7 генам морфологических признаков (табл. 16: 13).

3.1.2. Полиморфизм окраски вегетативных органов у льна

Лен обладает незначительным полиморфизмом по цвету вегетативных органов. Различия в антоциановой окраске гипокотиля, стебля и листьев могут контролироваться органоспецифичными генами (см.табл. 13: 4), либо быть следствием плейотропного эффекта генов (см. табл. 10: 1-3), отвечающих за окраску и форму цветка и семян, либо реакцией растения на стресс (см. табл. 12: 2, 13: 1, 2, 4, 5).

В отличие от других культурных растений, у льна до последнего времени практически не было известно хлорофилл-дефектных форм, но сейчас в Запорожском национальном университете (Украина) под руководством В. А. Ляха идет активная работа по получению и изучению таких мутаций (Полякова и др., 2013; Ярцева, Лях, 2014, 2015) . Всего различными авторами описано не более 8 ядерных генов, контролирующих этот признак.

В генколлекции ВИР имеются 5 линий с измененной зеленой окраской, мутации 2 из которых получены К.Я. Бачялисом в ЛитНИИЗ, с помощью химического мутагенеза, 2 – в АГРИТЕКе (Чехия) и одна – спонтанный мутант (гк-281) в линии гк-2, отобранная в ВИРе (табл. 17: 1). Обе литовские линии и одна чешская (л-1 из к-8861) обладают желто-зеленым цветом растущих вегетативных органов, более зрелые части растения имеют окраску «дикого типа» – *Xanthoveriscens* (по Калам, Орав, 1974).

Гк-281 (*Viridoalbostriata* (по Калам, Орав, 1974)) имеет повышенную светочувствительность, что при ярком освещении приводит к карликовости, белой, со следами некроза, окраске растущих стебля и листьев. В таких условиях растения гибнут до цветения. При затенении размер растения увеличивается, появляется зеленая окраска стебля, у листьев – окраска *zebrina*, чередование продольных белых и зеленых полос. Цветки деформированные, мелкие, ярко-фиолетовые, площадь пластинки лепестка сокращена, тогда как число жилок не меняется; тычиночные нити и столбики синие. Коробочек практически не завязывается или появляются

Таблица 17 – Линии льна с измененной хлорофильной окраской всего растения

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска								Форма		(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц), (С)	Примечание
				(Раст)	(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)	(Л)	(Ц)				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1. Линии, выделенные из мировой коллекции ВИР																	
281	л-1-8 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	*zeb1, zeb2*	д	*zebrina*[1]	фиол.	син.	гол.*	син.	бел.	гол.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	м.	*(Л) оч.сл.сл., (К) спл. *viridoalbostriata*
210	л-1 из и-588294 (Б-125, хлорофильный мутант, Литва, ЛитНИИЗ)	*ygp1, dlb3*	д	ж.-зел.[2]	фиол.	гол.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	бел.	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	кр.-кор.	ср.	*Xanthovirescens*
473	л-1 из и-606307 (Б-200, хлорофильный мутант, Литва, ЛитНИИЗ)	*ygp2*	д	ж.-зел.[3]	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	фиол	элл.	колок	нет	кр.-кор.	ср.	*Xanthovirescens*
480	л-1 из и-612950 (AGT 907/07 Dihaploid, Чехия, Шумперк)		м	ж.-зел.[4], затем *zebrina*	фиол.	син.	св.гол.	т.гол.	(Т) бел., (Ст) син.	гол.	бел.	элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	дигаплоид, (К) спл., *Xanthoveriscens / viridoalbostriata*
нет	I_2 л-1 из к-8861 (Agt14/c3, 05x11056,Чехия,Шумперк)		м	ж.-зел.[2]	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) гол., (Ст) син.	гол.	св. фиол	элл.	колок	есть	желт.	кр., ?	*Xanthovirescens*
2. Линии, гомозиготы по гену *ygp1* (желто-зеленая окраска растущего растения), полученные в результате гибридизации																	
нет	I_3 л-1 (гк-210 х гк-392), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, s1, sfbs1*	м	ж.-зел.[2]	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср.	*(Л) сл.сл., сл.гоф., (К) цил., шар.,
нет	I_3 л-2 (гк-210 х гк-392), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, s1, sfbs1*	м	ж.-зел.[2]	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.		нет	желт.	ср.	(Л) сл.сл., сл.гоф.
нет	I_1 л-1 (гк-396 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, cs1, sfbs1, dlb3*	м	ж.-зел.[2]	зел.	бел.	бел.*	бел.	бел.	желт.	бел.	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	ср.	(Л) оч.сл.сл.,сл.гоф., "кудрявый" стебель
нет	I_4 л-2 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, dlb3, sfc1, rs1*	м	ж.-зел.[2]	фиол.	син.	св.син.-фиол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	св. фиол	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	
нет	л-4 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, sfc1, rs1*	д	ж.-зел.[2]	зел.	син.	син.-фиол.	т.син.-фиол.	син.	гол.	фиол	элл.	колок	нет	св.ж.-кор. - т. желт	ср.	
нет	I_4 л-1 (гк-255 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, sfc1, rs1*	м	ж.-зел.[2]	зел.	син.	син.-фиол.	син.	син.	гол.	фиол.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	ср.	(К) спл., фиол. стебль и край листа
нет	I_1 л-1 (гк-210 х гк-173), Россия, СПб, ВИР	*ygp1,sfc3-2, ysed2,csb1*	м	ж.-зел.[2]	зел.	т.кр-фиол	т.кр.-фиол.	кр.-фиол.	(Т) бел., (Ст)син.у осн.	гол.	фиол	округл	откр.	нет	желт.	кр.. ?	(К) цил., (С) удл.

140

Продолжение таблицы 17

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
нет	I_4 л-3 (гк-210 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, pf1, sfc1, rs1*	м	ж.-зел. [2]	фиол.	т. роз.	роз.	фиол.-роз.	син.	св. ор.	бел.	элл.	откр.	нет	т.ж.-кор.	ср.	
нет	л-1 (гк-210 х гк-255), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, pf1, sfc1, rs1*	д	ж.-зел. [2]	фиол.	т. роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св. ор.	бел.	элл.	колок	нет	т.ж.-кор.	ср.	(К) спл., шар.
	3. Линии, гомозиготы по генам *zeb1* и *zeb2* (окраска *zebrina*), полученные в результате гибридизации																
нет	л-2 (гк-281 х гк-121) Россия, СПб, ВИР	*zeb1,zeb2, sfc1, rs1*	м	*zeb-rina*[1]	фиол.	син.	син.-фиол.	син.-фиол.	син.	гол.	фиол	удл.-элл.	колок.	нет	св.ж.-кор.	м.	*(Л) оч.сл. сл., (К) спл.
нет	I_4 л-1 (гк-210 х (гк-281 х гк-121)),Россия,СПб,ВИР	*zeb1,zeb2?, sfc1, rs1*	м	*zeb-rina* [1]	фиол.	син.	син.-фиол.	т.син.-фиол.	(Т) син., (Ст)св.гол	гол.	бел.	элл.	откр.	нет	св.ж.-кор.	м., ср.	*(Л) оч.сл. сл., (К) спл.
	4. Линии, гомозиготы по генам *ygp1* и *ygp2* (желто-зеленая окраска растущего растения), полученные в результате гибридизации																
нет	I_1 л-1 (гк-210 х гк-473), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, ygp2, dlb3*	д	желт.[5]	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	оч.св. гол.	гол.	св. фиол	элл.	колок	нет	кр.-кор.	ср.	(К) спл.
нет	I_1 л-2 (гк-473 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1, ygp2, dlb3*	д	желт.[5]	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	син.	оч.св. гол.	гол.	св. фиол	элл.	колок	нет	кр.-кор.	ср.	(К) спл.

zebrina[1] – чередование продольных белых и зеленых полос. (Раст) с повышенной светочувствительностью: без затенения – карлики, белой, со следами некроза, окраске растущих стебля и листьев, гибнут до цветения. При затенении (Раст) выше, появляется зел. окр. стебля, у листьев – окраска *zebrina*, (Ц) деформ. мелкие, я.-фиол., (Т и Ст) синие, (К) нет или спл., (С) кр.-кор. мелкие. При сильном затенении (Раст) нормального размера, есть единичные белые полосы на листьях, (Ц, К, С) «дикого типа» (*viridoalbostriata*).

ж.-зел. [2] – желто-зеленая окраска растущего растения. семядоли, ювенильные листья ж.-зел., затем зеленеют (*Xanthoveriscens*).

ж.-зел. [3] – желто-зеленая окраска растущего растения. Семядоли, ювенильные листья ж.-зел., затем зеленеют, немного темнее гк-221 (*Xanthoveriscens*).

ж.-зел. [4] – светлее гк-221, семядоли, ювенильные листья ж.-зел., затем зеленеют, перед бутонизацией у листьев белая продольная полоса *(Xanthoveriscens / viridoalbostriata).*

желт. [5] – желтая окраска растущего (Раст), семядоли, ювенильные листья желтые, задержка роста появление незначительной зеленой окраски во время цветения, зеленеют во время налива коробочек.

141

мелкие, сплюснутые. Семена мелкие, красно-коричневые, щуплые, 1−3 вместо 10 в коробочке. При сильном затенении растение вырастает нормального размера, остаются только единичные белые полосы на листьях, цветок, коробочки и семена дикого типа.

Линия AGT 907/07 с хлорофильной мутацией получена в Чехии при дигаплоидизации. Из нее отобрана гк-480 (л-1 из и-612950). Линия, как и исходный образец, имеет желто-зеленые семядоли и ювенильные листья, которые потом зеленеют, перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы – *Xanthoveriscens / Viridoalbostriata* (по Калам, Орав, 1974).

Одна линия из Литвы (гк-201) и одна – из Чехии (гк-480) имеют также светло-голубой венчик, л-1 из к-8861 (Чехия) желтосемянная. Чешские линии имеют реснички на ложной перегородке коробочки, а литовские и российская – нет.

13 линий получено нами в результате гибридизации линий с измененной хлорофильной окраской с другими, а затем отбора и последующего инцухта потомков (см. главу 3.3). В этой группе 11 гомозигот по гену *ygp1* (растение желто-зеленое), отобранных в скрещиваниях гк-210 (Б-125, ЛитНИИЗ) с 5 другими линиями, гомозиготами по 8 генам морфологических признаков; 2 линии – гомозиготы по генам *zeb1* и *zeb2*(?) полученных от скрещивания гк-281 с 2 другими линиями – гомозиготами по 2 генам, а также 2 линии гомозиготы по двум генам хлорофильной окраски *ygp1* и *ygp2*, полученных от реципрокных скрещиваний гк-210 х гк-473. Линии, гомозиготные по генам *zeb1* и *zeb2* отбирались в основном на повышенную жизнеспособность и могут расти уже при слабом затенении.

3.1.3. Изменение формы стебля у льна

У льна известно два типа изменения формы стебля – истинная карликовость и «кудрявый стебель [curly stem]». Под истинной карликовостью подразумевается карликовость с моногенным контролем, проявляющемся в сильном укорочении междоузлий, в отличие от полигенного, известного для льна-кудряша (табл.18).

В 2006г. в коллекцию ВИР из Франции поступил мутант “Emezzi” сорта Новоторжский, полученный в результате химического мутагенеза совместно Т.А.Горшковой (КИББ, Казань), Ж-П. Труве, К.Морван (Франция). Исходный сорт – долгунец около метра высотой, тогда как мутант имеет высоту около 25 см, толстый стебель при том же количестве листьев, трубчатые цветки, укороченные тычиночные нити и плохую завязываемость семян. В исходной форме происходило выщепление «дикого типа» по размеру растения. Параллельно с закладкой линии, произведена гибридизация с контрастными по окраске венчика формами. На данный момент в ГК помимо исходной формы и линии из нее имеется 4 линии первого поколения инбридинга, гомозиготные по гену карликовости *dw1* и 7 генам, контролирующим морфологические признаки.

Другая линия Curly Agt1393 с идентифицированным геном *cs1* (curly stem 1) выведена в Чехии (Tejklova, 2002). Эта линия была также получена химическим мутагенезом и в ней продолжается выщепление «интересных» фенотипов, помимо «кудрявого стебля». Изначально

Таблица 18 – Линии льна с измененной формой стебля

Линия	Происхождение	Гены	Тип льна	Окраска								Деформ. (Л)	Форма		(Ресн)	Окраска (С)	Размер (Ц), (С)	Примечание
				(Раст)	(Г)	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(Рыл)		(Л)	(Ц)				
1. Линии карлики																		
397	EMS (EMS мутант из сорта (Ново)торжский, Франция, Руан)	*dw1, csb1*	dw	карлик	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т) син.*, (Ст) гол.	гол.	фиол	нет	элл.	сверн.	нет	кр.-кор.	оч. м., м	*укор. (Т),короткие м/у, стебель толстый, (К) спл., (С) округл.
нет	л-1 из гк-397 (EMS мутант из сорта (Ново)торжский, Франция, Руан)	*dw1, csb1*	dw	карлик	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	Т) син.*, (Ст) гол.	гол.	фиол	нет	элл.	сверн.	нет	кр.-кор.	оч. м., м.	*укор. (Т), короткие м/у, стебель толстый, (К) спл., (С) округл.
нет	I_1 л-1 (гк-109 х гк-397), Россия, СПб, ВИР	*dw1, wf1,csb1*	dw	карлик	фиол.	бел.	бел.	бел.	бел.	гол.	бел.	нет	элл.	п/ сверн.	нет	кр.-кор.	м., ср.	(Рыл) выше (П)
нет	I_1л-2 (л-1 (гк-65 х гк-124) х гк-397), Россия,СПб,ВИР	*dw1, f^e, ora1*	dw	карлик	св. фиол.	св. гол.	оч.св. гол.	оч.св гол.	(Т)св.гол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	п/ сверн.		пятн., крапч.	м., ?	(Рыл) выше (П)
нет	I_1л-1 (л-1 (гк-65 х гк-124) х гк-397), Россия,СПб,ВИР	*dw1, ora1,csb1*	dw	карлик	фиол.	син.	гол.	син.	(Т) гол., (Ст) бел.	св. ор.	бел.	нет	элл.	п/ сверн.	нет	крапч	м., ?	(Рыл) выше (П)
нет	I_1 л-2 (гк-255 х гк-397), Россия, СПб, ВИР	*dw1,pf1,sfc1 rs1,csb1*	dw	карлик	фиол.	т. роз.	роз.	фиол-роз.	бел.	св. ор.	бел.	нет	ок-ругл.	сверн.	нет	т.ж.-кор.	м., ср.	(К) спл., плох. зав-ть
2. Линии с «кудрявым» стеблем																		
396	л-1-1 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*sfbs1, cs1*	м	"куд-рявое"	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	сл.слож., сл. гоф., мятый	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	ср.	
409	л-3-2 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	"куд-рявое"	фиол.	син.	гол.	син.	син.	гол.	син	мятый	удл.-элл.	откр.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	(К) цил., (С) удл.
410	л-3-3-1 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	"куд-рявое"	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	(Т)оч.св.гол (Ст) бел.	гол.	фиол	мятый	удл.-элл.	откр.-разд.	нет	кр.-кор.	кр., ср.	
411	л-3-3-2 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	"куд-рявое"	фиол.	син.	оч.св.гол (Н) бел.	св. гол.	бел.*	сер.	бел.	мятый	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	кр.-кор.	кр., ср.	
412	л-3-4 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	"куд-рявое"	фиол.	син.	гол., (Н) бел.	син.	син.	гол.	син	складки, мятый	удл.-элл.	откр.-разд.	есть	желт.	кр., ср.	(С) удл.
нет	л-2 и-605311 (Agt1393/ 02, Чехия, Шумперк)	*cs1*	м	"куд-рявое"	фиол.	син.	св.гол., (Н) бел.	гол.	св.гол.	гол.	св. гол	сл.слож.,оч.сл. гоф., мятый	ок-ругл.	откр.	есть	кр.-кор.	ср.	(С) удл.
нет	I_1 л-1 (гк-396 х гк-210), Россия, СПб, ВИР	*ygp1,cs1, sfbs1,dlb3*	м	"куд-рявое"	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	оч.сл.слож., сл.гоф.	удл.-элл.		нет	кр.-кор.	ср.	(Раст) ж.-зел.
нет	I_2 л-3 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1,sfbs1, sfc1, rs1*	м	"куд-рявое"	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	сл.слож., сл. гоф.,	удл.-элл.	сверн.	нет	св.ж.-кор.	ср., ?	(К) цил., шар.
нет	I_2л-2 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1,sfbs1, sfc1, rs1*	м	"куд-рявое"	зел.	бел.	бел.	бел.	бел.	же-лт.	бел.	сл.слож., сл. гоф.,	удл.-элл.	сверн.		св.ж.-кор.	ср., ?	
нет	I_4 л-1 (гк-255 х гк-396), Россия, СПб, ВИР	*cs1, pf1, sfc1, rs1*	м	"куд-рявое"	фиол.	т. роз.	роз.	фиол. -роз.	гол.	св. ор.	бел.	нет	удл.-элл.	колок.	нет	т.ж.-кор.	ср.	

линия имела белый звездчатый цветок и красно-коричневые семена, из нее выщепилась линия с голубым венчиком, которая в свою очередь дала несколько мутантов с белым ноготком у лепестков, один из мутантов имел еще и желтые семена. В дополнение, один из мутантов выщепил форму с очень светло-голубым венчиком. Для каждой из «интересных» форм было получено 6 поколений инцухта с контролем по морфологическим признакам. Если расщепления не было, то линия принималась в генколлекцию, если было, то инцухт продолжался еще 6 лет. На данный момент в генколлекции ВИР имеется 6 родственных линий с «кудрявым стеблем», а также 4 линии первого поколения инбридинга из гибридов от скрещивания одной из них (гк-396) с двумя другими линиями-тестерами, различающимися по 6 генам окраски.

Эти линии сами по себе не имеют прикладного значения, но перспективны для фундаментальных исследований.

3.1.4. Общие закономерности сочетания признаков у льна

В генколлекции ВИР представлено широкое разнообразие по всем известным у льна признакам как для линий, выделенных из образцов мировой коллекции ВИР, так и гибридного происхождения.

Практически у всех групп по окраске венчика встречаются линии с белым ноготком. Отсутствие «выгорания» или градиента цвета у голубых лепестков объясняется предвзятостью оценки «дикого типа», а розовых – быстротой выгорания у всех линий. Деформация розовых лепестков невозможна, как вероятно и их удлиненно-эллиптическая форма; у светло-голубых и голубых цветков сильная деформация еще не найдена (табл. 19).

Ослабление окраски венчика, вероятно, всегда затрагивает тычиночные нити, но не всегда – столбики. Усиление окраски венчика может сказаться и на цвете как тычиночных нитей, так и столбиков. Окраска рылец слабо зависит от цвета лепестков, но у розовых цветков она всегда белая. Внутри каждой из групп есть закономерности совместного проявления окрасок венчика и пыльников и только у розовоцветковых – пыльники всегда светло-оранжевые (табл. 19).

Деформация тычиночных нитей часто связана со стерильностью пыльцы, что затрудняет поддержание линий, поэтому помимо выделенных из мировой коллекции ВИР линий, в генколлекцию включена лишь одна желтосемянная линия гибридного происхождения, хотя имелись гибриды с розовым или белым венчиком и стерильной пыльцой (табл. 19).

Во всех группах представлены практически все формы цветка, нет только свернутых у линий с белыми плоскими лепестками (табл. 19).

По размеру цветки и семена можно условно разделить на очень крупные, крупные, средние и мелкие. Абсолютные значения этой шкалы меняются в зависимости от места изучения и состава выборки. Цветки с деформированными лепестками найдены всех размеров, кроме очень крупных, а семена у них возможны любой величины от очень крупных до мелких

(табл. 10, 19). Среди линий с недеформированным венчиком внутри групп со светло-голубыми, голубыми, синими и фиолетовыми лепестками встречаются все возможные размеры цветка и семян, а внутри групп с белыми и розовыми – найдены только линии с крупными, средними или мелкими цветками и крупными или средними семенами (табл. 19).

Лен обладает полиморфизмом по форме коробочек, которые бывают шаровидно-сплюснутыми, шаровидными («дикий тип»), коническими и цилиндрическими (Изучение коллекции льна, 1988). Форма семян тоже различна. Они могут быть удлиненно-овальными,

Таблица 19 – Возможная окраска и форма всего растения, частей цветка, семян и коробочек для линий с различным цветом и деформацией лепестков

Признак	Окраска плоских лепестков					Деформированные лепестки
	бел.	св. гол.	гол.	син. или фиол.	роз.	
однородность окраски лепестков	однор.; (Б) св.гол., (Л) бел.	однор., выгор. с краю, край более темный, (Н) бел.	однор., (Н) бел.	однор.; выгор. весь, выгор. с краю, край б. светлый, (Н) бел., (Н) ж.-зел.	однор., (Н) бел.	однор.,выгор., край б. темный, (Н) бел., (Н) ж.-зел.
деформ. лепестков	нет или все типы	нет или ослабленная	нет или слабая	нет, звездчатость, мятость, сл. гофр.	не возможно	есть
форма лепестков	удл.-элл., элл.,округл.	удл.-элл., элл., округл.	удл.-элл., элл., округл.	удл.-элл., элл., округл.	элл., округл.	удл.-элл., укор.-элл., элл.,округл.
окраска (Т и Ст) «дикий тип» = син.	белая	светлее «дикого типа»(до белой); (Ст) синие	«дикий тип» или светлее (до белой)	«дикий тип» или светлее (до белой), фиол., т.фиол.	светлее «дикого типа» (до белой)	светлее «дикого типа» (до белой), фиол.
деформация (Т)	не включена в ГК ВИР	бывает	бывает	не обнар.	не включена в ГК ВИР	бывает
окраска (П)	гол., сер., св.ор., желт.	гол.,сер., св. ор., желт.	гол., св. ор.	гол., син., сер., св.ор.	св. ор.	желт., св. ор., сер., гол.
стер. (П)	не включена	бывает	бывает	не обнар.	не включена	бывает
окраска рылец	бел., гол., св.фиол.	бел., гол., св.фиол.,фиол.	бел., гол., св. фиол., фиол.	бел., гол., син., фиол.	бел.	бел., гол., син., св.фиол., фиол.
форма цветка	откр.-разд., откр., колок., п/сверн.	откр.-разд., откр., колок., п/сверн., сверн.	откр.-разд., откр., колок., п/сверн.,сверн	откр., колок., п/сверн., сверн.	откр.-разд., откр., колок., п/сверн., сверн.	откр.-разд., откр., колок., п/сверн., сверн.
размер цветка	кр., ср., м.	оч. кр., кр., ср., м.	оч. кр., кр., ср., м.	оч. кр., кр., ср., м.	кр., ср., м.	кр., ср., м.
окраска семян	кр.-кор., желт., т.ж.-кор., св.-ж.-кор., пятн.,крапч.	кр.-кор.,желт., крапч., пятн., пятн. и крапч.	кр.-кор., желт., крапч.	кр.-кор., желт. св. ж.-кор., крапч.	черн., т.ж.-кор., ж.-кор., св.-ж.-кор., желт., т.ж.-кор. с желт. пятн.	кр.-кор., т.ж.-кор., св.ж-кор., т.желт., желт.,желт.с зел. отт., зел., оливк., пятн.
размер семян	кр., ср.	оч. кр., кр., ср., м.	оч. кр., кр., ср., м.	оч. кр., кр., ср., м.	кр., ср.	оч. кр., кр., ср., м.
форма семян	овал., удл.-овал., округл.	овал., удл.-овал., округл.	овал., удл.-овал., округл.	овал., удл.-овал., округл.	овал., удл.-овал., округл.	овал., удл.-овал., округл.
форма коробочки	шар., кон., цил.	шар., кон., цил., спл.	шар., кон., цил., спл.	шар., кон., цил., спл.	шар., кон., цил., спл.	шар., кон., цил., спл.
(Ресн) у (К)	есть и нет	есть и нет	есть и нет	есть и нет	есть и нет	есть и нет
измененная хлороф. окр.	не создана	ж-зел.(исх.), желт.(гибр.)	ж-зел.(исх.), *zebrina* (исх.)	ж-зел.(гибр.), *zebrina* (гибр.)	ж-зел.(гибр.)	ж-зел.(гибр.)
«карлик»	гибр.	гибр.	исх., гибр.	не создана	гибр.	не создана
«кудрявый» стебель	не возможна	не возможна	не возможна	не возможна	гибр.	исх.

овальными («дикий тип») или округлыми, все эти формы представлены в каждой группе. Отклонение от «дикого типа» по обоим признакам у многих линий зависит от условий среды, и лишь у некоторых проявляется стабильно. Как правило, линии с цилиндрической или конической формами коробочки имеют удлиненно-овальные семена, а с шаровидной и шаровидно-сплюснутой – овальные или округлые, реже удлиненно-овальные (см.табл. 10-14, 19).

Во всех группах по окраске и форме венчика чаще всего встречаются шаровидные коробочки, но бывают цилиндрические и конические. Реже встречаются сплюснутые коробочки, а у белоцветковых линий такая форма не обнаружена совсем. Реснички на ложной перегородке коробочек – важный маркерный признак (Protocol for distinctness..., 2007), во всех группах есть линии, как с их наличием, так и отсутствием.

В ГК представлено широкое разнообразие по окраске семян. Желтосемянность встречается у всех групп, а «дикий тип» – красно-коричневые семена, у всех, кроме розовоцветковых. Ген розовой окраски *pf1* подавляет красный слой оболочки семян, поэтому они могут быть только различного оттенка желтого (и желто-коричневого) цвета, включая черный, известный только у них (табл. 14, 19). Зеленый оттенок семян тоже специфичен для небольшого числа линий внутри группы с деформированными лепестками (ген *s1-2*). Остальные цвета семян внутри групп достигнуты простой комбинаторикой генов окраски цветка и семян (см.табл. 10: 1; 19).

Измененная хлорофильная окраска была получена в результате искусственного и спонтанного мутагенеза. После гибридизации с другими линиями она легко передалась гибридам и поэтому уже есть в каждой группе по окраске, кроме «белых плоских» (см.табл.17, 19).

Мутация карликовости может быть использована для выявления закономерностей формирования высокостебельности. поэтому с использованием метода гибридизации начато создание интрогрессивных карликовых линий, несущих различные морфологические признаки. В частности цветки белыми светло-голубыми, голубыми и розовыми плоскими лепестками (см.табл.18:1; 19).

Мутация «кудрявый стебель» интересна для генанализа, но к сожалению она имеет плейотропный эффект на деформацию лепестков, поэтому у «кудрявого» растения возможны только розовые плоские цветки или другие, но только деформированные (см. табл. 18:2; 19). Ее последующее изучение поможет найти связь обеих типов деформаций (стебля и лепестков).

Дальнейшее изучение имеющегося широкого разнообразия МП и их возможных сочетаний в одном фенотипе поможет выявить механизмы их формирования, в частности уточнить конкретные пути биосинтеза пигментов, их транспорта и действие внутренних и внешних факторов, влияющих ни их визуальное проявление. Кроме того, анализ возможных сочетаний признаков дает материал для выявления общих биохимических и физиологических процессов, участвующих в их формировании. Эти знания необходимы также и для прогнозирования возможности создания фенотипов с заданными сочетаниями свойств.

3.2. Разнообразие линий генетической коллекции по хозяйственно ценным признакам и связь последних с морфологическими признаками

С первых этапов создания коллекции желательно разносторонне изучать линии, чтобы затем эффективно подбирать контрастные родительские формы для скрещиваний, по признакам «интереса», одинаковые – по нейтральным и максимально лучшие по хозяйственно ценным.

Линии генколлекции в процессе создания оценивали по продолжительности фаз вегетационного периода: всходы – цветение первого цветка (Т1), цветение первого цветка – созревание первой коробочки (Т2) и всходы – созревание первой коробочки (Т3), общей высоте растения (Но), длинам до первой коробочки (Н1k) и технической длине (Ht), вычисляли длину соцветия (inf = Но – Ht) (Павлов и др., 2007, Гаврилова и др., 2007, Brutch et al., 2008, Soret-Morvan et al., 2007, Чернова и др., 2007, Брач и др., 2011, 2012, Пороховинова, 2002; Пороховинова и др., 2002; Кугузова, Пороховинова, 2011). Так как погодные условия в 1995-2016гг. различались, данные выравнивали с использованием приведенного среднего к раннеспелому сорту-стандарту (к-7472, Призыв 81), который высевали каждый год (Брач, Пороховинова, 2011, Пороховинова и др., 2018). При выделении линий с экстремальными значениями признаков учитывались границы их интервалов по Международному классификатору СЭВ (1989) и значения сорта-стандарта (табл.20).

Таблица 20. Первичная статистика, градация количественных признаков (приведенные средние) и среднее у сорта-стандарта (к-7472, Призыв 81)

Значение / Признак		Но	Н1b	Ht	inf	Т1	Т2	Т3
Первичная статистика (N=363):	$x_{ср}\pm S_e$	68±1	59±1	47±1	21±0,2	43±0,2	36±0,3	78±0,3
	min	28	19	6	11	27	23	60
	max	107	98	85	36	65	55	103
	НСР	1	2	1	1	1	1	1
Градация признака:	очень низкое	<31	<28	<25	<11	<30	<26	<65
	низкое	31-41	28-38	25-30	11-13	30-36	26-29	65-70
	среднее	41-95	38-85	30-75	13-30	36-49	29-42	70-86
	высокое	95-100	85-90	75-80	30-35	49-52	42-45	86-91
	очень высокое	>100	>90	>80	>35	52	45	91
к-7472 (st)	$x_{ср}\pm S_e$	90±2	82±1	71±2	19±1	41±1	27±1	67±2

3.2.1. Разнообразие по высоте растения и продолжительности фаз вегетационного периода

Распределение всех изученных линий генетической коллекции по каждому из рассмотренных количественных признаков соответствует нормальному (рис. 21). Для большинства групп, выделенных ранее по морфологическим признакам (см.гл. 3.1) было показано, что практически в каждой из них наблюдался широкий полиморфизм по любому из количественных признаков.

Среди **линий с деформированными лепестками** встречаются как ультранизкие: гк-56 (л-4 из к-2417) и гк-184 (л-1 из к-2420) кудряши из Индии (Но; Н1k; Ht; inf 30; 25; 18; 12см), так и очень высокие долгунцы: I_3 л-2 гк-159 х гк-176 (105; 97; 85; 19см) и л-1 из гк-124 х гк-176 (95; 89; 74; 21см). По длине до первой коробочки и технической длине самые короткие, помимо первых, были л-2 гк-281 х гк-121, линии образцов из Пакистана гк-201 (л-1 из к-7022) и Индии гк-358 (л-1 из к-2417), гк-485 (л-8 из к-6615), гк-468 (л-4-2 из к-6615), гк-293 (л-1 из к-6756) [33-

36; 23-28 см, соответственно]. Самое короткое соцветие (11-13см) помимо гк-56 и 184 имели так же гк-67 (л-2 из к-4035, Канада), гк-103, гк-353 (л-10 гк-136 х гк-141) и л-2 гк-255 х гк-396, а наиболее длинное – 30-31 см было у гк-101 и гк-172 (л-1 из к-7771, Чехия) (прилож. 2).

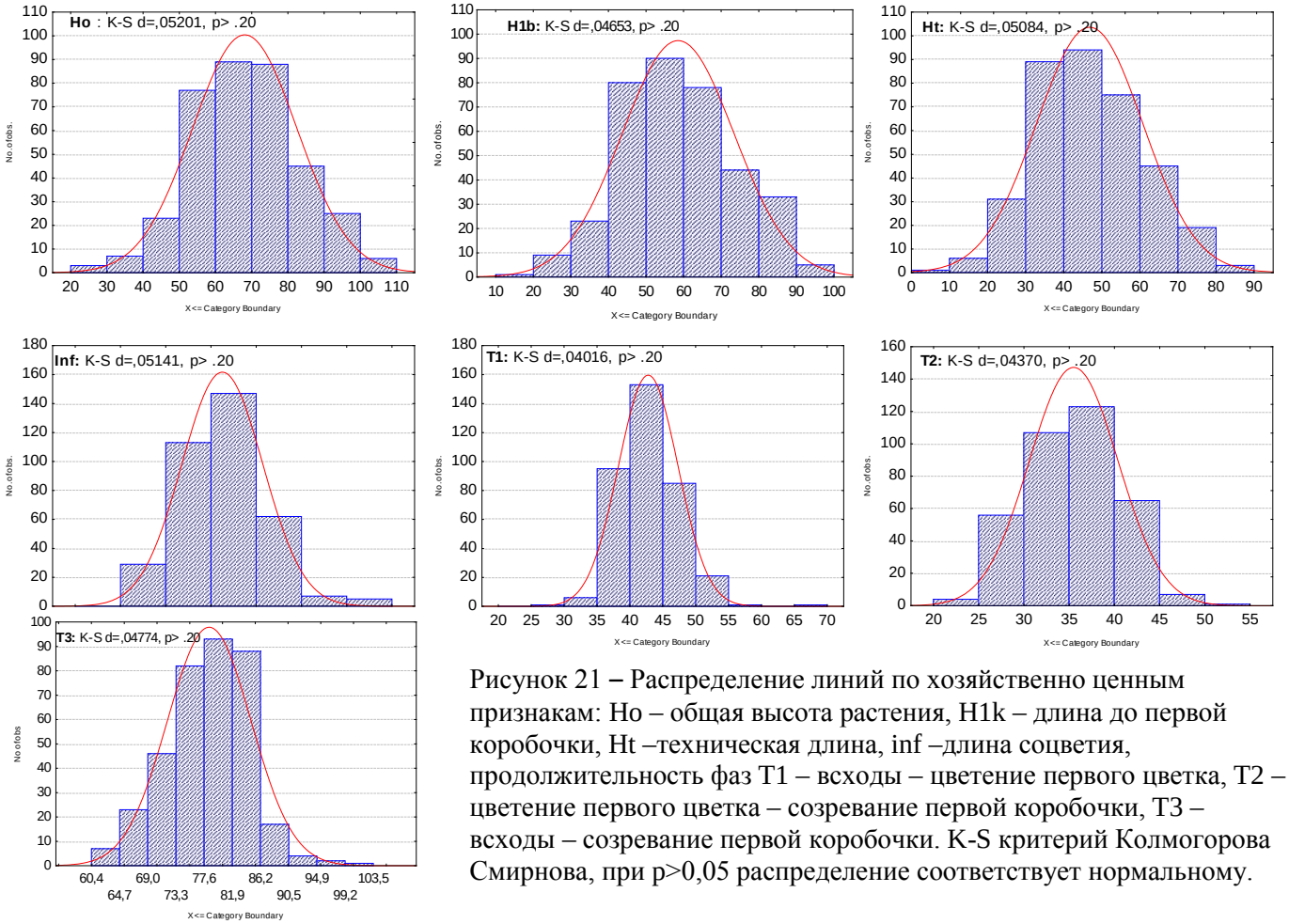


Рисунок 21 – Распределение линий по хозяйственно ценным признакам: Но – общая высота растения, H1k – длина до первой коробочки, Ht –техническая длина, inf –длина соцветия, продолжительность фаз Т1 – всходы – цветение первого цветка, Т2 – цветение первого цветка – созревание первой коробочки, Т3 – всходы – созревание первой коробочки. K-S критерий Колмогорова Смирнова, при p>0,05 распределение соответствует нормальному.

Среди линий с деформированными лепестками часто встречаются рано зацветающие (на 31-36 сутки). Все самые низкие линии оказались и самыми быстро зацветающими. Самыми раннецветущими были линии из Индии (гк-184, 358, 285), Пакистана (гк-201), Португалии (гк-185), Швеции (гк-174), и Беларуси (гк-53). Среди очень поздно зацветающих (на 49-52 сутки) оказались высокорослая линия I_3 л-2 гк-159 х гк-176, две линии с коротким соцветием – гк-67, 103, две новые линии – л-1 и л-2 из гк-391 х гк-65 и две линии с «кудрявым стеблем» из и-605311 (Чехия): л-3-4 (гк-412) и л-2 (-) (прилож.2).

Линии с деформированным венчиком, как правило, после цветения долго созревают, а раннее созревание встречается довольно редко. Среди последних гк-306 (л-2 из к-4580, Украина) и гк-187 (л-2 из к-3002, Индия) обладают обеими короткими фенофазами. Линии л-1 и л-2 из гк-391 х гк-65 имеют экстрадлинную первую составляющую вегетационного периода, а вторую – ультракороткую. Как правило, низкие кудряши и крупносемянные межеумки также долго созревают после раннего цветения (прилож. 2).

По быстрому созреванию (всходы - созревание первой коробочки 65-70 суток) выделились гк-53 (л-1-4 из к-1044, Беларусь), гк-8 (л-1 из к-255, Россия) гк-306 и 329 (л-2 и л-1

из к-4580, Украина), и гк-184 (л-1 из к-2420) и гк-187 (л-2 из к-3002), гк-358 (л-1 из к-2417) из Индии и гк-201 (л-1 из к-7022) из Пакистана. Наиболее поздними (86-91 суток) были гк-421 (л-1 из к-7643, Хесан-2 Корея), л-1 и л-2 из гк-391 х гк-173, л-3 из гк-176 х гк-173 (прилож. 2).

Среди линий с **белыми или светло-голубыми недеформированными лепестками** встречаются как ультранизкие: гк-57 (л-1-2 из к-2499), гк-283 (л-4 из к-1100), гк-484 (л-1-1-3 из к-6441) кудряши из Эфиопии или гк-482 (л-8 из к-1186) из Индии (Но; Н1k; Ht; inf – 32-39; 25-32; 18-22; 12-19см, соответственно) так и очень высокие долгунцы: л-2 гк-1 х гк-124 (103; 96; 78; 24см) и л-1 гк-124 х гк-176 (95; 89; 74; 21см). По длине до первой коробочки и технической самыми короткими, помимо перечисленных выше, были линии из образцов Пакистана гк-201 (л-1 из к-7022), Таджикистана гк-326, гк-481 (л-3, л-1-2 из к-435), Афганистана гк-302 (л-1 из к-1288) и Индии (л-3 из к-2417) по 34-36 и 23-27см, соответственно. Кроме них, очень короткий стебель до соцветия (27-29см) имели линии из образцов Узбекистана гк-193 (л-2 из к-4717), Пакистана гк-203 (л-1 из к-7026), Индии гк-186 (л-1 из к-3002) и Франции гк-336 (л-5 из к-7125) (прил. 2).

Ультракороткое соцветие (12 см) наблюдалось только у гк-482. Наиболее длинные соцветия (30-36 см) были у гк-172 (л-1 из к-7771, Чехия), гк-305 (л-2 из к-4037, Канада), гк-402 (л-1-8 из к-2499, Эфиопия), гк-492 (л-8 из к-7954, США) и гк-495 (л-8 из к-8019, Австралия) (прилож. 2).

Несколько самых низкорослых линий кудряшей оказались самыми быстро зацветающими (31-36 сутки, 336 и л-3 из к-2417), но были и типичные межеумки – гк-285 (л-1 из к-3263, Индия) и гк-374 (л-2 из гк-65 х гк-109). Гк-374, 336 и созревали быстрее всех (прилож. 2).

Гк-305, имеющая длинное соцветие, выделилась по повышенной продолжительности всех трех фаз вегетационного периода. Позднее цветение может приводить и к позднему созреванию, как например, для гк-310 (л-1 из 6068, Узбекистан), гк-474 (л-1 из и-612949, Чехия), гк-480 л-1 из и-612950, Чехия) и л-1 из к-7778 (Россия), но бывает и не столь критично у гк-495, гк-296 (л-1 из к-7951, Австралия), л-2 из и-605311 (Чехия), I_4 л-2 из гк-255 х гк-210 (прилож. 2).

Среди линий с осветленным венчиком очень много долгунцов с быстрым созреванием после цветения (на 26-29 день), обуславливающим общую скороспелость (65-70 суток). Среди них много гомозигот по генам f^e [родоначальник гк-124 (л-1 из к-6284, Сев. Ирландия), гк-333, гк-362 (л-1 и л-2 из к-6678, Германия)] или *dlb1* [родоначальник гк-1 (л-1 из к-30, Россия) или гк-72 (л-1 из к-4225, Россия)], как самих родительских линий, так и гибридов: гк-414 (л-1 из гк-72 х гк-124), л-2 из гк-1 х гк-124, гк-443 (л-1 из гк-124 х гк-109), гк-369 (л-2 из гк-65 х гк-124), гк-371 (л-4 из гк-124 х гк-65), гк-436 (л-1 из гк-124 х гк-141), гк-381 (л-2 из гк-1 х гк-2). Есть также линии, гомозиготные по гену *wf1*, такие как гк-41 (л-1-4 из к-867, Россия), гк-145 (л-2 из к-6936) или гк-357 (л-2 из гк-141 х гк-109) и гомозиготные по гену *dlb3* – гк-95 (л-3-1 из к-5642) (прил. 2).

Линии с долгим созреванием (42-45 суток) за исключением гк-305, гк-455 (л-1 из к-6417, Венгрия) и л-6 из и-620808 (Франция) крупносемянные: гк-299 (л-2 из к-300, Франция), гк-294,

(л-1 из к-7132, Марокко), гк-445 (л-5 из и-014071, Россия), гк-297 (л-1 из 558127, Германия), гк-429 (л-1 из и-606139, Украина), среди которых две линии со стерильностью – гк-327 (л-1 из к-3528, Россия) и гк-194 (л-1-1 из к-6017, Аргентина). Л-6 из и-620808, гк-305, 455 и 194 вообще позднеспелы (86-98 суток) (прилож. 2).

Среди **линий с голубыми недеформированными лепестками** есть одна ультранизкая – гк-334 (л-2 из к-7015, Тунис) [Ho; H1k; Ht; inf – 34; 24; 17; 12 см] и 5 очень высоких долгунцов: гк-154 (л-2 из к-7017, Бельгия), гк-160 (л-1-2 из к-7659, Германия), гибриды гк-499 (л-1 из гк-159 х гк-2), гк-459 (л-1 из гк-2 х гк-159) [95-107; 87-107; 75-85]. По длине до первой коробочки и технической самым коротким, помимо гк-334, был карлик (л-1 из гк-397, Франция), также имеющий и самое маленькое соцветие. Только очень короткий стебель до соцветия (30 см) имела гк-418 (л-1 из к-1184, Индия). По длине стебля до соцветия самыми высокими оказались гк-2 (л-1 из к-48, Россия) и гибриды с ней гк-354, 355, 373 (л-1, 2, 5 из гк-141 х гк-2) (прилож. 2).

Наиболее длинные соцветия (32-35 см) были у трех линий дифференциаторов ржавчины Г. Флора – гк-490 (л-8-1 из к-7949, США), гк-494 (л-8 из к-8018, Австралия), гк-502 (л-5 из к-8178, Австралия) и гк-286 (л-1 из к-4041, Нидерланды) (прилож. 2).

Гк-195 (л-2 из к-6017, Аргентина) быстрее других (на 35 день) переходила к цветению. По быстрому созреванию после цветения (25-29 суток) выделились гк-2 (л-1 из к-48, Россия) и гибриды с ней (гк-355, 373), гк-65 (л-3 из к-3178, Россия) и гибриды с ней (гк-341, 369, 371, л-1 и л-2 из гк-391 х гк-65, л-1 из гк-65 х гк-159), а также гк-473 (л-1 из и-606307, Литва), причем гк-1, 65, 369, 371 еще и скороспелые (прилож. 2).

Гк-393 (л-3 из и-595808, Канада) и I_2 л-1 из к-8861 (Чехия) имеют очень продолжительные все три фазы вегетационного периода. Высокорослая гк-160, родственная ей гк-159 (л-1-1 из к-7659, Германия), гк-387 (л-1 из и-099849, Колхидский, Грузия), а также гк-494 с крупным соцветием оказались наиболее поздно зацветающими. Позднее цветение часто приводит и к позднему созреванию, как например для гк-397 (EMS, Франция), или не столь значительно, как у гк-405 (л-1 из гк-6346, Италия), гк-479 (л-3-1 из к-3528, Россия), гк-359 (л-1 из к-4037, Канада), гк-366 (л-2 из к-8029, Румыния), гк-498 (л-3-2 из и-601679, Австралия) (прилож. 2).

Среди **линий с синими или фиолетовыми лепестками** есть как ультранизкие кудряши из Эфиопии гк-182 (л-3 из к-1195), гк-478 и гк-487 (л-1-2 и л-6 из к-6441), Индии гк-183 (л-1 из к-3263) [Ho; H1k; Ht: 30-41; 19-37; 6-27 см] так и 3 очень высоких долгунца: гк-295 (л-1 из к-7454, Франция), л-1 и л-4 из гк-255 х гк-210 [95-102; 85-91; 72-77]. По длине до первой коробочки и технической самыми низкими, помимо перечисленных, были гк-470 (л-2 из к-7080, Эфиопия), гк-465 (л-1 из к-6618, Индия), две линии *L.crepitans* из Португалии: гк-209 (л-2 из и-562348), гк-388 (л-1 из и-562343) и л-2 из гк-281 х гк-121 (прилож. 2).

Самые компактные соцветия были у линий с «кудрявым» стеблем: л-1 и л-2 из гк-255 х гк-396

и межеумков: гк-146 (л-1 из к-6988, Франция) гк-497 (л-1-2 из к-8354, Индия). Наиболее длинные (32 см) были у гк-101 (л-1-1-8 из к-5821, Венгрия) и гк-402 (л-1-8 из к-2499, Эфиопия) (прилож. 2).

Самая быстро зацветающая (на 27 день) в генколлекции гк-209, из других ранних (25-36 суток) низкорослая гк-189, гк-382 (л-2 из к-3528, Россия), гк-174 (л-1 из и-549589, Швеция). По быстрому созреванию после цветения (23-28 суток) выделились линии из Северной Ирландии гк-122 (л-3-2 из к-6272) и гк-200 (л-1 из к-6962), а также гк-324 (л-1 из и-528462, Швеция), л-1 из гк-159 х гк-255, причем последние две очень поздно зацветающие, а гк-324 еще и сильно позднеспелая (прилож. 2).

Экстремально высокие л-1 и л-4 из гк-255 х гк-210 оказались поздно зацветающими, также как родственные им л-1 и л-3 из гк-210 х гк-255. Позднее цветение линий л-1 из гк-159 х гк-255 и л-1 из гк-65 х гк-173 компенсировалось быстрым созреванием. Позднее цветение стало причиной позднеспелости для гк-207 (л-1 из к-7131, Марокко), гк-294 (л-1 из к-6298, Германия), гк-324 (л-1 из и-528462, Швеция), гк-256 (л-4 из гк-121 х гк-141). Все линии с долгим созреванием после цветения (42-45суток) оказались позднеспелыми (85-91день), среди них короткостебельные гк-189 и гк-388, а также гк-378 (л-1 из к-270, Россия), гк-301 (л-1 из к-5013, Украина) (прилож. 2).

Среди **линий с розовыми лепестками** по длине до первой коробочки и технической экстремально низкой была только I_3 л-1 из к-6048 – H1k; Ht: 35; 25 см, соответственно. Самое короткое соцветие у гк-353 (л-10 из гк-136 х гк-141) и линий с «кудрявым» стеблем л-1 и л-2 из гк-255 х гк-396. Наиболее высокорослыми по всем трем параметрам были гк-143 (л-1 из к-6917, Франция), л-2 из гк-124 х гк-176 и I_2 л-2 из (гк-159 х гк-176) (прилож. 2).

Среди розовоцветковых линий нет ни одной ультрараноцветущей. Раннеспелость гк-404 (л-6 из к-4042, Нидерланды), гк-436 (л-1 из гк-124 х гк141) и гк-356 (л-3 из гк-141 х гк-65) обуславливается ранним цветением и очень быстрым созреванием после него. Экстремально высокая гк-143 оказалась поздно зацветающей, также как гк-317 (л-1 из к-7385, США), гк-256 (л-4 из гк-121 х гк141), л-1 из гк-159 х гк-255, л-1 и л-3 из гк-210 х гк-255. Очень позднее цветение линий гк-143 и л-1 из гк-65 х гк-173 компенсировалось экстремально быстрым созреванием. Позднее цветение стало причиной позднеспелости для гк-317 и 256 (прилож. 2).

Среди **линий с деформированными тычиночными нитями** по длине до первой коробочки и технической экстремально короткой и раноцветущей была л-3 из к-2417 (Индия) – H1k; Ht; T1 34; 25 см, 35 сут., соответственно. Самую короткую техническую длину имели также гк-289 и гк-360 (л-1-2 и л-1-1 из к-5836, Россия), гк-479 (л-3-1 из к-3528, Россия). Экстремально быстро зацветающей была гк-195 (л-2 из к-6017, Аргентина), а сестринская ей гк-194 (л-1-1) была очень позднеспелой за счет фазы цветение-созревание. Линии гк-479, гк-327 (л-3-1, л-1 из к-3528, Россия) также долго созревали после цветения. Сильная позднеспелость у л-1 из к-7778 (Россия) была результатом позднего цветения (прилож. 2).

Среди **линий с измененным цветом семян** (табл. 21) самыми низкими были в основном

кудряши из Эфиопии и Индии, а высокими – долгунцы из Франции (гк-143) и Северной Ирландии (гк-124), а также гибриды с последним и другие. Среди ультраранних по разным фазам

Таблица 21 – Линии с измененной окраской семян, выделившиеся по хозяйственно ценным признакам

Линия	Происхождение	Признак			Линия	Происхождение	Признак		
Линии с минимальной высотой					**Линии с максимальной высотой**				
		Но	H1b	Ht			Но	H1b	Ht
283	л-4 к-1100 (Эфиопия)	*39 ± 2*	*32 ± 2*	*20 ± 2*	143	л-1 к-6917 (Франция)	**102 ± 6**	**96 ± 5**	**85 ± 4**
57	л-1-2 к-2499 (Эфиопия)	*36 ± 2*	*28 ± 0*	*20 ± 2*	124	л-1к-6284(Сев.Ирландия)	92 ± 4	**86 ± 4**	74 ± 2
487	л-1 к-6641 (Эфиопия)	*40 ± 2*	*26 ± 2*	*19 ± 3*	нет	л-2 из (гк-1 х гк-124)	**103 ± 3**	**96 ± 3**	**78 ± 3**
478	л-1-2 к-6441 (Эфиопия)	41 ± 3	*29 ± 2*	*20 ± 2*	нет	л-2 из (гк-124 х гк-176)	**95 ± 4**	**89 ± 3**	74 ± 2
471	л-2 к-7080 (Эфиопия)	45 ± 3	*34 ± 2*	*23 ± 2*	443	л-1 из (гк-124 х гк-109)	94 ± 5	**87 ± 4**	74 ± 3
485	л-8 к-6615 (Индия)	43 ± 2	*35 ± 2*	*27 ± 2*	нет	л-2 из (гк-159 х гк-176)	**105 ± 3**	**97 ± 5**	**85 ± 4**
465	л-1 к-6618 (Индия)	48 ± 5	*37 ± 4*	*27 ± 3*	499	л-1 из (гк-2 х гк-159)	**107 ± 2**	**98 ± 2**	**85 ± 2**
486	л-4-1-1 к-6615 (Индия)	48 ± 5	39 ± 4	*29 ± 3*	459	л-1 из (гк-159 х гк-2)	**95 ± 4**	**88 ± 3**	**78 ± 2**
нет	л-1 к-6048 (Таджикистан)	54 ± 1	*35 ± 2*	*25 ± 1*	нет	л-4 из (гк-255 х гк-210)	**95 ± 5**	84 ± 4	72 ± 4
360	л-1-1 к-5836 (Россия)	55 ± 2	42 ± 2	*29 ± 1*	нет	л-1 из (гк-255 х гк-210)	**102 ± 7**	**88 ± 5**	**75 ± 3**
нет	л-2 из (гк-281 х гк-121)	47 ± 4	*34 ± 4*	*26 ± 3*	***st***	***к-7472 (Беларусь)***	***90 ± 2***	***82 ± 1***	***71 ± 2***
Линии с экстремально коротким соцветием					**Линии с экстремально длинным соцветием**				
67	л-2 к-4035 (Канада)		*13 ± 2*		402	л-1-8 к-2499 (Эфиопия)		**32 ± 2**	
103	л-4 к-5896 (Нидерланды)		*13 ± 3*						
353	л-10 из (гк-136 х гк-141)		*13 ± 2*		***st***	***к-7472 (Беларусь)***		***19 ± 1***	
нет	л-2 из (гк-255 х гк-396)		*13 ± 6*						
нет	л-1 из (гк-255 х гк-396)		*12 ± 3*						
497	л-1-2 из к-8354 (Индия)		*12 ± 4*						
Ультраранние линии					**Экстремально позднеспелые линии**				
		T1	T2	T3			T1	T2	T3
382	л-2 из к-3528 (Россия)	*36 ± 2*	*36 ± 3*	71 ± 5	67	л-2 из к-4035 (Канада)	**50 ± 3**	36 ± 2	86 ± 5
8	л-1 из к-255 (Россия)	37 ± 2	30 ± 4	*68 ± 6*	103	л-4 к-5896 (Нидерланды)	**49 ± 4**	36 ± 2	85 ± 5
404	л-6 к-4042 (Нидерланды)	39 ± 1	*28 ± 1*	*68 ± 2*	421	л-1 из к-7643 (Корея)	47 ± 4	39 ± 3	**86 ± 2**
65	л-3 из к-3178 (Россия)	39 ± 1	*26 ± 2*	*65 ± 3*	159	л-1-1 к-7659 (Германия)	**49 ± 4**	33 ± 3	83 ± 6
374	л-2 из (гк-65 х гк-109)	*36 ± 0*	29 ± 2	*65 ± 2*	нет	л-2 из (гк-159 х гк-176)	**49 ± 0**	36 ± 5	85 ± 6
370	л-3 из (гк-109 х гк-65)	36 ± 1	33 ± 2	*69 ± 1*	292	л-1 из к-6298 (США)	**51 ± 2**	39 ± 4	**90 ± 3**
нет	л-1 из (гк-65 х гк-159)	45 ± 1	*28 ± 2*	73 ± 1	455	л-1 из к-6417 (Венгрия)	41 ± 1	**45 ± 1**	**87 ± 1**
341	л-2-2 из (гк-65 х гк-141)	42 ± 4	*29 ± 2*	71 ± 5	129	л-2 к-6392 (Нидерланды)	42 ± 3	**43 ± 2**	85 ± 5
356	л-3 из (гк-141 х гк-65)	39 ± 2	30 ± 2	*68 ± 3*	317	л-1 из к-7385 (США)	**50 ± 2**	42 ± 3	**92 ± 4**
124	л-1 к-6284 (Ирландия Сев.)	41 ± 1	*27 ± 0*	*68 ± 1*	464	л-1 из к-6882 (Россия)	45 ± 1	**44 ± 4**	**89 ± 3**
333	л-1 из к-6678 (Германия)	39 ± 2	*29 ± 1*	*68 ± 3*	161	л-1 к-7679 (Аргентина)	39 ± 2	**45 ± 5**	84 ± 7
362	л-2 из к-6678 (Германия)	40 ± 1	*27 ± 1*	*67 ± 2*	458	л-1 из к-7776 (Россия)	45 ± 1	41 ± 1	**86 ± 2**
368	л-1 из (гк-65 х гк-124)	38 ± 1	31 ± 2	*69 ± 2*	нет	л-1 из к-8861 (Чехия)	**53 ± 7**	**45 ± 7**	**98 ± 10**
369	л-2 из (гк-65 х гк-124)	37 ± 1	*25 ± 3*	*62 ± 3*	нет	л-2 из и-605311 (Чехия)	**50 ± 1**	35 ± 2	85 ± 2
371	л-4 из (гк-124 х гк-65)	37 ± 0	*24 ± 4*	*61 ± 4*	412	л-3-4 из и-605311 (Чехия)	**49 ± 1**	36 ± 2	85 ± 1
414	л-1 из (гк-72 х гк-124)	38 ± 2	*28 ± 2*	*66 ± 2*	474	л-1 из и-612949 (Чехия)	**53 ± 4**	41 ± 2	**94 ± 5**
443	л-1 из (гк-124 х гк-109)	40 ± 2	*27 ± 2*	*67 ± 0*	391	л-1-2 и-601679 (Австралия)	42 ± 1	**42 ± 2**	85 ± 2
нет	л-2 из (гк-1 х гк-124)	44 ± 1	*27 ± 2*	71 ± 1	498	л-3-2 и-601679 (Австралия)	45 ± 1	41 ± 3	**86 ± 3**
436	л-1 из (гк-124 х гк-141)	42 ± 1	*27 ± 1*	*69 ± 1*	441	л-4 и-601679 (Австралия)	41 ± 1	**44 ± 1**	85 ± 1
353	л-10 из (гк-136 х гк-141)	43 ± 4	*29 ± 2*	72 ± 5	нет	л-2 из (гк-391 х гк-173)	48 ± 1	40 ± 2	**88 ± 2**
176	л-1 из (гк-141 х гк-103)	42 ± 6	*29 ± 5*	71 ± 8	254	л-2 из (гк-121 х гк-141)	48 ± 3	40 ± 3	**88 ± 6**
357	л-2 из (гк-141 х гк-109)	45 ± 2	*28 ± 1*	73 ± 1	256	л-4 из (гк-121 х гк-141)	**52 ± 7**	40 ± 6	**92 ± 10**
345	л-1 из (гк-109 х гк-141)	36 ± 3	33 ± 2	*70 ± 5*	нет	л-1 из (гк-210 х гк-255)	**52 ± 4**	31 ± 6	83 ± 4
Компенсация позднего цветения ранним созреванием					нет	л-3 из (гк-210 х гк-255)	**49 ± 2**	29 ± 3	79 ± 2
143	л-1 из к-6917 (Франция)	**51 ± 4**	*28 ± 2*	79 ± 5	нет	л-1 из (гк-255 х гк-210)	**52 ± 4**	32 ± 6	84 ± 4
нет	л-1 из (гк-391 х гк-65)	**53 ± 6**	*28 ± 4*	81 ± 1	нет	л-2 из (гк-255 х гк-210)	**50 ± 2**	30 ± 3	80 ± 2
нет	л-2 из (гк-391 х гк-65)	**54 ± 6**	*27 ± 4*	81 ± 1	нет	л-4 из (гк-255 х гк-210)	**55 ± 3**	29 ± 2	84 ± 1
нет	л-1 из (гк-65 х гк-173)	**51 ± 3**	*29 ± 3*	80 ± 1					
нет	л-1 из (гк-159 х гк-255)	**53 ± 7**	*28 ± 5*	81 ± 1	***st***	***к-7472 (Беларусь)***	***41 ± 1***	***27 ± 1***	***67 ± 2***

вегетационного периода большинство составляли гибриды от скрещивания с гк-65 (Россия) или с гк-124. Очень позднеспелыми были несколько линий, гомозиготы по генам *s1* (гк-67, 103, 421?), *pf-ad* (гк-129, 161, 317?, 464?, 161?), несколько линий из Чехии, 3 из низколиноленового образца из Австралии и 3 гибрида с одной из них, а также 5 линий от скрещивания гк-210 с гк-255. В ряде случаев происходила компенсация очень позднего зацветания быстрым созреванием.

Среди **линий с измененной зеленой окраской растения** по длине до первой коробочки и технической экстремально низкой была только I_3 л-2 из гк-281 х гк-121 [H1k; Ht: 34; 26 см]. Наиболее высокорослыми по всем трем параметрам была л-1 из гк-255 х гк-210 [Ho; H1k; Ht: 102; 88; 75], а л-4 из гк-255 х гк-210 только по общей высоте – 95см (прилож. 2).

Л-1 из к-8861 (Чехия) экстремально позднеспела, причем за счет удлинения обеих фаз вегетации [T1; T2; T3: 53; 45; 98сут.]. Гк-480 (л-1 из и-612950, Чехия) и все 5 линий, полученных от реципрокных скрещиваний гк-210 с гк-255, оказались экстремально поздно зацветающими, а гк-480 из-за этого и суперпозднеспелой. Гк-473 (л-1 из и-606307, Литва) зацветает позднее стандарта, но компенсирует время за счет ультракороткой фазы цветение-созревание (прилож. 2).

Среди **линий с деформированным стеблем** по длине до первой коробочки экстремально коротким был карлик л-1 из гк-397 – 36см. Эта линия, а также «кудрявые» л-1 и л-2 из гк-255 х гк-396 имели самые компактные соцветия – 12-13см. Гк-409, 411, и 412 (л-3-2, л-3-3-2 и л-3-4 из и-605311, Чехия) очень поздно зацветали (на 49-50 сутки) (прилож. 2).

3.2.2. Связь высоты растения и продолжительности фаз вегетационного периода с морфологическими признаками

Для выявления связи морфологических и хозяйственно ценных признаков использовали базовую, непараметрическую (критерий U Манна-Уитни) и параметрическую (критерий t-Стьюдента) статистики. Тем же методом изучали влияние отдельных генов и родословной, которая известна для линий, активно использовавшихся в гибридизации, и их гомозиготных потомков, включенных в генколлекцию (Брач, Пороховинова, 2011; Пороховинова и др., 2018).

Этот анализ проводили для выборки из 363 линий генколлекции (прилож. 2), разделяя ее на два альтернативных класса по наличию или отсутствию качественного признака. Меньшая группа состояла из 5 и более линий, в большую – входили все остальные.

Было установлено, что **линии с деформированными лепестками** имеют незначительно, но достоверно более короткое соцветие, чем остальная часть генколлекции (табл. 22).

Линии, гомозиготные по гену *s1,* более высокие и позднее зацветают, причем эта закономерность сохраняется только для гибридов с участием гк-103, но не гк-136 (табл. 22).

Линии, гомозиготные по гену *sfbs1,* более низкие, с немного более компактным соцветием, но при этом достоверно не отличаются от других по технической длине. Эта закономерность ярко проявляется для гибридов с участием гк-396, и только для соцветия у гибридов с гк-391 (табл. 22).

Таблица 22 – Сравнение количественных признаков у линий, различающихся по деформации лепестков, генотипу и родословной по критериям U - Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак		Качественный признак						Критерий			
		Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
качественный	количественный	n	$x_{ср}$±Se	Сумма рангов	n	$x_{ср}$±Se	Сумма рангов	Z скорр.	p*	t	p
Различие по фенотипу											
венчик деформ.	inf	107	20 ± 0,4	17232	256	22 ± 0,3	48835	2,46	**0,01**	2,65	**0,01**
Различие по генотипу (линии, гомозиготы по генам морфологических признаков)											
s1	Ho	27	74 ± 2,2	6111	336	68 ± 0,8	59955	2,28	**0,02**	2,19	**0,03**
	H1b	27	66 ± 2,4	6382	336	58 ± 0,8	59684	2,80	**0,01**	2,73	**0,01**
	Ht	27	54 ± 2,3	6404	336	46 ± 0,8	59662	2,84	**0,01**	2,78	**0,01**
	T1	27	45 ± 0,7	6377	336	43 ± 0,2	59689	2,79	**0,01**	2,42	**0,02**
sfbs1	Ho	33	62 ± 1,3	4338	330	69 ± 0,8	61728	2,90	**0,004**	2,53	**0,01**
	H1b	33	53 ± 1,3	4691	330	59 ± 0,8	61375	2,29	**0,02**	2,17	**0,03**
	inf	33	20 ± 0,7	4626	330	21 ± 0,2	61440	2,40	**0,02**	2,25	**0,03**
svf1	Ho	6	82 ± 4,0	1726	357	68 ± 0,8	64340	2,49	**0,01**	2,36	**0,02**
	H1b	6	71 ± 4,0	1661	357	58 ± 0,8	64405	2,23	**0,03**	2,06	**0,04**
	Ht	6	57 ± 3,7	1624	357	47 ± 0,7	64442	2,09	**0,04**	1,88	*0,06*
pbc1	Ho	7	58 ± 3,5	701	356	68 ± 0,8	65365	2,08	**0,04**	1,90	*0,06*
pbc3		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
Различие по родословной (в родословной одна из линий генетической коллекции)											
гк-100	Ho	8	80 ± 3,1	2225	355	68 ± 0,8	63842	2,62	**0,01**	2,37	**0,02**
	H1b	8	69 ± 3,3	2087	355	58 ± 0,8	63980	2,15	**0,03**	1,92	*0,06*
	inf	8	25 ± 1,4	2217	355	21 ± 0,2	63850	2,59	**0,01**	2,61	**0,01**
гк-103	Ho	13	78 ± 4,0	3186	350	68 ± 0,8	62880	2,21	**0,03**	2,43	**0,02**
	H1b	13	70 ± 4,3	3279	350	58 ± 0,8	62787	2,46	**0,01**	2,73	**0,01**
	Ht	13	57 ± 4,2	3232	350	46 ± 0,7	62834	2,33	**0,02**	2,67	**0,01**
	T1	13	46 ± 1,0	3408	350	43 ± 0,2	62658	2,80	**0,01**	2,54	**0,01**
гк-132		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
гк-136		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
гк-391	inf	13	18 ± 0,7	1219	350	21 ± 0,2	64847	3,09	**0,002**	2,75	**0,01**
гк-396	Ho	5	53 ± 3,0	312	358	68 ± 0,8	65754	2,57	**0,01**	2,33	**0,02**
	H1b	5	47 ± 2,8	441	358	59 ± 0,8	65625	2,01	**0,04**	1,75	*0,08*
	inf	5	15 ± 1,3	207	358	21 ± 0,2	65859	3,02	**0,003**	3,16	**0,002**

*– p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет – его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

Линии, гомозиготы по гену *pbc1*, в среднем на 10 см ниже, чем в остальной выборке, а гомозиготы по гену *pbc3* достоверно не отличаются от остальных линий (табл. 22).

Линии, гомозиготы по гену *svf1,* значительно более высокие (Ho, H1b), что обусловлено донорскими свойствами гк-100 (*sfc2, svf1*) хорошо передающей эти признаки, т.к. гибриды с ней в среднем на 12 см выше остальных, в том числе за счет соцветия (табл. 22).

Для выявления влияния осветленной окраски венчика на хозяйственно ценные признаки были объединены выборки **линий со светло-голубыми лепестками и белыми цветками с голубыми пыльниками**, так как последний фенотип контролируется геном, в гетерозиготе дающим светло-голубой венчик. Установлено, что линии объединенной выборки незначительно, но достоверно более раннеспелы, чем остальная часть генколлекции (табл. 23).

Линии, гомозиготные по гену *wf1,* быстрее других созревают за счет укороченного

периода после цветения, возможно этим объясняется незначительно более короткое соцветие. Данная закономерность по фенофазам в слабой степени сохраняется для гибридов с участием гк-109 (*wf1*, л-3-2 из к-6099, Аргентина) (табл. 23). Ранее для гибридов F_2 нами была доказана связь гена *wf1* с ранним цветением (Пороховинова, 2000), но этими методами она не подтвердилась.

Все линии, кроме двух, гомозиготные по гену f^e, имеют в своей родословной гк-124 (f^e, л-1 из к-6284, Сев.Ирландия) и в среднем значительно выше (на 16-19 см) остальных по всем

Таблица 23 – Сравнение количественных признаков у линий, различающихся по белой, светло-голубой окраске лепестков, генотипу и родословной по критериям U - Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак		Качественный признак						Критерий			
качест-венный	количест-венный	Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
		n	$x_{ср}$±Se	Сумма рангов	n	$x_{ср}$±Se	Сумма рангов	Z скорр.	p*	t	p*
Различие по фенотипу											
венчик св.гол.	T1	108	42 ± 0,4	16634	255	43 ± 0,3	49432	3,31	**0,001**	2,94	**0,004**
плоский	T3	108	77 ± 0,7	16656	255	79 ± 0,4	49410	3,28	**0,001**	3,23	**0,001**
Различие по генотипу (линии, гомозиготы по генам морфологических признаков)											
wf1	inf	19	19 ± 0,8	2418	344	21 ± 0,2	63649	2,34	**0,02**	2,06	**0,04**
	T2	19	32 ± 0,9	2146	344	36 ± 0,3	63921	2,95	**0,003**	2,82	**0,01**
	T3	19	73 ± 1,1	1841	344	79 ± 0,3	64226	3,63	**0,0003**	3,48	**0,001**
f^e	Ho	12	84 ± 3,2	3504	351	68 ± 0,8	62562	3,69	**0,0002**	3,94	**0,0001**
	H1b	12	77 ± 3,3	3613	351	58 ± 0,8	62453	4,00	**0,0001**	4,41	**0,0000**
	Ht	12	63 ± 3,2	3569	351	46 ± 0,7	62497	3,87	**0,0001**	4,16	**0,0000**
	T1	12	40 ± 0,8	1441	351	43 ± 0,2	64625	2,08	**0,04**	1,80	*0,07*
	T2	12	28 ± 0,8	420	351	36 ± 0,3	65646	4,94	**0,0000**	5,51	**0,0000**
	T3	12	69 ± 1,3	470	351	79 ± 0,3	65596	4,80	**0,0000**	5,59	**0,0000**
dlb1	Ho	7	84 ± 4,1	2048	356	68 ± 0,8	64018	2,82	**0,005**	2,91	**0,004**
	H1b	7	76 ± 4,3	2094	356	58 ± 0,8	63972	2,98	**0,003**	3,15	**0,002**
	Ht	7	62 ± 3,5	2097	356	47 ± 0,7	63969	2,99	**0,003**	2,97	**0,003**
	T2	7	29 ± 1,1	280	356	36 ± 0,3	65786	3,62	**0,0003**	3,81	**0,0002**
	T3	7	70 ± 2,0	393	356	78 ± 0,3	65673	3,20	**0,001**	3,56	**0,0004**
dlb3		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
Различие по родословной (в родословной линия из генетической коллекции)											
гк-1	Ho	5	86 ± 5,4	1504	358	68 ± 0,8	64562	2,55	**0,01**	2,76	**0,01**
	H1b	5	78 ± 5,6	1539	358	58 ± 0,8	64527	2,70	**0,01**	2,99	**0,003**
	Ht	5	64 ± 4,6	1532	358	47 ± 0,7	64534	2,67	**0,01**	2,80	**0,01**
	T2	5	29 ± 1,5	252	358	36 ± 0,3	65814	2,82	**0,005**	2,95	**0,003**
	T3	5	72 ± 2,2	379	358	78 ± 0,3	65687	2,28	**0,02**	2,24	**0,03**
гк-109	T2	14	33 ± 0,9	1715	349	36 ± 0,3	64352	2,17	**0,03**	1,94	*0,05*
	T3	14	74 ± 1,3	1398	349	78 ± 0,3	64669	2,99	**0,003**	2,80	**0,01**
гк-124	Ho	12	84 ± 3,2	3504	351	68 ± 0,8	62562	3,69	**0,0002**	3,94	**0,0001**
	H1b	12	77 ± 3,3	3613	351	58 ± 0,8	62453	4,00	**0,0001**	4,41	**0,0000**
	Ht	12	63 ± 3,2	3569	351	46 ± 0,7	62497	3,87	**0,0001**	4,16	**0,0000**
	T1	12	40 ± 0,8	1441	351	43 ± 0,2	64625	2,08	**0,04**	1,80	*0,07*
	T2	12	28 ± 0,8	420	351	36 ± 0,3	65646	4,94	**0,0000**	5,51	**0,0000**
	T3	12	69 ± 1,3	470	351	79 ± 0,3	65596	4,80	**0,0000**	5,59	**0,0000**
гк-221	Ho	10	79 ± 5,6	2429	353	68 ± 0,8	63637	1,86	*0,06*	2,43	**0,02**
	H1b	10	68 ± 5,4	2411	353	58 ± 0,8	63655	1,81	*0,07*	2,08	**0,04**
	Ht	10	56 ± 5,0	2406	353	47 ± 0,7	63660	1,79	*0,07*	2,07	**0,04**
	T1	10	48 ± 1,5	2851	353	43 ± 0,2	63216	3,15	**0,002**	3,61	**0,0003**
	T2	10	31 ± 0,7	861	353	36 ± 0,3	65205	2,93	**0,003**	2,70	**0,01**

*– p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет – его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

трем измерениям. Они незначительно быстрее других зацветают и очень быстро созревают, что делает их ультраскороспелыми (на 10 суток раньше других) (табл. 23).

Линии, гомозиготы по гену *dlb1* в среднем значительно выше (на 15-18 см) остальных по всем трем измерениям и очень быстро созревают (на 8 суток раньше других). В большей степени этот эффект обуславливается скороспелой линией гк-1 (л-1 из к-30, Россия), хорошо передающей гибридам эти признаки (табл. 23).

Линии, гомозиготы по гену *dlb3,* не показали отличий от остальной выборки, возможно потому, что этот ген широко распространен во всем ареале произрастания льна. Однако, для одной из линий – гк-221 (*dlb3, ygp1*, л-1 из и-588294, Литва) было доказано значительное удлинение (на 5 суток) фазы всходы-цветение и такое же укорочение фазы цветение-созревание, что возможно обуславливается влиянием гена хлорофильной окраски *ygp1*, присутствующего в ней.

На примере линий с **голубой окраской венчика** можно наглядно проиллюстрировать конфликт корректного использования математического аппарата и биологической интерпретации полученных данных. Так, на репрезентативной выборке было установлено влияние голубой окраски венчика на удлинение периода всходы-цветение с вероятностью сходства групп 0,03 и 0,04. Имеет ли это смысл, если разница составляет один день? Только, если выборка ассиметрична, но тогда непараметрический критерий должен показать минимальную вероятность сходства, а этого нет. О влиянии окраски на продолжительность всего вегетационного периода тоже нужно рассуждать с большой осторожностью (табл. 24).

Все проще с линиями, в родословной которых была гк-2 (л-1 из к-48, Россия), которые превосходят остальную выборку по всем трем длинам на 25-27 см, и имеют период созревания после цветения на 17 суток короче, а созревают на 6 суток быстрее. Эта линия уже используется как донор скороспелости (Брач, 1990). Линии, в родословной которых была гк-159 (*YSED1*, л-1-1 из к-7659, Германия), превосходят остальную выборку по всем трем высотам в среднем на 22-24 см, в среднем на три дня позднее зацветают, но созревание проходит быстрее на 5 суток (табл. 24).

Голубые цветки часто имеют **светло-оранжевые пыльники**. Линии этого фенотипа в среднем немного более раннеспелы, что возможно обуславливается влиянием гена *ora1*, благодаря которому линии значительно быстрее созревают за счет укорочения фазы цветение-созревание. Большей частью это гибриды с участием гк-65 (*ora1*, л-3 из к-3178, Россия). Другие два гена не оказывают достоверного влияния на хозяйственно ценные признаки и снижают достоверность отличий группы «оранжевые пыльники» (табл. 24).

Линии с темной (синей или фиолетовой) окраской венчика не показали значимой связи своей окраски с хозяйственно ценными признаками, так как она контролируется множеством независимых генов и представлена практически во всем ареале возделывания льна (табл. 24).

Влияние генов *sfc3, sfc5, sfc6* на количественные признаки не выявлено. Линии,

гомозиготы по гену *sfc2*, значительно более высокие (Ho, H1b), что обусловлено донорскими свойствами гк-100 (*sfc2, svf1*) хорошо передающей эти признаки. Гибриды с ее участием в среднем на 12 см выше остальных, в том числе за счет соцветия. Выявлено достоверное (+2 дня), но не имеющее биологического смысла влияние гена *sfc1* и несущей его линии гк-121(л-1-1 из к-6272, Сев.Ирландия) на увеличение периода всходы-цветение. Участие в родословной гк-173 (*sfc3-2*, л-1 из и-548145, Германия) влияет на период всходы-цветение (+3 суток), так и всходы-созревание (+4 суток).

Таблица 24 – Сравнение количественных признаков у линий, различающихся по голубой, синей и фиолетовой окраске лепестков, измененной окраске пыльников, семян, генотипу и родословной по критериям U - Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак		Качественный признак						Критерий			
качест-венный	количес-твенный	Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
		n	$x_{ср}$±Se	Сумма рангов	n	$x_{ср}$±Se	Сумма рангов	Z скорр.	p*	t	p*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Различие по фенотипу											
венчик голубой плоский	inf	29	24 ± 1,0	6688	334	21 ± 0,2	59378	2,60	**0,01**	3,02	**0,003**
	T1	29	44 ± 0,8	6426	334	43 ± 0,2	59641	2,12	**0,03**	2,11	**0,04**
	T3	29	81 ± 1,2	6492	334	78 ± 0,3	59575	2,24	**0,03**	2,42	**0,02**
венчик син. или фиол.		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
пыльники св.оранжевые (без плейотр. генов)	inf	60	23 ± 0,5	12770	303	21 ± 0,3	53296	2,49	**0,01**	2,67	**0,01**
	T1	60	42 ± 0,6	9299	303	43 ± 0,3	56767	2,18	**0,03**	1,86	*0,06*
	T3	60	76 ± 0,8	8843	303	79 ± 0,4	57223	2,80	**0,01**	2,93	**0,004**
семена не кр.кор. («дикого типа»)	Ht	163	48 ± 1,0	31740	200	46 ± 1,0	34326	2,09	**0,04**	1,97	*0,05*
	T1	163	44 ± 0,3	34348	200	42 ± 0,3	31719	4,71	**0,0000**	4,52	**0,0000**
	T3	163	79 ± 0,5	32695	200	77 ± 0,5	33371	3,05	**0,002**	2,71	**0,01**
семена не кр.кор. («дикого типа»), гены без плейот-ропного действия	Ht	120	49 ± 1,3	23935	243	46 ± 0,9	42131	2,23	**0,03**	2,27	**0,02**
	inf	120	21 ± 0,3	19848	243	22 ± 0,3	46218	2,12	**0,03**	2,17	**0,03**
	T1	120	44 ± 0,4	24845	243	42 ± 0,3	41222	3,19	**0,001**	3,34	**0,001**
	T2	120	35 ± 0,4	19820	243	36 ± 0,3	46246	2,15	**0,03**	2,30	**0,02**
семена (+) желтые / (-) не желтые	inf	104	20 ± 0,4	16993	259	22 ± 0,3	49073	2,14	**0,03**	2,18	**0,03**
	T1	104	45 ± 0,4	24217	259	42 ± 0,3	41849	5,85	**0,000**	5,29	**0,0000**
	T2	104	37 ± 0,4	21542	259	35 ± 0,3	44524	2,89	**0,004**	2,69	**0,01**
	T3	104	81 ± 0,5	24346	259	77 ± 0,4	41720	5,99	**0,000**	5,97	**0,0000**
семена (+) желтые / (-) кр.кор.	inf	104	20 ± 0,4	13160	174	22 ± 0,4	25621	2,08	**0,04**	2,36	**0,02**
	T1	104	45 ± 0,4	18225	174	42 ± 0,4	20556	5,73	**0,000**	5,31	**0,0000**
	T3	104	81 ± 0,5	17297	174	78 ± 0,5	21484	4,30	**0,000**	4,40	**0,0000**
Различие по генотипу (линии, гомозиготы по генам морфологических признаков)											
sfc1	T1	31	45 ± 0,9	7049	332	43 ± 0,2	59018	2,52	**0,01**	2,76	**0,01**
sfc2	Ho	8	80 ± 3,1	2225	355	68 ± 0,8	63842	2,62	**0,01**	2,37	**0,02**
	H1b	8	69 ± 3,3	2087	355	58 ± 0,8	63980	2,15	**0,03**	1,92	*0,06*
	inf	8	25 ± 1,4	2217	355	21 ± 0,2	63850	2,59	**0,01**	2,61	**0,01**
sfc3		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
sfc5, sfc6		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
ora1	T2	19	31 ± 1,0	1725	344	36 ± 0,3	64341	3,89	**0,0001**	4,18	**0,0000**
	T3	19	73 ± 1,5	1968	344	79 ± 0,3	64098	3,35	**0,001**	3,86	**0,0001**
ora2		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
ora3		достоверного влияния на количественные признаки не обнаружено									
YSED1	Ht	25	54 ± 3,1	5581	338	46 ± 0,7	60485	2,04	**0,04**	2,56	**0,01**
	inf	25	19 ± 0,5	2876	338	21 ± 0,2	63190	3,31	**0,001**	2,85	**0,005**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	T1	25	45 ± 0,8	6121	338	43 ± 0,2	59945	3,10	**0,002**	3,07	**0,002**
ysed2	T1	13	46 ± 1,2	3481	350	43 ± 0,2	62585	3,00	**0,003**	2,86	**0,004**
	T3	13	83 ± 1,0	3500	350	78 ± 0,3	62566	3,05	**0,002**	2,79	**0,01**
rs1	T1	30	45 ± 0,8	7094	333	43 ± 0,2	58973	2,97	**0,003**	2,98	**0,003**
Различие по родословной (в родословной линия из генетической коллекции)											
гк-2	Ho	9	92 ± 2,8	3024	354	67 ± 0,7	63042	4,46	**0,0000**	5,25	**0,0000**
	H1b	9	85 ± 2,4	3088	354	58 ± 0,8	62978	4,66	**0,0000**	5,69	**0,0000**
	Ht	9	73 ± 2,6	3070	354	46 ± 0,7	62996	4,61	**0,0000**	5,85	**0,0000**
	T2	9	29 ± 0,9	448	354	36 ± 0,3	65618	3,83	**0,0001**	4,02	**0,0001**
	T3	9	72 ± 1,3	600	354	78 ± 0,3	65466	3,34	**0,001**	3,15	**0,002**
гк-65	H1b	23	64 ± 1,7	5256	340	58 ± 0,8	60810	2,20	**0,03**	1,76	*0,08*
	Ht	23	51 ± 1,8	5167	340	47 ± 0,8	60899	2,01	**0,04**	1,50	*0,13*
	T2	23	31 ± 0,8	1926	340	36 ± 0,3	64140	4,64	**0,0000**	4,93	**0,0000**
	T3	23	73 ± 1,3	2187	340	79 ± 0,3	63879	4,10	**0,0000**	4,53	**0,0000**
гк-100	Ho	8	80 ± 3,1	2225	355	68 ± 0,8	63842	2,62	**0,01**	2,37	**0,02**
	H1b	8	69 ± 3,3	2087	355	58 ± 0,8	63980	2,15	**0,03**	1,92	0,06
	inf	8	25 ± 1,4	2217	355	21 ± 0,2	63850	2,59	**0,01**	2,61	**0,01**
гк-121	T1	36	44 ± 0,8	7883	327	43 ± 0,2	58184	2,23	**0,03**	2,41	**0,02**
гк-159	Ho	9	90 ± 3,7	2885	354	68 ± 0,7	63181	4,01	**0,0001**	4,68	**0,0000**
	H1b	9	82 ± 3,8	2913	354	58 ± 0,8	63153	4,10	**0,0000**	4,93	**0,0000**
	Ht	9	70 ± 3,9	2938	354	46 ± 0,7	63128	4,18	**0,0000**	5,23	**0,0000**
	T1	9	47 ± 1,1	2524	354	43 ± 0,2	63542	2,85	**0,004**	2,68	**0,01**
	T2	9	31 ± 0,9	730	354	36 ± 0,3	65336	2,92	**0,003**	2,75	**0,01**
гк-173	T1	11	46 ± 1,3	2899	352	43 ± 0,2	63167	2,62	**0,01**	2,45	**0,01**
	T3	11	82 ± 1,0	2863	352	78 ± 0,3	63203	2,51	**0,01**	2,22	**0,03**

*– p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет – его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

Линии с розовыми лепестками незначительно, но достоверно более низкие по всем трем параметрам (Ho, H1b, Ht), чем остальная часть генколлекции (табл. 25). Однако, гомозиготы по гену *pf1* в состав которых в основном входят потомки от скрещивания гк-141, оказались на 13-15 см выше остальных по всем трем параметрам, а также незначительно, хотя и достоверно, позднее зацветающими, но быстрее созревающими после цветения. Потомки гибридов с линией гк-141, основным донором гена розовой окраски *pf1*, оказались в среднем на 15-17 см выше по всем трем высотам, также позднее зацветающими, но быстрее созревающими.

Наличие/отсутствие **ресничек на ложных перегородках коробочек** –важный маркерный признак. Диморфизм по нему есть в каждой из описанных нами групп. Известно сцепление гена *CSB1*, контролирующего их образование, с геном розовой окраски венчика (Comstock, 1970). Как правило, наличие ресничек свойственно масличному льну, а у долгунцов их нет. Линии «без ресничек» оказались в среднем более высокорослыми по всем трем параметрам, с более короткими периодами цветение-созревание и всходы-созревание, чем линии «с ресничками». Рецессивные гомозиготы по гену *csb1* были в среднем на 14-16 см выше, чем доминантные (табл. 25).

Было установлено, что **линии с деформированными тычиночными нитями** в среднем на 11-14 см ниже и медленнее созревают после цветения, чем остальная часть генколлекции (табл. 25). Ту же закономерность наблюдали, на выборке линий только со стерильными пыльниками.

Таблица 25 – Сравнение количественных признаков у линий, различающихся по розовой окраске лепестков, деформации тычиночных нитей, стерильности пыльцы, наличию ресничек на ложной перегородке коробочек, генотипу и родословной по критериям U - Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак		Качественный признак						Критерий			
качест-	количест-	Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
венный	венный	n	$x_{ср}$±Se	∑рангов	n	$x_{ср}$±Se	∑рангов	Zскорр.	p*	t	p
Различие по фенотипу											
венчик	Ho	54	73 ± 1,8	11616	309	67 ± 0,8	54450	2,51	**0,01**	2,79	**0,01**
розовый	H1b	54	64 ± 2,1	11643	309	58 ± 0,8	54423	2,55	**0,01**	2,93	**0,004**
плоский	Ht	54	52 ± 2,0	11638	309	46 ± 0,8	54428	2,54	**0,01**	2,90	**0,004**
тычиночные	Ho	21	58 ± 1,7	2085	342	69 ± 0,8	63982	3,72	**0,0002**	3,33	**0,001**
нити	H1b	21	47 ± 1,5	1879	342	59 ± 0,8	64188	4,16	**0,0000**	3,77	**0,0002**
деформи-	Ht	21	35 ± 1,4	1640	342	48 ± 0,8	64427	4,68	**0,0000**	4,15	**0,0000**
рованные	T1	21	41 ± 0,9	2844	342	43 ± 0,2	63223	2,10	**0,04**	1,88	*0,06*
	T2	21	39 ± 0,7	5410	342	35 ± 0,3	60657	3,40	**0,001**	3,24	**0,001**
пыльники	Ho	6	55 ± 2,7	433	357	68 ± 0,8	65633	2,59	**0,01**	2,25	**0,03**
стерильные	H1b	6	43 ± 2,5	372	357	59 ± 0,8	65694	2,82	**0,005**	2,53	**0,01**
	Ht	6	31 ± 1,6	286	357	47 ± 0,7	65780	3,16	**0,002**	2,79	**0,01**
	T2	6	40 ± 1,1	1744	357	35 ± 0,3	64322	2,56	**0,01**	2,38	**0,02**
реснички	Ho	148	65 ± 0,9	22256	187	70 ± 1,2	34025	2,96	**0,003**	2,68	**0,01**
на ложной	H1b	148	55 ± 1,0	21648	187	61 ± 1,2	34633	3,65	**0,0003**	3,48	**0,001**
перегородке	Ht	148	43 ± 0,9	21502	187	49 ± 1,1	34779	3,82	**0,0001**	3,85	**0,0001**
коробочек	inf	148	22 ± 0,4	27618	187	21 ± 0,3	28663	3,13	**0,002**	3,26	**0,001**
	T2	148	38 ± 0,4	31688	187	34 ± 0,3	24593	7,75	**0,0000**	8,28	**0,0000**
	T3	148	81 ± 0,5	30956	187	77 ± 0,4	25325	6,92	**0,0000**	7,10	**0,0000**
Различие по генотипу (линии, гомозиготы по генам морфологических признаков)											
pf1	Ho	34	80 ± 2,0	9090	329	67 ± 0,8	56976	4,98	**0,0000**	5,04	**0,0000**
	H1b	34	72 ± 2,1	9322	329	57 ± 0,8	56744	5,38	**0,0000**	5,71	**0,0000**
	Ht	34	59 ± 2,0	9329	329	46 ± 0,7	56737	5,39	**0,0000**	5,71	**0,0000**
	T1	34	45 ± 0,8	7767	329	43 ± 0,2	58299	2,71	**0,01**	2,73	**0,01**
	T2	34	32 ± 0,8	3877	329	36 ± 0,3	62189	3,97	**0,0001**	3,91	**0,0001**
CSB1	Ho	16	66 ± 2,3	188	17	81 ± 3,5	373	3,03	**0,002**	3,50	**0,001**
	H1b	16	57 ± 2,2	185	17	73 ± 3,5	376	3,13	**0,002**	3,62	**0,001**
	Ht	16	47 ± 2,0	190	17	61 ± 3,5	371	2,95	**0,003**	3,61	**0,001**
Различие по родословной (в родословной линия из генетической коллекции)											
гк-141	Ho	37	82 ± 2,1	10329	326	67 ± 0,8	55737	5,94	**0,0000**	6,35	**0,0000**
	H1b	37	74 ± 2,0	10658	326	57 ± 0,8	55408	6,49	**0,0000**	7,19	**0,0000**
	Ht	37	62 ± 1,8	10669	326	45 ± 0,7	55397	6,51	**0,0000**	7,21	**0,0000**
	T1	37	45 ± 0,7	8907	326	42 ± 0,2	57159	3,59	**0,0003**	3,57	**0,0004**
	T2	37	32 ± 0,6	3711	326	36 ± 0,3	62355	5,00	**0,0000**	4,92	**0,0000**

*– p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет – его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

При изучении **линий с измененным цветом семян** показано, что достоверные различия по технической длине, продолжительности фаз всходы-цветение и всходы-созревание для контрастных классов семена «дикого типа» / «не дикого типа» не имеют биологического смысла, так как разница не перекрывает стандартные ошибки. Достоверны, но незначительны, различия между контрастными классами семена «желтые» / «не желтые», семена «желтые» / «дикого типа» по продолжительности фаз всходы-цветение и всходы-созревание (табл. 24).

Линии, гомозиготные по доминантному гену желтосемянности *YSED1*, в среднем на 8 см выше остальных. Вероятно, это следствие скрещиваний с гк-159 (*YSED1*, л-1-1 из к-7659,

Германия), гибриды с которой превосходят остальную выборку по всем трем высотам в среднем на 22-24 см, на трое суток позднее зацветают, но созревание проходит быстрее на 5 суток.

Линии, гомозиготные по рецессивному гену желтосемянности *ysed2*, в среднем на 3 суток позже зацветают и на 6 – позже созревают. Возможно, это следствие участия в родословной линии гк-173 (*ysed2*, л-1 из и-548145, Германия), влияющей на оба периода вегетации (табл. 24).

Линии, гомозиготные по гену *ora1*, контролирующему **светло-оранжевую окраску пыльников и крапчатость семян,** в среднем немного более раннеспелы (на 6 суток), за счет укорочения фазы цветение-созревание (-4 суток). Большей частью это гибриды с участием гк-65 (*ora1*, л-3 из к-3178, Россия), которые показали ту же закономерность (табл. 24).

Линии с измененной хлорофильной окраской (табл. 26) достоверно позднее зацветают,

Таблица 26 – Сравнение количественных признаков у линий, различающихся по хлорофильной окраске растения, форме стебля, контролирующих их генов и родословной линий, несущих их по критериям U - Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак		Качественный признак						Критерий			
качественный	количественный	Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
		n	$x_{ср}$±Se	∑рангов	n	$x_{ср}$±Se	∑рангов	Zскорр.	p*	t	p
Различие по фенотипу											
измененная	Ho	14	76 ± 4,7	3158	349	68 ± 0,8	62908	1,58	*0,11*	2,08	**0,04**
хлорофильная	T1	14	48 ± 1,1	4119	349	43 ± 0,2	61948	4,08	**0,0000**	4,60	**0,0000**
окраска	T2	14	33 ± 1,2	1599	349	36 ± 0,3	64467	2,47	**0,01**	2,17	**0,03**
измененная	Ho	11	55 ± 2,1	870	352	68 ± 0,8	65196	3,30	**0,001**	3,03	**0,003**
форма стебля	H1b	11	48 ± 1,9	1077	352	59 ± 0,8	64989	2,70	**0,01**	2,43	**0,02**
	Ht	11	39 ± 1,6	1268	352	47 ± 0,8	64798	2,14	**0,03**	1,89	*0,06*
	inf	11	16 ± 1,2	737	352	21 ± 0,2	65329	3,69	**0,0002**	3,85	**0,0001**
	T1	11	46 ± 0,7	3116	352	43 ± 0,2	62950	3,25	**0,001**	2,72	**0,01**
	T3	11	83 ± 0,8	2965	352	78 ± 0,3	63101	2,81	**0,005**	2,36	**0,02**
Различие по генотипу (линии, гомозиготы по генам морфологических признаков)											
ygp1	Ho	9	81 ± 5,7	2337	354	68 ± 0,8	63729	2,25	**0,02**	2,79	**0,01**
	H1b	9	71 ± 5,1	2369	354	58 ± 0,8	63697	2,35	**0,02**	2,58	**0,01**
	Ht	9	58 ± 4,8	2352	354	47 ± 0,7	63714	2,30	**0,02**	2,54	**0,01**
	T1	9	49 ± 1,4	2730	354	43 ± 0,2	63336	3,51	**0,0004**	3,98	**0,0001**
	T2	9	31 ± 0,6	699	354	36 ± 0,3	65367	3,02	**0,003**	2,79	**0,01**
cs1	Ho	10	57 ± 1,9	855	353	68 ± 0,8	65211	2,95	**0,003**	2,59	**0,01**
	H1b	10	49 ± 1,7	1055	353	59 ± 0,8	65011	2,34	**0,02**	2,05	**0,04**
	inf	10	17 ± 1,2	735	353	21 ± 0,2	65331	3,32	**0,001**	3,31	**0,001**
	T1	10	47 ± 0,6	2918	353	43 ± 0,2	63148	3,36	**0,001**	2,84	**0,005**
	T2	10	83 ± 0,6	2829	353	78 ± 0,3	63237	3,08	**0,002**	2,57	**0,01**
Различие по родословной (в родословной линия из генетической коллекции)											
гк-221	Ho	10	79 ± 5,6	2429	353	68 ± 0,8	63637	1,86	*0,06*	2,43	**0,02**
	H1b	10	68 ± 5,4	2411	353	58 ± 0,8	63655	1,81	*0,07*	2,08	**0,04**
	Ht	10	56 ± 5,0	2406	353	47 ± 0,7	63660	1,79	*0,07*	2,07	**0,04**
	T1	10	48 ± 1,5	2851	353	43 ± 0,2	63216	3,15	**0,002**	3,61	**0,0003**
	T2	10	31 ± 0,7	861	353	36 ± 0,3	65205	2,93	**0,003**	2,70	**0,01**
гк-396	Ho	5	53 ± 3,0	312	358	68 ± 0,8	65754	2,57	**0,01**	2,33	**0,02**
	H1b	5	47 ± 2,8	441	358	59 ± 0,8	65625	2,01	**0,04**	1,75	*0,08*
	inf	5	15 ± 1,3	207	358	21 ± 0,2	65859	3,02	**0,003**	3,16	**0,002**

*– p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет – его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

в среднем на 5 суток, и незначительно, но достоверно быстрее созревают после цветения (на 3 дня). Гомозиготы по гену *ygp1* – потомки от скрещивания с гк-221, оказались на 11-13 см выше остальных по всем трем параметрам, в среднем на 6 суток позднее зацветающими, но быстрее созревающими после цветения. У гибридов с линией гк-221 (часть не несет ген *ygp1*) были аналогичные закономерности по продолжительности фаз вегетационнного периода, однако примерно те же различия по высотам оказались недостоверны по критерию U Манна-Уитни.

Линии с измененной формой стебля достоверно выше остальных (в среднем на 11-13 см) по общей высоте и высоте до первой коробочки, более позднеспелы за счет позднего цветения (на 3 и 5 суток) (табл. 26). Гомозиготы по гену *cs1* в состав которых входят «выщепенцы» из Agt1393, оказались достоверно на 10-11 см ниже остальных по общей высоте и высоте до первой коробочки, с более коротким (на 4 см) соцветием, в среднем на 4 суток позднее зацветающими, и позднеспелее на 5 суток. Гибриды с линией гк-396 в среднем на 15см ниже остальных и имели на 6 см более короткое соцветие.

Выявленные в этой главе закономерности могут не отражать прямое влияние генов на проявление хозяйственно ценных признаков, а быть следствием влияния других генов родительских линий их бессознательного совместного отбора или сцепления.

3.2.3. Заключение

Среди изученных линий 53 выделились по одному или нескольким хозяйственно ценным признакам. Часть из них была включена в гибридизацию, включая гк-124 и гк-65 выделившихся по продолжительности фаз цветение-созревание и всходы-созревание, ставшие родоначальниками 6 и 5 ультра скороспелых линий, соответственно. Гк-1, 2, 124, 159, 176 и 210, не будучи сами экстремально высокими, стали родоначальниками одних из самых высоких линий.

Выявленные с помощью критерия U Манна-Уитни достоверные различия по родословной, подтвердили донорские свойства по признакам быстрого созревания и общей скороспелости гк-65 и 124; высоты растения – гк-1, 2, 124, 159 и 210, а также гк-141 – родоначальницы гк-176. Этот критерий также показал перспективность использования в селекции на скороспелость гк-1 и гк-2.

Проведенные исследования выявили широкое разнообразие хозяйственно ценных признаков и их сочетаний у линий генетической коллекции. Генколлекция предоставляет возможности подбора как исходного материала для селекции, так и контрастных фенотипов для генетических исследований. Доказанное отсутствие каких-либо связей между конкретными морфологическими (фиолетовый венчик, светло-оранжевые пыльники и др.) и хозяйственно ценными признаками позволит использовать легко определяемые маркеры для идентификации новых сортов. С другой стороны, наличие подобной связи может помочь при отборе перспективных генотипов из гибридных популяций, при создании генетических карт и поиске возможных общих биохимических или физиологических механизмов формирования признаков.

3.3. Генетический контроль морфологических признаков льна

Исследование посвящено идентификации, систематизации и изучению взаимодействия генов морфологических признаков льна классическим генетическим анализом.

У льна «дикий тип» растения имеет фиолетовый гипокотиль; прямой зеленый стебель с длиной междоузлия около 1 см; зеленые однотонные листья; недеформированный голубой венчик (в бутоне синий); синие жилки лепестка, тычиночные нити и столбики; голубые пыльники; красно-коричневые семена. Коробочки без ресничек на ложной перегородке. В рамках настоящей работы было определено наследование генов, контролирующих один или несколько из перечисленных признаков. Для удобства восприятия мы разделили изученные гены по их фенотипическому проявлению, сначала гены, не затрагивающие размер растения, от наиболее «глобальных» изменений «дикого типа» до незначительных, затем гены, изменяющие хлорофильную окраску и форму стебля, и наконец, гены, контролирующие восстановление фертильности при ЦМС. После описания каждой из групп генов, рассмотрены их взаимодействия с предыдущими. Фотографии линий, несущих мутантные аллели представлены в приложении 4.

Идентифицированным генам были присвоены новые названия, так как фенотипы линий коллекции ВИР отличаются от описанных ранее вследствие иных генотипа, среды выращивания, субъективизма их описания. Исключение составили гены, контролирующие сходные признаки, описанные в тех же линиях (образцах), что и ранее опубликованные.

После предложенной нами аббревиатуры в квадратных скобках указан аналог гена по классификации F. Plonka (Dubois, Harborne, 1975; Dubois et al., 1979; Plonka, 1951, 1956, 1971; Plonka et al., 1968). В других случаях указана ссылка на классификацию. Если аллели идентифицированы у одной линии, использовано обозначение - $\underline{=}$; гены аллельны, фенотипы одинаковы, но аллели идентифицированы у разных линий – =; гены аллельны по результатам теста на аллелизм, но фенотипы незначительно отличаются – $\underline{\sim}$; гены не аллельны по результатам теста на аллелизм - ≠; аналог гена, описанного в литературе – /.

3.3.1. Гены, контролирующие бледный гипокотиль, белые или почти белые звездчатые цветки и связанные с ними признаки

К этой группе относятся гены с плейотропным эффектом, затрагивающим ослабление окраски всего цветка и обуславливающие деформацию лепестков. В большинстве случаев также ослабляется окраска гипокотиля, а один ген ингибирует коричневую пигментацию оболочки семян (Пороховинова, 2000, 2001, 2002, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 2005; Пороховинова и др., 2013, 2017).

Ген *s1* (*<u>star 1</u>*) [$\underline{=}$ = *b1*(Tammes, 1912, 1928, 1930) $\underline{=}p^{b1}$] отвечает за зеленый гипокотиль, белый венчик, тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена, сложенные и гофрированные лепестки. Другая аллель гена *s1 – s1-2,* определяет зеленую, а не желтую окраску семян. Эта аллель доминантна по отношению к аллели *s1* (*S1 > s1-2 > s1*) (табл. 27, 28).

С помощью классического теста на аллелизм доказана аллельность гена *s1* для гк-103, линии 1 из к-5896 (№225, Нидерланды), гк-136 – линии 1 из сорта Mermilloid (к-6634, Чехословакия),

Таблица 27 – Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, приводящими к деформации лепестков

Линия	Происхождение	Гены	(Г)*	(Л)		(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(С)
				окраска	деформация				
гк-67	л-2 из к-4035 (Ottawa 770B, Канада)	***b1= p^{b1} = s1***	зел.	бел.	слож., гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	***s1= p^{b1}***	зел.	бел.	слож., гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехия)	***s1= p^{b1}***	зел.	бел.	слож., гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-158	л-1 из к-7413 (Уругвай × 1288/12, Россия)	***s1***	зел.	бел.	слож., гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-287	л-2 из примеси в к-4043, (Deep Pink,Нидерланды)	***s1 dlb3***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-448	л-1 из к-3730, (Западный Китай, Ланарык)	***s1 dlb3-10***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-137	л-1 из к-6645 (Modzuron, Чехословакия)	***s1-2 ~ s1***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр.	бел.	бел.	желт.	зел.
гк-132	л-1 из примеси в к-6608 (Currong, Австралия)	***sfbs1 rpbc3?***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр., удлин.	бел.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-185	л-1 из к-2601 (Португалия)	***sfbs1***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр., удлин.	бел.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-156	л-1-2 из к-7130 (Rabat l2, Марокко)	***f^{an}= sfbs1***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр., удлин.	бел.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-277	и-606138 (M12 мутант с. Циан;УкрНИИМК)	***б/н=sfbs1 -2, dlb3-5***	зел.	бел.	оч.сл.слож., оч. сл. гофр.,удлин.	бел.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	***б/н=sfbs1 YSED1***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр., удлин.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-392	л-1 из (гк-132×гк-103), Россия, ВИР	***s1,sfbs1 rpbc3?***	зел.	бел.	слож., гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-396	л-1-1 из и-605311 (Agt 1393/02,Чехия,Шумперк)	***sfbs1***	зел.	бел.	сл.слож., сл.гофр. удлин.	бел.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	***pbc1***	св. фиол.	бел. с гол. отт., (Б) оч.св.гол.	гофр.	оч.св. гол.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	***pbc1***	св. фиол.	бел. с гол. отт., (Б) оч.св.гол.	гофр.	гол.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-288	л-5 из к-4717 (Узбекистан)	***pbc1-2***	св. фиол.	оч.св.гол., (Б) св.гол.	сл. гофр. «жасмин»	св.гол.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-293	л-1 из к-6756, (N.P.(R.R.) 5 Индия)	***pbc1-2***	св. фиол	оч.св.гол., (Б) св.гол.	сл. гофр. «жасмин»	св.гол.	бел.	желт.	кр.-кор.
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Белоруссия)	***pbc3***	зел.	оч.оч.св.гол. с фиол. отт., (Б) св.гол.	слож., гофр.	св.гол.	(Т) гол., (Ст) т.гол.	св.ор.	кр.-кор.
гк-176	л-1 (гк-141 × гк-103), Россия, ВИР	***s1, pf1***	зел.	бел.	нет	бел.	бел.	желт.	ж.-кор.
гк-2	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	«дикий тип»	фиол	гол., (Б) син.	нет	син.	син.	гол.	кр.-кор.

* - Здесь и далее: обозначения (сокращение подчеркнуто) белая, (Б)утон, выгорают, (Г)ипокотиль, голубая, гофрированные, деформированные, единообразие, желтая, (Ж)илки, зеленая, коричневая, крапчатые, красно, (Л)епестки, (Н)оготок**,** малиновый, окраска, оранжевая, осветленные, оттенки, очень, плоские, промежуточная, (П)ыльники, пятнистые, (Раст)ение, (Ресн)ички, розовая, светло, серая, (С)емена, синяя, складчатые, слабо, сложенные, стерильные, (Ст)олбики, темная, трубчатые, (Т)ычиночные нити, осветленные, фертильные, фиолетовая, (Ц)веток, черные.

гк-158 – линии 1 из гибрида Уругвай × 1288/12 (к-7413, Россия), гк-287 – линии 2 – примеси из образца Deep pink (к-4043, Нидерланды) и гк-448 – линии 1 из к-3730 (Зап. Китай). Также доказана аллельность этого гена и гена *s1-2* у гк-137 – линии 1 из к-6645 (Modzuron, Чехословакия) (табл. 27).

Доказана аллельность гена *s1* и генов *b1*, p^{b1}, идентифицированных ранее у сорта Ottawa 770B из Канады (гк-67, л-2 из к-4035) (Tammes, 1928, Plonka, 1971). Последняя является линией дифференциатором рас ржавчины, так как несет ген *L* устойчивости к ней (Кутузова, 2005).

Большинство линий, несущих ген *s1*, позднеспелы. Семена теряют всхожесть в среднем на два года быстрее «дикого типа». Слизь семян имеет иной, чем «дикий тип», углеводный состав (см. гл.3.5.2).

Таблица 28 – Генетический контроль деформации лепестков и желтой окраски семян

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих			Расщепление по классам, соответствующим			n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	F_1	P_1	P_2		
гк-2 × гк-136	***s1***	(Г) фиол., (Л) гол. плоск., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Г) зел., (Л) бел. слож., гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**3*** 36 174		**1** 8 49	**4** 44 223	**3,84** 1,09 1,09
гк-2 × гк-103	***s1***	(Г) фиол., (Л) гол. плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел. слож., гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.	**3** 104 208		**1** 25 38	**4** 129 246	**3,84** 2,17 *5,02*
гк-2 × гк-137	***s1-2***	(Г) фиол., (Л) гол. плоск., (Т,Ст) син.,(П) гол.,(С) кр.-кор.		(Г) зел., (Л) бел. слож.,гофр., (Т, Ст)бел.,(П)желт.,(С)зел.	**3** п.151		**1** 48	**4** 199	**3,84** 0,08
гк-2 × гк-287	***s1***	(Г)фиол.,(Л) гол.[гк-2],св.гол.,плоск. (Т, Ст) отт.гол, (П) гол., (С) кр.кор.		(Г)зел.,(Л) бел.деформ., (Т,Ст) бел.,(П)желт.,(С)желт	**3** п.211		**1** 64	**4** 275	**3,84** 0,44
	dlb3	[P_1 и F_1] (Г) фиол., (Л) отт. гол. плоск., (Т, Ст) отт.гол, (П)гол., (С) кр.-кор.	[P_2](Г)зел.,(Л)бел. сл. слож. сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	[*новый класс*] (Г) зел., (Л) бел., слож. и гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**12** п.211	**1** 8	**3** 56	**16** 275	**7,81** 5,40
гк-2 × гк-448	***s1***	(Г) фиол., (Л) гол. [гк-2] или св. гол., плоск., (Т, Ст) отт.гол., (П) гол.,(С) кр.-кор.		(Г) зел.,(Л) бел., деформ.,(Т,Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**3** п.106		**1** 24	**4** 130	**3,84** 2,96
	dlb3-10	[P_1 и F_1] (Г) фиол., (Л) отт. гол. плоск., (Т, Ст) отт.гол, (П) гол., (С) кр.-кор.	[P_2] (Г) зел.,(Л)бел. сл. слож.,сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П)желт.,(С)желт.	[*новый класс*] (Г) зел., (Л) бел. слож., гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**12** п.106	**1** 5	**3** 19	**16** 130	**7,81** 3,13
гк-2 × гк-132	***sfbs1***	(С) кр.кор.			**3** 32 148		**1** 8 53	**4** 40 201	**3,84** 0,53 0,20
		(Г) фиол., (Л) гол.плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел. сл.слож. сл. гофр. (Т, Ст) бел., (П) желт.					
гк-2 × гк-396	***sfbs1***	(С) кр.кор.			**3** п.116		**1** 34	**4** 150	**3,84** 0,44
		(Г) фиол., (Л) гол.плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел. сл.слож. сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.					
гк-2 × гк-391	***sfbs1***	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел., сл.слож. сл. гофр. (Т, Ст) бел., (П) желт.	**3** 114 150		**1** 40 61	**4** 154 211	**3,84** 0,08 1,72
гк-159 × гк-391	***sfbs1***	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел., сл.слож. сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.	**3** 284 461		**1** 79 153	**4** 363 614	**3,84** 2,03 0,00
гк-390 × гк-391	***sfbs1***	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел., сл.слож. сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.	**3** 207 71		**1** 74 27	**4** 281 98	**3,84** 0,27 0,34

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2		F_1	P_1	P_2			
гк-2 × гк-277	***sfbs1-2***	(Г) фиол., (Л) отт. гол. плоск., (Т, Ст) отт.гол, (П) гол.		(Г) зел.,(Л) бел., деформ.,(Т, Ст) бел., (П) желт.		**3** 52 67		**1** 16 17		**4** 68 84	**3,84** 0,08 1,02
	dlb3-5	[P_1 и F_1]	[P_2]	[*новые классы*]		**9** 38 51	**1** 2 5	**3** 14 16	**3** 14 12	**16** 68 84	**7,81** 1,44 1,10
		(Г) фиол., (Л) гол. плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.	(Г) зел., (Л)бел.,сл.слож .сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.	(Г) фиол., (Л) св. гол. плоск., (Т, Ст) св. гол., (П) гол.	(Г) зел., (Л) бел. оч.сл. слож. и оч.сл. гофр., (Т,Ст) бел., (П) желт.						
гк-2 × гк-208	***pbc1***	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., гофр., (П) желт.		**3** 363 167		**1** 127 62		**4** 490 299	**3,84** 0,22 0,59
гк-2 × гк-188	***pbc1***	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., гофр., (П) желт.		**3** о.117		**1** 52		**4** 169	**3,84** 3,00
гк-2 × гк-288	***pbc1-2***	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., «жасмин», (П) желт.		**3** 147 113		**1** 51 45		**4** 198 158	**3,84** 0,06 1,06
гк-2 × гк-293	***pbc1-2***	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., «жасмин», (П) желт.		**3** п.29		**1** 9		**4** 38	**3,84** 0,04
гк-2 × гк-53	***pbc3***	(Г) фиол., (Л) гол., плоск.,(П) гол.		(Г) зел., (Л) оч.оч.св.гол., слож.,гофр.,(П) св.ор.		**3** 58 36		**1** 23 8		**4** 81 44	**3,84** 0,50 1,09
гк-137 × гк-136	***s1-2***	(Г) зел., (Л) бел., слож. и гофр., (Т и Ст) бел., (П) .желт.				**3** 34 19		**1** 10 7		**4** 44 25	**3,84** 0,12 0,12
	s1	(С) зел.		(С) желт.							
гк-136 ×гк287	***s1***	(Г) зел., (Л) бел., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.				**3** о.34		**1** 6		**4** 40	**3,84** 2,13
	s1,dlb3	(Л) слож., гофр.		(Л) сл.слож., сл.гофр.							
гк-136 × гк-448	***s1*** ***s1*** ***dlb3-10***	(Г) зел., (Л) бел. слож., гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.		(Г) зел.,(Л) бел.сл.слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.		**3** о.81		**1** 19		**4** 100	**3,84** 1,92
гк-132 × гк-277	***sfbs1*** ***sfbs1-2*** ***dlb3-5***	(Г) зел., (Л) бел. сл.слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.		(Г) зел.,(Л) бел., оч.сл. слож., оч.сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.		**3** 144 50		**1** 60 16		**4** 204 66	**3,84** 2,12 0,02
гк-288 × гк-208	***pbc1-2*** ***pbc1***	(Г) св.фиол., (Л) от бел с гол. отт., гофр. [гк-208] до оч.св.гол.,сл.гофр.= «жасмин» [гк-288].				Непрерывный ряд изменчивости					

* - Здесь и далее: первая строка – теоретическое расщепление, вторая – прямое скрещивание, третья – обратное; если иначе, п. – прямое, о. – обратное. Жирным шрифтом отмечено **N** и χ^2 **теор.**· $\chi^2_{практ.} > \chi^2_{теор.}$ отмечено курсивом.

Практически во всех расщеплениях по гену *s1* наблюдается недостаток рецессивного класса (табл. 28). При увеличении выборки это приводит к расщеплениям 13 : 3 (гипотеза рецессивного эпистаза) или 12 : 3 (гипотеза рецессивной летали не сцепленной с геном *S1* у линий генотипа *S1S1*), при этом последний класс в следующих поколениях однотипен (прилож. 5). Использование теста χ^2 для многопольной таблицы в большинстве случаев не выявляет достоверных отличий между семьями F_2 с расщеплениями 3 : 1 или 13 : 3. Если объединить данные для нескольких комбинаций скрещиваний, то суммарное расщепление будет соответствовать гипотезе 12 : 3, и опровергать – 3 : 1 и 13 : 3.

Анализирующее скрещивание также подтвердило гипотезу о рецессивной летали (прилож. 6). Линии, несущие ген *s1*, по-видимому, имеют разную чувствительность к этой летали. Наибольший недостаток рецессивного класса имеют гибриды с участием гк-67 из сорта Ottawa 770B (данные не приведены), именно с ним и работали Т. Таммес и Ф. Плонка, менее «проблематична» гк-136 (из сорта Mermilloid, Чехия), а гк-103 (из образца N225, Нидерланды) занимает промежуточное положение. Т. Таммес считала, что гомозиготы *b1b1* имеют пониженную жизнеспособность (Tammes, 1928). Ф. Плонка доказал сцепление гена p^{b1} с геном, ответственным за не-равновероятностное образование яйцеклеток (Plonka, 1971).

В дальнейшем мы пренебрегаем выводом о летали, так как последняя, вероятно, имеет варьирующую пенетрантность и / или не находится в гомозиготе у других линий.

Ген *sfbs1* (*star flower brown seeds 1*) [= $=f^{an}$] определяет зеленый гипокотиль, белые венчик, тычиночные нити и столбики, желтые пыльники, слабо сложенные и слабо гофрированные лепестки. Ослабление деформации лепестков происходит за счет их удлинения (табл. 28).

Ген *sfbs1* удобен для маркирования сортов, так как расщепление по нему видно уже на стадии проростков F_2, а сам ген не влияет на жизнеспособность гибридов. В коллекции ВИР впервые он был идентифицирован у гк-132 – линии 1 из примеси в сорте Currong (к-6608, Австралия), сохранившей при этом как минимум два эффективных гена устойчивости к ржавчине, имеющихся в сорте. Затем с помощью классического теста на аллелизм было доказано наличие этого гена у гк-185 (л-1 из к-2601, Португалия), гк-391 – линии 1-2 из низколиноленового сорта Eyre (и-601679, Австралия), гк-396 – линии 1-1 из мутанта «кудрявый стебель» (и-605311, Agt1393/02, Чехия). И, наконец, была доказана аллельность генов *sfbs1* и f^{an} (Plonka, 1971), последний несет гк-156 – линия 1-2 из сорта Rabat l2 (Марокко), а также с не названным геном, идентифицированным В.А. Ляхом с соавт. (Лях и др., 2003) у гк-277, индуцированного мутанта сорта Циан, УкрНИИМК (и-606138). Последняя аллель названа *sfbs1-2*, так как ее взаимодействие с другими генами отличается от *sfbs1*. Линия гк-392 гибридного происхождения – л-1 из (гк-132 × гк-103), была специально создана для изучения совместного влияния двух генов звездчатости цветка (*sfbs1, s1*) на другие гены (табл. 27).

Ген *pbc1* (*pale blue crimped 1*) [/p^{b2}] имеет две рецессивные аллели *pbc1* и *pbc1-2*. Они контролируют светло-фиолетовый гипокотиль, темнеющий через несколько дней после всходов, почти белый венчик (*pbc1* – очень очень светло-голубой, в бутоне очень светло-голубой или *pbc1-2* – очень светло-голубой венчик, в бутоне светло-голубой), белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и гофрированные (*pbc1*) или слабо гофрированные, придающие цветку форму «жасмина» (*pbc1-2*), лепестки (табл. 28).

Тест на аллелизм между *pbc1* и *pbc1-2* показал единообразие по окраске гипокотиля и непрерывный ряд изменчивости по очень светло-голубой (до почти белой) окраске и

гофрированности лепестков (табл. 28). Первую аллель несет гк-208 – линия 1 из образца Pale blue crimped (к-7947, США), вторую – гк-288 (л-5 из к-4717, Узбекистан). С помощью классического теста на аллелизм доказана аллельность гена *pbc1* у гк-188 – линии 3 из местного образца Pusa Bihar (к-3002, Индия), а также аллельность гена *pbc1-2* у гк- 293 – линии 1 из сорта N.P.(R.R.)5 (к-6756, Индия) (табл. 27).

Ген *pbc3* (*pale blue crimped 3*) [f^{dl}] контролирует зеленый гипокотиль, лепестки очень очень светло-голубые (светло-голубые в бутоне) с голубыми жилками, сложенные и гофрированные, голубые тычиночные нити, темно-голубые столбики, светло-оранжевые пыльники. Этот ген описан у ультраскороспелой линии 1-4 из Витебского кряжа (к-1044, Беларусь) (табл. 27, 28).

3.3.2. Взаимодействие генов, контролирующих белые или почти белые звездчатые цветки

Фенотип, обуславливаемый геном *sfbs1*, легко отличим от *pbc3* и характеризуется полным прекращением синтеза антоциана в цветке. Здесь антоциан не выявляется кислотой, в отличие от светло-голубой окраски, которая становится ярко малиновой при взаимодействии с HCL.

F_1 от скрещивания гк-53 (*pbc3*) × гк-132 (*sfbs1*) имело фенотип первого родителя «(Л) св.гол., слабо деформ.». В F_2 наблюдали расщепление, соответствующее дигенному (табл. 29):

Практ.	86	:	36	:	38
(Л)	св. голубые, слабо деформ.$^{P1, F1}$		белые с гол. отт. слабо деформ.		белые, слабо деформ.^{P2}
H_{01}	**9** S^{pbc3}- *RPBC1* -	:	**3** S^{pbc3}- *rpbc1rpbc1*	:	**4** S^{sfbs1} S^{sfbs1} - - - -
H_{02}	**9** *SFBS1* - - - *RPBC1* -	:	**3** *SFBS1* - - - *rpbc1rpbc1*	:	**4** *sfbs1sfbs1* - - - -
H_{03}	**9 = 6** *SFBS1- Δ pbc3+* **3** *SFBS1-pbc3pbc3*	:	**3** *SFBS1* - *Δ Δ*	:	**4 = 3** *sfbs1sfbs1 Δ* - + **1** *sfbs1sfbs1 pbc3pbc3*

что может говорить либо об аллельности [H_{01}] генов *sfbs1* и *pbc3*, либо об их полном сцеплении [H_{02}]. Косвенным подтверждением второй гипотезы могут служить данные Ф. Плонка (Plonka, 1971), который описал сцепление между геном f^{an} и f^{dl} в 32,6 сМ. Нами была доказана аллельность генов f^{an} и *sfbs1*. Ген f^{dl} несет линия, выделенная из сорта Chubut, происхоящего предположительно из Аргентины, а ген *pbc3* – линия гк-53, полученная из Витебского кряжа (Беларусь). Описание фенотипов этих линий совпадает. Тогда второй **ген *rpbc3* (*reduce of pale blue colour crimped 3*) [-]** не имеет самостоятельного действия и ослабляет светло-голубую окраску лепестков у гомозигот по гену *pbc3*. Его несет гк-132. Действие этого гена хорошо проявляется в «мягкую» погоду, но нивелируется при температуре более 25°С. При скрещивании линии-тестера гк-392 (*s1, sfbs1*) с гк-53 наблюдали лишь незначительное количество растений со слабым голубым оттенком венчика, и этот класс был объединен с «более темным». В этом скрещивании также отсутствовал «дикий тип» окраски цветка, и оно подтверждает результаты предыдущего скрещивания (табл. 29).

Третья гипотеза предполагает наличие летали, возможно, делеции, действующей на гаметофитном уровне в скрещиваниях гк-132 × гк-109 и гк-124, приводящей к увеличению доли «дикого типа» по сравнению с рецессивами по генам светло-голубой окраски (см. главу 3.3.5). Тогда родители имеют следующие генотипы: гк-53 (*pbc3, SFBS1*) × гк-132 (Δ, *sfbs1*) и делеция не приводит к гибели гамет, а только вызывает ослабление окраски у гомозигот по ней.

Таблица 29 – Генетический контроль деформации лепестков и желтой окраски семян (взамодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-132 × гк-103	***sfbs1*** ***s1***	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) бел., сл. слож., сл.гофр. (П) желт., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (П) желт., (С) желт.		**9** 128 108	**3** 37 26	**4** 51 38		**16** 216 172	**5,99** 0,82 3,10
F_3(4 семьи) ***sfbs1sfbs1S1s1***		**(Г) зел.(Л) бел, сл.слож,сл.гофр** [F_2]		(Г) зел, (Л) бел., слож, гофр.		**3** 66		**1** 23		**4** 89	**3,84** 0,00
F_3 (6 семей) ***sfbs1sfbs1S1S1***		**(Г) зел.,(Л) бел. сл.слож,сл.гофр.** [F_2 и F_3]				Единообразие					
F_3 (8 семей) - ***-s1s1***		**(Г) зел.,(Л) бел, слож., гофр.** [F_2 и F_3]				Единообразие					
гк-391 × гк-392	***sfbs1*** ***YSED1*** ***sfbs1*** ***s1***	(Г) зел., (Л, Т и Ст) бел. (П) желт.				**9** 58 69		**4** 24 19	**3** 28 25	**16** 110 113	**5,99** 3,33 4,18
		(Л) сл.сл. и сл. гофр. (С) желт.		(Л) сл. и гофр. (С) желт.	(Л) сл.сл. и сл.гофр. (С) кр.-кор.						
F_3 (2 семьи) ***sfbs1sfbs1S1s1 YSED1ysed1***		**(Л) сл.сл., сл. гофр. (С) желт. [F_2]**		(Л) сл., гофр. (С) желт.	(Л)сл.сл.сл.гоф (С) кр.кор.	**9** 52		**4** 15	**3** 24	**16** 91	**5,99** 5,41
F_3 (2 семьи) ***sfbs1sfbs1S1S1 YSED1ysed1***				(Л) бел сл.сл., сл. гофр. **(С) желт. [F_2]**	(С) кр.-кор.			**3** 58	**1** 21	**4** 79	**3,84** 0,11
F_3 (2 семьи) ***sfbs1sfbs1S1s1***				**(Л) сл.сл., сл. гофр. [F_2]**	(Л) сл., гофр.			**3** 76	**1** 15	**4** 91	**3,84** 3,52
гк-208 ×гк136	***pbc1*** ***s1***	(Л)гол.,плоск (П) гол.	(Л) оч.оч.св.гол. гофр., (П) желт.	(Л) бел.,слож., гофр.,(П) желт.		**9** п.202	**3** 61	**4** 73		**16** 336	**5,99** 2,40
гк-53 × гк-136	***pbc3*** ***s1***	(Л) гол., плоск. (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л)оч.оч.св.гол. слож., гофр., (П) св.ор.,(С)кр.-кор.	(Л) бел.,слож., гофр., (П) желт., (С) желт.		**9** 68 52	**3** 24 12	**4** 40 17		**16** 132 81	**5,99** 2,03 2,10
гк-53 ×гк-132	***pbc3*** ***sfbs1*** ***rpbc3?***	(Л) оч.оч.св. гол., слож., гофр., (П) св.ор.		(Л) бел.сл.слож, сл.гофр., (П) желт.	(Л) бел с гол. отт., сл.слож, сл.гофр., (П)	**9** 56 желт. 30		**4** 24 14	**3** 18 18	**16** 98 62	**5,99** 0,03 4,32
гк-53 ×гк-392	***pbc3*** ***s1*** ***sfbs1*** ***rpbc3?***	(Л) оч.оч.св. гол.,слож.,гофр (П) св.ор., (С) кр.-кор[P_1 и F_1]	(Л)бел.сл.слож, сл.гофр., (П) желт. (С) желт.[P_2]	(Л) бел.сл. слож, сл.гофр. (П) желт.,(С) кр.-кор. [*новый класс*]	(Л) бел. слож. и гофр., (П) желт., (С) желт.	**9** 54 144	**1** 4 9	**3** 18 55	**3** 21 48	**16** 97 256	**7,81** 1,14 4,08
F_3 1 семья		**(Л) оч.оч.св. гол., слож., гофр,(П)св.ор., (С) кр.-кор**[F_2]	(Л) бел. сл.слож, сл.гофр.,(П) желт.(С) желт.	(Л)бел., сл. слож.,сл.гофр., (П) желт., (С) кр.-кор.	(Л) бел. слож., гофр., (П) желт., (С) желт.	**9** 51	**1** 3	**3** 15	**3** 19	**16** 88	**7,81** 1,70
F_3 1 семья		**(Л) оч.оч.св. гол., слож., гофр, (П) св.ор. [F_2]**		(Л) бел.,сл.слож, сл.гофр.(П) желт.	(Л)бел.слож., гофр,(П)желт	**9** 32		**4** 18	**3** 13	**16** 63	**5,99** 0,77
F_3 1 семья		**(Л) оч.оч.св. гол., слож., гофр, (П) св.ор.** [F_2 и F_3]				Единообразие					
F_3 1 семья ***sfbs1sfbs1S1s1***		**(Л) бел.сл. слож,сл.гофр. (П) желт., (С) кр.-кор.** [F_2]		(Л) бел. слож. и гофр., (П) желт., (С) желт.		**3** 100		**1** 31		**4** 131	**3,84** 0,12
F_3 1 семья		**(Л) бел.сл. слож,сл.гофр. (П) желт., (С) кр.-кор.** [F_2 и F_3]				Единообразие					
F_3 2 семьи		**(Л) бел. слож. и гофр., (П) желт., (С) желт.** [F_2 и F_3]				Единообразие					
гк-208 × гк-132	***pbc1*** ***sfbs1***	(Л) гол., плоск., (П) гол.	(Л) оч.оч. св.гол., гофр., (П) желт.	(Л) бел.,сл.слож, сл.гофр., (П) желт.		**9** 79 160	**3** 25 47	**4** 40 74		**16** 144 281	**5,99** 0,64 0,84

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-188	***pbc1***	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.	(Л) бел.,сл.слож,		**9**	**3**	**4**		**16**	**5,99**
×гк-132	***sfbs1***	плоск.,	св.гол., гофр.,	сл.гофр.,		79	29	37		145	0,22
		(П) гол.	(П) желт.	(П) желт.		227	70	104		281	0,51
F_3(2 семьи)	***pbs1***	(Л) оч.оч. св.гол., гофр.,		(Л) бел., сл.слож,		**3**		**1**		**4**	**3,84**
pbs1SFBS1sfbs1		(П) желт. [F_2]		сл.гофр.,(П) желт.		28		6		34	0,98
гк-288	***pbc1-2***	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.св.	(Л)бел.,сл.слож.,		**9**	**3**	**4**		**16**	**5,99**
×		плоск.,	гол., «жасмин»,	сл.гофр.,		189	57	68		314	2,33
гк-132	***sfbs1***	(П) гол.	(П) желт.	(П) желт.		44	14	14		72	1,21
гк-293	***pbc1-2***	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.св.	(Л) бел.сл.слож,		**9**	**3**	**4**		**16**	**5,99**
×		плоск.,	гол., «жасмин»,	сл.гофр.,		19	5	4		28	1,97
гк-132	***sfbs1***	(П) гол.	(П) желт.	(П) желт.		12	7	7		24	0,39
гк-208	***pbc1***	(Г) фиол.,	(Г) зел. или св.фиол.,			**9**	**4**	**3**		**16**	**5,99**
×гк-53	***pbc3***	(Л) гол.,плоск.,	(Л)оч.оч.св.гол.,	(Л)оч.оч.св.гол		п.169	82	57		308	0,44
		(П) гол.	гофр, (П) желт.	слож,гофр,(П)св.ор							
гк-53×	***pbc3***	(Л) гол.,	(Л)оч.оч.св.гол.	(Л) оч.оч.св.	(Л) бел.сл.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**
гк-288	***pbc1-2***	плоск.,	слож., гофр,	гол., «жасмин»	слож,сл.гофр.	84	17	29	6	136	4,78
		(П) гол.	(П) св.ор.	(П) желт.	(П) желт.	67	32	23	8	130	2,98

Гены *s1, sfbs1* и *pbc1* не аллельны. По форме цветка действие гена *sfbs1* маскирует действие гена *s1,* а по цвету семян наоборот, но так как деформация цветка сильно зависит от погоды, правильней разделять классы расщепления по семенам. Действие гена *s1* маскирует проявление генов *sfbs1, pbc1* и *pbc3,* а действие гена *sfbs1* – проявление гена *pbc1* (*s1> sfbs1 > pbc1*). Действие гена *pbc1* маскирует проявление гена *pbc3* (*s1> sfbs1 > pbc1>pbc3*), а ген *pbc1-2* имеет кумулятивное действие с геном *pbc3* (рис. 22).

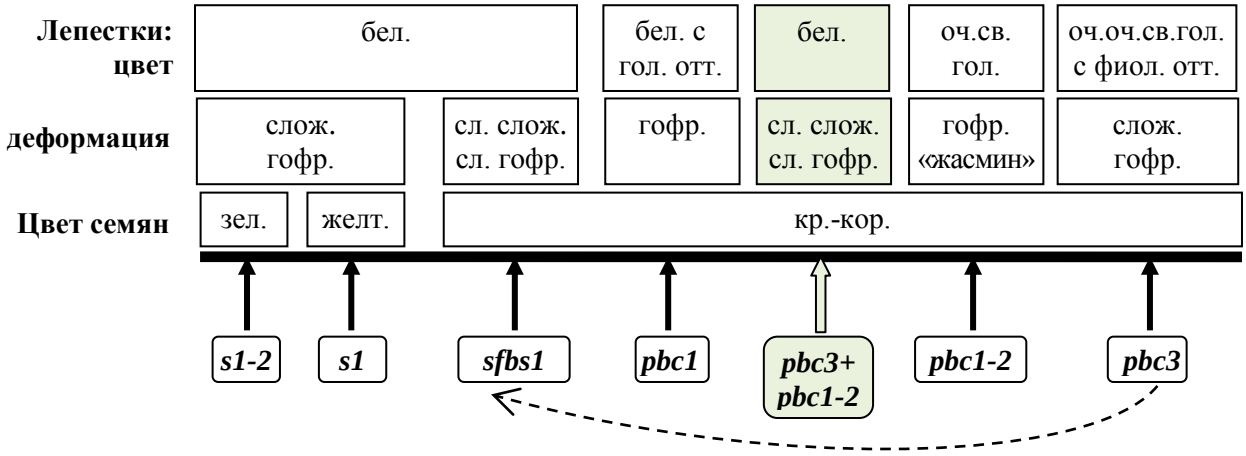


Рисунок 22 – Последовательность действия генов деформации лепестков. ▬ – путь формирования фенотипа ⟶ – действие гена ⇨ совместное действие генов ⇢ возможно гены аллельны.

3.3.3. Гены, контролирующие светло-голубые или белые цветки с недеформированными лепестками

К этой группе относятся гены, основное действие которых направлено на ослабление голубой окраски венчика, а также снижение деформации лепестков, вызванных генами предыдущей группы. Один ген также затрагивает окраску гипокотиля и цвет семян (табл. 30, Пороховинова, 1999, 2000, 2002, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 2005; Пороховинова и др., 2013, 2017).

Ген *wf1* (*white flower 1*) [$\sim n^c$] имеет неполное доминирование: *wf1wf1* – белые венчик, тычиночные нити и столбики, *WF1wf1* – светло-голубые лепестки, белые тычиночные нити и столбики (табл. 30, 31). Ген *wf1* аллелен гену n^c, но в отличие от последнего у рецессивной гомозиготы по гену *wf1* в жаркое лето бутон не становится голубым. Аллели этого гена известны с зари возникновения генетики - с его помощью Гюго де Вриз переоткрыл законы Менделя (Vriez, 1901, цит. по Tammes, 1928).

В ВИРе этот ген впервые был идентифицирован у гк-109 – ультраскороспелой линии 3-2 из сорта Mocovi M.A.G. (к-6099, Аргентина). Была установлена связь рецессивной аллели этого гена с ранним цветением (Пороховинова, 2000). То есть ген *wf1* из этой линии может быть геном-сигналем скороспелости (Серебровский, 1970).

В генколлекции ВИР есть гк-145 – линия 2 из сорта Hera (к-6936, Нидерланды) с идентифицированным ранее геном n^c (Plonka, 1956). Одной из особенностей этой линии, является изменение в жаркую погоду окраски конуса лепестков в бутоне с белой на светло-голубую.

Тест на аллелизм между генами *wf1* (гк-109) и n^c (гк-145) доказал их аллельность. В отличие от n^c*(=wf1-nc)*, расщепление по гену *wf1* не имеет недостатка рецессивных гомозигот. Также была доказана аллельность генов *wf1* (гк-109) и *x* (=*wf1-x*, гк-280, и-606142, Л2, УкрНИИМК).

Среди других линий, несущих ген *wf1* есть гк-128 линия 7-1 из сорта Victory A (к-6307, США), обладающая помимо него геном M_4, эффективным по устойчивости к ржавчине, и гк-40, линия 1-2 из Вотского кряжа (к-867, Россия), также с эффективным геном устойчивости к ржавчине (Кутузова, 2005).

Таблица 30 – Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, приводящими к белой или светло-голубой окраске венчика

Линия	Происхождение	Гены	(Раст)	(Г)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(С)
гк-109	л-3-2 из к-6099(Mocovi M.A.G., Аргентина)	***wf1***	зел.	фиол.	бел.	бел.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-40	л-1-2 из к-867, (Вотский кряж, Россия)	***wf1***	зел.	фиол.	бел.	бел.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-128	л-7-1 из к-6307, (Victory A, США)	***wf1***	зел.	фиол.	бел.	бел.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-145	л-2 из к-6936 (Hera, Нидерланды), через INRA, Франция	***n^c= wf-nc ~wf1***	зел.	фиол.	бел., в жару – (Л) оч.св.гол., (Б) гол.	бел.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-280	и-606142 (Л2, УкрНИИМК)	***x =wf-x***	зел.	зел	бел.	бел.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия)	***f^e dlb4***	зел.	св. фиол.	оч. св.гол.	св.гол.	бел.	сер.	пятн.
гк-333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, Германия)	***f^e***	зел.	св. фиол.	оч. св.гол.	св.гол.	(Т) бел., (Ст) оч.св.гол.	сер.	сл. пятн.
гк-1	л-1 из примеси в к-30 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	***dlb1, dlb6? ora2***	зел.	фиол.	оч.оч. св.гол.	т.гол.	(Т) гол., (Ст) син. у осн.	св.ор.	кр.-кор.
гк-72	л-1 из к-4225 (ч.л.2970, Псковский 2970,Россия)	***dlb1***	зел.	фиол.	оч.оч. св.гол.	т.гол.	(Т) гол., (Ст) син. у осн.	гол.	кр.-кор.
гк-32	л-2-1 из к-716 (Псковс-	***dlb3***	зел.	фиол.	св.гол.	син.	(Т) бел., (Ст)	гол.	кр.-кор.

Линия	Происхождение	Гены	(Раст)	(Г)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(С)
	кий кряж, Россия)						св.гол. у осн.		
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, Упитская о.с., Литва)	***ygp1, dlb3***	желто-зел.	фиол.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-285	л-1 из к-3263 (Индия, Indore)	***dlb3***	зел.	фиол.	св.гол., [Ц] труб.	гол.	св.гол.	гол.	кр.-кор.
гк-287	л-2 из примеси в к-4043, (Deep Pink,Нидерланды)	***s1 dlb3***	зел.	зел.	бел.,сл.слож. сл.гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-448	л-1 из к-3730, (Западный Китай, Ланарык)	***s1 dlb3-10***	зел.	зел.	бел.,сл.слож., сл.гофр.	бел.	бел.	желт.	желт.
гк-199	л-3 из к-6855 (Tammese, Нидерланды)	***e=dlb3-eora3***	зел.	фиол.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	бел.	св.ор.	кр.-кор.
гк-119	л-2-3 из к-6210, (NP (RR) 38, Индия)	***dlb3-eora3***	зел.	фиол.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.	св.ор.	кр.-кор.
гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия)	***dlb3-2 FP1***	зел.	фиол.	оч.св.гол., складч.	т.гол.	св.гол.	гол.	кр.-кор.
гк-95	л-3-1 из к-5642 (*var. floribibis roseces*, Неизвестно)	***dlb3-3***	зел.	фиол.	св.гол.	гол.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-278	и-606139 (М23 мутант сорта Циан УкрНИИМК)	***dlb3-5, ora2***	зел.	фиол.	св.гол.	гол.	бел.	св.ор.	кр.-кор.
гк-277	и-606138 (М12 мутант с.Циан;УкрНИИМК)	***б/н =sfbs1-2, б/н =dlb3-5***	зел.	зел.	бел.оч.сл.слож. оч.сл.гофр.удлин.	бел.	бел.	гол.	кр.-кор.
к-7822	к-7822 (Циан, Россия, ВНИИМК)	***dlb3-5 ?***	зел.	фиол.	св.гол.	гол.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-57	л-1-2 из к-2499 (Harrar, Абиссиния)	***dlb3-7, spt1?***	зел.	фиол.	св.гол.	син.	(Т) бел., (Ст) св.гол.	гол.	пятн.
гк-54	л-5 из к-1507 (Вятская губ.)	***waf1***	зел.	фиол.	гол.	син.	(Т) бел., (Ст) т.гол.	гол.	кр.-кор.
гк-186	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	***sfc9, bep1, dlb8***	зел.	фиол.	от кр.фиол.до оч.св.кр.-фиол., (Н) ж.-зел.	гол.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния, Харрарский р-н)	***sfc10, dlb9, ysed2***	зел.	фиол.	син., (Н) бел.	син.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	желт.
гк-368	л-1 (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	***f e ora1***	зел.	св. фиол.	оч.оч.св.гол.	оч.св. гол.	(Т) бел., (Ст) оч.св.гол.	св.ор.	пятн., крапч.

Ген *f e* [=*f e*] контролирует светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, семена красно-коричневые с желтым пятном (табл. 30, 31). Окраска лепестков, кодируемая этим геном, хорошо определяема, однако цвет пыльников и семян зависит от года выращивания. Дождливая, или наоборот жаркая погода придает пыльникам светло-оранжевый цвет. Жаркая погода во время созревания способствует выраженной пятнистости семян, а дождливая – дает более светлую окраску с незначительным градиентом цвета. Из-за варьирования цвета семян ген *f e* нежелателен для маркирования сортов.

Ген *f e* был идентифицирован Ф. Плонкой (INRA) в сорте Stormont Mothley, который затем был передан в коллекцию ВИР. Из последнего создана линия гк-124 (л-1 из к-6284). В ней помимо гена *f e*, по нашим данным, имеется ген незначительного ослабления окраски *dlb4*. Эта линия высокорослa и ультраскороспела и может использоваться в селекции по этим признакам.

В результате теста на аллелизм показано наличие гена *f e* у гк-333 л-1 из сорта Steppenlein (к-6678, Германия).

Таблица 31 – Генетический контроль белой и светло-голубой окраски венчика, тычиночных нитей и столбиков

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новым		
гк-2 × гк-109	***wf1***	(Л) св.гол., (Т, Ст) бел.	(Л) гол., (Т, Ст) син.	(Л) бел., (Т, Ст) бел.		**2** 95 16	**1** 52 7	**1** 44 8		**4** 191 31	**5,99** 0,68 0,09
гк-2 × гк-124	***f e*** ***dlb4***	(Г) фиол., (Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Г) св.фиол., (Л) оч. св.гол., (Ж) св.гол., (Т, Ст) бел., (П) сер., (С) пятн.	(Г) фиол., (Л) светлее гол., (Ж) т.гол.,(Т, Ст) т.гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	**9** 26 59		**4** 16 32	**3** 5 18	**16** 47 109	**5,99** 3,19 1,21
гк-2 × гк-1	***dlb1,*** ***dlb6?***	(Л) гол.[гк-2 и F_1], или немного светлее, (Т, Ст) син.		(Л) оч.оч.св.гол., (Т, Ст) осветл.		**3** 84 121		**1** 23 40		**4** 107 161	**3,84** 0,70 0,00
гк-2 × гк-72	***dlb1***	(Л) гол.[гк-2 и F_1], или немного светлее, (Т, Ст) син.		(Л) оч.оч.св.гол., (Т, Ст) осветл.		**3** 160 86		**1** 46 34		**4** 206 120	**3,84** 0,78 0,71
гк-2 × гк-32	***dlb3***	(Л) гол., (Т, Ст) син.		(Л) св.гол., (Т, Ст) осветл.		**3** 130 63		**1** 44 20		**4** 174 83	**3,84** 0,01 0,04
гк-2 × гк-172	***dlb3-2***	(Л) гол. (Т, Ст) син.		(Л) оч.св.гол., (Т, Ст) осветл.		**3** п. 128 п. 93 п. 75 о.173			**1** 39 33 27 54	**16** 167 126 102 227	**3,84** 0,24 0,10 0,12 0,18
гк-2 × гк-210	***dlb3***	(Л) гол. [гк-2, F_1] или светлее, (Т, Ст) син.		(Л) св.гол.,(Т, Ст) бел. [гк-210] или св.гол.		**3** п.386		**1** 145		**4** 531	**3,84** 1,51
гк-2 × гк-199	***dlb3-e***	(Л) гол, (Т, Ст) син.		(Л) св.гол, (Т, Ст) бел.[гк-199] или св.гол.		**3** п.122		**1** 37		**4** 159	**3,84** 0,25
гк-2 × гк-278	***dlb3-5***	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син.		(Л) св.гол., (Ж) гол., (Т, Ст) бел.		**3** 60 106		**1** 12 33		**4** 72 139	**3,84** 2,67 0,12
гк-2 × гк-285	***dlb3***	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син.		(Л) св.гол., (Ж) гол., (Т, Ст) св.гол.		**3** п.116		**1** 42		**4** 158	**3,84** 0,21
гк-2 × гк-119	***dlb3-e***	(Л) гол., (Т, Ст) син.		(Л) св.гол., (Т, Ст) бел. [гк-119] или св.гол.		**3** 280 347		**1** 114 125		**4** 394 472	**3,84** 3,25 2,48
гк-32× гк-287	***dlb3*** ***s1*** ***dlb3***	(Л) св.гол. плоск., (Т, Ст) осветл., (П) гол.		(Л) бел. сл. слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт.		**3** 156 102		**1** 40 29		4 196 131	**3,84** 2,20 0,57

Продолжение таблицы 31

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новым		
гк-2 × гк-287	***s1 dlb3***	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (Т, Ст) син., (П)гол., (С) кр.-кор.		(Г) зел.,(Л) бел., сл. слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	(Г)фиол.,(Л)св.гол. плоск.(Т,Ст)осветл (П) гол., (С)кр.кор. / (Г) зел.,(Л) бел.слож. гофр.,(Т,Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**9** п.159		**1** 8	**3** 52 / **3** 56	**16** 275	**7,81** 5,45
F_3 (3семьи) ***DLB1dlb1s1s1***		**(Г) зел., (Л) бел., слож. и гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт. [F_2]**			(Г) зел.,(Л) бел. сл. слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**3** 55			**1** 22	4 77	**3,84** 0,52
F_3 (1семья) ***DLB1dlb1s1s1***		**(Г) зел., (Л) бел., слож. и гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт. [F_2]**				Единообразие					
F_3 (2 семьи) ***dlb1dlb1S1S1***		**(Г) фиол., (Л) св.гол. плоск., (Т, Ст) осветл., (П) гол., (С) кр.-кор. [F_2]**				Единообразие					
гк-2 × гк-447	***dlb9,sfc10***	(Л) гол. [гк-2, F1], немного светлее или синие [гк-447]			(Л) св.гол.	**15** п. 189			**1** 13	**16** 202	**3,84** 0,01
гк-159 ×гк-447	***dlb9,sfc10***	(Л) гол. [гк-2, F1], немного светлее или синие [гк-447]			(Л) св.гол.	**15** п. 197			**1** 17	**16** 214	**3,84** 1,23
гк-2 × гк-186	***dlb8***	(Л) гол. [гк-2], гол. с фиол. отт. [F1], фиол. выгор. [гк-186] или не выгор.			(Л) св.гол.	**15** п. 189			**1** 13	**16** 202	**3,84** 0,01
гк-2 × гк-54	***waf1***	(Л) гол., (Т) син.		(Л) гол., (Т) бел.		**3** 39 30		**1** 10 11		**4** 49 41	**3,84** 0,55 0,57
гк-199 ×гк210	***dlb3-e dlb3***	(Л) св.гол.(Ж) син.(Т,Ст)осветл.	(Л) св.гол., (Ж) т.гол., (Т,Ст) бел.			**3** о.58		**1** 11		**4** 69	**4** 3,84
гк-32 × гк-199	***dlb3*** / ***dlb3-e***	(Л) св.гол. / (Ж) син., (Т, Ст) осветл.		(Ж) т.гол., (Т, Ст) бел.		**3** 91 63		**1** 25 21		**4** 116 82	**3,84** 0,74 0,00
гк-32× гк-95	***dlb3*** / ***dlb3-3***	(Л) св.гол. / (Т, Ст) осветл.		(Т, Ст) бел.		**3** 157 169		**1** 40 55		**4** 197 244	**3,84** 2,31 0,2
гк-32 ×гк-57	***dlb3*** / ***dlb3-7*** / ***spt1?***	(Л) св.гол., (Т и Ст) осветл. / (С) кр.-кор.		(С) пятн.		**3** 2012г.87 89 2014г.58 64		**1** 12 14 28 28		**4** 99 103 92 86	**3,84** *8,76* *7,15* 2,62 1,45
гк-2 × гк-57	***dlb3-7***	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син.		(Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) св.гол.	2012+2015гг.	**3** о.279		**1** 109		**4** 388	**3,84** 1,98
	spt1?	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син., (С) кр.-кор.		(Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) св.гол., (С) пятн.	(Л) св.гол., (Ж)син., (Т) бел., (Ст) св.гол., (С) кр.-кор. / (Л)гол.,(Ж)син., (Т, Ст) син. (С) пятн.	**9** **45** 2012г,о.168		**1** **1** 7	**3** **15** 66 / **3** **3** 1	**16** **64** 242	**7,81** **7,81** *64,60/13,72*
F_3 ***DLB3-7 -***		**(Л) гол., (Т,Ст) син., (С) пятн.**	(Л)св.гол.,(Т,Ст)осветл.,(С)пятн		(Л) гол., (Т и Ст) син. (С) кр.-кор.	3		3	4	10	
гк-32 ×гк210	***dlb3*** / ***dlb3***	(Л) св.гол., непрерывный ряд изменчивости окраски (Т, Ст) от бел. [гк-210] до осветл. [гк-32]				Непрерывный ряд изменчивости					
гк-32× гк-172	***dlb3*** / ***dlb3-2***	Непрерывный ряд изменчивости окраски (Л) от св. гол. [гк-32] до оч. св. гол. [гк-172], (Т, Ст) осветл.				Непрерывный ряд изменчивости					

Ген *dlb1* (*dilution blue 1*) [/*dl*^{a}] определяет очень светло-голубые, почти белые лепестки с темно-голубыми жилками, осветленные тычиночные нити и столбики (табл. 30, 31). В ВИРе этот ген впервые идентифицирован в гк-1 – ультраскороспелой линии 1 из селекционной линии Альтгаузена (к-30, Петроградская губ.), эта линия также несет ген *ora2*, контролирующий светло-оранжевые пыльники (табл. 44) и, возможно, ген незначительного ослабления окраски *dlb6.* Ген *dlb1* также несет линия 1 из селекционной линии Псковский 2970 (к-4225, Россия). Ген *dlb1* перспективен для маркирования сортов, так как не имеет сцепления с генами «негативных» для селекции признаков и в силу своей редкости может выделить сорт среди других. Обе линии, несущие этот ген, высокорослы и скороспелы, поэтому могут непосредственно использоваться для селекции льна-долгунца.

Ген *dlb3* (*dilution blue 3*) [= *e* (Tammes, 1912, 1928, 1930)**]** имеет серию аллелей: *dlb3, dlb3-2, dlb3-3, dlb3-e, dlb3-5, dlb3-7*. Они определяют светло-голубой или очень светло-голубой (*dlb3-2*) венчик, голубые (*dlb3-3, dlb3-5*), темно-голубые (*dlb3-7*) или синие (*dlb3*) жилки, осветленные (*dlb3-7*) или белые (*dlb3-3, dlb3-e* и *dlb3-5*) тычиночные нити и столбики (табл. 30, 31). Линия гк-199 (л-3 из к-6855), гомозиготная по гену *dlb3-e,* получена из коллекции T. Tammes с описанным ею геном *e.* Ф. Плонка, предполагал, что этот ген – аналог гена f^e, откуда и верхний индекс в названии (Plonka, 1956).

Действие аллели *dlb3* маскирует проявление аллелей *dlb3-3* и *dlb3-e*. Расщепление в F_2 показало непрерывный ряд изменчивости по окраске цветков у гибридов, различающихся по генам *dlb3* и *dlb3-2, dlb3* и *dlb3-5, dlb3* и *dlb3-7*. Светло-голубая окраска широко распространена как среди местных форм, так и у сортов льна. Возможно, ее можно считать «диким типом» у крупноцветковых форм льна масличного. Большое количество аллелей гена *dlb3* можно объяснить как видимым различием между линиями различного эколого-географического происхождения, так и влиянием размера и формы цветка и окрашенности ноготка на окраску частей цветка.

Среди серии аллелей гена *DLB3* первым была идентифицирована *dlb3* у гк-32 – линии 2-1 из Псковского кряжа (к-716), которая обладает также одним эффективным геном устойчивости к ржавчине. Позже по результатам теста на аллелизм такая же аллель был идентифицирован у хлорофильного мутанта гк-210 – линии 1 из образца Б-125 (и-588294, Литва); белый ноготок лепестков и изменение хлорофильной окраски у чашелистиков несколько ослабляют окраску цветка. У гк-285 – линии 1 местного образца из Индии (к-3263), наоборот, трубчатая форма венчика усиливает окраску цветка, не давая ему «выгореть под солнцем». Доказана аллельность генов *dlb3-e* у гк-199 и гк-119 (л-2-3 из к-6210, Индия), обе линии имеют белый ноготок лепестка и светло-оранжевые пыльники (ген *ora3*).

Еще одна аллель *dlb3-2* несет гк-172, линия 1 из сорта Beta 15 (к-7771, Чехословакия), имеющая еще слабее окрашенные лепестки с продольной складкой (ген *FP1*). Эта аллель

сначала была идентифицирована нами как новый ген (Брач, Пороховинова, 2005), но тест на аллелизм опроверг выдвинутую гипотезу, так как в F_2 от скрещивания гк-32 × гк-172 наблюдался непрерывный ряд изменчивости по оттенкам светло-голубой окраски, а не «дикий тип» (Пороховинова, 2011). Непрерывное варьирование наблюдали и в F_2 от скрещивания гк-32 (*dlb3)* с гк-278 (*dlb3*-5, ранее *dlb5*), линии М23, радиационного мутанта сорта Циан (УкрНИИМК), имеющего также оранжевые пыльники (ген *ora2*) (табл.31, 44).

Гк-57 линия 1-2 из местного образца Абиссинии (к-2499), создавалась по пятнистой окраске семян. Эта окраска проявляется каждый год, но в разной степени, сильнее в жаркое лето, слабее, когда в конце вегетации стоит пасмурная дождливая погода. Гк-57 гомозиготна по гену *dlb3-7*. В F_2 гк-32×гк-57 (2014 г.) наблюдали непрерывное варьирование по светло-голубой окраске венчика и моногенное расщепление по цвету семян, однако в холодное лето 2012 г. был существенный недостаток пятнистых семян. Здесь возможны две гипотезы: по первой ген *dlb3-7* имеет плейотропный эффект на пятнистость семян, по второй – цвет семян контролирует ген ***spt1***, действующий независимо от *dlb3-7,* оба гена имеют варьирующую пенетрантность. К сожалению, F_2 гк-57 × гк-2 «дикий тип» анализировали в 2012 г. и в нем из 73 растений со светло-голубым венчиком только 7 было с пятнистыми семенами, а из 169 с голубым венчиком – только одно. Потомство от последнего на следующий год показало расщепление как по окраске венчика, так и семян (табл. 31). Дигенный контроль пятнистости в скрещивании гк-57 (*dlb3-7, spt1*) × гк-124 (f^e) предполагает независимое наследование генов *spt1* и f^e (табл. 32), но не отвергает и плейотропное действие гена *dlb3-7* на пятнистость семян.

В скрещивании гк-32 (*dlb3*) с гк-199 (*dlb3-e*) или с гк-95 (л-3-1 из к-5642, ген *dlb3-3*) удалось выявить доминирование осветленных тычиночных нитей (*dlb3*) над белыми (*dlb3-e, dlb3-3*) (табл. 31). Тест на аллелизм непосредственно между генами *dlb3-e* и *dlb3-3* не проводился.

У гк-277 (М12, УкрНИИМК, гены *sfbs1 dlb3-5*), наличие гена *dlb3-5* предполагается по аналогии с гк-278, мутантом того же сорта Циан.

Доказана аллельность гена «распрямителя» лепестков у линии гк-287 (гены *s1, dlb3*) и гена *dlb3*. Оказалось, что этот ген помимо ослабления окраски также обладает плейотропным действием на снижение деформации венчика, вызванную геном *s1* (табл. 31).

Для гк-448 (л-1 из к-3730, Китай, гены *s1, dlb3-10*) пока не доказана аллельность генов *dlb3-10* и *dlb3*, обладающих сходным плейотропным эффектом на деформацию венчика у гомозигот по гену *s1,* но по окраске цветок у гомозигот по гену *dlb3-10* лишь немного светлее дикого типа.

Ген *dlb4* (*dilution blue 4*) [/dl^a] обусловливает незначительное осветление голубой окраски венчика, темно-голубые жилки, тычиночные нити и столбики. Этот ген идентифицирован в гк-124 – той же линии, что и ген f^e (табл. 30, 31).

Ген *dlb8* (*dilution blue 8*) [-] обусловливает светло-голубую окраску венчика, голубые жилки, белые тычиночные нити и столбики. Этот ген идентифицирован в гк-186 линии 1 из индийского местного образца (к-3002). Вероятно, его действие подавляется генами, контролирующими фиолетовую окраску, расщепление в F_2 от скрещивания с «диким типом» (гк-2) соответствует 15 «венчик не светло-голубой» : 1 «венчик светло-голубой» (табл. 31).

Ген *dlb9* (*dilution blue 9*) [-] обусловливает светло-голубую окраску венчика, голубые жилки, белые тычиночные нити и столбики. Этот ген идентифицирован в гк-447 линии 1 из местного эфиопского образца (к-2172). Вероятно, его действие подавляется геном *sfc10*, контролирующим синюю окраску, расщепление в F_2 от скрещивания с «диким типом» (гк-2 или гк-159) соответствует 15 «венчик не светло-голубой» : 1 «венчик светло-голубой» (табл. 31).

Ген *waf1* (*white anther filaments 1*) [$/f^k$] обусловливает белые тычиночные нити и незначительное ослабление окраски жилок лепестков и столбиков. Изначально этот ген был описан как органоспецифический и был идентифицирован у гк-54 линии 5 из местного образца Вятской губернии (к-1507) (табл. 31).

3.3.4. Взаимодействие генов светло-голубой окраски цветков

Ген *wf1* не аллелен генам f^e, *dlb1, dlb3* и *dlb4* (табл. 32, 33, 34, рис.23).

Взаимодействие генов *wf1* и f^e происходит по типу комплементарного, то есть ослабление окраски цветка идет более интенсивно, чем в гомозиготе по одному из генов, а семена становятся пятнистыми. В генотипе *WF1wf1* $f^e f^e$ лепестки очень светло-голубые (светло-голубые в бутоне), тычиночные нити и столбики белые, а семена пятнистые. В генотипе *wf1wf1* $f^e f^e$ лепестки становятся полностью белыми, а семена пятнистыми. Гены *wf1* и f^e сцеплены с частотой кроссинговера 5 сМ. При таком тесном сцеплении теоретическая частота рецессивных дигомозигот в F_2 очень мала (0,22 для суммарного (из реципрокных) расщепления), что приводит к завышенному результату сравнения по критерию χ^2, поэтому классы *wf1wf1* $f^e f^e$ и *wf1wf1F* ^{e}- были объединены (табл. 33). Полученные данные согласуются с результатами работ Ф. Плонка, который установил сцепление генов f^e *и* n^c (*wf1*) в 1-2сМ (Plonka, 1971).

Взаимодействие генов *wf1* и *dlb1* происходит по типу комплементарного. У гомозигот по гену *wf1* лепестки белые. Ген *dlb1* вместо рецессивного становится полудоминантным, и уже в F_1 лепестки почти белые, а не светло голубые, как в доминантной гомозиготе *DLB1DLB1(WF1wf1).* Гены *wf1* и *dlb1* наследуются независимо (табл.32).

Взаимодействие генов *wf1* и *dlb3* также происходит по типу комплементарного (табл. 34). Как и ген *dlb1, dlb3* вместо рецессивного становится полудоминантным, так что уже в F_1 лепестки почти белые, а не светло-голубые, как в доминантной гомозиготе *DLB3DLB3(WF1wf1).* В отличие от чисто белых, «почти белые», при взаимодействии с кислотой приобретают ярко

Таблица 32 – Генетический контроль белой и светло-голубой окраски венчика, тычиночных нитей и столбиков (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих					Расщепление по классам, соответствующим					n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые		F_1	P_1	P_2	новым			
гк-109	***wf1***	(Л) бел.[P_1] или почти бел.[F_1],		(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) св.гол.,	(Л) гол.,	**6**		**1**	**6**	**3**	**16**	**7,81**
×гк-1	***dlb1***	(Ж) бел.,		(Ж) т.гол.,	(Ж) св.гол.,	(Ж) син.,	62		12	70	24	168	2,79
		(Т, Ст) бел.		(Т, Ст) осветл.	(Т, Ст) бел.	(Т, Ст) син.	55		8	48	23	134	0,75
гк-1 ×	***dlb1***	(Л) гол., (Ж)	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) оч.св.гол.,(Ж) св.гол.,	(Л) св.гол., (Ж) т.гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	**27**	**12**	**12**	**9**	**12**	**64**	**9,49**
гк-124	***f*** ^{e}	син., (Т, Ст)	(Ж) т.гол.,(Т, Ст)	(Т, Ст) бел.,	(Т, Ст) осветл.,	(Ж) оч.св. гол.,	110	58	48	41	20	277	1,93
	dlb4	син., (С) кр-кор.	осветл., (С) кр-кор.	(С) пятн.	(С) кр-кор.	(Т, Ст) бел., (С) пятн.	109	49	61	29	13	261	5,27
F_3 (3 семьи)		**(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) т.гол.,**			(Л) оч.оч.св.гол.,(Ж) оч.св.гол.,		**3**		**1**			**4**	**3,84**
dlb1dlb1 F ^{e}***f*** ^{e}		**(Т, Ст) осветл., (С) кр.-кор.**[F_2]			(Т, Ст) бел.,(С) пятн.		74		24			100	0,05
F_3 (1 семья) ***dlb1dlb1f*** ^{e}***f*** ^{e}		**(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) т.гол., (Т, Ст) осветл., (С) кр-кор.** [F_2]					Единообразие						
F_3 (8 семей)		**(Л) оч.св.гол., (Ж) св.гол.,**			(Л) оч.оч.св.гол.,(Ж) оч.св.гол.,		**3**	**1**				**4**	**3,84**
DLB1dlb1f ^{e}***f*** ^{e}		**(Т, Ст) бел., (С) пятн.** [F_2]			(Т, Ст) бел., (С) пятн.		160	55				215	0,04
F_3(2семьи)***DLB1DLB1f*** ^{e}***f*** ^{e}		**(Л) оч.св.гол., (Ж) св.гол., (Т, Ст) бел., (С) пятн.** [F_2]					Единообразие						
F_3(3семьи)***dlb1dlb1f*** ^{e}***f*** ^{e}		**(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) оч.св.гол., (Т, Ст) бел., (С) пятн.** [F_2]					Единообразие						
гк-124	***f*** ^{e}	(Л) гол.,	(Л) оч.св.гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,			**9**	**4**	**3**			**16**	**5,99**
×		(Ж) син., (Т, Ст)	(Ж) св.гол.,(Т, Ст)	(Ж) т.гол., (Т, Ст) осветл.,			100	48	22			170	3,97
гк-72	***dlb1***	син., (С) кр-кор.	бел.,(С) пятн.	(С) кр-кор.			38	25	13			76	2,53
гк-1 ×	***dlb1***	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) оч.св.гол.,			**9**	**4**	**3**			**16**	**5,99**
гк-172	***dlb3-2***	(Ж) син.,	(Ж) т.гол.,	(Ж) т.гол.,			210	92	**92**			394	5,49
		(Т, Ст) син.	(Т, Ст) осветл.	(Т, Ст) осветл.			204	98	**77**			379	1,00
гк-32	***dlb3***	(Л) гол.,	(Л) св.гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) оч.оч.св. гол.,		**9**	**3**	**3**	**1**		**16**	**7,81**
× гк-	***dlb1***	(Ж) син.,	(Ж) син.,	(Ж) т.гол.,	(Ж) св.гол.,		74	32	30	7		143	2,32
72		(Т, Ст) син.	(Т, Ст) осветл.	(Т, Ст) осветл.	(Т, Ст) осветл.		107	38	33	16		194	1,67
гк-1	***dlb1***	(Л) гол. или	(Л) оч.оч.св. гол.,	(Л) св.гол.,	(Л) св.гол.,	(Л).оч.оч.св. гол.,	**27**	**13**	**12**	**9**	**13**	**64**	**9,49**
×	***dlb6?***	светлее, (Ж)син.,	(Ж) т. гол.,	(Ж) син.,	(Ж) син.,	(Ж) св.гол.,	82	44	45	29	15	215	3,84
гк-32	***dlb3***	(Т, Ст) син.	(Т, Ст) осветл.	(Т, Ст) осветл.	(Т, Ст) бел.	(Т, Ст) осветл.	181	113	84	69	21	468	5,11
гк-1	*dlb1*	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) св.гол.,	(Л) светлее гол.,	(Л) св.гол.,	**27**	**16**	**3**	**9**	**9**	**64**	**9,49**
×		(Ж) син.,	(Ж) т.гол., (Т, Ст)	(Ж) гол.,	(Ж) гол.,	(Ж) гол.,(Т, Ст)	п.49	34	6	17	21	127	1,14
гк-278	*dlb3-5*	(Т, Ст) син.	осветл. или бел.	(Т, Ст) бел.	(Т, Ст) осветл.	бел. с гол отт.							
гк-1	***dlb1***	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) св.гол.,	(Л) почти бел.,		**9**	**3**	**3**	**1**		**16**	**7,81**
×		(Ж) син.	(Ж) т.гол.	(Ж) т.гол.	(Ж) св.гол.		51	14	18	7		74	1,05
гк-199	***dlb3-e***						49	18	22	9		76	3,44
гк-57	***dlb3-7***	(Л) гол. или	(Л) гол. или	(Л) оч.св.гол.,			**9**	**3**	**4**			**16**	**5,99**
×	***spt1?***	светлее,	светлее,	(С) пятн.			85	36	44			165	1,67
гк-124	***f*** ^{e}***,dlb4***	(С) кр.-кор.	(С) пятн.				87	33	52			172	2,88

малиновую окраску. Классы *WF1wf1DLB3DLB3 – WF1wf1DLB3dlb3 – WF1wf1dlb3dlb3* различаются по окраске в «пик» цветения и их можно охарактеризовать как (Л) светло-голубые, (Ж) светло-голубые – (Л) почти белые, (Ж) белые, в кислоте малиновые – (Л) белые, (Ж) белые, в кислоте малиновые. В пасмурную погоду лепестки имеют более выраженную светло-голубую окраску, а так как не всегда в один день цветут представители всех классов, происходит неизбежная ошибка в их определении. Поэтому данные классы были объединены в один. Гены *wf1* и *dlb3* сцеплены с частотой кроссинговера 1 сМ, из-за этого наблюдается существенный недостаток рекомбинантного класса «дикий тип» (Л) голубые (Т и Ст) синие (табл. 34).

Ген f^e не аллелен генам *dlb1 – dlb4.* Взаимодействие генов f^e и *dlb1* по типу комплементарного, т. е. в генотипе $f^e f^e$ *dlb1dlb1* лепестки становятся почти белыми (как у dlb1), жилки очень светло голубыми, тычиночные нити и столбики белыми, пыльники серыми, семена пятнистыми (как у f^e) (табл. 32).

Таблица 33 – Анализ расщепления F_2 от скрещивания гк-109 × гк-124

Скрещивание	Расщепление	Независимое наследование						Сцепление генов ***wf1*** и f^e 5 сМ)					
		Фенотипы гибридов, соответствующих					Σ	Фенотипы гибридов, соответствующих					Σ
		F_1	гк-109	гк-124	новые			F_1	гк-109	гк-124	новые		
	Фенотип:(Б)	*гол.*	*бел.*	*св.гол*	*син.*	*оч.св. гол.*		*гол.*	*бел.*	*св.гол*	*син.*	*оч.св. гол.*	
	(Л)	*св.гол.*	*бел.*	*оч.св.гол*	*гол.*	*бел.*		*св. гол.*	*бел.*	*оч.св.гол*	*гол.*	*бел.*	
	(Т и Ст)	*бел.*	*бел.*	*бел.*	*син.*	*бел.*		*бел.*	*бел.*	*бел.*	*син.*	*бел.*	
	(С)	*кр.-кор.*	*кр.-кор. (гк-109) или пятн. (новый)*	*пятн.*	*кр.-кор.*	*пятн.*		*кр.-кор.*	*кр.-кор. (гк-109) или пятн. (новый)*	*пятн.*	*кр.-кор.*	*пятн.*	
	частота	**6**	**4**	**1**	**3**	**2**	**16**	**7,6**	**4,0**	**3,6**	**0,4**	**0,4**	**16**
Реципрокные	практ.	180	79	80	6	9	354	180	79	80	6	9	354
	теор.	133	89	22	66	44	354	169	89	80	8	8	354
	χ^2	16,82	1,02	151,39	54,92	28,08	*252,23*	0,77	1,02	0,00	0,80	0,04	2,63*
	Сцепление**	2	3	5	-	5	$\nu_{ср.}=4$						
гк-109 × гк-124	практ.	92	34	36	1	7	170	92	34	36	1	7	170
	теор.	64	42	11	32	21	170	81	43	38	4	4	170
	χ^2	12,52	1,70	60,60	29,91	9,56	*114,28*	1,50	1,70	0,14	2,39	2,17	7,91
	Сцепление	8	1	8	-	9	$\nu_{ср.}=6$						
гк-124 × гк-109	практ.	88	45	44	5	2	184	88	45	44	5	2	184
	теор.	69	46	12	35	23	194	88	46	42	4	4	184
	χ^2	5,23	0,02	91,85	25,22	19,17	*141,50*	0,00	0,02	0,15	0,06	1,29	1,52
	Сцепление	-	6	3	-	3	$\nu_{ср.}=3$						
F_3 (5 семей) ***WF1wf1 $F^e f^e$***	практ.	95	45	48	6	1	195	95	45	48	6	1	195
	теор.	73	49	12	36	24		93	49	44	5	4	195
	χ^2	6,54	0,29	105,23	25,55	22,42	*160,03*	0,05	0,29	0,36	0,33	2,85	3,88
	Сцепление	-	-	1	6	1	$\nu_{ср.}=3$						

* – $\chi^2_{теор.}(p=0{,}05, \nu=4) = 9{,}49$. ** – Сцепление, исходя из фенотипа, сМ.

Ген f^e маскирует проявление генов *dlb3* и *dlb4.* Взаимодействие трех генов f^e, *dlb4* и *dlb3* одновременно можно объяснить с помощью нескольких гипотез (табл. 35 – 38). В расщеплении F_2 от скрещиваний гк-124 (f^e, *dlb4*) с гк-32 (*dlb3*), 172 (*dlb3*), 57 (*dlb3-7*) и 278 (*dlb3-5*),

выращенных в течение шести сезонов, всего около 3000 растений, были получены результаты, которые можно трактовать неоднозначно. Изначально, помимо отвергнутой гипотезы **H_{01} независимого наследования всех трех генов**, было выдвинуто две гипотезы о взаимодействии генов *dlb4* и *dlb3*: **H_{02} – кумулятивная полимерия с внутри- или межгенным кроссинговером** (сцепление между генами *dlb3* и *dlb4* 9 сМ; расщепление 14,7 светло-голубой : 1,3 голубой венчик), **H_{03} – некумулятивная полимерия** (15 : 1). Обе гипотезы статистически

Таблица 34 – Анализ расщепеления F_2 от скрещивания гк-109 × гк-32

Расщепление	Независимое наследование					Сцепление генов ***wf1*** и ***dlb3*** 1 сМ				
	Фенотипы гибридов, соответствующих				Σ	Фенотипы гибридов,соответствующих				Σ
	F_1	гк-109	гк-32	новый		F_1	гк-109	гк-32	новый	
Фенотип: (Л)	*бел. или почти бел.*	*бел.*	*св.гол.*	*гол.*		*бел. или почти бел.*	*бел.*	*св.гол.*	*гол.*	
(Л) в кислоте (Т и Ст)	*малин. бел.*	*бел. бел.*	*малин. осветл.*	*малин. син.*		*малин. бел.*	*бел. бел.*	*малин. осветл.*	*малин. син.*	
частота	**8**	**4**	**1**	**3**	**16**	**8,00**	**4,00**	**3,92**	**0,08**	**16,00**
практическое	190	78	85	1	354	190	78	85	1	354
теоретическое	177,0	88,5	22,1	66,4	354,0	177,0	88,5	87,8	0,7	354,0
χ^2	0,95	1,25	*178,68*	*64,39*	*245,27*	0,95	1,25	0,09	0,12	2,41
Сцепление исходя из фенотипа, сМ	-	-	2	1						

* – $\chi^2_{теор.}(p=0,05, \nu=3) = 7,81$.

достоверны для большинства семей F_2. У четырех из шести семей F_3 (в F_2 голубой венчик) было моногенное расщепление, поэтому гипотеза H_{03} – отвергнута (табл. 36). Потомство других двух растений было единообразно и имело голубые лепестки.

После обнаружения тесного сцепления между генами *wf1* и f^e, а также *wf1* и *dlb3* логично предположить (**H_{04}**) **сцепление между генами f^e и *dlb3*** (1сМ), при этом гены *dlb3* и *dlb4* независимы и взаимодействуют по типу кумулятивной полимерии. Семьи F_2 от скрещивания гк-124 × гк-32 можно разделить на две группы, для первой достоверны H_{02} и H_{03} гипотезы, для второй H_{04} (табл. 35). Изначально вторая группа была классифицирована нами как ошибочная и исключена из анализа. F_3 (в F_2 светло-голубой венчик) не опровергло ни одну из гипотез.

Расщепление F_2 гк-124 × гк-172 не опровергло ни одну из гипотез (табл. 35). Расщепление F_2 гк-124 × гк-278 по другой аллели гена *dlb3* – *dlb3-5* опровергло $H0_2$ и $H0_3$ гипотезы и подтвердило гипотезы H_{01} (кумулятивная полимерия, гены *dlb4* и *dlb3* независимы) и H_{04} (сцепление между генами f^e и *dlb3* в 1 сМ), а возможно и сцепление 6 сМ (табл. 38).

Объединило все четыре гипотезы F_2 гк-124 (f^e) × гк-57 (*dlb3-7*), разные семьи которого выращивали в контрастные по погоде сезоны 2004-2007гг. (табл. 37). Во всех семьях расщепление по гену f^e соответствовало моногенному. Аллель *dlb3-7* среди других аллелей гена *dlb3* дает самую темную окраску венчика и его проявление сильно зависит от погодных условий. Поэтому у гибридов F_2 гк-124 × гк-57 в «типичные» годы изучения подтверждалась H_{03} – некумулятивная полимерия (15 светло-голубой : 1 голубой венчик), в более холодную

Таблица 35 – Анализ расщепеления F_2 и F_3 от скрещивания гк-124 с линиями гк-32 и гк-172

Скрещивание	Расщепление	H_{01} : Кумулятивная полимерия, гены ***dlb3*** и ***dlb4*** независимы				H_{02} : Кумулятивная полимерия, гены ***dlb3*** и ***dlb4*** сцеплены (9сМ)				H_{03} : Некумулятивная полимерия генов ***dlb3*** и ***dlb4***				H_{04}: Кумулятивная полимерия (***dlb3*** и ***dlb4***) + сцепление генов ***f*** ^{e} и ***dlb3***(1 сМ)			
		Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ
		гк-32, F_1	гк-124	новый		гк-32,F_1	гк-124	новый		гк-32, F_1	гк-124	новый		гк-32, F_1	гк-124	новый	
	Фенотип:(Л)	*св.гол.*	*оч.св. гол.*	*гол.или немного светлее*		*св.гол.*	*оч.св. гол.*	*гол.или немного светлее*		*св.гол.*	*оч.св. гол.*	*гол.или немного светлее*		*св.гол.*	*оч.св. гол.*	*гол.или немного светлее*	
	(Ж)	*гол.*	*св.гол.*	*т.гол.*		*гол.*	*св.гол.*	*т.гол.*		*гол.*	*св.гол.*	*т.гол.*		*гол.*	*св.гол.*	*т.гол.*	
	(П)	*гол.*	*сер.*	*гол.*		*гол.*	*сер.*	*гол.*		*гол.*	*сер.*	*гол.*		*гол.*	*сер.*	*гол.*	
	частоты	**33**	**16**	**15**	**64**	**44,0**	**16,0**	**4,0**	**64**	**45**	**16**	**3**	**64**	**39,8**	**16,0**	**8,2**	**64**
F_2 гк-124 × гк-32	практ.	562	191	42	795	562	191	42	795	562	191	42	795	562	191	42	795
	теор.	409,9	198,8	186,3		546,2	198,8	50,0		559,0	198,8	37,3		494,9	198,8	101,4	
	χ^2	56,42	0,30	111,80	***168,52***	0,46	0,30	1,29	**2,05**	0,02	0,30	0,60	**0,92**	9,10	0,30	34,76	***44,16***
F_2 гк-32 × гк-124	практ.	674	236	53	963	674	236	53	963	674	236	53	963	674	236	53	963
	теор.	496,5	240,8	225,7		661,6	240,8	60,6		677,1	240,8	45,1		599,5	240,8	122,8	
	χ^2	63,42	0,09	132,15	***195,66***	0,23	0,09	0,96	**1,28**	0,01	0,09	1,37	**1,48**	9,27	0,09	39,66	***49,01***
F_2 реципрокные	практ.	1236	427	95	1758	1236	427	95	1758	1236	427	95	1758	1236	427	95	1758
	теор.	906,5	439,5	412,0		1207,8	439,5	110,7		1236,1	439,5	82,4		1094,4	439,5	224,1	
	χ^2	119,80	0,36	243,93	***364,09***	0,66	0,36	2,21	**3,23**	0,00	0,36	1,92	**2,28**	18,33	0,36	74,40	***93,09***
F_2 гк-124 × гк-32	практ.	310	118	52	480	310	118	52	480	310	118	52	480	310	118	52	480
	теор.	247,5	120,0	112,5		329,8	120,0	30,2		337,5	120,0	22,5		298,8	120,0	61,2	
	χ^2	15,78	0,03	32,54	***48,35***	1,19	0,03	15,71	***16,93***	2,24	0,03	38,68	***40,95***	0,42	0,03	1,38	**1,84**
F_2 гк-32 × гк-124	практ.	255	103	42	400	255	103	42	400	255	103	42	400	255	103	42	400
	теор.	206,3	100,0	93,8		274,8	100,0	25,2		281,3	100,0	18,8		249,0	100,0	51,0	
	χ^2	11,52	0,09	28,57	***40,18***	1,43	0,09	11,24	***12,76***	2,45	0,09	28,83	***31,37***	0,14	0,09	1,59	**1,82**
F_2 реципрокные	практ.	565	221	94	880	565	221	94	880	565	221	94	880	565	221	94	880
	теор.	453,8	220,0	206,3		604,6	220,0	55,4		618,8	220,0	41,3		547,8	220,0	112,2	
	χ^2	27,28	0,00	61,09	***88,37***	2,59	0,00	26,91	***29,51***	4,67	0,00	67,46	***72,13***	0,54	0,00	2,95	**3,49**
F_3 (6 семей)	практ.	101	43	10	154	101	43	10	154	101	43	10	154	101	43	10	154
	теор.	79,4	38,5	36,1		105,8	38,5	9,7		108,3	38,5	7,2		95,9	38,5	19,6	
	χ^2	5,87	0,53	18,86	***25,26***	0,22	0,53	0,01	**0,75**	0,49	0,53	1,07	**2,09**	0,27	0,53	4,73	**5,53**
F_2 гк-124 × гк-172	практ.	147	57	17	221	147	57	17	221	147	57	17	221	147	57	17	221
	теор.	114,0	55,3	51,8		151,8	55,3	13,9		155,4	55,3	10,4		137,6	55,3	28,2	
	χ^2	9,58	0,06	23,38	**33,02**	0,15	0,06	0,69	**0,90**	0,45	0,06	4,26	**4,77**	0,65	0,06	4,43	**5,13**

$\chi^2_{теор.}(p=0,05, \nu=2) = 5,99$.

Таблица 36 – Анализ расщепеления F_3 от скрещивания гк-32 × гк-124

Фенотип F_2	Число семей	Расщеп-ление	H_{01} : Кумулятивная полимерия, гены ***dlb3*** и ***DLB4*** независимы			H_{02} : Кумулятивная полимерия, гены ***dlb3*** и ***DLB4*** сцеплены (9сМ)			H_{03} : Некумулятивная полимерия генов ***dlb3*** и ***dlb4***			H_{04} : Кумулятивная полимерия (***dlb3*** и ***dlb4***) + сцепление генов ***f*** ^{e} и ***DLB3*** (1 сМ)			H_{01}, H_{03}, H_{02}, H_{04}		
		Фенотип F_3: (Л) / *(Ж)*	*св.гол.* / *гол.*	*гол.или немного светлее т.гол.*	Σ	*св.гол.* / *гол.*	*гол.или немного светлее т.гол.*	Σ	*св.гол.* / *гол.*	*гол.или немного светлее т.гол.*	Σ	*св.гол.* / *гол.*	*гол.или немного светлее т.гол.*	Σ	*св.гол.* / *гол.*	*гол.или немного светлее т.гол.*	Σ
(Л) *св. гол.*, (Ж) *гол.*	6	**частоты**	**11**	**5**	**16**	**14,7**	**1,3**	**16**	**15**	**1**	**16**	**13,3**	**2,7**	**16**	**3**	**1**	**4**
		практ.	101	10	111	101	10	111	101	10	111	101	10	111	101	10	111
		теор.	76,3	34,7		102,0	9,0		104,1	6,9		92,3	18,7		83,3	27,7	
		χ^2	7,99	17,57	***25,56***	0,01	0,11	**0,12**	0,09	1,35	**1,44**	0,83	4,07	***4,90***	3,78	11,35	***15,14***
	2	практ.	38	13	51	38	13	51	38	13	51	38	13	51	38	13	51
		теор.	35,1	15,9		46,9	4,1		47,8	3,2		42,4	8,6		38,3	12,7	
		χ^2	0,25	0,54	**0,79**	1,67	18,93	***20,60***	2,01	30,21	***32,22***	0,46	2,24	**2,70**	0,00	0,00	**0,01**
		частоты							**H_{03}** невозможно!			**H_{04}** **1**	**2**	**3**	**H_{01}, H_{02}, H_{04}** **1**	**3**	**4**
(Л) *гол. или немного светлее,* (Ж) *гол.*	3	практ.										11	39	50	11	39	50
		теор.										16,67	33,33		12,50	37,50	
		χ^2										1,93	0,96	**2,89**	0,18	0,06	**0,24**
	1	практ.										17	27	44	17	27	44
		теор.										14,67	29,33		11,00	33,00	
		χ^2										0,37	0,19	**0,56**	3,27	1,09	***4,36***
	4 (Σ)	практ.										28	66	94	28	66	94
		теор.										31,33	62,67		23,50	70,50	
		χ^2										0,35	0,18	**0,53**	0,86	0,29	**1,15**
	2		Един.			Един.			Един.			Един.					
(Л) *оч.св. гол.*	3														(Л) *оч.св. гол., (Ж) св.гол.*- единообразие		

$\chi^2_{теор.}(p=0,05, \nu=1) = 3,84$.

181

Таблица 37 – Анализ расщепеления F_2 от скрещивания гк-124 × гк-57

Скрещивание	Расщепление	H_{01} : Кумулятивная полимерия, гены ***dlb3-7*** и ***dlb4*** независимы				H_{02} : Кумулятивная полимерия, гены ***dlb3-7*** и ***dlb4*** сцеплены (9сМ)				H_{03} : Некумулятивная полимерия генов ***dlb3-7*** и ***dlb4***				H_{04}: Кумулятивная полимерия (***dlb3-7*** и ***dlb4***)+сцепление генов ***f*** и ***dlb3-7*** (1сМ)			
		Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ
		гк-57, F_1	гк-124	новый		гк-57,F_1	гк-124	новый		гк-57, F_1	гк-124	новый		гк-57, F_1	гк-124	новый	
	Фенотип:(Л) (П)	*св.гол. гол.*	*оч.св. гол. сер.*	*гол.или немн. светлее гол.*		*св.гол. гол.*	*оч.св. гол. сер.*	*гол.или немн. светлее гол.*		*св.гол. гол.*	*оч.св. гол. сер.*	*гол.или немн. светлее гол.*		*св.гол. гол.*	*оч.св. гол. сер.*	*гол.или немн. светлее гол.*	
	частоты	**33**	**16**	**15**	**64**	**44,0**	**16,0**	**4,0**	**64**	**45**	**16**	**3**	**64**	**39,8**	**16,0**	**8,2**	**64**
гк-57	практ.	103	39	1	143	103	39	1	143	103	39	1	143	103	39	1	143
×	теор.	73,7	35,8	33,5		98,3	35,8	8,9		100,5	35,8	6,7		88,9	35,8	18,3	
гк-124	χ^2	11,62	0,30	31,55	***43,46***	0,22	0,30	7,05	***7,57***	0,06	0,30	4,85	**5,21**	2,23	0,30	16,38	***18,90***
гк-124	практ.	180	51	5	236	180	51	5	236	180	51	5	236	180	51	5	236
×	теор.	121,7	59,0	55,3		162,3	59,0	14,8		165,9	59,0	11,1		146,8	59,0	30,2	
гк-57	χ^2	27,94	1,08	45,76	***74,79***	1,94	1,08	6,44	***9,47***	1,19	1,08	3,32	**5,60**	7,53	1,08	21,06	***29,68***
гк-57	практ.	138	44	3	185	138	44	3	185	138	44	3	185	138	44	3	185
×	теор.	95,4	46,3	43,4		127,2	46,3	11,6		130,1	46,3	8,7		115,0	46,3	23,7	
гк-124	χ^2	19,03	0,11	37,57	***56,71***	0,92	0,11	6,34	***7,37***	0,48	0,11	3,71	**4,30**	4,58	0,11	18,08	***22,77***
гк-57	практ.	55	21	3	79	55	21	3	79	55	21	3	79	55	21	3	79
×	теор.	40,7	19,8	18,5		54,3	19,8	4,9		55,5	19,8	3,7		49,1	19,8	10,1	
гк-124	χ^2	5,00	0,08	13,00	**18,08**	0,01	0,08	0,76	**0,85**	0,01	0,08	0,13	**0,22**	0,70	0,08	5,01	**5,79**
гк-124	практ.	65	19	6	90	65	19	6	90	65	19	6	90	65	19	6	90
×	теор.	46,4	22,5	21,1		61,9	22,5	5,6		63,3	22,5	4,2		56,0	22,5	11,5	
гк-57	χ^2	7,45	0,54	10,80	***18,79***	0,16	0,54	0,03	**0,73**	0,05	0,54	0,75	**1,34**	1,46	0,54	2,65	**4,65**
гк-124	практ.	18	10	9	37	18	10	9	37	18	10	9	37	18	10	9	37
×	теор.	19,1	9,3	8,7		25,4	9,3	2,3		26,0	9,3	1,7		23,0	9,3	4,7	
гк-57	χ^2	0,06	0,06	0,01	**0,13**	2,17	0,06	19,34	***21,57***	2,47	0,06	30,44	***32,97***	1,09	0,06	3,83	**4,98**
гк-57	практ.	71	27	31	129	71	27	31	129	71	27	31	129	71	27	31	129
×	теор.	66,5	32,3	30,2		88,7	32,3	8,1		90,7	32,3	6,0		80,2	32,3	16,5	
гк-124	χ^2	0,30	0,85	0,02	**1,18**	3,53	0,85	65,26	***69,64***	4,28	0,85	102,97	***108,11***	1,06	0,85	12,67	***14,59***
гк-124	практ.	104	56	56	216	104	56	56	216	104	56	56	216	104	56	56	216
×	теор.	111,4	54,0	50,6		148,5	54,0	13,5		151,9	54,0	10,1		134,3	54,0	27,7	
гк-57	χ^2	0,49	0,07	0,57	**1,13**	13,34	0,07	133,80	***147,21***	15,09	0,07	207,85	***223,02***	6,85	0,07	28,99	***35,91***
гк-57	практ.	16	44	105	165	16	44	105	165	16	44	105	165	16	44	105	165
×	теор.	85,1	41,3	38,7		113,4	41,3	10,3		116,0	41,3	7,7		102,6	41,3	21,1	
гк-124	χ^2	56,09	0,18	113,76	***170,03***	83,69	0,18	869,40	***953,28***	86,22	0,18	1223,19	***1309***	73,10	0,18	332,65	***405,9***
гк-124	практ.	48	52	72	172	48	52	72	172	48	52	72	172	48	52	72	172
×	теор.	88,7	43,0	40,3		118,3	43,0	10,8		120,9	43,0	8,1		107,0	43,0	22,0	
гк-57	χ^2	18,67	1,88	24,91	***45,46***	41,73	1,88	348,98	***392,60***	43,99	1,88	507,04	***552,9***	32,50	1,88	113,27	***147,7***

$\chi^2_{теор.}(p=0,05, \nu=2) = 5,99$.

182

Таблица 38 – Анализ расщепеления F_2 от скрещивания гк-124 × гк-278

Скрещивание	Расщепление	Кумулятивная полимерия (***dlb3-5*** и ***dlb4***) H_{01} : ***dlb3-5*** и ***dlb4*** независимы H_{02} : ***dlb3-5*** и ***dlb4*** сцеплены (9сМ)					H_{03} : Некумулятивная полимерия (***dlb3-5*** и ***dlb4)***					Кумулятивная полимерия (***dlb3-5*** и ***dlb4***) H_{04} : сцепление генов ***f*** ^{e} и ***dlb3-5*** (1 сМ) H_{05} : сцепление генов ***f*** ^{e} и ***dlb3-5*** (6 сМ)				
		H_0	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	**H_0**	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ	**H_0**	Расщепление по классам, соответствующим:			Σ
			гк-278, F_1	гк-124	новый			гк-278, F_1	гк-124	новый			гк-278, F_1	гк-124	новый	
	Фенотип:(Л) *(Ж)* *(П)*		*св.гол.* *гол.* *гол.*	*оч.св. гол.* *св.гол.* *сер.*	*гол.или немного светлее* *т.гол.* *гол.*			*св.гол.* *гол.* *гол.*	*оч.св. гол.* *св.гол.* *сер.*	*гол.или немного светлее* *т.гол.* *гол.*			*св.гол.* *гол.* *гол.*	*оч.св. гол.* *св.гол.* *сер.*	*гол.или немного светлее* *т.гол.* *гол.*	
гк-124 × гк-278	**частоты**	**H_{01}**	**33**	**16**	**15**	**64**	**H_{03}**	**45**	**16**	**3**	**64**	**H_{04}**	**39,8**	**16,0**	**8,2**	**64**
	практ.		85	36	26	147		85	36	26	147		85	36	26	147
	теор.		75,8	36,8	34,5			103,4	36,8	6,9			91,5	36,8	18,7	
	χ^2		1,12	0,02	2,07	**3,21**		3,26	0,02	52,99	***56,27***		0,46	0,02	2,81	**3,29**
	частоты	**H_{02}**	**44,0**	**16,0**	**4,0**	**64**						**H_{05}**	**39,1**	**16,0**	**8,9**	**64**
	теор.		101,1	36,8	9,2								89,7	36,8	20,5	
	χ^2		2,55	0,02	30,77	***33,33***							0,25	0,02	1,45	**1,71**
гк-278 × гк-124	**частоты**	**H_{01}**	**33**	**16**	**15**	**64**	**H_{03}**	**45**	**16**	**3**	**64**	**H_{04}**	**39,8**	**16,0**	**8,2**	**64**
	практ.		65	31	22	118		65	31	22	118		65	31	22	118
	теор.		60,8	29,5	27,7			83,0	29,5	5,5			73,5	29,5	15,0	
	χ^2		0,28	0,08	1,16	**1,52**		3,89	0,08	49,03	***53,00***		0,97	0,08	3,22	**4,27**
	частоты	**H_{02}**	**44,0**	**16,0**	**4,0**	**64**						**H_{05}**	**39,1**	**16,0**	**8,9**	**64**
	теор.		81,1	29,5	7,4								72,0	29,5	16,5	
	χ^2		3,21	0,08	29,00	***32,28***							0,68	0,08	1,84	**2,60**
реципрокные	**частоты**	**H_{01}**	**33**	**16**	**15**	**64**	**H_{03}**	**45**	**16**	**3**	**64**	**H_{04}**	**39,8**	**16,0**	**8,2**	**64**
	практ.		150	67	48	265		150	67	48	265		150	67	48	265
	теор.		136,6	66,3	62,1			186,3	66,3	12,4			165,0	66,3	33,8	
	χ^2		1,31	0,01	3,21	**4,52**		7,08	0,01	101,90	***108,99***		1,36	0,01	5,98	***7,35***
	частоты	**H_{02}**	**44,0**	**16,0**	**4,0**	**64**						**H_{05}**	**39,1**	**16,0**	**8,9**	**64**
	теор.		182,2	66,3	16,6								161,7	66,3	37,0	
	χ^2		5,69	0,01	59,67	***65,37***							0,85	0,01	3,24	**4,10**

$\chi^2_{теор.}(p=0,05, \nu=2) = 5,99$, $\chi^2_{теор.}(p=0,01, \nu=2) = 9,21$.

183

погоду выполнялась гипотеза H_{01} (кумулятивная полимерия, гены *dlb4* и *dlb3-7* независимы), а в аномально холодную – увеличение числа гибридов с более темной окраской венчика.

Локус *wf1 – f e – dlb3* представляет интерес для селекции, так как найдена корреляция наличия рецессивной аллели гена *wf1* с быстрым зацветанием (Пороховинова, 2000). Ф. Плонка говорил о сцеплении локуса *wf1 – f e* с генами неравновероятного оплодотворения, приводящего в зависимости от генотипа либо к избытку, либо к недостатку гомозигот по этому локусу (Plonka, 1971). Эти положительные для селекционеров качества льна приводят к некоторой несимметричной ошибке в разделении классов (Л) светло-голубые – (Л) голубые, когда сначала зацветают растения с одной окраской, а затем через несколько дней, уже в другую погоду – с другой.

Ген *dlb1* неаллелен генам *dlb3* и *dlb4*. Гены *dlb1* с *dlb3* и *dlb3-e* наследуются независимо. Гены *dlb1* с *dlb4* и *dlb1* с *dlb3-5* также наследуются независимо, но ген *dlb1* маскирует проявление генов *dlb4* и *dlb3-5*.

Таким образом, большинство генов светло-голубой окраски лепестков имеют комплементарное взаимодействие. Только рецессивная гомозигота по гену *wf1* полностью ингибирует окраску, а ген *f e* маскирует проявление гена *dlb3* в цветке, и всегда дает пятнистость семян (рис. 23).

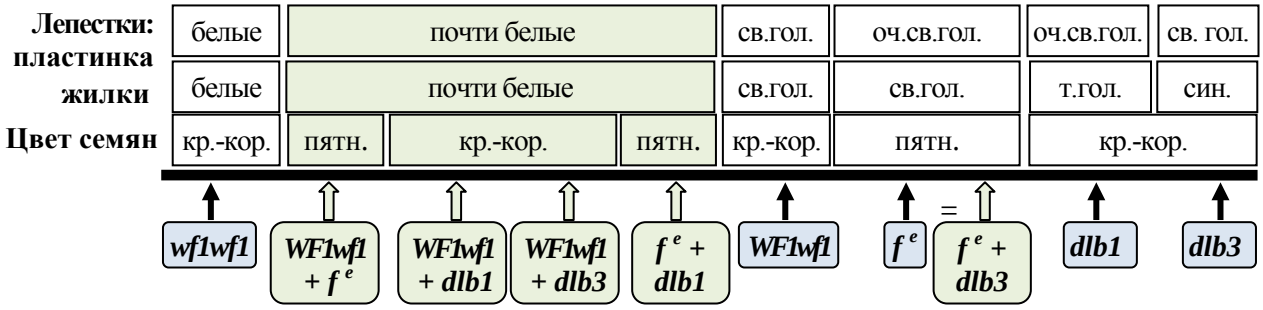


Рисунок 23 – Последовательность действия генов светло голубой окраски лепестков. ▬ – путь формирования фенотипа → – действие гена, ⇨- совместное действие генов.

3.3.5. Взаимодействие генов, контролирующих образование белых или почти белых звездчатых цветков и генов светло-голубой окраски венчика

Влияние генов, ответственных за светло голубую окраску венчика, на проявление генов, контролирующих деформацию цветка, выражается в основном в уменьшении деформации и (или) ослаблении окраски цветка, при этом характерный плейотропный эффект последних на пыльники сохраняется, то есть здесь наблюдается комплементарное взаимодействие генов.

При взаимодействии генов *s1* и *wf1* сохраняется неполное доминирование последнего, выраженное в уменьшении деформации белого венчика генотипа *s1s1* в ряду : лепестки сложенные, гофрированные (*WF1WF1*) > слабо сложенные, слабо гофрированные (*WF1wf1*) > плоские (*wf1wf1*), при этом пыльники и семена остаются желтыми (табл. 39).

Две линии гомозиготны по генам *s1* и *dlb3* (гк-287) или *dlb3-10* (гк-448). У них белые лепестки имеют более слабую деформацию, чем у *s1s1DLB3-* и похожи на *s1s1WF1wf1* (табл. 39).

Таблица 39 – Генетический контроль светло-голубой окраски венчика и его деформации (взамодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих						Расщепление по классам, соответствующим						n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые			F_1	P_1	P_2	новым				
гк-136	***s1***	(Л) св. гол.,	(Л) бел.,	(Л) бел., плоск.,	(Л)гол.,плоск.,	(Л) бел., сл. слож.,	(Л) бел., плоск.,	**6**	**1**	**3**	**3**	**2**	**1**	**16**	**11,07**
×		плоск.,(П) гол.,	слож.,гофр.,	(П) гол.,	(П) гол.	сл.гофр., (П)желт.,	(П)желт,	132	18	62	80	32	21	345	7,25
гк-109	***wf1***	(С) кр.-кор.	(П) желт.,(С)желт.	(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) желт.	(С)желт.	12	3	6	7	4	3	35	0,81
гк-136	***s1***	(Л) св. гол.,	(Л) бел.,	(Л) бел., плоск.,	(Л)гол.,плоск.,	(Л) бел., сл. слож.,	(Л) бел., плоск.,	**6**	**1**	**3**	**3**	**2**	**1**	**16**	**11,07**
×		плоск., (П) гол.,	слож., гофр.,	(П) гол.,	(П) гол.,	сл.гофр., (П)желт.,	(П) желт, (С)	50	11	28	20	11	11	133	4,36
гк-128	***wf1***	(С) кр.-кор.	(П) желт.,(С)желт.	(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) желт.	желт.	48	7	20	27	9	8	119	3,87
гк-2 ×		(Л) гол., плоск.,	(Л) св. гол., плоск.,	(Л)бел.,сл.слож.сл.гофр	(Л) бел., слож. и гофр.,			**9**	**3**	**1**	**3**			**16**	**7,81**
гк-287	***s1,dlb3***	(П)гол.,(С) кр.кор.	(П) гол., (С) кр.кор.	(П) желт.,(С) желт.	(П) желт., (С) желт.		п.	159	52	8	56			275	5,40
гк-2 ×		(Л) отт. гол., плоск.,		(Л)бел.сл.слож.сл.гофр.	(Л) бел. слож., гофр.,			**12**		**1**	**3**			**16**	**7,81**
гк-448	***s1dlb3-10***	(П) гол., (С) кр.-кор.		(П)желт.,(С)желт.	(П) желт., (С) желт.		п.	106		5	19			130	3,13
гк-391	***sfbs1***	(Л) светлее гол.,	(Л) бел.,сл.слож.,	(Л) св.гол.,				**9**	**4**	**3**				**16**	**5,99**
×		плоск.,	сл.гофр.,	плоск.,				125	45	36				206	1,72
гк-210	***dlb3***	(П) гол.	(П) желт.	(П) гол.				112	59	30				201	3,10
гк-2 ×		(Л) гол.,		(Л) бел.,	(Л) св. гол.,	(Л) бел., оч.сл. слож.,		**9**		**1**	**3**	**3**		**16**	**7,81**
гк-277	***sfbs1-2***	плоск.,		сл.слож., сл.гофр.,	плоск.,	оч.сл. гофр.,		38		2	14	14		68	1,44
	dlb3-5	(П) гол.		(П) желт.	(П) гол.	(П) желт.		51		5	16	12		84	1,10
гк-391	***sfbs1***	(Л) светлее гол.,	(Л) бел.,сл.слож.	(Л) св.гол.,				**9**	**4**	**3**				**16**	**5,99**
×к7822	***dlb3-5***	плоск., (П) гол.	сл.гофр.(П)желт	плоск., (П) гол.			п.	71	41	28				146	0,89
гк-53	***pbc3***	(Л) гол. (F_1) или	(Л) оч.оч. св. гол.,	(Л) оч. св.гол., плоск.,				**9**	**3**	**4**				**16**	**5,99**
×		светлее, плоск.,	слож., гофр.,	(П) сер.,				62	16	29				107	1,07
гк-124	***f ^{e}***	(П) гол., (С) кр.кор.	(П)св.ор.,(С)кр.кор.	(С) пятн.				64	24	28				116	0,29
гк-53×	***pbc3***	(Л) гол., плоск.,	(Л)оч.оч.св.гол.слож.	(Л) св.гол.,	(Л) оч.оч.св. гол.,			**9**	**3**	**3**	**1**			**16**	**7,81**
гк-210	***dlb3***	(П) гол.	гофр., (П) желт.	плоск., (П) гол.	плоск., (П) желт.		о.	46	16	15	6			83	0,17
гк-53	***pbc3***	(Л) гол., плоск.,	(Л) оч.оч.св. гол.,	(Л)св.гол	(Л) почти бел.,сл. слож., сл.гофр.,			**9**	**3**	**3**	**1**			**16**	**7,81**
×гк-32	***dlb3***	(П) гол.	гофр., (П) желт.	плоск., (П) гол.	(П) желт.		о.	26	9	12	5			52	1,88
гк-53	***pbc3***	(Л) гол.,	(Л)оч.оч.св.гол.[гк	(Л) оч.св. гол.,				**9**	**4**	**3**				**16**	**5,99**
× гк-	***dlb3-2***	(П) гол.	-53] или светлее,	(П) гол.			о.	258	112	81				451	0,23
172	***FP1***		гофр., (П) желт.												
гк-208	***pbc1***	(Л) гол. [F_1] или	(Л) оч.оч.св.гол.	(Л) оч.св.гол.,	(Л) бел., плоск.,			**9**	**3**	**3**	**1**			**16**	**7,81**
×		светлее, плоск.,	гофр., (П) желт.,	плоск.,	(П) желт.,			60	22	18	7			107	0,41
гк-124	***f ^{e}***	(П) гол., (С) кр.кор.	(С) кр.-кор.	(П) сер., (С) пятн.	(С) пятн.			112	31	41	9			193	2,27
гк-188	***pbc1***	(Л) гол. [F_1] или	(Л) оч.оч.	(Л) оч.оч. св.гол.,	(Л) бел.,			**9**	**3**	**3**	**1**			**16**	**7,81**
× гк-1	***dlb1***	светлее, плоск.	св.гол., гофр.	плоск.	плоск.		п.	46	10	9	2			67	4,51
гк-208	***pbc1***	(Л) гол.,	(Л) оч.оч.св. гол.	(Л) св.гол.,				**9**	**4**	**3**				**16**	**5,99**
×		плоск.,	гофр.[гк-208] или	плоск.,				132	60	3				225	2,48
гк-210	***dlb3***	(П) гол.	сл. гофр.(П) желт.	(П) гол.				73	31	22				126	0,18

185

Для расщеплений в F_2 по *sfbs1* и *wf1* ожидали получить распределение, аналогичное *s1* и *wf1* (табл. 40). Но при наличии всех 6 классов оно достоверно отличается от :

	3	**:**	**6**	**:**	**3**	**:**	**1**	**:**	**2**	**:**	**1**
Лепестки	голубые плоские		св.голубые плоские		белые плоские		белые сл.слож., сл.гофр.		белые оч.сл.слож.оч.сл.гофр.		белые плоские
Пыльники	голубые		голубые		голубые		св.оранж.		св.оранж.		св.оранж.
Генотип	*WF1WF1 SFBS1-*		*WF1wf1 SFBS1-*		*wf1wf1 SFBS1-*		*WF1WF1 sfbs1sfbs1*		*WF1wf1 sfbs1sfbs1*		*wf1wf1 sfbs1sfbs1*

за счет избытка классов *WF1WF1* и недостатка *wf1wf1*. Была выдвинута гипотеза о летали, приводящей к избирательной гибели гамет *wf1 LET* (рис. 24). Тогда расщепление соответствует 12 : 12 : 3 : 4 : 4 : 1, что и было доказано критерием χ^2 для F_2 гк-109 × гк-391 (2011, 2012гг.) и гк-109 × гк-132 (2012г.). Подтверждением этой гипотезы может служить расщепление в F_3, для гетерозигот по гену *wf1*. В одной половине семей оно должно соответствовать 1:2:1, в другой - 4:4:1. Из четырех семей в одной было расщепление 1:2:1, в двух - 4:4:1, а в одной выявлен недостаток рецессивных гомозигот, и расщепление соответствовало 1:2:1 с 0,05> p> 0,04 (табл. 41).

Гаметы	*WF1 LET*	*WF1 let*	*wf1 LET* - гибнет	*wf1 let*
WF1 LET	*WF1 WF1 LET LET*	*WF1 WF1 LET let*	нет	*WF1 wf1 LET let*
WF1 let	*WF1 WF1 LET let*	*WF1 WF1 let let*	нет	*WF1 wf1 let let*
wf1 LET - гибнет	нет	нет	нет	нет
wf1 let	*WF1 wf1 LET let*	*WF1 wf1 let let*	нет	*wf1 wf1 let let*

Рисунок 24. Расщепление по генотипу в F_2 гк-109 (*wf1*) × гк-391 (*LET*) или гк-132 (*LET*).

В F_2 гк-124 (f^e) × гк-132 (*sfbs1*) также наблюдался достоверный недостаток рецессивных гомозигот по гену f^e. Гены *wf1* и f^e сцеплены с частотой кроссинговера 5 сМ. Логично предположить, что та же леталь губит гаметы f^e*LET.* Тогда расщепление будет соответствовать:

	24	**:**	**8**	**:**	**3**	**:**	**1**
(Л)	гол. плоск.		бел., сл. слож., сл.гофр.		оч. св. гол., плоск.		бел., сл.слож., сл.гофр.
(П)	гол.		желт.		сер.		желт.
(С)	кр.-кор.		кр.-кор.		пятн.		пятн.
Генотип	*SFBS1- F^e- - -*		*sfbs1 sfbs1 F^e - - -*		*SFBS1- $f^e f^e$ let let*		*sfbs1 sfbs1 $f^e f^e$ let let*

что и было подтверждено критерием χ^2(табл. 42).

В группу с *wf1* и f^e входит еще ген *dlb3*, сцепленный с *wf1* (1 сМ). У F_1 и F_2 гк-210 (*dlb3*) × гк-391 (*sfbs1*) не было найдено «дикого типа» окраски цветка, который должен быть, исходя из его доминирования в других скрещиваниях. Расщепление соответствовало 9 (Л) светлее голубого, плоские : 3 (Л) светло голубые, плоские : 4 (Л) белые, слабо деформированные (табл.39).

В генанализ была вовлечена линия гк-277, гомозиготная по гену *sfbs1-2,* полученному в результате радиационного мутагенеза у сорта Циан в УкрНИИМК. Сорт Циан изначально имел светло-голубую окраску венчика, контролируемую геном *dlb3-5*. В F_2 гк-2 × гк-132 (*sfbs1-2, dlb3-5*) получено расщепление 9 (Л) голубые, плоские «дикий тип» : 3 (Л) светло голубые, плоские : 3 (Л) белые, слабо деформированные : 1 (Л) белые, очень слабо деформированные, что и ожидали для скрещиваний линий, различающихся по генам *sfbs1* и *dlb3* (табл. 39).

Таблица 40 – Анализ расщепеления F_2 от скрещивания гк-109 (*wf1*) с гк-391 (*sfbs1*, *LET*) и гк-132 (*sfbs1*, *LET*)

Фено-тип / Скре-щивание	(Л)	Гол. плоск.	Св. гол. плоск.	Бел. плоск	Бел. сл.слож., сл.гофр.	Бел. оч.сл.слож оч.сл.гофр.	Бел. плоск	∑	Гол. плоск.	Св. гол. плоск.	Бел. плоск	Бел. деформ	Бел. плоск	∑	Гол. плоск.	Св. гол. плоск.	Бел. плоск	∑				∑
	(П)	гол.	гол.	гол.	св.ор.	св.ор.	св.ор.		гол.	гол.	гол.	св.ор.	св.ор.		гол.	гол.	гол.					
	H_{01}: Дигенное независимое наследование генов *sfbs1* и *wf1*																					
Генотип		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*	*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*	*WF1-*	*wf1wf11*		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*	
		SFBS1-			*sfbs1sfbs1*				*SFBS1-*			*sfbs1sfbs1*			*SFBS1-*				- -	- -	- -	
	v	**3**	**6**	**3**	**1**	**2**	**1**	**16**	**3**	**6**	**3**	**3**	**1**	**16**	**1**	**2**	**1**	**4**	**1**	**2**	**1**	**4**
2011 г.																						
гк-391	практ.	37	50	10	11	15	1	124	37	50	10	26	1	124	37	50	10	97	48	65	11	124
×гк-109	теор.	23,3	46,5	23,3	7,8	15,5	7,8		23,3	46,5	23,3	23,3	7,8		24,3	48,5	24,3		31,0	62,0	31,0	
	χ^2	8,13	0,26	7,55	1,36	0,02	5,88	***23,20***	8,13	0,26	7,55	0,33	5,88	***22,15***	6,70	0,05	8,37	***15,12***	9,32	0,15	12,90	***22,37***
гк-109	практ.	58	67	8	31	8	2	174	58	67	8	39	2	174	58	67	8	133	89	75	10	174
×гк-391	теор.	32,6	65,3	32,6	10,9	21,8	10,9		32,6	65,3	32,6	32,6	10,9		33,3	66,5	33,3		43,5	87,0	43,5	
	χ^2	19,74	0,05	18,59	37,24	8,69	7,24	***91,55***	19,74	0,05	18,59	1,25	7,24	***46,86***	18,42	0,00	19,17	***37,60***	47,59	1,66	25,80	***75,05***
2012 г.																						
гк-391	практ.	25	20	5	11	7	4	72	25	20	5	18	4	72	25	20	5	50	36	27	9	72
×гк-109	теор.	13,5	27,0	13,5	4,5	9,0	4,5		13,5	27,0	13,5	13,5	4,5		12,5	25,0	12,5		18,0	36,0	18,0	
	χ^2	9,80	1,81	5,35	9,39	0,44	0,06	***26,85***	9,80	1,81	5,35	1,50	0,06	***18,52***	12,50	1,00	4,50	***18,00***	18,00	2,25	4,50	***24,75***
гк-109	практ.	19	22	8	7	11	2		19	22	8	18	2	69	19	22	8	49	26	33	10	69
×гк-391	теор.	12,9	25,9	12,9	4,3	8,6	4,3		12,9	25,9	12,9	12,9	4,3		12,3	24,5	12,3		17,3	34,5	17,3	
	χ^2	2,84	0,58	1,88	1,67	0,65	1,24	**8,87**	2,84	0,58	1,88	1,98	1,24	***8,53***	3,72	0,26	1,47	***5,45***	4,44	0,07	3,05	***7,55***
2012 г.																						
гк-132	практ.	29	23	5	13	5	5	80	29	23	5	18	5	80	29	23	5	57	42	28	10	80
×гк-109	теор.	15,0	30,0	15,0	5,0	10,0	5,0		15,0	30,0	15,0	15,0	5,0		14,3	28,5	14,3		20,0	40,0	20,0	
	χ^2	13,07	1,63	6,67	12,80	2,50	0,00	***36,67***	13,07	1,63	6,67	0,60	0,00	***21,97***	15,27	1,06	6,00	***22,33***	24,20	3,60	5,00	***32,80***
гк-109	практ.	51	56	11	27	10	7	162	51	56	11	37	7	162	51	56	11	118	78	66	18	162
×гк-132	теор.	30,4	60,8	30,4	10,1	20,3	10,1		30,4	60,8	30,4	30,4	10,1		29,5	59,0	29,5		40,5	81,0	40,5	
	χ^2	14,00	0,37	12,36	28,13	5,19	0,96	***61,01***	14,00	0,37	12,36	1,44	0,96	***29,14***	15,67	0,15	11,60	***27,42***	34,72	2,78	12,50	***50,00***

Продолжение таблицы 40

Фено-тип / Скре-щивание	(Л) / (П)	Гол. плоск. гол.	Св. гол. плоск. гол.	Бел. плоск гол.	Бел. сл.слож., сл.гофр. св.ор.	Бел. оч.сл.слож оч.сл.гофр. св.ор.	Бел. плоск св.ор.	∑	Гол. плоск. гол.	Св. гол. плоск. гол.	Бел. плоск гол.	Бел. деформ св.ор.	Бел. плоск св.ор.	∑	Гол. плоск гол.	Св. гол. плоск. гол.	Бел. плоск гол.	∑				∑
		H_{02}: Тригенное независимое наследование генов *sfbs1, wf1* и *LET*. Гаметы *wf1 Let* - не жизнеспособны.																				
Генотип		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*	*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*	*WF1-*	*wf1wf11*		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*		*WF1WF1*	*WF1wf1*	*wf1wf1*	
		SFBS1-			*sfbs1sfbs1*				*SFBS1-*			*sfbs1sfbs1*			*SFBS1-*				- -	- -	- -	
		- -	*- let*	*let let*	- -	*- let*	*let let*		- -	*- let*	*let let*	- - +- *let*	*let let*		- -	*- let*	*let let*		- -	*- let*	*let let*	
	ν	**12**	**12**	**3**	**4**	**4**	**1**	**36**	**12**	**12**	**3**	**8**	**1**	**36**	**4**	**4**	**1**	**9**	**4**	**4**	**1**	**9**
2011 г.																						
гк-391	практ.	37	50	10	11	15	1	124	37	50	10	26	1	124	37	50	10	97	48	65	11	124
×гк-109	теор.	41,3	41,3	10,3	13,8	13,8	3,4		41,3	41,3	10,3	27,6	3,4		43,1	43,1	10,8		55,1	55,1	13,8	
	χ^2	0,45	1,82	0,01	0,56	0,11	1,73	**4,69**	0,45	1,82	0,01	0,09	1,73	**4,10**	0,87	1,10	0,06	**2,02**	0,92	1,77	0,56	**3,25**
гк-109	практ.	58	67	8	31	8	2	174	58	67	8	39	2	174	58	67	8	133	89	75	10	174
×гк-391	теор.	58,0	58,0	14,5	19,3	19,3	4,8		58,0	58,0	14,5	38,7	4,8		59,1	59,1	14,8		77,3	77,3	19,3	
	χ^2	0,00	1,40	2,91	7,04	6,64	1,66	***19,66***	0,00	1,40	2,91	0,00	1,66	**5,97**	0,02	1,05	3,11	**4,18**	1,76	0,07	4,51	***6,34***
2012 г.																						
гк-391	практ.	25	20	5	11	7	4	72	25	20	5	18	4	72	25	20	5	50	36	27	9	72
×гк-109	теор.	24,0	24,0	6,0	8,0	8,0	2,0		24,0	24,0	6,0	16,0	2,0		22,2	22,2	5,6		32,0	32,0	8,0	
	χ^2	0,04	0,67	0,17	1,13	0,13	2,00	**4,13**	0,04	0,67	0,17	0,25	2,00	**3,13**	0,35	0,22	0,06	**0,63**	0,50	0,78	0,13	**1,41**
гк-109	практ.	19	22	8	7	11	2	69	19	22	8	18	2	69	19	22	8	49	26	33	10	69
×гк-391	теор.	23,0	23,0	5,8	7,7	7,7	1,9		23,0	23,0	5,8	15,3	1,9		21,8	21,8	5,4		30,7	30,7	7,7	
	χ^2	0,70	0,04	0,88	0,06	1,45	0,00	**3,13**	0,70	0,04	0,88	0,46	0,00	**2,09**	0,35	0,00	1,20	**1,56**	0,71	0,18	0,71	**1,60**
2012 г.																						
гк-132	практ.	29	23	5	13	5	5	80	29	23	5	18	5	80	29	23	5	57	42	28	10	80
×гк-109	теор.	26,7	26,7	6,7	8,9	8,9	2,2		26,7	26,7	6,7	17,8	2,2		25,3	25,3	6,3		35,6	35,6	8,9	
	χ^2	0,20	0,50	0,42	1,90	1,70	3,47	**8,20**	0,20	0,50	0,42	0,00	3,47	**4,60**	0,53	0,21	0,28	**1,03**	1,17	1,61	0,14	**2,91**
гк-109	практ.	51	56	11	27	10	7	162	51	56	11	37	7	162	51	56	11	118	78	66	18	162
×гк-132	теор.	54,0	54,0	13,5	18,0	18,0	4,5		54,0	54,0	13,5	36,0	4,5		52,4	52,4	13,1		72,0	72,0	18,0	
	χ^2	0,17	0,07	0,46	4,50	3,56	1,39	**10,15**	0,17	0,07	0,46	0,03	1,39	**2,12**	0,04	0,24	0,34	**0,62**	0,50	0,50	0,00	**1,00**

$\chi^2_{теор.}$(p=0,05, ν=5) = 11,07, $\chi^2_{теор.}$(p=0,05, ν=4) = 9,49, $\chi^2_{теор.}$(p=0,05, ν=2) = 5,99.

188

Таблица 41 – Анализ расщепления F_3 гк-109 × гк-391 (2013г.)

		H_0	**H_{01}: Независимое наследование генов *sfbs1*и *wf1*.**					**H_{02}: Независимое наследование генов *sfbs1, wf1* и *LET*.**				
Фенотип		(Л)	Гол.	Св. гол.	Бел.	Бел.		Гол.	Св. гол.	Бел.	Бел.	
№		(П)	гол.	гол.	гол.	св.ор.		гол.	гол.	гол.	св.ор.	
семьи	*Генотип*		*WF1 WF1*	*WF1 wf1*	*wf1 wf1*	- -	∑	*WF1 WF1*	*WF1 wf1*	*wf1 wf1*	- -	∑
			SFBS1-	*SFBS1-*	*SFBS1-*	*sfbs1 sfbs1*		*SFBS1-*	*SFBS1-*	*SFBS1-*	*sfbs1 sfbs1*	
								- -	- *let*	*let let*	- -	
		ν	**3**	**6**	**3**	**4**	**16**	**12**	**12**	**3**	**9**	**36**
274	*let let*	практ.	40	54	40	-	134	40	54	40	-	134
		теор.	33,5	67,0	33,5			59,6	59,6	14,9		
		χ^2	1,26	2,52	1,26		**5,04**	6,42	0,52	42,35		***49,29***
275	*let let* **?**	практ.	27	60	15	25	127	27	60	15	25	127
		теор.	23,8	47,6	23,8	31,8		42,3	42,3	10,6	31,8	
		χ^2	0,43	3,22	3,26	1,44	***8,34***	5,55	7,37	1,84	1,44	***16,20***
276	*LET let*	практ.	17	19	1	15	52	17	19	1	15	52
		теор.	9,8	19,5	9,8	13,0		17,3	17,3	4,3	13,0	
		χ^2	5,39	0,01	7,85	0,31	***13,56***	0,01	0,16	2,56	0,31	**3,04**
277	*LET let*	практ.	29	24	4	23	80	29	24	4	23	80
		теор.	15,0	30,0	15,0	20,0		26,7	26,7	6,7	20,0	
		χ^2	13,07	1,20	8,07	0,45	***22,78***	0,20	0,27	1,07	0,45	**1,99**

$\chi^2_{теор.}$(p=0,05, ν=3) = 7,81, $\chi^2_{теор.}$(p=0,01, ν=3) = 11,34

Таблица 42 – Анализ расщепления F_2 гк-124 × гк-132 (2016г.)

	H_0	**H_{01}: Независимое наследование генов *sfbs1*и *f^e*.**					**H_{02}: Независимое наследование генов *sfbs1*, *f^e* и *LET*. Гаметы *f^e Let* - не жизнеспособны.**				
Фено-	(Л)	Гол. или светлее, плоск.	Бел., сл. слож., сл.гофр.	Оч. св. гол., плоск.	Бел., сл.слож., сл.гофр.		Гол. или светлее, плоск.	Бел., сл. слож., сл.гофр.	Оч. св. гол., плоск.	Бел., сл.слож., сл.гофр.	
тип	(П)	гол.	желт.	сер.	желт.	∑	гол.	желт.	сер.	желт.	∑
	(С)	кр.-кор.	кр.-кор.	пятн.	пятн.		кр.-кор.	кр.-кор.	пятн.	пятн.	
Генотип		*SFBS1-*	*sfbs1 sfbs1*	*SFBS1-*	*sfbs1 sfbs1*		*SFBS1-*	*sfbs1 sfbs1*	*SFBS1-*	*sfbs1 sfbs1*	
Скре-щивание		*F^e -*	*F^e -*	*$f^e f^e$*	*$f^e f^e$*		*F^e-*	*F^e -*	*$f^e f^e$*	*$f^e f^e$*	
							- -	- -	*let let*	*let let*	
	ν	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**24**	**8**	**3**	**1**	**36**
гк-132	практ.	37	6	4	1	48	37	6	4	1	48
×гк-124	теор.	27,0	9,0	9,0	3,0		32,0	10,7	4,0	1,3	
	χ^2	3,70	1,00	2,78	1,33	***8,81***	0,78	2,04	0,00	0,08	**2,91**
гк-124	практ.	36	9	4	0	49	36	9	4	0	49
×гк-132	теор.	27,6	9,2	9,2	3,1		32,7	10,9	4,1	1,4	
	χ^2	2,58	0,00	2,93	3,06	***8,58***	0,34	0,33	0,00	1,36	**2,03**
	ν	**3**		**1**		**4**	**8**		**1**		**9**
гк-132	практ.	43		5		48	43		5		48
×гк-124	теор.	36,0		12,0			42,7		5,3		
	χ^2	1,36		4,08		***5,44***	0,00		0,02		**0,02**
гк-124	практ.	45		4		49	45		4		49
×гк-132	теор.	36,8		12,3			43,6		5,4		
	χ^2	1,85		5,56		***7,41***	0,05		0,38		**0,43**

$\chi^2_{теор.}$(p=0,05, ν=3) = 7,81, $\chi^2_{теор.}$(p=0,05, ν=1) = 3,84.

Наконец, у F_1 и F_2 Циан (к-7822, *dlb3-5*) × гк-391 (*sfbs1*) также не было обнаружено «дикого типа» окраски цветка, расщепление было подобно F_2 гк-210 × гк-391, что говорит о летали именно у гк-391 и гк-132 (табл. 39). Возможно, гк-132 и 391 имеют родственное происхождение, так как в их родословной были образцы из Австралии.

Вероятно эта леталь (делеция?) находится на месте аллели *PBC3*, показывая ложную аллельность генов *sfbs1* (гк-132) и *pbc3* (гк-53) (см.главу.3.3.2).

В F_2 гк-53 (*pbc3*) × гк-124 (f^e) наблюдали расщепление - 9 (Л) «дикого типа» : 3 (Л) очень очень светло-голубые, деформированные : 4 (Л) очень светло-голубые, плоские, то есть действие гена f^e подавляет действие гена *pbc3* (табл. 39).

В F_2 от скрещивания гк-53 (*pbc3*) с линиями, имеющими разные аллели гена *dlb3* : гк-210 (*dlb3*), гк-32 (*dlb3*) и гк-172 (*dlb3-2*) обнаружено расщепление – 9 (Л и П) «дикого типа» : 3 (Л) светло-голубые плоские, (П) голубые : 3 (Л) очень очень светло-голубые, сложенные и гофрированные, (П) оранжевые : 1 двойная рецессивная гомозигота. Пыльники у класса «двойных рецессивных гомозигот» всегда были оранжевые, а лепестки варьировали от очень очень светло-голубых плоских (×гк-210, 2014г.), до почти белых слабо сложенных и слабо гофрированных (×гк-32, 2013г.), или почти не отличимых от фенотипа гк-53, лишь слегка более светлых (×гк-172, 2011 и 2012гг.). То есть влияние аллелей *dlb3* на окраску и форму цветка pbc3 зависело как от генотипа родителя, так и от условий года выращивания (табл. 39).

У гибридов второго поколения гк-208 (*pbc1*) × гк-124 (f^e) было расщепление –

	9	**3**	**3**	**1**
(Л)	гол. или светлее, плоск.	оч.оч. св.гол., гофр.	оч. св. гол., плоск.	бел., плоск.
(П)	голубые	желтые	серые	желтые
(С)	красно-коричневые	красно-коричневые	пятнистые	пятнистые

то есть здесь наблюдается комплементарное взаимодействие генов, определяющее белую окраску венчика, ген *pbc1* дает желтые пыльники, а ген f^e обуславливает пятнистость семян (табл. 39).

В F_2 от скрещивания гк-208 (*pbc1*) × гк-210 (*dlb3*) получено расщепление – 9 (Л и П) «дикого типа» : 3 (Л) светло-голубые плоские, (П) голубые : 4 (Л) очень очень светло-голубые, гофриро-ванные или слабо гофрированные, (П) желтые. У двойных рецессивных гомозигот по этим генам фенотип подобен гк-208, лишь слегка уменьшалась деформация цветка (табл. 39).

У гибридов второго поколения гк-188 (*pbc1*) × гк-1 (*dlb1*) наблюдали расщепление – 9 (Л) «дикого типа» или немного светлее : 3 (Л) очень очень светло-голубые гофрированные: 3 (Л) очень очень светло-голубые, плоские : 1 (Л) белые плоские, то есть было кумулятивное действие этих генов на белую окраску венчика и форму лепестков (табл. 39).

В целом схему действия генов деформации и светло голубой окраски лепестков можно представить следующим образом: *s1>sfbs1>wf1>f ^{e}>pbc1>pbc3>dlb1>dlb3*. Но все гораздо сложнее, если рассматривать их действие на разные части растения. Ген *wf1* стоит третьим в

цепочке биосинтеза антоцианов, но первым, если брать деформацию лепестков. Он же полностью (или частично в гетерозиготе) подавляет окраску лепестков у гомозигот по гену *f* ^{e}, но не работает в семенах. Ген *f* ^{e} в свою очередь полностью подавляет деформацию лепестков у гомозиготы по гену *pbc1*, а ген *dlb1* у гомозиготы по гену *pbc3*, но дигомозиготы по каждой из пар генов имеют белые лепестки, т.е. по окраске – кумулятивное действие. Ген *dlb3* работает как «ослабитель» и окраски и деформации лепестков у гомозигот по гену *pbc3* (рис. 25).

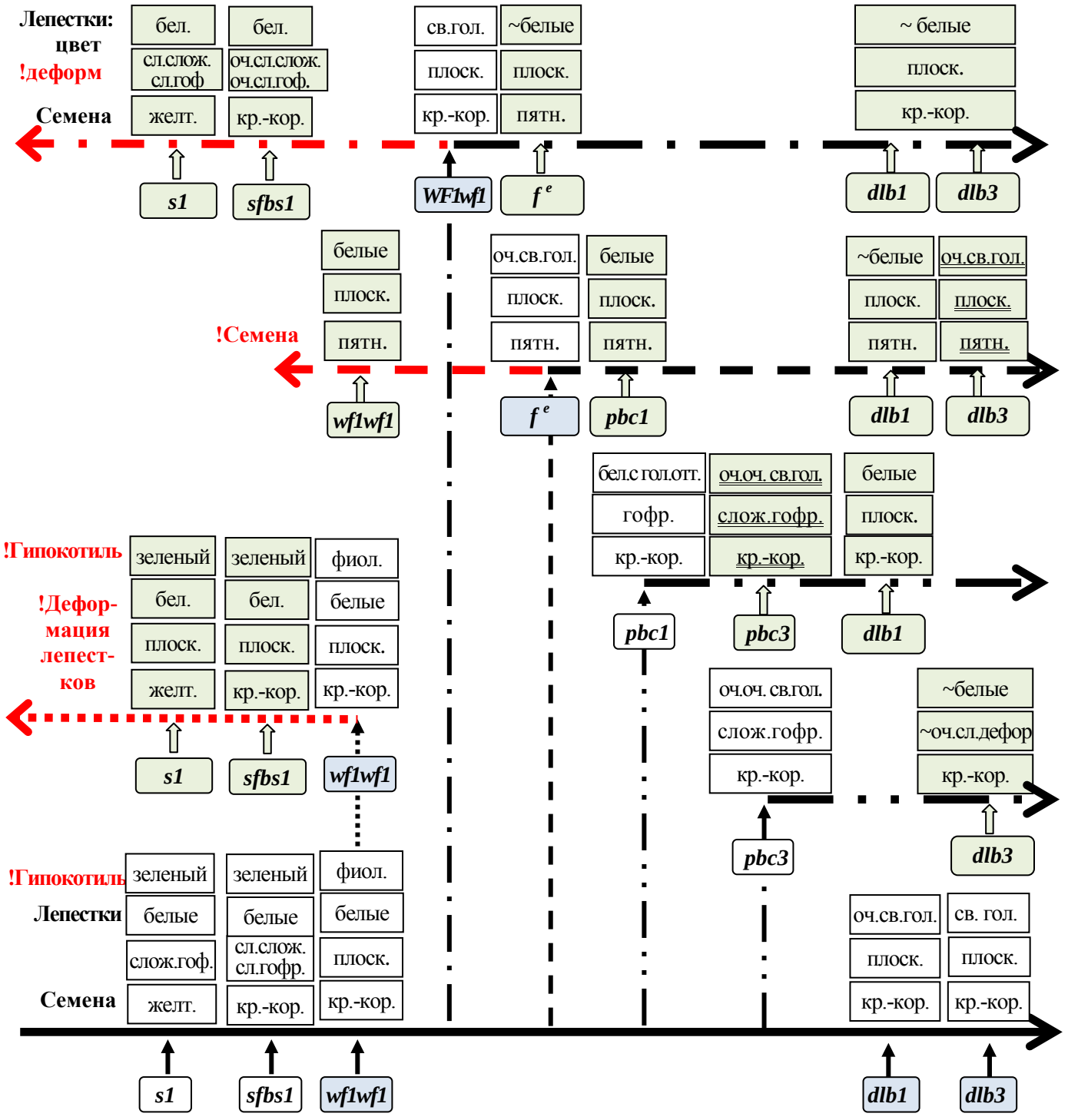


Рисунок 25 – Последовательность действия генов деформации венчика и генов светло голубой окраски лепестков. ▬ путь формирования фенотипа → – действие гена, ⇨ совместное действие генов.
! – нарушение прямого пути формирования фенотипа

3.3.6. Гены, контролирующие светло-оранжевую окраску пыльников и связанные с ней признаки

Все линии, в которых были идентифицированы гены светло-оранжевой окраски пыльников, имеют более светлую окраску лепестков, будь то плейотропный эффект гена одного из них, или независимое действие генов, контролирующих светло-голубую окраску венчика (табл. 43) (Пороховинова, 1999, 2001, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 2005; Пороховинова и др., 2013, 2017).

Ген *ora1* (*orange anthers 1*) [-] обусловливает светло-оранжевые пыльники, ослабление окраски жилок лепестков, тычиночных нитей и столбиков, желтую крапчатость у красно-коричневых семян (табл. 44).

Ген *SPS1* (*speckled seeds 1*) [-] ингибирует крапчатость семян в гомозиготе по гену *ora1* (табл. 44).

Гены *ora1* и *sps1* описаны нами впервые у гк-65 – линии 3 из местного образца Тверской области (к-3178). Ген *SPS1* идентифицирован впервые у гк-121 – линии 1-1 из образца L.Dominion (Северная Ирландия, к-6272) , которая несет также гены светло-желто-коричневой окраски семян *rs1* и сине-фиолетового цвета лепестков *sfc1*. Родительская форма к-6272 получена из коллекции Ф. Плонка. Так же геном *SPS1* обладает гк-173 линия 1 из и-548145 (Германия), которая несет кроме него гены желтой окраски семян *ysed2* и красно-фиолетового цвета лепестков *sfc3-2*.

С помощью теста на аллелелизм доказана аллельность гена *ora1* для гк-211 (*ora1-2*) линии 1 из селекционной линии Б-137 (ЛитНИИЗ, и-588306).

Таблица 43 – Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, приводящими к светло-оранжевой окраске пыльников

Линия	Происхождение	Гены	(Раст)	(Г)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(С)
гк-65	л-3 из к-3178 (Тверская губ., Россия)	***ora1 sps1***	зел.	фиол.	гол.	гол.	гол.	св.ор.	крапч.
гк-211	л-1 из и-588306 (Б-137, ЛитНИИЗ)	***ora1-2***	зел.	фиол.	гол. , (Н) бел.	гол.	(Т) св.гол., (Ст) син.	св.ор.	крапч.
гк-368	л-1 (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	***f ^{e} ora1***	зел.	св. фиол.	оч.оч. св.гол.	оч.св. гол.	(Т) бел., (Ст)оч.св.гол.	св.ор.	пятн., крапч.
гк-1	л-1 из примеси в к-30 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	***dlb1, dlb6? ora2***	зел.	фиол.	оч.оч. св.гол.	т.гол.	(Т) гол., (Ст) син. у осн.	св.ор.	кр.-кор.
гк-278	и-606139 (М23 мутант сорта Циан УкрНИИМК)	***б/н=dlb3-5, б/н=ora2***	зел.	фиол.	св.гол.	гол.	бел.	св.ор.	кр.-кор.
гк-199	л-3 из к-6855 (Tammes e, Нидерланды)	***dlb3-e ora3***	зел.	фиол.	св.гол., (Н) бел.	т.гол.	бел.	св.ор.	кр.-кор.
гк-119	л-2-3 из к-6210, (NP (RR) 38, Индия)	***e=dlb3-e ora3***	зел.	фиол.	св.гол., (Н) бел.	син.	бел.	св.ор.	кр.-кор.

Ген *ora2* (*orange anthers 2*) [/a^h] контролирует светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на другие части цветка и семена (табл. 44).

F_2 теста на аллелизм опроверг гипотезу об аллельности с геном *ora1* (F_1 пыльники светло-оранжевые, семена однотонные). Расщепление соответствовало кумулятивной полимерии 5:7:4,

Таблица 44 – Генетический контроль светло-оранжевого цвета пыльников и неоднородности окраски семян.

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих					Расщепление по классам, соответствующим					n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые		F_1	P_1	P_2	новым			
гк-2 × гк-65	***ora1***	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Л) гол., (Т, Ст) гол., (П) св.ор., (С) кр.-кор. крапч.			**3** 22 41		**1** 8 12			**4** 30 53	**3,84** 0,04 0,16
гк-65 × гк-121	***ora1, sps1 rs1***	(П) гол., (С) кр.-кор.	(П) св.ор., (С) крапч.	(П) гол., (С) св.ж.-кор.	(П) св.ор., (С) св.ж.-кор.	(П) св.ор., (С) кр.кор.	**36** 177 226	**3** 13 21	**12** 56 89	**4** 18 29	**9** 32 66	**64** 296 431	**9,49** 2,96 2,61
гк-65× гк-173	***ora1, sps1 ysed2***	(П) гол., (С)кр.кор	(П) св.ор., (С) крапч.	(П) гол., (С) желт.	(П) св.ор., (С) желт.	(П) св.ор., (С) кр.кор.	**36** п.70	**3** 5	**12** 25	**4** 8	**9** 18	**64** 126	**9,49** 0,24
гк-2 × гк-1		(С) кр.кор.					**9**		**1**	**3**	**3**	**16**	**7,81**
	dlb1, ora2, dlb6?	(Л) гол.[P_1 и F_1], или немного светлее, (Т, Ст) син.,(П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., (Т, Ст) осветл., (П) св.ор.	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) св.ор.	(Л)оч.оч.св.гол., (Т, Ст) осветл., (П) гол.	п.62 о.87 о.72		1 11 19	22 34 32	22 29 33	107 161 156	5,27 0,39 *12,31*
гк-72 × гк-1	***dlb1***	(Л) оч.оч.св.гол., (Т, Ст) осв.					**3**		**1**			**4**	**3,84**
	dlb1,ora2	(П) гол.		(П) св.ор.			п.120		51			171	2,12
гк-2 × гк-278	***dlb3-5 ora2***	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Л) св.гол., (Ж) гол., (Т, Ст) бел.,(П) св.ор.	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син., (П) св.ор.	(Л) св.гол., (Ж) гол., (Т, Ст) бел., (П) гол.	**9** 43 83		**1** 5 4	**3** 17 23	**3** 7 29	**16** 72 139	**7,81** 2,67 0,12
гк32× гк-278	***dlb3***	(Л) св.гол., (Ж) т.гол., (Т,иСт) бел. или осветл.			о.		**3**		**1**			**4**	**3,84**
	dlb3-5, ora2	(П) гол.		(П) св.ор.			14		42			182	0,36
гк-2 × гк-199	***dlb3-e ora3***	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Л) св.гол.,(Т, Ст) бел. [гк-199], св.гол.,(П) св.ор.	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) св.ор.	(Л) св.гол., (Т, Ст) бел., св.гол., (П) гол.	**9** п.88		**1** 11	**3** 34	**3** 26	**16** 159	**7,81** 1,21
гк-2 × гк-119	***dlb3-e ora3***	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Л) св.гол., (Т, Ст) бел., св.гол., (П) св.ор.	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) св.ор.	(Л) св.гол., (Т, Ст) бел., св.гол., (П) гол.	**9** 217 265		**1** 34 38	**3** 63 82	**3** 80 87	**16** 394 472	**7,81** 4,17 2,48
гк-32 × гк-199	***dlb3***	(Л) св.гол.					**9**		**1**	**3**	**3**	**16**	**7,81**
	dlb3-e ora3	(Ж) син., (Т, Ст) осветл., (П) гол.		(Ж) т.гол., (Т, Ст) бел., (П) св.ор.	(Ж) син., (Т, Ст) осветл., (П) св.ор.	(Ж) т.гол., (Т, Ст) бел., (П) гол.	65 51		9 8	26 12	16 13	116 82	2,77 4,11
гк-1 × гк-65	***dlb1 ora2 ora1***	(П) св.ор., (С) кр.-кор.		(П) св.ор., (С) крапч.	(П) гол., (С) кр.-кор.		**7** 70 121		**4** 41 92	**5** 43 83		**16** 154 296	**5,99** 0,81 5,91
		(Л) гол., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Л)оч.оч.св.гол (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Л) гол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) оч.оч.св.гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) оч.оч.св.гол., (П) св.ор., (С) крапч.	**21** 46 88	**7** 24 33	**12** 26 69	**15** 35 58	**5** 8 25	**4** 15 23	**64** 154 296	**11,07** 8,12 7,26
F_3(3 семьи) ***ORA1 ora1 ORA2ORA2***		(П) гол., (С) кр.-кор.		(П) св.ор., (С) кр.-кор.крапч.	(П) св.ор., (С) кр.-кор.		**3** 83		**1** 30	**0 примесь** 9		**4** 113	**3,84** 0,14
гк-65 × гк-199	***ora1 dlb3-e ora3***	(П) гол. (С) кр.кор.	(П) св.ор., (С) крапч.	П) св.ор. (С) кр.-кор.			**9** 44 44	**1** 5 3	**6** 22 29			**16** 71 76	**5,99** 1,29 0,69
		(Л) гол.,(Т, Ст)син.(П) гол.(С)кр.кор	(Л)гол.,(Т,Ст) гол.,(П)св.ор., (С) крапч.	(Л) св.гол.,(Т,Ст) бел., св.гол.,(П) св.ор.,(С) кр.-кор.	(Л) гол., (Т,Ст)син., (П) св.ор.,(С)кр.кор.	(Л) св.гол., (Т, Ст) бел.,св.гол., (П) гол.,(С) кр.кор.	(Л) св.гол., (Т,Ст)бел.,св.гол (П)св.ор.(С)крапч.	**27** 31 31	**3** 5 3	**6** 5 9	**18** 17 20	**9** 13 13	**1** 0 0	**64** 71 76	**11,07** 3,75 2,39

193

где 4 или 3 доминантные аллели обусловливают голубые пыльники и однотонные семена, 2 рецессивные аллели разных генов или рецессивная гомозигота по гену *ora2* обусловливают светло-оранжевые пыльники и однотонные семена, а гомозигота по гену *ora1* – светло-оранжевые пыльники и крапчатые семена. F_3 теста на аллелизм не опроверг эту гипотезу, но заставил задуматься, так как в каждой из трех семей потомков гибрида с голубыми пыльниками, помимо растений с голубыми пыльниками и оранжевыми пыльниками и крапчатыми семенами выщеплялось по 3 растения с оранжевыми пыльниками и однотонными семенами, что возможно при переопылении (F_2 выращивали без изоляции) или при неполной пенетрантности. Потомки пяти растений F_2 со светло-оранжевыми пыльниками и однотонными (3 семьи) или крапчатыми (2 семьи) семенами не дали расщепления (табл. 44).

Ген *ora2* первым был идентифицирован нами у гк-1 – ультраскороспелой линии 1 из примеси в селекционной линии Альтгаузена (к-30, Петроградская губ.), несущей также ген светло-голубой окраски *dlb1*. Затем с помощью теста на аллелизм была доказана его аллельность для линии гк-278 (и-606139, М23, радиационного мутанта сорта Циан УкрНИИМК), несущего также ген светло-голубой окраски *dlb3-5*.

Ген *ora3* (*orange anthers 3*) [= *ora3-2* /a^h] обусловливает светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на окраску других частей цветка и семена (табл. 44).

Впервые этот ген был нами идентифицирован у линии гк-199 (л-3 из к-6855, Нидерланды), гомозиготной также по гену *dlb3-e*. С помощью теста на аллелизм доказана аллельность этого гена с геном оранжевой окраски пыльников у гк-119, линии 2-3 из индийского образца NP(RR) 38 (к-6210), несущего тот же ген светло-голубой окраски лепестков *dlb3-e*.

Гены *ora1* и *ora3* не аллельны. В отличие от гена *ora2* уже в первом поколении теста на аллелизм (гк-65 × гк-199) все гибриды имели голубые пыльники. Во втором поколении было дигенное расщепление – 9 пыльники голубые семена красно-коричневые : 6 пыльники светло-оранжевые, семена красно-коричневые : 1 пыльники светло-оранжевые, семена крапчатые. То есть действие гена *ora1* маскируется геном *ora3* (табл. 44).

Тест на аллелизм генов *ora2* и *ora3* доказал их аллельность для линий гк-1, 119 и 199, но взаимодействие с геном *ora1* говорит об их неравенстве.

3.3.7. Взаимодействие генов, контролирующих образование белой и светло голубой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян

Ген *s1* маскирует проявление гена *ora1*. Расщепление F_2 гк-136 (*s1*) × гк-65 (*ora1*) соответствует 9 «дикий тип» : 3 (Л) голубые плоские, (П) светло-оранжевые, (С) крапчатые : 4 (Л) белые, деформированные, (П) и (С) желтые (табл. 45).

Таблица 45 – Генетический контроль светло голубой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов, соответствующих									Расщепление по классам, соответствующим										n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые						F_1	P_1	P_2	новым								
гк-136	***s1***	(Л)гол.,плоск	(Л) бел., слож.,	(Л) гол., плоск.,							**9**	**4**	**3**								**16**	**5,99**
×		(П) гол.,	гофр, (П) желт.,	(П) св.ор.,							86	27	29								141	3,24
гк-65	***ora1***	(С) кр.-кор.	(С) желт.	(С) крапч.							128	47	39								214	1,30
гк-132	***sfbs1***	(Л)гол.,плоск	(Л)бел.,слож	(Л) гол., плоск.,	(Л) бел.,слож., гофр,						**9**	**3**	**3**	**1**							**16**	**7,81**
×		(П) гол.,	гофр.,(П)желт.	(П) св.ор.,	(П) желт.,						44	15	12	3							74	1,05
гк-65	***ora1***	(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) крапч.	(С) крапч.						48	15	8	5							76	3,44
гк-391	***YSED1***	(Л)гол.,плоск	(Л) бел., слож.,	(Л) гол., плоск.,							**9**	**4**	**3**								**16**	**5,99**
×гк-65	***ora1***	(П) гол.	гофр, (П) желт.	(П) св.ор.	о.						81	28	26								135	2,40
гк-109	***wf1***	(Л) св.гол.,	(Л) бел.,	(Л) гол.,	(Л) гол.,		(Л) оч.св.гол.,		(Л) бел.,		**6**	**3**	**1**	**3**		**2**		**1**			**16**	**11,07**
×		(П) гол.,	(П) гол.,	(П) св.ор.,	(П) гол.,		(П) св.ор.,		(П) св.ор.,		31	11	4	13		15		4			78	4,34
гк-65	***ora1***	(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) крапч.	(С) кр.кор.		(С) крапч.		(С) крапч.		69	30	12	37		12		7			167	6,87
гк-65	***ora1***	(Л) гол.,	(Л) гол.,	(Л) оч.св.гол.,	(Л) оч.св.гол.,						**9**	**3**	**3**	**1**							**16**	**7,81**
× гк-	***f*** ^{e}	(Т,Ст) син.,	(Т, Ст) син.,	(Т, Ст) осветл.,	(Т, Ст) бел.,						72	31	19	11							133	3,86
124		(П) гол.,	(П) св.ор.,	(П) сер.,	(П) св.ор.,						75	24	23	5							127	1,30
		(С) кр.кор.	(С) крапч.	(С) пятн.	(С) пятн.и крапч.																	
гк-53	***pbc3***	(Л) гол.,	(Л)оч.оч.св.гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) гол.,			(Л) оч.оч.св.гол.,			**27**	**16**	**3**	**9**			**9**				**64**	**9,49**
× гк-1	***dlb1***	плоск.,	слож,гофр.,	плоск.,	плоск.,			плоск.,		п.	37	37	5	16			22				117	7,07
	ora2	(П) гол.	(П) желт.	(П) св.ор.	(П) св.ор.			(П) гол.														
гк-109	***wf1***	(Л) св.гол.,	(Л) бел.[гк-109],	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) гол.,		(Л) оч.оч.		(Л) гол.,		(Л) св. гол.,		(Л) бел.,	**18**	**18**	**1**	**9**	**3**	**3**	**6**	**6**	**64**	**14,07**
× гк-1	***dlb1***	(П) гол.	почти бел.,	(П) св.ор.	(П) гол.		св. гол.,		(П) св.ор.		(П) св.ор.		почти бел.,	55	48	0	17	12	7	15	14	168	8,25
	ora2		(П) гол.				(П) гол.						(П) св.ор.	37	39	1	11	7	12	11	16	134	10,32
гк-124	***f*** ^{e}	(Л) гол.,	(Л) оч.св.гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) гол.,		(Л)св.гол.		(Л)св.гол.		(Л)оч.оч.		(Л) почти	**81**	**48**	**12**	**27**	**27**	**9**	**36**	**16**	**256**	**14,07**
×	***dlb4***	(П) гол.,	(П)сер.[гк124]	(П) св.ор.,	(П)св.ор.,		(П) гол.,		(П)св.ор.,		св.гол.,		бел.,	71	61	16	38	25	4	33	13	261	13,97
гк-1	***dlb1***	(С) кр.кор.	или св.ор.,	(С) кр.кор.	(С) кр.кор.		(С) кр.кор.		(С)кр.кор.		(П) гол.,		(П)св.ор.,	81	48	12	29	35	6	46	20	277	5,15
	ora2		(С) пятн.								(С)кр.кор.		(С) пятн.									
гк-32	***dlb3***	(Л) гол. или	(Л) св.гол.,	(Л) оч.оч.св.гол.,	(Л) гол. или		(Л)св.гол.,(Т,		(Л) св.гол.,		(Л) св.гол.,			**81**	**36**	**13**	**27**		**12**	**27**	**9**	**256**	**16,92**
×	***dlb1***	светлее,	(Т,Ст) окраш.,	(Ж) т.гол.,	светлее,		Ст) окраш.,		(Т, Ст) бел.,		(Т, Ст) бел.,		п.	56	28	14	24		7	21	10	205	5,35
гк-1	***ora2***	(Т,Ст)	(П) гол.	(Т,Ст) окраш.,	(П) св.ор.		(П) св.ор.		(П) гол.		(П) св.ор.											
	dlb6	окраш.,		(П) св.ор.	(Л) оч.оч.св.гол.,		(Л) оч.оч.св.гол.,		(Л) оч.оч.св.гол.,								**39**	**9**	**3**			
		(П) гол.			(Ж) т.гол., (П) гол.		(Ж)св.гол., (П) гол.		(Ж)св.гол.(П)св.ор								36	7	2			
гк-172	***dlb3-2***	(П) гол.,	(Л) оч.	(Л) оч.оч.св.гол.,	(П) гол.,		(Л) оч.		(Л) оч.оч.св.гол.,					**27**	**9**	**4**	**9**	**3**	**12**		**64**	**11,07**
× гк-1	***dlb1,***	(П) гол.	св. гол.,	(П) св.ор.	(П) св.ор.		св. гол.,		(П) гол.					148	62	22	56	15	76		379	3,34
	ora2		(П) гол.				(П) св.ор.							163	66	25	47	26	67		394	7,08

195

Гены *sfbs1* и *ora1* имеют независимое действие. Ген *sfbs1* маскирует проявление гена *ora1* в цветке, но не мешает проявлению крапчатости у семян. Расщепление в F_2 гк-132 ×гк-65 (табл. 45) соответствует:

	9	**3**	**3**	**1**
(Л)	голубые, плоские	голубые, плоские	белые деформированные	белые деформированные
(П)	голубые	светло оранжевые	желтые	желтые
(С)	коричневые	крапчатые	коричневые	крапчатые.

В F_2 гк-391 × гк-65 расщепление аналогичное, но усложняется влиянием доминантного гена желтосемянности *YSED1* (табл. 45).

Ген *wf1* не оказывает влияния на окраску пыльников и семян гомозигот по гену *ora1*. Последний слегка ослабляет окраску жилок лепестков, что особенно заметно у гетерозигот по гену *wf1*, имеющих почти белые лепестки вместо светло-голубых (табл. 45).

Ген *ora1*, в отличие от действия на ген *wf1*, не влияет на окраску лепестков у гомозигот по генам *dlb1, dlb3-e*, меняя лишь цвет пыльников и семян (табл. 45).

Ген *ora1* также не влияет на окраску венчика у гомозигот по гену f^{e}, но делает белыми их тычиночные нити и столбики, и светло-оранжевыми – пыльники. Гены *ora1* и f^{e} оказывают комплементарное действие на семена, которые становятся пятнистыми и крапчатыми (табл. 45).

Ген *pbc3* маскирует проявление гена *ora2* (табл. 45).

В отличие от гена *ora1, ora2* не влияет на окраску венчика у гомо- и гетерозигот по гену *wf1*, меняя лишь цвет пыльников (табл. 45).

Ген *ora2* у гомозигот по гену f^{e} делает пыльники светло-оранжевыми, но не влияет на окраску венчика и семян. Так же он не действует на окраску лепестков у гомозигот по генам *dlb1, dlb3, dlb3-2, dlb3-e, dlb3-5*, меняя лишь цвет пыльников (табл. 44, 45).

Ген *ora3* не влияет на окраску лепестков у гомозигот по гену *dlb3-e*, меняя лишь цвет пыльников (табл. 44).

3.3.8. Гены, контролирующие розовую окраску венчика и связанные с ней признаки

У льна все известные гены розовой окраски цветка имеют плейотропный эффект на осветление тычиночных нитей и столбиков, светло-оранжевый цвет пыльников и желтый оттенок семян (Пороховинова, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 1999, 2005; Пороховинова и др., 2013, 2017). Розовая окраска венчика сильно зависит от условий среды. Наиболее хорошо она проявляется ранним утром в пасмурную погоду. В солнечное время лепестки быстро выгорают до почти белых и их можно отличить от чисто белых только при реакции на кислоту или по конусу лепестков у бутона за день до раскрытия цветка. В дождливую погоду окраска также плохо видна из-за повреждения лепестков каплями дождя.

Ген *pf1* (*pink flower 1*) [$\underset{\sim}{a}^{d}\underset{\sim}{d}$] контролирует розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, голубые тычиночные нити и столбики, темно-желто-коричневые семена (табл. 46, 47).

Гк-141 – гомозигота по гену *pf1* получена Н.Б.Брач (ВИР), как линия 1 из спонтанного мутанта в сорте К-6 (к-6815, Псковский НИИСХ). Она позднеспела, высокорослa и имеет хорошую урожайность по волокну и семенам (табл. 46).

Таблица 46 – Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, приводящими к розовой окраске венчика

Линия	Происхождение	**Гены**	(Б)	(Л)	(Ж)	(Т и Ст)	(П)	(С)
гк-141	л-1 спонтанный мутант в к-6815 (К-6, Россия,ПНИИСХ)	***pf1, rpf1***	т. роз.	роз.	гол.-роз.	гол.	св.ор.	т.ж.-кор.
гк-143	л-1 из к-6917 (с (47-4) 80 Versailles, Франция)	***a^d=pf-ad, l^r=rpf1***	т. роз.	роз.	гол.-роз.	гол.	св.ор.	от ж.-кор. до св.ж.-кор.
гк-432	л-5 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)	***d=pf-d, rpf1***	т. роз.	роз.	роз.-фиол.	(Т) бел. (Ст) гол.	св.ор.	черн.
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	***a^d=pf-ad, L^r=RPF1, yspf1***	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.	гол.-роз.	бел.	св.ор.	желт.
гк-458	л-1 из к-7776 (восстановитель фертильности,Россия,ВНИИМК)	***pf-ad, RPF1, yspf1***	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.	фиол.-роз.	бел.	св.ор.	желт.
гк-275	и-606146 (М45 мутант сорта Антарес, УкрНИИМК)	***б/н1= pf-ad, RPF1***	оч.св. роз.	бел. с роз. отт.	гол.-роз.	бел.	св.ор.	желт.
гк-273	и-606143 (ЛР-1-1, УкрНИИМК)	***б/н1=pf-ad, б/н2= sfc1,yspf1***	т. роз.	роз.	фиол.-роз.	бел.	св.ор.	желт.
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	***pf1, rpf1, sfc1, rs1***	т. роз.	роз.	фиол.-роз.	гол.	св.ор.	ж.-кор.
гк-176	л-1 из (гк-141× гк-103) Россия, ВИР	***s1, pf1***	бел.	бел.	бел.	бел.	желт.	ж.-кор.

Другая аллель гена *pf1* – ***pf-d*** (*d* по классификации Т.Таммес (Tammes, 1928)) в отличие от *pf1* обуславливает более темные – черные семена. Цвет семян у несущей его линии константен, однако у гибридов он может в зависимости от условий года меняться на один тон (табл. 47).

Ген *d* (*pf-d*) был идентифицирован Т.Таммес (Нидерланды) и несущая его линия поступила в коллекцию ВИР под названием Deep Pink (к-4043). Выделенная из нее линия л-5 гк-432 отличается скороспелостью и устойчивостью к полеганию (табл. 46).

Третья аллель гена *pf* – ***pf-ad*** (ген a^d по классификации Ф.Плонка (Plonka, 1971)) имеет то же действие на окраску лепестков и пыльников, но сильнее подавляет окраску тычиночных нитей и столбиков - до почти белой или белой. Окраска семян у гомозигот по нему в зависимости от окружающей среды и генов-модификаторов может меняться от желтой до темно-желто-коричневой. Внутри родительских линий окраска семян более стабильна, но может колебаться на тон у одного растения в разных коробочках (табл. 46, 47).

По данным Ф.Плонка ген a^d имеют несколько образцов. Первый – сорт Bolley Golden (к-6392, США) с желтыми семенами. Из него нами получена линия 2 – гк-129, также имеющая эффективный ген устойчивости к ржавчине (L_{10}). Вторая – линия с (47-4) 80 (к-6917, Versailles, Франция) с желто-коричневыми семенами варьирующего оттенка. На ее основе нами получена другая линия (л-1) – гк-143. Она позднеспела и экстремально высокорослa (табл.46).

Тест на аллелизм доказал аллельность гена *pf-ad* (гк-129) и не названного гена *(б/н1*) из коллекции УкрНИИМК (табл.46, 47). Этот ген по данным В.А.Ляха имеют две линии. Первая –

М45 (гк-275) получена в результате радиационного мутагенеза из сорта Антарес, вторая – ЛР-1-1 (гк-273), рекомбинантная линия от скрещивания Л-3 (Чехия)×Л-2 (Россия) (Лях и др., 2003).

Таблица 47 – Генетический контроль розовой окраски венчика

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам,соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-2 × гк-141	***RPF1***	(Л) гол.,		(Л) роз.,	(Л) св. роз.,	**12**		**1**	**3**	**16**	**5,99**
	pf1,	(П) гол.,		(П) св.ор.	(П) св.ор.	246		22	66	334	0,32
	rpf1	(С) кр.-кор.		(С) т.ж.-кор.	(С) т.ж.-кор.	183		12	45	240	0,65
гк-2 × гк-143	***RPF1***	(Л) гол.,		(Л) роз., (П) св.ор.,	(Л) св.роз.,	**12**		**1**	**3**	**16**	**5,99**
	pf-ad	(П) гол.,		(С) желт, ж.кор. [гк-	(П) св.ор., (С)	127		6	42	175	4,94
	rpf1	(С) кр.-кор.		143] – т.ж.-кор.	желт. – т.ж.-кор.	128		15	31	174	1,07
гк-2 × гк-129	***RPF1***	(Л) гол.,		(Л) св.роз.,(П) св.	(Л) св.роз., (П)	**12**		**1**	**3**	**16**	**5,99**
	pf-ad	(П) гол.,		ор., (С) желт.	св.ор., (С)	140		11	32	183	0,23
	RPF1,yspf1	(С) кр.-кор.		[гк-129] – т.желт.	ж.кор. –т.ж.кор.	67		3	13	83	1,71
гк-2 × гк-458	***RPF1***	(Л) гол.,		(Л)св.роз.,(П)св.ор	(Л) св.роз.,	**12**		**1**	**3**	**16**	**5,99**
	pf-ad	(П) гол.,		(С) желт. [гк-458]	(П) св.ор., (С)	о.74		2	21	97	3,18
	RPF1,yspf1	(С) кр.-кор.		– т.желт.	ж.кор. –т.ж.кор.						
гк-2 × гк-432	***RPF1***	(Л) гол.,		(Л) роз., (П) св.ор.,	(Л) св.роз.,	**12**		**1**	**3**	**16**	**5,99**
	pf-d	(П) гол.,		(С) черн. [гк-432] –	(П) св.ор.,	2013г.п.104		10	24	138	0,36
	rpf1	(С) кр.кор.		т.ж.-кор.	(С) черн. –	о.160		13	34	207	0,74
					т.ж.-кор.	2014г.о.168		19	39	226	1,96
гк-121 × гк-129	***rs1***	(Л) не роз.,	(Л) не роз.,	(Л)отт.роз.,(П)св.ор	(Л) отт. роз., (П)	**36**	**12**	**4**	**12**	**64**	**7,81**
	pf-ad	(П) гол.,	(П) гол.,	(С) желт.[гк-129] –	св.ор.,(С) ж.-кор.	15	2	3	3	23	3,67
	yspf1	(С) кр.-кор.	(С)св.ж.кор	т.желт.	– т.ж.-кор.	144	47	16	39	246	1,37
гк-121 × гк-273	***rs1***	(Л) не роз.,	(Л) не роз.,	(Л) роз.,(П) св.ор	(Л)роз.,(П)св.ор.	**36**	**12**	**4**	**12**	**64**	**7,81**
	pf-ad	(П) гол.,	(П) гол.,	(С) желт.[гк-273] –	(С) ж.-кор. –	п.84	28	6	34	152	2,31
	yspf1	(С) кр.-кор.	(С)св.ж.кор	т.желт.	т.ж.-кор.						
гк-129 ×гк-141	***pf-ad,RPF1,***	(Л) св.роз.,		(Л) роз.,		**3**		**1**		**4**	**3,84**
	pf1,rpf1	(П) св.ор.		(П) св.ор.		о.12		4		16	0,00
гк-141× гк-143	***pf1, rpf1***	(Л) роз., (П) св.ор., (С) от желт., ж.кор. [гк-143, F_1],				Непрерывный ряд изменчивости					
	pf-ad, rpf1	т.ж-.кор. [гк-141], до почти черных									
гк-275 × гк-141	***pf-ad,***	(Л) св.роз., (П) св.ор.,		(Л) роз., (П) св.ор.,		**3**		**1**		**4**	**3,84**
	RPF1	(С) желт. [гк-275],		(С) желт. – т.ж.-кор. [гк-141]		о.129		32		161	2,25
	pf1,rpf1	ж.-кор.[F_1], т.ж.-кор.									
гк-432 ×гк-255	***pf-d***	(Л) роз., (П) св.ор.,		(Л) роз., (П) св.ор.,		**9**		**7**		**16**	**3,84**
	pf1,	(С) черн.		(С) т.ж.-кор. –		56		41		97	0,09
	rs1			ж.-кор. [гк-255]		61		40		101	0,71

Аллель *pf-ad* также была идентифицирована по результатам теста на аллелизм в скрещивании гк-129 с гк-458, линией 1 из восстановителя фертильности (к-7776, ВНИИМК) (табл.46, 47).

Родительские линии в тестах на аллелизм по гену *pf-ad*, а также их гибриды первого и второго поколения имеют полностью идентичную окраску цветка и семян. Поэтому с формально генетической точки зрения можно говорить об идентичности всех четырех аллелей.

В F_2 от скрещивания гк-141 (*pf1*) × гк-143 (*pf-ad*) наблюдался непрерывный ряд изменчивости по окраске семян с трансгрессиями в обе стороны, а в гк-141 (*pf1*) × гк-275 (*pf-ad*) – без трансгрессий. В F_2 от скрещивания гк-432 (*pf-d*) × гк-255 (*pf1, sfc1, rs1*) расщепление по окраске семян соответствовало – 9 «семена черные» : 7 «семена темно желто-коричневые или

желто-коричневые», т.е. аллель *pf-d* доминировала над *pf1*, а ген *rs1* (см. ниже) ослаблял окраску семян при наличии любых аллелей гена *pf* (табл.46, 47).

Ген *RPF1* (*Reduced Pink Flower 1*) [= L^r] не имеет самостоятельного действия, ослабляет розовую окраску лепестков и голубую – тычиночных нитей у гомозигот по гену *pf* (табл. 47).

Ген *yspf1* (yellow seeds after pink flower) [-] не имеет самостоятельного действия. Он обусловливает желтую или темно-желтую окраску семян у гомозигот по гену *pf-ad*. Ген имеет варьирующую экспрессивность, что влияет на оттенок семян, которые могут быть как желтыми и темно-желтыми (*yspf1*), так и пятнистыми, желто-коричневыми и темно-желто-коричневыми (*YSPF1*) (табл. 47).

3.3.9. Взаимодействие генов, контролирующих образование белой, светло голубой и розовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян

Гены *s1* и *pf1* имеют комплементарное действие. Ген *s1* подавляет синтез антоцианов во всем растении, а *pf1* ликвидирует деформацию лепестков и придает семенам желто-коричневую окраску, вероятно вызванную каротиноидами и хлорофиллами. Ген *RPF1* не влияет на проявление гена *s1*. Расщепление у гибридов второго поколения от скрещивания гк-141 (*pf1, RPF1*) на гк-136 (*s1*) или гк-103 (*s1*) соответствует (табл. 48):

	36	**3**	**9**	**12**	**4**
(Л)	голубые, плоские	розовые, плоские	св.розовые, плоские	белые деформ.	белые, плоские
(П)	голубые	св.оранжевые	св.оранжевые	желтые	желтые
(С)	красно-коричневые	т.желто-коричневые	т.желто-коричневые	желтые	желто-коричневые

Гены *sfbs1* и *pf1* также имеют комплементарное действие. Ген *sfbs1* подавляет синтез антоцианов в гипокотиле и цветке, но не работает в семенах, а *pf1* ликвидирует деформацию лепестков и придает семенам желто-коричневую окраску. Действие гена *RPF1* в годы исследования сильно зависело от условий среды и сейчас не рассматривается. Расщепление в F_2 гк-141 (*pf1*) ×гк-136 (*sfbs1*) соответствует (табл. 48):

	9	**3**	**3**	**1**
(Л)	голубые, плоские	розовые, плоские	белые деформ.	белые, плоские
(П)	голубые	св.оранжевые	желтые	желтые
(С)	красно-коричневые	т.желто-коричневые	красно-коричневые	т. желто-коричневые

Подобное расщепление наблюдается и в F_2 гк-255 (*pf1, rs1*) × гк-136 (*sfbs1*), но на окраску семян влияет также ген *rs1*, поэтому она не приводится (табл. 48).

Ген *wf1* ослабляет розовую окраску венчика у гомозигот по гену *pf1*, но не влияет на окраску пыльников и семян. В F_2 гк-109 (*wf1,RPF1*)×гк-129 (*pf1-ad,RPF1*) расщепление соответствует (табл. 48):

	3	**6**	**3**	**1**	**3**
(Л)	голубые	светло-голубые	белые	светло-розовые	белые
(П)	голубые	голубые	голубые	светло-оранжевые	желтые
	PF1 - WF1WF1	*PF1 - WF1wf1*	*PF1 - wf1wf1*	*pf1pf1 WF1WF1*	*pf1pf1 - wf1*

Таблица 48 – Генетический контроль светло голубой окраски венчика и его деформации (взамодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих					Расщепление по классам, соответствующим					n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые		F_1	P_1	P_2	новые			
гк-136	***s1***	(Л) гол.,	(Л) бел.,	(Л) роз.,	(Л) св.роз.,	(Л) бел.	**36**	**12**	**3**	**9**	**4**	**64**	**9,49**
×		плоск.,	слож.,гофр	плоск.,	плоск.,	плоск.,	210	56	15	63	22	366	5,28
гк-141	***pf1***	(П) гол.,	(П) желт.,	(П)св.ор.,	(П) св.ор.,	(П) желт.,	163	43	12	49	18	285	4,22
	rpf1	(С) кр.-кор.	(С) желт.	(С)т.ж.-кор	(С) т.ж.-кор.	(С) ж.-кор.							
гк-103	***s1***	«	«	«	«	«о.	**36**	**12**	**3**	**9**	**4**	**64**	**9,49**
×гк141	***pf1, rpf1***						191	47	10	52	26	326	7,79
гк-132	***sfbs1***	(Л) гол.,	(Л)бел.,сл.сл	(Л)отт.роз.,	(Л) бел.,		**9**	**3**	**3**	**1**		**16**	**7,81**
×		плоск.,	ож, сл.гофр.,	плоск.,	плоск.,		97	31	33	10		171	0,25
гк-141	***pf1***	(П) гол.,	(П) желт.,	(П)св.ор.,	(П) желт.,		138	50	33	15		236	6,05
		(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С)т.ж.-кор	(С) т.ж.-кор.								
гк-396	***sfbs1***	(Л) гол., или	(Л) бел., сл.	(Л)отт.роз.	(Л) бел.,		**9**	**3**	**3**	**1**		**16**	**7,91**
×гк-	***pf1,rs1***	фиол.,плоск.	слож.сл.гофр	плоск.	плоск.,	о.	160	54	50	15		279	0,56
255	***sfbs1***	(П) гол.	(П) желт.	(П) св.ор.	(П) желт.								
гк-109	***wf1***	(Л) св. гол.,	(Л) бел.,	(Л) роз.,	(Л) гол.,	(Л)св.роз	(Л) бел.,	**24**	**12**	**3**	**12**	**4**	**9**	**64**	**11,07**
× гк-	***pf1***	(П) гол.,	(П) гол.,	(П)св.ор.,	(П) гол.,	(П)св.ор.,	(П)желт.	75	36	5	36	9	22	183	3,30
141	***rpf1***	(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С)т.ж-кор.	(С)кр.кор	(С)т.ж.кор	(С)т.ж.кор	64	31	6	39	7	28	175	3,79
F_3 (3 семьи)		(П)св.ор., (С)т.ж.кор.						**6**	**3**	**4**	**3**			**16**	**7,81**
pf1pf1WF1wf1		**(Л) бел., в кислоте:**		(Л) св.роз.	(Л) роз.			42	26	34	18			120	2,18
RPF1-		**малин.**	бел.												
гк-109	***wf1***	(Л) св.гол.,	(Л) бел.,	(Л)св.роз.	(Л) гол.,	(Л) бел.,		**6**	**3**	**3**	**1**	**3**		**16**	**9,49**
× гк-	***pf-ad***	(П) гол.	(П) гол.	(П) св.ор.	(П) гол.	(П) желт.		9	2	3	2	3		19	4,72
129								7	3	3	5	3		21	3,00
гк-65	***ora1***	(Л) гол.,	(Л) гол.,	(Л) роз.,	(Л) св.роз.,			**9**	**3**	**1**	**3**			**16**	**7,81**
× гк-	***pf1***	(П) гол.,	(П) св.ор.,	(П)св.ор.,	(П) желт.,			232	92	25	65			414	4,74
141	***rpf1***	(С) кр.кор.	(С) крапч.	(С)т.ж.кор.	(С) т.ж.кор.			230	88	22	65			405	3,94
гк-65	***ora1***	(Л) гол.,	(Л) гол.,	(Л)св.роз.	(Л) св. роз., (П) желт.,			**36**	**12**	**4**	**12**			**64**	**7,81**
× гк-	***pf1***	(П) гол.,	(П) св.ор.,	(П) желт.,	(С) от ж.кор. до	п.		204	59	19	64			346	1,31
129	***yspf1***	(С) кр.кор.	(С) крапч.	(С) желт.	т.ж.кор.										

Неполное доминирование гена *wf1* по ослаблению окраски у розовых цветков невозможно определить без помощи кислоты, поэтому кажется, что доминирует белая окраска венчика.

Еще сложнее происходит взаимодействие генов в F_2 гк-109 (*wf1, RPF1*) × гк-141 (*pf1, rpf1*), которые также различаются по аллелям гена *rpf1* (табл. 48). Гены *wf1* и *rpf1* – антагонисты. Ген *rpf1* усиливает розовую окраску цветка, а *wf1* – ослабляет. В генотипе *pf1pf1* действие *rpf1rpf1* такое же, как двух аллелей *WF1*. То есть розовую окраску цветка имеют растения генотипа *rpf1rpf1 WF1WF1* и *rpf1rpf1 WF1wf1*, светло-розовую – *RPF1- WF1WF1* и *rpf1rpf1wf1wf1*, а белую – *RPF1-WF1wf1* и *RPF1-wf1wf1*. Суммарное расщепление соответствует:

	12	**:**	**24**	**:**	**12**	**:**	**3**	**:**	**4**	**:**	**9**
(Л)	голубые		св.голубые		белые		розовые		св.розовые		белые
(П)	голубые		голубые		голубые		св.оранжевые		св.оранжевые		желтые
(С)	кр.-коричневые		кр.-коричневые		кр.-коричневые		т.ж.-коричневые		т.ж.-коричневые		т.ж.-коричневые
	PF1-		*PF1-*		*PF1-*		*pf1pf1*		*pf1pf1*		*pf1pf1*
	WF1WF1 - -		*WF1wf1 - -*		*wf1wf1 - -*		*WF1- rpf1rpf1*		*WF1WF1RPF1- wf1wf1 rpf1rpf1*		*WF1wf1 RPF1- wf1wf1 RPF1-*

Последний класс можно разделить, используя взаимодействие антоцианов с кислотой, которая усиливает их окраску, если они есть. Было проанализировано 3 семьи F_3 *pf1pf1 WF1wf1 RPF1-* у них расщепление по окраске лепестков соответствовало – 6 белых, окрашиваемых в кислоте : 3 белых не окрашиваемых в кислоте : 4 светло-розовых : 3 розовых (табл. 48).

Гены f^e и *pf1* также имеют комплементарное действие. Ген f^e ослабляет розовую окраску цветка до белой, также немного осветляет пыльники и желто-коричневые семена. Логично предположить дигенное расщепление в F_2 гк-124 (f^e) ×гк-141 (*pf1*) H_{01}: 9 «дикий тип» : 3 очень светло-голубых : 3 розовых : 1 белых (табл. 49). Но во всех исследуемых семьях наблюдается существенный недостаток классов гомозигот по гену f^e (лепестки очень свето голубые или белые). У двух семей он недостоверен, а у трех – приводит к опровержению нулевой гипотезы.

Таблица 49 – Анализ расщепеления F_2 гк-124 × гк-141 (2003г.)

Фено-тип / Скре-щивание	(Л) (П) (С)	Гол.или светлее гол. кр.кор	Оч.св. гол. сер. пятн.	Роз. или св.роз. св.ор. т.ж.кор	Бел. желт. ж.кор	∑	Гол.или роз.	Оч.св.гол или бел.	∑
H_{01}: ген *rpf1* не влияет на провление гена f^e									
	теор.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**3**	**1**	**4**
	генотип	*PF1-F^e-*	*PF1-f^ef^e*	*pf1pf1 F^e-*	*pf1pf1f^ef^e*		*F^e-*	*f^ef^e*	
гк-141×гк-124	практ.	64	17	26	4	111	90	21	111
2 семьи	χ^2	0,04	0,70	1,29	1,24	**3,27**	0,55	1,64	**2,19**
гк-141×гк-124	практ.	21	2	13	0	36	34	2	36
1 семья	χ^2	0,03	3,34	5,79	2,25	***11,41***	1,81	5,44	***7,26***
гк-124×гк-141	практ.	94	14	35	6	149	129	20	149
2 семьи	χ^2	1,24	6,95	1,79	1,18	***11,16***	2,66	7,99	***10,65***
H_{02}: ген *rpf1* ингибирует ген f^e									
	теор.	**39**	**9**	**13**	**3**	**16**	**13**	**3**	**16**
	гено-тип	*PF1- - - F^e-; PF1rpf1rpf1f^ef^e*	*PF1-RPF1-f^ef^e*	*pf1pf1- - F^e-; pf1pf1rpf1rpf1f^ef^e*	*pf1pf1 RPF1-f^ef^e*		*RPF1-F^e-; rpf1rpf1f^ef^e*	*RPF1-f^ef^e*	
гк-141×гк-124	практ.	64	17	26	4	111	90	21	111
2 семьи	χ^2	0,20	0,12	0,53	0,28	**1,13**	0,00	0,00	**0,00**
гк-141×гк-124	практ.	21	2	13	0	36	34	2	36
1 семья	χ^2	0,04	1,85	4,42	1,69	***8,00***	0,77	3,34	***4,11***
гк-124×гк-141	практ.	94	14	35	6	149	129	20	149
2 семьи	χ^2	0,11	2,31	0,74	0,14	**3,30**	0,52	2,26	**2,78**
H_{01}: ген *RPF1* не влияет на проявление гена f^e. Гк-141 несет *Let* не сцепленную с геном F^e. Гаметы f^e*Let* не жизнеспособны.									
	теор.	**24**	**3**	**8**	**1**	**36**	**8**	**1**	**9**
	гено-тип	*PF1- F^e- - -*	*PF1- f^ef^e letlet*	*pf1pf1 F^e- - -*	*pf1pf1 f^ef^e letlet*		*F^e- - -*	*f^ef^e letlet*	
гк-141×гк-124	практ.	64	17	26	4	111	90	21	111
2 семьи	χ^2	1,35	6,49	0,07	0,27	***8,19***	0,76	6,09	***6,85***
гк-141×гк-124	практ.	21	2	13	0	36	34	2	36
1 семья	χ^2	0,38	0,33	3,13	1,00	**4,83**	0,13	1,00	**1,13**
гк-124×гк-141	практ.	94	14	35	6	149	129	20	149
2 семьи	χ^2	0,29	0,20	0,11	0,84	**1,43**	0,09	0,72	**0,81**

Были выдвинуты еще две гипотезы: по одной – ген *rpf1*, усилитель розовой окраски, ингибирует проявление гена f^e (H_{02}: 39:9:13:3), по другой у гк-141 присутствует леталь,

делающая гаметы *f* ^{e} *Let* нежизнеспособными (H_{03}: 24 : 3 : 8 : 1), что уже было показано в скрещивании гк-124 × гк-132 (табл. 42). Вторая гипотеза достоверна для четырех семей F_2 из шести, третья – для трех из шести.

Подобный недостаток гомозигот по гену *f* ^{e} был выявлен и в F_2 гк-124 (*f* ^{e}) × гк-176 (*s1, pf1, RPF1*). Практическое расщепление внутри класса *PF1- S1-* – 69 «дикий тип» : 10 «венчик очень светло-голубой» не соответствует моногенному (χ^2=6,42), но достоверно не отличается от 13:3 и 8:1.

Ген *ora1* практически не влияет на проявление генов *pf1, pf1-ad* и *yspf1,* в том числе в семенах (табл. 48). Однако, из скрещивания гк-65 (*ora1*) × гк-141 (*pf1*) были отобраны единичные стабильные гибриды с розовыми лепестками и чисто розовыми, без голубого пигмента жилками, предположительно гомозиготные по обоим генам. Такой фенотип описан впервые.

В общем, при взаимодействии с другими, ген розовой окраски венчика ингибирует его деформацию, делает светлее лепестки, тычиночные нити и столбики, придает пыльникам светло-оранжевый, а семенам желто-коричневый (желтый) цвет (рис. 26).

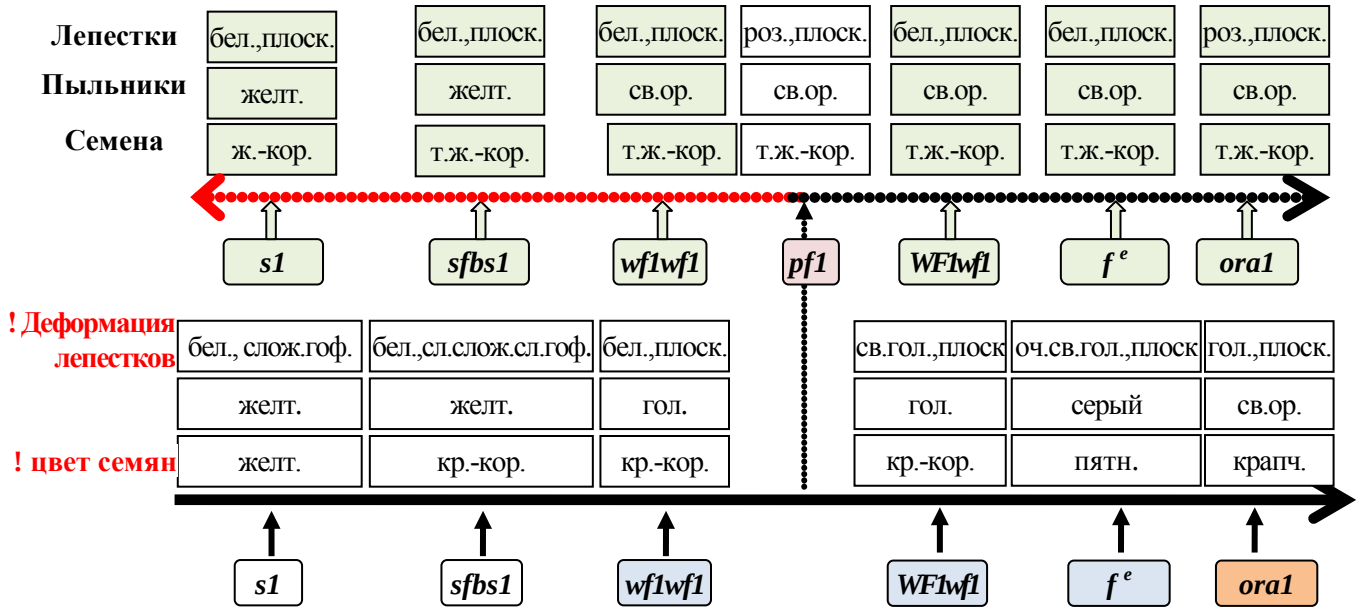


Рисунок 26 – Последовательность действия генов деформации венчика, светло голубой и розовой окраски лепестков. ▬ – путь формирования фенотипа ⟶ – действие гена, ⇨ - совместное

3.3.10. Гены, контролирующие фиолетовую или синюю окраску цветков

Фиолетовая окраска венчика характерна для диких сородичей культурного льна *L.usitatissimum* L., таких как *L.usitatissimum* var. *crepitans., L. angustifolium* Huds., *L.bienne* Mill.. У культурного льна она также встречается. Особенностью этой окраски является сильная зависимость от условий года выращивания (в пасмурную, влажную и холодную погоду происходит сдвиг в синий спектр), размера и формы лепестка (чем меньше и уже лепесток, тем ярче его цвет). Оттенки фиолетового цвета лучше различимы при затенении. Для многих скрещиваний свойственна непрерывность распределения фиолетовой окраски венчика у гибридов при практически полном отсутствии «дикого типа» (Пороховинова, 2001, 2011, 2012;

Брач, Пороховинова, 1999, 2005; Пороховинова и др., 2001, 2013, 2017; Кутузова и др., 2011, 2015).

Ген *sfc1* (*strengthened flower colors 1*) [≠ n^f] усиливает окраску лепестков с голубой до сине-фиолетовой. Это единственный из известных нам генов фиолетовой окраски, дающий четкое расщепление гибридов во втором поколении на 3 «дикий тип» : 1 «фиолетовый» без промежуточных классов (табл. 50, 51).

Ген *sfc1* был идентифицирован у гк-121 – линии 1-1 из местного образца Северной Ирландии L. Dominion (к-6272). Она несет также ген светло-желто-коричневой окраски семян *rs1* и ген *SPS1* – ингибитор крапчатости семян генотипа *ora1ora1*. Родительская форма к-6272 получена из коллекции Ф. Плонка (табл. 50).

Таблица 50 – Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, приводящими к фиолетовой или синей окраске венчика

Линия	Происхождение	**Гены**	(Л)	(Т и Ст)	(П)	(С)
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion,Сев. Ирландия)	***sfc1, SPS1,rs1***	син.-фиол.	син.	гол.	св.-ж.-кор.
гк-122	л-3-2 из к-6272 (L. Dominion,Сев. Ирландия)	***n^f =sfc3, sfc8?***	кр.-фиол.	син.	гол.	кр.-кор.
гк-123	л-1 из к-6273 (L.Duke, Сев. Ирландия)	***n^f = sfc3, sfc8***	кр.-фиол.	фиол.	гол.	кр.-кор.
гк-173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	***sgh1, sfc3-2, sfc6, CSB1, ysed2***	т.кр.-фиол., выгорает, (Ж) кр.-фиол., (Н) бел.	(Т) св.гол., (Ст) гол.	гол.	желт.
гк-375	л-1 из к-6263 (Giza Purple, Египет)	***sfc3-2 sfc6?***	т.кр.-фиол., (Ж) кр.-фиол.	т.фиол.	гол.	кр.-кор.
гк-118	л-1-1 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	***sfc7***	син.-фиол. ближе к син. (Ж) син.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-174	л-1 из и-549589 (Швеция)	***sfc5=sfc6***	я.син., (Ж) син., оч.сл.гофр.	(Т) бел., (Ст) св.гол. у осн.	гол.	кр.-кор.
гк-292	л-1 из к-6298 (Minerva, США)	***sfc6, g=ysed2***	син., (Н) бел.	(Т) син., (Ст) гол.	гол.	желт.
гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния, Харрарский р-н)	***sfc10, dlb9, ysed2***	син., (Н) бел.	(Т) св.гол. (Ст) син.	гол.	желт.
гк-430	л-1 из и-606145 (M17, УкрНИИМК)	***б/н*=sfc6-2***	син. с фиол. отт.	(Т) гол. у пыльн. (Ст)син.	гол.	кр.-кор.
гк-100	л-1-2-1-2 соматический мутант из к-5821 (Karnobat 5,Венгрия)	***sfc2, svf1***	син.-фиол. слож., гофр.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-186	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	***sfc9, bep1, dlb8***	кр. фиол. выгорает до оч.св.кр.-фиол., (Б) св. фиол., (Ж) гол. (Н) ж.-зел.	бел.	гол.	кр.-кор.
гк-187	л-2 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	***sfc9, bep2?***	св. кр.-фиол., при расп. т.кр.-фиол., (Б) св.фиол., (Ж) фиол., (Н) ж.-зел.	фиол.	гол.	кр.-кор.
гк-273	и-606143 (ЛР-1-1, УкрНИИМК)	***б/н1*=pf-ad, б/н2*= sfc1,yspf1***	роз. (Ж) фиол.-роз.	бел.	св. ор.	желт.
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	***pf1, rpf1, sfc1, rs1***	роз. (Ж) фиол.-роз.	гол.	св. ор.	ж.-кор.

* - Лях и др. (Лях и др., 2003; Мищенко, Лях, 2000)

Тест на аллелизм доказал аллельность гена *sfc1* (гк-121) и не названного гена *(б/н2*) из коллекции УкрНИИМК (табл.50, 17-5). Этот ген по данным В.А. Ляха с соавт. имеет ЛР-1-1 (гк-273), рекомбинантная линия от скрещивания Л-3 (Чехия)×Л-2 (Россия) (Лях и др., 2003).

Таблица 51 – Генетический контроль фиолетовой окраски венчика

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-2 × гк-121	***sfc1***	(Л) гол.		(Л) син.-фиол.		**3** 101 236		**1** 32 79		**4** 133 315	**3,84** 0,06 0,00
гк-2 × гк-123	***sfc3=n^f*** ***sfc8***	(Л) гол. [гк-2] или гол. с фиол. отт. [F_1]		(Л) кр.-фиол.	(Л) син.-фиол.	**9** 123 85		**4** 59 36	**3** 40 24	**16** 222 145	**5,99** 0,31 0,52
гк-2 × гк-100	***sfc2,*** ***svf1***	(Л) гол., плоск.		(Л) кр.-фиол., слож., гофр.	(Л) кр.-фиол., плоск. **$H0_1$/ $H0_2$** п. (2 семьи) о. (3 семьи) о. (3 семьи)	**12/ 12** 202 220 435		**1/ 1,96** 29 38 106	**3/ 2,04** 33 48 40	**16/ 16** 264 306 581	**5,99 5,99** *15,05 / 0,44* *20,55 / 2,47* 0,45/ *27,41*
гк-2 × гк-173	***sfc3-2*** ***sfc6***	(Л) от гол. [гк-2], гол. с фиол. отт. [F_1], до син.-фиол.		(Л) кр.-фиол.		**3** 78 111		**1** 27 51		**4** 105 162	**3,84** 0,03 3,63
гк-2 × гк-174	***sfc5***	(Л) гол.		(Л) син.		**3** 117 194		**1** 37 62		**4** 154 256	**3,84** 0,08 0,08
гк-2 × гк-292	***sfc6***	(Л) гол.		(Л) син.		**3** 178 127		**1** 61 40		**4** 239 167	**3,84** 0,03 0,10
гк-2 × гк-186	***sfc9,*** ***bep1,dlb8***	(Л) гол. с фиол. отт.	(Л) гол.	(Л) кр.-фиол., выгор.	(Л) кр.-фиол., не выгор. (Л)св.гол.	**24** п.75	**12** 29	**4** 12	**12** **12** 26 26	**64** 168	**9,49** 4,62
гк-2 × гк-187	***sfc9*** ***bep2***	(Л) гол. с фиол.отт.[F_1] – син.фиол.	(Л) гол.	(Л) кр.-фиол.		**2** п.53	**1** 21	**1** 27		**4** 101	**5,99** 0,96
гк-2 × гк-447	***dlb9,sfc10***	(Л) гол.		(Л) син.	(Л) св.гол.	**12** п.160		**3** 29	**1** 13	**16** 202	**5,99** 2,57
гк-159 ×гк447	***dlb9,sfc10***	(Л) гол.		(Л) син.	(Л) св.гол.	**12** п.160		**3** 37	**1** 17	**16** 214	**5,99** 1,23
гк-187 × гк-186	***sfc9,bep2*** ***sfc9,bep1*** ***dlb8***	(Л) кр.-фиол. не выгор.		(Л) кр.-фиол. выгор.		**9** 141 63		**7** 128 59		**16** 269 122	**3,84** 1,61 1,05
гк-123 × гк-121	***n^f=sfc3*** ***sfc8*** ***sfc1***	(Л) кр.-фиол.		(Л) син.-фиол.		**3** 62 106		**1** 21 37		**4** 83 143	**3,84** 0,00 0,06
гк-122 × гк-121	***n^f=sfc3***<br***sfc8?*** ***sfc1***	(Л) кр.-фиол.		(Л) син.-фиол.		**3** 149 101		**1** 64 36		**4** 213 137	**3,84** 2,89 0,12
гк-173 × гк-121	***sfc3-2*** ***sfc6*** ***sfc1***	(Л) кр.-фиол.		(Л) син.-фиол.		**3** 88 61		**1** 36 18		**4** 124 79	**3,84** 1,08 0,21
гк-292 × гк-173	***sfc6*** ***sfc3-2*** ***sfc6***	(Л) син. [гк-292] или син. с фиол. отт. [F_1]		(Л) кр.-фиол.		**3** 96 66		**1** 41 25		**4** 137 91	**3,84** 1,77 0,30
гк-118 × гк-121	***sfc7*** ***sfc1***	(Л) син. с фиол. отт.		(Л) син.-фиол.		**3** 22 27		**1** 9 8		**4** 31 35	**3,84** 0,27 0,09
гк-121	***sfc1***	(Л) син.-	(Л) син.-	(Л) кр.-фиол.,		**9**	**3**	**4**		**16**	**5,99**

Продолжение таблицы 51

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
× гк-100	***sfc2***	фиол. с гол.	фиол.,	слож. и гофр.		112	44	53		209	*0,86*
	svf1	отт.,плоск.	плоск.			73	34	39		146	*2,78*
гк-123 × гк-100	***sfc3=n^f***	(Л) гол. с	(Л) кр.-	(Л) кр.-фиол.,		**27**	**21**	**16**		**64**	**5,99**
	sfc8	фиол. отт.,	фиол.,	слож. и гофр.		16	9	8		33	0,63
	sfc2,svf1	плоск.	плоск.			80	53	43		176	0,86
гк-123 × гк-186	***sfc3=n^f***	(Л) гол. с	(Л) кр.-	(Л) кр.-фиол.		**36**	**24**	**4**		**64**	**5,99**
	sfc8	фиол.отт.[F_1]	фиол.	выгор.		97	75	9		181	1,45
	sfc9,	, син.фиол.,	не выгор.			28	18	1		48	1,43
	bep1,dlb8	гол., св.гол.									
гк-173 × гк-447	***sfc3-2***	(Л) гол. с	(Л) кр.-	(Л) син.		**12**	**3**	**1**		**16**	**5,99**
	sfc6	фиол.отт.[F_1]	фиол.			п.134	26	12		172	1,55
	sfc10	– син.фиол.									
гк-430 × гк-173	***sfc6-2***	(Л) син. с фиол. отт.		(Л) кр.-фиол.		**3**		**1**		**4**	**3,84**
	sfc6					84		26		110	0,11
	sfc3-2					43		23		66	3,41

Ген *sfc2* (*strengthened flower colors 2*) [/ *n^f*] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой, немного более светлой и красной, чем *sfc1* (табл. 51).

Линия гк-100, несущая гены *sfc2* и *svf1* выделена нами как соматический мутант со звездчатыми цветками на одном из растений линии 1 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия), имеющей фиолетовые плоские лепестки. Гибриды второго поколения, полученные с использованием этой линии, имеют пониженную полевую всхожесть (табл. 50).

Ген *sfc3* (*strengthened flower colors 3*) [= *n^f*] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой. Ген *sfc3* с неполным доминированием дает в гетерозиготе голубые с фиолетовым оттенком лепестки. Известны две рецессивных аллели *sfc3* и *sfc3-2; sfc3-2* контролирует более красный оттенок, часто тычиночные нити и столбики тоже фиолетовые (табл. 51).

Ген *sfc3* несет гк-122 – другая линия (л-3-2) из к-6272, а также гк-123 – линия 1 из к-6273 (L. Duke, Сев. Ирландия). Сорт L. Duke, был получен из коллекции Ф. Плонка, и по литературным данным он несет ген фиолетовой окраски *n^f* (табл. 50).

Ген *sfc3-2* имеет гк-173 – желтосемянная линия 1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия). Несмотря на свое запутанное происхождение – из Канады или Германии, по габитусу она представляет Средиземноморскую (крупносемянную) разновидность. Для нее свойственны крупные колесовидные цветки, и при скрещивании с обычными формами льна в F_2 образуется непрерывный ряд по размеру венчика, что сказывается на окраске: мелкоцветковые формы имеют более темный венчик, чем крупноцветковые того же генотипа. Гк-173 также имеет ген *sfc6* синей окраски венчика, не проявляющийся у фиолетовых цветков, и ген *ysed2*, контролирующий желтую окраску семян (табл. 50).

Тест на аллелизм показал наличие того же аллеля гена *sfc3-2* у линии 1 из Египетского сорта Giza purple (к-6263) (табл. 50).

Ген *sfc5* (*strengthened flower colors 5*) [-] меняет окраску лепестков с голубой на синюю. Этот ген несет гк-179 (л-1 из и-549589, Швеция) (табл. 14, 15).

Ген *sfc6* (*strengthened flower colors 6*) [-] также меняет окраску лепестков с голубой на синюю. Фенотип «синий венчик» отличается от «дикого типа» только в утренние часы, затем цветки выгорают до «дикого типа». Ген *sfc6* был идентифицирован у гк-292 – линии 1 из сорта Minerva (к-6298, США), а также у гк-173. Интересно, что, несмотря на свое различное происхождение, обе линии имеют аллельные гены желтосемянности (*ysed2*). Возможно, это объясняется тесным сцеплением между генами *sfc6* и *ysed2* (см. ниже) (табл. 14, 15). Проведенный тест на аллелизм с линией гк-174 доказал аллельность генов *sfc5* и *sfc6*.

Ген *sfc6-2* (*strengthened flower colors 6-2*) [*б/н* (Лях и др., 2003)] меняет окраску лепестков с голубой на синюю с фиолетовым оттенком. Мутация в этом гене получена В. Ляхом (УкрНИИМК) с помощью радиационного мутагенеза сорта Антарес (Лях и др., 2003), и линия М12, гомозиготная по ней, передана в ВИР (и-606145). В генколлекции ВИР она поддерживается как в исходном, так и в прошедшем 6 поколений инбридинга (гк-430) состоянии. В F_2 гк-430×гк-173 было расщепление на 3 синих : 1 красно-фиолетовому, что говорит об аллельности генов *sfc6* и *sfc6-2*, но способ получения мутаций не позволяет считать их идентичными (табл. 50, 51).

Ген *sfc7* (*strengthened flower colors 7*) [-] меняет окраску лепестков с голубой на синюю с фиолетовым оттенком. Этот ген несет гк-118 – линия 1-1 из образца индийского происхождения NP (RR) 38 (к-6210) (табл. 50, 51).

Ген *sfc8* (*strengthened flower colors 8*) [-] усиливает окраску лепестков с голубой до сине-фиолетовой. Этот ген вместе с геном *sfc3* несет линия гк-123 – линия 1 из к-6273 (L. Duke, Сев. Ирландия). Поэтому его проявление в большинстве случаев маскируется действием гена *sfc3*.

Ген *sfc9* (*strengthened flower colors 9*) [-] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой. Этот ген с неполным доминированием, в гетерозиготе лепестки голубые с фиолетовым оттенком (табл. 51).

Ген *sfc10* (*strengthened flower colors 10*) [-] усиливает окраску лепестков с голубой до синей. Этот ген несет гк-447 – линия 1 из местного образца (к-2172), собранного Н.И.Вавиловым в высокогорном Харрарском районе Абиссинии в 1927г. (табл. 50, 51).

Ген *bep1* (*burning the edge of the petals 1*) [-] обуславливает выгорание фиолетовых лепестков (гомозигот по гену *sfc9*) сразу после раскрытия цветка. Имеет варьирующую экспрессивность в генотипах, обуславливающих голубую окраску венчика (табл. 51).

Ген *sfc9* несут две из трех родственных линий - гк-186 (л-1) и гк-187 (л-2), полученных из местного Индийского образца (к-3002), который поступил в коллекцию в 1928г. Обе линии отличаются сильной восприимчивостью к фузариозному увяданию, что обуславливает гибель

во время всходов большинства растений гк-186 и гк-187, а также около половины F_2 от скрещивания с ними. Другой нежелательной особенностью является выщепление в некоторых семьях единичных гибридов с отличающимся от других цветом, но по габитусу сходных с остальными. Третья линия (л-3), полученная из к-3002, лишена этих недостатков (табл. 50).

Гк-186 дополнительно несет ген *bep1*. Возможно, линия гк-187 имеет неаллельный гену *bep1* ген *bep2*. Эта линия имеет более слабое выгорание лепестков, для которого нам не удалось однозначно определить генетический контроль. Так, тест на аллелизм показал аллельность генов фиолетовой окраски *sfc9* в скрещивании гк-186 × гк-187, а расщепление 9 не выгорающих : 7 выгорающим подтверждает его дигенный контроль. Но в скрещивании с диким типом (гк-2) не удалось однозначно классифицировать фенотипы «фиолетовый венчик не выгорает» и «фиолетовый венчик выгорает» (табл. 50, 51).

Ген *svf1* (*star violet flower 1*) [-] делает сложенными и гофрированными фиолетовые лепестки генотипа *sfc2* или *sfc3*. Этот ген вместе с геном *sfc2* несет линия гк-100. В пяти из восьми семей F_2 в скрещивании гк-2 «дикий тип» × гк-100 обнаружено сцепление 30 сМ между генами *svf1* и *sfc2*. У трех семей этих гены наследуются независимо (табл. 50, 51).

В скрещивании гк-123 (*sfc3*) × гк-100 (*sfc2, svf1*) было показано, что ген *svf1* также может действовать независимо от *sfc2* или *sfc3* и усиливать окраску венчика до фиолетовой (табл. 51).

Исходя из формального теста на аллелизм, ген *sfc1* аллелен генам *sfc2, sfc6, sfc7, sfc8.*. Аллель *sfc7* доминирует над *sfc1, sfc2, sfc6, sfc8,* проявление которых плохо различимо (*sfc7>sfc1~sfc2~sfc6~sfc8*). Ген *sfc3* не аллелен генам *sfc1, sfc2, sfc6, sfc7, sfc8*. Ген *sfc9* не аллелен генам *sfc3* и *sfc8*. Ген *sfc10* не аллелен генам *sfc3-2* и *sfc6*. Действие генов *sfc1* и *sfc8* маскируется генами *sfc3* и *sfc3-2*, а гена *sfc9 – sfc3-2*. Гены *sfc5* и *sfc6* аллельны. Взаимодействие гена *sfc5* с остальными генами не изучалось.

3.3.11. Гены, контролирующие желтую или светло-желто-коричневую окраску семян

Доминантный ген ***YSED1* (*Yellow Seed 1*)** [≡Y1 (Popescu, Marinescu, 1996) / *YSED18* (Rowland, Wilen, 1998)] ответствен за желтую окраску семян. Он идентифицирован у гк-159 – линии 1-1 из сорта Bionda (Германия). Одновременно и независимо от нас в этом сорте ген желтосемянности был назван *Y1* (Popescu, Marinescu, 1996). В результате теста на аллелизм доказана аллельность гена *YSED1* с геном желтосемянности у линий из низколиноленовых сортов Австралии гк-391 (л-1-2 из и-601679, Eyre) и гк-395 (л-1 из и-601680, Walaga), а также гк-390, примеси в канадском сорте Linola (л-1 из и-595808) (табл.52, 53).

Рецессивный ген ***ysed2* (*yellow seed 2*)** [≡ *g* (Carnahan, 1946) / *g* (Tammes, 1930) / r^m / *ysed22* (Rowland, Wilen, 1998)] также определяет желтую окраску семян, но более темную, чем *YSED1*. Этот ген идентифицирован у гк-173 – линии 1 образца 48254 Ottawa 2152 (и-548145, Германия).

В результате классического теста на аллелизм доказана его аллельность с геном *g* у линии 1 из сорта Minerva (к-6298, США), идентифицированным H.Carnahan (Carnahan, 1946, цит. по Culbertson, Kommedahl, 1956). Также доказана аллельность гена *ysed2* для линии 1 из местного образца Абиссинии (к-2172). Все эти линии имеют синюю или фиолетовую окраску венчика (табл.52, 53).

Ген ***rs1* (*reduced (color of) seeds 1*)** [/r^m] определяет светло-желто-коричневую окраску семян. Он идентифицирован у гк-121 – линии 1-1 из местного образца Северной Ирландии L. Dominion (к-6272). Родительская форма к-6272 получена из коллекции Ф. Плонка (табл.52, 53).

Гены *YSED1*, *ysed2* и *rs1* не аллельны (табл. 53). Действие гена *YSED1* маскирует проявление генов *ysed2* и *rs1*, а действие гена *ysed2* – проявление гена *rs1* (*YSED1*> *ysed2*> *rs1*) (Пороховинова, 1999, 2001, 2002, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 2005; Пороховинова и др., 2013, 2017).

Таблица 52 – Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, приводящими к желтой или светло-желто-коричневую окраске семян.

Линия	Происхождение	**Гены**	(Л)	(Т и Ст)	(П)	(С)
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	***CSB1, YSED1***	гол., (Н) бел.	син.	гол.	желт.
гк-395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	***CSB1, YSED1***	гол., (Н) бел.	син.	гол.	желт.
гк-391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	***sfbs1, CSB1, YSED1***	бел. сл.слож., сл.гофр., удлин.	бел.	желт.	желт.
гк-390	л-1 примесь из и-595808 (Linola, Канада)	***CSB1, YSED18=YSED1***	гол., (Н) бел.	син.	гол.	желт.
гк-173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	***sgh1, sfc3-2, sfc6, CSB1, ysed2***	т.кр.-фиол., выгор., (Ж) кр.-фиол., (Н) бел.	(Т) св.гол., (Ст) гол.	гол.	желт.
гк-292	л-1 из к-6298(Minerva,США)	***sfc6, g=ysed2***	син., (Н) бел.	бел.	гол.	желт.
гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния, Харрарский р-н)	***sfc10, dlb9, ysed2***	син., (Н) бел.	(Т) св.гол., (Ст) син.	гол.	желт.
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion,Сев. Ирландия)	***sfc1, SPS1,rs1***	син.-фиол.	син.	гол.	св.-ж.-кор.
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	***pf1, rpf1, sfc1, rs1***	роз. (Ж) фиол.-роз.	гол.	св. ор.	ж.-кор.

Таблица 53 – Генетический контроль окраски семян

Скрещивание		Фенотипы гибридов, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-159 × гк-2	***YSED1***	(С) желт.		(С) кр.-кор.		**3**		**1**		**4**	**3,84**
						234		75		309	0,09
						294		84		378	1,56
гк-391 × гк-2	***YSED1***	(С) желт.		(С) кр.-кор.		**3**		**1**		**4**	**3,84**
						159		52		211	0,01
						119		35		154	0,42
гк-390 × к-8409	***YSED1***	(С) желт.		(С) кр.-кор.		**3**		**1**		**4**	**3,84**
						55		17		55	0,07
						36		14		50	0,24
гк-2 × гк-173	***ysed2***	(С) кр.-кор.		(С) желт.		**3**		**1**		**4**	**3,84**
						73		32		105	1,68

Продолжение таблицы 53

Скрещивание		Фенотипы гибридов, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
						117		45		162	0,67
гк-2 × гк-292	***ysed2***	(С) кр.-кор.		(С) желт.		**3** 181 118		**1** 58 49		**4** 239 167	**3,84** 0,07 1,68
гк-2 × гк-447	***ysed2***	(С) кр.-кор.		(С) желт.		**3** п.153		**1** 49		**4** 202	**3,84** 0,06
гк-2 × гк-121	***rs1***	(С) кр.-кор.		(С) св.ж.-кор.		**3** 93 241		**1** 40 74		**4** 133 315	**3,84** 1,83 0,38
гк-159 × гк-173	***YSED1*** ***ysed2***	(С) желт.			(С) кр.-кор.	**13** 109 126			**3** 21 19	**16** 130 145	**3,84** 0,58 3,03
гк-159 × гк-447	***YSED1*** ***ysed2***	(С) желт.			(С) кр.-кор.	**13** п.167			**3** 47	**16** 214	**3,84** 1,45
гк-391× гк-173	***YSED1*** ***ysed2***	(С) желт.			(С) кр.-кор.	**13** 195 21			**3** 47 6	**16** 242 27	**3,84** 0,07 0,21
гк-159 × гк-121	***YSED1*** ***rs1***	(С) желт.		(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.	**12** 136 64		**1** 5 4	**3** 25 18	**16** 166 86	**5,99** 5,05 0,57
гк-391 × гк-121	***YSED1*** ***rs1***	(С) желт.		(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.	**12** 177 94		**1** 11 12	**3** 54 26	**16** 242 132	**5,99** 2,88 2,02
гк-121 × гк-173	***rs1*** ***ysed2***	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) желт.		**9** 43 78	**3** 14 13	**4** 22 33		**16** 79 124	**5,99** 0,35 5,62

3.3.12. Взаимодействие генов, контролирующих фиолетовую окраску венчика с другими генами окраски цветка, его деформации, цвета пыльников и семян

Гены *s1* и *sfbs1* ингибируют проявление генов *sfc1, sfc2* и *sfc3-2*, возможно потому, что подавляют синтез антоцианов в цветке. Расщепление по двум генам *s1* или *sfbs1* и *sfc1* или *sfc2* соответствует 9 цветкам «дикого типа» : 3 фиолетовым : 4 белым деформированным, тогда как по генам *sfc3-2* и *s1* или *sfbs1* вместо класса «дикий тип» наблюдается непрерывный ряд изменчивости от «дикого типа» до голубого с фиолетовым оттенком. Гомозиготы по гену *s1* или *sfbs1* всегда имеют желтые пыльники, а по гену *s1* - и желтые семена (табл. 54).

Гены *s1* и *sfbs1* также подавляют действие гена *svf1,* обеспечивающего деформацию фиолетового венчика *sfc2sfc2*. Расщепление соответствует 36 цветкам «дикого типа» : 9 фиолетовым не деформированным : 3 фиолетовым деформированным : 16 белым деформированным (табл. 54).

Ген *pbc3* ингибирует проявление гена *sfc3-2*. Расщепление по этим двум генам – 9 цветок голубой или голубой с фиолетовым оттенком : 3 фиолетовый не деформированный : 4 очень светло-голубой деформированный (табл. 54).

Таблица 54 – Генетический контроль белой и фиолетовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих						Расщепление по классам, соответствующим						n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые			F_1	P_1	P_2	новым				
гк-121	***sfc1,***	(Л)гол.,плоск.	(Л) син.-фиол.,	(Л) бел., слож.	(Л) гол., плоск.,	(Л) син.-фиол., плоск.,		**27**	**3**	**16**	**9**	**9**		**64**	**9,49**
×	***rs1***	(П) гол.,	плоск.,(П) гол.,	гофр., (П) желт.,	(П) гол.,	(П) гол.,		129	9	58	42	47		285	5,81
гк-136	***s1***	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) желт.	(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.		175	22	110	79	77		463	7,54
гк-375	***sfc3-2***	(Л) от гол. до	(Л) кр.-фиол.,	(Л) бел.,слож.,				**9**	**3**	**4**				**16**	**5,99**
×		гол.с фиол.отт.	плоск.,	гофр.,				87	39	37				163	2,91
гк-103	***s1***	[F1] плоск., (П)	(П) гол.,	(П) желт.,				50	22	27				99	1,42
		гол., (С) кр.кор.	(С) кр.-кор.	(С) желт.											
гк-173	***sfc3-2***	(Л) от гол. до	(Л) кр.-фиол.,	(Л) бел., слож.,	(Л) от гол. до гол.	(Л) кр.-фиол.,		**27**	**3**	**16**	**9**	**9**		**64**	**9,49**
×	***ysed2***	гол.с фиол.отт.	плоск.,	гофр.,	с фиол.отт. плоск.,	плоск.,	п.	69	12	51	20	23		175	4,24
гк-136	***s1***	[F1] плоск., (П)	(П) гол.,	(П) желт.,	(П) гол.,	(П) гол.,									
		гол., (С) кр.кор.	(С) желт.	(С) желт.	(С) желт.	(С) кр.-кор.									
гк-173	***sfc3-2***	(Л) от св.гол.	(Л)от св.кр.фиол.	(Л)бел.слож.гофр.	(Л) от св.гол. до гол.с фиол.	(Л) от св.кр.фиол. до		**27**	**3**	**16**	**9**	**9**		**64**	**9,49**
×	***ysed2***	до гол.с фиол.	до кр.-фиол.	[гк-103] или сл.	отт., плоск.,	кр.-фиол., плоск.,	п.	48	10	23	13	14		108	5,95
гк-448	***s1,dlb***	отт. [F1] плоск.,	[гк-173],плоск.,	слож., сл. гофр.,	(П) гол.,	(П) гол.,									
	3-10	(П)гол(С)кр.кор	(П)гол.,(С) желт.	(П)желт.,(С)желт.	(С) желт.	(С) кр.-кор.									
гк-100	***sfc2***	(Л) гол.,	(Л) кр.-фиол.,	(Л) бел.,	(Л) кр.-фиол.,			**36**	**3**	**16**	**9**			**64**	**7,81**
×	***svf1***	плоск.,	слож., гофр.,	слож., гофр.,	плоск.,		п.	67	6	20	17			110	2,76
гк-103	***s1***	(П) гол.	(П) гол.	(П) желт.	(П) гол.										
гк-121	***sfc1,***	(Л)гол.,плоск.	(Л) син.-фиол.,	(Л) бел.,сл.слож.,	(Л) гол., плоск.,	(Л) син.-фиол.,	(Л) бел., сл. слож.,	**27**	**3**	**12**	**9**	**9**	**4**	**64**	**11,07**
×	***rs1***	(П) гол.,	плоск.,(П) гол.,	сл.гофр.,(П)желт	(П) гол.,	плоск., (П) гол.,	сл.гофр., (П) желт.,	129	12	53	34	34	17	279	2,59
гк-132	***sfbs1***	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	107	13	51	31	40	17	259	1,43
гк-121	***sfc1,***	(Л) гол.,	(Л)син.-фиол.,	(Л) бел.,	(Л) гол.,плоск.,	(Л) гол., плоск.,	(Л) син.-фиол.,	**108**	**3**	**48**	**27**	**9**	**36**	**256**	**15,51**
×	***rs1***	плоск.,	плоск.,	сл. слож.,	(П) гол.,	(П) гол.,	плоск., (П) гол.,	55	4	20	14	5	19	132	8,48
гк-391	***sfbs1,***	(П) гол.,	(П) гол.,	сл. гофр.,	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) желт.	96	0	48	32	7	33	242	5,96
	YSED1	(С) желт.	(С) св.ж.-кор.	(П) желт.,	(Л) син.-фиол.,	(Л) бел., сл.слож.,	(Л) бел., сл.слож.,				**9**	**12**	**4**		
				(С) желт.	плоск., (П) гол.,	сл.гофр.,(П)желт.,	сл.гофр.,(П)желт.,				8	4	3		
					(С) кр.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.				8	14	4		
гк-132	***sfbs1***	(Л) от гол., гол.с	(Л)бел.сл.слож.	(Л) кр.-фиол.,	(Л) от гол., до	(Л) кр.-фиол.,	(Л)бел.,сл.слож.	**27**	**12**	**3**	**14**	**9**	**4**	**64**	**11,07**
×гк-	***sfc3-2***	фиол. отт. [F1] до	сл.гофр.,	плоск.,	син-фиол., плоск.,	плоск.,	сл.гофр., п.	151	71	21	56	40	19	358	4,55
173	***ysed2***	син-фиол., плоск.,	(П) желт.,	(П) гол.,	(П) гол.,	(П) гол.,	(П) желт.,								
		(П) гол.(С) кр.кор.	(С) кр.-кор.	(С) желт.	(С) желт.	(С) кр.-кор.	(С) желт.								
гк-100	***sfc2***	(Л) гол.,	(Л) кр.-фиол.,	(Л)бел.,сл.слож.	(Л) кр.-фиол.,			**36**	**3**	**16**	**9**			**64**	**7,81**
×	***svf1***	плоск.,	слож., гофр.,	сл. гофр.,	плоск.,		п.	95	6	36	17			154	2,18
гк-132	***sfbs1***	(П) гол.	(П) гол.	(П) желт.	(П) гол.										

210

Продолжение таблицы 54

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих						Расщепление по классам, соответствующим						n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые			F_1	P_1	P_2	новым				
гк-53 ×гк-173	***pbc3*** ***sfc3-2*** ***ysed2***	(Л) от гол., гол.с фиол. отт. [F1] до син-фиол., плоск., (П) гол.(С) кр.кор.	(Л)оч.оч.св.гол., слож., гофр., (П) св.ор., (С) кр.кор.	(Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Л) от гол. до син.-фиол.,плоск., (П) гол., (С) желт.	(Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) кр.кор.	(Л) оч.оч.св.гол., слож., гофр., о. (П) св.ор., (С) желт.	**27** 48	**12** 18	**3** 3	**9** 16	**9** 16	**4** 3	**64** 104	**11,07** 3,37
гк-391 × гк-392	***sfbs1*** ***YSED1*** ***sfbs1,s1***	(Л) бел.,сл.слож. сл.гофр., (П) желт. (С) желт.		(Л) бел.,слож., гофр., (П) желт. (С) желт.	(Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (П) желт., (С) кр.-кор.			**9** 58 69		**4** 24 19	**3** 28 25			**16** 110 113	**5,99** 3,33 4,18
гк-2 × гк-391	***sfbs1*** ***YSED1***	(Л)гол.,плоск. (П) гол., (С) желт.	(Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) бел.,сл.слож. сл.гофр., (П) желт., (С) желт.	(Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (П) желт., (С) кр.-кор.			**9** 89 118	**3** 25 32	**3** 30 41	**1** 10 20			**16** 154 211	**7,81** 0,64 5,02
гк-391 × гк-210	***sfbs1*** ***YSED1*** ***dlb3***	(Л) светлее гол., плоск.,(П) гол., (С) желт.	(Л)бел.сл.слож., сл.гофр., (П) желт., (С) желт.	(Л) св.гол плоск., (П) гол. (С) кр.-кор.	(Л) светлее гол., плоск.,(П) гол., (С) кр.-кор.	Л) св.гол плоск., (П) гол. (С) желт.	(Л) бел. сл. слож., сл.гофр. (П) желт., (С) кр.-кор.	**27** 90 92	**3** 10 12	**12** 34 44	**9** 35 20	**9** 26 18	**4** 11 15	**64** 206 201	**11,07** 2,51 8,99
гк-391 × гк-65	***sfbs1*** ***YSED1*** ***ora1***	(Л) гол.,плоск. (П) гол., (С) желт.	(Л) бел., слож., гофр,(П) желт., (С) желт.	(Л) гол., плоск., (П) св.ор., (С) крапч.	(Л)гол.,плоск. (П) гол., (С) кр.кор.	(Л) гол.,плоск. (П) св.ор., (С) желт.	(Л)бел.,слож., гофр,(П)желт. (С) кр.-кор.	(Л) бел.,слож., гофр,(П)желт. (С) крапч.	**27** о.61	**12** 19	**3** 7	**9** 20	**9** 21	**3** 6	**1** 1	**64** 135	**12,59** 2,80
гк-2 × гк-173	***sfc3-2*** ***ysed2***	(Л) от гол. [гк-2], гол.с фиол. отт. [F1], до син-фиол., (С) кр.кор.		(Л) кр.-фиол. (С) желт.	(Л) от гол. до син.-фиол., (С) желт.		(Л) кр.-фиол., (С) кр.кор.	**9** 50 82		**1** 4 16	**3** 28 29		**3** 23 35	**16** 105 162	**7,81** 6,46 5,09
гк-2 × гк-121	***sfc1,*** ***rs1***	(Л) гол., (С) кр.-кор.		(Л) син.-фиол., (С) св. ж.-кор.	(Л) гол., (С) св.ж.-кор.		(Л) син.-фиол., (С) кр.-кор.	**9** **73** **184**		**1** 12 22	**3** 28 52		**3** 20 57	**16** **133** **315**	**7,81** 3,04 1,44
гк-159 ×гк-173	***YSED1*** ***sfc3-2*** ***ysed2***	(Л) от гол. [гк-159], гол. с фиол. отт. [F1] до син.-фиол., (С) желт.		(Л) кр.-фиол., (С) желт.	(Л) от гол. до син.-фиол., (С) кр.кор.		(Л) кр.-фиол., (С) кр.кор.	**39** 86 96		**13** 23 13	**9** 16 30		**3** 5 6	**64** 130 145	**7,81** 1,50 3,44
гк-159 ×гк-121	***YSED1*** ***sfc1,*** ***rs1***	(Л) гол., (С) желт.		(Л) син-фиол., (С) св. ж.-кор.	(Л) гол., (С) кр.-кор.	(Л) гол., (С) св.-ж.-кор.	(Л) син.-фиол., (С) желт.	(Л) син.-фиол., (С) кр.кор	**36** 101 53		**1** 0 0	**9** 15 15	**3** 5 4	**12** 35 11	**3** 10 3	**64** 166 86	**11,07** 8,31 4,38
F_3(2семьи) ***YSED1***	***rs1rs1*** ***ysed1***	**(С) желт.**		(С) св.ж.кор.				**3** 54		**1** 14				**4** 68	**3,84** 0,71
гк-121 ×гк-173	***sfc1,rs1*** ***sfc3-2*** ***ysed2***	(Л) кр.-фиол., (С) кр.кор.	(Л) син.-фиол., (С) св.ж.кор.	(Л) кр.-фиол., (С) желт.	(Л) кр.-фиол., (С) св.-ж.-кор.	(Л) син.-фиол., (С) кр.-кор.	(Л) син.-фиол., (С) желт.	**27** 32 55	**3** 4 4	**12** 19 24	**9** 10 9	**9** 11 23	**4** 3 9	**64** 79 124	**11,07** 2,13 6,79

211

Гены *sfc1* и *sfc3-2* усиливают розовую окраску венчика у гомозигот по генам *pf1* или *pf-ad*, при этом жилки лепестков становятся вместо голубовато-розовых – фиолетово-розовыми, а цвет пыльников не меняется. В F_2 гк-121 (*sfc1*) × гк-141 (*pf1, rpf1*) и в F_2 гк-159 × гк-255 (*sfc1, pf1*) расщепление соответствует (табл. 55):

	9	**:**	**3**	**:**	**3**	**:**	**1**
пластинка лепестков:	голубая		фиолетовая		розовая		темно-розовая
жилки лепестков:	голубые		фиолетовые		голубовато-розовые		фиолетово-розовые

Однако, в F_2 гк-121 (*sfc1*) × гк-129 (*pf-ad, RPF1*) следующее расщепление (табл. 55):

	9	**:**	**3**	**:**	**3**	**:**	**1**
пластинка лепестков:	голубая		фиолетовая		светло-розовая		темно-розовая
жилки лепестков:	голубые		фиолетовые		голубовато-розовые		фиолетово-розовые

Здесь ген *sfc1* подавляет действие гена *RPF1* - доминантного ослабителя розовой окраски. Если не учитывать результаты скрещивания с «диким типом» (табл. 47), то создается ошибочное мнение о разном влиянии генов *pf1* и *pf-ad* на окраску цветка. Эта гипотеза будет опровергнута и при изучении F_2 гк-173 (*sfc3-2*) × гк-176 (*s1, pf1*), где появляются растения как с розовыми, так и светло-розовыми лепестками и голубовато-розовыми жилками.

При тригенном расщеплении в F_2 гк-173 (*sfc3-2*) × гк-176 (*s1, pf1*) ген *s1* полностью подавляет антоциановую окраску в цветке во всех возможных аллельных сочетаниях генов *pf1* и *sfc3-2*, а ген *pf1* запрещает деформацию лепестков у гомозигот по гену *s1*. Наконец ген *sfc3-2* усиливает розовую окраску лепестков *pf1* и определяет фиолетовые лепестки *S1-PF1-* (табл. 55). Итоговое расщепление соответствует:

	27	**:**	**9**	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**12**	**:**	**4**
лепестки:	отт.голубого		фиолетовые		св.-розовые или розовые		темно-розовые		белые		белые
их жилки:	голубые		фиолетовые		гол.-розовые		фиол.-розовые		белые		белые
деформ.цветка:	нет		нет		нет		нет		есть		нет
пыльники:	голубые		голубые		св.оранжевые		св.оранжевые		желтые		желтые

В F_2 гк-396 (*sfbs1*) × гк-255 (*pf1, sfc1*) расщепление аналогично предыдущему. Ген *sfbs1* полностью подавляет антоциановую окраску в цветке во всех возможных аллельных сочетаниях генов *pf1* и *sfc1*, а ген *pf1* убирает деформацию лепестков у гомозигот по гену *sfbs1*. В отличие от гена *s1, sfbs1* не влияет на окраску семян. Ген *sfc1* усиливает розовую окраску лепестков *pf1* и определяет фиолетовые лепестки *S1-PF1-*, в отличие от гена *sfc3-2* он имеет полное доминирование и цветок у *SFC1-PF1-S1-* «дикого типа» (табл. 55).

Гены *wf1* и *sfc1* обладают комплементарным действием. Ген *sfc1* делает лепестки фиолетовыми, а ген *wf1* в гетерозиготном состоянии ослабляет голубую (*SFC1-*) или фиолетовую (*sfc1sfc1*) окраску венчика. У гомозигот по гену *wf1* лепестки белые. Суммарное расщепление в F_2 гк-121 (*sfc1*) × гк-109 (*wf1*) соответствует классам – 3 лепестки голубые : 6 светло-голубые : 1 фиолетовые : 2 светло-фиолетовые : 4 белые (табл. 56).

Таблица 55 – Генетический контроль белой, розовой и фиолетовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих								Расщепление по классам, соответствующим									n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые					F_1	P_1	P_2	новым							
гк-121	***sfc1,rs1***	(Л) гол.,	(Л)син.-фиол.,	(Л) роз.,(Ж) гол.-	(Л) гол.,	(Л) син.-фиол.,	(Л)т.роз.,(Ж)фиол.-			**27**	**3**	**12**	**9**	**9**	**4**				**64**	**11,07**
×гк-	***pf1,***	(П) гол.,	(П) гол.,	роз., (П) св.ор.,	(П) гол.,	(П) гол.,	роз., (П) св.ор.			314	42	129	89	92	49				715	5,33
141	***rpf1***	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) т.ж.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.	(С) т.ж-.кор.			155	13	69	58	51	26				372	2,12
гк-121	***sfc1,rs1***	(Л) гол.,	(Л) син.-фиол.,	(Л) св.роз., (Ж)	(Л) гол.,	(Л) син.-	(Л) св.роз.,	(Л)т.роз.,(Ж)	(Л)т.роз.,(Ж)	**108**	**12**	**12**	**36**	**36**	**36**	**12**	**4**		**256**	**14,07**
× гк-	***pf-ad***	(П) гол.,	(П) гол.,	гол.-роз.,(П)св.ор.,	(П) гол.,	фиол.,	(Ж)гол.-роз.	фиол.-роз.,	фиол.-роз.,	12	0	3	2	3	2	1	0		23	6,37
129	***yspf1***	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) желт. [гк-	(С) св.ж.-	(П) гол.,	(П) св.ор.,	(П) св.ор.,	(П) св. ор.,	103	14	15	33	41	31	8	1		246	6,40
	RPF1			129] – т.желт.	кор.	(С) кр.-кор.	(С)т.ж.-кор.	(С)т.ж.-кор.	(С) отт.желт.											
гк-159	***YSED1***	(Л) гол.,		(Л) роз.,	(Л) гол.,	(Л) гол.,	(Л)син.-фиол.,	(Л)син.-фиол.,		**108**		**4**	**27**	**9**	**36**	**9**			**256**	**16,92**
×		(П) гол.,		(Ж) фиол.-роз.,	(П) гол.,	(П) гол.,	(П) гол.,	(П) гол.,		82		3	19	12	14	4			188	16,09
гк-255	***pf1,***	(С) желт.		(П) св.ор.,	(С) кр.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) желт.	(С) кр.-кор.		47		3	14	1	21	5			117	16,88
	sfc1,			(С) т.ж.-кор.	(Л)син.-фиол.,	(Л)роз.(Ж)фио	(Л)роз.,(Ж)гол.	(Л)роз.(Ж)фиол					**3**	**36**	**12**	**12**				
	rs1				(П) гол.,	л-роз.,(П)св.ор.,	-роз., (П) св.ор.,	.-роз., (П)св.ор.,					4	35	7	8				
					(С) св.ж.-кор.	(С) желт.	(С) т.ж.-кор.	(С) желт.					5	15	3	3				
гк-396	***sfbs1***	(Л) гол.,	(Л) бел.,	(Л) роз.,плоск.,	(Л) гол., плоск.,	(Л) фиол., плоск.,	(Л) фиол., плоск.,			**81**	**12**	**12**	**27**	**27**	**9**				**256**	**15,51**
×		плоск.,	сл.слож.,	(Ж) фиол.-роз.,	(П)гол.(С) св.ж.-кор	(П) гол.(С) кр.-кор.	(П)гол.(С)св.ж.кор			о.85	15	18	34	32	9				279	4,94
гк-255	***pf1,***	(П) гол.,	сл.гофр.,	(П) св.ор.,	(Л)роз.плоск.,(Ж)	(Л) бел.,сл.слож.	(Л) бел., плоск.,						**36**	**36**	**16**					
	sfc1,	(С)кр.-кор.	(П) желт.,	(С) т.ж.-кор.	гол.-роз., (П)св.ор.,	сл.гофр.,(П)желт.,	(П) желт.,						32	39	15					
	rs1		(С) кр.-кор.		(С) т.ж.-кор.	(С) св.ж.-кор.	(С) т.ж.-кор.													
гк-173	***sfc3-2***	(Л) от гол. до	(Л) кр.-фиол.,	(Л) бел., плоск.,	(Л)от гол.до гол. с	(Л) кр.-фиол.,	(Л) бел., слож.,			**81**	**9**	**16**	**27**	**27**	**48**				**256**	**14,07**
×	***ysed2***	гол.с фиол.	плоск.,	(П) желт.,	фиол. отт., плоск.,	плоск., (П) гол.,	гофр., (П) желт.,			42	4	4	11	7	14				102	6,87
гк-176	***s1,pf1***	отт. [F1],	(П) гол.,	(С) желт.	(П) гол., (С) желт.	(С) кр.-кор.	(С) желт.			51	6	7	12	11	14				127	5,44
		плоск.,	(С) желт.		(Л) роз. или св. роз., плоск.,		(Л) роз., плоск.,						**36**		**12**					
		(П) гол.,			(Ж) гол.-роз., (П) св.ор.,		(Ж) фиол.-роз., (П) св.ор.,						14		6					
		(С) кр.кор.			(С) т.ж.-кор.		(С) т.ж.-кор.						16		5					
гк-432	***pf-d***	(Л) роз.,(Ж) гол.-роз.,		(Л)роз.,(Ж)фиол.-роз.,	(Л) роз., (Ж) гол.-роз.		(Л)роз. (Ж) фиол.-роз.,			**27**		**7**	**21**		**9**				**64**	**7,81**
× гк-	***pf1,***	(П) св.ор.,		(П) св.ор.,(С) т.ж.-кор.	(П) св.ор.,		(П) св.ор.,			41		10	31		15				97	0,19
255	***sfc1, rs1***	(С) черн.		– ж.-кор. [гк-255]	(С) т.ж.кор.–ж.-кор.		(С) черн.			39		8	32		22				101	5,47
гк-121	***sfc1,rs1***	(Л) фиол.,	(Л) фиол.,	(Л)роз.,(Ж)фиол.-роз.,	(Л) роз., (Ж) фиол.-роз.,					**36**	**12**	**4**	**12**						**64**	**7,81**
× гк-	***sfc1,pf-ad***	(П) гол.,	(П) гол.,	(П) св.ор., (С)	(П) св.ор., п.					84	28	6	34						152	2,31
273	***yspf1***	(С) кр.кор.	(С) св.ж.-кор.	желт.[гк-273]– т.желт.	(С) ж.-кор. – т.ж.-кор.															
гк-159	***YSED1***	(Л) гол., плоск.,		(Л) бел. плоск.,	(Л) гол.,	(Л)отт.роз.	(Л)отт.роз.	(Л) бел.,	(Л) бел.,	**27**		**1**	**9**	**9**	**3**	**12**	**3**		**64**	**11,07**
×		(П) гол.,		(П) желт.,	плоск.,	плоск.,	плоск.,	слож.гофр	плоск.,	68		1	14	20	5	15	4		127	9,52
гк-176	***s1,pf1***	(С) желт.		(С) ж.-кор.	(П) гол.,	(П) св.ор.,	(П) св.ор.,	(П) желт.,	(П) желт.,	44		1	17	11	6	14	4		97	3,24
					(С)кр.-кор.	(С) желт.	(С)т.ж.-кор	(С) желт.	(С) желт.											

213

Таблица 56 – Генетический контроль светло голубой и фиолетовой окраски венчика, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения соответствующих							Расщепление по классам, соответствующим								n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые				F_1	P_1	P_2	новым						
гк-121 × гк-109	***sfc1, rs1 wf1***	(Л) св. гол., (С) кр.-кор.	(Л) син.-фиол., (С) св.ж.-кор.	(Л) бел., (С) кр.-кор.	(Л) гол., (С) кр.-кор.	(Л) гол., (С) св.ж.-кор.	(Л) св. гол., (С) св.ж.-кор.	(Л) син.-фиол., (С) кр.-кор.	**18** 110 100	**1** 7 2	**12** 82 8	**9** 55 55	**3** 10 16	**6** 39 48	**3** 20 23		**64** 391 408	**18,31** 7,76 10,64
					(Л) бел., (С) св.ж.-кор.	(Л) св.фиол., (С) кр.-кор.	(Л) св.фиол., (С) св.ж.-кор.					**4** 17 32	**6** 37 39	**2** 14 13				
гк-124 × гк-121	***f ^{e} sfc1 rs1***	(Л) гол. [F1] или светлее, (П) гол., (С) кр.кор.	(Л)оч.св.гол.[гк-124] или св.гол. с фиол. отт., (П)сер.,(С) пятн.	(Л) син.-фиол. [гк-121] или светлее,(П)гол., (С) св.ж.-кор.	(Л) гол. или светлее, (П) гол., (С) св.ж.-кор.	(Л) син.-фиол. или светлее, (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) оч.св.гол. или св.гол.с фиол.отт., (П) сер., (С) св.ж.-кор.		**27** 139 28	**12** 64 10	**3** 18 5	**9** 52 6	**9** 53 4	**4** 21 3		**64** 347 56	**11,07** 1,17 5,41
гк-124 × гк-173	***f ^{e} sfc3-2 sfc6***	(Л)от гол.до гол с фиол.отт.[F1], (П) гол.	(Л) оч.св.гол., (П) сер.	(Л) кр.-фиол., (П) гол.	(Л) син., (П) гол.		(Л) св.гол. с фиол. отт., (П) сер.		**27** 105 51	**9** 25 12	**12** 61 16	**9** 28 12		**7** 32 6			**64** 251 97	**9,49** 7,24 9,40
гк-124 × гк-173	***f ^{e} sfc3-2 ysed2***	(Л)от гол., гол.с фиол. отт. [F1] до син., (П)гол(С)кр.кор	(Л)оч.св.гол.[гк-124] или св.гол. с фиол. отт., (П)сер.,(С) пятн.	(Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) желт.	(Л) от гол. до син., (П) гол., (С) желт.	(Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) оч.св.гол. или св.гол.с фиол.отт. (П) сер., (С) желт.		**27** 100 50	**12** 41 13	**3** 19 3	**9** 33 13	**9** 42 13	**4** 16 5		**64** 251 97	**11,07** 6,99 4,27
гк-100 × гк-124	***sfc2 svf1 f ^{e}***	(Л)гол.,плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) кр.-фиол., слож., гофр., (П)гол(С)кр.кор	(Л) оч.св.гол., плоск., (П) сер., (С) пятн.	(Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.				**36** 152 183	**3** 15 10	**16** 73 82	**9** 35 47					**64** 275 322	**7,81** 0,73 1,84
гк-159 × гк-124	***YSED1 f ^{e}***	(Л) гол., (П) гол., (С) желт.	(Л) оч.св.гол., (П) сер., (С) пятн.	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.кор.	(Л) оч.св.гол., (П) сер., (С) желт.				**9** 109 79	**1** 16 5	**3** 44 34	**3** 34 32					**16** 203 150	**7,81** 2,46 4,15
гк-121 × гк-65	***sfc1, rs1, SPS1 ora1***	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) син.-фиол., (П) гол., (С) св.ж.-кор.	(Л) гол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Л) гол., (П) гол., (С) св.ж.-кор.	(Л) гол., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Л) гол., (П) св.ор., (С) св.ж.-кор.		**108** 164 131	**12** 26 11	**9** 16 7	**36** 63 45	**27** 48 24	**12** 22 18		**256** 431 296	16,92 4,43 10,20
					(Л)син.-фиол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л)син.-фиол., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Л)син.-фиол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Л)син.-фиол., (П) св.ор., (С) св.ж.-кор.				**36** 62 46	**9** 18 8	**3** 5 6	**4** 7 0		
гк-173 × гк-65	***sfc3-2, ysed2, SPS1 ora1***	(Л) от гол., гол.с фиол. отт. [F1] до син-фиол., (П) гол. (С) кр.кор.	(Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) желт.	(Л) от гол. [гк-65] до син-фиол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Л)от гол. до син-фиол., (П) гол., (С) желт.	(Л) от гол. до син.-фиол., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Л) от гол. до син-фиол., (П) о. св.ор.,(С) желт.		**108** 58	**12** 5	**9** 5	**36** 20	**27** 12	**12** 5		**256** 126	16,92 5,63
					(Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Л) кр.-фиол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Л) кр.-фиол., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Л) кр.-фиол., (П) св.ор., (С) желт.				**36** 12	**3** 0	**9** 6	**4** 3		
гк-159 ×гк-65	***YSED1 ora1***	(Л) гол.,(П) гол., (С) желт.		(Л)гол.,(П)св.ор. (С) крапч.	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.кор.		(Л) гол., (П) св.ор., (С) желт. о.		**9** 97		**1** 11	**3** 35		**3** 25			**16** 168	**7,81** 1,82

214

Ген f^e и гены фиолетовой окраски *sfc1*, *sfc2*, *sfc3-2* и *sfc6* обладают комплементарным действием. Двойные гомозиготы по генам f^e и *sfc* имеют более выраженную окраску с фиолетовым оттенком, хорошо отличимую от SFC-f^ef^e только в пасмурную погоду. По этим двум генам в F_2 гк-124 (f^e) × гк-121 (*sfc1*) происходит расщепление по следующим классам – 9 цветок и семена «дикого типа» : 3 цветок сине-фиолетовый с голубыми пыльниками, семена однотонные : 4 цветок очень светло-голубой или светло-голубой с фиолетовым оттенком с серыми пыльниками, семена пятнистые (табл. 56). В F_2 гк-124 (f^e) × гк-173 (*sfc3-2, sfc6*) фиолетовый оттенок проявляется более интенсивно и наблюдается следующее расщепление (табл. 56):

	27	**:**	**12**	**:**	**9**	**:**	**9**	**:**	**7**
лепестки:	гол. или гол. с фиол. отт.		кр.-фиол.		синие		очень св.-гол.		св.-гол. с фиол. отт.
пыльники:	голубые		голубые		голубые		серые		серые
семена:	однотонные		однотонные		однотонные		пятнистые		пятнистые

Гены f^e подавляет окраску и звездчатость фиолетовых цветков. В F_2 гк-100 (*sfc2, svf1*) × гк-124 (f^e) оттенок очень светло-голубых лепестков не различался, и расщепление было (табл. 56):

	36	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**16**
лепестки:	гол., плоские,		кр.-фиол., плоские		кр.-фиол., деформ.		очень св.-гол., плоские
пыльники:	голубые		голубые		голубые		серые
семена:	однотонные		однотонные		однотонные		пятнистые

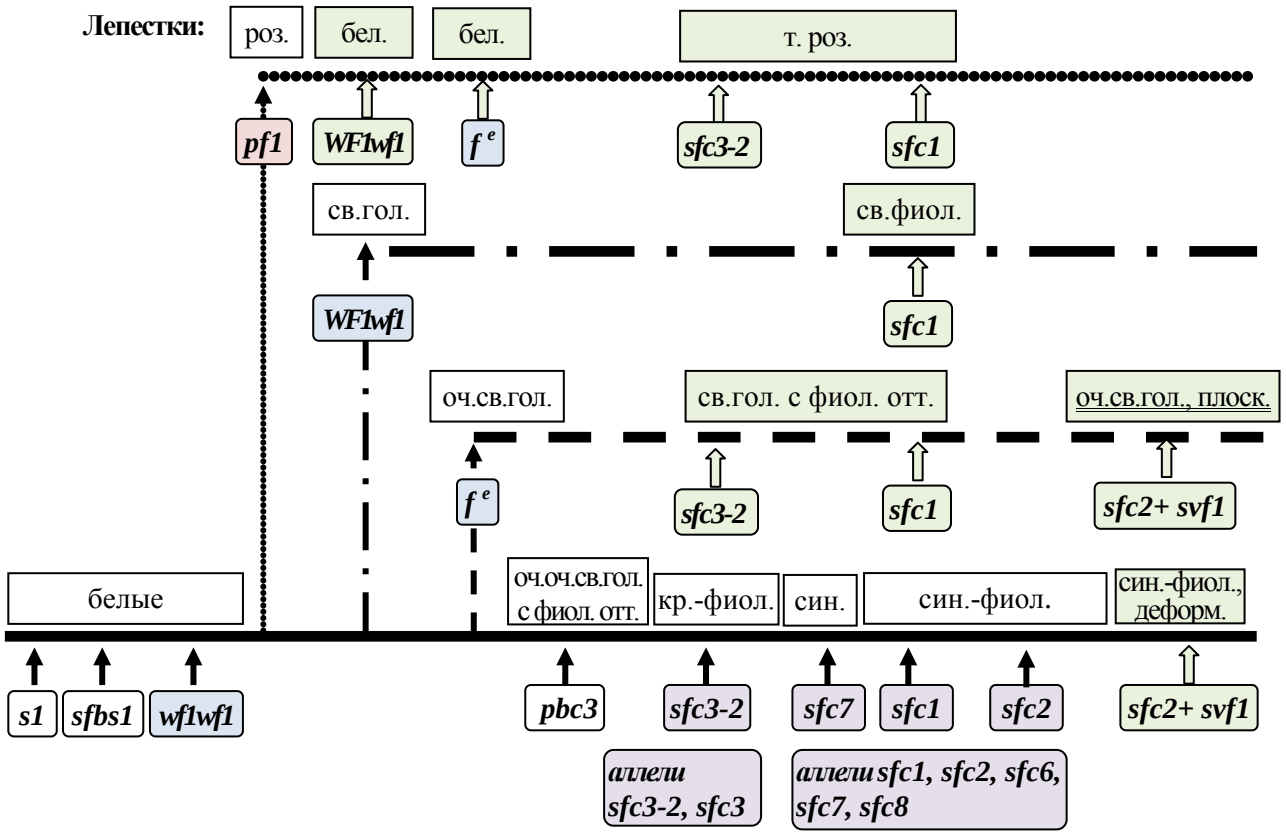


Рисунок 27 – Последовательность действия генов деформации венчика, генов светло голубой, розовой и фиолетовой окраски лепестков. ▬ – путь формирования фенотипа ⟶ – действие гена, ⇨ - совместное действие генов.

Гены *ora1* с *sfc1* и *sfc3-2* независимо влияют на окраску цветка, расщепление в F_2 гк-121 (*sfc1*) × гк-65 (*ora1*) и F_2 гк-173 (*sfc3-2*) × гк-65 (*ora1*) соответствовало классам 9 лепестки и пыльники голубые : 3 лепески фиолетовые, пыльники голубые : 3 лепестки голубые пыльники светло-оранжевые : 1 лепестки фиолетовые, пыльники светло-оранжевые. Из-за неполного доминирования гена *sfc3-2* у части гибридов с голубым венчиком был фиолетовый оттенок.

Таким образом, гены фиолетовой окраски находятся в конце цепи формирования цвета и формы венчика льна, полностью подавляются генами ингибиторами антоцианового биосинтеза *s1*, *sfbs1* и *wf1*, а также геном *pbc3*, обладают кумулятивным действием с генами *pf1*, f^e и геном *wf1* в гетерозиготном состоянии. В отличие от других, деформация и окраска фиолетового венчика, вызванная совместным действием генов *sfc2* и *svf1*, полностью подавляется геном f^e (рис.27).

3.3.13. Взаимодействие генов, контролирующих изменение цвета семян с генами окраски венчика, его деформации и цвета пыльников

У гомозигот по гену *s1* из-за полного подавления синтеза антоциана семена желтые и формально он маскирует проявление генов окраски семян *YSED1*, *ysed2* и *rs1*. Расщепление по семенам в F_2 гк-391 (*YSED1*) × гк-392 (*s1*) соответствует классам 13 желтых : 3 коричневых. В F_2 гк-173 (*ysed2*) × гк-136 (*s1*) и F_2 гк-173 (*ysed2*) × гк-448 (*s1*) расщепление по семенам было 9 коричневых : 7 желтых, или 9 цветок окрашенный, семена коричневые : 3 цветок окрашенный, семена желтые : 4 цветок белый деформированный, семена желтые. В F_2 гк-121 (*rs1*) × гк-136 (*s1*) расщепление по семенам соответствовало классам - 9 коричневых : 3 светло желто-коричневых : 4 желтых, или 9 цветок окрашенный, семена коричневые : 3 цветок окрашенный, семена светло желто-коричневые : 4 цветок белый деформированный, семена желтые (табл. 54, 55).

Действие гена *sfbs1* и генов окраски семян *YSED1*, *ysed2* и *rs1* проявляется независимо, так как они работают в разных частях растения. В F_2 гк-2 × гк-391 (*sfbs1,YSED1*) расщепление соответствовало классам - 9 цветок голубой, семена желтые : 3 цветок голубой, семена коричневые : 3 цветок белый деформированный, семена желтые : 1 цветок белый деформированный, семена коричневые. В F_2 гк-132 (*sfbs1*) × гк-173 (*ysed2*) оно соответствует классам 9 цветок окрашенный, семена коричневые: 3 цветок окрашенный, семена желтые : 3 цветок белый деформированный, семена коричневые : 1 цветок белый деформированный, семена желтые. В F_2 гк-121 (*rs1*) × гк-132 (*sfbs1*) оно составляет 9 цветок окрашенный, семена коричневые: 3 цветок окрашенный, семена светло желто-коричневые : 3 цветок белый деформированный, семена коричневые : 1 цветок белый деформированный, семена светло желто-коричневые (табл. 54).

Ген *sfbs1* не влияет на взаимодействие генов *YSED1* и *rs1*, поэтому расщепление в F_2 гк-121 (*rs1*) × гк-391 (*sfbs1*, *YSED1*) составляет (табл. 54):

	36	**9**	**3**	**12**	**3**	**1**
цветок:	окрашенный	не деформированный		белый	деформированный	
семена:	желтые	кр.-коричневые	св.ж.-коричневые	желтые	кр.-коричневые	св.ж.-коричневые

Ген *sfbs1* также не влияет на взаимодействие генов *s1* и *YSED1,* поэтому расщепление в F_2 гк-391 (*sfbs1, YSED1*) × гк-392 (*sfbs1, s1*), единообразных по белой окраске цветков, составляет – 9 лепестки слабо сложенные и гофрированные, семена желтые : 3 слабо сложенные и гофрированные, семена коричневые : 4 сложенные и гофрированные семена желтые (табл. 54).

Действие генов *sfbs1, dlb3* и *YSED1* проявляется независимо, так как они работают в разных частях растения. Расщепление по окраске семян внутри каждого из классов по окраске цветка в F_2 гк-391 (*sfbs1, YSED1*) × гк-210 (*dlb3*) соответствует 3 : 1 (табл. 56), а совместное наследование генов *sfbs1* и *dlb3*, подробно рассмотрено выше (см.гл.3.3.5, табл. 39).

Ген *sfbs1* маскирует проявление гена *ora1* в пыльниках, а ген *YSED1* – в семенах. Ген *sfbs1* не влияет на взаимодействие генов *ora1* и *YSED1.* В F_2 гк-391 (*sfbs1, YSED1*) × гк-65 (*ora1*) расщепление соответствует классам (табл. 56):

	27	**9**	**9**	**3**	**12**	**3**	**1**
цветок:	голубой	не деформированный			белый	деформированный	
пыльники:	голубые	светло-оранжевые			желтые		
семена:	желтые	кр.-коричн.	желтые	крапчатые	желтые	кр.-коричн.	крапчатые

Действие генов фиолетовой окраски венчика (*sfc1, sfc3-2*) и окраски семян (*YSED1, ysed2* и *rs1*) независимо, так как они работают в разных частях растения. Расщепление в F_2 гк-2 × гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) соответствует классам - 9 венчик от голубой до сине-фиолетовоый, семена коричневые : 3 венчик такой же, семена желтые : 3 венчик красно-фиолетовый, семена коричневые : 1 венчик такой же, семена желтые. В F_2 гк-159 (*YSED1*) × гк-173 (*sfc3-2, ysed2*), различающихся по двум генам цвета семян, те же классы расщепления, но в соотношении 9:36:13:3 (табл. 54).

Расщепление в F_2 гк-2 × гк-121 (*sfc1, rs1*) соответствует классам - 9 венчик голубой, семена коричневые : 3 венчик голубой, семена светло желто-коричневые : 3 венчик сине-фиолетовый, семена коричневые : 1 венчик сине-фиолетовый, семена светло желто-коричневые. Расщепление в F_2 гк-159 (*YSED1*) × гк-121 (*sfc1, rs1*) соответствует классам (табл. 54):

	36	**9**	**3**	**12**	**3**	**1**
цветок:	голубой			сине-фиолетовый		
семена:	желтые	кр.-коричн.	св.ж.-коричн.	желтые	кр.-коричн.	св.ж.-коричн.

В F_2 гк-121 (*sfc1, rs1*) × гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) расщепление соответствует классам (табл. 54):

	27	**12**	**9**	**9**	**4**	**3**
цветок:	красно-фиолетовый			сине-фиолетовый		
семена:	кр.-коричн.	желтые	св.ж.-коричн.	кр.-коричн.	желтые	св.ж.-коричн.

Гены *sfc1, sfc3-2* и *YSED1, ysed2, rs1* не сцеплены, тогда как ген синей окраски венчика *sfc6* и желтой окраски семян *ysed2* сцеплены с частотой кроссинговера 9 сМ, что было показано для F_2 гк-2 × гк-292 (*sfc6, ysed2*) (табл. 57). В скрещивании гк-2 × гк-447 (*sfc6, ysed2*) сила

сцепления в 31сМ между этими генами может быть занижена присутствием гена *dlb9*, уменьшающего процент рекомбинантов, по которым определяется частота кроссинговера. Возможно, гк-292 и гк-447 несут не аллельные гены окраски цветка или семян, а тесно сцепленные (табл.58, (Пороховинова и др., 2017).

Таблица 57 – Анализ расщепления F_2 гк-2 × гк-292 (*sfc6, ysed2*)

Моногенное расщепление по окраске венчика (*sfc6*) или по цвету семян (*ysed2*)									
Фенотип / Скрещивание		(Л) гол.	(Л) син.	∑	χ^2	(С) кр.-кор.	(С) желт.	∑	χ^2
	ν	**3**	**1**	**4**	3,84	**3**	**1**	**4**	3,84
гк-2 × гк-292		178	61	239	**0,03**	181	58	239	**0,07**
гк-292 × гк-2		127	40	167	**0,10**	118	49	167	**1,68**

Дигенное расщепление по окраске венчика и цвету семян											
	H_0	**H_{01}: Независимое наследование генов *sfc6* и *ysed2***					**H_{02}: Сцепление генов *sfc6* и *ysed2* с частотой кроссинговера 9сМ**				
Фено-	(Л)	Гол.	Гол.	Син.	Син.	∑	Гол.	Гол.	Син.	Син.	∑
тип	(С)	кр.-кор.	желт.	кр.-кор.	желт.		кр.-кор.	желт.	кр.-кор.	желт.	
Генотип / *Скрещивание*	**ν**	*SFC6 YSED2-*	*SFC6 ysed2ysed2*	*sfc6sfc6 YSED2-*	*sfc6sfc6 ysed2ysed2*		*SFC6 YSED2-*	*SFC6 ysed2ysed2*	*sfc6sfc6 YSED2-*	*sfc6sfc6 ysed2ysed2*	
		9	**3**	**3**	**1**	**16**	**11,3**	**0,7**	**0,7**	**3,3**	**16**
гк-2	практ.	169	9	12	49	239	169	9	12	49	239
×гк-292	теор.	134,4	44,8	44,8	14,9		168,5	10,8	10,8	49,0	
	χ^2	8,89	28,62	24,03	77,67	**139,21**	0,00	0,28	0,15	0,00	**0,43**
гк-292	практ.	116	11	2	38	167	116	11	2	38	167
×гк-2	теор.	93,9	31,3	31,3	10,4		117,7	7,5	7,5	34,2	
	χ^2	5,18	13,18	27,44	72,78	**118,58**	0,03	1,62	4,04	0,41	**6,10**

Таблица 58 – Анализ расщепления F_2 гк-2 × гк-447(*dlb9, sfc10, ysed2*)

Дигенное расщепление по окраске венчика (*dlb9* и *sfc10*) и моногенное по цвету семян (*ysed2*)													
Фено-тип	(Л) гол.	(Л) син.	(Л) св.гол.	∑	χ^2	(Л) гол.	(Л) син., св.гол.	∑	χ^2	(С) кр.кор.	(С) желт.	∑	χ^2
гено-тип	*SFC10- - -*	*sfc10sfc10 DLB9-*	*sfc10sfc10 dlb9dlb9*			*SFC10-*	*sfc10sfc10*			*YSED2-*	*ysed2ysed2*		
ν	**12**	**3**	**1**	**16**	**5,99**	**3**	**1**	**4**	**3,84**	**3**	**1**	**4**	**3,84**
практ.	160	29	13	202	2,57	160	420	202	1,91	153	49	202	0,06

Дигенное расщепление по окраске венчика и цвету семян										
H_0		**H_{01}: Независимое наследование генов *sfc10* и *ysed2***					**H_{02}: Сцепление генов *sfc10* и *ysed2* с частотой кроссинговера 31сМ**				
Фено-	(Л)	гол.		син. или св.гол.		∑	гол.		син. или св.гол.		∑
тип	(С)	кр.кор.	желт.	кр.кор.	желт.		кр.кор.	желт.	кр.кор.	желт.	
Генотип		*SFC10- YSED2-*	*SFC10- ysed2ysed2*	*sfc10sfc10 YSED2-*	*sfc10sfc10 ysed2ysed2*		*SFC10- YSED2-*	*SFC10- ysed2ysed2*	*sfc10sfc10 YSED2-*	*sfc10sfc10 ysed2ysed2*	
ν		**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**9,9**	**2,1**	**2,1**	**1,9**	**16**
практ.		135	25	18	24	202	135	25	18	24	202
теор.		113,6	37,9	37,9	12,6		125,0	26,5	26,5	24,0	
χ^2		4,02	4,38	10,43	10,25	**29,08**	0,80	0,08	2,73	0,00	**3,61**

Совместное расщепление по генам *s1*, *sfc1* и *rs1* подтверждает их дигенные взаимодействия и в F_2 гк-121 (*sfc1, ysed2*) × гк-136 (*s1*) соответствует классам (табл. 54):

27 : 9 : 9 : 3 : 16

цветок: голубой, не деформированный фиолетовый не деформированный белый,звездчатый

семена: кр.-коричн. св.ж.-коричн. кр.-коричн. св.ж.-коричн. желтые

Совместное расщепление по генам *s1, sfc3-2* и *ysed2* в F_2 гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) × гк-136 (*s1*) или F_2 гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) × гк-448 (*s1, dlb3-10*) аналогично предыдущему, но вместо желто-коричневых семян выщепляются желтые, и из-за неполного доминирования гена *sfc3-2* и взаимодействия с геном *dlb10* вместо класса «голубой цветок» появляется «цветок от светло-голубого (голубого) до голубого с фиолетовым оттенком» (табл. 54).

Ген *sfbs1*, гены фиолетовой окраски цветка *sfc1, sfc3-2* и изменения окраски семян *YSED1, ysed2* и *rs1* действуют независимо. В F_2 гк-121 (*sfc1, rs1*) × гк-132 (*sfbs1*) выявляется следующее расщепление (табл. 54):

	27	**:**	**9**	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**12**	**:**	**4**
цветок:	голубой, не деформированный:				фиолетовый не деформированный:				белый,деформированный		
семена:	кр.-коричн.		св.ж.-коричн.		кр.-коричн.		св.ж.-коричн.		кр.-коричн.		св.ж.-коричн.

В F_2 гк-121 (*rs1*) × гк-391 (*sfbs1, YSED1*) расщепление соответствует классам (табл. 54):

	108	**:**	**27**	**:**	**9**	**:**	**36**	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**48**	**:**	**12**	**:**	**4**
цветок:	голубой, не деформ.						фиолетовый не деформ.						белый, деформ.				
семена:	желтые	кр.-коричн.		св.ж.коричн			желтые	кр.-коричн.		св.ж.коричн			желтые	кр.-коричн.		св.ж.коричн	

В F_2 гк-132 (*sfbs1*) × гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) расщепление подобно таковому у гибридов гк-121 × гк-132, но вместо желто-коричневых семян – желтые, и из-за неполного доминирования гена *sfc3-2* вместо класса «голубой цветок» - «цветок от голубого до голубого с фиолетовым оттенком» (табл. 54).

Ген *pbc3,* контролирующий образование почти белого звездчатого цветка, ген фиолетовой окраски цветка *sfc3-2* и желтосемянности *ysed2* действуют независимо. Расщепление в F_2 гк-53 (*pbc3*) × гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) соответствует классам (табл. 54):

	27	**:**	**9**	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**12**	**:**	**4**
цветок:	от гол. до сине-фиол., не деформ.				кр.-фиол. не деформ.				почти белый, деформ.		
семена:	кр.-коричневые		желтые		кр.-коричневые		желтые		кр.-коричневые		желтые

Гены *s1* и *pf1* имеют комплементарное действие. Ген *s1* подавляет синтез антоцианов во всем растении, а *pf1* ликвидирует деформацию лепестков и придает семенам желто-коричневую окраску. Доминантный ген желтосемянности *YSED1* подавляет желто-коричневую окраску у семян, гомозиготных по гену *pf1*. Суммарное расщепление по этим трем генам в F_2 гк-159 (*YSED1*) × гк-176 (*s1, pf1*) соответствует классам (табл. 55):

	27	**:**	**9**	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**3**	**:**	**1**	**:**	**12**
цветок:	голубой, не деформ.		отт. розового, не деформ.				белый, не деформ.						белый,деформ.
пыльники:	голубые		светло-оранжевые				желтые						желтые
семена:	желтые	кр.-коричн.	желтые	т.желто-коричн.			желтые	желто-коричн.					желтые

В отличие от гена *YSED1, ysed2* не влияет на окраску семян гомозиготных по гену *pf1*. Суммарное расщепление по генам *s1, pf1* и *ysed2* в F_2 гк-173 (*ysed2*) × гк-176 (*s1, pf1*) соответствует классам (табл. 55):

	27	**:**	**9**	**:**	**12**	**:**	**4**	**:**	**12**
цветок:	гол., фиол., не деформ.		отт. розового, не деформ.		белый не деформ.		белый деформ.		
пыльники:	голубые		светло-оранжевые		желтые		желтые		
семена:	кр.-коричн.	желтые	т. ж.-коричн.		ж.-коричн.		желтые		

Ген *sfc1* усиливает розовую окраску лепестков, гомозиготных по гену *pf1*, при этом жилки у лепестков становятся фиолетово-розовыми. Ген светло-коричневой окраски семян *rs1* не влияет на их цвет у гомозигот по гену *pf1*. Его действие независимо от гена *sfc1*. В F_2 гк-121 (*sfc1, rs1*) × гк-141 (*pf1, rpf1*) расщепление соответствует классам (табл. 55):

	27 : 9	**:**	**9 : 3**	**:**	**12**	**:**	**4**
лепестки:	г о л у б ы е		ф и о л е т о в ы е		розовые		т. розовые
их жилки:	г о л у б ы е		ф и о л е т о в ы е		гол.-розовые		фиол.-розовые
семена:	кр.-коричн.	св.ж.-коричн.	кр.-коричн.	св.ж.-коричн.	т. ж.-коричн.		т. ж.-коричн.

В F_2 гк-159 (*YSED1*) × гк-255 (*sfc1, pf1, rs1*), как и в скрещивании гк-159×гк-176, доминантный ген желтосемянности *YSED1* подавляет желто-коричневую окраску семян, гомозиготных по гену *pf1*, а также светло желто-коричневую окраску у гомозигот по гену *rs1*. Ген *sfc1* влияет только на окраску лепестков и их жилок. Суммарное расщепление соответствует классам (табл. 55):

	108 : 27 : 9	**:**	**36 : 9 : 3**	**:**	**12 : 12**	**:**	**36 : 4**
лепестки:	г о л у б ы е		ф и о л е т о в ы е		р о з о в ы е		т. р о з о в ы е
их жилки:	г о л у б ы е		ф и о л е т о в ы е		гол.-розовые		фиол.-розовые
семена:	желтые	красно-коричн.	св.желто-коричн.	желтые	красно-коричн.	св.желто-коричн.	желтые т. желто-коричн.	желтые т. желто-коричн.

Вторая аллель гена *pf1 – pf-d* в отличие от первой обуславливает черный цвет семян. В F_2 гк-432 (*pf-d*) × гк-255 (*sfc1,pf1,rs1*) было показано влияние гена *rs1* на окраску семян, вызванную доминантной аллелью *pf-d* (*pf-d > pf1*), заключающееся в ослаблении черного цвета до темно-желто-коричневого. Ген *sfc1* как и в предыдущих скрещиваниях усиливает окраску жилок лепестков. Суммарное расщепление соответствует классам (табл. 55):

	27 : 21	**:**	**9 : 7**
лепестки:	розовые с гол.-розовыми жилками		розовые с фиол.-розовыми жилками
семена:	черные	т. ж.-коричн., ж.-коричн.	черные т. ж.-коричн., ж.-коричн.

Третья аллель гена *pf1 – pf-ad* отличается зависимостью цвета семян от гена модификатора *yspf1*, придающего им желтую окраску. Ген *rs1* не влияет на окраску семян гомозиготы по гену *pf-ad* и не взаимодействует с геном *yspf1*. Ген *sfc1* действует на гомозигот по обеим аллелям гена *pf1* одинаково. Суммарное расщепление в F_2 гк-121(*sfc1, rs1*) × гк-129 (*pf-ad, yspf1*) соответствует классам (табл. 55):

	108 : 36	**:**	**36 : 12**	**:**	**36 : 12**	**:**	**12 : 4**
лепестки:	голубые		фиолетовые		св. розовые		т. розовые
их жилки:	голубые		фиолетовые		гол.-розовые		фиол.-розовые
семена:	кр.-коричн.	св.ж.коричн.	кр.-коричн.	св. ж.коричн.	т.ж.коричн.	желтые	т. ж.-коричн. желтые

Подобное расщепление по генам *pf-ad, yspf1* и *rs1* было получено и для F_2 гк-121 (*sfc1, rs1*) × гк-273 (*sfc1, pf-ad, yspf1*) (табл. 55):

	36	**:**	**12**	**:**	**12**	**:**	**4**
лепестки:	фиолетовые с фиолетовыми жилками				т.розовые с фиол.-розовыми жилками		
семена:	красно-коричневые		св. желто-коричневые		т. желто-коричневые		желтые

Совместное расщепление по генам *s1, pf1, sfc3-2* и *ysed2* подтверждает их дигенные взаимодействия и в F_2 гк-173 (*sfc3-2, ysed2*) × гк-176 (*s1, pf1*) соответствует (табл. 55):

	81	**:**	**27**	**:**	**27**	**:**	**9**	**:**	**36**	**:**	**12**	**:**	**16**	**:**	**48**
лепестки:	отт. голубого не деформ.			кр.-фиолетовый не деформ.				розовые или св. розовые не деформ.			розовые не деформ.		белый не деформ.		белый, деформ.
их жилки:	голубые			фиолетовые				гол.-розовые			фиол.-розовые		белые		белые
пыльники:	голубые			голубые				св.оранж.			св.оранж.		желтые		желтые
семена:	кр.-кор. желтые			кр.-кор. желтые				т. ж.-кор.			т. ж.-кор.		ж.-кор.		желтые

Совместное расщепление по генам *sfbs1, pf1, sfc1* и *rs1* подтверждает их дигенные взаимодействия в F_2 гк-396 (*sfbs1*) × гк-255 (*pf1, sfc1, rs1*) и соответствует классам (табл. 55):

	81	**:**	**27**	**:**	**27**	**:**	**9**	**:**	**36**	**:**	**12**	**:**	**16**	**:**	**12**	**:**	**36**
лепестки:	голубые не деформ.				фиолетовые не деформ.				розовые не деформ.		розовые не деформ.		белые не деформ.			белые, деформ.	
их жилки:	голубые				фиолетовые				гол.-розовые		фиол.-розовые		белые			белые	
пыльники:	голубые				голубые				св.оранж.		св.оранж.		желтые			желтые	
семена:	кр.-кор.	св.ж.кор		кр.-кор.		св.ж.кор			т. ж.-кор.		т. ж.-кор.		т.ж.-кор.		кр.-кор.		св.ж.кор

Действие генов фиолетовой окраски венчика *sfc1 и wf1* независимо от гена цвета семян *rs1*, так как они работают в разных частях растения. Суммарное расщепление в F_2 гк-121 (*sfc1, rs1*) × гк-109 (*wf1*) соответствует классам (табл.56):

	9	**:**	**3**	**:**	**18**	**:**	**6**	**:**	**3**	**:**	**1**	**:**	**6**	**:**	**2**	**:**	**12**	**:**	**4**
цветок:	голубой				св.-голубой				фиолетовый				св.-фиолетовый				белый		
семена:	кр.кор.	св.ж.кор.		кр.кор.		св.ж.кор.		кр.кор.		св.ж.кор.		кр.кор.		св.ж.кор.		кр.кор.		св.ж.кор.	

Гены *YSED1, rs1* и *ysed2* подавляют пятнистость семян у генотипов, гомозиготных по гену f^e.

Расщепление в F_2 гк-159 (*YSED1*) × гк-124 (f^e) соответствует – 9 венчик голубой, семена желтые : 3 голубой, семена коричневые : 3 очень светло голубой, семена желтые : 1 очень светло голубой, семена пятнистые (табл. 56).

Гены фиолетовой окраски усиливают цвет и фиолетовый оттенок цветка $f^e f^e$. С учетом последнего, суммарное расщепление F_2 гк-124 (f^e) × гк-121(*sfc1, rs1*) соответствует (табл. 56):

	27	**:**	**9**	**:**	**9**	**:**	**3**	**:**	**12**	**:**	**4**
цветок:	голубой или светлее				фиолетовый				оч. св.голубой или св.голубой с фиол.отт.		
семена:	кр.-коричн.	св.ж.-коричн.		кр.-коричн.		св.ж.-коричн.			пятнистые		св.ж.-коричн.

В F_2 гк-124 (f^e) × гк-173 (*sfc3-2, sfc6, ysed2*), получено аналогичное предыдущему расщепление, в первый и второй классы включены растения с более темными лепестками генотипа *sfc6sfc6 SFC3-2-*, так как разделение на классы усложняется тесным сцеплением генов *sfc6* и *ysed2.* Семена имели вместо светло желто-коричневой – желтую окраску, которая контролировалась геном *ysed2* (табл. 56).

Гены *YSED1, rs1* и *ysed2* подавляют крапчатость семян, у гомозигот по гену *ora1*.

В F_2 гк-159 (*YSED1*) × гк-65 (*ora1*) расщепление соответствует – 9 венчик и пыльники голубые, семена желтые : 3 цветок такой же, семена коричневые : 3 венчик голубой, пыльники светло-оранжевые, семена желтые : 1 цветок такой же, семена крапчатые (табл. 56).

В F_2 гк-391 (*sfbs1, YSED1*) × гк-65 (*ora1*) расщепление по окраске семян также было 12:3:1, но усложнялось наличием гена *sfbs1*, маскирующего окраску пыльников у гомозигот по генам *sfbs1* и *ora1* (см. выше, табл. 56).

В остальных скрещиваниях с гк-65 генетический контроль окраски семян усложняется наличием у гк-121 и гк-173 ингибитора крапчатости - гена *SPS1*. Гены фиолетовой окраски венчика не влияют на цвет семян.

Расщепление в F_2 гк-121 (*sfc1, rs1, SPS1*) × гк-65 (*ora1*) соответствует классам: 36 пыльники голубые, семена коричневые : 12 пыльники голубые, семена светлые : 9 пыльники светло-оранжевые, семена коричневые : 3 пыльники светло-оранжевые, семена крапчатые : 4 пыльники светло-оранжевые, семена светлые. С учетом окраски венчика расщепление было (табл. 56):

	108	**36**		**36**	**12**		**27**	**9**	**12**		**9**	**3**	**4**
цветок:	голубой		:	фиолетовый		:	голубой			:	фиолетовый		
пыльники	голубые			голубые			светло-оранжевые				светло-оранжевые		
семена:	кр.-кор.	св.ж.-кор.		кр.-кор.	св.ж.-кор.		кр.-кор.	крапч.	св.ж.кор.		кр.-кор.	крапч.	св.ж.кор.

В F_2 гк-173 (*sfc3-2, ysed2, SPS1*) × гк-65 (*ora1*) расщепление было аналогично предыдущему, только вместо светло-желто-коричневых семена были желтыми, так как их цвет контролировал ген *ysed2*. Из-за неполного доминирования гена *sfc3-2* первые два класса расщепления имели венчик не только голубой, но и с фиолетовым оттенком (табл. 56).

Цвет семян у льна является одновременно маркерным и хозяйственно ценным признаком, поэтому на его контроле надо остановиться подробнее. Самым ранним геном пути формирования окраски у него является ген *YSED1*, следующими идут аллельные гены *pf1, pf-d, pf-ad,* наиболее ценный из них для масличного льна – *pf-ad*, который совместно с геном *yspf1* контролирует еще один желтый цвет, независимый от первого. Третий желтый цвет дает ген-ингибитор всей антоциановой окраски *s1*, но его действие в семенах комплементарно с геном *pf1*. Четвертый желтый – контролируется геном *ysed2*. Еще три гена модифицируют окраску семян *rs1* (светло желто-коричневые), f^e (пятнистые) и *ora1* (крапчатые). Проявление всех этих генов маскируется геном *pf1*. Гены f^e и *ora1* обладают кумулятивным эффектом, делая семена пятнистыми и крапчатыми. Ген *SPS1* подавляет крапчатость семян, вызванную геном *ora1* (рис. 28).

Окраска пыльников не имеет такого значения как цвет семян, она контролируется 8 генами, для 7 из которых было изучено взаимодействие (рис. 29). Формирование этой окраски укладывается в «магистральную» часть биосинтеза окраски всего цветка, однако, ген *ora1* действует раньше, чем *pbc3* и f^e.

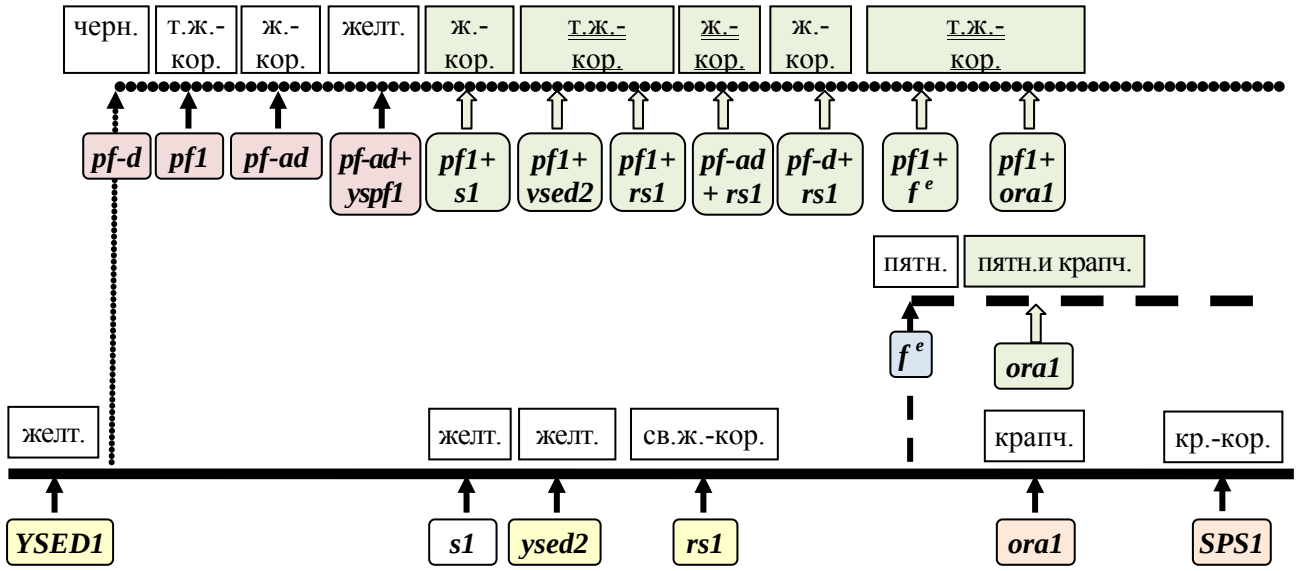


Рисунок 28 – Последовательность действия генов, контролирующих окраску семян. ▬ – путь формирования фенотипа ⟶ действие гена, ⇨ совместное действие генов.

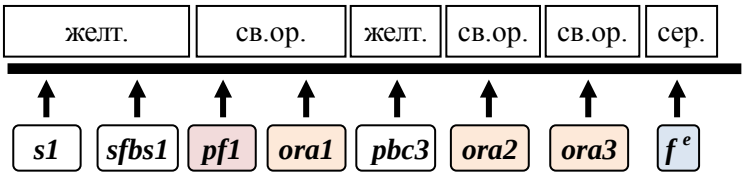


Рисунок 29 – Последовательность действия генов, контролирующих окраску пыльников. ▬ – путь формирования фенотипа ⟶ действие гена, ⇨ совместное действие генов.

3.3.14. Ген *CSB1*, контролирующий образование ресничек на ложной перегородке коробочки

Ген *CSB1* (*Ciliated Septa of the Boll*) [*M* (T.Tammes (1930) / *Ha* (Keijzer, Metz, 1993), */S* (Knowles цит. по Beard, 1962)] контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Этот признак входит в классификатор UPOV (Protocol..., 2007). Как правило, у льна-долгунца ресничек нет, а у масличного – есть. В большинстве работ описан моногенный доминантный контроль этого признака, но есть публикация о дигенном контроле с расщеплением 15 «реснички есть» :1 «ресничек нет» (Blaringem, 1921, цит. по Tammes, 1930).

В качестве линии тестера по гену *csb1*, использовали гк-2 (л-1 из к-48, Россия) и гк-121 (л-1-1 из к-6272, Сев.Ирландия), а в качестве тестера по гену *CSB1* выступали гк-159 (л- 1-1 из к-7659, Германия) и гк-173 (л-1 из и-548145, Германия).

Установлен моногенный контроль и аллельность по гену *csb1* «отсутствия ресничек» для гк-2, 32, 53, 65, 103, 121, 123, 124, 132, 136, 176, 208, 210, 255, 293, 368, 375, 392, 396 и 397. Выявлен моногенный контроль этого признака для гк-141, и аллельность по гену *csb1* для гк-57, 100, и 333 (табл. 59).

Установлен моногенный контроль и аллельность по гену *CSB1* «наличия ресничек» для гк-1, 109, 129, 159, 173, 204, 292, 390, 391, 395, 426, 432, 447, 448 и 458. Выявлен моногенный контроль этого признака для гк-118, 137, 186, 188, 273, 278, 288 и только аллельность по гену *CSB1* для гк-430 (табл. 60) (Пороховинова, 2011, 2012; Пороховинова и др., 2017).

Таблица 59 – Генетический контроль образования ресничек на ложной перегородке коробочек. У тестируемой линии ресничек нет.

Тестируемая линия		Моногенное расщепление						Аллельность доказана	
№ ген. колл.	Происхождение	Линия-тестер	теор. расщ		∑	χ^2	с другими линиями	с линией тестером	с другими линиями
			3	**1**					
	(Ресн): нет	**есть**	**есть**	**нет**			**есть**	**нет**	**нет**
гк-32	л-2-1 из к-716 (Россия)	гк-109	59	22	81	0,20			гк-57
			67	22	89	0,00			
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Беларусь)	гк-173	о. 76	28	104	0,21	гк-1	гк-2	гк-136, 392
гк-57	л-1-2 из к-2499 (Абиссиния)	-							гк-32
гк-65	л-3 из к-3178 (Россия)	гк-159	п. 122	46	168	0,51	гк-391,		гк-132
		гк-173	п. 96	30	126	0,10	гк-129		
гк-103	л-4 из к-5896 (Нидерланды)	гк-188	84	33	117	0,64			гк-375
			124	49	173	1,04			
гк-375	л-1 из к-6263 (Египет)	гк-173	п.100	42	142	1,59			гк-103
гк-123	л-1 из к-6273 (Сев.Ирландия)	гк-173	211	82	293	1,39	гк-186	гк-2	
			217	63	280	0,93			
гк-124	л-1 из к-6284 (Сев.Ирландия)	гк-159	118	32	150	1,08		гк-2, 121	гк-132, 176
			152	51	203	0,00			
		гк-173	191	60	251	0,16			
			81	16	97	3,74			
гк-132	л-1 из к-6608 (Австралия)	гк-173	п. 173	68	241	1,33			гк-65
гк-136	л-1 к-6634 (Чехословакия)	гк-173	о.130	45	175	0,05	гк-448		гк-53
гк-333	л-1 из к-6678 (Германия)	-							гк-124
гк-293	л-1 из к-6756 (Индия)	гк-288	55	19	75	0,02		гк-2	гк-132
			60	21	81	0,04			
гк-141	л-1 из к-6815 (Россия)	гк-426	п.125	36	161	0,60			
гк-208	л-1 из к-7947 (США)	гк-204	111	25	136	3,18			гк-210
			96	33	129	0,02			
		гк-188	о.34	19	53	3,33			
гк-210	л-1 из и-588294 (Литва)	гк-173	84	17	101	3,59	гк-391		гк-255, 396
			145	51	196	0,11			
гк-396	л-1-1 из и-605311 (Чехия)	гк-391	о. 155	60	215	0,97		гк-2	гк-210
гк-368	л-1 из (гк-65 × гк-124), Россия	гк-204	18	6	24	0,00			гк-397
			9	4	13	0,23			
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия	гк-159	90	27	117	0,23			гк-210
			138	50	188	0,26			
гк-392	л-1 из (гк-132 × гк-103), Россия	гк-391	81	32	113	0,66			гк-53
			76	34	110	2,05			
гк-176	л-1 из (гк-141 × гк-103), Россия	гк-159	66	31	97	2,51			гк-124
			98	29	127	0,32			
		гк-173	94	33	127	0,07			
			80	22	102	0,64			
гк-397	Emezzy (Франция)	гк-391	о. 265	88	353	0,00	гк-1	гк-2	гк-255, 368
		гк-109	о. 71	26	97	0,17			

Таблица 60 – Генетический контроль образования ресничек на ложной перегородке коробочек. У тестируемой линии реснички есть.

Тестируемая линия		Моногенное расщепление						Аллельность доказана	
№ ген. колл.	Происхождение	Линия-тестер	теор.расщ. 3	теор.расщ. 1	$\sum$	χ^2	с другими линиями	с линией тестером	с другими линиями
	(Ресн): есть	**нет**	**есть**	**нет**			**нет**	**есть**	**есть**
гк-1	л-1 из к-30 (Россия)	гк-53	о. 89	32	121	0,13	гк-397		гк-199
		гк-397	о.57	22	79	0,34			
гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния)	гк-2	о. 156	46	202	0,53		гк-159, гк-173	
гк-186	л-1 из к-3002 (Индия)	гк-2	106	31	137	1,07	гк-255, 123		
			154	57	211	0,46			
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия)	гк-103	124	49	173	1,02	гк-208		
			84	33	117	0,64			
гк-448	л-1 из к-3730 (Китай)	гк-2	о. 104	26	130	1,73	гк-136	гк-173	
гк-432	л-5 из к-4043 (Нидерланды)	гк-2	328	105	433	0,13	гк-255		
			104	34	138	0,01			
гк-288	л-5 из к-4717 (Узбекистан)	гк-293	60	21	81	0,04			
			55	19	74	0,02			
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Аргентина)	гк-397	п. 71	26	97	0,17	гк-32		гк-391
гк-118	л-1-1 из к-6210 (Индия)	гк-121	26	5	31	1,30			
			22	13	35	2,75			
гк-292	л-1 из к-6298 (Германия)	гк-2	122	45	167	0,34		гк-173	
			188	51	239	1,71			
гк-129	л-2 из к-6392 (США)	гк-2	58	25	83	1,16	гк-65		гк-426, гк-204, гк-458
			137	46	183	0,00			
		гк-121	182	64	246	0,14			
			16	7	23	0,36			
гк-137	л-1 из к-6645 (Чехословакия)	гк-2	о. 152	47	199	0,20			
гк-199	л-3 из к-6855 (Нидерланды)	гк-65	63	13	76	2,53			гк-1
			55	16	71	0,23			
		гк-210	о. 52	17	69	0,00			
гк-204	л-1 из к-7091 (Франция)	гк-2	о. 310	99	409	0,14	гк-53, 176, 368, 208	гк-159	гк-129
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Германия)	гк-2	236	73	309	0,31		гк-173	
			286	92	378	0,09			
		гк-121	125	41	166	0,01			
			65	21	86	0,02			
гк-458	л-1 из к-7776 (Россия)	гк-2	п. 75	22	97	0,28			гк-129
гк-173	л-1 из и-548145 (Германия)	гк-2	130	32	162	2,38		гк-159	
			72	33	105	2,31			
		гк-121	87	37	124	1,55			
			60	19	79	0,04			
гк-390	л-1 из и-595808 (Канада)	к-8409	50	22	72	1,19			гк-391
			42	8	50	2,16			
гк-391	л-1-2 из и-601679 (Австралия)	гк-2	152	59	211	0,99	гк-65, к-8409	гк-159, гк-173	
			108	46	154	1,95			
		гк-121	185	57	242	0,27			
			107	25	132	2,59			
гк-395	л-1 из и-601680 (Австралия)	-							гк-391
гк-278	и-606139 (Украина)	гк-2	14	5	19	0,02			
			25	9	34	0,04			
гк-273	и-606143 (Украина)	гк-121	о. 113	41	154	0,22			
гк-430	л-1 из и-606145 (Украина)							гк-173	
гк-426	л-1 из и-606146 (Украина)	гк-141	о.125	36	161	0,60			гк-129

3.3.15. Ген *sgh1*, контролирующий зеленую окраску гипокотиля и его взаимодействие с другими генами морфологических признаков

Окраска гипокотиля - важный для селекции признак, так как позволяет увидеть нужные генотипы уже на ранних этапах онтогенеза. У «дикого типа» фиолетовая окраска гипокотиля, которая «выгорает» через неделю после всходов. Растения, гомозиготные по генам *s1, sfbs1, pbc3,* имеют зеленый гипокотиль, а по генам *pbc1* и f^e – светло фиолетовый.

Сейчас известен один органоспецифический ген ***sgh1*** **(*sunburn green hypocotyl*)** [-], который определяет зеленую окраску гипокотиля, темнеющую до светло-фиолетовой через несколько дней после всходов. Этот ген несет гк-173 – фиолетово-цветковая желтосемянная линия 1 из и-548145 (Германия) (табл. 61, Пороховинова, 2011, 2012).

Таблица 61 – Генетический контроль окраски гипокотиля

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих			Расщепление по классам, соответствующим			n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	F_1	P_1	P_2		
гк-2 × гк-173	***sgh1***	(Г) фиол.		(Г) зел.	**3** 81 120		**1** 24 42	**4** 105 162	**3,84** 0,26 0,07
гк-173 × гк-136	***sgh1*** ***s1***	(Г) фиол., (Ц) окраш.	(Г) зел., (Ц) окраш.	(Г) зел., (Ц) бел.	**9** п. 98	**3** 26	**4** 51	**16** 175	**5,99** 2,62
гк-173 × гк-176	***sgh1*** ***s1***	(Г) фиол., (Ц) окраш.	(Г) зел., (Ц) окраш.	(Г) зел., (Ц) бел.	**9** 65 71	**3** 19 30	**4** 18 26	**16** 102 127	**5,99** 3,22 2,65
гк-391 × гк-173	***sfbs1*** ***sgh1***	(Г) фиол., (Ц) окраш.	(Г) зел., (Ц) бел.	(Г) зел., (Ц) окраш.	**9** 139 15	**4** 63 7	**3** 40 5	**16** 242 27	**5,99** 0,80 0,01
гк-53 ×гк-173	***pbc3*** ***ysed2***	(Г) фиол., (Ц) темный	(Г) зел., (Ц) почти бел.	(Г) зел., (Ц) темный	**9** о. 55	**4** 21	**3** 28	**16** 104	**5,99** 4,88
гк-124 × гк-173	***f*** ^{e} ***sgh1***	(Г) фиол., (Ц) темный	(Г) св.фиол.[гк-124] или зел., (Ц) почти бел.	(Г) зел., (Ц) темный	**9** 156 62	**4** 57 18	**3** 38 17	**16** 251 97	**5,99** 3,83 2,70

Ген *sgh1* ингибирует синтез антоциана в гипокотиле на самом последнем этапе, так как растения, гомозиготные по гену *sgh1* и одному из генов *s1, sfbs1* или *pbc3* с плейотропным эффектом на этот признак, имеют зеленый гипокотиль, со временем не темнеющий. Этот ген также подавляет синтез антоциана в гипокотиле у гомозигот по гену f^e, но полностью разделить гибриды по этому признаку не удалось (табл. 61). Ген *sgh1* не влияет на проявление генов *s1, sfbs1, pbc3* и f^e в других частях растения (табл. 62).

Ген *sgh1* наследуется независимо и не влияет на проявление генов *pf1, ora1, sfc3-2, YSED1* и *ysed2* (табл. 62).

-

Таблица 62 – Генетический контроль зеленой окраски гипокотиля, белой и фиолетовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих						Расщепление по классам, соответствующим								n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые			F_1	P_1	P_2	новым						
гк-2 × гк-173	***sgh1 sfc3-2 ysed2***	(Г) фиол., (Л) от гол. [гк-2], гол.с фиол. отт. [F1], до син-фиол., (С) кр.-кор.		(Г) зел., (Л) кр.-фиол. (С) желт.	(Г) фиол., (Л) от гол. до син.-фиол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (С) кр.-кор.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (С) желт.	**27** 40 61		**1** 1 3	**9** 22 22	**9** 16 24	**3** 3 13			**64** 105 162	**14,07** 7,72 6,53
					(Г) зел., (Л) от гол. до син.-фиол., (С) желт.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) от гол. до син.-фиол., (С) кр.-кор.				**3** 6 7	**3** 7 11	**9** 10 21				
гк-159 ×гк-173	***YSED1 sgh1, sfc3-2 ysed2***	(Г) фиол., (Л) от гол. [гк-159], гол. с фиол. отт. [F1] до син.-фиол., (С) желт.		(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) от гол. до син.-фиол., (С) кр.кор.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (С) кр.кор.	**117** 68 71		**13** 6 13	**27** 11 12	**39** 17 17	**9** 5 4			**256** 130 145	**14,07** 4,00 10,50
					(Г) зел., (Л) от гол. до син.-фиол., (С) желт.	(Г) зел., (Л) от гол. до син.-фиол., (С) кр.кор.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (С) кр.кор.				**39** 18 25	**9** 5 1	**3** **0** **2**				
гк-173 × гк-136	***sgh1, sfc3-2 ysed2 s1***	(Г) фиол., (Л) от гол. до гол. с фиол.отт. [F1] плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (П) желт., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) от гол. до гол. с фиол.отт., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) кр.фиол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., п. плоск.,(П) гол., (С) желт.	**81** 52	**3** 4	**64** 51	**27** 18	**27** 20	**9** 8			**256** 175	**15,51** 8,49
					(Г) зел.,(Л) от гол. до гол.с фиол.отт. плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) зел.,(Л) от гол. до гол. с фиол.отт. плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.				**27** 17	**9** 2	**9** 3				
гк-391 × гк-173	***sfbs1*** ***sgh1, sfc3-2***	(Г)фиол.,(Л)гол., гол.с фиол. отт. [F1], син-фиол., плоск., (П) гол.	(Г) зел., (Л) бел., сл. слож.,сл.гофр. (П) желт.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол.		(Г) зел., (Л) от гол., до син-фиол., плоск., (П) гол.	**27** 114 12	**16** 63 7	**3** 5 1	**9** 25 3		**9** 35 4			**64** 242 27	**9,49** 7,46 0,28
гк-53 × гк-173	***pbc3*** ***sgh1 sfc3-2 ysed2***	(Г) фиол., (Л) от гол., гол.с фиол. отт. [F1] до син-фиол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) оч.оч. св.гол., слож., гофр., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) от гол. до син.фиол., плоск., (П) гол.,(С) желт.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) зел., (Л)оч.оч.св.гол слож.,гофр., (П) св.ор., (С) желт.	**81** о.32	**48** 18	**3** 0	**27** 7	**27** 13	**9** 3	**16** 3		**256** 104	**16,92** 15,41
					(Г) зел.,(Л)от гол., до син.фиол.,плоск., (П)гол.,(С)кр.-кор.	(Г) зел.,(Л) от гол. до син.фиол.,плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) зел.,(Л) кр.-фиол., плоск., (П)гол.,(С)кр.-кор.				**27** 16	**9** 9	**9** 3				

227

Продолжение таблицы 62

Скрещи-вание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих								Расщепление по классам, соответствующим										n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые					F_1	P_1	P_2	новым								
гк-173 × гк-176	***sgh1, sfc3-2 ysed2 s1, pf1***	(Г) фиол., (Л) гол. – гол. с фиол. отт. [F_1], плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., плоск., (П) гол., (С) желт. [гк-173] или кр.-кор.	(Г) зел., (Л) бел., плоск., (П) желт., (С) желт.	(Г) фиол., (Л)отт. гол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л)кр.фиол. плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) фиол., (Л) отт.роз. плоск., (Ж) гол.-роз., (П) св.ор., (С)т.ж.-кор.	(Г) фиол., (Л) роз. плоск., (Ж)фиол.роз (П) св.ор., (С)т.ж.кор.	(Г) зел., (Л)отт.гол. плоск., (П) гол., (С) кр.-кор	**243** 34 32	**36** 3 3	**64** 4 7	**81** 9 10	**81** 4 8	**108** 9 11	**36** 5 4	**81** 8 19	**1024** 102 127	**21,03** 10,73 13,42
					(Г) зел., (Л)отт. гол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л)кр.фиол. плоск., (П) гол., (С) желт.	(Г) зел., (Л) отт.роз., плоск., (Ж)гол.роз., (П) св.ор., (С)т.ж.кор.	(Г) зел., (Л) роз., плоск., (Ж)фиол.роз (П) св.ор., (С)т.ж.кор.	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (П) желт., (С) желт.				**27** 2 2	**27** 4 6	**36** 5 5	**12** 1 1	**192** 14 19		
гк-124 × гк-173	***f e*** ***sgh1, sfc3-2 ysed2***	(Г) фиол., (Л) гол., гол.с фиол. отт. [F_1] – син., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) св.фиол. [гк-124], зел., (Л) оч.св. гол. [гк-124], св.гол. с фиол. отт., (П) сер., (С) пятн.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) от гол. до син., (П) гол., (С) желт.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (П) гол., (С) желт.		(Г)св.фиол.,зел. (Л) оч.св. гол., св.гол. с фиол. отт., (П) сер., (С) желт.	**81** 76 39	**48** 41 13	**3** 4 0	**27** 29 10	**27** 36 10	**9** 15 3	**16** 16 5		**256** 251 97	**16,92** 13,08 5,27
					(Г) зел., (Л) от гол. до син., (П) гол., (С) желт.		(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (П)гол.,(С)кр.-кор.		(Г) зел., (Л) от гол. до син., (П) гол., (С) кр.-кор				**9** 4 3		**9** 6 3		**27** 24 11		
гк-173 × гк-65	***sgh1, sfc3-2 ora1***	(Г) фиол., (Л) гол.,гол.с фиол. отт. [F_1], син-фиол., (П) гол.	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (П) гол.	(Г) фиол., (Л) гол. [гк-65], син-фиол., (П) св.ор.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (П) гол.	(Г) фиол., (Л) кр.-фиол., (П) св.ор.	(Г) зел., (Л) гол.– син-фиол., (П) гол.	(Г) зел., (Л) гол.– син-фиол., (П) св.ор.	(Г) фиол., (Л) гол. – син-фиол., (П) гол.	**27** о.54	**3** 3	**9** 14	**9** 12	**3** 8	**9** 16	**3** 2	**1** 1	**64** 110	**14,07** 6,88

228

3.3.16. Ген *FP1*, контролирующий складчатость лепестков и его взаимодействие с другими генами

Ген *FP1* (*Folded Petals 1*) [-] – доминантный, контролирует продольную складчатость лепестков. Этот ген несет гк-172, линия 1 из сорта Beta 15 (к-7771, Чехословакия), имеющая светло голубой венчик (табл. 20-3).

Ген *pbc3*, обуславливающий почти белый звездчатый венчик, маскирует работу гена *FP1*. Действие генов светло-голубой окраски цветка *dlb1*, *dlb3-2*, f^e, а также гена *ora1*, контролирующего светло-оранжевый цвет пыльников с геном *FP1* независимо. Не исключено сцепление между генами *dlb3-2* и *FP1* с частотой кроссинговера 40 сМ (табл. 63, Пороховинова, 2002, 2011).

Таблица 63 – Расщепление F_2 от скрещивания гк-172 с гк-1, 2, 53 и 124

F_2 гк-2 × гк-172 (*dlb3-2, FP1*)

Лепестки	Голубые		Очень светло голубые		Σ	χ^2		Складч.	Плоск.	Σ	χ^2
	складч.	плоск.	складч.	плоск.							
Генотип	***DLB3-2-FP1-***	***DLB3-2-fp1fp1***	***dlb3-2dlb3-2 FP1-***	***dlb3-2dlb3-2 fp1fp1***		H_{01}	H_{02}	***FP1-***	***fp1fp1***		
H_{01} (независимое)	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**		**3**	**1**	**4**	**3,84**
H_{02} (сцепление 40 сМ)	**8,6**	**3,4**	**3,4**	**0,6**	**16**		**7,81**				
гк-172×гк-2, семья№1	128	45	38	16	227	0,86	7,62	166	61	227	0,42
гк-2×гк-172, семья№1	85	43	33	6	167	7,19	2,28	118	49	167	1,68
гк-2×гк-172, семья№2	59	34	28	5	126	*8,41*	3,44	87	39	126	2,38
гк-2×гк-172, семья№3	53	22	23	4	102	2,44	0,21	76	26	102	0,01

F_2 гк-172 (*dlb3-2, FP1*) × гк-53 (*pbc3*)

Лепестки	Голубые		Очень светло голубые		Почти белые	Σ	χ^2
	складчатые	плоские	складчатые	плоские	гофрированные		
Пыльники	голубые	голубые	голубые	голубые	желтые		
теоретическое	**27**	**9**	**9**	**3**	**16**	**64**	**9,49**
практическое	191	67	60	21	112	451	0,40

F_2 гк-124 (f^e) × гк-172 (*dlb3-2, FP1*)

Лепестки	От голубых до очень светло голубых		Очень светло голубые		Σ	χ^2
	складчатые	плоские	складчатые	плоские		
Пыльники	голубые	голубые	серые	серые		
теоретическое	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**
практическое	125	39	35	22	221	6,00

F_2 гк-1 (*dlb1, ora2*) × гк-172 (*dlb3-2, FP1*)

Лепестки	Голубые				Очень светло голубые				Почти белые				Σ	χ^2
	складчатые		плоские		складчатые		плоские		складчатые		плоские			
Пыльники	гол.	св.ор.	гол.	св.ор.	гол.	св.ор	гол.	св.ор.	гол.	св.ор.	гол.	св.ор.		
теоретическое	**81**	**27**	**27**	**9**	**27**	**9**	**9**	**3**	**36**	**12**	**12**	**4**	**256**	**19,68**
гк-1×гк-172	130	31	33	16	52	23	14	3	45	18	22	7	394	17,00
гк-172×гк-1	111	44	37	12	51	8	11	7	58	14	18	8	379	10,42

3.3.17. Гены, контролирующие хлорофильную окраску растения

Ген *ygp1* (*yellow green plant 1*) [*/yg* (Compstock 1963, цит. по: Keijzer, Metz, 1993)] контролирует желто-зеленую окраску растущего растения. Он идентифицирован у гк-210 – линии 1 из образца Б-125 (и-588294, ЛитНИИЗ) (табл.64).

Ген *ygp2* (*yellow green plant 2*) [/*yg* (Compstock 1963, цит. по: Keijzer, Metz, 1993)] также контролирует желто-зеленую окраску растущего растения. Этот ген идентифицирован у гк-473 – линии 1 из образца Б-200 (и-606307, ЛитНИИЗ) (табл.64).

Оба образца получены с помощью химического мутагенеза К.П. Бачялисом на Упитской опытной станции Литовского НИИ земледелия.

Гены *ygp1* и *ygp2* не аллельны, обладают кумулятивным взаимодействием, при котором растения, гомозиготные по обоим генам, имеют желтую окраску растения и значительное отставание в росте и развитии (табл.64). Оба гена имеют плейотропный эффект на удлинение периода всходы-цветение, в результате сначала зацветают только «зеленые» гибриды, через 3-5 дней начинают вместе с зелеными зацветать «желто-зеленые», и наконец, через неделю и более, когда цветут и отцветают практически все зеленые, цветут большинство желто-зеленых, зацветают «желтые». После созревания «зеленые» и «желто-зеленые» гибриды не отличаются по продуктивности, тогда как «желтые» имеют 1-3 коробочки или не завязывают их совсем.

Таблица 64 – Генетический контроль хлорофильной окраски растения

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-2 × гк-210	***ygp1***	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		**3** п.402		**1** 129		**4** 531	**3,84** 0,14
гк-32 × гк-210	***ygp1***	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		**3** 119 152		**1** 49 50		**4** 168 202	**3,84** 1,56 0,01
гк-2 × гк-473	***ygp2***	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		**3** 160 161		**1** 40 57		**4** 200 218	**3,84** 2,67 0,15
гк-210 × гк-473	***ygp1*** ***ygp2***	(Раст) зел.	(Раст) ж.-зел.		(Раст) желт.	**9** 128 213		**6** 90 142	**1** 18 15	**16** 236 370	**3,84** 0,91 3,05

Гены *zeb1* и *zeb2?* (*zebrine white green plant 1*) [/*sl1, sl2* (Knowles 1962, цит. по Beard, 1962)] обусловливают повышенную светочувствительность, что при ярком освещении приводит к карликовости, белой, со следами некроза, окраске растущих стебля и листьев. В таких условиях растения гибнут до цветения. При затенении размер растения незначительно увеличивается, появляется зеленая окраска стебля, у листьев – окраска *zebrina*, т. е. чередование продольных белых и зеленых полос. Цветки деформированные, мелкие, ярко-фиолетовые, площадь пластинки лепестка сокращена, тогда как число жилок не меняется; тычиночные нити и столбики синие. Коробочек практически не завязывается или появляются мелкие, сплюснутые. Семена мелкие, красно-коричневые, щуплые, 1−3 вместо 10 в коробочке. До цветения доживает только 72%, а до созревания – только 44% рецессивных гомозигот, тогда как у «дикого типа» более 90%. При сильном затенении растение вырастает нормального размера, остаются только единичные белые полосы на листьях, цветок, коробочки и семена дикого типа (табл. 65).

Эти гены несет спонтанный мутант гк-281 (л-1-8 из к-48) высокоинбредной линии гк-2 (л-1 из к-48, Россия), а также полученная с его участием л- 2 из гк-281 х гк-121.

Таблица 65 – Генетический контроль хлорофильной (*zebrina*) окраски растения

♀; Число семей	Стадия развития	Фенотипы гибридов			n	Модель расщепления, χ^2		
		раст. зел.	**раст. *zebrina***			**3:1**	**15:1**	**9:1**
F_2 ♀ гк-121 (раст. зел) × ♀ гк-281 (раст. *zebrina*, гены *zeb1* и *zeb2?*); в F_1 раст.зел.								
гк-121; 1	«Елочка»	311	36		347	*39,59*	*10,08*	0,05
	Цветение	282	26		308	*45,04*	2,52	0,83
	Созревание	281	18		299	*57,45*	0,03	*5,26*
гк-281; 1	«Елочка»	562	50		612	*92,45*	3,85	2,28
	Цветение	517	36		553	*100,8*	0,06	*7,48*
	Созревание	504	22		526	*121,8*	3,84	*19,78*
Расщепление в F_3; в F_2 раст.зел.								
гк-121; 6	«Елочка»	283	20		303	*54,71*	**0,06**	*3,89*
гк-121; 1		60	12		72	**2,67**	*13,33*	**3,56**
гк-281; 3		120	27		147	**3,45**	*36,84*	*11,44*
гк-121;2,гк-281;7		все						
Наличие расщепления		**есть расщ.**		**един.**		**2:1**	**8:7**	**5:4**
гк-121;9, гк-281;10	«Елочка»	10		9	19	1,68	0,00	0,07
		расщ.15:1	**расщ. 3:1**	**един.**		**4:4:7**		
		6	4	9	19	0,39		
F_2♀гк-210 (раст. ж.-зел., ген *ygp1*)×♂[гк-281×гк-121] (раст.*zebrina*, гены *zeb1* и *zeb2?*);в F_1 раст.зел.								
		раст. зел.	**раст. ж.-зел.**	**раст. *zebrina***		**9:3:4**	**45:15:4**	**27:9:4**
гк-210; 3	«Елочка»	80	23	26	129	2,03	*42,90*	*15,13*
гк-210; 3		229	80	29	338	*48,76*	3,26	0,89
гк-210; 4		305	108	39	452	*64,97*	4,65	1,24
гк-210; 1		113	36	29	178	*7,26*	*30,69*	*7,88*
		раст. зел. или ж.-зел.		**раст. *zebrina***		**3:1**	**15:1**	**9:1**
гк-210; 3	«Елочка»	103		26	129	1,61	*42,57*	*14,78*
гк-210; 3		309		29	338	*48,60*	3,13	0,76
гк-210; 4		413		39	452	*64,61*	*4,36*	0,94
гк-210; 1		149		29	178	*7,20*	*30,64*	*7,83*
Расщепление в F_3 (в F_2 раст. ж.-зел.)								
		ж.-зел.		**раст. *zebrina***				
раст. *zebrina*; 3	«Елочка»			все				
раст.ж.-зел.; 1		35		2	37	*7,58*	0,05	0,87
раст.ж.-зел.; 3		все						
Расщепление в F_4 (в F_3 раст. ж.-зел.); в семье F_3 было расщепление								
раст.ж.-зел.; 1	«Елочка»	все						
раст.ж.-зел.; 1	«Елочка»	103		39	133	0,42	*60,36*	*23,20*
	Цветение	93		8	101	*15,71*	0,48	0,49
раст.ж.-зел.; 1	«Елочка»	148		42	190	0,85	*81,52*	*30,94*
	Цветение	110		2	112	*32,19*	3,81	*8,40*

Из-за пониженной жизнеспособности трудно определить расщепление у гибридов от скрещивания с линией «*zebrina*». Так при умеренном затенении получено - 9 «дикий тип» : 1 *zebrina* (летальность гомозигот по одному из генов), по мере созревания оно становится 15 : 1 (некумулятивная полимерия). Расщепление в F_3 подтверждает гипотезу 15 : 1, так как появляются семьи с расщеплением 3 : 1, но окончательно не опровергает гипотезу 9 : 1. С другой стороны, нельзя исключить гипотезу о моногенном контроле и пониженной

жизнеспособности рецессивных гомозигот. В ее пользу говорит факт получения родительской линии как спонтанной мутации у линии ~ 25го поколения инбридинга. Возможно колебание расщепления в F_2 из-за случайной гибели рецессивных гомозигот, а в F_3 – отбора генотипов с адаптированным генетическим окружением.

Проведен тест на аллелизм между генами *ygp1* и *zeb1, zeb2.* Для этого в качестве отцовской линии использовали гибрид четвертого поколения от скрещивания гк-281 × гк-121, обладающий большей жизнеспособностью, чем гк-281. Установлено, что гены *zeb1* и *zeb2* неаллельны гену *ygp1.* Действие генов *zeb1* и *zeb2* маскирует проявление гена *ygp1*. Нами было проанализировано 11 семей F_2, около 1100 растений. Расщепление по генам *zeb1* и *zeb2* для трех семей было моногенным, для трех – дигенным и гипотезы 9 : 1 или 15 : 1 были статистически достоверны, а для четырех – только гипотеза 9:1. Одна семья имела расщепление, достоверно не соответствовавшее всем трем гипотезам (табл. 65).

Таким образом, гены *zeb1, zeb2* начинают работать первыми и маскируют действие гена *ygp1*. Гены *ygp1* и *ygp2* не аллельны, контролируют одинаковую желто-зеленую окраску и действуют совместно кумулятивно, обуславливая желтую окраску всего растения (рис. 30, Пороховинова и др., 2013, 2016).

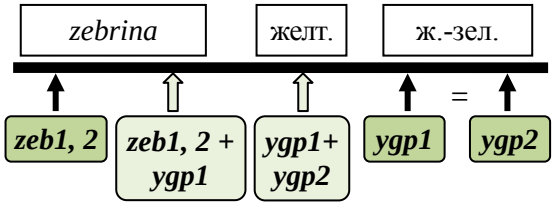


Рисунок 30 – Последовательность действия генов, контролирующих окраску пыльников. ▬ – путь формирования фенотипа → – действие гена, . ⇨ - совместное действие генов.

3.3.18. Взаимодействие генов, контролирующих хлорофильную окраску растения, с генами окраски цветка, его деформации и цвета семян

Действие гена *ygp1* проявляется независимо от генов окраски и формы цветка (*s1, sfbs1, pbc1, pbc3*), светло голубой окраски венчика (*dlb3, dlb3-e, f* ^{e}), оранжевого цвета пыльников (*ora1*), розовой (*pf1*) и фиолетовой (*sfc1*) окраски цветка, желтого (*YSED1, ysed2*) или светло-коричневого (*rs1*) цвета семян, так как эти гены работают в разных частях растения и контролируют биосинтез разных пигментов (табл. 66).

Гены *ygp1* и *ygp2* не аллельны и взаимодействуют по типу кумулятивной полимерии, когда гибриды, гомозиготные по обоим генам, имеют желтую окраску растения. Было показано их независимое наследование с геном *dlb3* (табл. 66).

В F_2 гк-121 (*sfc1, rs1*) × гк-281 (*zeb1, zeb2*), принимая за основу гипотезу о дигенном контроле (*zeb1* и *zeb2*) фенотипа *zebrina* по типу некумулятивной полимерии, можно констатировать независимое наследование этих двух генов и гена *rs1*, обуславливающего светло-коричневую окраску семян. У растений *zebrina* трудно определить гомозиготы по гену фиолетовой окраски *sfc1*, так как в лепестках практически отсутствует пластинка, и вся окраска

Таблица 66 – Генетический контроль хлорофильной окраски растения, белой, розовой и фиолетовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих									Расщепление по классам, соответствующим									n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые						F_1	P_1	P_2	новым							
гк-32 × гк-210	***dlb3***	(Л) св.гол., (Т и Ст) бел. или осветл.									**3**		**1**							**4**	**3,84**
	ygp1	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.							119		49							168	1,56
	dlb3										152		50							202	0,01
гк-2 × гк-210	***ygp1, dlb3***	(Раст) зел., (Л) гол. или светлее		(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол.	(Раст) ж.-зел., (Л) гол. или светлее				(Раст) зел., (Л) св.гол.		**9** п.298		**1** 41	**3** 88			**3** 104			**16** 531	**7,81** 3,38
гк-199 × гк-210	***dlb3-e***	(Л) св.гол.									**9** о.48	**3** 8	**3** 10	**1** 3						**16** 69	**7,81** 5,13
	ygp1	(Ж) син., (Т,Ст) осветл.(Раст)зел.	(Ж)т.гол.,(Т,Ст) бел., (Раст) зел.	(Ж) син.,(Т,Ст) осветл., (Раст) ж.-зел.	(Ж) т.гол., (Т и Ст) бел., (Раст) желто-зел.																
	dlb3																				
гк-392 × гк-210	***s1, sfbs1 ygp1 dlb3***	(Раст) зел., (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) желт.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол. плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) св.гол. плоск., (П) гол., (С)кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) бел., деформ., (П) желт., (С)кр.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) гол.,плоск. (П) гол., (С)кр.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) бел.,деформ (П) желт., (С)кр.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) бел.,деформ (П) желт., (С) желт.		**81** 20 81	**48** 11 38	**9** 3 4	**27** 9 23	**36** 7 38	**27** 7 25	**12** 2 8	**16** 5 14	**256** 64 231	**14,07** 2,12 5,38
гк-391 × гк-210	***sfbs1 YSED1 ygp1, dlb3***	(Раст) зел., (Л) светлее гол., плоск., (П) гол., (С) желт.	(Раст) зел., (Л) бел. деформ., (П) желт., (С) желт.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол. плоск., (П) гол., (С) кр.кор.	(Раст) зел., (Л) светлее гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор	(Раст) зел., (Л) св.гол. плоск., (П) гол., (С) желт.	(Раст) зел., (Л) св.гол. плоск., (П) гол., (С) кр.-кор	(Раст) зел., (Л) бел. деформ., (П) желт., (С) кр.-кор	(Раст) ж.зел. (Л) светлее гол., плоск., (П) гол., (С) желт.		**81** п.62	**36** 31	**3** 3	**27** 25	**27** 18	**9** 7	**12** 10	**27** 28	**256** 206	**19,68** 10,65
					(Раст) ж.-зел., (Л)светлее гол., плоск.,(П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л)св.гол., плоск.,(П)гол., (С) желт.	(Раст) ж.-зел., (Л)бел.деформ. (П) желт., (С) желт.	(Раст) ж.-зел., (Л)бел.деформ., (П) желт., (С) кр.-кор.					**9** 10	**9** 8	**12** 3	**4** 1			
гк-396 × гк-210	***sfbs1***	(Раст) зел. (Л) гол. [F_1], св.гол. плоск., (П) гол.	(Раст) зел., (Л)бел.деформ (П) желт.	(Раст) ж.-зел., (Л) гол., св.гол.[гк-210]	(Раст) ж.-зел., (Л) бел., деформ., (П) желт.					о.	**9** 127	**3** 30	**3** 32	**1** 9						**16** 198	**7,81** 5,19
	ygp1																				
гк-208 × гк-210	***pbc1***	(Раст) зел., (Л) гол., плоск.	(Раст) зел., (Л) бел с гол. отт., гофр.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол., плоск.	(Раст) зел., (Л) св.гол., плоск.		(Раст) ж.-зел., (Л) гол., плоск.		(Раст) ж.-зел., (Л) бел с гол. отт., гофр.		**27** 108 58	**12** 40 22	**3** 8 6	**9** 25 16		**9** 24 15		**4** 20 9	**64** 225 126	**11,07** 8,28 1,30
	ygp1																				
гк-53× гк-210	***pbc3***	(Раст) зел., (Л) гол., плоск	(Раст) зел., (Л) оч.оч.св. гол., деформ.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол., плоск.	(Раст) зел., (Л) св.гол., плоск.		(Раст) ж.-зел., (Л) гол., плоск.		(Раст) ж.-зел., (Л) оч.оч.св. гол., деформ.	о.	**27** 33	**12** 18	**3** 4	**9** 11		**9** 13		**4** 4	**64** 83	**11,07** 0,96
ygp1																					

233

Продолжение таблицы 66

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих								Расщепление по классам, соответствующим									n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые					F_1	P_1	P_2	новым							
гк-368 × гк-210	***f e*** ***ora1*** ***ygp1***	(Раст) зел., (Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) оч.оч. св. гол., (П) св.ор., (С) пятн. и крапч.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) гол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Раст) зел., (Л) св.гол., (П) гол., (С)кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) св.гол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Раст) зел., (Л)оч.оч.св. гол.,(П) сер., (С) пятн.	(Раст)ж.зел. (Л) гол., (П) гол., (С)кр.-кор.	**81** о.39	**12** 9	**9** 6	**27** 12	**27** 9	**9** 5	**36** 18	**27** 13	**256** 130	**19,68** 10,49
					(Раст) ж.-зел., (Л) гол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол., (П) св.ор., (С) крапч.	(Раст) ж.-зел., (Л)оч.оч.св.гол. (П) сер., (С) пятн.	(Раст) ж.-зел., (Л)оч.оч.св.гол. (П) св.ор., (С) пятн. и крапч.					**9** 8	**3** 3	**12** 4	**4** 4		
гк-173 × гк-210	***ysed2*** ***ygp1***	(Раст) зел., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (С) желт.	(Раст) ж.-зел., (С) кр.-кор.	(Раст) ж.-зел., (С) желт.					**9** 114 66	**3** 38 14	**3** 34 15	**1** 10 6						**16** 196 101	**7,81** 0,79 3,61
гк-121 × гк-210	***pf1,*** ***sfc1,*** ***rs1*** ***ygp1***	(Раст) зел., (Л) гол. [F_1], св.гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) т.роз., (Ж) фиол.-роз., (П) св.ор., (С) т.ж-.кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) гол., св.гол. [гк-210], (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) гол., св.гол., (П) гол., (С)св.ж.кор.	(Раст) зел., (Л)син.фиол св.син.фиол. (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л)син.фиол св.син.фиол. (П) гол., (С)св.ж.кор.	(Раст) зел., (Л)отт.роз. (Ж)гол.роз., (П) св.ор., (С)т.ж.кор.	(Раст)ж.-зел. (Л) гол., св.гол. (П) гол., (С)св.ж.кор.	**81** 18 51	**12** 2 9	**27** 3 12	**27** 9 15	**27** 5 25	**9** 1 4	**36** 4 25	**9** 1 6	**256** 45 167	**19,68** 8,78 7,13
					(Раст) ж.-зел., (Л) син.фиол. св.син.фиол. (П) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) син.фиол. св.син.фиол. (П) гол., (С) св.ж.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) отт.роз., (Ж) гол.-роз., (П) св.ор., (С) т.ж.-кор.	(Раст) ж.-зел., (Л) т.роз., (Ж)фиол.-роз., (П) св.ор., (С) т.ж-.кор.					**9** 1 7	**3** 0 3	**12** 1 8	**4** 0 2		
гк-473 × гк-210	***ygp2*** ***dlb3*** ***ygp1***	(Раст) зел., (Л) гол.	(Раст) ж.-зел., (Л) гол.	(Раст) ж.-зел., (Л) св.гол.	(Раст) зел., (Л) св. гол.		(Раст) желт., (Л) гол.		(Раст) желт., (Л) св.гол.	**27** 168 101	**18** 110 69	**6** 32 21	**9** 45 27		**3** 11 15		**1** 4 3	**64** 370 236	**11,07** 5,27 2,87
гк-121 × гк-281	***sfc1,rs1*** ***zeb1,*** ***zeb2***	(Раст) зел., (Л) гол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л)син.-фиол., (С) св.ж.-кор.	(Раст) *zebrina,* (Л) ярко фиол., (С) кр.-кор.	(Раст) зел., (Л) гол., (С) св.ж.-кор.		(Раст) зел., (Л) син.-фиол., (С) кр.-кор.		(Раст) *zebrina,* (Л) ярко фиол., (С) св.ж.-кор.	**135** 132 128	**15** 21 13	**12** 15 11	**45** 53 56		**45** 48 43		**4** 3 3	**256** 272 254	**11,07** 3,85 3,75

234

формируется цветом их жилок, то есть с формально-генетической точки зрения можно говорить о совместном подавлении генами *zeb1* и *zeb2* гена *sfc1* (табл. 66).

3.3.19. Гены, контролирующие изменение длины и формы стебля

К признакам, которые найдут в будущем применение в фундаментальных исследованиях, можно отнести истинную карликовость и такой признак, как «кудрявый стебель». Под истинной карликовостью в данном случае подразумевается карликовость с моногенным контролем, в отличие от полигенного, известного для льна кудряша (Пороховинова и др., 2013, 2016).

В 2006г. в коллекцию ВИР из Франции поступил мутант “Emezzi” сорта Новоторжский, полученный в результате химического мутагенеза. Исходный сорт – типичный долгунец около метра высотой, тогда как мутантная линия имеет высоту около 25 см, толстый стебель при том же количестве листьев, трубчатые цветки, укороченные тычиночные нити. Нами установлен моногенный контроль этого признака. **Ген *dw1* (*dwarf 1*)** рецессивный по отношению к деформации цветка и полудоминантный – по высоте и длине междоузлия (табл. 67). Карликовость и ее генконтроль у льна описаны нами впервые.

Фенотип «карлик» легко идентифицируется, а доминантные гомозиготы и гетерозиготы плохо различаются. Их разделение проводили при помощи дискриминантного анализа (табл. 67) с использованием программы Statistica 7.0. (Наследов, 2012; StatSoft, Inc. 2013). В качестве обучающей выборки (центр каждого класса) использовали родительские линии, их F_1 и 4 растения F_2, гетерозиготность которых была очевидна. Гибрид принадлежал к тому классу, где значение функции классификации максимально. Значение коэффициента λ Уилкса =0,014, approx. F=136,24 (теор.=4,74). Для обучающей выборки была получена 100% корректная классификация.

Таблица 67 – Генетический контроль карликовости в F_2 ♀гк-2 × ♂гк-397 (Ленинградская обл., 2011)

	Родительские линии		Гибриды				Σ	χ^2
	гк-2	гк-397	F_1	F_2				
Фенотип	**высокий**	**карлик**	**средний**	**высокий**	**средний**	**карлик**		
Техническая высота (Ht), см	69±5	27±1	50±3	72±6	58±4	28±3		
Длина междоузлия (Int), см	1,20±0,11	0,37±0,04	0,87±0,08	1,00±0,08	0,83±0,09	0,42±0,07		
Функция классификации*				302,7×Int + 6,2×Ht – 399,4	211,8×Int + 4,8×Ht – 216,3	96,0×Int + 2,4×Ht – 50,6		
Генотип				*DW1 DW1*	*DW1 dw1*	*dw1 dw1*		
Теор. расщ.				**1**	**2**	**1**	**4**	**5,99**
Практ. расщ.				38	65	34	134	0,59
Теор. расщ.				**3**		**1**	**4**	**3,78**
Практ. расщ.				186		57	243	0,31

* Фенотипы определяли по результатам дискриминационного анализа.

Окончательная проверка полученной функции классификации при разделении гомо- и гетерозиготных растений F_2 была проведена с использованием случайным образом отобранных

10 семей F_3. Расщепление (или его отсутствие) внутри каждой из семей соответствовало ожидаемому (табл. 68).

Дискриминантный анализ обычно используется в ботанических исследованиях для разделения близкородственных видов, нами же было продемонстрировано его использование в генетике количественных признаков для гена с плейотропным эффектом.

Таблица 68 – Расщепление у F_3 ♀ гк-2 × ♂гк-397 по высоте растения (Ленинградская обл., 2013)

№ семьи F_3	Характеристика гибрида второго поколения					Расщепление в F_3			Σ	χ^2 (1:2:1)	Совпадение ожидаемого и реального генотипа F_2
	Техническая высота	Длина междоузлия	Значение функции классификации*		Предполагаемый генотип	Высокий	Средний	Карлик			
			DW1DW1	*Dw1dw1*							
405	78	1,08	415	388	*DW1DW1*	38					Есть
424	66	1,00	316	318	*DW1DW1*	35					Есть
440	78	0,88	352	344	*DW1DW1*	30					Есть
451	82	0,92	391	372	*DW1DW1*	39					Есть
447	62	0,78	226	248	*Dw1dw1*	12	13	2	27	7,44	Есть
432	61	0,86	242	258	*Dw1dw1*	6	22	7	35	**2,37**	Есть
411	62	0,78	223	245	*Dw1dw1*	18	30	16	64	**0,38**	Есть
408	56	0,77	183	215	*Dw1dw1*	8	17	5	30	**1,13**	Есть
390	51	0,85	177	209	*Dw1dw1*	7	12	7	26	**0,15**	Есть
453	60	0,81	221	243	*Dw1dw1*	9	19	11	39	**0,23**	Есть

* - Решение о генотипе принимается при максимальной функции классификации.

Другая линия с деформировнным стеблем (и-605311 Curly Agt1393), контролируемым **геном *cs1* (*curly stem 1*)** получена нами из Чехии. На созданной из нее линии л-1-1 (гк-396) мы подтвердили (табл. 69) описанное ранее неполное доминирование гена *cs1* (Tejklova, 2002).

Тест на аллелизм показал, что гены *dw1* и *cs1* не аллельны (табл. 69), наследуются независимо и их действие комплементарно.

Таблица 69 – Генетический контроль формы стебля

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения по форме стебля, соответствующих:						Расщепление по классам, соответствующим						n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые			F_1	P_1	P_2	новые				
гк-2 × гк-396	***cs1***	волнистый	гладкий	кудрявый				**2** п.75	**1** 44	**1** 31				**4** 150	**5,99** 2,24
гк-397 × гк-396	***dw1*** ***cs1***	волнистый высокий	гладкий карлик	кудрявый высокий	гладкий высокий	волнист. карлик	кудрявый карлик	**5** п.82	**1** 17	**3** 47	**3** 41	**2** 29	**1** 18	**16** 234	**11,07** 1,95

3.3.20. Взаимодействие генов, контролирующих форму стебля, с генами окраски цветка, его деформации и цвета семян

Действие гена *dw1* независимо от генов окраски и формы цветка (*s1, sfbs1*), светло-голубой окраски венчика (*wf1, dlb1, dlb3*), оранжевого цвета пыльников (*ora2*), розовой (*pf1*) и фиолетовой (*sfc1*) окраски цветка, желтого (*YSED1*) или светло-коричневого (*rs1*) цвета семян, желто-зеленого цвета растения (*ygp1*) (табл. 70, 71). Гены *dw1* и *sfc1* сцеплены с частотой кроссинговера 21сМ (табл. 70). Остальные из перечисленных генов наследуются независимо. Из других особенностей следует отметить проблемы в совместном наследовании генов *dw1* с

группой тесно сцепленных генов *wf1, dlb3* и f^e, выраженные в недостатке *Dw1dw1wf1wf1*, *Dw-dlb3dlb3, Dw1dw1* $f^e f^e$ (данные не приведены).

Таблица 70 – Расщепление F_2 ♀ гк-255 (*pf1*, *sfc1*) × ♂ гк-397 (*dw1*) по карликовости и окраске цветка

Моногенное расщепление (3:1)

Расщ.	Высокий	Карлик	Σ	χ^2	(Ц): не роз.	роз.	Σ	χ^2	(Ж): гол.	фиол.	Σ	χ^2
практ.	130	45	175	**0,05**	141	34	175	**2,90**	125	50	175	**1,19**

Дигенное расщепление

Фенотип / Расщепление		по генам *dw1* и *pf1*; независимое						по генам *dw1* и *sfc1*; сцепление 21сМ					
		Высокий		Карлик		Σ	χ^2	Высокий		Карлик		Σ	χ^2
		(Ц): не роз.	роз.	не роз.	роз.			(Ж): гол.	фиол.	гол.	фиол.		
практ.		104	26	37	8	175		82	48	43	2	175	
теор.	част.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**		**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	
незав.	ожид.	98,4	32,8	32,8	11,0	175	3,05	98,4	32,8	32,8	10,9	175	*20,24*
теор.	част.							**8,2**	**3,8**	**3,8**	**0,2**	**16**	
сцепл.	ожид.							89,5	41,8	41,8	2,0		1,60

Тригенное расщепление (по генам *dw1, pf1* и *sfc1*)

Расщепление / Фенотип		(Л):	Высокий				Карлик				Σ	χ^2
		(Ж):	гол.	фиол.	роз.	роз.	гол.	фиол.	роз.	роз.		
			гол.	фиол.	гол.	фиол.	гол.	фиол.	гол.	фиол.		
практ.			65^{F1}	39	17	9^{P1}	35^{P2}	2	8	0	175	
теор.	незав.	частоты	**27**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1**	**64**	
		ожид.	73,8	24,6	24,6	8,2	24,6	8,2	8,2	2,7	175	*23,72*
	сцепл.*	частоты	**24,5**	**11,5**	**8,2**	**3,8**	**11,5**	**0,5**	**3,8**	**0,2**	**64**	
		ожид.	67,1	31,3	22,4	10,4	31,3	1,5	10,4	0,5	175	5,11

* - Сцепление *dw1* и *sfc1* с частотой кроссинговера 21сМ. $\chi^2_{0,05,1}$=3,84 $\chi^2_{0,05,3}$=7,81, $\chi^2_{0,05,7}$=14,07.

$^{p1, p2, F1}$ – фенотипы гк-255, гк-397 и F_1 от их скрещивания.

Ген *cs1* действует независимо от гена *sfbs1*, обуславливающего белый звездчатый цветок, генов розовой (*pf1*) и фиолетовой (*sfc1*) окраски цветка, генов желтого (*YSED1*) или светло-коричневого (*rs1*) цвета семян, желто-зеленого цвета растения (*ygp1*) (табл. 71, 72).

Таблица 71 – Генетический контроль формы стебля, белой, розовой и фиолетовой окраски венчика, его деформации, цвета пыльников и семян (взаимодействие генов)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих								Расщепление по классам, соответствующим										n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые					F_1	P_1	P_2	новым								
гк-391 × гк-397	***sfbs1, YSED1 dw1***	высокий, (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) желт.	высокий, (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) желт.	карлик, (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	высокий, (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	высокий, (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) кр.-кор.	карлик, (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) желт.	карлик, (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) желт.	карлик, (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) кр.-кор.	**27** п.150	**9** 53	**3** 18	**9** 54	**3** 14	**9** 47	**3** 12	**1** 5		**64** 353	**2,58** 14,07
гк-392 × гк-397	***s1, sfbs1 dw1***	высокий, (Л)гол.,плоск. (П) гол., (С) кр.-кор.	высокий, (Л) бел.,деформ. (П) желт., (С) желт.	карлик, (Л)гол.,плоск. (П) гол., (С) кр.-кор.	высокий, (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) кр.-кор.		карлик, (Л) бел., деформ., (П) желт., (С) кр.-кор.		карлик, (Л) бел. деформ., (П) желт., (С) желт.	**27** о.124	**12** 64	**9** 49	**9** 53		**3** 16		**4** 11		**64** 317	**11,07** 7,10
гк-109 × гк-397	***wf1 dw1***	средний (Л) гол., св.гол.[F_1]	высокий, (Л) бел.	карлик, (Л)гол.[гк397] св.гол.	высокий, (Л) гол., св.гол.		средний, (Л) бел.		карлик, (Л) гол., св.гол.	**6** п.40	**1** 7	**3** 20	**3** 21		**2** 5		**1** 4		**16** 97	**11,07** 6,01
гк-1 × гк-397	***dlb1, ora2 dw1***	средний, (Л) гол., (П) гол.	высокий, (Л) оч.оч. св.гол., (П) св.ор.	карлик, (Л) гол., (П) гол.	высокий, (Л) гол., (П) гол.	высокий, (Л) гол., (П) св.ор.	высокий,(Л) оч.оч.св.гол., (П) гол.	средний (Л) гол., (П) св.ор.	средний,(Л) оч.оч.св.гол., (П) гол.	**18** о.17	**1** 1	**9** 8	**9** 14	**3** 5	**3** 7	**6** 6	**6** 12		**64** 79	**19,68** 11,96
					средний, (Л) оч.оч.св.гол., (П) св.ор.	карлик, (Л) гол., (П) св.ор.	карлик, (Л) оч.оч.св.гол., (П) гол.	карлик, (Л) оч.оч.св.гол., (П) св.ор.					**2** 2	**3** 5	**3** 1	**1** 1				
гк-210 × гк-397	***ygp1, dlb3 dw1***	высокий, (Раст) зел., (Л) гол.	высокий, (Раст) ж.-зел., (Л) св.гол.	карлик, (Раст) зел., (Л) гол.	высокий, (Раст) зел., (Л) св.гол.	высокий, (Раст) ж.зел., (Л) гол.	карлик, (Раст) зел., (Л) св.гол.	карлик, (Раст) ж.зел., (Л) гол.	карлик, (Раст) ж.зел., (Л) св.гол.	**27** п.176	**3** 13	**9** 48	**9** 38	**9** 46	**3** 19	**3** 11	**1** 5		**64** 356	**14,07** 10,89
гк-396 × гк-397	***cs1, sfbs1, dw1***	волнистый, высокий, (Л) гол., плоск., (П) гол.	кудрявый, высокий, (Л) бел. деформ., (П) желт.	гладкий, карлик, (Л) гол., плоск., (П) гол.	гладкий, высокий, (Л) гол., плоск., (П) гол.	гладкий, высокий, (Л) бел., деформ., (П) желт.	гладкий, карлик, (Л) бел., деформ., (П) желт.	волнистый, высокий, (Л) бел., деформ., (П) желт.	волнистый, карлик, (Л) гол., плоск., (П) гол.	**18** о.70	**3** 11	**3** 16	**9** 30	**3** 11	**1** 1	**6** 12	**6** 23		**64** 234	**19,68** 11,44
					волнистый, карлик, (Л) бел.,деформ. (П) желт.	кудрявый, высокий, (Л)гол.,плоск., (П) гол.	кудрявый, карлик, (Л)гол.,плоск., (П) гол.	кудрявый, карлик, (Л) бел.,деформ. (П) желт.					**2** 6	**9** 36	**3** 12	**1** 6				
гк-2 × гк-396	***cs1, sfbs1***	волнистый, (Л)гол.,плоск., (П) гол.	гладкий, (Л) гол.,плоск., (П) гол.	кудрявый, (Л)бел.деформ (П) желт.	гладкий, (Л) бел. деформ., (П) желт.		волнистый, (Л) бел. деформ., (П) желт.		кудрявый, (Л) гол.,плоск., (П) гол.	**6** п.56	**1** 6	**3** 32	**1** 12		**2** 16		**3** 25		**16** 150	**11,07** 3,37

238

Продолжение таблицы 71

Скрещи-вание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих									Расщепление по классам, соответствующим										n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые						F_1	P_1	P_2	новым								
гк-391 ×гк396	***YSED1*** ***cs1***	гладкий [гк-391] или волнистый [F_1], (С) желт.		кудрявый, (С) кр.-кор.	гладкий или волнистый, (С) кр.-кор.			кудрявый, (С) желт.			**9** п.124		**1** 9	**3** 50			**3** 32				**16** 215	**7,81** 5,59
гк-210 × гк-396	***ygp1*** ***cs1, sfbs1***	волнистый, (Раст) зел., (Л) гол. [F_1], св.гол., плоск., (П) гол.	гладкий, (Раст) ж.-зел., (Л) гол., св.гол. [гк-210], плоск., (П) гол.	кудрявый, (Раст) зел., (Л) бел., деформ., (П) желт.	гладкий, (Раст) зел., (Л) гол., св.гол,плоск., (П) гол.	гладкий, (Раст) зел., (Л) бел., деформ., (П) желт.	волнистый, (Раст) зел., (Л) бел., деформ., (П) желт.	кудрявый, (Раст) зел., (Л) гол., св.гол,плоск., (П) гол.	гладкий, (Раст) ж.зел., (Л) бел., деформ., (П) желт.		**18** п.67	**3** 10	**3** 6	**9** 32	**3** 6	**6** 18	**9** 28	**1** 1		**64** 198	**19,68** 8,64
					волнистый, (Раст) зел., (Л) гол., св.гол., плоск., (П)гол.	волнистый, (Раст) ж.-зел., (Л) бел.,деформ., (П) желт.	кудрявый, (Раст) ж.- зел., (Л) гол., св.гол., плоск., (П) гол.	кудрявый, (Раст) ж.-зел., (Л) бел., деформ., (П) желт.						**6** 16	**2** 6	**3** 6	**1** 2			

Таблица 72 – Расщепление F_2 ♀ гк-255 (*pf1, sfc1, rs1*) × ♂ гк-396 (*cs1, sfbs1*) по волнистости стебля, окраске и форме цветка и цвету семян

Цветок и семена / Форма стебля	Лепестки	Голубые, плоские		Сине-фиолетовые, плоские		Розовые, плоские		Белые, деформированные		Белые,плоские	Σ	χ^2
	Их жилки	голубые		фиолетовые		гол.-розовые	фиол.-розовые	белые	белые	белые		
	Пыльники	голубые		голубые		светло-оранжевые		желтые		желтые		
	Семена	кр.-кор.	св.ж.-кор.	кр.-кор.	св.ж.-кор.	т.ж.-кор.	т.ж.-кор.	кр.-кор.	св.ж.-кор.	т.ж.-кор.		
гладкий	**частота**	**81**	**27**	**27**	**9**	**36**	**12**^{p1}	**36**	**12**	**16**	**1024**	**38,89**
	практ.	21	10	6	2	8	3	9	3	4	279	19,68
волнистый	**частота**	**162**^{F1}	**54**	**54**	**18**	**72**	**24**	**72**	**24**	**32**		
	практ.	49	13	22	4	18	9	23	9	8		
кудрявый	**частота**	**81**	**27**	**27**	**9**	**36**	**12**	**36**^{p2}	**12**	**16**		
	практ.	15	11	4	3	6	6	7	3	3		

$^{p1, p2, F1}$ – фенотипы гк-255, гк-396 и F_1 от их скрещивания.

3.3.21. Взаимодействие гена *CSB1*, контролирующего образование ресничек на ложных перегородках коробочек, с другими генами

Ген *CSB1*, органоспецифический, работает только в коробочках, обуславливая образование ресничек на их ложных перегородках. Со всеми описанными нами генами он действует независимо. То есть совместное расщепление идет по принципу комбинаторики, когда имеющееся расщепление по другим генам «умножается» на расщепление «3 реснички есть : 1 ресничек нет» по гену *CSB1*. Исключение составляет обнаруженное нами сцепление гена *CSB1* и гена *pf1*, ответственного за разовую окраску венчика (табл. 73, 74), с частотой кроссинговера в 35 сМ. Это сцепление в зависимости от генотипа, года изучения и числа растений F_2 может составлять от 21 до 40 сМ.

Из остальных скрещиваний, родительские линии которых контрастны по гену *CSB1*, приведены только те, в которых участвует линия тестер по гену *CSB1* (гк-2, 121, 159, 173) и линии с один или несколькими генами морфологических признаков. Так было показано независимое наследование гена *CSB1* и генов, контролирующих образование белых (*s1, s1-2, sfbs1*) или почти белых (*pbc1, pbc3*) деформированных цветков (табл. 75, 76, 78), светло-голубой окраски венчика *wf1, f ^{e}, dlb1, dlb3-5, dlb3-e* (табл. 77, 78), светло оранжевого цвета пыльников (табл. 77), фиолетовой окраски венчика *sfc1, sfc3-2, sfc6, sfc7* (табл. 75 - 78), генов светлосемянности *YSED1, ysed2, rs1* (табл. 75 - 78), зеленой окраски гипокотиля – *sgh1* (табл. 77), желто-зеленой окраски стебля – *ygp1* (78), карликовости – *dw1* (78), и кудрявости стебля – *cs1* (табл. 78).

Таблица 73 – Совместное наследование генов *pf* и *CSB1*

Расщепление F_2 / Фенотип (Л) (Ресн)	Практическое					Ожидаемое, исходя из сцепления генов *pf* и *CSB1*											
						Независимое H_{01} 50сМ						Сцепленное: H_{02} 35сМ; H_{03} 28сМ					
	не розовые		розовые		Σ	модель расщепления				Σ	χ^2	модель расщепления				Σ	χ^2
	есть	нет	есть	нет		**H_{01}: 9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**	зависит от положения генов					
Мутантные аллели генов *pf* и *CSB1* в цис-положении												**H_{02}:8,5**	**3,5**	**3,5**	**0,5**	**16**	**7,81**
гк-2×гк-129	99^{F1}	41^{P1}	38^{P2}	5	183	103	34	34	11	183	5,47	97	40	40	6	183	0,24
гк-129× гк-2	43	24	15	1	83	46	16	16	5	83	*8,27*	44	18	18	3	83	3,37
гк-65× гк-129	191	72	71	12	346	195	65	65	21	346	5,71	184	76	76	10	346	1,00
гк-129×гк-121	134	57	48	7	246	139	46	46	15	246	7,34	130	54	54	8	246	0,96
гк-121×гк-273	73	39	40	2	154	86	29	29	10	154	*16,02*	81	34	34	5	154	4,44
Мутантные аллели генов *pf* и *CSB1* в транс-положении												**H_{02}:9,7**	**2,3**	**2,3**	**1,7**	**16**	**7,81**
гк-159×гк-255	107^{P1,F1}	28	31	22^{P2}	188	106	35	35	12	188	*10,96*	114	27	27	20	188	1,22
гк-255×гк-159	80	13	10	14	117	66	22	22	7	117	*19,31*	71	17	17	12	117	5,11
гк-159×гк-176	80	17	17	13	127	71	24	24	8	127	*8,15*	77	18	18	14	127	0,33
гк-176×гк-159	58	17	8	14	97	55	18	18	16	97	*16,39*	59	14	14	10	97	4,60
гк-173×гк-176	68	10	12	12	102	57	19	19	7	102	*13,94*	61	15	15	11	102	2,79
гк-176×гк-173	78	21	16	12	127	71	24	24	8	127	5,58	77	18	18	14	127	0,85
гк-204×гк-176	42	6	8	8	64	36	12	12	4	64	*9,33*	39	9	9	7	64	1,80
гк-176×гк-204	41	10	5	4	60	39	6	6	9	60	6,58	38	7	7	8	60	3,22
Мутантные аллели генов *pf* и *CSB1* в транс-положении												**H_{03}:10,1**	**1,9**	**1,9**	**2,1**	**16**	**7,81**
гк-204×гк-176	42	6	8	8	64	36	12	12	4	64	*9,33*	40	8	8	8	64	0,47
гк-176×гк-204	41	10	5	4	60	39	6	6	9	60	6,58	36	9	9	6	60	3,86

$^{p1, p2, F1}$ – фенотипы родительских линий и F_1 от их скрещивания.

Таблица 74 – Расщепление в F_2 при скрещивании линий, контрастных по розовой окраске венчика и наличию ресничек на ложной перегородке коробочек

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих						Расщепление по классам, соответствующим							n	χ^2	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые			F_1	P_1	P_2	новым					незав.	сцепл **35сМ**
1	2	3	4	5	6			7	8	9	10				11	12	13
гк-2 × гк-129	***pf-ad yspf1 CSB1***	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	(Л)св.роз., (П) св.ор., (С) от желт.[гк-129] до т.желт., (Ресн) есть	(Л) св.роз., (П) св. ор., (С) от желт. до т.желт. (Ресн) нет	(Л) св.роз., (П) св.ор., (С) от ж.-кор. до т.ж.-кор., (Ресн) есть	(Л) св.роз., (П) св.ор., (С) от ж.-кор. до т.ж.-кор., (Ресн) нет	**нез.36 сц.34,0** 99 43	**12 14,0** 41 24	**3 3,5** 8 2	**1 0,5** 3 1	**9 10,5** 30 13	**3 1,5** 2 0		**64 64** 183 83	**12,59** 7,25 9,89	**12,59** 3,45 5,44
гк-65 × гк-129	***ora1 pf1 yspf1 CSB1***	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.кор., (Ресн) есть	(Л) гол., (П) св.ор., (С) крапч., (Ресн) нет	(Л) св.роз., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть	(Л) гол.,(П)гол., (С) кр.кор., (Ресн) нет	(Л)гол.,(П)св.ор., (С) крапч., (Ресн) есть	(Л)св.роз.(П)желт (С) желт., (Ресн) нет	**нез.108 сц.102,0** п.144	**12 14,0** 12	**12 14,0** 18	**36 42,1** 60	**36 34,0** 47	**4 2,0** 1		**256 256** 346	**14,07** 9,68	**14,07** 6,80
					(Л) св. роз., (П) желт., (С) от ж.кор. до т.ж.кор. (Ресн) есть		(Л) св. роз., (П) желт., (С) от ж.кор. до т.ж.кор. (Ресн) нет				**36 42,1** 53		**12 5,9** 11				
гк-121 × гк-129	***rs1 pf-ad yspf1 CSB1***	(Л) гол.[F_1], фиол., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	(Л) гол., фиол. [P_1], (П) гол., (С) св.ж.-кор., (Ресн) нет	(Л).роз., (П) св.ор., (С) желт. [гк-129] – т.желт., (Ресн) есть	(Л) гол.,фиол., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	(Л) гол., фиол., (П) гол., (С) св.ж.-кор., (Ресн) есть	(Л).роз., (П) св.ор., (С) желт. – т.желт., (Ресн) нет	**нез.108 сц.102,0** о.101	**12 14,0** 14	**12 14,0** 15	**36 42,1** 43	**36 34,0** 33	**4 2,0** 1		**256 256** 246	**14,07** 8,59	**14,07** 2,26
					(Л) св.роз.,(П) св.ор., (С) т.ж.-кор., (Ресн) есть		(Л) св.роз., (П) св.ор., (С) т.ж.-кор., (Ресн) нет				**36 42,1** 33		**12 5,9** 6				
гк-121 ×гк-273	***sfc1,rs1 sfc1, pf-ad CSB1***	(Л) фиол., (П) гол., (С) кр.кор., (Ресн) есть	(Л) фиол., (П) гол., (С)св.ж.кор., (Ресн) нет	(Л)роз.,(П)св.ор. (С) желт. [гк-274] – т.ж.кор., (Ресн) есть	(Л) фиол., (П) гол., (С) кр.кор., (Ресн) нет	(Л) фиол., (П) гол., (С) св.ж.кор., (Ресн) есть	(Л)роз.,(П) св.ор. (С) желт. – т.ж.кор., (Ресн) есть	**нез.27 сц.25,5** п.58	**3 3,5** 13	**12 14,0** 40	**9 10,5** 26	**9 8,5** 15	**4 2,0** 2		**64 64** 154	**11,07** *18,62*	**11,07** 6,80
гк-159 × гк-255	***YSED1 CSB1 pf1, rs1***	(Л) гол.[P_1, F_1] или фиол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть		(Л) роз., (П) св.ор., (С) т.ж.-кор., (Ресн) нет	(Л)гол.,фиол. (П) гол., (С) желт., (Ресн) нет	(Л)гол.,фиол. (П) гол., (С)кр.-кор., (Ресн) есть	(Л)гол.,фиол. (П) гол., (С)кр.-кор., (Ресн) нет	(Л)гол.,фиол. (П) гол., (С)св.ж.кор., (Ресн) есть	**нез. 108 сц. 116,3** 76 59		**4 6,8** 5 2	**36 27,7** 20 9	**27 29,1** 19 16	**9 6,9** 4 3	**9 9,7** 12 5	**256 256** 188 117	**16,92** *19,34* *21,74*	**16,92** 10,34 7,06
					(Л)гол.,фиол. (П) гол., (С)св.ж.кор., (Ресн) нет	(Л) роз., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	(Л) роз., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) нет	(Л) роз., (П) св.ор., (С)т.ж.кор., (Ресн) есть			**3 2,3** 4 1	**36 27,7** 26 6	**12 20,3** 17 12	**12 9** 5 4			

241

Продолжение таблицы 74

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
гк-159 × гк-176	***YSED1 CSB1 s1, pf1***	(Л) гол., плоск., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть		(Л) роз. или бел.[гк-176], плоск., (П) желт., (С) ж.-кор., (Ресн) нет	(Л) гол., плоск., (П) гол., (С) желт., (Ресн) нет (Л) гол., плоск., (П) гол., (С)кр.-кор., (Ресн) есть (Л) гол., плоск., (П) гол., (С)кр.-кор., (Ресн) нет (Л) бел., слож.гофр., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть (Л) бел., слож.гофр (П) желт., (С) желт. (Ресн) нет (Л)роз.,бел. плоск., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть (Л)роз.,бел. плоск., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть (Л) роз. или бел.,плоск., (П) желт., (С) ж.-кор., (Ресн) есть	**нез.81 сц.82,6** 56 32		**4 6,8** 2 6 **12 9,2** 3 2	**27 20,8** 12 12 **36 27,7** 14 7	**27 21,9** 12 14 **12 20,3** 10 8	**9 6,9** 2 3 **12 9,2** 4 1	**36 38,8** 12 12	**256** 127 97	**16,92** 15,49 *25,31*	**16,92** 8,92 11,77
гк-173 × гк-176	***ysed2 CSB1 s1, pf1***	(Л) гол., гол. с фиол. отт. [F_1], кр.фиол.[гк-173], плоск., (П) гол., (Ресн) есть		(Л) бел., плоск., (П) желт., (Ресн) нет	(Л) от гол.до кр.фиол.,плоск., (П) гол., (Ресн) нет (Л) роз., плоск., (П) св.ор., (Ресн) есть (Л) роз., плоск., (П) св.ор., (Ресн) нет (Л) бел., плоск., (П) желт., (Ресн) есть (Л) бел., слож., гофр., (П)желт., (С) желт., (Ресн) есть (Л) бел., слож., гофр., (П) желт., (С) желт., (Ресн) нет	**нез.27 сц.29,1** 56 63		**1 1,7** 2 2 **3 2,3** 2 5	**9 6,9** 8 17 **9 9,7** 12 15	**9 6,9** 10 11 **3 2,3** 2 4	**3 5,1** 10 10	**64 64** 102 127	**14,07** 17,45 *22,97*	**14,07** 5,89 3,40

Таблица 75 – Расщепление в F_2 при скрещивании линий, контрастных по наличию ресничек на ложной перегородке коробочек и другим морфологическим признакам

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих					Расщ.по классам,соответствующим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые		F_1	P_1	P_2	новым		
гк-2× гк-448	***s1,CSB1***	(Л) гол.[F_1], св.гол., плоск. (С) кр.-кор.,(Ресн) есть	(Л)гол.[гк2],св.гол, плоск., (С) кр.кор.,(Ресн) нет	(Л) бел., деформ., (С)желт.,(Ресн) есть	(Л) бел., деформ., (С) желт.,(Ресн) нет		**9** п.84	**3** 22	**3** 20	**1** 4	**16** 130	**7,81** 4,73
гк-2× гк-137	***s1-2, CSB1***	(Л)гол, плоск., (С) кр.кор., (Ресн) есть	(Л) гол., плоск., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	(Л)бел.,слож.,гофр (С) зел., (Ресн) есть	(Л) бел., слож.,гофр., С) зел., (Ресн) нет		**9** п.117	**3** 34	**3** 35	**1** 13	**16** 199	**7,81** 0,69
гк-204 × гк-208	***CSB1 pbc1***	(Л) гол. или светлее, плоск., (Ресн) есть		(Л) бел. с гол. отт., гофр., (Ресн) нет	(Л) гол. или светлее,плоск., (Ресн) нет	(Л) бел. с гол. отт., гофр., (Ресн) есть	**9** 78 82	**1** 6 5	**3** 27 20	**3** 18 29	**16** 129 136	**7,81** 2,84 3,50
гк-204 × гк-53	***CSB1 pbc3***	(Л) гол., плоск., (Ресн) есть		(Л) оч.оч.св.гол., слож., гофр., (Ресн) нет	(Л) гол., плоск., (Ресн) нет	(Л) оч.оч.св.гол., слож., гофр., (Ресн) есть	**9** 74 57	**1** 9 6	**3** 23 23	**3** 18 14	**16** 124 100	**7,81** 1,65 2,19
гк-118 × гк-121	***sfc7, CSB1 sfc1***	(Л) гол. с фиол. отт., (Ресн) есть		(Л) син.-фиол., (Ресн) нет	(Л) гол. с фиол. отт., (Ресн) нет	(Л) син.-фиол., (Ресн) есть	**9** 18 17	**1** 1 3	**3** 4 10	**3** 8 5	**16** 31 35	**7,81** 2,89 3,76
гк-159 × гк-2	***YSED1 CSB1***	(С) желт., (Ресн) есть		(С) кр.-кор., (Ресн) нет	(С) желт., (Ресн) нет	(С) кр.-кор., (Ресн) есть	**9** 180 223	**1** 19 21	**3** 54 71	**3** 20 63	**16** 309 378	**7,81** 0,56 1,67

242

Таблица 76 – Расщепление в F_2 при скрещивании линий, контрастных по наличию ресничек на ложной перегородке коробочек, деформации цветка и другим морфологическим признакам

F_2 ♀ гк-2 × ♀ гк-391 (*sfbs1, YSED1, CSB1*)

Лепестки	Голубые, плоские				Белые, деформ.				Σ	χ^2	Голубые		Бел., деформ.		Σ	χ^2	Желтые		Кр.-кор.		Σ	χ^2
Семена	желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 ^{F1}**	**9**	**9**	**3 ^{P1}**	**9 ^{P2}**	**3**	**3**	**1**	**64**	**14,07**	**9 ^{F1}**	**3 ^{P1}**	**3 ^{P2}**	**1**	**16**	**7,81**	**9 $^{P2, F1}$**	**3**	**3**	**1 ^{P1}**	**16**	**7,81**
практ.: п.	62	27	19	6	19	11	8	2	154	4,45	81	33	27	13	154	2,26	81	38	27	8	154	3,65
о.	86	32	22	10	32	9	12	8	211	9,69	108	42	44	17	211	2,71	118	41	34	18	211	2,59

F_2 ♀ гк-391 (*sfbs1, CSB1*) × ♀ гк-121 (*sfc1*)

Лепестки	Гол., плоск.		Син.-фиол., плоск.		Бел., деформ.		Σ	χ^2	Не бел.		Бел., деформ.		Σ	χ^2	Гол., плоск.		Син.-фиол.,плоск.		Σ	χ^2
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 ^{F1}**	**9**	**9**	**3 ^{P2}**	**12 ^{P1}**	**4**	**64**	**11,07**	**9 ^{F1}**	**3 ^{P1}**	**3 ^{P2}**	**1**	**16**	**7,81**	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**
практ. п.	108	27	26	15	51	15	242	5,57	134	42	51	15	242	0,98	108	27	26	15	176	4,85
о.	59	15	25	6	23	4	132	5,43	84	21	23	4	132	4,16	59	15	25	6	105	2,60

F_2 ♀ гк-132 (*sfbs1*) × ♂ гк-173 (*sfc3-2, ysed2, CSB1*)

Лепестки	От гол.до син.-фиол.,плоск.				Кр.-фиол., плоск.				Бел., деформ.				Σ	χ^2	Окраш.,плоск.		Бел.,деформ.		Σ	χ^2	Кр.-кор.		Желтые		Σ	χ^2
Семена	кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**81 ^{F1}**	**27**	**27**	**9**	**27**	**9**	**9 ^{P2}**	**3**	**36**	**12 ^{P1}**	**12**	**4**	**256**	**19,68**	**9 ^{F1,P2}**	**3**	**3**	**1 ^{P1}**	**16**	**7,81**	**9 ^{F1}**	**3 ^{P1}**	**3 ^{P2}**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	112	39	39	17	31	9	15	6	53	18	15	4	358	5,99	197	71	68	22	358	0,34	196	66	69	27	358	1,17

F_2 ♀ гк-188 (*pbc1, CSB1*) × ♀ гк-103 (*s1*)

Лепестки	Гол., плоск.		Бел.с гол.отт,гофр.		Бел.,слож.,гофр.		Σ	χ^2	Не бел.		Бел.,слож.,гофр.		Σ	χ^2	Гол., плоск.		Бел.с гол.отт,гофр.		Σ	χ^2
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 ^{F1}**	**9**	**9 ^{P1}**	**3**	**12**	**4 ^{P2}**	**64**	**11,07**	**9 ^{P1,F1}**	**3**	**3**	**1 ^{P2}**	**16**	**7,81**	**9 ^{F1}**	**3**	**3**	**1 ^{P1}**	**16**	**7,81**
практ. п.	73	29	23	9	28	11	173	1,68	96	38	28	11	173	1,02	73	29	23	9	134	0,90
о.	45	19	24	7	15	7	117	6,87	69	26	15	7	117	3,11	45	19	24	7	95	3,75

F_2 ♀ гк-173 (*sfc3-2, ysed2, CSB1*) × ♂ гк-53 (*pbc3*)

(Л)	От гол.до син.-фиол.,плоск.				Кр.-фиол., плоск.				Почти бел., деформ.				Σ	χ^2	Окраш.,плоск.		Почти бел.,деформ		Σ	χ^2	Кр.-кор.		Желтые		Σ	χ^2
(С)	кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые															
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**81 ^{F1}**	**27**	**27**	**9**	**27**	**9**	**9 ^{P1}**	**3**	**36**	**12 ^{P2}**	**12**	**4**	**256**	**19,68**	**9 ^{F1,P1}**	**3**	**3**	**1 ^{P2}**	**16**	**7,81**	**9 ^{F1}**	**3 ^{P2}**	**3 ^{P1}**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	31	17	13	3	13	3	2	1	14	4	3	0	104	7,73	59	24	17	4	104	2,32	58	24	18	4	104	2,12

$^{p1, p2, F1}$ – фенотипы родительских линий и F_1 от их скрещивания.

243

Таблица 77 – Расщепление в F_2 при скрещивании линий, контрастных по наличию ресничек у коробочек, светло голубой или фиолетовой окраске венчика и другим морфологическим признакам

F_2 ♀ гк-159 (*YSED1, CSB1*) × ♀ гк-124 (*f^e*)

Лепестки	Голубые или светлее				Очень светло голубые				Σ	χ^2	Голубые		Оч.св. гол.		Σ	χ^2	Желтые		Не желтые		Σ	χ^2
Семена	желтые		кр.-кор.		желтые		пятнистые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 P1, F1**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1 P2**	**64**	**14,07**	**9 P1, F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**	**9 P1, F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**
практ.: п.	85	24	32	12	26	8	9	7	203	1,80	117	36	35	15	203	0,85	111	32	41	19	203	4,42
о.	62	17	26	8	26	6	4	1	150	2,10	88	25	30	7	150	1,23	88	23	30	9	150	1,23

F_2 ♀ гк-173 (*sfc3-2, ysed2, CSB1*) × ♀ гк-124 (*f^e*)

Лепестки	От гол.до син.-фиол.				Кр.-фиол.				Оч.св.гол.				Σ	χ^2	Темные		Оч.св.гол.		Σ	χ^2	Не желтые		Желтые		Σ	χ^2
Семена	кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		пятн.		желтые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**81 F1**	**27**	**27**	**9**	**27**	**9**	**9 P1**	**3**	**36**	**12 P2**	**12**	**4**	**256**	**19,68**	**9 F1,P1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**	**9 F1**	**3 P2**	**3 P1**	**1**	**16**	**7,81**
практ.: п.	43	7	12	1	9	4	3	0	11	2	3	2	97	12,02	67	12	14	4	97	6,61	63	18	13	3	97	4,33
о.	72	28	28	5	34	8	12	7	32	9	13	3	251	12,79	146	48	45	12	251	1,14	138	53	45	15	251	0,94

F_2 ♀ гк-2 × ♀ гк-278 (*dlb3-5, ora2*)

Лепестки	Голубые				Светло голубые				Σ	χ^2	Голубые		Св. голубые		Σ	χ^2	Гол.		Св.ор.		Σ	χ^2
Пыльники	гол.		св.ор.		гол.		св.ор.															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 F1**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3 P2**	**1**	**64**	**14,07**	**9 F1**	**3 P1**	**3 P2**	**1**	**16**	**7,81**	**9 F1**	**3 P1**	**3 P2**	**1**	**16**	**7,81**
практ.: п.	12	6	3	2	8	0	2	1	34	5,74	15	8	10	1	34	3,96	20	6	5	3	34	0,72
о.	6	4	6	1	1	0	1	0	19	7,57	12	5	2	0	19	2,61	7	4	7	1	19	4,67

F_2 ♀ гк-65 (*ora1*) × ♂ гк-159 (*YSED1, CSB1*)

Пыльники	Голубые				Светло оранжевые				Σ	χ^2	Голубые		Св.ор.		Σ	χ^2	Желтые		Не желтые		Σ	χ^2
Семена	желтые		кр.-кор.		желтые		крапчатые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 P1, F1**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1 P2**	**64**	**14,07**	**9 P1, F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**	**9 P1, F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**
практ.	69	28	27	8	20	5	6	5	168	5,54	96	36	26	10	168	1,65	89	33	33	13	168	1,06

F_2 ♀ гк-65 (*ora1*) × ♂ гк-173 (*sfc3-2, CSB1*)

Лепестки	От гол.до син.-фиол.				Кр.-фиол.				Σ	χ^2	От гол.до син.-фиол.		Кр.-фиол.		Σ	χ^2	Гол.		Св.ор.		Σ	χ^2
Пыльники	голубые		св.оранжевые		голубые		св.оранжевые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 F1**	**9**	**9 P2**	**3**	**9**	**3 P1**	**3**	**1**	**64**	**14,07**	**9 P2, F1**	**3**	**3**	**1 P1**	**16**	**7,81**	**9 F1**	**3 P1**	**3 P2**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	56	22	21	1	13	4	6	3	126	8,28	77	23	9	7	126	1,55	69	26	27	4	126	2,68

244

Продолжение таблицы 77

F_2 ♀ гк-65 (*ora1*) × ♀ гк-199 (*dlb3-e, ora3, CSB1*)

(Л)	Голубые						Светло голубые						Σ	χ^2	Гол.		Св.гол.		Σ	χ^2	Голубые		Светло оранжевые				Σ	χ^2
(П)	голубые		светло оранжевые				голубые		светло оранжевые												кр.кор.		кр.кор.		крапч.			
(С)	кр.кор.		кр.кор.		крапч.		кр.кор.		кр.кор.		крапч.																	
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет	есть	нет		
теор.	**81** ^{F1}	**27**	**54**	**18**	**9**	**3** ^{P1}	**27**	**9**	**18** ^{P2}	**6**	**3**	**1**	**256**	**19,68**	**9** ^{F1}	**3** ^{P1}	**3** ^{P2}	**1**	**16**	**7,81**	**27** ^{F1}	**9**	**18** ^{P2}	**6**	**3**	**1** ^{P1}	**64**	**11,07**
практ.п.	25	6	12	5	5	0	10	3	3	2	0	0	71	7,43	42	11	13	5	71	0,59	35	9	15	7	5	0	71	4,15
о.	24	7	17	3	2	1	11	2	9	0	0	0	76	8,15	43	11	20	2	76	4,65	35	9	26	3	2	1	76	4,64

F_2 ♀ гк-2 × ♀ гк-173 (*sgh1, sfc3-2, ysed2, CSB1*)

Гипокотиль	Фиолетовый								Зеленый								Σ	χ^2	Фиол.		Зел.		Σ	χ^2	Кр.-кор.		Желтые		Σ	χ^2
Лепестки	От гол.до син.-фиол				Кр.-фиол.				От гол.до син.-фиол				Кр.-фиол.																	
Семена	кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**81** ^{F1}	**27** ^{P1}	**27**	**9**	**27**	**9**	**9** ^{P2}	**3**	**27**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1**	**256**	**25,00**	**9** ^{F1}	**3** ^{P1}	**3** ^{P2}	**1**	**16**	**7,81**	**9** ^{F1}	**3** ^{P1}	**3** ^{P2}	**1**	**16**	**7,81**
практ.: п.	24	16	15	7	10	6	3	0	10	0	4	2	6	1	0	1	105	19,88	52	29	20	4	105	6,26	50	23	22	10	105	4,02
о.	46	15	19	3	21	3	12	1	16	5	5	2	9	2	2	1	162	14,25	98	22	32	10	162	2,92	92	35	39	6	162	5,09

F_2 ♀ гк-159 (*YSED1, CSB1*) × ♀ гк-121 (*sfc1, rs1*)

Лепестки	Голубые						Сине-фиолетовые						Σ	χ^2	Гол.		Син.фиол.		Σ	χ^2	Кр.-кор.		Св.ж.кор.		Σ	χ^2
Семена	желт.		кр.-кор.		св.ж.-кор.		желт.		кр.-кор.		св.ж.-кор.															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**108** ^{F1,P1}	**36**	**27**	**9**	**9**	**3**	**36**	**12**	**9**	**3**	**3**	**1** ^{P2}	**256**	19,68	**9** ^{F1,P1}	**3**	**3**	**1** ^{P2}	**16**	**7,81**	**9**	**3**	**3**	**1** ^{P2}	**4**	**7,81**
практ.: п.	71	30	14	1	3	2	28	7	9	1	0	0	166	**13,78**	88	33	37	8	166	1,77	23	2	3	2	166	**3,57**
о.	40	13	11	4	3	1	9	2	2	1	0	0	86	**4,68**	54	18	11	3	86	2,90	13	5	3	1	86	**0,59**

F_2 ♀ гк-2 × ♀ гк-292 (*sfc6, ysed2, CSB1*)

Лепестки	Голубые				Синие				Σ	χ^2	Голубые		Синие		Σ	χ^2	Кр.-кор.		Желтые		Σ	χ^2
Семена	кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**33,8** ^{F1}	**11,3** ^{P1}	**2,2**	**0,7**	**2,2**	**0,7**	**9,8** ^{P2}	**3,3**	**64**	**14,07**	**9** ^{F1}	**3** ^{P1}	**3** ^{P2}	**1**	**16**	**7,81**	**9** ^{F1}	**3** ^{P1}	**3** ^{P2}	**1**	**16**	**7,81**
практ.: п.	134	35	7	2	12	0	35	14	239	6,92	141	37	47	14	239	1,85	146	35	42	16	239	3,40
о.	84	32	9	2	1	1	28	10	167	7,13	93	34	29	11	167	0,44	85	33	37	12	167	2,21

$^{p1, p2, F1}$ – фенотипы родительских линий и F_1 от их скрещивания.

245

Таблица 78–Расщепление F_2 от скрещивания линий, контрастных по наличию ресничек у коробочек, хлорофильной окраске, форме стебля и другим морфологическим признакам

F_2 ♀ гк-173 (*ysed2, CSB1*) × ♀ гк-210 (*ygp1*)

Растение	Зеленое				Желто-зеленое				Σ	χ^2	Зеленое		Желто-зеленое		Σ	χ^2	Кр.-кор.		Желтые		Σ	χ^2
Семена	кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 F1**	**9**	**9 P1**	**3**	**9**	**3 P2**	**3**	**1**	**64**	**14,07**	**9 P1, F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**	**9 F1**	**3 P2**	**3 P1**	**1**	**16**	**7,81**
практ.: п.	88	28	25	13	27	7	7	3	196	3,01	111	41	34	10	196	1,12	113	35	32	16	196	1,91
о.	56	10	10	4	14	1	4	2	101	9,98	66	14	18	3	101	4,56	70	11	14	6	101	7,69

F_2 ♀ гк-210 (*ygp1, dlb3*) × ♂ гк-199 (*dlb3-e, CSB1*). Лепестки у всех светло голубые.

(Раст)	Зеленое				Желто-зеленое				Σ	χ^2	Зеленое		Желто-зеленое		Σ	χ^2	Син.; осветл.		Т.гол.;бел.		Σ	χ^2
(Ж);(ТиСт.)	син.; осветл.		т.гол.; бел.		син.;осветл		т.гол.; бел.															
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 F1**	**9**	**9 P2**	**3**	**9**	**3 P1**	**3**	**1**	**64**	**14,07**	**9 P2, F1**	**3**	**3**	**1 P1**	**16**	**7,81**	**9 F1**	**3 P1**	**3 P2**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	38	10	7	1	6	4	1	2	69	8,95	45	11	7	6	69	4,66	44	14	8	3	69	3,06

F_2 ♀ гк-391 (*sfbs1, YSED1, CSB1*) × ♂ гк-397 (*dw1*)

Растение	Высокое								Карлик								Σ	χ^2	Высокое		Карлик		Σ	χ^2
Лепестки	голубые, плоские				белые, деформированные				голубые, плоские				белые, деформированные											
Пыльники	голубые				желтые				голубые				желтые											
Семена	желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.									
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**81 F1**	**27**	**27**	**9**	**27 P1**	**9**	**9**	**3**	**27**	**9**	**9**	**3 P2**	**9**	**3**	**3**	**1**	**256**	**25,00**	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	114	36	40	14	36	17	12	2	39	8	13	5	8	4	3	2	353	7,38	202	69	63	19	353	0,76

F_2 ♀ гк-109 (*wf1, CSB1*) × ♂ гк-397 (*dw1*)

(Раст)	Высокое				Среднее				Карлик				Σ	χ^2	Высокое		Среднее		Карлик		Σ	χ^2	Гол.,св.гол.		Бел.		Σ	χ^2
(Л)	гол.,св.гол		бел.		гол.,св.гол.		бел.		гол.,св.гол.		бел.																	
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**9**	**3**	**3 P1**	**1**	**18 F1**	**6**	**6**	**2**	**9**	**3 P2**	**3**	**1**	**64**	**19,68**	**3 P1**	**1**	**6 F1**	**2**	**3**	**1 P2**	**16**	**11,07**	**9 F1**	**3 P2**	**3 P1**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	15	6	6	1	29	11	3	2	14	6	4	0	97	8,24	21	7	32	13	18	6	97	1,17	58	23	13	3	97	4,52

F_2 ♀ гк-397 (*dw1*) × ♂ гк-1 (*dlb1, CSB1*)

(Раст)	Высокое				Среднее				Карлик				Σ	χ^2	Высокое		Среднее		Карлик		Σ	χ^2	Гол.		Почти бел.		Σ	χ^2
(Л)	гол.		почти бел.		гол.		почти бел.		гол.		почти бел.																	
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**9**	**3**	**3 P1**	**1**	**18 F1**	**6**	**6**	**2**	**9**	**3 P2**	**3**	**1**	**64**	**19,68**	**3 P1**	**1**	**6 F1**	**2**	**3**	**1 P2**	**16**	**11,07**	**9 F1**	**3 P2**	**3 P1**	**1**	**16**	**7,81**
практ.	14	5	6	2	16	7	11	3	9	4	1	1	79	9,17	20	7	27	10	10	5	79	4,48	39	16	18	6	79	1,68

F_2 ♀ гк-391 (*YSED1, CSB1*) × ♂ гк-396 (*cs1*)

Стебель	Прямой, волистый				Кудрявый				Σ	χ^2	Прямой, волистый		Кудрявый		Σ	χ^2	Желтые		Кр.-кор.		Σ	χ^2
Семена	желтые		кр.-кор.		желтые		кр.-кор.															
Реснички	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	**27 P1,F1**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1 P2**	**64**	**14,07**	**9 P1,F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**	**9 P1,F1**	**3**	**3**	**1 P2**	**16**	**7,81**
практ.	89	35	33	17	27	5	6	3	215	10,38	122	52	33	8	215	6,92	116	40	39	20	215	3,45

246

3.3.22. Цитоплазматическая мужская стерильность и гены-восстановители фертильности пыльцы

Исторически сложилось так, что у льна гены восстановители фертильности описывали как альтернативные аллели генов мужской стерильности, т.е. вместо принятого позже на других объектах символа «*RF*» использовали «*m*» или «*ms*» (Gairdner, 1929; Comstock, 1968, 1970; Рыкова 1979). Может быть, этому способствовало и отсутствие у льна корректно описанной генной мужской стерильности, что не мешало авторам определять аллели генов *Ms* как восстановители фертильности.

В нашей работе мы приводим названия генов в соответствии с общепринятой терминологией, добавляя в конце аббревиатуры гена символ Т для генов, контролирующих трубчатые (*RFT – Restore Fertility of Male Sterility of Tubular flower*) или О открытые (*RFO – Restore Fertility of Male Sterility of Open flower*) мужкистерильные цветки.

Работу проводили в 2006–2016 гг. на полях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург). В скрещивания включали линии шестого поколения инбридинга, созданные в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР. Для генетического анализа проводили реципрокные скрещивания, в которых использовали линии, приведенные в таблице 79.

В качестве источников ЦМС использованы три линии, которые имеют Cyt^{s1} Cyt^{s2} и Cyt^{s3} типы цитоплазмы. Первая, гк-204 (Cyt^{s1}) – линия 1 выделена из к-7091 (DTV 7381, Франция, INRA), обладает открытым цветком с укороченными изогнутыми тычиночными нитями и стерильными, практически без пыльцы, пыльниками. В результате многочисленных отборов и инцухта у нее удалось добиться стабильного завязывания небольшого количества семян при самоопылении в конце вегетационного периода. В процессе создания этой линии отмечено, что в холодную, пасмурную и влажную погоду ее цветки чаще имеют пыльники с пыльцой, чем в сухую и солнечную. Благоприятное влияние на образование семян оказывает выращивание линии под изолятором. То есть, для ее поддержания не нужен закрепитель ЦМС и нет необходимости использовать принудительное опыление. С другой стороны, это накладывает некоторое ограничение при разделении стерильных и фертильных гибридов, которое легко преодолевается с использованием современных математических методов.

Другие две линии гк-208 (Cyt^{s2}) линия 1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США) и гк-188 (Cyt^{s3}) линия 3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar) абсолютно фертильны, так как изначально несут в своем генотипе гены-восстановители фертильности, а стерильность проявлялась только в результате гибридизации с не имеющими нужной аллели линиями.

В качестве отцовских форм использовали линии различного эколого-географического происхождения, среди них предпочтение отдавали несущим ген розовой окраски цветка, так как по

предварительным данным он мог быть сцеплен с геном-восстановителем фертильности (Comstock, 1970).

Таблица 79 – Характеристика линий генетической коллекции льна ВИР, различающихся по фертильности пыльцы

Линия	Происхождение	Цитоплазма и гены		(Раст)	(Ц)		Дефор-мация (Т)	(П)		(Ресн)	(С)
		стериль-ности	окраски		окраска	форма		окрас-ка	стериль-ность		
гк-204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)	**Cyt^{s1}, *rfo6***	***CSB1***	зел.	гол.	«	есть	желт.	почти стер.	есть	кр.-кор.
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	**Cyt^{s2}, *RFO6***	***pbc1, csb1***	зел.	бел. с гол.отт.	гофр.	нет	желт.	ферт.	есть	кр.-кор.
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	**Cyt^{s3}, *rft5-2?***	***pbc1, CSB1***	зел.	бел. с гол. отт.	гофр.	нет	желт.	ферт.	есть	кр.-кор.
гк-2	л-1 из к-48 (селекции Альтгаузена, Россия)	**Cyt^{f},*rfo6 RFT4-1 RFT4-2***	***csb1***	зел.	гол.	откр.,не деформ.	нет	гол.	ферт.	нет	кр.-кор.
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Беларусь)	**Cyt^{f}, *rft3-2***	***pbc3, csb1***	зел.	оч. св.-гол.	звездч.	нет	св.ор.	ферт.	нет	кр.-кор.
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	**Cyt^{f}, *rft5?***	***pf-ad, RPF1 CSB1***	зел.	оч. св.-роз.	откр.,не деформ.	нет	св.ор.	ферт.	есть	желт.
гк-458	л-1 из к-7776 (восстановитель фертильности, Россия, ВНИИМК)	**Cyt^{f}, *RFO8 RFO9***	***pf-ad, CSB1***	зел.	оч. св.-роз.	«	нет	св.ор.	ферт.	есть	желт.
гк-255	л-3 (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	**Cyt^{f}, *rfo6?***	***pf1, sfc1 rs1, csb1***	зел.	роз.	«	нет	св.ор.	ферт.	нет	ж.-кор.
гк-176	л-1 (гк-141× гк-103), Россия, ВИР	**Cyt^{f},*rfo7 rft3-6 rft3-7***	***pf1, s1, csb1***	зел.	бел.	«	нет	св.ор.	ферт.	нет	ж.-кор.
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	**Cyt^{f},*rfo7 rft5-2***	***s1, CSB1***	зел.	бел.	звездч.	нет	желт.	ферт.	нет	желт.
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	**Cyt^{f},*rft3 -3, rfo6?***	***CSB1, YSED1***	зел.	гол.	откр.,не деформ.	нет	гол.	ферт.	есть	желт.
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, Упитская оп.ст.,Литва)	**Cyt^{f},*rft6 rft7,rfo6-3***	***ygp1, dlb3,csb1***	ж.-зел.	св.гол.	«	нет	гол.	ферт.	нет	кр.-кор.
гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев.Ирландия)	**Cyt^{f}, *rft3-7 rfo6-2***	***f^{e}, dlb4, csb1***	зел.	оч. св.гол.	«	нет	сер.	ферт.	нет	кр.-кор., пятн.
гк-368	л-1 (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	**Cyt^{f},*rfo6 RFT4-3***	***ora1, f^{e}, csb1***	зел.	оч. св.гол.	«	нет	св.ор.	ферт.	нет	пятн. и крап.

Растения F_1 выращивали под изолятором и обмолачивали индивидуально. Полученные гибриды второго поколения выращивали рядом с родительскими формами и, при наличии семян, с F_1. В анализе использовали индивидуальное этикетирование растений, что позволяло учитывать несколько цветков, распустившихся в разное время. Определение стерильных и фертильных форм у гибридов осуществляли во время цветения по первому и второму цветкам, а при несовпадении фенотипов – по следующим. Как правило, стерильность пыльников сопровождалась изогнутостью и (или) укороченностью тычиночных нитей. После созревания подсчитывали число семян в коробочке I порядка и четырех – коробочках II порядка, а также число не завязавшихся среди них.

В большинстве скрещиваний окончательное разделение на фенотипические классы по

фертильности/стерильности проводили с применением дискриминантного анализа при помощи программы Statistica 7.0 (Наследов, 2012, StatSoft, Inc., 2013). В качестве обучающей выборки (центр каждого класса) использовали родительские линии, гибриды второго поколения противоположного направления скрещивания. Гибрид относили к тому классу, где значение функции классификации максимально.

У F_1 от скрещивания гк-204 с линиями различного происхождения наблюдали реципрокные различия. В скрещиваниях гк-204 (♀) с гк-2, 53, 159, 176, 255, 368 у растений F_1 были стерильные пыльники, тогда как в противоположном направлении все цветки – всегда были фертильны. У стерильных гибридов продлевалось время цветения за счет образования большего количества цветков. Стерильность имела варьирующую экспрессивность, степень проявления которой отличалась и при использовании различных отцовских форм. В F_1 ♀гк-204 × ♂ гк-53 и гк-176 преобладали фертильные цветки и была хорошая завязываемость коробочек, с ♂ гк-159 и гк-368 завязались коробочки только после вторичного цветения, а с ♂ гк-2 и 255 завязались только единичные коробочки с 1-2 семенами в каждой. У F_1 гк-204 × гк-208, а также с линией восстановителем фертильности (гк-458) и родственной ей линии (гк-129) реципрокных различий не наблюдали (табл. 80, 81).

Таблица 80 – Завязываемость коробочек и семян у родительских линий и их гибридов, различающихся по фертильности пыльцы

Скрещивание	Год	Число семян в коробочке, шт.						Не завязавшиеся коробочки, %					
				$P_1 \times P_2$				$P_2 \times P_1$			$P_1 \times P_2$				$P_2 \times P_1$
					фенотипы F_2						фенотипы F_2				
		P_1 (♀)	P_2 (♂)	F_1	откр. ферт.	откр. стер.	труб. стер.	откр. ферт.	P_1 (♀)	P_2 (♂)	F_1	откр. ферт.	откр. стер.	труб. стер.	откр. ферт.
гк-204×гк-53	2013	2,7±0,2	7,3±0,3	4,6±0,3	6,8±0,2	2,1±0,4	0,2±0,3	6,7±0,1	12±3	4±4	н.д.	4±2	43±7	70±6	2±1
гк-204×гк-159	2013	2,7±0,2	6,1±0,6	4,6±0,7	4,2±0,3	0,8±0,2	0,1±0,1	6,2±0,3	12±3	2±2	н.д.	23±5	70±4	98±2	5±2
гк-204×гк-368	2013	2,7±0,2	8,5±0,2	1,3	6	0,6±0,2	0,8±0,4	6,9±0,6	12±3	0±0	н.д.	20	73±8	84±6	3±3
гк-204×гк-255	2013	2,7±0,2	8,0±0,3	1,2±0,4	9	0,5±0,5	0±0	н.д.	12±3	2±2	н.д.	0	90±10	95±5	н.д.
гк-204×гк-176	2013	2,7±0,2	7,1±0,4	4,5±0,3	5,3±0,2	1,6±0,2	0,6±0,1	5,8±0,2	12±3	0±0	0±0	4±1	32±4	62±5	1±1
гк-204×гк-129	2013	2,7±0,2	5,8±0,2	5,7±0,5	5,5±0,2	1,5±0,2	0,5±0,3	5,7±0,2	12±3	11±2	0±0	10±2	47±8	50±29	2±1
гк-204×гк-458	2014	2,0±0,3	8,8±0,3	6,8±0,2	7,2±0,1	3,1±0,3	нет	7,2±0,3	38±6	0±0	н.д.	1±0	16±5	нет	0±0
гк-204×гк-208	2016	2,7±0,3	6,8±0,3	4,6±0,8	5,6±0,1	3,1±0,2	нет	6,1±0,2	27±5	10±3	15±3	12±1	33±3	нет	6±2
гк-208×гк-124	2014	8,8±0,1	8,1±0,2	н.д.*	8,0±0,1	3,1±0,3	0,5±0,2	8,5±0,1	0±0	0±0	н.д.	0,9±0,4	26±5	78±4	0,6±0,3
гк-208×гк-210	2016	7,7±0,4	5,3±0,5	н.д.	5,2±0,3	5,4±0,6	5,5±0,5	5,7±0,4	1±1	3±2	н.д.	12±3	13±6	0±0	6±2
гк-188×гк-103	2016	4,2±0,5	6,1±1,0	н.д.	4,8±0,2	3,4±0,5	1,8±0,5	6,0±0,3	2±2	4±4	н.д.	14±2	24±5	44±12	9±2

* - н.д. – нет данных

Все гибриды от скрещивания ♀гк-53 × ♂гк-204 были фертильны, тогда как в обратном направлении во втором поколении было три класса расщепления по фертильности и форме венчика: фертильные открытые, стерильные открытые, стерильные трубчатые. Все гибриды с трубчатыми цветками всегда имели изогнутые тычиночные нити и стерильную пыльцу, тогда как у растений с открытым цветением была варьирующая экспрессивность, то есть не все цветки на растении имели стерильные пыльники (табл. 80, 81). Окончательно разделение на фенотипические классы проводили при помощи дискриминантного анализа (табл. 82) Значение

коэффициента λ Уилкса = 0,39468, approx. F (2, 150) = 115,03 (теор.=3,90). Для обучающей выборки была получена классификация, корректная на 92,8%.

Таблица 81 – Реципрокные различия по восстановлению фертильности пыльцы у F_1 от скрещивания гк-204 с другими линиями.

Направление скрещивания	Год изучения	Число семян в коробочке*		Стерильность цветков и завязываемость коробочек
		среднее	min-max	
гк-204 × гк-53	2012	4,6	4,4-5,2	Фертильны, иногда есть стерильные цветки.
гк-53 × гк-204		4,9	4,4-5,4	Все фертильны.
гк-204 × гк-159	2012	4,6	3,5-5,9	Стерильны, много не завязавшихся коробочек, есть только коробочки после вторичного цветения.
гк-159 × гк-204		5,4	5,2-5,6	Все фертильны.
гк-204 × гк-2	2004,2010			Стерильны, много не завязавшихся коробочек, завязались только единичные коробочки.
гк-2 × гк-204				Все фертильны.
гк-204 × гк-368	2012	1,3	1,3	Стерильны, много не завязавшихся коробочек, есть только коробочки после вторичного цветения.
гк-368 × гк-204		4,3	3,8-4,8	Все фертильны.
гк-204 × гк-255	2012	1,2	0,8-2,3	Стерильны, много не завязавшихся коробочек.
гк-204 × гк-176	2012	3,9	2,2-4,9	Стерильные и фертильные цветки, хорошая завязываемость коробочек.
гк-176 × гк-204		4,3	3,5-5,0	Все фертильны.
гк-204 × гк-129	2012	5,2	4,3-5,8	Все фертильны.
гк-129 × гк-204		3,8	3,8	Все фертильны.
гк-204 × гк-458	2013	7,3	7,2-7,5	Все фертильны.
гк-458 × гк-204		6,8	6,4-7,3	Все фертильны.
гк-204 × гк-208	2015	7,8	7,2-8,4	Все фертильны.
	2016	4,6	5,0-8,2	Все фертильны.
гк-208 × гк-204	2015	7,9	6,8-9,0	Все фертильны.
	2016	5,5	5,5-9,0	Все фертильны.

*- учитывались только завязавшиеся коробочки.

Таблица 82 – Определение стерильности пыльцы по завязываемости коробочек и семян в F_2 гк-204 × гк-53.

	Родительские линии		F_2			
	гк-53	гк-204	♀**гк-53 × ♂гк-204**	♀ **гк-204 × ♂гк-53**		
Форма цветка	**откр.**	**откр.**	**откр.**	**откр.**	**откр.**	**трубч.**
Пыльники	**ферт.**	**стер.**	**ферт.**	**ферт.**	**стер.**	**стер.**
Число семян в коробочке (*SinB*)	7,3±0,3	2,7±0,2	6,7±0,1	6,8±0,2	2,1±0,4	0,2±0,3
% не завязавшихся коробочек (*nB*)	4±4	12±3	2±1	4±2	43±7	70±6
Функция классификации*				3,97×*SinB* + 0,03×*nB* – 13,76	1,90×*SinB* + 0,11×*nB* – 5,05	

* - Фенотипы определяли по результатам дискриминационного анализа.

Фертильные растения F_2 ♀гк-204 × ♂гк-53 по числу семян в коробочке и количеству незавязавшихся коробочек статистически не отличались от гк-53 и гибридов обратного направления скрещивания. Гибриды с открытыми стерильными цветками при свободном цветении имели по сравнению с гк-204 незначительно меньше семян в коробочке и больше незавязавшихся коробочек. Гибриды с трубчатыми цветками практически не завязали плодов, а в единичных коробочках часто не было семян (0,2 семени в коробочке).

После окончательного определения фенотипов в F_2 ♀гк-204 × ♂гк-53 расщепление

Таблица 83 – Генетический контроль восстановления фертильности в F_2 от скрещивания ♀ гк-204 с ♂ гк-53, 159, 2, 368, 255, 176, 129, 458.

Скрещивание / Фенотип				(Ц)/(П)					(П)				(Ц)			
				откр.	**откр.**	**труб.**	∑	$\chi^2_{пр.}$*	**ферт.**	**стер.**	∑	$\chi^2_{пр.}$	**откр.**	**труб.**	∑	$\chi^2_{пр.}$
линии	гены	Год	H_0	**ферт.**	**стер.**	**стер.**										
гк-204×	***rfo6***	2013	пр.	71	27	26	124		71	53	124		98	26	124	
гк-53	***rft3-2***		**H_0**	**9**	**3**	**4**	**16**	1,43	**9**	**7**	**16**	0,05	**3**	**1**	**4**	1,08
гк-204×	***rfo6***	2013	пр.	18	55	18	91		18	73	91		73	18	91	
гк-159	***rft3-3***		**H_{01}**	**нет**	**3**	**1**	**4**	1,32		**един.**			**3**	**1**	**4**	1,32
	rfo6?		**H_{02}**	**3**	**9**	**4**	**16**	1,33	**3**	**13**	**16**	0,06	**3**	**1**	**4**	1,32
гк-204×	***rfo6***	2011	пр.	нет	14	12	26						14	12	26	
гк-2	***rfo6***		**H_{01}**		**3**	**1**	**4**	*6,21*		**един.**			**3**	**1**	**4**	*6,21*
	RFT4-1		**H_{02}**		**9**	**7**	**16**	0,06		**един.**			**9**	**7**	**16**	0,06
	RFT4-2		**H_{03}**		**7**	**9**	**16**	0,06		**един.**			**7**	**9**	**16**	1,08
гк-204×	***rfo6***	2015	пр.	8	9	33	50		8	42	50		17	33	50	
гк-368	***rfo6***		**H_{01}**	**нет**	**1**	**3**	**4**	2,16		**един.**			**1**	**3**	**4**	2,16
	RFT4-3		**H_{02}**	**4**	**3**	**9**	**16**	2,48	**1**	**3**	**4**	2,16	**7**	**9**	**16**	1,93
			H_{03}	**3**	**4**	**9**	**16**	2,03	**3**	**13**	**16**	0,25	**7**	**9**	**16**	1,93
			H_{04}	**нет**	**7**	**9**	**16**	1,93		**един.**			**7**	**9**	**16**	1,93
			H_{05}	**1**	**3**	**12**	**16**	*8,16*	**1**	**15**	**16**	*8,11*	**1**	**3**	**4**	2,16
			H_{06}	**1**	**6**	**9**	**16**	*13,52*	**1**	**15**	**16**	*8,11*	**7**	**9**	**16**	1,93
		2013	пр.	1	6	9	16		1	15	16		7	9	16	
			H_{01}	**нет**	**1**	**3**	**4**	3,00		**един.**			**1**	**3**	**4**	3,00
			H_{02}	**4**	**3**	**9**	**16**	5,25	**1**	**3**	**4**	3,00	**7**	**9**	**16**	0,00
			H_{03}	**3**	**4**	**9**	**16**	2,33	**3**	**13**	**16**	1,64	**7**	**9**	**16**	0,00
			H_{04}	**нет**	**7**	**9**	**16**	0,00		**един.**			**7**	**9**	**16**	0,00
			H_{05}	**1**	**3**	**12**	**16**	3,75	**1**	**15**	**16**	0,00	**1**	**3**	**4**	3,00
			H_{06}	**1**	**6**	**9**	**16**	0,00	**1**	**15**	**16**	0,00	**7**	**9**	**16**	0,00
гк-204×	***rfo6***	2013	пр.	1	4	4	9		1	8	9		5	4	9	
гк-255	***rfo6***		**H_{01}**	**нет**	**7**	**9**	**16**	0,51		**един.**			**7**	**9**	**16**	0,51
	?		**H_{02}**	**1**	**6**	**9**	**16**	0,68	**1**	**15**	**16**	0,36	**7**	**9**	**16**	0,51
			H_{03}	**4**	**3**	**9**	**16**	4,09	**1**	**3**	**4**	0,93	**7**	**9**	**16**	0,51
			H_{04}	**3**	**4**	**9**	**16**	1,86	**3**	**13**	**16**	0,34	**7**	**9**	**16**	0,51
			H_{05}	**1**	**3**	**12**	**16**	4,63	**1**	**15**	**16**	0,36	**1**	**3**	**4**	4,48
гк-204×	***rfo6***	2013	пр.	26	18	20	64		26	38	64		44	20	64	
гк-176	***rfo7***	семья	**H_{01}**	**27**	**21**	**16**	**64**	1,47	**27**	**37**	**64**	0,06	**3**	**1**	**4**	1,33
	rft3-6	I	**H_{02}**	**81**	**63**	**112**	**256**	4,24	**81**	**175**	**256**	2,39	**9**	**7**	**16**	*4,06*
			H_{03}	**63**	**81**	**112**	**256**	*9,21*	**63**	**193**	**256**	*8,85*	**9**	**7**	**16**	*4,06*
			H_{04}	**21**	**27**	**16**	**64**	5,19	**21**	**43**	**64**	1,77	**3**	**1**	**4**	1,33
			H_{05}	**9**	**3**	**4**	**16**	*6,78*	**9**	**7**	**16**	*6,35*	**3**	**1**	**4**	1,33
гк-204×	***rfo6***	2013	пр.	17	26	27	70		17	53	70		43	27	70	
гк-176	***rfo7***	семья	**H_{01}**	**27**	**21**	**16**	**64**	*10,87*	**27**	**37**	**64**	*9,20*	**3**	**1**	**4**	*6,88*
	rft3-6	II	**H_{02}**	**81**	**63**	**112**	**256**	*6,09*	**81**	**175**	**256**	1,75	**9**	**7**	**16**	0,76
	rft3-7		**H_{03}**	**63**	**81**	**112**	**256**	1,10	**63**	**193**	**256**	0,00	**9**	**7**	**16**	0,76
			H_{04}	**21**	**27**	**16**	**64**	*7,13*	**21**	**43**	**64**	2,31	**3**	**1**	**4**	*6,88*
			H_{05}	**9**	**3**	**4**	**16**	*30,50*	**9**	**7**	**16**	*29,06*	**3**	**1**	**4**	*6,88*
гк-204×	***rfo6***	2013	пр.	70	22	3	95		70	25	95		92	3	95	
гк-129			**H_{01}**	**3**	**1**	**нет**	**4**	0,09	**3**	**1**	**4**	0,09	**един.**			
	rft5?		**H_{02}**	**12**	**3**	**1**	**16**	2,46	**3**	**1**	**4**	0,09	**15**	**1**	**16**	1,55
гк-204×	***rfo6***	2014	пр.	149	20	нет	169		149	20	169					
гк-458	***RFO8,***		**H_{01}**	**57**	**7**		**64**	0,14	**57**	**7**	**64**	0,14				
	RFO9		**H_{02}**	**54**	**10**		**64**	1,84	**54**	**10**	**64**	1,84				
гк-204×	***rfo6***	2016	пр.	91	38	нет	129		91	38	129					
гк-208			**H_{01}**	**3**	**1**		**4**	1,37	**3**	**1**	**4**	1,37				

* - $\chi^2_{0,05,2}$=5,99; $\chi^2_{0,05,1}$=3,84.

соответствовало дигенному – 9 фертильных : 3 стерильных: 4 «стерильных с трубчатыми

цветками», где ген *rfo6*, позволяет проявиться стерильности, не влияя на открытость цветка, тогда как ген *rft3-2* помимо мужской стерильности приводит к деформации венчика (табл. 83).

В следующей группе скрещиваний (♀гк-204 с ♂гк-159, 2, 368, 255) наличие фертильных гибридов может быть вызвано неполной пенетрантностью гена *rfo6* у гомозигот.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-159 наблюдали расщепление - 18 фертильных : 55 стерильных: 18 «стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 83). Для его интерпретации могут быть выдвинуты две гипотезы. H_{01} (3 стер. : 1 стер., трубч.) предполагает, что 18 стерильных растений были ошибочно описаны как фертильные. Тогда оба родителя несут аллельные гены *rfo6*, а гк-159 гомозиготна по гену *rft3-3*, обуславливающему трубчатые цветки. H_{02} (3 ферт. : 9 стер. : 4 стер., трубч.) предполагает, что существует рецессивный ген восстановитель фертильности, который не работает у трубчатых цветков, гомозигот по гену *rft3-3*. В пользу первой гипотезы говорит небольшое число семян в коробочках фертильных гибридов (табл. 80), а также появление в последующих поколениях у стерильных гибридов единичных фертильных цветков.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-2 было расщепление 14 стерильных : 12 «стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 83). Обе линии гомозиготны по гену *rfo6*, также можно обсуждать дигенное наследование трубчатости (9 : 7 с генами *rft3-4, rft3-5* или 7 : 9 с генами *RFT4-1 RFT4-2*).

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-368 наблюдали расщепление 8 фертильных : 9 стерильных : 33 «стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 83). Его может объяснять несколько гипотез. H_{01} (1 стер. : 3 стер., трубч.) предполагает что 8 стерильных растений были ошибочно описаны как фертильные. Тогда оба родителя несут аллельные гены *rfo6*, а гк-368 гомозиготна по гену *RFT4-3*, обуславливающему трубчатые цветки. $H_{02(03)}$ [3 (4) ферт. : 4 (3) стер. : 9 стер., трубч.] подразумевают существование двух доминантных генов, контролирующих образование трубча-тых цветков, рецессивная аллель одного из которых дает стерильные открытые цветки, а другого - фертильные.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-255 было расщепление 1 фертильного : 4 стерильных : 4 «стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 83). Формально можно выдвинуть те же гипотезы, что и для предыдущего скрещивания, но исходя из урожайности F_1 (только 9 семян вместо 100-200), можно предположить, что образование всех гибридов носит случайный характер.

В двух семьях F_2 ♀гк-204 × ♂гк-176 наблюдали различные расщепления (табл. 83). У первой – 26 фертильных : 18 стерильных: 20 «стерильных с трубчатыми цветками». Это может соответствовать как дигенному (H_{01} 27 : 21 : 16), так и тригенному (H_{02} 81 : 61: 112) наследованию. Гены *rfo6* и *rfo7* не мешают проявлению стерильности у открытых цветков, а за трубчатость отвечают гены *rft3-6* (H_{01}, H_{02}) и *rft3-7* (H_{02}). Гены «трубчатости» маскируют проявление генов *rfo6* и *rfo7*, то есть расщепление по H_{01} соответствует 3 открытых (фертильных или стерильных) : 1 трубчатому, а по H_{02} – 9 : 7. Для H_{02} существует излишек класса трубчатых цветков (χ^2=4,06). У второй семьи было расщепление на 17 фертильных : 26

стерильных: 27 «стерильных с трубчатыми цветками». Первая гипотеза, выдвинутая для другой семьи, не подтверждается (27 : 21 : 16, χ^2=10,87), для второй (81 : 61: 112, χ^2=6,09) – есть небольшой излишек класса стерильные открытые цветки, третья гипотеза (61 : 81 : 112, χ^2=1,10), верна с математической точки зрения, но кажется нам ошибочной, так как подразумевает смену доминирования у генов *rfo6* и *rfo7*. Вероятней всего отцовская линия гетерогенна по генам *rft3-6* и *rft3-7*, и для каждой из семей справедлива своя гипотеза.

Последняя группа скрещиваний (♀гк-204 с ♂ гк-129, 458, 208) наиболее интересна для селекционеров, так как отцовские линии являются хорошими восстановителями фертильности.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-129 наблюдали расщепление на 70 фертильных : 22 стерильных: 3 «стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 83). Его могут объяснять две гипотезы. H_{01} (3 ферт. : 1 стер.) предполагает, что 3 растения с открытыми цветками были описаны ошибочно как трубчатые, и стерильность контролируется помимо цитоплазмы геном *rfo6* материнской линии. H_{02} (12 : 3 : 1) объясняется наличием гена *rft5*, который работает только совместно с геном *rfo6*.

В F_2 ♀гк-204 × ♂гк-458 было расщепление 149 фертильных : 20 стерильных (табл. 83). Здесь наблюдается тригенное расщепление, где отцовская линия несет три гена восстановителя фертильности – основной ген *RFO6* и два дополнительных доминантных (*RFO8, RFO9*), с кумулятивным (H_{01} 57 : 7), либо независимым действием и подавляющие друг друга (H_{02} 54 : 10). Восстановитель фертильности (к-7776) из которого получена линия гк-458, специально отбирался по этому признаку из сорта Bolley Golden, родоночальника гк-129.

Расщепление F_2 ♀гк-204 × ♂гк-208 соответствует моногенному по гену *rfo6* (табл. 83).

Другой источник ЦМС – линия гк-208 (Cyt^{s2}), полученная из сорта Pale blue crimped (к-7947, США). Сама линия и все отцовские формы в скрещиваниях с ней абсолютно фертильны, то есть здесь стерильность имеет гибридогенный характер. Она имеет еще более варьирующую экспрессивность, чем у гк-204, выраженность которой менялась при использовании различных отцовских форм и разные годы изучения. У растений F_1 иногда были реципрокные различия, касающиеся окраски пыльников (серые или светло-оранжевые вместо голубых), а также единичные стерильные цветки, что не сказывалось на завязываемости семян (табл. 84).

В «тесте на аллелизм» с первым источником ЦМС (♀гк-204 × ♀гк-208) в прямом направлении расщепление по стерильности соответствовало моногенному, тогда как в обратном – все гибриды были фертильны (табл. 83).

В F_2 ♀гк-208 × ♂гк-124 наблюдали теоретическое расщепление 9 фертильных : 3 стерильных: 4 «стерильных с трубчатыми цветками» χ^2=0,94. Ген *rfo6-2*, полученный от гк-124, не мешает проявлению стерильности и не влияет на открытость цветка, тогда как ген *rft3-7* в дополнение к мужской стерильности приводит к деформации венчика (табл. 85).

В F_2 ♀гк-208 × ♂гк-210 наблюдали расщепление 191 фертильных : 30 стерильных: 4

«стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 85). Объяснением этого могут служить три гипотезы. По первой из них (54 : 9 : 1) ген *rfo6-3* полученный от гк-210 не мешает проявлению стерильности, два других гена *rft6* и *rft7* взаимодействуя между собой и с геном *rfo6-3* по принципу некумулятивной полимерии (63 откр. : 1 трубч.) дают трубчатый стерильный цветок. По второй гипотезе (54 : 9 : 1), три рецессивных гена с кумулятивным действием не мешают проявлению стерильности: при нахождении двух из них в гомозиготе цветки стерильные, а всех

Таблица 84 – Реципрокные различия по восстановлению фертильности пыльцы в F_1 от скрещивания гк-208 и гк-188 с другими линиями.

Направление скрещивания	Год изучения	Стерильность цветков и завязываемость коробочек
гк-208 × гк-124	2012	Пыльники светло-оранжевые, иногда стерильные, хорошая завязываемость коробочек.
гк-124× гк-208		Пыльники голубые, всегда фертильные, хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-210	2013	Пыльники серые, тычиночные нити укороченные, пыльца фертильная, хорошая завязываемость коробочек.
гк-210 × гк-208		Пыльники голубые, всегда фертильные, цветки гомостильные, хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-2	2008	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек. В F_2 есть растения со стерильными пыльниками.
гк-2 × гк-208		Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-288 гк-288 × гк-208	2004	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек.
гк-208 × гк-132 гк-132 × гк-208	2004	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек. Нет реципрокных различий в F_1 и F_2.
гк-208 × гк-136 гк-136 × гк-208	2004	Все фертильны. Хорошая завязываемость коробочек. Нет реципрокных различий в F_1 и F_2.
гк-204 × гк-208 гк-208 × гк-204	2015, 2016	Все фертильны. Нет реципрокных различий в F_1.
гк-208 × гк-53	2008	Пыльники светло-оранжевые, хорошая завязываемость коробочек. В F_2 есть растения со стерильными пыльниками.
гк-188 × гк-103 гк-103 × гк-188	2011	Все фертильны. Нет реципрокных различий в F_1.

Таблица 85 – Генетический контроль мужской стерильности в F_2 от скрещивания ♀ гк-208 с ♂ гк-124, 210 и ♀ гк-188 с ♂ гк-103.

Скрещивание / Фенотип				(Ц)/(П)			Σ	$\chi^2_{пр.}$	(П)		Σ	$\chi^2_{пр.}$	(Ц)		Σ	$\chi^2_{пр.}$
				откр.	**откр.**	**труб.**			**ферт.**	**стер.**			**откр.**	**труб.**		
линии	гены	Год	H_0	**ферт.**	**стер.**	**стер.**										
гк-208×	***RFO6***	2013	пр.	73		34	107						73	34	107	
гк-124	***rft3-7***		**H_{01}**	**3**		**1**	**4**	2,62					**3**	**1**	**4**	2,62
	rfo6-2	2014	пр.	149	47	57	253		149	104	253		196	57	253	
			H_{02}	**9**	**3**	**4**	**16**	0,94	**9**	**7**	**16**	0,72	**3**	**1**	**4**	0,82
гк-208×	***RFO6***	2015	пр.	191	30	4	225		191	34	225		221	4	225	
гк-210	***rfo6-3***		**$H_{01, 02}$**	**54**	**9**	**1**	**64**	0,16	**54**	**10**	**64**	0,05	**63**	**1**	**64**	0,07
	rft6		**H_{03}**	**57**	**6**	**1**	**64**	4,27	**57**	**7**	**64**	*4,02*	**63**	**1**	**64**	0,07
	rft7	2016	пр.	54	7	2	63		54	9	63		61	2	63	
			$H_{01, 02}$	**54**	**9**	**1**	**64**	1,45	**54**	**10**	**64**	0,09	**63**	**1**	**64**	1,06
			H_{03}	**57**	**6**	**1**	**64**	1,33	**57**	**7**	**64**	0,73	**63**	**1**	**64**	1,06
гк-188×		2016	пр.	134	33	6	173		134	39	173		167	6	173	
гк-103	***rfo7,***		**H_{01}**	**12**	**3**	**1**	**16**	2,29	**3**	**1**	**4**	0,56	**15**	**1**	**16**	2,28
	rft5-2															

трех – трубчатые. Третья гипотеза (57 : 6 : 1) подразумевает, что для проявления стерильности необходимо, чтобы ген *rfo6-3* и один из двух других (*rft6* и *rft7*) были в рецессивной гомозиготе. В последнем случае есть небольшой избыток класса гибридов со стерильным открытым цветком.

В скрещиваниях ♀гк-208 с ♂гк-2 и 53 в F_2 также встречались стерильные растения. Все растения F_1 и F_2 ♀гк-208 с ♂гк-188, 132, 136 были фертильны.

Третий источник ЦМС – линия гк-188 (Cyt^{s3}), полученная из местного индийского образца (к-3002). Она имеет тот же фенотип и генотип (ген *pbc1*) по окраске цветка, что и гк-208.

В F_2 ♀гк-188 × ♂гк-103 наблюдали теоретическое расщепление 12 фертильных : 3 стерильных : 1 «стерильных с трубчатыми цветками» (табл. 85). Ген *rfo7* (тот же, что и у гк-176, дочерней гк-103), не мешает стерильности открытых цветков. Трубчатость контролирует ген *rft5-2*, действие которого проявляется только у гомозигот по гену *rfo7*.

Из трех типов ЦМС (Cyt^{s1}, Cyt^{s2} Cyt^{s3}) для практического использования предпочтительнее первая, послкольку выявленные аллели генов восстановления фертильности по характеру проявления можно отнести к трем типам. Первые имеют большую селекционную ценность для введения в источники ЦМС и (или) закрепители стерильности, так как, не мешая проявлению стерильности, не влияют на форму венчика (*rfo6, rfo6-2, rfo6-3, rfo7*). Вторые – определяют трубчатые стерильные цветки и могут быть как рецессивными (*rft3-2, rft3-3, rft3-6, rft3-7, rft5-2, rft6, rft7*), так и доминантными (*RFT4-3*). Эти гены нежелательны для селекции, так как снижают вероятность перекрестного опыления. Третьи (*RFO8, RFO9*) восстанавливают фертильность у гибридов со стерильной цитоплазмой и геном *rfo6*. Эти гены были получены селекционерами ВНИИМК и должны быть востребованы в гетерозисной селекции. Возможно, гены, имеющие одинаковые префиксы, аллельны, например, *rfo6-2*, *rfo6-3*, но тесты на аллелизм для них не проводили (Пороховинова, 2017а).

3.3.23. Совместное наследование генов восстановления фертильности пыльцы при ЦМС и морфологических признаков

Линии гк-204 (Cyt^{s1}, *CSB1*) и гк-53 (Cyt^{f}, *pbc3, rft3-2*) отличаются по типу цитоплазмы, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель *rft3-2* которого приводит к образованию стерильных трубчатых цветков, а также по генам окраски цветка (*pbc3*) и наличия ресничек на ложной перегородке коробочек (*CSB1*). По результатам анализа F_2 ♀гк-204 × ♂гк-53 было доказано независимое наследование генов *pbc3* с *CSB1* и *rft3-2*. Гены *rft3-2* и *CSB1* сцеплены с частотой кроссинговера 28 сМ (табл. 86). Ранее нами было доказано сцепление генов *CSB1* и *pf1* (контролирующего розовую окраску венчика) с частотой кроссинговера 35сМ (Пороховинова, 2012). В.Комсток (Comstock, 1970) обнаружил сцепление генов мужской стерильности *ms3* и розовой окраски в 28сМ. Мы предположили, что гены, имеющие сходное наследование и входящие в одну группу сцепления могут быть аллельны, поэтому ген стерильности

Таблица 86 – Расщепление F_2 ♀ гк-204 × ♂ гк-53 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы

Моногенное расщепление (3:1)

Расщ.	(Ц) откр.	(Ц) трубч.	Σ	χ^2	(Ц) гол., плоск.	(Ц) оч.св. гол. звездч.	Σ	χ^2	(Ресн) есть	(Ресн) нет	Σ	χ^2
практ.	98	26	124	**1,03**	97	27	124	**0,69**	92	32	124	**0,04**

Дигенное расщепление

	по генам *pbc1* и *rft3-6*, незав.						по генам *pbc1* и *CSB1*, незав.						по генам *rft3-2* и *CSB1*, r=28cM					
(Ц)	гол. плоск.		оч.св.гол., звездч.		Σ	χ^2	гол. плоск.		оч.св.гол., звездч.		Σ	χ^2	откр.		трубч.		Σ	χ^2
	откр.	трубч.	откр.	трубч.														
(Ресн)							есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
практ.	79	18	19	8	124		7	223	18	9	124							
теор.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**		**9**	**3**	**3**	**1**	**16**		**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	
незав.	69,8	23,3	23,3	7,8	124	**3,20**	69,8	23,3	23,3	7,8	124	**1,65**	69,8	23,3	23,3	7,8	124	***20,75***
теор.													**10,1**	**1,9**	**1,9**	**2,1**	**16**	
сцепл.													78,0	15,0	15,0	16,0	124	**1,94**

Тригенное расщепление (по генам *pbc1, CSB1* и *rft3-2*)

Расщепление / Фенотип		(Ц)	гол. плоск.				оч.св.гол., звездч.				Σ	χ^2
			откр.		трубч.		откр.		трубч.			
		(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет		
практ.			66	13	8	10	16	3	2	6	124	
теор.	незав.	частоты	**27**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1**	**64**	
		ожид.	52,3	17,4	17,4	5,8	17,4	5,8	5,8	1,9		***25,33***
	сцепл.	частоты	**30,2**	**5,8**	**5,8**	**6,2**	**10,1**	**1,9**	**1,9**	**2,1**	**64**	
		ожид.	58,5	11,3	11,3	12,0	19,5	3,8	3,8	4,0		**5,10**

* - $\chi^2_{0,05,1}$=3,84, $\chi^2_{0,05,3}$=7,81, $\chi^2_{0,05,7}$=14,07.

rft3-2 и подобные ему имеют тот же номер «3» и отличаются только добавочным индексом «-2». Действие генов *pbc3, CSB1* и *rft3-2* независимо.

Линии гк-204 (Cyt^{s1}, *CSB1*) и гк-176 (Cyt^{f}, *s1, pf1, rft3-6*) различаются по генам розовой окраски цветка (*pf1*), наличию ресничек у коробочек (*CSB1*), типом стерильной цитоплазмы гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого *rft3-6* приводит к образованию стерильных трубчатых цветков. Действие генов *pf1, CSB1* и *rft3-6* независимо. По результатам анализа F_2 ♀гк-204 × ♂гк-176 доказано сцепленное наследование трех генов *rft3-6 - pf1 - CSB1* с частотой кроссинговера 10сМ для *pf1 – rft3-6*, 28сМ для *pf1 – CSB1* и 34сМ для *rft3-6 – CSB1* (табл.87). Эта группа сцепления подтверждает гипотезу об аллельности генов *ms3, rft3-2* и *rft3-6.* Незначительные же отличия от предыдущих скрещиваний по степени сцепления могут объясняться размером выборок.

Линии гк-204 (Cyt^{s1}) и гк-159 (Cyt^{f}, *YSED1, rft3-3*) различаются по типу цитоплазмы, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого *rft3-3* приводит к образованию стерильных трубчатых цветков и гену окраски семян (*YSED1*). По результатам анализа F_2 гк-204 × гк-159 показано независимое наследование этих генов (табл. 88).

Линии гк-204 (Cyt^{s1}) и гк-368 (Cyt^{f}, f^{e}, *RFT4-3*) различаются по типу цитоплазмы, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого приводит к образованию

стерильных трубчатых цветков (*RFT4-3*) и гену окраски цветка (f^e). В расщеплении F_2 гк-204 × гк-368 выявлен существенный недостаток класса очень светло-голубых трубчатых цветков (f^e RFT4-3), приводящий также к отклонению в расщеплении по гену f^e (табл. 88). Возможно, это связано с избирательной гибелью гибридов , гомозигот по генам f^e и *RFT4-3*.

Таблица 87 – Расщепление F_2 ♀гк-204 × ♂гк-176 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы

Моногенное расщепление (3:1)

Расщ.	(Ц) откр.	(Ц) трубч.	Σ	χ^2	(Ц) гол.*	(Ц) роз.²*	Σ	χ^2	(Ресн) есть	(Ресн) нет	Σ	χ^2
практ.	44	20	64	**1,33**	48	16	64	**0,00**	50	14	64	**0,33**

Дигенное расщепление

	по генам *pf1* и *rft3-6, r=10cM*						по генам *pf1* и *CSB1, r=28cM*						по генам *rft3-6* и *CSB1, r=34cM*					
(Ц)	гол.		роз.²*		Σ	χ^2	гол.		роз.		Σ	χ^2	откр.		трубч.		Σ	χ^2
	откр.	трубч.	откр.	трубч.														
(Ресн)							есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
практ.	41	3	7	13	64		42	6	8	8	64		37	7	13	7	64	
теор.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**
незав.	36	12	12	4	64	***29,78***	36	12	12	4	64	***9,33***	36	12	12	4	64	**4,44**
теор.	**11,2**	**0,8**	**0,8**	**3,2**	**16**	**7,81**	**10,1**	**1,9**	**1,9**	**2,1**	**16**	**7,81**	**9,7**	**2,3**	**2,3**	**1,7**	**16**	**7,81**
сцепл.	45	3	3	13	64	**5,51**	40,3	7,7	7,7	8,3	64	**0,47**	39	9	9	8	64	**1,94**

Тригенное расщепление (по генам *pf1, CSB1* и *rft3-6*)

Расщепление \ Фенотип		(Ц)	гол.				роз.				Σ	χ^2
			откр.		трубч.		откр.		трубч.			
		(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет		
практ.			37	4	5	2	0	3	8	5	64	
теор.	незав.	частоты	**27**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1**	**64**	
		ожид.	27	9	9	3	9	3	3	1	64	***41,93***
	сцепл.	частоты	**37,8**	**7,1**	**2,4**	**0,6**	**1,5**	**1,6**	**6,2**	**6,7**	**64**	
		ожид.	37,8	7,1	2,4	0,6	1,5	1,6	6,2	6,7	64	**11,07**

* - (Ц) гол. плоск. или бел.звездч., ²* - (Ц) роз. или бел. плоск., $\chi^2_{0,05,1}$=3,84 $\chi^2_{0,05,3}$=7,81, $\chi^2_{0,05,7}$=14,07.

Линии гк-204 (Cyt^{s1}, *rfo6*) и гк-129 (Cyt^f, *pf-ad*) отличаются по типу цитоплазмы, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого *rfo6* приводит к образованию стерильных открытых цветков и гену окраски цветка (*pf1-ad*). По результатам анализа F_2 гк-204 × гк-129 было доказано независимое наследование этих генов (табл. 88).

Линии гк-204 (Cyt^{s1}, *rfo6*) и гк-458 (Cyt^f, *pf-ad, RFO8, RFO9*) отличаются по типу цитоплазмы, и генам восстановления фертильности пыльников (*RFO6, RFO8, RFO9*) и окраски цветка (*pf-ad*). По результатам анализа F_2 было доказано независимое наследование этих генов (табл. 88).

Линии гк-204 (Cyt^{s1}, *rfo6*) и гк-208 (Cyt^{s2}, *pbc1*) отличаются по типу стерильной цитоплазмы (Cyt^{s1}, Cyt^{s2}), гену восстановителю фертильности, альтернативное состояние которого приводит к образованию стерильных открытых цветков (*rfo6*) и гену окраски и формы цветка (*pbc1*). По результатам анализа F_2 было доказано независимое наследование этих генов (табл.88).

Линии гк-208 (Cyt^{s2}, *pbc1*) и гк-124 (Cyt^f, f^e, *rft3-7*) отличаются по гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого приводит к образованию стерильных трубчатых цветков (*rft3-7*) и генам окраски (f^e), окраски и формы цветка (*pbc1*). По результатам анализа F_2

Таблица 88 – Расщепление F_2 от скрещивания ♀гк-204 с ♂ гк-159, 368, 129, 458 и ♀гк-204 ×♀гк-208 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы

F_2 ♀гк-204 (Cyt^{s1}) × ♂ гк-159 (Cyt^{f}, *rft3-3, YSED1*)

(С)	желт.		кор.		не завязались		Σ	χ^2
(Ц) форма	откр.	трубч.	откр.	трубч	откр.	трубч.		
теор.	**9**	**3**	**3**	**1**			**16**	**7,81**
практ.	52	9	17	1	4	8	79	7,03
практ.	55	16	18	2			91	3,04

F_2 ♀гк-204 (Cyt^{s1}) × ♂ гк-368 (Cyt^{f}, *f^{e}*, *RFT4-3*)

	Дигенное расщепление						**Моногенное расщепление**							
(Ц)	гол.		оч.св.гол.		Σ	χ^2	гол.	оч.св.гол.	Σ	χ^2				
форма	трубч.	откр.	трубч.	откр.							трубч.	откр.	Σ	χ^2
теор.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**	**3**	**1**	**4**	**3,84**	**3**	**1**	**4**	**3,84**
практ.	32	14	1	3	50	*10,30*	46	4	50	*7,71*	33	17	50	2,16

F_2 ♀гк-204 (Cyt^{s1}, *rfo6*) × ♂ гк-129 (Cyt^{f}, *pf-ad*)

(Ц)	гол.		роз.		Σ	χ^2
(П)	ферт.	стер.	ферт.	стер.		
теор.	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	7,81
практ.	59	19	11	6	95	3,26

F_2 ♀гк-204 (Cyt^{s1}, *rfo6*) × ♂ гк-458 (Cyt^{f}, *pf-ad RFO8, RFO9*)

(Ц)	гол.		роз.			
(П)	ферт.	стер.	ферт.	стер.	Σ	χ^2
теор.	**171**	**21**	**57**	**7**	**256**	7,81
практ.	102	14	51	6	173	5,98

F_2 ♀гк-204 (Cyt^{s1}, *rfo6*) × ♀ гк-208 (Cyt^{s2}, *pbc1*)

направление	(Ц)	гол., плоск.		оч.св. гол., гофр.			
	(П)	ферт.	стер.	ферт.	стер.	Σ	χ^2
гк-204 ×гк-208	**теор.**	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	7,81
	практ.	73	32	18	6	129	4,64
гк-208 ×гк-204	**теор.**	**3**	**нет**	**1**	**нет**	**4**	**3,84**
	практ.	102	нет	34	нет	136	0,00

было доказано независимое наследование этих генов (табл.89).

Линии гк-208 (Cyt^{s2}, *pbc1*) и гк-221 (Cyt^{f}, *ygp1, rft6, rft7*) отличаются по двум генам восстановления фертильности, альтернативные аллели которых (*rft6, rft7*) приводят к образованию стерильных трубчатых цветков и генам хлорофильной окраски растения (*ygp1*), окраски и формы цветка (*pbc1*). По результатам анализа F2 гк-208 × гк-221 было доказано независимое наследование этих генов (табл. 89).

Линии гк-188 (Cyt^{s3}, *pbc1*) и гк-103 (Cyt^{f}, *s1, CSB1, rfo7*) отличаются по генам восстановления фертильности, альтернативная аллель которых приводит к образованию стерильных открытых (*rfo7*) или трубчатых (*rft5-2*) цветков, окраски и формы цветка (*pbc1, s1*), наличию ресничек у коробочек (*CSB1*). По результатам анализа F_2 гк-188 × гк-103 было доказано независимое наследование генов окраски, формы цветка и стерильности. Не исключено сцепление генов *rft5-2* и *CSB1* в 28сМ (табл. 90).

Гены *rfo7* и *rft5-2* обладают кумулятивным действием. Гибриды генотипа *rfo7rfo7RFT5-2-* имеют стерильные открытые цветки, а трубчатость проявляется только у дигомозигот по генам

rfo7 и *rft5*-2. Проявление генов восстановления фертильности и морфологических признаков *pbc1, s1, CSB1* независимо (табл. 90).

Таблица 89 – Расщепление F_2 от скрещивания ♀гк-208 с ♂ гк-124 и гк-221 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы

♀гк-208 (Cyt^{s2}, *pbc1*) × ♂ гк-124 (*f^{e}*, *rft3-7*)										
(Ц)	гол. или светлее, плоск.		оч.св.гол., гофр.		оч.св.гол., плоск.		бел., плоск.		Σ	χ^2
форма	откр.	трубч.	откр.	трубч.	откр.	трубч.	откр.	трубч.		
теор.	**27**	**9**	**9**	**3**	**9**	**3**	**3**	**1**	**64**	14,07
практ.	44	16	12	5	13	10	4	3	107	7,20

♀гк-208 (Cyt^{s2}, *pbc1*) × ♂ гк-221(*ygp1, rft6, rft7*)										
(Раст)	зел.				ж.-зел.				Σ	χ^2
(Ц)	гол. или светлее, плоск.		оч.св.гол., гофр.		гол. или светлее, плоск.		оч.св.гол., гофр.			
форма	откр.	трубч.	откр.	трубч.	откр.	трубч.	откр.	трубч.		
теор.	**567**	**9**	**189**	**3**	**189**	**3**	**63**	**1**	**1024**	14,07
практ.2015	130	3	39	1	32	0	20	0	225	6,90
практ.2016	34	2	13	0	11	0	3	0	63	1,06

Группа сцепления генов *rft3 - pf1 - CSB1* логична и могла быть закреплена естественным отбором. Гены, приводящие к образованию стерильных трубчатых цветков, являются нежелательными для селекции льна, потому что исключают возможность перекрестного опыления. Как правило, лен масличного направления использования имеет бахромчатость перегородок коробочек, и наличие сцепления определяющего ее гена с геном трубчатых цветков снижает образование нежелательных гибридов. Один из аллелей гена *pf1* помимо розовой окраски цветка дает желтые семена, которые часто обладают хорошими гастрономическими свойствами, поэтому образование трубчатых цветков у нежелательных, коричневосемянных гибридных форм может быть также востребовано в селекции.

Аллель гена *pf1 – d* (или *pf-ad* по нашей классификации) была одной из первых позиционирована на физической карте. С помощью пространственной аналогии с районом ДНК *Hevea* было показано, что этот ген контролирует образование флавоноид 3' гидроксилазы (F3’H) и на 61,69% идентичен аналогичному гену *TT7* у *Arabidopsis* (Sudarshan, 2013).

Открытые цветки со стерильными пыльниками дают преимущественно гибридные семена и необходимы для гетерозисной селекции масличного льна. Хорошей востребованностью здесь будут обладать признаки с доминантным генетическим контролем морфологических признаков. Так, нами отобраны желтосемянные стабильные F_6 гк-204 × гк-159, гомозиготные по генам *rfo6* и *YSED1*.

Нам не удалось окончательно объяснить недостаток гомозигот по гену светло-голубой окраски венчика (*f^{e}*) у гибридов гк-204 × гк-368. Возможно, есть проблемы и с геном светло-голубой окраски *dlb3*, сцепленным с *f^{e}*, которые встречаются в других скрещиваниях (здесь не приведены). Не находит объяснения и появление светло-голубых цветков у некоторых гибридов с гк-204, иногда только в прямом направлении скрещивания.

Таблица 90 – Расщепление F_2 ♀гк-188 (Cyt ^{s3}, *pbc3*) × ♂ гк-103 (*s1, CSB1, rfo7*) по морфологическим признакам и стерильности пыльцы

Моногенное расщепление (3:1)

Расщ.	(Ц) не бел.	(Ц) бел.	Σ	χ^2	(Ц) гол.	(Ц) оч. св. гол.	Σ	χ^2	(Ц) ферт.	(Ц) стер.	Σ	χ^2	(Ресн) есть	(Ресн) нет	Σ	χ^2
практ.	134	39	173	0,56	102	32	134	0,09	134	39	173	0,56	124	49	173	1,02

Дигенное расщепление

(Ц)	гол. плоск.	оч.св.гол. гофр.	бел. звездч.	Σ	χ^2	откр. ферт	откр. стер.	трубч. стер.	Σ	χ^2	ферт.	ферт.	стер.	стер.	Σ	χ^2
(Ресн)											есть	нет	есть	нет		
практ.	102	32	39	173	0,65	134	33	6	173	2,29	100	34	24	15	173	3,97
теор.	**9**	**3**	**4**	**16**	**5,99**	**12**	**3**	**1**	**16**	**5,99**	**9**	**3**	**3**	**1**	**16**	**7,81**

Тригенное расщепление

(Ц)	гол.		оч.св.гол.		бел.		Σ	χ^2	откр.		трубч.		Σ	χ^2	гол.		оч.св. гол.		бел.		Σ	χ^2
	ферт.	стер.	ферт.	стер.	ферт.	стер.																
(Ресн)									есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет	есть	нет		
практ.	84	18	25	7	25	14	173		124	43	0	6	173		73	29	23	9	28	11	173	
теор.	**27**	**9**	**9**	**3**	**12**	**4**	**64**	**11,07**	**45**	**15**	**3**	**1**	**64**	**7,81**	**27**	**9**	**9**	**3**	**12**	**4**	**64**	**11,07**
50сМ[1]	73,0	24,3	24,3	8,1	32,4	10,8	173	6,12	121,6	40,5	8,1	2,7	173	*12,31*	73,0	24,3	24,3	8,1	32,4	10,8	173	1,68
теор.									**46,1**	**13,9**	**1,9**	**2,1**	**64**	5,94								
28сМ									124,6	37,6	5,1	5,7	173									
теор.									**45,7**	**14,3**	**2,3**	**1,7**	**64**									
34сМ									123,5	38,7	6,2	4,6	173	7,14								

Четырехгенное расщепление (по генам *s1, pbc1, CSB1* и *rfo7*)

(Ц)	гол., плоск.				оч.св.гол., гофр..				бел., звездч.				Σ	χ^2
	ферт.		стер.		ферт.		стер.		ферт.		стер.			
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет		
практ.	61	23	12	6	19	6	4	3	20	5	8	6	173	11,29
теор.	**81**	**27**	**27**	**9**	**27**	**9**	**9**	**3**	**36**	**12**	**12**	**4**	**256**	**19,68**

Пятигенное расщепление (по генам *s1, pbc1, CSB1, rfo7* и *rft5-2*)

(Ц)	гол., плоск.				оч.св.гол., гофр..				бел., звездч.				Σ	χ^2
	откр.		трубч.		откр.		трубч.		откр.		трубч.			
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет		
практ.	73	26	0	3	23	9	0	0	28	8	0	3	173	
теор.	**405**	**135**	**27**	**9**	**135**	**45**	**9**	**3**	**180**	**60**	**12**	**4**	**1024**	**19,68**
50сМ	68,4	22,8	4,6	1,5	22,8	7,6	1,5	0,5	30,4	10,1	2,0	0,7	173	*19,70*
теор.	**414,9**	**125,1**	**17,1**	**18,9**	**138,3**	**41,7**	**5,7**	**6,3**	**184,4**	**55,6**	**7,6**	**8,4**	**1024**	
28сМ	70,1	21,1	2,9	3,2	23,4	7,0	1,0	1,1	31,2	9,4	1,3	1,4		10,29
теор.	**411,3**	**128,7**	**20,7**	**15,3**	**137,1**	**42,9**	**6,9**	**5,1**	**182,8**	**57,2**	**9,2**	**6,8**	**1024**	
34сМ	69,5	21,7	3,5	2,6	23,2	7,2	1,2	0,9	30,9	9,7	1,6	1,1		12,12

[1] – сцепление (сМ), расщепление и частоты при теоретическом расщеплении, $\chi^2_{практ.}$

В результате проведенных исследований проанализированы три системы ЦМС, идентифицировано 14 генов восстановителей фертильности (Пороховинова 2017а, 2017б). Несмотря на то, что гетерозисная селекция льна в ближайшее время не будет иметь экономической перспективы, ввиду отсутствия у него инбредной депрессии и проявлений гибридной силы у F_1, изучение различных систем ЦМС и восстановления фертильности поможет раскрыть механизмы работы системы репродукции льна. Сравнение этих систем с аналогичными у других растений поможет раскрыть пути эволюции подобных систем размножения в растительном мире.

3.3.24. Заключение

Всего в 216 скрещиваниях (между 73 линиями) было проанализировано наследование 41 гена, из которых 8 имело множественный аллелизм. Из 30 описанных в литературе генов нами не было изучено только 4. Созданы линии, но не определен генетический контроль у двух признаков – ослабление окраски центра лепестка и белые тычиночные нити (прилож.1).

Проведены тесты на аллелизм между генами линий нашей коллекции и генами линий из других коллекций, имеющими сходные фенотипы. Доказана аллельность следующих генов: *s1* (гк-103, 136, 176, 158, 287, 392, 448) и p^{b1}, *b1* (гк-67), *s1-2* (гк-137); *sfbs1* (гк-132, 176, 185, 391, 392, 396), f^{an} (гк-156) и *б/н. =sfbs1-2* (гк-277); *pbc1* (гк-188, 208) и *pbc1-2* (гк-288, 293); *wf1* (гк-40, 109, 128), n^{c}=*wf-nc* (гк-145) и *x =wf-x* (гк-280); *dlb3* (гк-32, 210, 287), *dlb3-2* (гк-172), *dlb3-3* (гк-95), *dlb3-5* (гк-277, 278, к-7822), *dlb3-7* (гк-57), *dlb3-10* (гк-448), и *e = dlb3-e* (гк-119, 199); *ora2* (гк-1) и *б/н.* (гк-278); *pf1* (гк-141, 176, 255), a^{d} =*pf-ad* (гк-129, 143, 458), *d=pf-d* (гк-432) и *б/н1* (гк-273, 275); *rpf1* (гк-141), l^{r} (гк-143), *RPF1* (гк-2), L^{r} (гк-129, 458) и *б/н.* (гк-275); *sfc1* (гк-121, 255) и *б/н.* (гк-273); *sfc3-2* (гк-173, 375) и n^{f} =*sfc3* (гк-122, 123); *sfc6* (гк-292) и *sfc6-2* (гк-430); *YSED1 = Y1* (гк-159), *б/н.* (гк-391), *YSED18* (гк-390). Линия с геном f^{e} получена из коллекции Ф. Плонка (p^{b1}, f^{an}, n^{c}, a^{d}, L^{r}, n^{f}, f^{e} − Plonka, 1956, 1971, *b1*, *e* –Tammes, 1928, *x, б/н.*×5 – Лях и др., 2000, 2003, *YSED18* – Rowland, Willen, 1998).

В генетической коллекции ВИР есть линии с сиреневыми лепестками, но они не несут ген розовой окраски, следовательно, контролирующие их гены не аналогичны генам L^{m} и dl^{m}, модификаторам розовой окраски.

Коллекция ВИР также внесла вклад в изучение биологического разнообразия льна. Впервые описано шесть генов: *ora1* − обусловливает светло-оранжевые пыльники и желтую крапчатость у красно-коричневых семян, *SPS1* – ингибирует ее. Ген *svf1* делает звездчатыми фиолетовые цветки генотипа *sfc2*. Доминантный ген *FP1* контролирует продольную складчатость лепестков, а ген *sgh1* определяет зеленую окраску гипокотиля, полудоминантный ген *dw1* обуславливает истинную карликовость.

Выявлено 11 пар сцепленных генов, образующих 4 группы сцепления (рис. 31). В первую входят гены светло-голубой окраски венчика *dlb4*, *dlb3*, *wf1*, f^{e} и ген продольной складки лепестка *FP1*. Вторую – образуют рецессивный ген желтосемянности *ysed2* и ген синей окраски *sfc6* с частотой кроссинговера 9сМ. Еще один ген синей окраски не так тесно сцеплен с геном *ysed2*, но возможно, это следствие наличия в анализируемом расщеплении других генов, модифицирующих синюю окраску. Третью группу сцепления образует ген фиолетовой окраски венчика *sfc1* и ген карликовости *dw1* с частотой кроссинговера 21сМ. В четвертую группу входят восстановитель фертильности *rft3-6*, ген розовой окраски венчика – *pf1* и наличия ресничек на ложной перегородке коробочки *CSB1* с частотами кроссинговера 10, 28 и 34 сМ соответственно.

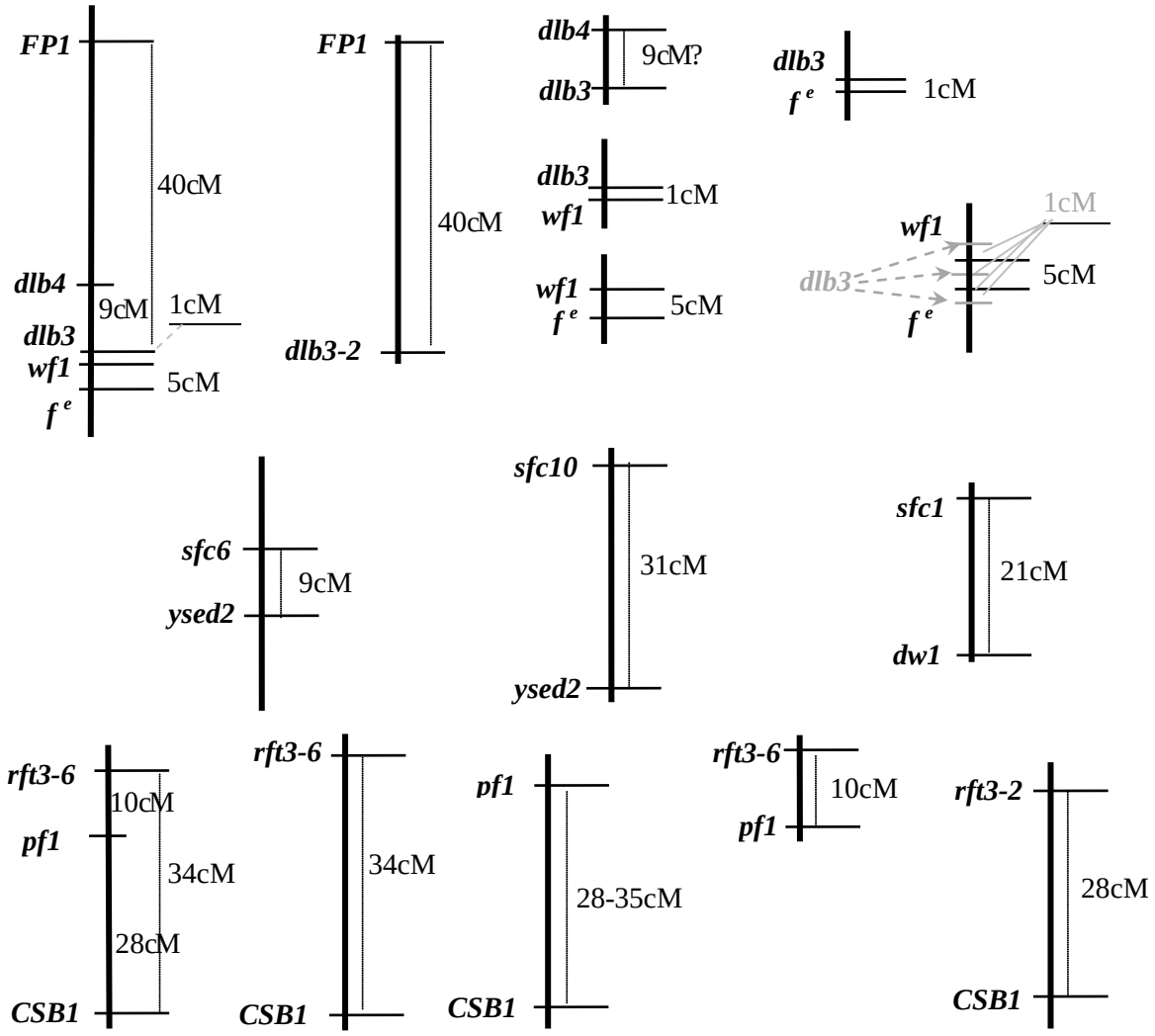


Рисунок 31 – Группы сцепления льна по результатам классического генетического анализа.

Нами предложена схема взаимодействия генов окраски и формы различных частей растения льна (рис. 32). Она состоит из 6 групп и 5 отдельных генов. Центральное место в ней занимает группа основных генов и генов ослабителей окраски цветка (рис. 33). Всех их, кроме четырех, можно расположить линейно по отношению друг к другу в ряду проявления фенотипа. Однако последовательность функционирования генов *s1*, *wf1*, *pf1* и f^e изменяется в процессе формирования различных признаков. Так, по окраске цветка они будут располагаться следующим образом: $s1>wf1\geq pf1\geq f^e$, по его деформации $pf1=wf1>s1>f^e$, по окраске семян $pf1>s1>f^e>wf1$.

Вторая группа генов действует в семенах. Она также интересна в связи с тем, что обычно гены с плейотропным эффектом на несколько признаков доминируют над органоспецифическими, однако ген *YSED1* подавляет только пигментацию семян, вызванную любым из других генов. Гены *ysed2* и *rs1* подавляют пигментацию, вызванную генами f^e и *ora1*. Ген *yspf1* – специфичный ингибитор окраски, который проявляется только вместе с геном *pf-ad,* находящемся в начале пути формирования фенотипа (рис. 28, 32).

Третья группа состоит из генов, контролирующих окраску пыльников. Они, за исключением гена *ora1*, работают в конце пути формирования окраски цветка независимо от других генов (рис. 29, 32).

Четвертая группа содержит гены восстановители фертильности при ЦМС и их альтернативные аллели, как правило, меняют окраску тычиночных нитей и пыльников, а гены / аллели *rft* делают трубчатыми цветки, подавляя деформацию лепестков (рис. 32).

Пятая группа генов усиливает окраску венчика (рис. 27, 32), она находится в конце биосинтеза пигментов лепестков и ее гены либо полностью ингибируются генами из первой группы, либо кумулятивно взаимодействуют с ними.

Шестая группа генов независима от всех других генов, так как контролирует биосинтез хлорофиллов (рис. 30, 32).

Гены *cs1* и *dw1* действуют независимо от других, так как меняют форму стебля. Ген *CSB1* независим от других, так как работает только в ложных перегородках коробочек, контролируя там образование ресничек (рис. 32). Ген *sgh1* ингибирует окраску гипокотиля и действует короткое время сразу после всходов, он взаимодействует с другими генами, контролирующими эту окраску (*s1=sfbs1 > pbc3~ f*^{e}*> sgh1*). Доминантный ген *FP1* делает складчатыми лепестки. Его взаимодействие с другими генами плохо изучено, поэтому он расположен отдельно (рис. 32).

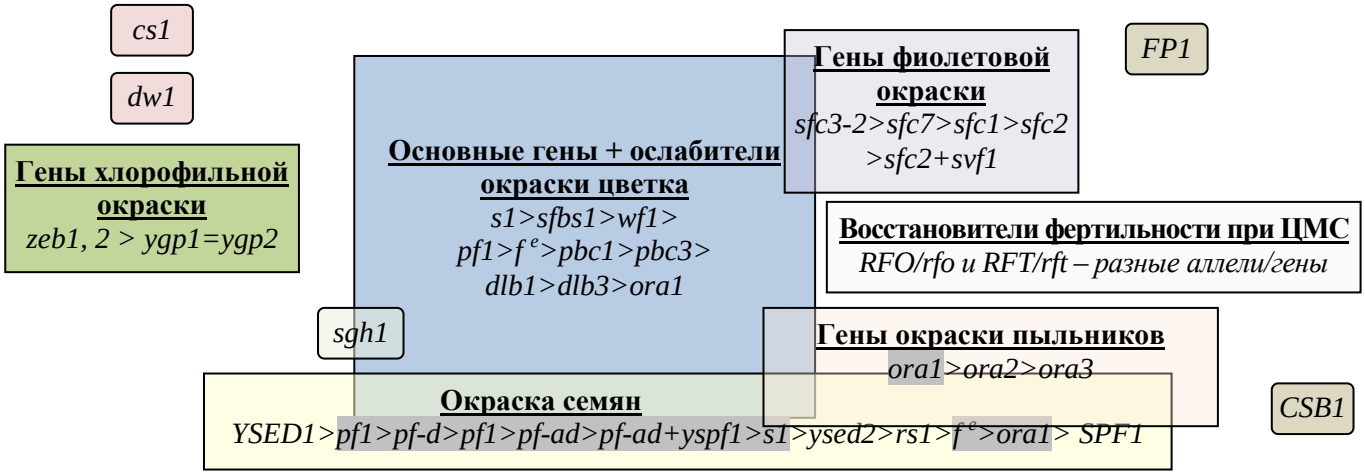


Рисунок 32 – Схема взаимодействия генов окраски и формы различных частей растения льна. Блоки прямоугольной формы – группы генов, скругленной формы – одиночные гены. Если блоки перекрываются, то гены взаимодействуют между собой, если нет – то пути формирования признаков не пересекаются, т.е. независимы.

Таким образом, генетическая коллекция ВИР содержит линии с практически всеми известными мутациями генов морфологических признаков. Для большинства генов имеются по нескольку линий независимого происхождения, несущих мутантные аллели, в том числе и из других генколлекций. Как один из результатов генанализа получены линии, гомозиготные по нескольким генам морфологических признаков. Это биологическое разнообразие должно помочь при насыщении «Менделевскими» генами молекулярно-генетических карт.

Для большинства генов построена схема взаимодействия друг с другом, что в дальнейшем облегчит определение как места (органа, ткани) работы, так и биохимического продукта каждого из них (Пороховинова, 1999, 2000, 2001, 2002, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 1999, 2000, 2005; Пороховинова и др., 2013, 2014, 2016, 2017; Пороховинова, Кутузова, 2010).

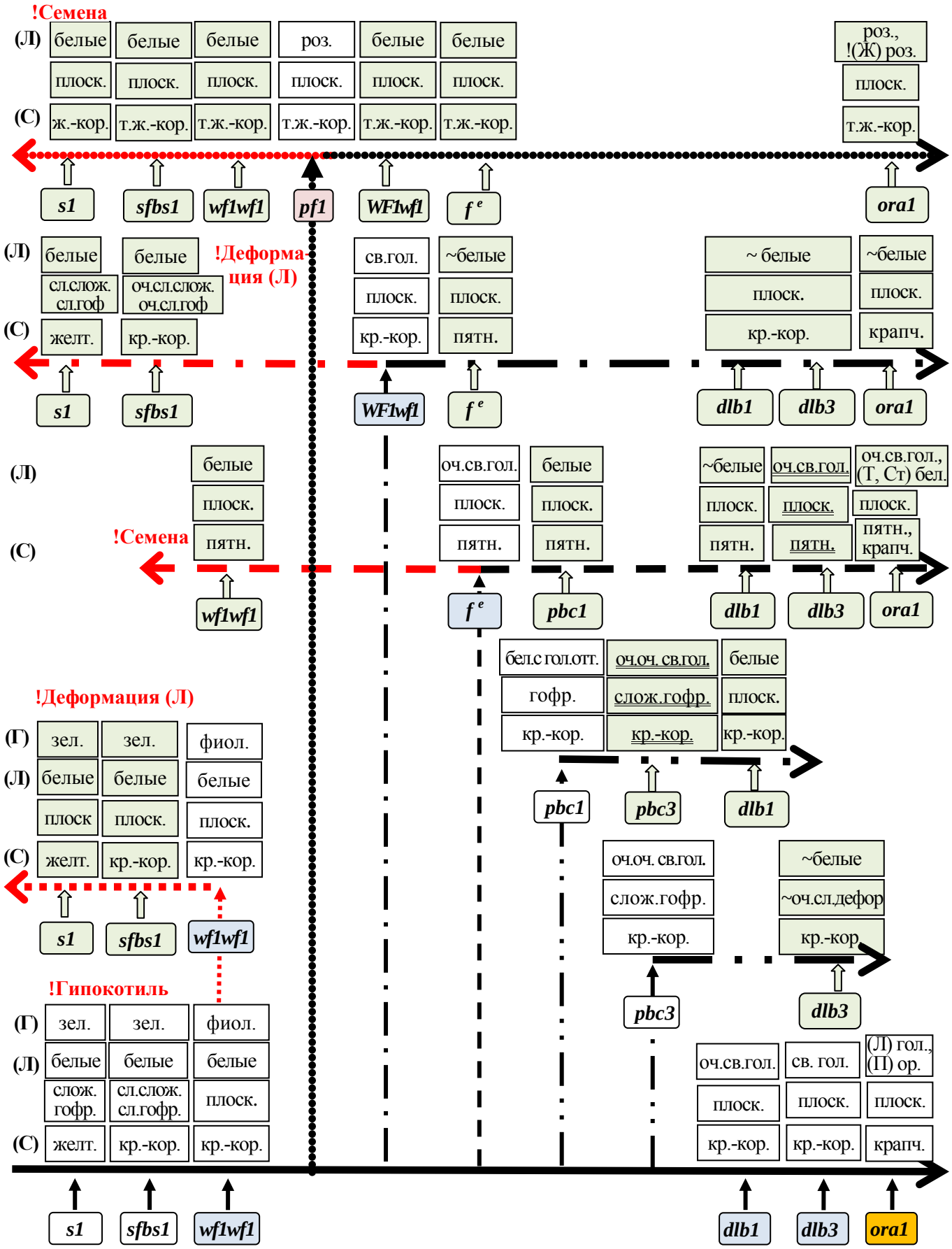


Рисунок 33 – Последовательность действия генов, контролирующих окраску и форму цветка и семян
. ▬ – путь формирования фенотипа → – действие гена, ⇨ - совместное действие генов. ! – нарушение прямого пути формирования фенотипа.

3.4. Изучение линий генетической коллекции льна по устойчивости к ржавчине (*Melampsora lini* (Pers.), Lev.)

Ржавчина льна – высокоспециализированный паразит, он быстро эволюционирует и преодолевает эффективные гены устойчивости, к тому же области возделывания льна отличаются расовым составом ржавчины (Кутузова, 2014, Кутузова и др., 2015). Так, в генетической коллекции ВИР имеются линии практически со всеми известными аллелями, но устойчивость, контролируемая большинством из них, уже преодолена патогеном в США. На территории Северо-Запада России эффективны *K, L_4, L_6, L_{10}, M, M_3, M_4, N, N_1, P, P_3,* и *Q* гены устойчивости (Кутузова, 2005). Поэтому перед создателями / составителями генетической коллекции стоит задача поиска устойчивых форм с отсутствием в их родословной современных сортов и известных линий-дифференциаторов, т.е. источников устойчивости на новой генетической основе.

3.4.1. Изучение линий льна, контрастных по морфологическим признакам и устойчивости к ржавчине

Генетическая коллекция первоначально созданных Г. Флором линий-дифференциаторов устойчивости к расам ржавчины является примером идеального применения маркерных признаков для нужд генетики. В ней помимо широчайшего разнообразия по аллелям R-генов, представлен и колоссальный полиморфизм по генам морфологических признаков (МП). Это обусловило ее сохранность и дальнейшее развитие, так как защитило от засорения в случае перекрестного опыления, при обмолоте или естественном отборе, вызванном восприимчивостью к ржавчине. Дальнейшим развитием этого направления мог стать поиск сцепления R-генов с генами МП, что облегчит работу селекционеров. Еще одним направлением может стать поиск плейотропного эффекта генов МП на устойчивость к ржавчине, которая может обуславливаться не R-генами а, например, конститутивной (механической или биохимической) защитой от патогена, или поиск линий с горизонтальной устойчивостью, практически непреодолимой для патогена.

Для решения этих задач нами было проведено изучение линий генетической коллекции льна по устойчивости к ржавчине (табл. 91). Установлено, что из 267 исследованных линий 117 – полностью устойчивы к ржавчине, а 150 – восприимчивы в той или иной степени. Полное развитие болезни (100%) наблюдали у 106 линий (рис. 34). Во всех классах по МП встречались как полностью устойчивые, так и восприимчивые в разной степени к патогену линии.

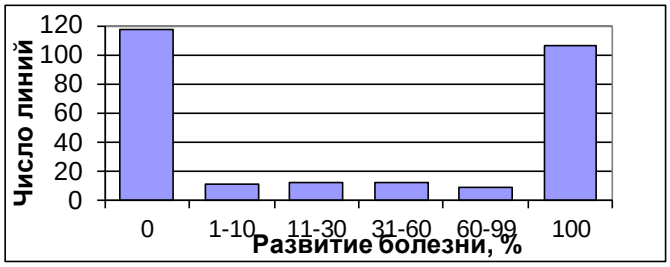


Рисунок 34 – Распределение линий генетической коллекции льна по устойчивости к ржавчине

Таблица 91 – Характеристика линий генетической коллекции льна по устойчивости к ржавчине

Фено-тип	Устойчивые		Восприимчивые		
	Линия	Родословная, генотип	Линия	Родословная, генотип	Рб,%
1	2	3	4	5	6
Линии с деформированными лепестками					
Венчик белый, пыль-ники желтые, семена разных оттен-ков желто-го	гк-8	л-1 из к-255 (Россия, Тверская обл.), *s1*	гк-158	л-1 из к-7413 (Уругвай × 1288/12,Россия), *s1*	4,2
	гк-448	л-1 из к-3730 (Зап.Китай), *s1,CSB1*	гк-103	л-4 из к-5896 (Lin N 225,Нидерланды),*s1,csb1*	4,5
	гк-137	л-1 из к-6645 (Modzuron, Чехословакия) , *s1-2, CSB1*	гк-136	л-1 из к-6634(Mermilloid, Чехословакия),*s1,csb1*	48,8
			гк-384	л-1 из к-6146(Ottawa 770D,Канада),*s1?,csb1?*	55,8
	гк-421	л-1 из к-7643 (Хесан, Корея), *CSB1?*	гк-451	л-1 из к-4039 (Tammes crimped, Нидерланды), *b1?=s1?, csb1?*	100
	гк-391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия), *sfbs1, YSED1, CSB1*	гк-67	л-2 из к-4035 (Ottawa 770B, Канада), *b1=s1, L*	100
	гк-420	л-5 из и-601679 (Eyre, Австралия), *sfbs1, YSED1, CSB1*	гк-338	л-1 из (гк-65 × гк-136), *s1, ora1, csb1*	100
			гк-349	л-2 из (гк-121 × гк-136), *s1, sfc1, rs1, csb1*	100
	гк-444	л-1 из (гк-103 × гк-132), *s1, sfbs1, csb1*	гк-350	л-2 из (гк-136 × гк-65), *ora1, s1, csb1*	100
	гк-392	л-1 из (гк-132 × гк-103), *s1, sfbs1, csb1*	гк-287	л-2 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды, примесь), *s1, dlb3*	100
			гк-308	л-1 из к-5677 (Канада), *s1?*	100
			гк-361	л-1 из к-5924 (Украина, Дрогобыч),*s1?, csb1?*	100
			гк-290	л-1 из к-6255 (Canadien green seed, Канада), *s1?*	100
			гк-385	л-1 из к-6967 (Dillman, США), *b1=s1, CSB1?*	100
			гк-441	л-4 из и-601679 (Eyre, Австралия), *sfbs1, YSED1, CSB1*	100
Венчик белый, пыльн. желтые, семена красно-коричн.	гк-396	л-1-1 из и-605311 (Agt1393/02 (Чехия, Шумперк), *sfbs1, cs1, csb1*	гк-428	л-1 из и-606138 (М12 мутант с.Циан, УкрНИИМК), *sfbs1, CSB1?*	38,4
	гк-185	л-1 из к-2601 (Португалия),*sfbs1,CSB1?*	гк-329	л-1 из к-4580 (Украина), *sfbs1?, csb1?*	100
	гк-132	л-1 из к-6608 (Currong, Австралия, примесь), *sfbs1, CSB1*	гк-306	л-2 из к-4580 (Украина), *sfbs1?, csb1?*	100
	гк-156	л-1-2 из к-7130 (Rabat l2, Марокко), *sfbs1*			
Венчик разных оттен-ков светло-голубо-го цвета	гк-188	л-3 из к-3002 (Индия), *pbc1, CSB1*	гк-56	л-4 из к-2417 (Индия)	5,0
	гк-285	л-1 из к-3263 (Индия)	гк-293	л-1 из к-6756 ("Жасмин", Индия) *pbc1-2, csb1*	12,0
	гк-449	л-3 из к-3730 (Зап. Китай), *CSB1*	гк-201	л-1 из к-7022 (Пакистан)	20,8
	гк-288	л-5 из к-4717 ("Жасмин", Узбекистан), *pbc1-2, CSB1*	гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Беларусь), *pbc3, csb1*	63,9
	гк-309	л-1 из к-5847 (Россия, КОС) , *CSB1?*	гк-376	л-2 из к-270(Саратовская обл.,Россия),*CSB1?*	100
	гк-331	л-8 из к-6148 (Крупносемянный,Р-9, Россия, Ленинградская обл.),*CSB1?*	гк-358	л-1 из к-2417 (Индия)	100
			гк-184	л-1 из к-2420 (Индия)	100
	гк-120	л-3-1 из к-6210 (N.P.(RR)38, "Жасмин", Индия)	гк-380	л-2 из к-2420 (Индия)	100
			гк-n	л-1 из к-4717 (Узбекистан), *pbc1-2, CSB1?*	100
	гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия), *dlb3-2, FP1*	гк-433	л-1 из к-6615 (NP 124, Индия), *csb1?*	100
	гк-208	л-1 из к-7947 (Pale blue crimped, США), *pbc1, L_3, csb1*			
Венчик голубой или синий	гк-412	л-3-4 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк), *cs1, CSB1?*	гк-409	л-3-2 из и-605311 (Agt1393/02, Чехия, Шумперк), *cs1, CSB1?*	100
	гк-151	л-2 из к-7003 (Polk, Венесуэла), *N_1*			
	гк-174	л-1 из и-549589 (Швеция), *sfc5*			
Венчик фиоле-товый	гк-102	л-1-1 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия), *sfc2, CSB1?*	гк-100	л-1-2-1-2 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия, соматическая мутация), *sfc2, svf1, csb1*	100
	гк-101	л-1-1-8 из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия), *sfc2, CSB1?*	гк-422	л-1 из (гк-100 × гк-121), *sfc2,svf1,rs1, csb1*	100
			гк-416	л-2 из (гк-100 × гк-121), *sfc2,svf1 rs1, csb1*	100
			гк-417	л-3 из (гк-121 ×гк-100), (ВИР), *sfc2,svf1, rs1,csb1*	100
			гк-187	л-2 из к-3002 (Индия)	100
Венчик фиолет.,	гк-138	л-1-1 из к-6712 (*L.crepitans*, 1-33, Чехословакия)	гк-97	л-1 из к-5697 (*L.angustifolium pv.prostata*, Чехия)	0,7

Продолжение таблицы 91

1	2	3	4	5	6
дикие	гк-324	л-1 из и-528462 (*L.hispanicum*, Швейцария)	гк-162	л-1-1-1-2 из к-7689 (*L.crepitans*, Германия)	61,5
виды,	гк-388	л-1 из и-562343 (*L.strictum*,	гк-171	л-2-1 из к-7769 (Astorga, *L.crepitans*, Чехия)	100
примит.		Португалия), *csb1?*			
формы	гк-209	л-2 из и-562348 (*L.crepitans*, Португалия)			
Линии с плоскими лепестками					
Венчик	гк-40	л-1-2 из к-867 (Вотский кряж,	гк-190	л-1 из к-4027 (Tammes white,	1,4
		Россия), *wf1*		Нидерланды), *wf1?*	
белый,	гк-305	л-2 из к-4037 (Ecru olive seed,	гк-302	л-1 из к-1288 (Афганистан), *wf1?, CSB1?*	12,5
пыль-		Канада, примесь), *wf1?*	гк-144	л-2 из к-6935 (Wiera l2, Нидерланды), n^c=*wf1*	22,4
ники	гк-128	л-7-1 к-6307 (Victory A, США), *wf1*, M_4	гк-408	л-1 из к-7754 (Sargamagvu, Венгрия), *wf1?,csb1?*	47,7
голу-	гк-135	л-1 из к-6626 (Fibra, Нидерланды), n^c=*wf1*	гк-96	л-1 из к-5691 (Fibrifora fl.poenileis,	63,9
бые	гк-294	л-1 из к-7132 (Марокко), *wf1?*		Венгрия), *wf1?*	
	гк-386	л-2 из к-7754 (Sargamagvu,	гк-102	л-3-2 из к-6099 (Mocovi M.A.G.,	100
		Венгрия), *wf1?, csb1?*		Аргентина), *wf1, CSB1*	
	гк-431	л-1 и-606142 (Л2, УкрНИИМК), *x=wf1,csb1?*	гк-145	л-2 из к-6936 (Hera, Нидерланды), n^c=*wf1*	100
	гк-343	л-2 из (гк-109×гк-121), *wf1, sfc1, rs1, csb1*			
	гк-348	л-1 из (гк-121 × гк-109) *wf1, sfc1, rs1*			
	гк-443	л-1 из (гк-124 × гк-109), *wf1, f^e, dlb4, CSB1*			
Венчик	гк-328	л-4 из к-4043 (Deep Pink,	гк-450	л-1 из к-4033 (Tammes yellow seed,	100
белый,		Нидерланды, примесь), *csb1?*		Нидерланды), *csb1?*	
пыль-	гк-455	л-1 из к-6417 (Aranylen, Венгрия),	гк-202	л-2 из к-7022 (Пакистан)	100
ники		*CSB1?*	гк-374	л-2 из (гк-65 × гк-109), *wf1, ora1, csb1*	100
светло-	гк-345	л-1 из (гк-109 × гк-141), *pf1,wf1, CSB1*	гк-370	л-3 из (гк-109 × гк-65), *wf1, ora1, csb1*	100
оран-			гк-344	л-2 из (гк-109 × гк-136), *s1, wf1, csb1*	100
жевые			гк-176	л-1 из (гк-141 × гк-103), *s1, pf1, csb1*	100
			гк-357	л-2 из (гк-141 × гк-109), *pf1, wf1, CSB1*	100
Венчик	гк-299	л-2 из к-300 (Франция), *CSB1?*	гк-198	л-2 из к-6855 (Tammes E, Нидерланды),	7,1
различ-	гк-326	л-3 из к-435 (Бухара), *CSB1?*		*e=dlb3-e, CSB1*	
ных	гк-32	л-2-1 из к-716 (Псковский кряж,	гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, хлорофильный	7,4
оттен-		Россия), *dlb3, csb1*, 1 *R*-ген,		мутант, ЛитНИИЗ), *ygp1, dlb3, csb1*	
ков	гк-300	л-1 из к-1013 (Россия, Приморский	гк-310	л-1 из к-6068 (Узбекистан), *CSB1?*	8,1
светло-		край), *CSB1?*	гк-193	л-2 из к-4717 (Узбекистан)	30,0
голубо-	гк-283	л-4 из к-1100 (Абиссиния), *csb1?*	гк-427	л-1 из и-606137 (Циан, УкрНИИМК), *CSB1?*	39,2
го	гк-57	л-1-2 из к-2499 (Harrar, Абиссиния)	гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния), *sfc10, dlb9,*	100
цвета,	гк-191	л-1 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды)		*ysed2, CSB1*	
пыль-	гк-383	л-1 из к-4791 (Неизвестно), *CSB1?*	гк-381	л-2 из (гк-1 × гк-2), *dlb1, csb1*	100
ники	гк-362	л-2 из к-6678 (Steppenlein,	гк-403	л-1 из к-4016 (Pale blue, Нидерланды), *CSB1?*	100
голу-		Германия), *f^e?,CSB1?*	гк-72	л-1 из к-4225 (ч.л.2970 (Псковский 2970),	100
бые	гк-199	л-3 из к-6855 (Tammes E,		Россия), *csb1?*	
или		Нидерланды), *e=dlb3-e, ora3, CSB1*	гк-95	л-3-1 из к-5642 (var.floribibis roseces,	100
серые	гк-206	л-1 из к-7095 (IBM 10-1-1 Rg 247 l6,		Неизвестно), *dlb3-3*	
		Аргентина)	гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев.	100
	гк-336	л-5 из к-7125 (Lin de grosses graines,		Ирландия), *f^e, dlb4, CSB1*	
		Франция), *csb1?*	гк-333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, ФРГ), *f^e, csb1?*	100
	гк-296	л-1 из к-7951 (Cortland, Австралия), M_5	гк-445	л-5 из и-0140701 (Светоч ДМС 0,0016%,	100
	гк-297	л-1 из и-558127 (Commune di Fracia,		Россия, МоВИР), *CSB1?*	
		Германия)	гк-414	л-1 из (гк-72 × гк-124), *f^e, dlb1, csb1*	100
Венчик	гк-177	л-1 из к-173 (Саратовская обл.,	гк-429	л-1 из и-606139 (М23, мутант с. Циан,	47,7
различ-		Россия), *csb1?*		УкрНИИМК), *б/н=dlb3-5, б/н =ora2, CSB1*	
ных	гк-327	л-1 из к-3528 (Шатиловский,	гк-1	л-1 из к-30 (сел. Альтгаузена, Россия,	100
оттен-		Россия), *CSB1?*		примесь), *dlb1, ora2, csb1*	
ков	гк-304	л-1 из к-4019 (Tammes pale blue,	гк-68	л-1 из к-4044 (Нидерланды)	100
светло-		Нидерланды), *CSB1?*	гк-321	л-2 гибрид КОС 1408/96 (Россия, КОС)	
голубо-	гк-194	л-1 из к-6017 (Buck 114, Аргентина)	гк-n	л-3 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*	100
го	гк-119	л-2-3 из к-6210 (N.P.(RR)38,	гк-n	л-7 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*	100
цвета,		Индия), *dlb3-e, ora3*	гк-368	л-1 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*	100

Продолжение таблицы 91

1	2	3	4	5	6
пыль-	гк-205	л-1 из к-7093 (DC-1-156, Франция)	гк-369	л-2 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^{e}, csb1*	100
ники	гк-315	л-1 из к-7126 (Lin de Safi Vilmorin,	гк-371	л-4 из (гк-124 × гк-65), *ora1, f^{e}, csb1*	100
светло-		Франция), *CSB1?*			
оран-	гк-434	л-1-1 из к-7779 (Источник ЦМС,			
жевые		Россия, ВНИИМК), *CMS?, CSB1?*			
	гк-413	л-1 из (гк-119×гк-1),*dlb1,dlb3,ora2,CSB1?*			
Цветок	гк-38	л-2-1-1 из к-834 (Россия,	к-6807	Оршанский 2, *csb1?*	3,3
и		Владимирская обл.)	гк-153	л-1 из к-7016 (Azur, Бельгия)	45,3
семена	гк-125	л-5-1 из к-6296 (Koto, США), L_9, *csb1?*	гк-2	л-1 из к-48 (сел.Альтгаузена,	100
«дикого	гк-316	л-1 из к-7127 (Lin de Grosses graines		Ленинградская обл., Россия), *RPF1,csb1*	
типа»		Vilmorin, Франция), *CSB1?*	гк-325	л-1-1 из к-435 (Бухара), *CSB1?*	100
окраски			гк-15	л-1 из к-512 (местный, Россия, Северо-	100
				Двинск), *csb1?*	
			гк-23	л-1 из к-562 (Псковский кряж, Россия,	100
				Череповецкая губ.), *csb1?*	
			гк-79	л-1-2 из к-5408 (Печерский кряж,Россия), *csb1?*	100
			гк-91	л-1 из к-5522 (Палкинский кряж, Россия), *csb1?*	100
			гк-154	л-2 из к-7017 (Crista, Бельгия)	100
			гк-394	л-3 из и-595808 (Linola, Канада, примесь),*csb1?*	100
Венчик	гк-179	л-1 из к-300 (Франция), *CSB1?*	гк-410	л-3-3-1 из и-605311 (Agt1393/02 (Чехия,	17,2
голубой	гк-418	л-1 из к-1184 (Индия), *CSB1?*		Шумперк), *cs1, csb1?*	
ослабле-	гк-359	л-1 из к-4037 (Ecru olive seed,	гк-108	л-1 из к-6028(Solido Blaumbloei,Нидерланды)	25,0
ние		Канада), *csb1?*	гк-366	л-2 из к-8029 (Румыния), *CSB1?*	92,7
окрас-	гк-115	л-1 из к-6148 (Крупносемянный,	гк-54	л-5 из к-1507 (местный, Россия, Вятская	100
ки		Р-9, Россия, Ленинградская обл.)		губ.), *waf1, CSB1?*	
тычи-	гк-150	л-4-1 из к-7002 (Clay, Венесуэла), *K*	гк-82	л-2 из к-5503 (Ирак)	100
ночных	гк-155	л-2-1 из к-7130 (Rabat l 2, Марокко)	гк-197	л-1 из к-6381 (Франция)	100
нитей и	гк-160	л-2-1 из к-7659 (Bionda, Германия), *csb1?*	гк-130	л-1 из к-6577 (Medra, Чехословкия), *csb1?*	100
(или)	гк-387	л-8 из и-099849 (Колхидский 1,	гк-334	л-2 из к-7015 (Тунис), *csb1?*	100
столби-		Грузия)	гк-298	л-1 из гибрида 1400/96 (Россия, КОС)	100
ков			гк-393	л-2 из и-595808 (Linola, Канада, примесь),*CSB1*	100
Венчик	гк-454	л-1 из к-5694 (Италия), *csb1?*	гк-257	л-1 из к-6968 (Vitagold, Германия),	1,5
голубой	гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия),		*YSED1?, CSB1?*	
семена		*YSED1, CSB1*	гк-395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия),	10,9
желтые	гк-499	л-1 из (гк-2 × гк-159), *YSED1, csb1*		*YSED1, CSB1*	
или			гк-406	л-4 из к-6699 (Афганистан), *csb1?*	100
светло-			гк-390	л-1 из и-595808 (Linola, Канада,	100
корич-				примесь), *YSED18=YSED1, CSB1*	
невые			гк-322	л-5 из (гк-121 × гк-2), *rs1, csb1*	100
Венчик	гк-181	л-1 из к-1173 (Армения), *csb1?*	гк-65	л-3 из к-3178 (местный, Россия, Тверская	100
голубой	гк-286	л-1 из к-4041 (Нидерланды)		губ.), *ora1, SPS1, csb1*	
пыль-	гк-289	л-1-2 из к-5836 (Крым,Украина),*CSB1?*	гк-195	л-2 из к-6017 (Buck 114, Аргентина)	100
ники	гк-360	л-1-1 из к-5836 (Крым, Украина)	гк-203	л-1 из к-7026 (Р-1-2-5А, Ляялпур,	100
светло-	гк-204	л-1 к-7091 (DTV 7381, Франция),CYT^{sl},*CSB1*		Пакистан), *CSB1?*	
оран-	гк-435	л-1-2 из к-7779 (Источник ЦМС,			
жевые		Россия, ВНИИМК), *CMS?, CSB1?*			
	гк-211	л-1 из и-588306 (Б-137, Литва), *ora1*			
Венчик	гк-378	л-1 из к-271 (Саратовская обл.,Россия),*CSB1?*	гк-457	л-2 из к-6614 (NP-11, Индия), *CSB1?*	100
синий	гк-301	л-3 из к-1100 (Абиссиния),*csb1?*			
	гк-189	л-2 из к-3263 (Индия)			
	гк-307	л-1 из к-5013 (Украина), *CSB1?*			
	гк-292	л-1 из к-6298 (Minerwa, США),*g=ysed2,CSB1*			
	гк-405	л-1 из к-6346 (Италия), *CSB1?*			
	гк-146	л-1-1 из к-6988 (Франция), *CSB1?*			
	гк-365	л-1-3 к-7953 (Marshall, Австралия), N_3,*CSB1?*			
Венчик	гк-180	л-1 из к-1127 (Тунис), *sfc?, csb1?*	гк-456	л-1 из к-6391 (Абиссиния), *sfc?, CSB1?*	17,6

1	2	3	4	5	6
сине-фиолетовый	гк-186	л-1 из к-3002 (Индия), *sfc9, bep1,dlb8, CSB1*	гк-465	л-1 из к-6618 (IP 27(NP(RR)37), Индия), *sfc?,csb1?*	17,9
	гк-118	л-1-1 из к-6210 (N.P.(RR)38 (Индия), *sfc7, CSB1*	гк-453	л-1 из к-5698 (Венгрия, примесь), *sfc?, csb1?*	23,3
			гк-182	л-1 из к-1195 (Эфиопия), *sfc?*	36,5
	гк-407	л-2 из к-6932 (Puperbloci, Нидерланды) , *sfc?, csb1?*	гк-430	л-1 из и-606145 (М17 мутант с.Антарес, УкрНИИМК), *sfc?, CSB1?*	41,7
	гк-175	л-1 из и-550556 (Aislev 2984,Швеция) , *sfc?*	гк-446	л-2-1 из к-1529 (Россия, Сев.Кавказ), *sfc?, csb1?*	100
	гк-440	л-1 (гк-121 × гк-159), *sfc1, rs1, YSED1, csb1*	гк-121	л-1-1 из к-6272 (L.Dominion, Сев. Ирландия), *sfc1, rs1, sps1, csb1*	100
			гк-291	л-1 из к-6280 (N.Mandarin, Сев.Ирландия) , *sfc?*	100
			гк-465	л-1-2 из к-6441 (Эфиопия) , *sfc?, csb1?*	100
			гк-487	л-1 из к-6641 (Эфиопия), *sfc?, csb1?*	100
			гк-407	л-3из к-6932(Puperbloci,Нидерланды),*sfc?,csb1?*	100
			гк-207	л-1 из к-7131 (Safi l 1-1-5, Марокко) , *sfc?*	100
			гк-367	л-1 из (гк-65 × гк-121), *sfc1, ora1, SPS1,csb1*	100
			гк-337	л-2 из (гк-65 ×гк-121), *sfc1,rs1,ora1,SPS1,csb1*	100
			гк-346	л-2-2 из (гк-121 × гк-65), *sfc1, rs1, ora1,csb1*	100
			гк-347	л-5 из (гк-121 × гк-65), *sfc1, ora1, sps1, csb1*	100
			гк-n	л-6 из (гк-121 × гк-65), *sfc1, ora1, sps1, csb1*	100
			гк-337	л-2-1 из (гк-121 × гк-65), *ora1, sps1, csb1*	100
			гк-323	л-6 из (гк-141 × гк-121), *sfc1, csb1?*	100
Венчик красно-фиолетовый	гк-330	л-1 из к-6131 (Norfolk Earl, США) , *sfc?, csb1?*	гк-311	л-2 из к-6416 (Венгрия) , *sfc?, csb1?*	21,7
			гк-122	л-3-2 из к-6272 (L.Dominion, Сев. Ирландия), n^f*=sfc3, csb1?*	68,8
	гк-363	л-1 из к-6850 (Tammes A, Нидерланды) , *sfc?, CSB1?*	гк-183	л-1 из к-1337 (Енисейск, Россия) , *sfc?*	78,1
	гк-200	л-1 из к-6962 (Liral Purple, Сев. Ирландия) , *sfc?*	гк-303	л-1 из к-2038 (Азербайджан) , *sfc?, csb1?*	100
			гк-382	л-2 из к-3528 (Шатиловский, Россия, Орловская обл.), *sfc?, CSB1?*	100
	гк-173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия), *sgh1, sfc3-2, ysed2, CSB*	гк-452	л-1 из к-4042(Tammes pink,Нидерланды), *sfc?, csb1?*	100
			гк-192	л-1 из к-4224 (2968,Россия, Ярославская обл.), *sfc?*	100
			гк-196	л-1 из к-6076 (Бельгия) , *sfc?, csb1?*	100
			гк-123	л-1-1 из к-6273 (L.Duke, Сев.Ирландия), n^f*=sfc3, csb1*	100
			гк-375	л-1 из к-6263 (Giza Purple, Египет), *sfc3-2, csb1*	100
Венчик различных оттенков розового цвета	гк-178	л-1 из к-270 (Россия, Саратовская обл.), *pf1?*	гк-143	л-1 из к-6917 (Versailles c(47-4)80 (Франция), *pf-ad,* l^r*=rpf1, csb1*	0,8
	гк-98	л-1 из к-5784 (Golden, США), *pf-ad,* L^r*=RPF1, CSB1*	гк-379	л-2 из к-435 (Бухара), *pf1?, csb1?*	40,0
			гк-161	л-1 из к-7679 (Buenos Aires 565, Аргентина), *pf-ad?, CSB1?*	40,6
	гк-423	л-1 из к-6304 (Signal, США, примесь), *pf-ad?,* L^r*?=RPF1?, CSB1?*	гк-432	л-5 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды), *d=pf-d, r=rpf1, CSB1*	53,3
	гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, Нидерланды), *pf-ad,* L^r*=RPF1, CSB1,* L_{10}	гк-404	л-6 из к-4042 (Tammes pink, Нидерланды), *d=pf-d, r=rpf1, CSB1*	65,6
	гк-142	л-1 из к-6916(Ariane=Versailles c(47-4) l5, Франция) *pf-ad,* l^r*=rpf1, csb1*	гк-483	л-1 из к-3713 (Китай), *pf1?, csb1?*	87,5
	гк-335	л-1 из к-7124 (HL 01, Франция),*pf1?,CSB1?*	гк-419	л-1 из к-5849 (Швеция), *pf1?, CSB1?*	94,0
	гк-314	л-1-1 из к-7125 (Lin de grosses graines, Франция), *pf1?, CSB1?*	гк-141	л-1 из к-6815 (К-6, Россия, Псковский НИИСХ, примесь), *pf1, rpf1, csb1*	100
	гк-364	л-1-2 из к-7125 (Lin de grosses graines, Франция), *pf1?, CSB1?*	гк-424	л-1 из и-606140 (М24 (мутант с. Циан, Украина, УкрНИИМК), *б/н~pf1, CSB1?*	100
	гк-318	л-1-4 из к-7654 (Аргентина), *pf1?, CSB1?*	гк-425	л-3 из и-606144(Л-3, УкрНИИМК), *б/н~pf1, CSB1?*	100
	гк-319	л-1-5 из к-7654 (Аргентина), *pf1?, CSB1?*			
	гк-377	л-2-4 из к-7654 (Аргентина), *pf1?, CSB1?*	гк-339	л-1 из (гк-65 × гк-141), *pf1, rpf1, ora1,csb1*	100
	гк-439	л-1 из (гк-132 × гк-141), *pf1, sfbs1, rpf1, csb1*	гк-340	л-2-1 из (гк-65 × гк-141), *pf1, rpf1, ora1,csb1*	100
			гк-341	л-2-2 из (гк-65 × гк-141), *pf1, RPF1, ora1, csb1*	100

Продолжение таблицы 91

1	2	3	4	5	6
	гк-437	л-3 из (гк-141 × гк-132), *pf1, sfbs1, rpf1, csb1*	гк-342	л-4 из (гк-65 × гк-141), *pf1, rpf1, ora1, csb1*	100
			гк-356	л-3 из (гк-141 × гк-65), *pf1, rpf1, ora1,csb1*	100
			гк-254	л-2 из (гк-121 × гк-141), *pf1,sfc1, rs1, csb1*	100
			гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), *pf1, sfc1, rs1,csb1*	100
			гк-436	л-1 из (гк-124 × гк-141), *pf1, rpf1, f ^{e}, csb1*	100

Рб – развитие болезни, %, ? – генотип определяли по фенотипу, без теста на аллелизм.

3.4.2. Изучение связи морфологических признаков с устойчивостью к ржавчине

Следующей из поставленных задач был поиск связи МП с устойчивостью / восприимчивостью к ржавчине. Это задача со множеством переменных, для которой не может быть однозначного решения. Внутри одного класса «интереса» могут присутствовать и устойчивые и восприимчивые линии, что может быть связано как с его гетерогенностью, так и с кроссинговером между R-геном и геном окраски и даже иным эколого-географическим происхождением исходного образца. Возможно и обратное, когда найденная связь является не более, чем следствием случайного совпадения родословных линий, или селекцией на устойчивость внутри одного класса МП, когда различие являющееся достоверным с математической точки зрения, с биологической – просто артефакт. Чтобы исключить подобное, на следующем этапе для всех найденных статистически значимых отличий проводили сравнение родословных линий, несущих признак «интереса».

Распределение линий по устойчивости изначально не соответствует нормальному (рис. 34), поэтому для поиска различий мы использовали непараметрический критерий U-Манна-Уитни, а для контроля – критерий t-Стьюдента. Эти методы просты и позволяют быстро оценивать большие объемы данных. Для альтернативной группировки мы брали все возможные гомогенные группы линий с тем расчетом, чтобы меньшая группа имела 4 и более членов, а как противоположность ей использовали все остальные линии.

Альтернативная группировка по фенотипическим классам: венчик «белый» / «не белый», венчик «светло голубой» / «не светло голубой», венчик «голубой, синий, фиолетовый» / «не голубой, синий, фиолетовый», пыльники «желтые» / «не желтые», семена «желтые / «не желтые», окраска цветка и семян «дикий тип» / «не дикий тип», не выявила достоверных различий по устойчивости к ржавчине (табл. 92).

Альтернативная группировка по классам: венчик «синий» / «не синий», тычиночные нити «деформированные» / «дикий тип» и семена «дикого типа» / «светлые», показала достоверные отличия между сравниваемыми классами (табл. 92, прилож. 7).

Полная устойчивость к ржавчине была выявлена у 10 из 11 линий с синей окраской веника, у гк-457 (л-2 из к-6614, Индия) наоборот, полная восприимчивость к этому патогену (табл. 91, 22, прилож. 7). Устойчивые линии имели различное эколого-географическое

происхождение, и две из них были дифференциаторами рас *M. lini* (гены N_1 и N_2), созданными Г.Флором (Кутузова, 1998). Как известно, гены устойчивости часто образуют кластеры. *N* и *P* локусы сцеплены между собой (15 сМ), каждый из них существует в виде кластеров из 4 или 6-

Таблица 92 – Сравнение устойчивости к ржавчине у линий, различающихся по морфологическим признакам, генотипу и родословной по критериям U - Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак	Признак						Критерий			
	Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
	Рб.		Сумма	Рб.		Сумма	Z			
	n	$x_{ср}\pm Se$	рангов	n	$x_{ср}\pm Se$	рангов	скорр.	p*	t	p*
Различие по фенотипу										
Венчик белый	56	44,6±6,3	7517	211	45,4±3,3	28261	0,03	0,98	-0,11	0,91
Венчик светло голубой	65	31,9±5,8	8179	202	47,3±3,3	2760	-1,06	0,29	1,02	0,94
Венчик голубой, синий, фиолетовый	115	48,4±4,5	15921	152	42,9±3,8	19857	0,89	0,38	0,94	0,35
Венчик синий	**11**	**9,1±9,1**	**805**	**256**	**46,8±3,0**	**34974**	**-2,89**	**0,01**	**-2,62**	**0,01**
Лепестки деформированные	65	48,5±6б0	9049	202	44,2±3,3	26729	0,68	0,50	0,64	0,53
Тычиночные нити деформированные	**17**	**18,9±9,5**	**1547**	**250**	**47,1±3,0**	**34232**	**-2,57**	**0,02**	**-2,40**	**0,02**
Желтые пыльники	116	50,2±4,5	16251	151	41,5±3,8	19528	1,22	0,22	1,49	0,14
Желтые семена	59	44,0±6,0	7882	208	45,6±3,3	27896	-0,05	0,96	-0,24	0,81
"Дикий тип" окраски семян	**152**	**39,3±3,7**	**19056**	**115**	**53,2±4,5**	**16722**	**-2,27**	**0,02**	**-2,40**	**0,02**
- « - , без гибридов	148	38,3±3,8	16239	73	41,2±5,4	8292	-0,46	0б5	-0,44	0,66
"Дикий тип" окраски цветка и семян	13	65,3±13,1	2162	254	44,2±3,0	33616	1,67	0,09	1,57	0,12
Дикие виды или примитивные формы	7	23,2±15,5	722	260	45,9±2,9	35057	-1,16	0,25	-1,25	0,21
Различие по генотипу (линии, гомозиготы по генам морфологических признаков)										
s1	20	60,7±10,5	3135	241	43,9±3,0	31057	1,71	0,09	1,53	0,13
sfbs1	14	24,2±11,3	1353	248	46,2±3,0	33100	-1,91	0,06	-1,70	0,09
pbc1	4	25,0±25,0	373	249	45,6±3,0	31758	-1,01	0,31	1,12	0,68
f [e]	**11**	**81,8±12,2**	**2049**	**256**	**43,7±2,9**	**33730**	**2,48**	**0,01**	**2,65**	**0,01**
wf1	21	35,6±9,8	2549	244	46,1±3,0	32696	-0,78	0,43	-0,97	0,33
dlb1	5	80,0±20,0	906	259	44,7±2,9	34074	1,56	0,12	1,66	0,10
dlb3	14	28,7±11,1	1292	202	46,7±3,3	22144	-1,08	0,28	-1,38	0,17
pf1	34	49,5±8,1	4589	230	44,8±3,1	30391	0,22	0,83	0,54	0,59
ora1	**22**	**95,5±4,5**	**4478**	**240**	**40,8±3,0**	**29975**	**5,04**	**0,0000**	**5,48**	**0,0000**
ora2	8	47,5±3,0	866	257	31,0±16,2	34379	-1,00	0,32	0,87	0,39
sfc	**53**	**62,7±6,1**	**7586**	**192**	**43,8±3,4**	**22550**	**2,52**	**0,01**	**2,60**	**0,01**
sfc, без гибридов[1]	37	54,7+7,3	4274	162	38,9+3,6	15626	1,95	0,05	1,89	0,06
YSED1	9	23,6±14,5	906	238	46,1±3,1	29422	-1,08	0,28	-1,40	0,16
CSB1	**91**	**29,3±4,5**	**7091**	**107**	**63,7±4,4**	**12610**	**-5,30**	**0,0000**	**-5,42**	**0,0000**
***CSB1*, без гибридов**	**87**	**29,5±4,6**	**5798**	**66**	**53,7±5,7**	**5984**	**-3,58**	**0,0004**	**-3,28**	**0,001**
Различие по родословной (в родословной линия из генетической коллекции)										
гк-2	4	75,0±25,0	703	263	44,8±2,9	35076	1,18	0,24	1,27	0,21
гк-65	**21**	**100,0±0,0**	**4505**	**246**	**40,6±3,0**	**31274**	**5,39**	**0,0000**	**5,86**	**0,0000**
гк-103	4	26,1±24,6	457	263	45,6±2,9	35322	-0,56	0,57	-0,82	0,42
гк-100	6	66,7±21,1	976	261	44,8±2,9	34802	1,00	0,32	1,12	0,26
гк-109	9	55,6±17,6	1309	258	44,9±2,9	34470	0,49	0,63	0,66	0,51
гк-121	**19**	**82,6±8,6**	**3552**	**248**	**42,4±3,0**	**32227**	**3,36**	**0,002**	**3,65**	**0,0003**
гк-124	**9**	**88,9±11,1**	**1775**	**258**	**43,7±2,9**	**34003**	**2,70**	**0,01**	**2,85**	**0,004**
гк-132	**5**	**0,0±0,0**	**295**	**262**	**46,1±2,9**	**35483**	**-2,37**	**0,02**	**-2,18**	**0,03**
гк-136	**5**	**89,8±10,3**	**1008**	**262**	**44,4±2,9**	**34770**	**2,14**	**0,03**	**2,14**	**0,03**
гк-141	**15**	**80,0±10,7**	**2751**	**252**	**43,2±3,0**	**33027**	**2,76**	**0,01**	**2,97**	**0,003**
гк-159	3	0,0±0,0	176	263	46,0±2,9	35336	-1,84	0,07	-1,68	0,09

*– p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет – его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

[1] – из анализа исключены все линии гибридного происхождения.

8 паралогов, соответственно (Flor, 1962, Anderson et al., 1997, Dodds et al., 2001a,b, Ravensdale et al., 2011). Возможно, ген синей окраски тоже принадлежит этому кластеру.

С другой стороны, усиление окраски венчика с голубой до синей у большинства растений вызвано усилением биосинтеза синего пигмента. Этим синий цветок отличается от фиолетового (тоже усиление окраски, но с изменением оттенка), когда уменьшается только степень гликозилирования антоцинидинов. До того момента, как была выявлена эта закономерность, различиям между синей и фиолетовой окраской не придавалось особого значения, так как считалось, что действие генов сходно. Возможно, усиление биосинтеза антоцианов является причиной / следствием конститутивной устойчивости к патогену.

Менее выражена связь между наличием деформированных тычиночных нитей и устойчивостью к ржавчине. У льна, конститутивного самоопылителя, деформированные тычиночные нити обычно связаны с мужской стерильностью или псевдо-гетеростилией, позволяющей на некоторое время стать перекрестником, и тем самым повысить свою гетерозиготность. Следует отметить, что деформация тычиночных нитей обычно не имеет 100% пенетрантность. В результате, у одного коллекционного образца может наблюдаться много фенотипов, из которых в дальнейшем можно заложить разные линии. Так, в каждом из образцов к-6017 и к-6932 было по две линии, одна из которых полностью устойчива к ржавчине, а другая – восприимчива, другие два образца к-5836 и к-7779 имели по две устойчивые линии. Таким образом, здесь выявлен просто усиленный естественный отбор, направленный на выживание вида (табл. 92, прилож. 7).

С большой осторожностью следует отнестись к влиянию «дикого типа» окраски семян на устойчивость к ржавчине, так как среди линий с измененной окраской семян около четверти восприимчивых форм имеют гибридное происхождение и при изъятии последних из анализа эта закономерность пропадает (табл. 91, 92).

Следующим этапом сравнения была группировка по генотипу линий. Здесь необходимо определить баланс между правильностью классификации и наличием достаточного числа линий в анализе. Правильнее провести тесты на аллелизм между всеми имеющимися линиями со сходным генотипом, а также исключить из анализа родственные, но это невозможно. Поэтому в анализ были взяты линии не только с известным генотипом, но и с фенотипом, похожим на фенотип «генотипированных» линий, или родственные им. Линии, генотип которых не мог быть однозначно классифицирован, были исключены из анализа.

Завершающим этапом сравнения стала группировка по родословной, так как в генетическую коллекцию входят линии – гомозиготы по нескольким генам МП, выделенные из гибридных популяций от попарного скрещивания одиннадцати линий.

Для аллелей генов *s1, sfbs1, pbc1, wf1, dlb1, dlb3, pf1, ora2, YSED1* а также для линий, в родословную которых входят гк-2, 103, 100, 109, 159, альтернативная группировка также не выявила достоверных различий (табл. 91, 92).

Альтернативная группировка по родословной «с гк-132» / «без гк-132» показала, что все линии, в родословную которых входит эта линия, обладают полной устойчивостью к патогену. Изначально к-6608, сорт Currong являлся донором нескольких генов устойчивости. Полученная из него линия, возможно, несет не один, а несколько генов устойчивости и может быть перспективной для селекции (табл. 92, прилож. 7).

Альтернативная группировка по гену f^e и по родословной «с гк-124» выявила, что линии, имеющие этот ген и /или родословную, как правило, полностью восприимчивы к ржавчине. Полученные данные математически достоверны, но с биологической точки зрения не имеют значения, так как большинство из пораженных ржавчиной – гибриды между двумя чувствительными к этому патогену линиями. То же можно отметить для группировки по гену *ora1* и по родословной «с гк-65», отдельно по родословным «с гк-136» или «с гк-141». Альтернативная группировка по гену *sfc* и по родословной «с гк-121» показала тот же результат, однако, для того же гена, но без линий гибридного происхождения, различия стали недостоверны (табл. 91, 92, прилож. 7).

Неожиданным стал результат альтернативной группировки по наличию / отсутствию ресничек на ложной перегородке коробочки, контролируемых геном *CSB1*. Линии с ресничками оказались более устойчивыми к ржавчине, чем без них. В обеих группах присутствовали и восприимчивые и устойчивые линии в отношении 1/3 или 3/1, соответственно. Эта закономерность сохранилась даже при исключении из анализа близкородственных форм (рис.35).

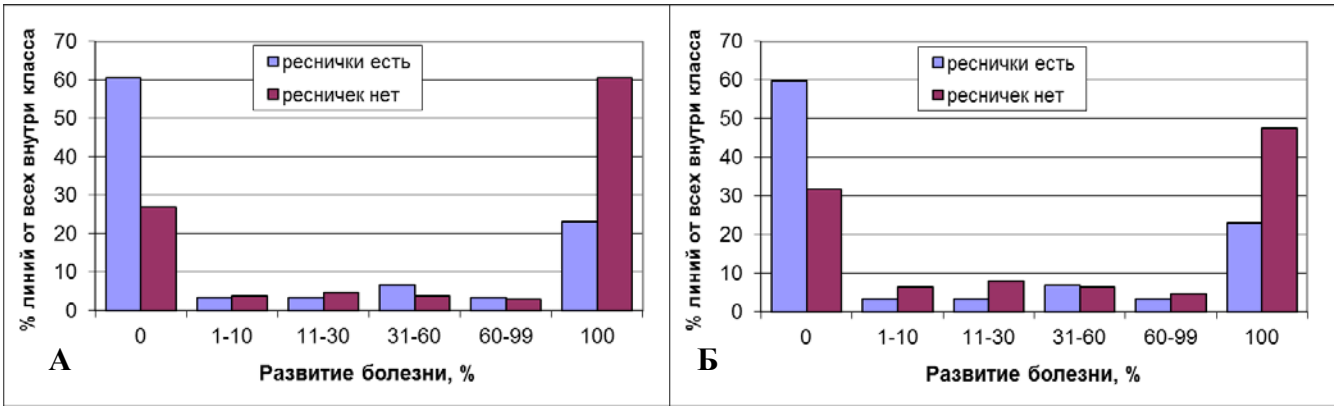


Рисунок 35 – Распределение линий льна, различающихся по наличию ресничек на ложной перегородке коробочек (ген *CSB1*) по устойчивости к ржавчине. А – вся выборка; Б – без линий гибридного происхождения.

Непараметрический критерий U Манна-Уитни автоматизирует первичный скрининг больших массивов данных, но затем необходим «ручной» контроль для выявления артефактов. Из 35 альтернативных группировок достоверные различия были только у 13, и из них только четыре имели биологическую значимость (Кутузова, Пороховинова, 2017).

3.4.2. Заключение

Полевая оценка выявила 117 устойчивых к ржавчине линий. Среди них перспективными для селекции на раннеспелость являются гк-8, 41, 160, 185, 189, 443 и др. Для создания сортов пищевого использования могут быть использованы устойчивые к ржавчине желтосемянные линии: гк-159 (*YSED1*), гк-173 (*ysed2*), гк-292 (*ysed2*) гк-129 (*pf-ad, yspf1*), высокорослая гк-499 (*YSED1*), родственные низколиноленовые линии гк-391 и гк-420 (*YSED1*, л-1-2 и л-5 из и-601679, Eyre, Австралия). Линия гк-132 (л-1 из к-6608, Currong, Австралия) однозначно хорошо передает устойчивость потомкам, т.к. несет несколько эффективных R-генов (приложение 7).

Обнаруженная связь усиления синей окраски венчика с устойчивостью к ржавчине говорит о возможном влиянии уровня синтеза антоцианов на иммунитет растений. Дальнейшие исследования в этом направлении помогут прояснить другие механизмы устойчивости, не связанные с реакцией «ген-на-ген».

3.5. Полисахариды слизи семян льна

3.5.1. Характеристика линий, участвующих в эксперименте по морфологическим признакам

Для изучения биохимического состава полисахаридов легко экстрагируемой слизи льна использовали семена 30 линий, созданных в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР, и 3 районированных сорта, выращенных на полях Пушкинских лабораторий ВИР (Ленинградская обл.) (табл. 7).

У 3 сортов и 13 линий семена красно-коричневые «дикого типа». 9 линий имеют желтые семена. Их окраска имеет различный генетический контроль. Гк-103, 136, 351 и 391 – гомозиготы по гену *s1,* ингибирующему антоциановую окраску всего растения с плейотропым эффектом на белый звездчатый венчик и желтые пыльники. Гк-391 (гк-136×гк-121) также несет ген *rs1* (семена светло-желто-коричневые), проявление которого маскируется геном *s1*. У линий гк-159, 390, 391 и 395 окраска семян контролируется доминантным геном *YSED1*, у гк-173 – рецессивным геном *ysed2*, не аллельным *YSED1.* Желтосемянность линии гк-129 – результат взаимодействия двух генов: основного – *pf1-a*^{d} (семена желтого оттенка, венчик розовый, пыльники оранжевые) и модификатора – *yspf1* (семена желтые в генотипе *pf1yspf1*). Линии гк-159 и 160, а также гк-390, 393 и 394 происходят от общих предков.

Семь линий обладают измененной коричневой окраской семян. Линии гк-141 и 143 гомозиготны по двум разным аллелям гена *pf1* - *pf1* и *pf-ad,* (*pf1* – семена темно желто-коричневые, а *pf-ad* – варьирующие от желтого до темно-желто-коричневого). Линия гк-121 несет ген *rs1*. Гк-65* – гомозигота по гену *ora1,* контролирующему желтые крапины у красно-коричневых семян, а также оранжевые пыльники. Гк-124 несет ген *f*^{e}, обуславливающий желтое пятна на красно-коричневых семенах, светло-голубой венчик и серые пыльники. Две линии с желто-коричневыми семенами имеют гибридное происхождение: гк-176 (гк-141 × гк-103, гены *s1* и *pf1)* и гк-255 (гк-121 × гк-141, гены *pf1* и *rs1*) (Пороховинова, 2012).

3.5.2. Углеводный состав слизи семян льна, выделенной экспресс методом, и его связь с морфологическими признаками

Арабиноксиланы (АХ) составляют около 27% общего количества сахаров легко экстрагируемой слизи (от 7,9 до 38,6%). Больше других АХ имеют все линии, несущие ген *s1* (гк-103, 136, 351, 176) и две из четырех линий с геном *YSED1* (гк-159, 391), гк-173 с геном *ysed2* и гк-210, гк-160, гк-132 с красно-коричневыми семенами. Увеличение содержания АХ идет по-разному. Гк-351 имеет максимальное содержание арабинозы (Ara). У двух родственных друг другу линий – гк-159 и 160, а также у гк-132 и гк-210 много Ara и ксилозы (Xyl). У остальных линий увеличение идет за счет Xyl. То есть в первом случае наблюдается увеличение ветвления, во втором удлинение идет пропорционально, а в третьем случае удлиняется только

цепь без ветвления. Минимальное содержание АХ имеют 5 коричневосемянных образцов (гк-393, 394, 396, к-6807 и 8409). У к-8409 это результат пропорционального снижения содержания Ara и Xyl, тогда как у гк-394 в большей степени сокращается длина «остова», а у гк-393, 396 и к-6807 уменьшение идет за счет боковых ветвей. Соотношение Ara/Xyl показывает степень ветвления АХ и составляет около 0,23, варьируя от 0,05 до 0,30. В пять раз меньше остальных ветвится АХ у желтосемянной гк-129, также слабо разветвлен АХ у бедных АХ образцов гк-393, 396 и к-6807. Наибольшее ветвление имеют линии с экстремальным содержанием АХ – гк-394 и 351, а также гк-143 (табл. 93).

Таблица 93 – Углеводный состав слизи семян льна, выделенной экспресс методом

Линия	Ara	Rha	Fuc	Xyl	GalA	Gal	Glc	HGA	pect	AX	Ara/Xyl	RGb/AX
Красно-коричневые семена												
гк-2	6,2	24,4	3,9	22,6	25,3	16,2	*1,4**	*1,0*	49,7	28,8	0,27	1,70
гк-22	4,6	20,6	3,0	21,9	30,9	17,3	*1,7*	10,3	51,4	26,5	0,21	*1,55*
гк-79	4,8	21,3	*2,9*	21,9	30,6	16,9	*1,7*	9,4	51,9	26,6	0,22	*1,60*
гк-91	5,4	22,4	*2,7*	23,6	28,1	15,8	*2,0*	5,7	50,5	29,1	0,23	*1,54*
гк-130	4,0	20,8	*2,9*	16,2	33,4	15,2	7,5	**12,5**	54,2	20,2	0,24	2,07
гк-109	4,7	19,5	3,1	19,5	33,1	18,0	*2,0*	**13,6**	52,7	24,2	0,24	*1,62*
гк-210	**7,9**	21,1	3,5	**30,7**	23,3	*10,7*	*2,4*	2,3	44,4	38,6	0,26	*1,09*
к-6807	2,1	25,7	*2,9*	13,1	**39,2**	14,1	2,9	**13,5**	**64,9**	15,2	0,16	3,38
гк-160	**7,7**	20,1	3,3	**28,2**	26,4	11,3	3,1	6,3	46,5	**35,8**	0,27	*1,12*
гк-125	4,8	23,6	3,1	20,0	28,6	18,7	*1,3*	5,0	52,2	24,8	0,24	1,90
к-8409	2,9	27,3	4,1	12,1	32,9	17,5	3,1	5,7	60,2	15,0	0,24	3,63
к-7822	3,6	26,5	4,3	14,3	32,1	15,9	3,3	5,6	58,7	17,9	0,26	2,96
гк-132	**7,3**	20,9	*2,5*	**30,9**	22,9	12,5	2,9	*2,0*	43,8	**38,3**	0,24	*1,09*
гк-396	*1,5*	26,7	3,4	*8,8*	34,1	**21,8**	3,8	7,4	60,8	*10,2*	0,17	5,23
гк-393	*0,9*	**29,3**	3,9	*6,9*	35,1	**22,1**	*1,7*	5,9	**64,4**	*7,9*	0,14	**7,44**
гк-394	2,3	**29,4**	4,6	*7,9*	34,6	19,8	*1,4*	5,1	**64,0**	*10,2*	**0,29**	5,76
Желтые семена												
гк-103	6,2	*17,1*	3,4	**30,9**	*21,3*	11,6	9,5	4,2	*38,3*	**37,1**	0,20	*0,92*
гк-136	6,7	*18,4*	3,6	**29,5**	*20,2*	*10,4*	**11,2**	*1,8*	*38,6*	**36,2**	0,23	*1,01*
гк-351	**7,8**	19,8	**6,1**	26,2	25,7	11,7	2,7	5,9	45,5	**34,1**	**0,30**	*1,16*
гк-159	**7,7**	18,9	3,6	**30,7**	*22,5*	11,4	5,2	3,6	41,3	**38,4**	0,25	*0,98*
гк-390	4,0	26,7	3,4	15,8	32,0	16,8	*1,3*	5,4	58,7	19,8	0,26	2,69
гк-391	**7,0**	21,3	3,9	**29,5**	*21,7*	13,6	2,9	*0,4*	43,1	**36,5**	0,24	*1,17*
гк-395	4,8	22,7	4,0	21,6	27,1	13,3	6,5	4,3	49,8	26,4	0,22	1,72
гк-173	6,0	21,2	4,6	**29,6**	25,9	*10,4*	*2,3*	4,7	47,1	**35,6**	0,20	*1,19*
гк-129	*1,0*	24,8	3,5	21,4	29,6	18,0	*1,8*	4,8	54,4	22,4	*0,05*	2,22
Желто-коричневые или пятнистые семена												
гк-141	5,8	22,7	3,5	22,2	26,3	16,0	3,5	3,6	48,9	28,1	0,26	*1,62*
гк-143	6,6	23,9	3,8	22,0	25,0	16,1	2,7	*1,1*	48,9	28,6	**0,30**	1,67
гк-255	5,1	21,6	2,9	22,6	27,7	16,5	3,6	6,1	49,3	27,7	0,22	*1,56*
гк-176	**7,0**	*17,1*	3,4	**28,5**	22,8	*9,6*	**11,7**	5,7	*39,9*	**35,5**	0,25	*0,96*
гк-121	3,5	22,5	3,5	17,5	33,6	17,1	*2,3*	11,0	56,1	21,0	0,20	2,15
гк-65	5,8	19,4	*2,8*	27,1	29,9	12,7	*2,4*	10,5	49,3	32,8	0,21	*1,18*
гк-124	5,7	25,3	3,1	21,4	26,3	16,8	*1,4*	*0,9*	51,6	27,1	0,27	1,87
Хср.	5,0	22,6	3,5	21,7	28,4	15,2	3,5	5,8	51,0	26,8	0,23	2,12
НСР	1,0	1,6	0,3	3,4	2,3	1,6	1,3	1,7	3,5	4,2	0,02	0,72
CV	40	15	20	33	17	22	79	63	15	33	22	71

* – здесь и далее жирный шрифт – максимальное, курсив – минимальное значение признака.

Пектины (pect) составляют около 50% от общего количества сахаров слизи (от 38,3 до 64,9%). Коричневосемянные образцы гк- 393, 394, 396, к- 6807, 8409, 7820 и желтосемянный гк-390 имеют больше всех пектинов. Интересно, что линии гк-393, 394 и 390 происходят из одного сорта Linola. Меньше всех пектинов имеют желтосемянные линии с геном *s1* – гк-136, 103, 176 и геном *YSED1* – гк-159. Как максимальный, так и минимальный процент пектинов обуславливается содержанием «скелетной» цепи рамногалактуронана 1 (RG1b), кроме к-6807, имеющего исключительно высокий процент гомогалактуроновой кислоты (GalA) и соответственно, гомогалактуронана (HGA). Помимо к-6807 много HGA имеют гк-109 и 130 с красно-коричневыми и гк-121 со светло-желто-коричневыми семенами. Минимальное содержание HGA в слизи у линии дикого типа гк-2, желтосемянной – гк-391 и линий с модифицированным цветом семян гк-124 и 143.

RG1b в среднем в 2,1 раза (медиана (Md) = 1,6) больше, чем AX. RG1b/AX - высоко варьирующий признак (CV=71%), так как есть образцы, имеющие в 7,4-5,2 раза больше RG1b, чем AX (гк-393, 394, 396). Желтосемянные линии, несущие ген *s1* (гк-103, 176, 136) и ген *YSED1* (гк-159), имеют равное количество RG1b и AX.

Галактоза (Gal) составляет около 15% от углеводов слизи (от 9,6 до 22,1%). Больше всех Gal у коричневых семян гк-393, 394, 125, а меньше – у желтых гк-173 (ген *ysed2*), 136, 103, 176, 351 (ген *s1*), 159 (ген *YSED1*) и коричневых гк-160 и 210.

Фукоза (Fuc) составляет около 3,5% углеводов слизи (от 2,5 до 6,1%). Экстремально много Fuc у желтых семян гк-351 (гены *s1, rs1*), гк-173 (ген *ysed2*) и коричневых – гк-394, к-7822. Меньше всего Fuc у гк-132, 91, 130, 79, 22, 255, 65 и к-6807.

Содержание глюкозы (Glc) сильно варьирует внутри изучаемой выборки (CV=79%). В среднем в слизи находится 3,5% (Md = 2,7) Glc, тогда как гк-130 и желтосемянные гк-159 и 395 (ген *YSED1*) выделяли более 5%, а линии, несущие ген *s1* (гк-103, 136 и 176) – около 10% этого сахара. Такая диспропорция вызвана тем, что Glc может происходить и из ксилоглюканов первичной клеточной стенки, которая у мутантных линий более хрупкая, а так же экстракцией крахмала из более глубоких слоев семени (эндосперма).

Факторный анализ (метод главных компонент) изученных признаков выявил два фактора, влияющих на состав слизи (рис. 36).

Первый фактор (F1) определяет соотношение двух основных полисахаридов - пектинов и пентозанов (AX) в слизи. Он выявил антагонизм между AX, Ara, Xyl с одной стороны и pect, GalA, Gal – с другой. Этот фактор характеризует 61% общей изменчивости и выделяет две группы линий: 1) желтосемянные (гк-136, 103, 159, 391, 351, 173), их родичи (гк-160, 176), а также гк-132 и 210, имеющие наибольшее количество AX; 2) образцы дикого типа (гк-393, 394, 396, к-6807, 8409, 7822), и желтосемянные (гк-129, 390) с наибольшим содержанием пектинов.

Второй фактор (F2) определяет соотношение HGA с Fuc и Rha (RG1b) в пектине. Он выявил антагонизм между HGA с одной стороны, и Fuc, Ara/Xyl, Rha (RG1b) – с другой. Этот фактор характеризует 14% общей изменчивости. Он разделил: 1) к-6807, гк-130, 65, 22, 79,121,109, с наибольшим содержанием HGA, или наименьшим соотношением Ara/Xyl – гк-129, 103; и 2) с наибольшим процентом Fuc (гк-351), соотношением Ara/Xyl (гк-2, 143, 394), или с наименьшим содержанием HGA (гк-124, 391) и Rha (к-7822, 8409).

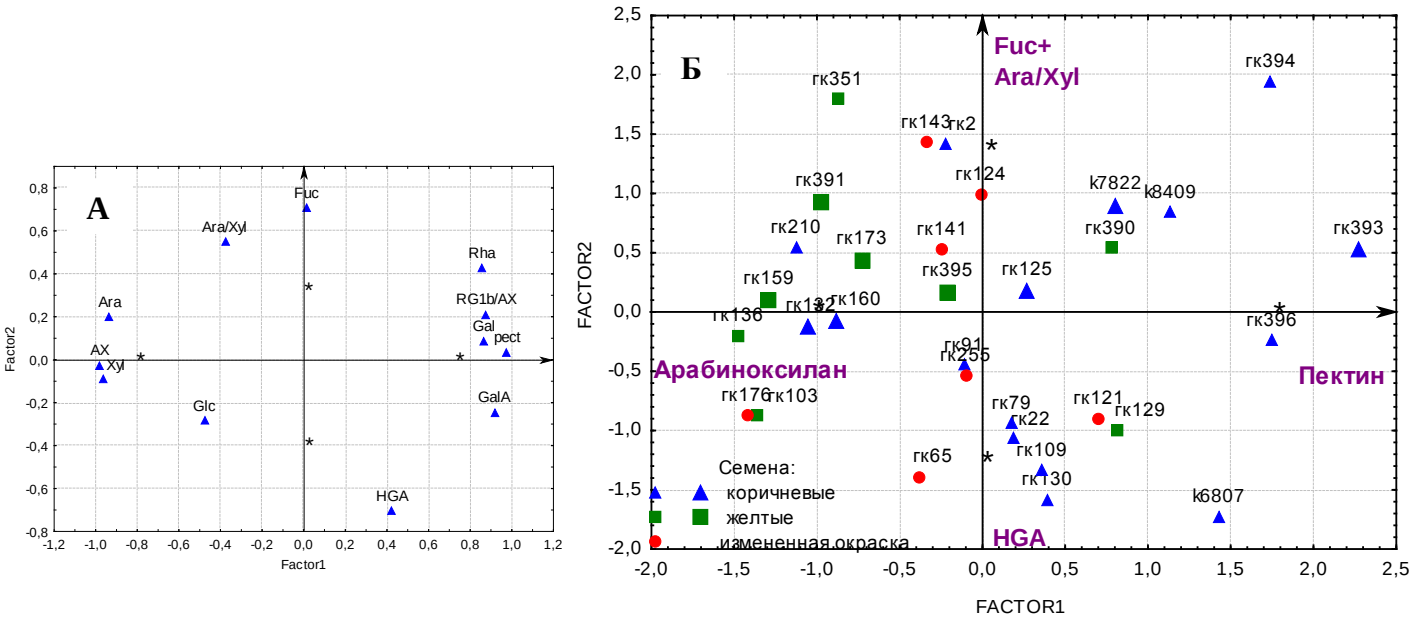


Рисунок 36 – Распределение признаков углеводного состава слизи семян льна, выделенной экспресс методом и линий в системе двух факторов. А – Признаки. Б – линии. * – граница достоверности действия фактора на признак, или факторной нагрузки для линии, соответственно.

В системе двух факторов выделились две группы линий: 1) желтосемянные (гк-136, 103, 159, 391, 351, 173) и их родичи (гк-160, 176) с наибольшим количеством АХ; 2) коричневосемянные (гк-22, 79, 109, 130) и гк-121 с наибольшим процентом пектинов, в котором много HGA, а также гк-129 с низким соотношением Ara/Xyl.

Метод многомерного шкалирования показал идентичную описанному факторному анализу группировку как признаков, так и линий (данные не приведены).

Для определения влияния морфологических признаков льна на углеводный состав слизи использовали ранговый критерий U Манна-Уитни (табл.94). Он выявил у коричневых семян достоверное уменьшение процента арабиноксилана и ксилозы и увеличение содержания пектинов (GalA, Gal, pect), а также повышенные факторные нагрузки F1. У желтых семян достоверно выше содержание Xyl, Fuc и ниже – pect, HGA, GalA, Gal, а также низкие факторные нагрузки F1. У масличного льна незначительно, но достоверно больше Fuc.

Линии, гомозиготные по гену *s1*, имеют достоверно больше Glc и арабиноксиланов (АХ, Ara, Xyl,) и меньше Gal и пектинов (pect, Rha, GalA, RGb/AX), а также низкие значения факторных нагрузок F1.

Таблица 94 – Сравнение углеводного состава слизи линий, различающихся по окраске семян и типу использования по критерию U - Манна-Уитни

Признак			n	Ara	Xyl	Rha	GalA	Fuc	Gal	Glc	HGA	pect	AX	Ara/Xyl	RGb/AX	F1	F2
Масличное использование		есть[1]	20	4,8±0,5[2]	21,6±1,9	22,9±0,8	28,2±1,1	**3,7±0,2**	15,2±0,8	3,6±0,6	5,3±0,6	51,1±1,8	26,4±2,3	0,22±0,01	2,35±0,41	0,05±0,26	0,15±0,20
		нет	12	5,4±0,4	22,0±1,3	22,1±0,7	28,7±1,4	**3,2±0,1**	15,2±0,7	3,4±0,9	6,6±1,4	50,8±1,7	27,4±1,8	0,24±0,01	1,72±0,17	-0,08±0,21	-0,25±0,34
		p		0,67	0,94	0,61	0,97	**0,04**	0,97	0,44	0,70	0,97	0,85	0,19	0,73	0,85	0,35
Семена	корич	есть	16	4,4±0,5	**18,7±1,9**	23,7±0,8	**30,7±1,1**	3,4±0,2	**16,5±0,8**	2,6±0,4	6,9±1,0	**54,4±1,7**	**23,1±2,5**	0,23±0,01	2,73±0,48	**0,45±0,26**	-0,07±0,27
	невые	нет	16	5,7±0,4	**24,8±1,2**	21,5±0,7	**26,1±1,0**	3,7±0,2	**13,9±0,7**	4,4±0,9	4,6±0,8	**47,5±1,5**	**30,5±1,5**	0,23±0,01	1,50±0,13	**-0,45±0,19**	0,07±0,24
		p		0,06	**0,03**	0,11	**0,01**	0,17	**0,04**	0,15	0,05	**0,01**	**0,04**	0,94	0,05	**0,01**	0,62
	жел-	есть	9	5,7±0,7	**26,1±1,8**	21,2±1,0	**25,1±1,3**	**4,0±0,3**	**13,0±0,9**	4,8±1,2	**3,9±0,6**	**46,3±2,3**	31,8±2,3	0,22±0,02	1,45±0,21	**-0,59±0,29**	0,21±0,29
	тые	нет	23	4,8±0,4	**20,0±1,5**	23,1±0,7	**29,7±0,9**	**3,4±0,1**	**16,0±0,7**	3,0±0,5	**6,5±0,8**	**52,8±1,4**	24,8±1,9	0,23±0,01	2,38±0,35	**0,23±0,20**	-0,08±0,22
		p		0,16	**0,04**	0,16	**0,01**	**0,02**	**0,03**	0,27	**0,04**	**0,03**	0,06	0,44	0,08	**0,05**	0,49
Гомозигота по гену	***s1***	есть	4	**6,9±0,3**	**28,8±1,0**	**18,1±0,7**	**22,5±1,2**	4,1±0,7	**10,8±0,5**	**8,8±2,1**	4,4±0,9	**40,6±1,7**	**35,7±0,6**	0,24±0,02	**1,01±0,05**	**-1,28±0,14**	-0,04±0,63
		нет	28	**4,8±0,4**	**20,7±1,3**	**23,2±0,6**	**29,2±0,8**	3,5±0,1	**15,8±0,6**	**2,8±0,3**	6,0±0,7	**52,5±1,2**	**25,5±1,7**	0,23±0,01	**2,28±0,29**	**0,18±0,18**	0,01±0,19
		p		**0,02**	**0,03**	**0,00**	**0,01**	0,33	**0,01**	**0,01**	0,61	**0,00**	**0,04**	0,78	**0,00**	**0,00**	0,91
	YSED1	есть	4	5,9±0,9	24,4±3,5	22,4±1,6	25,8±2,4	3,7±0,1	13,8±1,1	4,0±1,2	3,4±1,1	48,2±3,9	30,3±4,4	0,24±0,01	1,64±0,38	-0,43±0,46	0,43±0,19
		нет	28	4,9±0,4	21,3±1,3	22,6±0,6	28,7±0,9	3,5±0,1	15,4±0,6	3,5±0,5	6,1±0,7	51,4±1,4	26,3±1,7	0,23±0,01	2,19±0,30	0,06±0,19	-0,06±0,20
		p		0,43	0,49	0,95	0,23	0,25	0,36	0,57	0,10	0,43	0,46	0,73	0,65	0,39	0,28
	pf1	есть	5	5,1±1,1	23,3±1,3	22,0±1,3	26,3±1,2	3,4±0,1	15,2±1,5	4,6±1,8	4,3±0,9	48,3±2,3	28,4±2,1	0,22±0,04	1,61±0,20	-0,26±0,36	-0,09±0,46
		нет	27	5,0±0,4	21,4±1,5	22,7±0,7	28,8±1,0	3,6±0,1	15,2±0,7	3,3±0,5	6,1±0,7	51,5±1,5	26,5±1,8	0,23±0,01	2,21±0,31	0,05±0,20	0,02±0,19
		p		0,74	0,62	0,98	0,26	0,98	0,98	0,22	0,45	0,31	0,78	0,62	0,74	0,55	0,86
	rs1	есть	3	5,5±1,3	22,1±2,5	21,3±0,8	29,0±2,4	4,2±1,0	15,1±1,7	2,9±0,4	7,7±1,7	50,3±3,1	27,6±3,8	0,24±0,03	1,62±0,29	-0,09±0,46	0,12±0,84
		нет	29	5,0±0,4	21,7±1,4	22,7±0,6	28,3±0,9	3,5±0,1	15,2±0,6	3,6±0,5	5,6±0,7	51,0±1,4	26,7±1,7	0,23±0,01	2,17±0,29	0,01±0,19	-0,01±0,18
		p		0,77	0,92	0,58	0,77	0,58	0,87	0,72	0,11	0,82	0,97	0,92	0,82	0,97	0,97
	sfc1	есть	4	5,6±0,9	24,0±2,6	21,3±0,6	28,2±1,8	4,3±0,7	13,9±1,7	2,7±0,3	6,9±1,4	49,5±2,3	29,6±3,3	0,23±0,02	1,52±0,23	-0,25±0,36	0,20±0,60
		нет	28	5,0±0,4	21,4±1,4	22,8±0,7	28,4±0,9	3,4±0,1	15,4±0,6	3,7±0,6	5,6±0,7	51,2±1,5	26,4±1,7	0,23±0,01	2,20±0,30	0,04±0,20	-0,03±0,19
		p		0,61	0,46	0,49	0,95	0,21	0,53	0,95	0,25	0,57	0,65	0,53	0,61	0,73	0,82
	sfbs1	есть	3	5,3±1,9	23,1±7,2	23,0±1,9	26,2±4,0	3,3±0,4	16,0±2,9	3,2±0,3	3,2±2,1	49,2±5,8	28,3±9,1	0,21±0,02	2,50±1,37	-0,09±0,92	0,19±0,37
		нет	29	5,0±0,4	21,6±1,2	22,6±0,6	28,6±0,9	3,6±0,1	15,1±0,6	3,6±0,5	6,0±0,7	51,1±1,3	26,6±1,5	0,23±0,01	2,08±0,27	0,01±0,18	-0,02±0,19
		p		0,63	0,42	0,72	0,46	0,63	0,87	0,38	0,26	0,54	0,50	0,35	0,77	0,72	0,72
предок - сорт Linola		есть	3	**2,4±0,9**	**10,2±2,8**	**28,5±0,9**	**33,9±0,9**	4,0±0,4	**19,5±1,5**	**1,5±0,1**	5,4±0,2	**62,4±1,8**	**12,6±3,7**	0,23±0,05	**5,30±1,39**	**1,60±0,44**	1,00±0,47
		нет	29	**5,3±0,4**	**22,9±1,1**	**22,0±0,5**	**27,8±0,9**	3,5±0,1	**14,7±0,6**	**3,7±0,5**	5,8±0,7	**49,8±1,2**	**28,2±1,5**	0,23±0,01	**1,79±0,18**	**-0,17±0,16**	-0,10±0,18
		p		**0,03**	**0,01**	**0,01**	**0,03**	0,19	**0,03**	**0,02**	0,87	**0,01**	**0,01**	0,67	**0,01**	**0,02**	0,09

[1] – p – вероятность сходства групп по двум альтернативным признакам (есть – наличие признака, нет –его отсутствие). p <0,05 – достоверные различия групп по признаку (выделены жирным шрифтом).

[2] – Xср.±Se для двух альтернативных групп.

279

Достоверных отличий в составе слизи для линий, несущих гены *YSED1, pf1, rs1, sfc1, sfbs1* не выявлено.

Линии, в родословной которых присутствует сорт Linola, имеют достоверно больше пектина (Rha, GalA, Gal, pect, Rgb/AX) и меньше арабиноксилана (AX, Ara, Xyl) и глюкозы.

Дисперсионный анализ и t-критерий Сьюдента подтвердил выводы, сделанные на основе рангового критерия U Манна-Уитни (данные не приведены).

Таким образом, изученные нами линии льна обладают широким полиморфизмом по составу слизи. Желтые семена по сравнению с коричневыми имеют больше нейтральных полисахаридов – арабиноксиланов, а у большинства коричневых – больше кислых (пектины). Выявлено, что все 4 линии, несущие ген *s1*, имеют значительно больше арабиноксиланов и глюкозы в слизи семян, чем остальные линии (Пороховинова и др., 2012, 2013, 2014, 2017).

На основе экспресс метода по экстракции слизи из семян были отобраны 18 линий с различным качеством слизи для более углубленного анализа (табл. 7, 95). Большая часть этой работы проводилась А.В. Павловым с коллегами в той же лаборатории университета г. Руана (Франция, Pavlov et al., 2014).

3.5.3. Характеристика семян линий льна, участвующих в углубленном эксперименте изучения слизи, по вегетационному периоду, размеру, форме и продуктивности по семенам

Линии различались по длине вегетационного периода (**Vp**): 8 были раннеспелыми (70-74 дня): 5 коричневосемянных и 3 с измененным цветом семян; 3 линии были позднеспелыми (89-91день) – одна коричневосемянная и 2 с желтыми семенами (табл. 95).

Изучали морфологию семян: длина (**SeL**, 4,1 – 5,7 мм), ширина (**SeW**, 2,1 – 2,8 мм), высота (**SeH**, 0,8 – 1,1 мм) (табл. 96). Большинство линий масличного льна, особенно гк-160, 159 и 173 имели крупные семена, тогда как линии льна-долгунца гк-2, 22, 91 и гк-124 имели наименьшую **SeL;** гк-143 имела наименьшую **SeW**, а гк-141,176 наименьшую **SeH**. Наибольшие площадь поверхности (**SeS)** и объем (**SeV)** были у гк-173. Все эти признаки имели умеренную корреляцию ($r > 0,6$) с **Vp** (рис. 37).

Характеристики формы семян – удлиненность, т.е. соотношение длины и ширины (**SeL/W**) и выпуклость т.е. соотношение ширины и толщины (**SeH/W**) не имели значимых корреляций со всеми не вычисляемыми признаками размеров и **Vp**. Наиболее удлиненные семена у гк-173 и 143, а округлые у – гк-22, 91 и 130. Наиболее выпуклые опять у гк-143 и 125, а плоские у гк-141 и 176.

Два параметра семенной продуктивности – масса 1000 семян (**Se1000,** 4,4 – 8,8г.) и семенная продуктивность (**SePr** 70 - 160 г/м^2), имеют положительную корреляцию с **Vp** и практически со всеми размерами семян. Линии масличного льна (за исключением гк-65),

Таблица 95 – Признаки продуктивности, состава слизи льна и ее реологических свойств

Символ	Признак	Материал
Vp*	***Вегетационный период***	Делянка
	Продуктивность по семенам	
SePr	урожай семян	Делянка
Se1000*	масса 1000 семян	1000 семян
	Размер семян	
SeL	длина, мм	10 семян
SeW	ширина, мм	“
SeH	высота, мм	“
SeL/W*	удлиненность SeL/W=SeL/SeW	“
SeH/W*	утолщенность SeH/W=SeH/SeW	“
SeV	объем $SeV=4/3\times\pi\times SeL\times SeH\times SeW$, мм^3	“
SeS	площадь поверхности 1 семени $SeS=4\times\pi\times(SeL^p\times SeH^p + SeL^p\times SeW^p + SeH^p\times SeW^p)/3)^{1/p}$; где p=1,6075, мм^2	“
SeAllS	площадь поверхности 1г семян; SeAllS =SeS×1000/Se1000, мм^2	1000 семян
	Масса слизи (к 1 г семян)	
m	масса слизи, мг	2г семян
a*	масса высокомолекулярной слизи (после осаждения этанолом), мг	экстракция
na*	масса небольших молекул слизи не осажденных этанолом, na=m-a, мг	25^{o}C
a/m	% высокомолекулярной слизи во всей слизи, %	
	Масса белков слизи до ее осаждения этанолом (m)	
pr*	масса белков, мг	2г семян
pr/m	доля белка в слизи, мг/г	экстракция 30^{o}C
	Галактозидазная активность в слизи до ее осаждения этанолом (m)	
ag*	галактозидазная активность, nkatal/1г семян	“
ag/m	галактозидазная активность в 1 мг слизи, nkatal/мг	“
ag/pr	галактозидазная активность в 1 мг белка, nkatal/мг	“
	Моносахаридный состав и их соотношения в высокомолекулярной слизи (a)	
Ara*	арабиноза, %	2г семян
Xyl*	ксилоза, %	экстракция
Rha*	рамноза, %	25^{o}C
GalA*	галактуроновая кислота, %	
Fuc*	фукоза, %	
Gal*	галактоза, %	
Glc*	глюкоза, %	
HGA	гомогалактуронан; HGA = GalA - Rha, %	
RGIb	скелетная цепь рамногалактуронана 1; RG1b = 2×Rha, %	
AX	арабиноксилан; AX=Ara+Xyl, %	
Gal/Rha	соотношение галактозы и рамнозы	
Fuc/Rha	соотношение фукозы и рамнозы	
Ara/Xyl*	соотношение арабинозы и ксилозы	
RG1b/AX	соотношение скелетной цепи рамногалактуронана 1 и арабиноксилана	
	Истинная (intrinsic) вязкость высокомолекулярной слизи (a)	
[η]C*	истинная вязкость высокомолекулярной слизи после осаждения спиртом (**a**), л/г	“
	Признаки слизи (m), полученные с использованием эксклюзионной хроматографии	
MrFr1	доля первой фракции (Fr1) во всей слизи (Mass recovery of first fraction), %	2г семян
MrFr2	доля первой фракции (Fr2) во всей слизи (Mass recovery of second fraction), %	экстракция
MrFr3	доля низкомолекулярной (trailing matter) слизи (Fr3), %	30^{o}C
MrT	доля проанализированной с помощью SEC слизи MrT=MrFr1+MrFr2+MrFr3	
pFr1	полидисперсия Fr1	
pFr2	полидисперсия Fr2	
MMFr1*	молярная масса Fr1, г/моль	
MMFr2*	молярная масса Fr2, г/моль	
[η]wFr1*	истинная вязкость Fr1, л/г	
[η]wFr2*	истинная вязкость Fr2, л/г	
[η]wT	истинная вязкость всей проанализированной SEC слизи, л/г	
a(MH)Fr2*	параметр конформации а Марк-Хоувинка (Mark-Houwink) второй фракции (Fr2)	

* - признаки участвуют в факторном анализе

Таблица 96 – Вегетационный период, размер и форма семян и продуктивность по семенам

Линия	**Vp,** *дн.*	**SeL,** *мм*	**SeW,** *мм*	**SeH,** *мм*	**SeL/W**	**SeH/W**	**SeV,** *мм^3*	**SeS,** *мм^2*	**SeAllS** *мм^2*	**Se1000** *г*	**SePr,** *г*
Коричневые семена											
гк-2	*72*	*4,17±0,31*	2,29±0,36	0,92±0,25	1,83±0,29	0,40±0,17	*36,9±2,08*	*47,6±1,8*	9907	*4,8*	90
гк-22	*72*	*4,08±0,51*	2,33±0,39	0,90±0,32	*1,76±0,41*	0,39±0,22	*35,9±2,51*	*47,0±2,1*	9785	*4,8*	90
гк-79	*71*	4,35±0,54	2,39±0,42	0,86±0,33	1,82±0,41	0,36±0,21	*37,5±2,53*	*50,5±2,2*	10520	*4,8*	110
гк-91	*70*	*4,21±0,42*	2,36±0,36	0,93±0,24	*1,79±0,34*	0,39±0,16	38,5±2,06	*49,2±1,8*	10250	*4,8*	110
гк-109	*72*	4,44±0,50	2,28±0,37	0,93±0,32	1,96±0,45	0,41±0,22	39,4±2,32	*50,3±1,8*	**11425**	*4,4*	100
гк-125	83	4,76±0,49	2,42±0,49	**1,06±0,17**	1,98±0,41	**0,44±0,20**	51,1±2,71	58,4±2,6	9122	6,4	90
гк-130	84	4,41±0,45	2,52±0,31	0,95±0,24	*1,75±0,31*	0,38±0,17	44,2±2,08	54,6±1,9	10500	5,2	140
гк-160	**89**	**5,08±0,52**	**2,71±0,39**	1,02±0,29	1,88±0,30	0,38±0,19	**59,1±2,77**	67,5±2,4	9375	**7,2**	140
гк-210	79	4,74±0,43	2,60±0,41	1,02±0,23	1,83±0,33	0,40±0,18	52,9±2,21	61,1±2,2	**11747**	5,2	**160**
к-6807	83	4,30±0,54	2,32±0,41	1,00±0,21	1,86±0,44	0,43±0,16	41,8±2,04	*50,4±2,0*	9694	5,2	130
Желтые семена											
гк-103	**91**	4,63±0,43	2,42±0,40	0,93±0,27	1,92±0,38	0,39±0,19	43,5±2,28	54,9±2,0	*8578*	6,4	140
гк-159	86	**5,00±0,49**	**2,68±0,44**	**1,12±0,20**	1,87±0,39	0,42±0,18	**62,7±2,67**	67,2±2,4	9328	**7,2**	140
гк-173	**91**	**5,65±0,42**	**2,84±0,41**	**1,12±0,26**	**2,00±0,36**	0,40±0,19	75,1±2,56	**79,0±2,2**	*8980*	**8,8**	130
Пятнистые или желто-коричневые семена											
гк-65	*72*	4,33±0,44	2,32±0,32	0,88±0,24	1,87±0,28	0,38±0,19	36,9±1,64	*49,2±1,8*	11191	*4,4*	110
гк-124	*73*	*4,23±0,35*	2,30±0,52	0,93±0,26	1,86±0,49	0,41±0,24	38,0±2,21	*48,6±2,1*	10116	*4,8*	90
гк-141	*74*	4,29±0,49	2,30±0,40	*0,79±0,28*	1,87±0,37	*0,34±0,18*	32,7±2,34	*47,4±2,2*	10768	*4,4*	*80*
гк-143	83	4,30±0,43	*2,12±0,45*	0,96±0,26	**2,04±0,46**	**0,46±0,27**	36,5±2,03	*46,5±2,0*	9684	*4,8*	*70*
гк-176	76	4,67±0,49	2,44±0,39	*0,76±0,31*	1,92±0,30	*0,31±0,19*	36,8±2,72	53,9±2,4	11225	*4,8*	130
$x_{ср.}$	79	4,53	2,42	0,95	1,88	0,39	44,4	54,6	10122	5,5	114
НСР	4	0,20	0,09	0,05	0,04	0,02	5,6	4,4	447	0,6	13
CV	9	9	7	10	4	9	26	16	9	22	23

* - Минимальные значения выделены курсивом, максимальные – полужирным шрифтом.

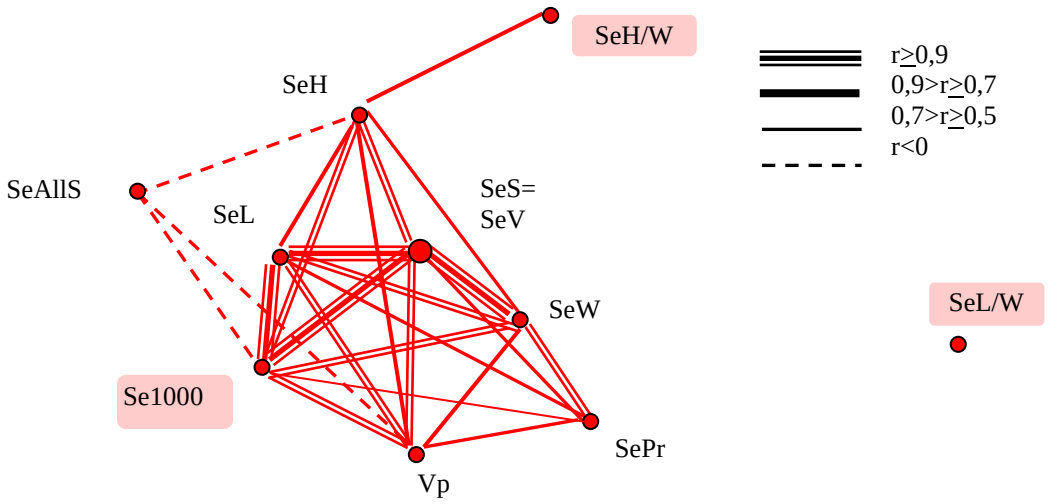


Рисунок 37 – Корреляции вегетационного периода, размера, формы и продуктивности по семенам. Признаки, участвующие в факторном анализе выделены серым цветом

характеризующиеся удлиненным **Vp**, имеют семена с большой **Se1000,** а ранние линии имеют наименьшую **Se1000**. По **SePr** выделилась гк-210, худшими были гк-141 и 143.

Параметр **SeAllS** (общая поверхность 1 г. семян), был использован для лучшей характеристики урожая слизи. Он варьировал от 8578 до 11747 мм^2 (CV<10%). Наибольшая **SeAllS** соответствовала наиболее плоским и легким семенам раннеспелых линий гк-109, 210, 65.

Наоборот, два поздних межеумка с крупными и выпуклыми семенами гк-103 и 173 имели наименьшую **SeAllS**. Т.о., **SeAllS** негативно коррелирует с **Vp**, **Se1000** и **SeH**, но не имеет значимых корреляций с другими признаками (рис.37).

Для дальнейшего математического анализа были отобраны **Vp, Se1000, SeL/W** и **SeH/W. Se1000** использован как индикатор для группы хорошо скоррелированных между собой признаков – **SeL**, **SeW**, **SeS**, **SeV**, **Se1000**, и наоборот – **SeL/W** и **SeH/W** отобраны, как самые независимые (рис.37).

3.5.4. Продуктивность семян по слизи, количеству белка в ней и ее галактозидазной активности у линий льна

Урожай чистой слизи из семян (**m**) составил от 17 до 36 мг/г семян, тогда как масса осажденных этанолом полисахаридов слизи (**a**) колебалась от 10 до 28 мг/г семян (табл. 97). По **m** выделились гк-20 и 22, последняя, а также гк-79 имели много в ней и полисахаридов. Меньше других слизи, также как и полисахаридов в ней было у гк-160 и 173. Наибольшая масса низкомолекулярной слизи **na** была получена от наиболее продуктивной по слизи семян гк-2, а наименьшая – от гк-79, характеризовавшаяся большой массой осажденной слизи (**a**). Соотношение **a/m** варьирует между 57 и 85%. Выход всей слизи (**m**) имеет очень сильную корреляцию с осажденной (**a**) и сильную с **a/m**. Последний признак отрицательно коррелирует с **na** (рис. 38).

Таблица 97. Продукция слизи, белков и β-D-галактозидазная активность слизи

Линия	**m,** *мг*	**a,** *мг*	**na,** *мг*	**a/m,** %	**pr**, *мг*	**pr/m**, %	**ag**, *nkat/мг*	**ag/m**, *pkat/мг*	**ag/pr**, *nkat/мг*
Коричневые семена									
гк-2	**36,2**	23,5	**12,7**	65	*0,05*	*0,15*	*0,13*	*4,2*	2,8
гк-22	**34,0**	**27,5**	6,5	**81**	*0,07*	*0,22*	*0,10*	*3,0*	*1,4*
гк-79	31,2	**26,5**	*4,7*	**85**	0,09	0,34	*0,07*	*2,6*	*0,8*
гк-91	32,4	23,6	8,8	73	*0,06*	*0,20*	0,24	*7,4*	3,7
гк-109	25,8	17,5	8,3	68	0,09	0,45	*0,07*	*3,7*	*0,8*
гк-125	27,2	20,4	6,8	75	0,12	0,46	0,46	17,1	3,7
гк-130	25,8	19,0	6,8	74	*0,08*	0,29	0,33	12,0	4,1
гк-160	*17,3*	*9,8*	7,5	*57*	0,13	0,54	*0,11*	*4,8*	*0,9*
гк-210	27,8	20,5	7,3	74	0,13	0,47	*0,20*	*7,5*	*1,6*
к-6807	26,1	18,0	8,1	69	**0,29**	**1,13**	**1,21**	**47,9**	4,2
Желтые семена									
гк-103	31,5	23,7	7,9	75	0,19	0,62	0,98	32,7	5,3
гк-159	22,7	16,0	6,7	71	*0,06*	0,35	0,30	16,9	4,8
гк-173	*17,7*	*10,5*	7,2	*59*	*0,05*	*0,25*	0,37	18,7	7,5
Пятнистые или желто-коричневые семена									
гк-65	33,1	**26,5**	6,6	80	0,14	0,38	0,48	13,6	3,5
гк-124	24,7	18,0	6,7	73	0,13	0,44	0,59	20,7	4,7
гк-141	26,2	17,3	8,9	66	*0,05*	*0,15*	0,62	19,7	**13,2**
гк-143	27,4	20,0	7,4	73	0,09	0,29	0,81	26,3	9,2
гк-176	23,3	16,0	7,3	69	0,09	0,33	0,53	19,0	5,7
$x_{ср.}$	27,2	19,7	7,6	71	0,11	0,39	0,42	15,4	4,3
НСР	2,6	2,5	0,8	3,5	0,03	0,11	0,16	5,9	1,58
CV	19	26	21	10	55	58	77	77	74

* - Минимальные значения выделены курсивом, максимальные – полужирным шрифтом.

Основные признаки продуктивности по слизи (**m, a**) негативно связаны с длиной вегетационного периода **Vp** и плеядой размеров семян **Se1000, SeL, SeW, SeS, SePr**.

Количество белка в выделенной слизи (**pr**) сильно варьировало среди линий, и было от 0,05 до 0,29 мг в пересчете на 1г семян. К-6807 и гк-103 имели наибольшее количество белка. Процент белка относительно массы слизи был от 0,15 (гк-2, 141) до 1,13 % (к-6807) (табл.97).

По галактозидазной активности как и по количеству белка выделились к-6807 и гк-103. Она же в переводе на 1мг слизи (**ag/m**), имеет подобный **ag** тренд. Если переводить галактозидазную активность на 1мг белка (**ag/pr**), то наибольшей из них будет обладать гк-141, имеющая наименьшее количество белка. Наименьшая величина **ag/pr** была у гк-22, 79, 109, 160 и 210.

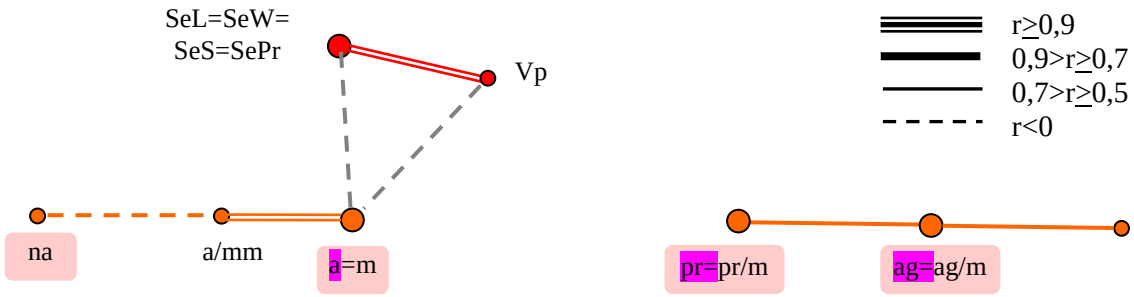


Рисунок 38 – Корреляции продуктивности по слизи и белкам в ней и β-d-галактозидазной активности. Признаки, участвующие в факторном анализе выделены серым цветом.

Масса белка и галактозидазная активность слабо связаны с другими признаками. Значимые корреляции отмечены только внутри своей группы, наиболее сильные – между изначальным признаком и относительным к массе слизи или белка. Галактозидазная активность коррелирует с массой белка, но соотношение **ag/pr** связано только с активностью, но не с белком (рис.38).

Для факторного анализа отобраны **a**, **na**, **pr**, **ag** – репрезентативные для всей группы.

3.5.5. Углеводный состав слизи семян льна, экстрагируемой по стандартной методике

Основные сахара в слизи льна – **Ara**, **Xyl**, **Fuc**, **Gal**, **GalA**, **Rha**, специфичные для двух основных полисахаридов слизи – арабиноксилана (**AX**=**Ara**+**Xyl**) и рамногалактуронана I (**RGIb**=2×**Rha**), а также гомогалакутронана (**HGA** = **GalA**–**Rha**). По литературным данным, **Gal** и **Fuc** в основном являются боковыми цепями **RGIb** (Muralikrishna et al., 1987, Naran et al., 2008), но часть этих сахаров может присоединяться к цепи **AX** (Warrand et al., 2005a).

Наиболее богаты **AX** (>40%) все линии льна межеумка (за исключением гк-125), гк-176 и гк-210. Содержание **Xyl** и **Ara** в слизи умеренно варьирует (CV=20 и 22%, соответственно), тогда как соотношение **Ara/Xyl** слабо варьирует между линиями (CV=12%); наименьшее – у межеумков (0,20), за исключением гк-125, наибольшее – у долгунца гк-109 (0,30) (табл. 98).

Наиболее богаты рамногалактуронаном I (**RGIb** = 34-39%) линии-долгунцы гк-22, 141, 2, 79, а наименее – гк-130 и 160. Соотношение **RG1b/AX** варьирует от 0,60 до 1,43. Значительно больше **RG1b**, чем **AX,** содержат линии-долгунцы гк-22, 141 и к-6807, а меньше – гк-103, 176 и 159.

Содержание **Gal** в слизи варьирует от 7 до 20%. Наиболее богаты **Gal** линии долгунцы гк-22, 79, 124 и 143, а бедны – гк-160 и 176. Соотношение **Gal/Rha** варьирует от 0,58 до 1,66, наибольшее значение имеют гк-124, 130 и 159, а наименьшее гк-160, 176, 173, 65.

Соотношение **Fuc/Rha** варьирует от 0,16 до 0,26 т.е. ниже, чем описано ранее (0,22 – 0,38, Cui et al., 1996b, Muralikrishna et al., 1987). Слизь линий-долгунцов, богатых **Gal**, также имеет низкое соотношение **Fuc/Rha**. Наибольшее значение **Fuc/Rha** присуще линиям межеумкам с наибольшим содержанием **AX**.

Таблица 98 – Моносахаридный состав слизи семян льна после осаждения этанолом

Линия	**Ara, %**	**Xyl, %**	**Rha, %**	**GalA, %**	**Fuc, %**	**Gal, %**	**Glc, %**	**HGA, %**	**RG1b, %**	**AX, %**	**Gal/ Rha**	**Fuc/ Rha**	**Ara/ Xyl**	**RG1b/ AX**
Коричневые семена														
гк-2	6,2	26,2	17,5	28,9	**3,3**	16,6	*1,2*	*11,4*	35,0	32,5	0,95	0,19	0,24	1,08
гк-22	6,1	23,0	**19,2**	29,1	**3,4**	17,9	*1,4*	*9,9*	**38,4**	29,1	0,93	0,18	0,27	**1,32**
гк-79	5,2	23,0	17,1	31,8	2,9	**18,6**	*1,4*	14,7	34,3	28,2	1,08	*0,17*	0,23	1,22
гк-91	*4,6**	22,3	15,2	36,5	2,4	17,3	*1,7*	21,3	30,5	26,9	1,13	*0,16*	*0,21*	1,13
гк-109	7,1	23,3	14,8	36,8	3,0	13,8	*1,2*	22,0	29,6	30,4	0,93	0,21	**0,30**	0,97
гк-125	6,4	23,1	15,8	34,2	2,8	16,7	*0,9*	18,4	31,7	29,5	1,06	0,18	0,28	1,07
гк-130	5,5	22,0	*10,3*	33,8	*2,1*	17,1	**9,2**	23,4	*20,7*	27,5	**1,66**	0,20	0,25	0,75
гк-160	6,6	27,7	11,8	**42,2**	*2,2*	*6,8*	2,6	**30,5**	*23,6*	34,3	*0,58*	0,19	0,24	*0,69*
гк-210	**8,7**	**33,4**	14,9	27,5	3,0	10,8	*1,7*	12,7	29,7	**42,1**	*0,72*	0,20	0,26	*0,71*
к-6807	*4,8*	*18,9*	16,6	**42,3**	2,8	13,5	*1,1*	25,7	33,2	*23,7*	0,81	*0,17*	0,25	**1,40**
Желтые семена														
гк-103	7,1	**33,8**	12,2	*21,2*	3,1	12,8	**9,9**	*9,0*	24,4	**40,8**	1,05	**0,26**	*0,21*	*0,60*
гк-159	6,6	**32,4**	11,8	27,0	3,0	14,7	4,6	15,2	23,6	39,0	1,25	**0,25**	*0,20*	*0,60*
гк-173	6,2	29,7	15,4	33,8	**3,2**	10,6	*1,2*	18,4	30,8	35,9	*0,69*	0,21	*0,21*	0,86
Пятнистые или желто-коричневые семена														
гк-65	**8,8**	**34,3**	15,4	27,8	2,7	9,1	*1,8*	12,3	30,8	**43,1**	*0,59*	0,18	0,26	0,72
гк-124	*3,9*	*19,5*	13,6	**39,5**	2,4	**19,9**	*1,2*	25,9	27,2	*23,4*	1,47	*0,17*	*0,20*	1,16
гк-141	5,7	*21,3*	**19,3**	31,2	3,1	17,4	*2,0*	*11,9*	**38,6**	27,0	0,90	*0,16*	0,27	**1,43**
гк-143	5,4	23,7	16,9	31,3	2,8	**18,1**	*1,7*	14,4	33,9	29,1	1,07	*0,17*	0,23	1,17
гк-176	**8,2**	30,6	13,8	32,9	3,2	*8,6*	2,5	19,1	27,7	38,9	*0,62*	0,23	0,27	*0,71*
$x_{ср.}$	6,3	26,0	15,1	32,7	2,9	14,5	2,6	17,6	30,2	32,3	0,97	0,19	0,24	0,98
НСР	0,7	2,5	1,3	2,7	0,2	1,9	1,3	3,1	2,5	3,1	0,14	0,01	0,01	0,14
CV	22	20	17	17	13	27	101	35	17	19	30	15	12	28

* - Минимальные значения выделены курсивом, максимальные – полужирным шрифтом.

Содержание **HGA** между линиями варьирует от 9 до 31% (CV=35%), меньше других его имеют гк-22, 103, 141, больше – гк-160, к-6807, 124 и 130, последние две также показали наибольшее соотношение **Gal/Rha**. Гк-65, 176 и 173 имеют наименьшее **Gal/Rha.**

Содержание **Glc** в слизи сильно варьирует – от 0,9 до 9,9% (CV=101%), минимальные значения имеют практически все линии, а максимальные – гк-103 и 130, возможно из-за хрупкости оболочек семян, приводящей к экстракции этого вещества из эндосперма.

По результатам корреляционного анализа (рис. 39) все сахара и почти все признаки, производные от них, образуют одну плеяду, состоящую из трех групп: (1) **Ara**, **Xyl (AX)**, **Fuc/Rha**; (2) **Gal**, **Rha (RG1b)**, **Gal/Rha**, **RGIb/AX**; (3) **GalA**, **HGA**, **Fuc**. Между членами первой и второй групп только положительные корреляции, тогда как между самими группами – отрицательные. В третьей группе **GalA** и **HGA** очень сильно связаны и отрицательно коррелируют с **Fuc**. **GalA** также отрицательно коррелирует с первой группой (**Ara**, **Xyl**(**AX**)), **Fuc/Rha**, а **Fuc** – положительно с **Rha**(**RG1b**) из второй. Соотношение **Ara/Xyl** независимо от других.

С признаками размера семян положительно коррелирует **Fuc/Rha** и **Xyl** (**AX**), а отрицательно – **RGIb/AX**, **Gal**, **Rha** (**RG1b**). **VP** отрицательно связан с **Rha** (**RG1b**) и положительно – с **Fuc/Rha**. Общая площадь поверхности семян (**SeAllS**) положительно коррелирует с соотношением **Ara/Xyl**, а содержание всей и осажденной спиртом слизи отрицательно связано с **GalA** и **HGA**.

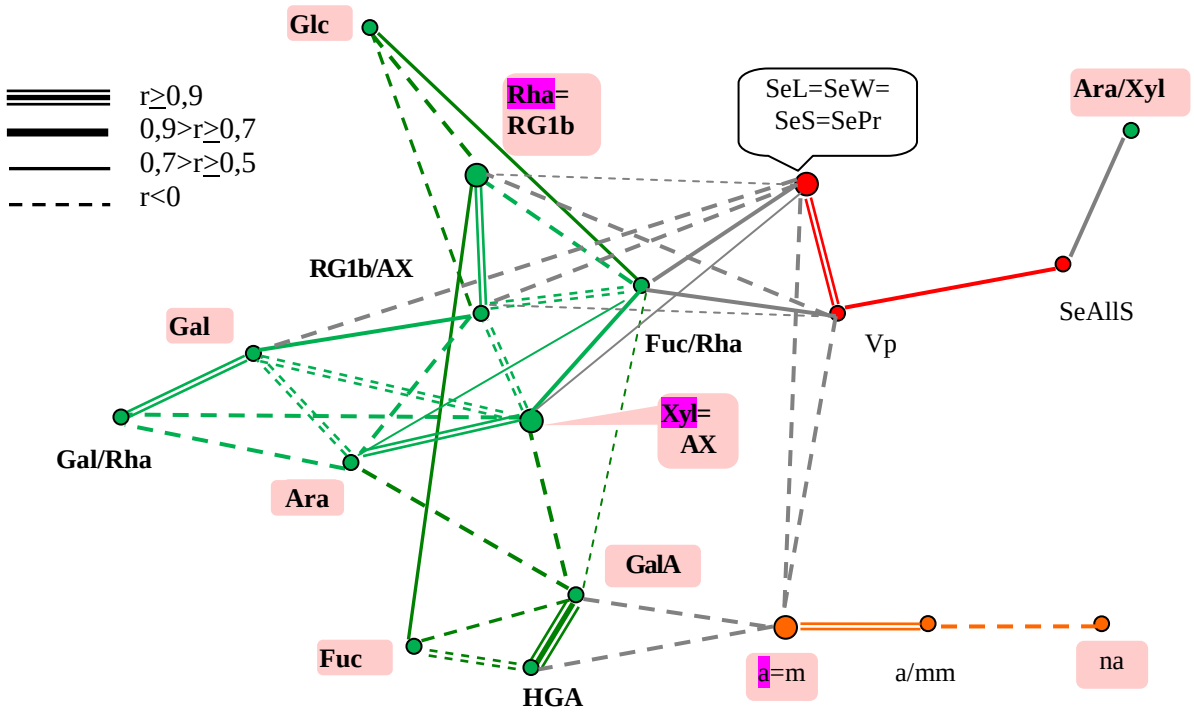


Рисунок 39 – Корреляции между признаками полисахаридного состава слизи после осаждения этанолом. Признаки, участвующие в факторном анализе, выделены серым.

Для дальнейшего анализа были отобраны показатели **Ara**, **Xyl**, **Rha**, **GalA**, **Fuc**, **Gal**, **Glc** и **Ara/Xyl**.

3.5.6. Эксклюзионная хроматография слизи семян льна

Как было предположено ранее (Paynel el al. 2013), присутствие гидролаз в слизи семян может влиять на ее молярную массу (ММ) и полидисперсию (p), которые оцениваются с помощью эксклюзионной хроматографии (SEC). Профили полисахаридов по молярной массе подобны для всех линий (данные не приведены), хорошо выделяется один большой пик

(названный «фракция 2» – Fr2), в которую входит от 44 до 67% анализируемой слизи (**MrFr2**). В общей массе слизи эта фракция полнее других выделилась у гк-79, 91, 124, а хуже – у гк-159 и к-6807. Fr2 гетеромолекулярна с полидисперсией (p) между 1,2 и 1,9. Наиболее гомогенна Fr2 у линии гибридного происхождения гк-176, а также у гк-159, 125, а – гетерогенна у гк-65 (табл. 99).

С пиком Fr2 почти сливается пик Fr1 с большей молярной массой (**MMFr1**), в который входит от 2 до 9% массы всей слизи (**MrFr1**) и слизь с небольшой молекулярной массой Fr3 (**MrFr**3=4-13%). Наибольшую **MrFr1** имеет гк-159 и 173, а наименьшую гк-22. Максимальная **MrFr3** наблюдается у гк-103 и гибрида с ней гк-176 (табл. 99).

Общее содержание проанализированной с помощью SEC слизи (**MrT**) колеблется от 55 до 77%. Лучше других она выделилась у гк-79, 91 и 124, и хуже – у к-6807. К не выделившимся, т.е. не прошедшим через фильтрационную колонку, относятся очень крупные молекулы – агрегаты и олигомеры или молекулы, взаимодействующие с гелем.

Таблица 99 – Эксклюзионная хроматография слизи **(m)** и реологические свойства ее фракций **Fr1** и **Fr2**, а также характеристическая (intrinsic) вязкость слизи после осаждения спиртом (**a**)

Линия	**Mr**Fr1	**Mr**Fr2	**Mr**Fr3	**MrT**	**p**Fr1	**p**Fr2	**MM**Fr1	**MM**Fr2	**[η]w**Fr1	**[η]w**Fr2	**[η]wT**	**a(MH) Fr2**	**[η]C**
	%						*10^6 g/mol*		*L/g*				*L/g*
Коричневые семена													
гк-2	4	53	6	63	*1,00*	1,53	**5,61**	1,43	0,97	0,70	0,71	0,58	0,42
гк-22	*3*	53	*4*	60	**1,05**	1,59	**5,49**	1,40	1,08	0,73	0,73	0,66	0,39
гк-79	4	**65**	*4*	**74**	1,03	1,53	4,45	1,35	*1,02*	0,75	0,74	0,68	0,41
гк-91	4	**64**	9	**77**	1,02	1,47	4,40	1,34	1,06	0,77	0,71	0,67	0,39
гк-109	6	46	10	62	*1,00*	1,33	4,31	*1,24*	**1,37**	0,74	0,69	0,69	0,39
гк-125	4	50	*4*	59	1,02	*1,25*	*4,02*	1,49	1,17	**0,87**	**0,84**	0,58	0,40
гк-130	7	52	*5*	63	1,02	1,51	**5,65**	**1,80**	*1,01*	0,72	0,72	0,51	0,56
гк-160	6	52	7	66	*1,01*	1,61	4,23	1,43	1,15	0,69	0,69	**0,74**	0,49
гк-210	6	56	10	71	*1,01*	1,42	4,20	1,44	1,19	0,80	0,75	0,67	0,36
к-6807	*2*	*44*	8	*55*	**1,05**	1,72	5,13	*1,22*	1,18	0,70	0,69	0,69	0,45
Желтые семена													
гк-103	6	52	**13**	71	1,02	1,49	4,59	1,39	1,19	0,74	0,71	0,64	*0,32*
гк-159	**9**	*47*	6	62	*1,01*	*1,19*	5,10	1,65	1,12	0,78	0,75	*0,43*	0,62
гк-173	**8**	54	7	69	*1,00*	1,33	4,39	1,31	**1,30**	0,71	0,69	**0,71**	**0,68**
Пятнистые или желто-коричневые семена													
гк-65	6	57	10	73	1,03	**1,88**	**5,45**	1,40	*0,97*	*0,61*	*0,60*	0,69	*0,29*
гк-124	5	**67**	*4*	**76**	**1,04**	1,35	4,98	1,47	*1,07*	0,82	0,79	0,58	0,48
гк-141	4	52	9	66	*1,01*	1,30	*3,82*	1,43	1,11	0,83	0,75	0,59	0,35
гк-143	6	55	*4*	64	1,03	1,51	4,75	1,47	1,13	0,75	0,74	0,67	0,53
гк-176	6	52	**13**	71	*1,00*	*1,15*	*3,99*	*1,23*	1,19	0,72	0,65	**0,75**	0,44
av,	5	54	7	67	1,02	1,45	4,70	1,42	1,13	0,75	0,72	0,64	0,44
LSD	0,8	3,1	1,5	3,1	0,01	0,09	0,29	0,07	0,05	0,03	0,03	0,04	0,05
CV%	29	11	40	9	2	13	13	10	9	8	7	13	23

Молярная масса первой фракции (**MMFr1**) варьирует от $3{,}82\times10^6$ до $5{,}65\times10^6$ г/моль. Большую молярную массу Fr1 имеют гк-2, 22, 130, 65, меньшую – гк-125 и 176. У второй фракции молярная масса колеблется между $1{,}88\times10^6$ и $1{,}23\times10^6$ г/моль. Большую **MMFr2** имеет, как и для Fr1 гк-130, меньшую – гк-109, 176 и к-6807.

3.5.7. Истинная вязкость полисахаридов слизи семян льна

Вязкость **[η]wT**, вычисленная для всех полисахаридов, проанализированная с помощью SEC (**FrT**), содержащих все три фракции, варьирует от 0,60 до 0,84 л/г (CV = 7%). Большую вязкость, как общую, так и второй фракции, имеет гк-125, а меньшую гк-65 (табл. 99).

Средняя величина Марк-Хаувинка(Mark-Houwink, **a(MH)Fr2**), вычисленная для Fr2 (0,64± 0,04), характеризует рандомную спиральную конформацию. Гк-160, 173, 176 имеют максимальную величину **a(MH)Fr2** (0,71–0,75), тогда как гк-159 – минимальную (0,43). Низкая величина **a(MH)Fr2** предполагает способность образовывать агрегаты (см. большой процент Fr1). Интересно, что экстремальные линии гк-159 и 160 были отобраны из одного сорта Bionda (табл.99).

Истинная (Intrinsic) вязкость **[η]C** была оценена для осажденных этанолом полисахаридов слизи (**a**) и варьировала от 0,29 до 0,68 л/г, т.е. была меньше, чем величины, измеренные с помощью SEC. Гк-159 и 173 имеют наибольшую **[η]C**, тогда как гк-103 и 65 – наименьшую (табл.99).

Все параметры, полученные как в результате хроматографии, так и в результате реологических исследований, образовали одну «рыхлую» плеяду, ядром которой является **[η]wT**, тесно связанный с **[η]wFr2**. Первый отрицательно коррелирует с **a(MH)Fr2**, **MrFr3** и полидисперсией **pFr2**, второй – с **pFr2** и **MMFr1**. **PFr2** положительно коррелирует с **pFr1**, которая в свою очередь, отрицательно связана с процентом выхода этой фракции **MrFr1**, т.е. увеличение объема фракции Fr1 происходит за счет молекул другой конформации (рис. 40).

Выход первой фракции (**MMFr1**) – единственный признак, имеющий корреляцию (+) с истинной вязкостью осажденной слизи. **MMFr1** положительно связана с ее вязкостью **[η]wFr1**. Процент выхода всей слизи (**MrT**) тесно связан с выходом ее второй (основной) фракции **MrFr2**, которая имеет слабую корреляцию с соотношением **Ara/Xyl** (рис. 40).

Только параметры первой (тяжелой) фракции и истинная вязкость связаны с размерами семян и количеством слизи. Истинная вязкость **[η]C** имеет умеренные положительные корреляции с размерами семян и вегетационным периодом, и отрицательную – с выходом слизи. Также последний имеет негативную корреляцию с **MrF1** и ее вязкостью. Молярная масса и полидисперсия первой фракции коррелируют с удлиненностью семени (**SeL/W**). Полидисперсия первой фракции положительно связана с процентом высокомолекулярной фракции слизи (**a/m**), рамногалактуронаном 1 **Rha** (**RG1b**), и отрицательно - с арабиноксиланами (**Xyl**=**AX**), **Ara** и соотношением **RG1b/AX**.

Выход последней фракции (**MrFr3**) также положительно коррелирует с **Xyl**=**AX**, **Ara** и отрицательно – с соотношением **Gal/Rha**. Молярная масса основной, второй фракции, положительно коррелирует как с **Glc**, так и с **Gal/Rha**. Только содержание галактозы положительно коррелирует с вязкостями общей и второй фракции, а также величиной **a(MH)Fr2**.

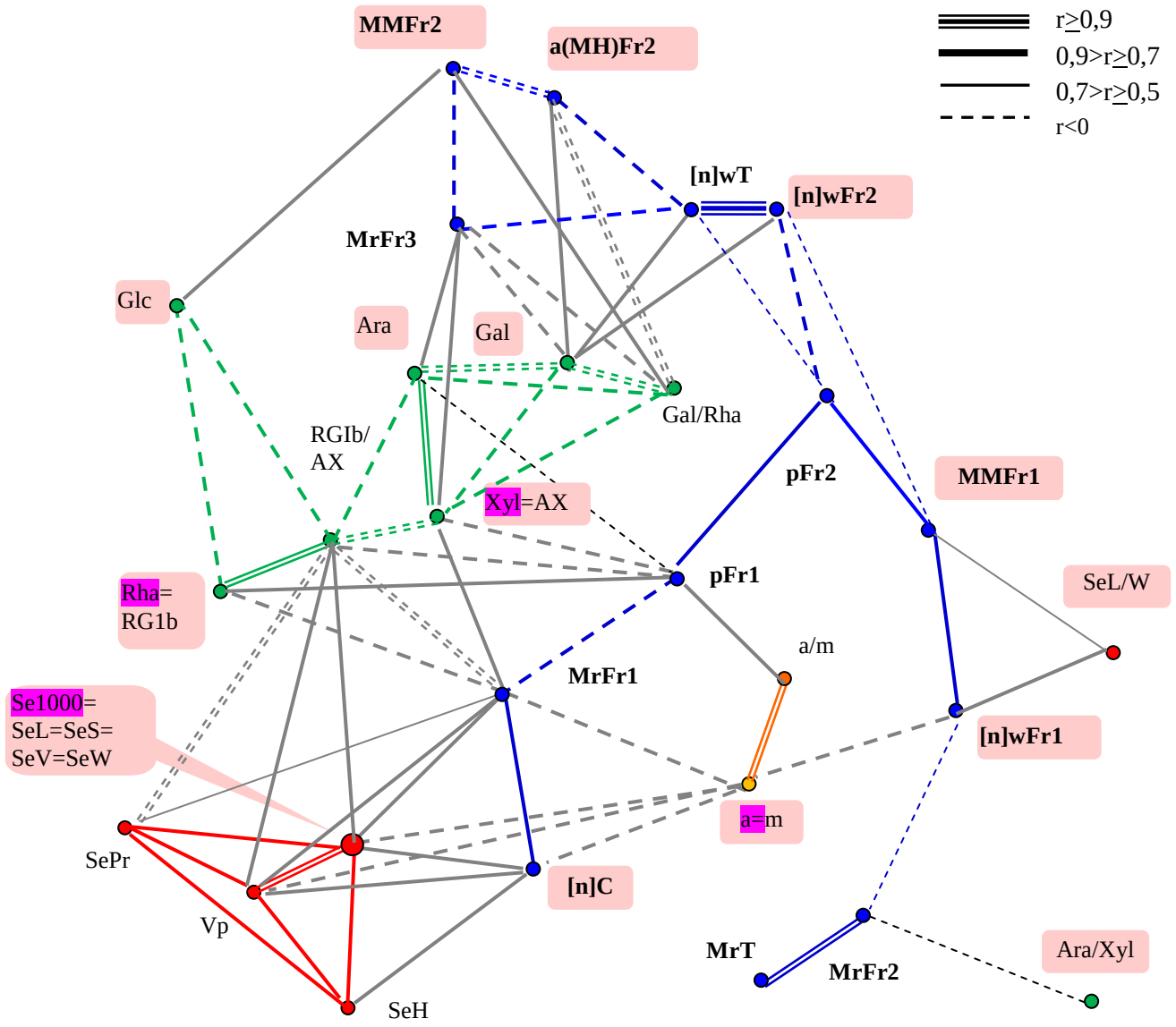


Рисунок 40 – Корреляция признаков, полученных в результате эксклюзионной хроматографии слизи (m) и истинной вязкости полимеров слизи (a). Признаки, участвующие в факторном анализе, выделены серым цветом

Для факторного анализа были отобраны все признаки, за исключением полидисперсий, **MrFr1-3, MrT**, и **[η]wT** (связанный с **[η]wFr2**).

3.5.8. Факторный анализ основных признаков семян и слизи из них

Факторные нагрузки на признаки. По результатам корреляционного анализа 21 признак был отобран для дальнейшего изучения. Среди них репрезентативно представляющие группы тесно связанных признаков, слабо коррелирующие с другими и экономически значимые.

С помощью метода каменистой осыпи (scree test) было показано, что для определения большей части общей изменчивости признаков необходимо выделить семь факторов, которые описывают 85% от общей изменчивости. Изначальные данные были тяжело интерпретируемы,

т.к. многие признаки имеют высокие нагрузки по нескольким факторам. Поэтому, чтобы облегчить факторную структуру, было применено varimax вращение осей (табл. 100, рис. 41).

Таблица 100 – Факторный анализ с varimax вращением 21 признака для 18 линий

Characters	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7
Se1000	0,15	**-0,81**	-0,26	0,05	0,01	0,24	-0,07
SeL/W	-0,26	**-0,41**	-0,10	0,16	0,31	**0,59**	0,21
SeH/W	0,07	-0,38	0,39	0,02	**0,43**	0,00	**0,41**
a	-0,09	**0,57**	0,29	**0,47**	0,06	**-0,49**	-0,15
na	-0,09	0,09	-0,01	0,04	-0,08	-0,14	**0,75**
Ara	0,03	0,24	**-0,80**	0,42	-0,11	0,18	0,09
Xyl	0,14	-0,17	**-0,74**	**0,57**	-0,03	0,02	-0,11
Rha	**-0,71**	0,29	0,43	0,26	-0,12	-0,04	0,20
GalA	-0,24	-0,11	0,12	**-0,94**	0,06	0,11	0,05
Fuc	-0,46	0,04	-0,09	**0,72**	-0,10	0,17	0,28
Gal	0,12	0,11	**0,95**	0,07	-0,08	-0,15	0,01
Glc	**0,77**	-0,02	-0,22	0,18	0,23	-0,12	-0,18
Ara/Xyl	-0,14	**0,66**	-0,23	-0,13	-0,12	0,33	0,38
[n]C	0,16	**-0,87**	0,07	-0,23	-0,17	0,02	0,07
MMFr1	0,23	-0,07	0,08	0,06	0,10	**-0,87**	0,25
MMFr2	**0,86**	-0,15	0,23	0,04	-0,21	-0,20	0,01
[n]wFr1	-0,21	-0,24	-0,26	-0,05	0,19	**0,76**	0,19
[n]wFr2	0,24	0,07	**0,65**	0,08	-0,11	**0,63**	-0,08
a(MH)Fr2	**-0,75**	0,11	-0,44	-0,21	0,13	0,11	-0,21
pr	-0,05	0,16	-0,17	-0,21	**0,89**	-0,04	-0,07
ag	0,00	-0,05	0,10	0,06	**0,88**	0,07	0,00
Собственное число фактора	3,01	2,81	3,49	2,44	2,11	2,67	1,27
Доля влияния фактора	0,14	0,13	0,17	0,12	0,10	0,13	0,06
(Доля влияния фактора)^{0,5}	0,38	0,37	0,41	0,34	0,32	0,36	0,25

Первый фактор – фактор молярной массы второй фракции. Он выявил антагонизм между **MMFr2**, с одной стороны и **Rha** с **aMHFr2**, с другой, что может говорить о присутствии гибких **RGIb** во второй фракции (Fr2) с низкой молярной массой, т.к. количество **Rha** увеличено.

F2 – фактор истинной вязкости, он выявил антагонизм между **[η]C**, **Se1000** и менее с **SeL/W**, с одной стороны, и выходом полисахаридов (**a**) и соотношением **Ara/Xyl** с другой. Это показывает, что большой выход полисахаридов из мелких и коротких семян содержит слабо вязкие арабиноксиланы с боковыми цепями, состоящими из **Ara**.

F3 – фактор нейтральных сахаров. Он выявил антагонизм между **AX** (**Ara**, **Xyl**), с одной стороны и **Gal** и **[η]wFr2** с другой. Можно предположить, что у слизи, содержащей богатые Gal полимеры, вязкость второй фракции Fr2 будет увеличиваться, т.к. **RGIb** будет связываться с ветвями Gal-AX в AX-RGI комплексы (как предположили Naran et al., 2008).

F4 – фактор кислой фракции слизи. Он показал антагонизм между **GalA**, с одной стороны и **Fuc**, **Xyl, a** с другой, предположительно из-за конкуренции сахаров за места ветвления.

F5 – фактор содержания белка (**pb**), галактозидазной активности слизи (**ag**) и выпуклости семян (**SeH/W**).

F6 – фактор вязкости обеих фракций. Он выявил антагонизм между вязкостью обеих фракций (**[η]wFr1** и **[η]wFr2**), **SeL/W**, с одной стороны, и молярной массы первой фракции (**MMFr1**), выходом полисахаридов слизи (**a**), с другой. Возможно, что малочисленная, но высокомолекулярная первая фракция из широких семян не оказывает большего влияния на свою вязкость, а, забирая с собой часть следующей фракции, уменьшает и ее вязкость.

F7 – фактор мелких молекул (**na**), возможно связанный с утолщенностью семян (**SeH/W**).

Для дальнейшей классификации линий были предложены четыре пары факторов (рис. 41): F1 и F4 (моносахаридный состав и молярная масса второй фракции), F3 и F4 (моносахаридный состав), F2 и F6 (вязкость), и F5 и F7 (галактозидазная активность и низкомолекулярная фракция слизи).

Факторные нагрузки на линии. Были рассмотрены факторные нагрузки на линии в системе каждой из четырех пар факторов, предложенных нами выше (рис. 41).

В системе F1 и F4 были выделены одна группа и 4 независимые линии. Группа имела наименьшие нагрузки по F1 и включала гк-22 (много **Rha**), гк-173 (высокий **a(MH)Fr2**) и гк-79. Стандарт к-6807 также имел небольшую нагрузку по F1 (низкая **MMFr2**). Напротив, гк-130 имеет максимальную нагрузку по F1 (высокая **MMFr2**, мало **Rha**). По F4 выделились 2 линии: гк-103 с наибольшей факторной нагрузкой (много **a**, **Fuc** и **Xyl**, мало **GalA**) и гк-160 с наименьшей нагрузкой по F4 (мало **a** и **Fuc** много **GalA**).

В системе F3 и F4 гк-160 (мало **Gal** и **Fuc**) имеет наименьшие нагрузки по F3 и F4. Группа гк-176 и 65 (много **AX**, мало **Gal**) имеет наименьшую нагрузку по F3, тогда как гк-103 (много **Xyl**, мало **GalA**) имеет наибольшие нагрузки по F4. Группа, включающая гк-143 и гк-125 (много **Gal** и высокая **[n]wFr2**), гк-141 (мало **Xyl**), гк-79 (много **Gal**) имеет наибольшие нагрузки по F3. Гк-124 (много **Gal**, мало **AX**) имеет высокие нагрузки по F3, но независима от последней группы, так как имеет много **GalA**.

В системе F2 и F6 выделены две группы линий. Первая группа включает гк-109 (высокое соотношение **Ara/Xyl**, и большая **[n]wFr1**, низкий **Se1000**) и гк-141 (большая **[n]wFr2**, низкие **Se1000**, **SeL/W**, **MMFr1**) с наибольшими нагрузками на оба фактора, гк-125 (малые **MMFr1** и высокий **[n]wFr2**) с наибольшей нагрузкой по F6. Наименьшие нагрузки по F6 имеют гк-2 (высокая **MMFr1**, небольшая **[n]wFr2**) и гк-65 (высокие **MMFr1**, **a**, низкие **[n]wFr1**, **[n]wFr2**, **[n]C**, **Se1000**), последняя также с наибольшей нагрузкой по F2. Гк-173 (высокие **[n]C**, **Se1000**, **SeL/W**, низкое **Ara/Xyl**) имеет наименьшие нагрузки по F2.

В системе F5 и F7 выделено 4 независимые линии. К-6807 и гк-103 (много **pr**, **ag**) имеют наибольшие нагрузки по F5. Гк-79 (мало **na**) имеет наименьшие нагрузки по F7, напротив, гк-2 (много **na**, мало **pr** и **ag**), имеющая наименьшие нагрузку по F5.

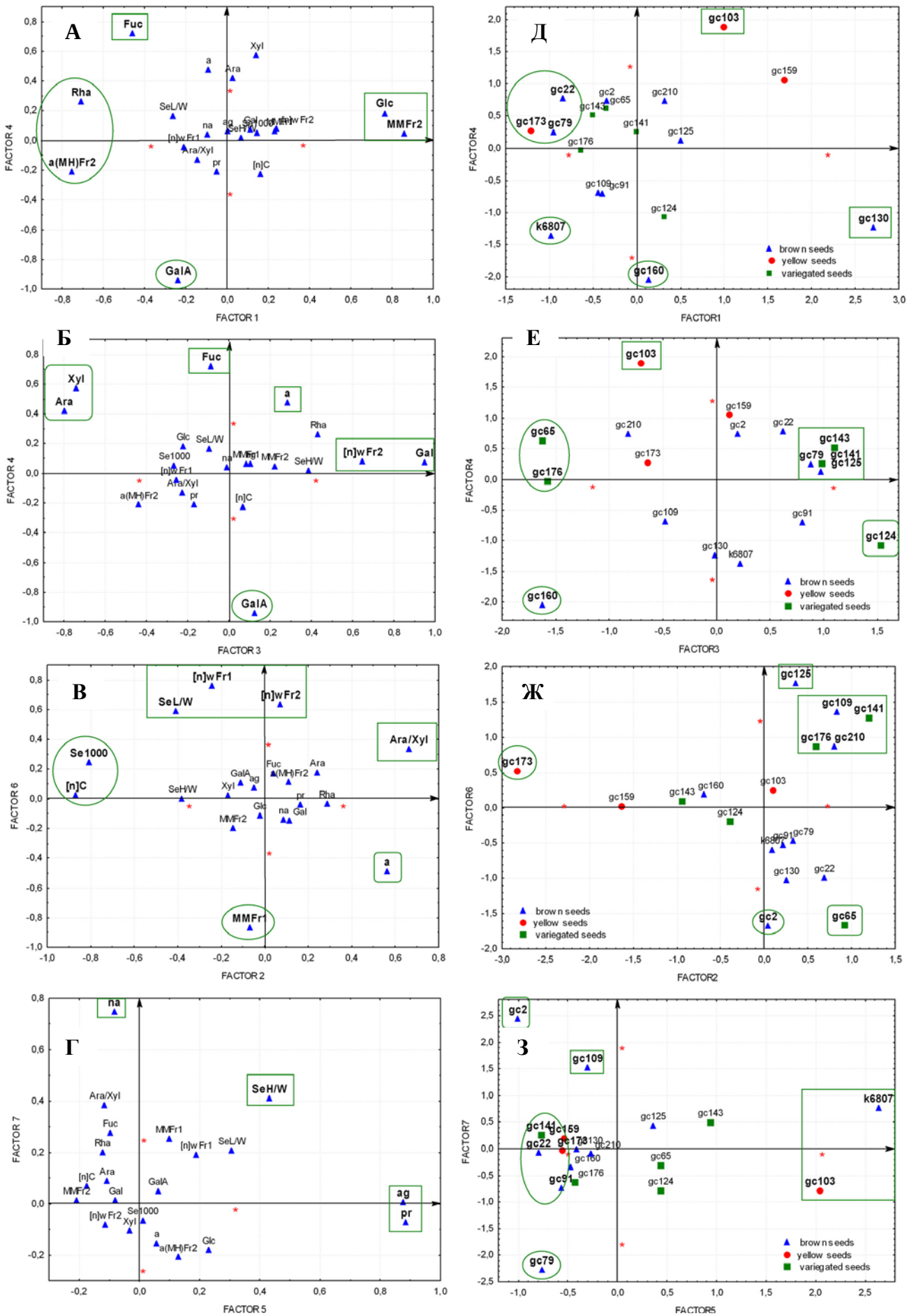


Рисунок 41 – Факторные нагрузки для 21 признака (А-Г) и 18 линий (Д-З) в системе факторов 1 и 4 (А, Д), 3 и 4 (Б, Е), 2 и 6 (В, Ж), 5 и 7(Г, З).

Анализ факторных нагрузок позволил выделить линии по комплексу признаков, что облегчит селекцию по нужным фенотипам.

Таким образом, на 18 линиях был выявлен широкий полиморфизм по 45 признакам слизи, для многих из них, перспективных для селекции (молярная масса, вязкость, разделение на фракции, галактозидазная активность) это было сделано впервые. Многие ценные, но трудно определяемые признаки, коррелировали с легко определяемыми – морфологическими, так истинная вязкость слизи связана с размером семян. По результатам корреляционного и факторного анализа все признаки были сгруппированы по 7 факторам, что в дальнейшем облегчит как отбор признаков для более глубоких исследований, так и первичный отбор линий с заданными характеристиками.

Заключение к главе 3.5

Продолжительность вегетационного периода влияла на выход полисахаридов слизи, галактозидазную активность, состав слизи (в основном остатки рамногалактуронана 1) и ее вязкость. Содержание сахаров, входящих в состав арабиноксиланов, отрицательно коррелирует с содержанием сахаров пектинов. Истинная вязкость, измеренная при помощи эксклюзионной хроматографии связана с содержанием галактозы в слизи. Относительно независимые от других признаков (форма семян, содержание белка и галактозидазная активность) можно легко комбинировать в процессе селекции на выход, состав и свойства слизи.

Лен обладает широким разнообразием по составу слизи. Перспективны для выпечки желтосемянные линии гк-103, 136, 159, 173 и 391 с большим содержанием арабиноксиланов. Все линии, несущие ген *s1* (*star 1*), имеют достоверно больше арабиноксиланов и глюкозы и могут быть донорами этих признаков. Лучше отделяют слизь мелкосемянные формы. Сорт Оршанский 2 (Беларусь, к-6807) имеет очень высокую ферментативную (галактозидазную) активность слизи. Самую большую истинную вязкость по результатам эксклюзионной хроматографии имеет слизь у гк-125 (л-5-1 из к-6296, Koto, США) и гк-173 (л-1 из и-548145, Германия) по прямому определению.

3.6. Жирнокислотный состав масла семян льна

3.6.1. Изменчивость жирнокислотного состава масла семян льна в зависимости от условий среды

В связи с глобальным потеплением в северных широтах часто наблюдается аномально жаркое лето, когда наибольшие температуры приходятся на время созревания льна. Для засушливого климата Поволжья, одного из основных регионов возделывания льна, наоборот увеличилось количество дождей, что привело к снижению температуры. Из-за засухи на юге России и потепления в северных, масличный лен стали чаще возделывать на севере и востоке страны. Климат, как и генотип, влияет на соотношение жирных кислот (ЖК), поэтому для грамотного выбора сортов необходимо проводить их эколого-географические испытания.

Для изучения влияния зоны произрастания и генотипа на содержание ЖК в масле семян было отобрано 27 образцов льна (24 линии и 3 сорта), в том числе 3, относящихся к низколиноленовым (solin). Образцы возделывались в Ленинградской обл. (г. Пушкин, ВИР, 2011 г.) и в Самарской обл. (г. Кинель, ПНИИСС, 2012 г.) (табл. 8, рис. 15, Пороховинова и др., 2016; Брач и др., 2016).

Семена льна в среднем содержали 4,7% пальмитиновой (PAL), 3,4% стеариновой (STE), 21,6% олеиновой (OLE), 20,7% линолевой (LIO; 14,8 – у высоколиноленовых (ВЛ) и 62,3 – у низколиноленовых (НЛ)) и 49,7% линоленовой (LIN; 55,5 – у ВЛ, 6,4 – у НЛ) кислот. Соотношение LIO/LIN было 1,39±0,63 (0,27±0,01 – для ВЛ и 10,18±1,55 – для НЛ). Йодное число масла (IOD) у семян в среднем – 184±3 (190±2 у ВЛ и 143±1 у НЛ) (табл.101, рис. 42).

Содержание PAL было от 3,7 до 6,6%. Меньше всех ее имели 3 линии из местных российских образцов (гк-2, 65, 79), гк-124 из сорта Stormont Motley (Северная Ирландия) и гк-159 – линия из немецкого сорта Bionda. По критерию Тьюки достоверно больше других этой кислоты было у НЛ гк-391 из сорта Eyre и в сорте Walaga (табл.101, рис. 42А).

Содержание STE было от 2,3 до 4,8%. Меньше других ее имели 2 линии – гк-2 и 79, а больше – у гк-173 (Ottawa violet, Германия) и гк-136 (Mermilloid, Чехословакия) (табл.101, рис.42Б).

OLE в масле содержалось от 14,2 до 34,3%. Меньше ее имели три линии независимого происхождения, гомозиготные по гену *s1* (подавление синтеза антоцианов): гк-67 (Канада), гк-103 (Нидерланды) и гк-136 (из Чехословакия). Больше других этой кислоты в масле было у гк-119 (Индия) и гк-79 (табл. 101, рис. 42).

LIO в масле содержалось от 10,2 до 64,4% (19,6 у ВЛ). Менее других ее было у гк-79. Достоверно больше других – у всех НЛ образцов, а также у ВЛ линии гк-390 из НЛ сорта. Среди ВЛ образцов больше других ее имела гк-173 (табл.101, рис 42Г).

LIN в масле было от 4,9 (38,7 у ВЛ) до 64,8%. Меньше других ее имели все НЛ образцы, гк-390 и гк-119. НЛ образцы достоверно отличались от всех ВЛ, а гк-119 – от большинства ВЛ образцов. Больше других LIN у линий, гомозиготных по гену *s1* (гк-67, 103,136, табл.41, рис.42Д).

Таблица 101 – Жирнокислотный состав масла семян льна (среднее для двух пунктов изучения)

Номер по кат. ВИР	Соотношение ЖК в масле семян					LIO/LIN	IOD
	PAL	STE	OLE	LIO	LIN		
Высоколиноленовые образцы							
гк-2	*3,9*[1]	*2,6*	19,2	14,6	59,6	0,25	**198**
гк-22	4,4	2,9	26,1	12,1	54,5	*0,22*	186
гк-54	4,1	2,9	20,4	13,8	58,9	0,23	195
гк-65	*3,7*	3,3	21,0	16,6	55,4	0,30	192
гк-67	4,6	2,8	*15,8*	14,6	**62,2**	0,23	**202**
гк-79	*3,8*	*2,3*	31,8*	*10,2*	52,0	*0,20*	181
гк-91	4,1	2,8	23,5	12,6	57,0	*0,22*	191
гк-100	4,8	3,3	18,4	13,8	59,7	0,23	196
гк-103	4,9	3,8	*14,2*	12,4	**64,8**	*0,19*	**203**
гк-109	4,1	2,9	22,7	15,1	55,3	0,27	190
гк-119	5,5	4,2	**34,3***	17,2	*38,7**	**0,44**	161*
гк-124	*3,8*	3,0	22,5	17,2	53,5	0,32	189
гк-125	4,7	3,3	23,0	13,7	55,3	0,25	188
гк-129	5,0	3,1	16,5	14,6	60,7	0,24	**198**
гк-130	4,4	*2,5*	22,7	14,0	56,3	0,25	191
гк-136	5,0	**4,6**	*14,8*	13,9	**61,7**	*0,22*	**198**
гк-141	4,6	3,9	23,7	15,7	52,2	0,30	184
гк-146	5,5	3,4	20,9	16,9	53,2	0,32	187
гк-159	*3,7*	3,1	22,3	16,8	54,1	0,31	190
гк-160	4,4	3,7	19,1	15,1	57,7	0,26	194
гк-173	5,0	**4,8**	17,8	**19,6**	52,8	0,37	187
гк-176	5,2	4,3	22,8	16,4	51,4	0,32	182
к-7472	4,0	4,1	27,1	14,1	50,6	0,28	180
гк-390[2]	4,6	2,8	16,9	**31,6***	*44,0**	**0,72**	184
$x_{ср}$±Se	4,5±0,1	3,4±0,1	21,8±1,0	14,8±0,4	55,5±1,1	0,27±0,01	190±2
НСР	0,2	0,3	2,1	0,9	2,3	0,03	4
CV	12	20	23	14	10	22	5
Низколиноленовые образцы							
гк-391	6,0*	3,9	23,1	**60,4***	*6,7**	**9,07**	*142**
и-595808	5,5	3,6	21,1	**62,2***	*7,6**	**8,23**	*146**
и-601680	**6,6***	4,0	20,1	**64,4***	*4,9**	**13,23***	*142**
$x_{ср}$±Se	6,0±0,3	3,8±0,1	21,4±0,9	62,3±1,2	6,4±0,8	10,18±1,55	143±1
Все образцы							
$x_{ср}$±Se	4,7±0,1	3,4±0,1	21,6±0,9	20,7±3,0	49,7±3,2	1,39±0,63	184±3
НСР	0,3	0,3	1,8	6,1	6,5	1,29	7
CV	16	19	21	75	33	234	9

[1] – курсивом обозначены минимальные, а полужирным шрифтом – максимальные значения для всей выборки. * – образцы, выделившиеся по критерию Тьюки для всей выборки.
[2] – гк-390 не участвует в дисперсионном анализе высоколиноленовых образцов.

Соотношение LIO/LIN варьировало от 0,19 (гк-22, 79, 91, 103) до 0,44-13,23, у всех НЛ и гк-119 (0,44) (табл. 101). ВЛ образцы по LIO/LIN имели нормальное распределение (рис.42Е), а у НЛ оно сильно варьировало, особенно у семян пушкинской репродукции (рис.42Ж).

Оптимальное соотношение LIO/LIN было в масле у семян НЛ сортов репродукции г. Кинель, и мука из них имеет наилучшее качество для выпечки. Эти же образцы, выращенные в г. Пушкин, обладают несбалансированным LIO/LIN за счет снижения доли LIN. Из семян ВЛ льна масло лучше отжать, чтобы избежать его прогорания при термической обработке.

IOD варьировало от 142 (161 у ВЛ) до 203. Минимальное IOD у всех НЛ образцов и гк-119 достоверно отличается от ВЛ по критерию Тьюки. Максимальное IOD имели гомозиготы по гену *s1* (гк-67, 103, 136), а также гк-2 и гк-129 (табл.101, рис. 42 З).

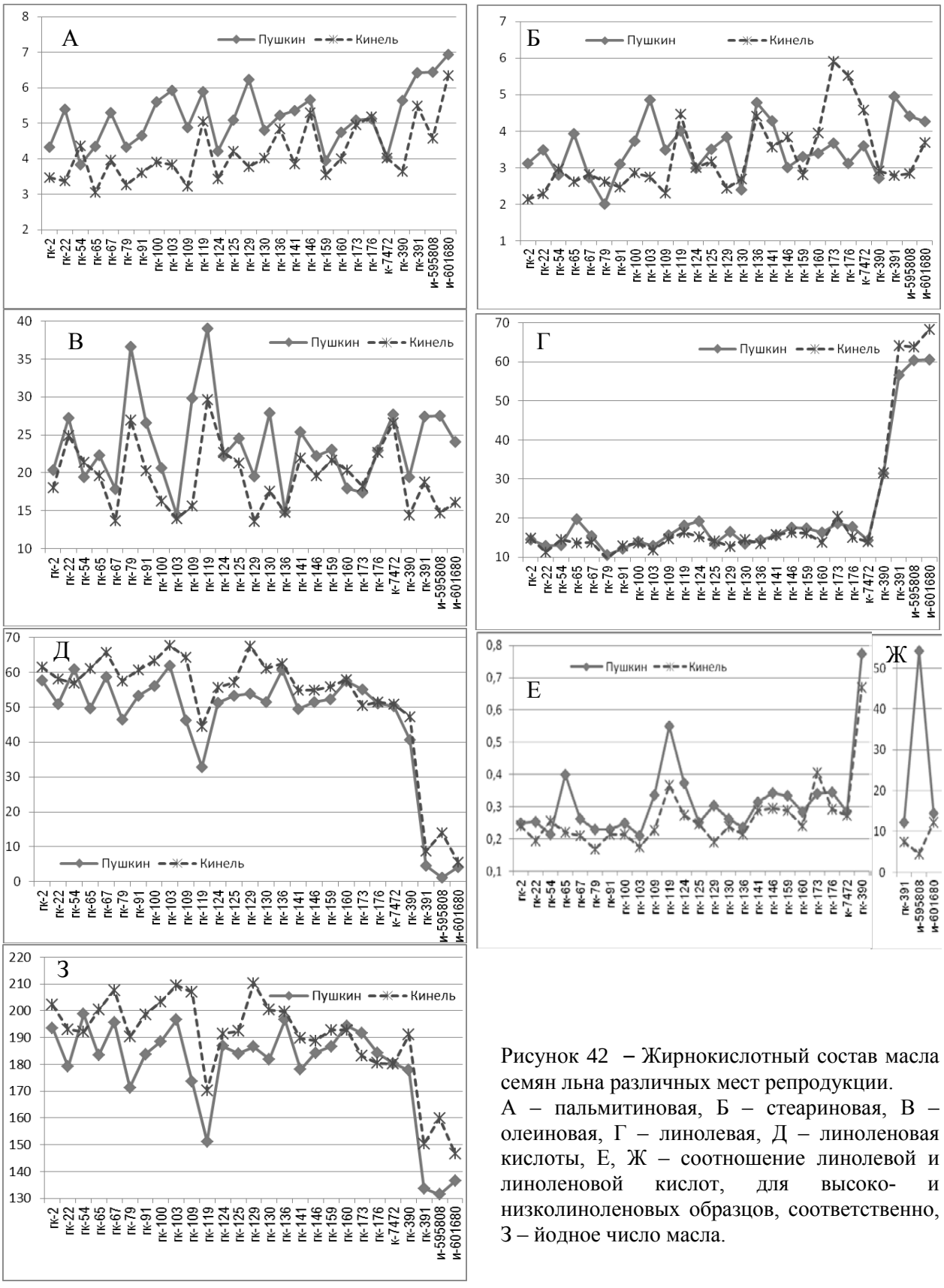


Рисунок 42 – Жирнокислотный состав масла семян льна различных мест репродукции.
А – пальмитиновая, Б – стеариновая, В – олеиновая, Г – линолевая, Д – линоленовая кислоты, Е, Ж – соотношение линолевой и линоленовой кислот, для высоко- и низколиноленовых образцов, соответственно, З – йодное число масла.

Таким образом, самые значительные отличия обусловлены уровнем LIN. Ее меньше у НЛ и гк-119 из Индии, а больше – у группы линий, несущих ген *s1*. У гк-119, в отличие от НЛ образцов, ее снижение происходит за счет увеличения OLE, а не LIO. А у линий с геном *s1* увеличение содержания этой кислоты идет за счет уменьшения OLE.

С помощью теста d Колмогорова-Смирнова показано достоверное отличие от нормального распределения для всей выборки по LIO и LIN кислотам и LIO/LIN соотношению. У LIO/LIN нарушено и требование однородности дисперсии (критерий χ^2 Бартлетта). Отклонения от нормального распределения во всех случаях обусловлены наличием НЛ линий, тогда как для ВЛ образцов нарушений распределения выявлено не было (табл. 102, 103).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа и места выращивания на содержание PAL, OLE и LIN IOD. На LIO достоверно влиял только генотип образца. На STE и LIO/LIN влияние факторов не доказано. Для LIO/LIN это следствие асимметричности распределения из-за НЛ образцов (табл. 102).

Вклад генотипа в общую изменчивость значительно превышал влияние условий выращивания. У всей выборки доля влияния генотипа (η^2) на LIO и LIN близко к 100%, на IOD – 84%, OLE – 69%, а на PAL – 57% (достоверные), STE и LIO/LIN – более 50% (недостоверные). Место посева определяло 28% изменчивости для PAL, 15% – OLE, 9% – IOD, и меньше 5% для остальных признаков, причем для LIN – достоверно. У STE и LIO/LIN сильно влияние случайного варьирования (~40%), что дискредитирует действие других факторов.

Сравнение средних значений признаков и дисперсионный анализ показали, что в семенах пушкинской репродукции по отношению к кинельской больше PAL и OLE, меньше LIN и ниже IOD. По STE, LIO и LIO/LIN различия статистически недостоверны. Это противоречит ранее опубликованным данным (Иванов, 1926, Ермаков, 1958) о большем содержании ненасыщенных ЖК при выращивании в северных регионах по сравнению с южными. Это может быть связано с жаркой погодой в Ленинградской области в год изучения. Для большинства признаков от всей выборки образцов достоверно отличаются только несколько с экстремальными значениями, что затрудняет определение влияния генотипа на общую изменчивость.

Для группы ВЛ образцов дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа и места выращивания на все признаки, кроме STE (табл. 103). Как и во «всей выборке», генотип оказывал большее влияние на изменчивость, чем место посева. Доля их влияния для PAL, STE и OLE была примерно такой же. Для LIO генотип составлял 78% от общей изменчивости, а место репродукции – 8%, тогда как для LIN, LIO/LIN и IOD они были 64-78 и 12-20% соответственно.

Для проверки влияния генотипа на признаки, распределение которых сильно отличается от нормального, использован непараметрический критерий Н Краскала-Уоллеса (табл.103, 104). Этот аналог однофакторного дисперсионного анализа показал достоверное влияние генотипа и

Таблица 102 – Дисперсионный анализ влияния генотипа и места репродукции на жирнокислотный состав масла семян льна для «всей» выборки

Пара-метр	PAL (16:0)			STE (18:0)			OLE (18:1)			LIO (18:2)			LIN (18:3)			LIO/LIN			IOD		
	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error
Тест d Колмогорова-Смирнова (соответствие распределения нормальному)																					
d	0,11			0,13			0,10			0,36			0,27			0,46			0,18		
p	>0,20			>0,20			>0,20			**<0,01**			**<0,01**			**<0,01**			<0,10		
Двуфакторный дисперсионный анализ (main effects ANOVA)																					
df	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26
SS	27,4	13,6	7,1	22,7	0,9	16,7	1115	239	259	12434	1	117	14146	438	365	2018	62	1182	15093	1602	1319
MS	1,1	13,6	0,3	0,9	0,9	0,6	43	239	10	478	0,7	4,5	544	438	14	78	62	45	581	1602	51
F	3,86	49,83		1,36	1,44		4,30	23,95		106,67	0,15		38,74	31,17		1,71	1,37		11,44	31,58	
p	**0,000**	**0,000**		0,22	0,24		**0,000**	**0,000**		**0,000**	0,70		**0,000**	**0,000**		0,09	0,25		**0,000**	**0,000**	
η^2,%	57	28	15	56	2	41	69	15	16	99	0	1	95	3	2	62	2	36	84	9	7
Однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA)																					
F	1,37			1,33			2,33			110,14			18,29			1,68			5,37		
p	0,21			0,23			**0,02**			**0,000**			**0,000**			0,09			**0,000**		
F		20,51			1,22			9,03			0,003			1,57			1,01			5,08	
p		**0,000**			0,27			**0,004**			0,96			0,22			0,32			**0,03**	
χ^2 Бартлетта (Bartlett χ^2) тест однородности дисперсии																					
χ^2	20,90	0,01		24,34	1,88		31,38	2,12		31,73	0,55		22,69	0,01		194,11	37,84		20,26	0,45	
p	0,75	0,94		0,56	0,17		0,21	0,15		0,20	0,46		0,65	0,94		**0,000**	**0,000**		0,78	0,50	
Критерий H Краскала-Уоллеса (Kruskal-Wallis H), непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа																					
H	26,93			30,69			34,59			45,52			39,23			43,14			36,15		
p	0,41			0,24			0,12			**0,01**			**0,046**			**0,02**			0,09		
H		16,04			2,96			7,81			0,99			6,08			3,92			7,05	
p		**0,000**			0,09			**0,01**			0,32			**0,01**			**0,048**			**0,01**	

298

Таблица 103 – Дисперсионный анализ влияния генотипа и места репродукции на жирнокислотный состав масла семян льна для высоколиноленовых образцов.

Пара-метр	PAL (16:0)			STE (18:0)			OLE (18:1)			LIO (18:2)			LIN (18:3)			LIO/LIN			IOD		
	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error	genot.	place	error
Тест d Колмогорова-Смирнова (соответствие распределения нормальному)																					
d	0,12			0,12			0,13			0,10			0,09			0,13			0,07		
p	>0,20			>0,20			>0,20			>0,20			>0,20			>0,20			>0,20		
Двуфакторный дисперсионный анализ (main effects ANOVA)																					
df	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22
SS	13,3	10,2	6,1	20,7	0,2	13,7	1061	136	198	189	14	39	1233	360	328	0,16	0,03	0,04	3522	1106	1131
MS	0,61	10,23	0,28	0,94	0,19	0,62	48	136	9	8,6	13,6	1,8	56	360	14,9	0,01	0,03	0,002	160	1106	51
F	2,19	36,94		1,52	0,31		5,37	15,13		4,89	7,73		3,76	24,15		4,35	16,02		3,11	21,52	
p	**0,04**	**0,000**		0,17	0,58		**0,000**	**0,001**		**0,000**	**0,01**		**0,002**	**0,000**		**0,001**	**0,001**		**0,01**	**0,000**	
η^2,%	45	34	21	60	1	40	76	10	14	78	6	16	64	19	17	72	12	16	61	19	20
Однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA)																					
F	0,85			1,56			3,32			3,78			1,87			2,63			1,65		
p	0,64			0,15			**0,003**			**0,001**			0,07			**0,01**			0,12		
F		23,16			0,25			4,75			2,62			10,15			5,99			10,46	
p		**0,000**			0,62			**0,03**			0,11			**0,003**			**0,02**			**0,002**	
χ^2 Бартлетта (Bartlett χ^2) тест однородности дисперсии																					
χ^2	19,37	0,01		20,79	3,84		28,98	2,39		19,24	0,54		19,82	0,09		20,77	1,80		18,97	0,01	
p	0,62	0,92		0,53	**0,050**		0,15	0,12		0,63	0,46		0,59	0,77		0,53	0,18		0,65	0,91	
Критерий H Краскала-Уоллеса (Kruskal-Wallis H), непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа																					
H	18,73			27,62			33,63			34,81			26,59			31,55			0,000		
p	0,66			0,19			**0,054**			**0,041**			0,23			0,09			1,00		
H		15,73			1,60			3,95			1,89			8,73			5,79			8,47	
p		**0,000**			0,21			**0,047**			0,17			**0,003**			**0,002**			**0,004**	

места репродукции на LIO/LIN, а также влияние места репродукции на LIN. Здесь не было выявлено влияния генотипа на OLE (p=0,12) и IOD (p=0,09), которое в случае однофакторного дисперсионного анализа было достоверно (p=0,02, η^2=69% и p=0,00002, η^2=84%, соответственно). Для IOD это может быть следствием низкого варьирования (CV=9%).

Для признаков с нормальным распределением у ВЛ выборки, сравнение результатов параметрической и непараметрической статистик показало, что при вероятности 0,01<p<0,09 выводы о влиянии факторов на признак могут отличаться, а при p<0,01 или p>0,10 они одинаковы.

Корреляционный анализ ЖК состава всех четырех вариантов группировки образцов (посев в г. Пушкине и г. Кинели, ВЛ+НЛ и ВЛ образцы), показал, что PAL и STE всегда (+) коррелировали, возможно потому, что PAL – исходный субстрат биосинтеза всех ЖК, а STE – следующая в этой цепочке. К моменту наступления лимитирующих факторов эта часть биосинтеза уже завершена всеми образцами (табл. 104).

Таблица 104 – Корреляции между признаками жирнокислотного состава масла по Пирсону и по Спирману (распрямленные матрицы корреляций)

Корреляции	r (Пирсона)				r (Спирмана)			
Выборка	Вся		ВЛ		Вся		ВЛ	
Репродукция / Жирные к-ты:	Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель
PAL и STE	**0,57***	**0,59**	**0,48**	**0,80**	**0,55**	**0,71**	**0,50**	**0,81**
PAL и OLE	0,00	-0,05	-0,10	0,07	-0,03	-0,06	-0,19	0,03
PAL и LIO	**0,65**	**0,61**	0,06	**0,53**	**0,39**	**0,53**	0,06	**0,44**
PAL и LIN	**-0,63**	**-0,68**	-0,09	**-0,51**	-0,31	**-0,56**	0,07	**-0,47**
STE и OLE	-0,17	0,26	-0,35	0,25	-0,02	0,26	-0,20	0,30
STE и LIO	**0,45**	0,00	0,20	**0,60**	0,30	**0,42**	0,19	**0,50**
STE и LIN	**-0,39**	-0,15	0,11	**-0,68**	-0,16	**-0,56**	0,01	**-0,68**
OLE и LIO	0,11	-0,28	-0,15	0,01	-0,03	-0,02	-0,14	0,23
OLE и LIN	**-0,43**	0,01	**-0,89**	**-0,82**	**-0,75**	-0,38	**-0,87**	**-0,78**
LIO и LIN	**-0,94**	**-0,96**	-0,28	**-0,54**	**-0,53**	**-0,79**	-0,25	**-0,66**

* – жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции (r>0,39 – для всей выборки, r>0,41 – для высоколиноленовых образцов).

Во всей выборке как пушкинской, так и кинельской репродукций была сильная (-) корреляция LIO и LIN, что связано с наличием НЛ образцов. PAL (+) коррелировала с LIO и (-) – с LIN, объясняется недостатком PAL, как субстрата для биосинтеза LIN. Для всей выборки у пушкинской репродукции выявлены слабые (+) корреляция STE с LIN и (-) – OLE с LIN.

Сильную (-) корреляцию OLE и LIN наблюдали только у ВЛ образцов. В отличие от (+) корреляции STE и PAL она показывает, что погодные условия не позволили пройти весь путь биосинтеза OLE → LIO → LIN. И если OLE хватило для биосинтеза LIO всем образцам, то большинству для синтеза LIN не хватило OLE. Подобная корреляция отмечена в работах Ермакова и Мегорской (1972) и Кузнецовой (1976) для других ВЛ льнов, но (-) корреляция между OLE и LIO, показанная в этих работах, нами не обнаружена.

У ВЛ льнов в г. Пушкине наблюдались самые слабые корреляции между жирными кислотами, потому что их биосинтез у разных образцов в разные стадии созревания семян был прерван засухой. В г. Кинели созревание шло ровно, поэтому LIN имела (-) корреляцию со всеми другими кислотами, предшествующими в ее биосинтезе. Для ВЛ льнов, выращенных в г. Кинель, выявлены (+) корреляции LIN с PAL и STE, подразумевающие окончание биосинтеза последних двух кислот в благоприятных условиях (табл. 104).

Сравнение матриц корреляций, полученных методами Пирсона и Спирмана для тех же выборок, показало их практически полную идентичность для ВЛ образцов, тогда как у всей выборки для г. Пушкина стали недостоверны корреляция PAL с LIN и STE с LIO. У всей выборки для г. Кинели, показаны две новые корреляции – умеренная (-) между STE и LIN и слабая (+) STE с LIO (табл. 104).

3.6.2. Изменение корреляций между признаками у групп льна, различающихся по уровню линоленовой кислоты в масле семян

Эколого географическое испытание выявило проблему в нарушении нормальности распределения признаков при использовании в исследованиях ВЛ и НЛ форм одновременно. С созданием 14 НЛ и 7 среднелиноленовых (СЛ) линий и дополнительным изучением 26 ВЛ линий стало возможным изучение систем связей между признаками ЖК состава масла семян, высоты растения и скороспелости групп льна, контрастных по уровню LIN (табл.9, Пороховинова и др., 2019).

Признаки изученных линий слабо (CV<10%, T1, T3) или умеренно (CV<26%, Ho, Ht, Inf, T2, PAL, STE, OLE, IOD) варьировали и только те из них, что были связаны с синтезом линоленовой кислоты (CV =26-146%, LIO, LIN, LIO/LIN), были сильно варьирующими (табл. 105).

Общая высота растения варьировала от 52 у некоторых НЛ линий (гк- 391, 512, 514, 516) до 95см у гк-2 (стандарта), техническая длина – от 33 (ВЛ гк-483; СЛ гк-119; НЛ гк-391) до 75см (гк-2). Дисперсионный анализ показал достоверные различия групп льна по этим признакам. Различия в 10см по ним между ВЛ и НЛ по критерию Тьюки – достоверны. Длина соцветия колебалась от 13 (ВЛ гк-103, 121, 136) до 26 см (ВЛ гк-483, 109, 173; НЛ гк-523) и практически не различалась между группами льна (табл. 105, рис. 43).

Самые скороспелые – ВЛ гк-2, 65 у которых все три периода вегетации короткие (T1=39, T2=25, T3=64сут.), а позднеспелая ВЛ гк-393, мутант из НЛ сорта Linola (T1=55, T2=48, T3=103 сут.). Только по продолжительности периода всходы-цветение выделились ВЛ гк-448 (40 сут.) и СЛ л-2 из гк-391 х гк-65 (54 сут.). Дисперсионный анализ не выявил различий между группами льна по T1 и T3, но показал достоверные отличия по T2. Однако максимальные различия в 6 суток между группами льна для T2 по критерию Тьюки были недостоверны (табл. 105, рис. 43).

Таблица 105 – Параметры высоты растения, продолжительность фаз вегетационного периода и ЖКС масла семян у образцов льна, различающихся по уровню синтеза линоленовой кислоты

Линия	Ho	Ht	Inf	T1	T2	T3	PAL	STE	OLE	LIO	LIN	LIO/ LIN	IOD
Линии с высоким содержанием линоленовой кислоты													
гк-2	**93**	**75**	18	*40*	*25*	*64*	*4*	3	19	*15*	**60**	*0,25*	198
гк-65	70	52	17	*39*	*26*	*65*	*4*	3	21	*17*	55	*0,30*	192
гк-483	59	*33*	**25**	47	38	85	6	3	13	*11*	**67**	*0,17*	**205**
гк-448	64	42	22	*40*	41	81	6	2	14	*12*	**67**	*0,17*	**209**
гк-103	75	62	*13*	49	36	85	5	4	14	*12*	**65**	*0,19*	203
гк-109	75	49	**26**	43	40	82	*4*	3	23	*15*	55	*0,27*	190
гк-121	62	48	*14*	43	33	76	5	3	16	*18*	59	*0,30*	198
гк-136	72	59	*14*	47	36	84	5	5	15	*14*	**62**	*0,22*	198
гк-173	78	52	**26**	45	38	83	5	5	18	20	53	*0,37*	187
гк-210	84	63	20	43	32	75	5	5	23	19	48	*0,40*	180
гк-393	79	60	19	**55**	**48**	**103**	6	3	21	*13*	57	*0,22*	189
гк-472	57	38	20	45	41	85	**7**	5	15	20	52	*0,39*	185
гк-498	56	37	19	45	41	86	*3*	*2*	13	20	**61**	*0,33*	**206**
гк-392	63	41	22	42	38	80	5	5	20	*15*	54	*0,28*	186
391х65-1	74	57	17	53	28	81	6	3	23	*16*	51	*0,31*	183
391х109-5	64	47	18	41	34	75	5	3	27	*17*	49	*0,34*	179
391х121-1	68	53	15	46	36	82	5	4	25	21	46	*0,45*	177
391х173-1	64	44	20	46	40	86	*4*	*2*	*9*	*18*	**66**	*0,27*	**212**
391х173-2	72	50	22	48	40	88	6	5	17	19	53	*0,35*	187
среднее	70±2	51±2	19±1	45±1	36±1	81±2	5±0	4±0	18±1	16±1	57±1	0,29±0,02	193±2
CV	14	21	21	10	16	10	19	29	26	19	11	27	6
Линии с пониженным содержанием линоленовой кислоты													
гк-163							**7**	3	28	19	43	*0,44*	169
гк-119	59	*36*	22	41	36	77	5	4	**34**	17	39	*0,44*	161
гк-390	74	55	19	47	31	78	5	3	17	32	44	*0,72*	184
гк-394	80	59	21	48	32	80	5	4	20	37	34	*1,08*	170
391х65-2	76	60	16	**54**	27	81	6	4	19	35	36	*0,96*	171
391х109-2	64	46	17	41	34	75	5	4	29	48	14	*3,46*	144
391х109-3	60	45	15	45	34	78	5	4	25	29	37	*0,78*	168
391х121-2	67	46	20	45	38	83	5	5	29	21	41	*0,51*	167
среднее	68±3	50±3	19±1	46±2	33±1	79±1	5±0	4±0	25±2	31±4	35±4	1,14±0,40	166±5
CV	12	18	15	10	10	3	8	15	26	33	28	92	7
Низколиноленовые линии и сорта													
гк-523	74	48	**25**	49	32	81	6	4	17	67	*6*	12,00	146
гк-391	*53*	*35*	18	42	42	85	6	4	23	60	*7*	9,07	142
гк-441	59	42	17	41	44	85	**7**	3	27	62	*2*	29,27	*135*
гк-420	56	37	19	42	41	83	**7**	4	18	**69**	*3*	22,78	142
гк-395	58	38	20	45	40	85	**7**	3	19	**69**	*2*	31,26	141
гк-474	74	52	22	53	41	94	**7**	4	16	**72**	*1*	**49,33**	142
гк-512	*52*	37	15	43	41	84	**7**	5	24	61	*3*	23,51	*134*
гк-513	57	38	18	43	40	82	**7**	**6**	27	58	*2*	31,99	*129*
гк-514	*55*	38	17	43	40	84	**7**	4	19	**69**	*2*	34,74	140
гк-515	62	40	22	48	38	86	6	4	18	**68**	*3*	26,07	141
гк-516	*52*	37	15	43	39	82	6	4	22	66	*2*	37,31	138
391х109-1	58	42	16	41	33	74	6	4	26	62	*1*	42,66	*135*
391х109-4	64	45	19	42	34	76	4	4	24	62	*6*	10,18	145
391х392-1	61	40	21	43	39	82	*3*	*2*	16	**75**	*4*	19,60	154
к-8677							6	4	13	**75**	*2*	**47,18**	145
к-8871							**7**	3	19	**69**	*2*	33,84	141
среднее	60±2	41±1	19±1	44±1	39±1	83±1	6±0	4±0	21±1	66±1	3±0	27±3	140±2
CV	12	12	16	8	9	6	19	24	20	8	57	44	4
Все среднее	66±2	47±2	19±1	45±1	37±1	82±1	5±0	4±0	20±1	36±4	34±4	10±2	170±4
НСР	3	3	1	1	2	2	0,3	0,3	2	7	8	5	8
CV	15	20	18	9	14	8	20	25	26	64	74	149	15

Содержание PAL в масле колебалось от 3 (ВЛ гк-2, 65, 498, л-1 из гк-391 х гк-173; НЛ л-1 из гк-391 х гк-392) до 7% (ВЛ гк-472; СЛ гк-163; НЛ гк-441, 420, 395, 474, 512, 513, 514, к-8871). Дисперсионный анализ показал достоверные различия для групп льна по этому признаку. Различия в 1% между ВЛ и НЛ по критерию Тьюки были достоверны, а из-за небольшой выборки те же различия между ВЛ и СЛ выявлены не были (табл.105, рис. 43).

Содержание STE в масле колебалось от 2 (ВЛ гк-498, л-1 из гк-391 х гк-173; НЛ л-1 из гк-391 х гк-392) до 6% (НЛ гк-513) и достоверно не различалось у групп льна (табл. 105, рис. 43).

Содержание OLE в масле колебалось от 9 (ВЛ л-1 из гк-391 х гк-173) до 34% (СЛ гк-119). Дисперсионный анализ показал достоверные различия для групп льна по этому признаку, обусловленные разницей в 7% между СЛ и ВЛ, достоверной по критерию Тьюки (табл.105, рис.43).

Доля влияния группы льна (η^2) на описанные выше признаки при достоверных различиях составляла от 17 до 25%. Для групп льна по всем признакам, связанным с уровнем LIN, дисперсионный анализ показал достоверные различия, и долю влияния от 77 до 95%, что вызвано принципом разделения на группы (рис. 43).

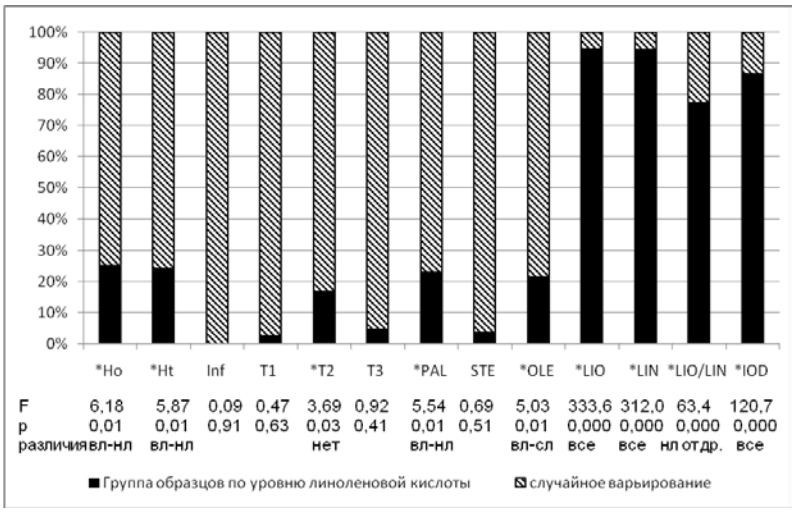


Рисунок 43 – Доля влияния (η^2) степени линоленовости (ВЛ, СЛ, НЛ) и случайного варьирования по результатам однофакторного дисперсионного анализа. * – различия между группами достоверны. F – значение критерия Фишера, p – вероятность сходства классов (ВЛ, СЛ, НЛ), различия – достоверные различия классов по результатам апостериорного сравнения по критерию Тьюки для неравных выборок.

Содержание LIO в масле колебалось от 11 до 75% (у ВЛ 11-21, СЛ 17-48, НЛ 58-75%). Наименьший процент LIO имели почти все ВЛ линии (гк-483, 448, 103 и др.), а наибольший – почти все НЛ (л-1 из гк-391 х гк-392, к-8677, гк-474 и др.) (табл. 105). Критерий Тьюки показал достоверные различия для всех трех групп льна.

Содержание LIN в масле колебалось от 1 до 67% (у ВЛ 46-67, СЛ 14-44, НЛ 1-7%). Наименьший процент LIN имели все НЛ образцы, а наибольший – ВЛ гк-483, 448 и др. (табл. 105). Критерий Тьюки показал достоверные различия для всех трех групп льна (рис. 43).

Соотношение LIO/LIN колебалось от 0,17 до 49,33 (у ВЛ 0,17-0,45, СЛ 0,44-3,46, НЛ 9,07-49,33). Минимальные значения имели все ВЛ льны, а максимальное – НЛ. LIO/LIN – очень сильно варьирующий признак (CV=149). Однако у ВЛ форм он был более постоянен (CV=27%), чем у СЛ (CV=92%) и НЛ (CV=44%). Дисперсионный анализ показал достоверные различия

для групп льна по этому признаку (табл. 105). Но реально, по критерию Тьюки, достоверно отличались только НЛ от ВЛ и СЛ форм (рис. 43).

Из всех изученных образцов «в чистом виде» для лечебного питания может быть использовано масло лишь л-2 из гк-391 х гк-109, а при диетическом – двух линий из коммерческих сортов гк-391 и гк-523, а также линии гибридного происхождения л-4 из гк-391 х гк-109. Остальным маслам необходим купаж.

Йодное число масла колебалось от 129 до 212 (у ВЛ 177-212, СЛ 161-184, НЛ 129-154). Наименьшим оно было у НЛ гк-441, 512, 513, л-1 из гк-391 х гк-109. Наибольшим – у ВЛ гк-483, 448, 472, л-1 из гк-391 х гк-121 (табл. 105). Критерий Тьюки показал достоверные различия для всех трех групп льна (табл. 105, рис. 43).

Содержание ЖК в семенах взаимосвязано, иногда признаки ЖКС коррелируют с фазами ВП и высотами. Как и предполагалось нами ранее (Пороховинова и др., 2016) изменения, произошедшие в семенах при снижении синтеза LIN, вызывают несимметричные изменения в соотношении ЖК, что сказывается на корреляциях между ними. Во всех трех группах льна было выявлено две плеяды скоррелированных признаков. И только несколько корреляций совпало в каждой из них. В первой – высоты тесно связаны друг с другом, так как Ht составляет около 90% от Ho. В центре второй – содержание LIN в масле, (-) коррелирующее с соотношением LIO/LIN и (+) с IOD, как и в первом случае, это следствие арифметических закономерностей вычисления последних двух признаков (рис. 44).

У ВЛ линий первую плеяду образуют длительность вегетационного периода (T3) тесно (+) связанная с ее фазами – T1 и T2, а также умеренно (+) – с PAL, образующаяся в начале биосинтеза ЖК. T2 (-) коррелирует с Ht, которая в свою очередь очень сильно (+) связана с Ho. Вторую плеяду помимо очень сильной (+) корреляции LIN с IOD и сильной (-) – с LIO/LIN, а также сильной (-) между последними, дополняет сильная (-) OLE с LIN и IOD, а также умеренная (-) последних со STE. Также LIO очень сильно (+) связана с LIO/LIN, и умеренно (-) с LIN. Негативно коррелирующие с LIN ЖК являются ее предшественниками. Inf независима от других признаков (рис. 44).

Группа СЛ линий малочисленна, корреляции между ее признаками достоверны при $r>0,75$ и многие сильные и все умеренные корреляции не могут приниматься во внимание. Здесь первую плеяду помимо высот образует T1 сильно (+) связанная с Ht и обе они (-) коррелируют с T2. С первыми двумя признаками сильно (-) коррелирует содержание OLE. Вторую плеяду образуют попарно (+) сильно коррелирующие между собой LIO и IOD, а также LIO и соотношение LIO/LIN. Эти две группы (-) коррелируют друг с другом. Inf, T3, содержание насыщенных кислот независимы от других признаков (рис. 44).

У НЛ линий первую плеяду вместе с высотами образуют T1 и Inf (+) связанные друг с другом. С T1 (+) коррелирует T3, а с ним (+) связана T2. Центр второй плеяды смещается на IOD, которое (+) связано с LIO (сильно) и LIN (умеренно) и (-) – с OLE, STE и PAL. LIO также очень сильно (-) коррелирует с OLE и умеренно со STE, последняя в свою очередь (+) связана с PAL. LIN очень сильно (-) коррелирует с LIO/LIN, так как именно изменчивостью LIN в основном определяется варьирование этого соотношения. Плеяды связаны между собой умеренными (-) корреляциями OLE с T1 и Inf, а также (+) корреляцией последней с IOD (рис. 44).

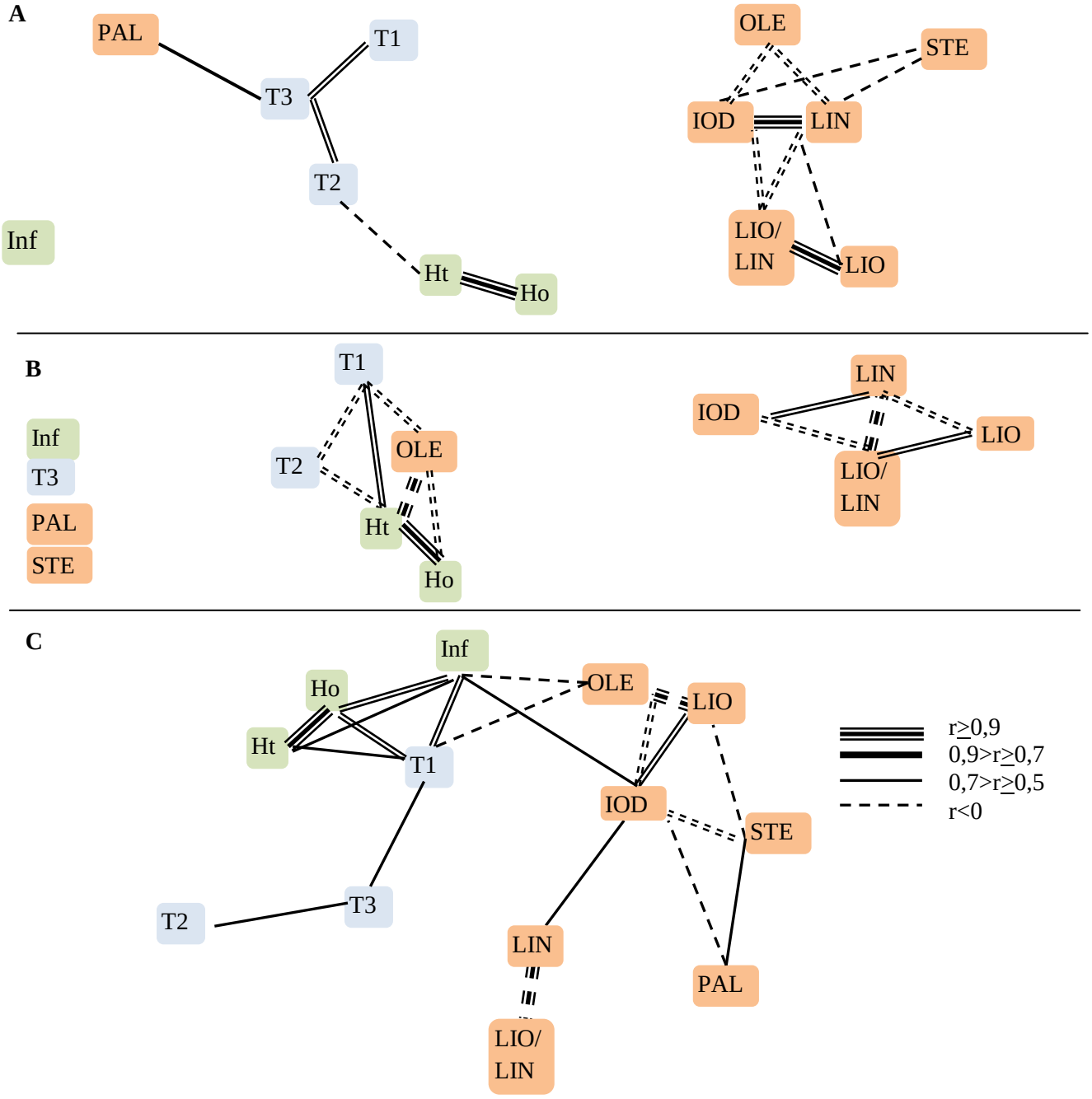


Рисунок 44 – Корреляционные плеяды признаков высоты растения, продолжительности фаз вегетационного периода и жирнокислотного состава масла семян у образцов льна, различающихся по уровню синтеза линоленовой кислоты А – ВЛ, В – СЛ, С – НЛ.

Корреляции между z-преобразованными матрицами корреляций для групп льна показал их умеренное сходство ($r_{ВЛ-СЛ}$=0,50, $r_{ВЛ-НЛ}$=0,42, $r_{СЛ-НЛ}$=0,54), которое в основном обуславливается арифметическими закономерностями измерения/ вычисления признаков.

Факторный анализ (метод главных компонент) изученных признаков выявил два основных фактора, влияющих на исследуемые признаки (рис. 45).

Первый фактор определяет соотношение LIO и LIN. Он показал антагонизм LIN, IOD и высот растения (Ho, Ht) с одной стороны, и LIO, PAL, LIO/LIN с другой. Этот фактор характеризует около 40% общей изменчивости.

Данный фактор с небольшим захождением отделил НЛ линии от ВЛ. СЛ линии заняли промежуточное положение. Интересно, что «захождение» в сторону НЛ вызвано наличием СЛ гетерозиготы в выборке (л-2 из гк-391 х гк-109), а также ревертанта к ВЛ из НЛ сорта (гк-472).

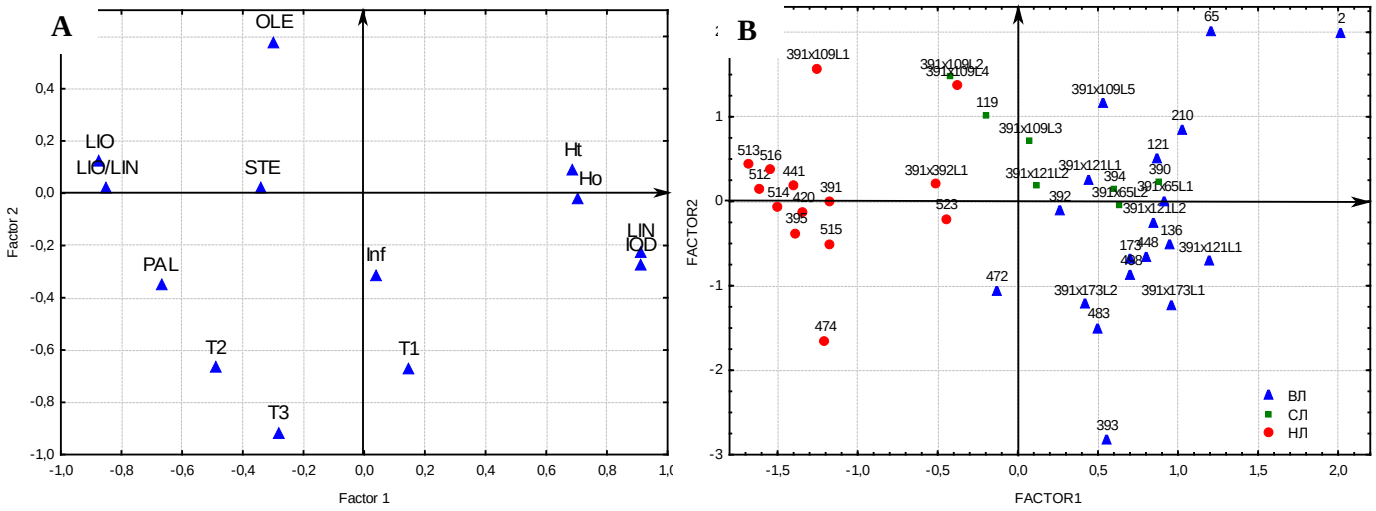


Рисунок 45 – Распределение 13 изученных признаков (А) и 40 линий льна (В) в системе двух факторов.

Второй – фактор скороспелости, выявил антагонизм длительности всех трех фаз ВП с одной стороны и OLE с другой. Он объясняет около 20% общей изменчивости.

Этот фактор выделил раннеспелые, как правило, высокоолеиновые гк-2, 65 и л-1, 2, 4, 5 из гк-391 х гк-109, и экстремально позднеспелую гк-393, а также позднеспелые низкоолеиновые, 483, 472, л-1 и 2 из гк-391 х 173.

В системе двух факторов выделяются три группы линий: (1) НЛ гк- 391, 441,420, 395, 512, 513, 514, 515, 516, с наименьшим количеством LIN и наибольшим – LIO; (2) наиболее скороспелые и высоколиноленовые гк-2 и 65; (3) родственные НЛ л-2 и СЛ л-4 из гк-391 х гк-109, как скороспелые. Отдельно от других расположены экстремально позднеспелая ВЛ гк-393 и гк-474 – позднеспелая, НЛ и низкоолеиновая.

Таким образом, факторный анализ позволил провести группировку линий по скоррелированным признакам и комплексно охарактеризовать их.

3.6.3. Полиморфизм линий льна по генам низколиноленовости *LuFAD3A* и *LuFAD3B*

На следующем этапе изучения необходимо понять насколько однородны линии по генам НЛ и с помощью современных технологий разработать методы по быстрой оценке аллельного состава гибридов от скрещивания контрастных по LIN линий.

Для поиска различий между ВЛ и НЛ линиями разработан новый метод идентификации аллели гена *LuFAD3A,* контролирующего образование LIN. Анализ имеющихся в базе данных NCBI последовательностей аллелей гена *LuFAD3A*, показал, что в большинстве НЛ сортов мутация, ингибирующая синтез LIN находится в первом экзоне этого гена. Были сконструированы праймеры FAD3Ae1F (acttggcatcctgcattactt) и FAD3Ae1R (ccagaaagataatgtgaaattacc) фланкирующие этот участок. Продукт амплификации имеет длину 526пн. При его секвенировании у каждой из мутантных аллелей *LuFAD3A* линий гк-391 и гк-515 обнаружены одинаковые замены в положениях 28 (G→A), 255 (G→A) и 309 (A→G) первого экзона, что говорит об идентичности аллелей между собой и полном сходстве с последовательностью из NCBI для генотипа SP2047 (HM881831). Замена в положении 255 (G→A) приводит к образованию стоп-кодона.

Показано, что использование рестриктазы *Hae*III позволяет идентифицировать мутантную аллель, содержащую замену (G_{255}→A_{255}). В пределах амплифицированного фрагмента аллели дикого типа присутствует 2 сайта рестрикции (рис. 46). При его расщеплении образуются фрагменты 85, 90 и 351 пн. Указанная выше мутация находится в положении 442 продукта амплификации и затрагивает один из двух сайтов рестрикции, в результате чего образуются фрагменты 90 и 436 (351+85) пн. Таким образом, нами предложен новый вариант CAPS-маркера. С его использованием установлено, что сорта ЛМ98 и Исток, а также линии из НЛ сортов Linola (гк-390, 523), Eyre (гк-391, 441, 420), Walaga (гк-395), Amon (гк-474) и образцов 852, 853, 854, 858, 864 (гк-512 – гк-516) гомозиготны по мутации в этом участке гена (табл. 106).

Для второго гена *LuFAD3B* был использован опубликованный ранее протокол для обнаружения мутации в первом экзоне (Vrinten et al., 2005). Продукт амплификации имеет длину 468 пн. При его секвенировании у мутантных аллелей линий гк-391 и 515 обнаружена замена в положении 6 (C→T) второго экзона, приводящая к замене Hys→Tyr. Показано, что использование рестриктазы *BsaJ*1 позволяет идентифицировать мутантную аллель. В пределах амплифицированного фрагмента аллели дикого типа присутствуют 2 сайта для узнавания рестриктазы (рис. 46). При его расщеплении образуются фрагменты 191, 240 и 37 пн. Указанная выше мутация находится в положении 431 продукта амплификации и затрагивает один из трех сайтов рестрикции, в результате чего образуются фрагменты 191 и 277 (240+37) пн. Так как продукт рестрикции 37пн ВЛ форм сливается с низкомолекулярными неспецифическими продуктами амплификации, создается ложное впечатление о различии ВЛ и НЛ форм по размеру большего продукта рестрикции. Таким образом, CAPS-маркер, предложенный ранее

для генотипа 593-708 может быть использован и для гк-391. С его помощью установлено, что линии из НЛ сортов Linola (гк-394), Eyre (гк-391, 420), Walaga (гк-395) и образца 858 (гк-515) гомозиготны по мутации в этом участке гена (табл. 107). На основе имеющихся в базе данных NCBI последовательностей аллели гена *LuFAD3B* (KF026416) установлено, что сорт Amon имеет ту же точковую мутацию, что и гк-391.

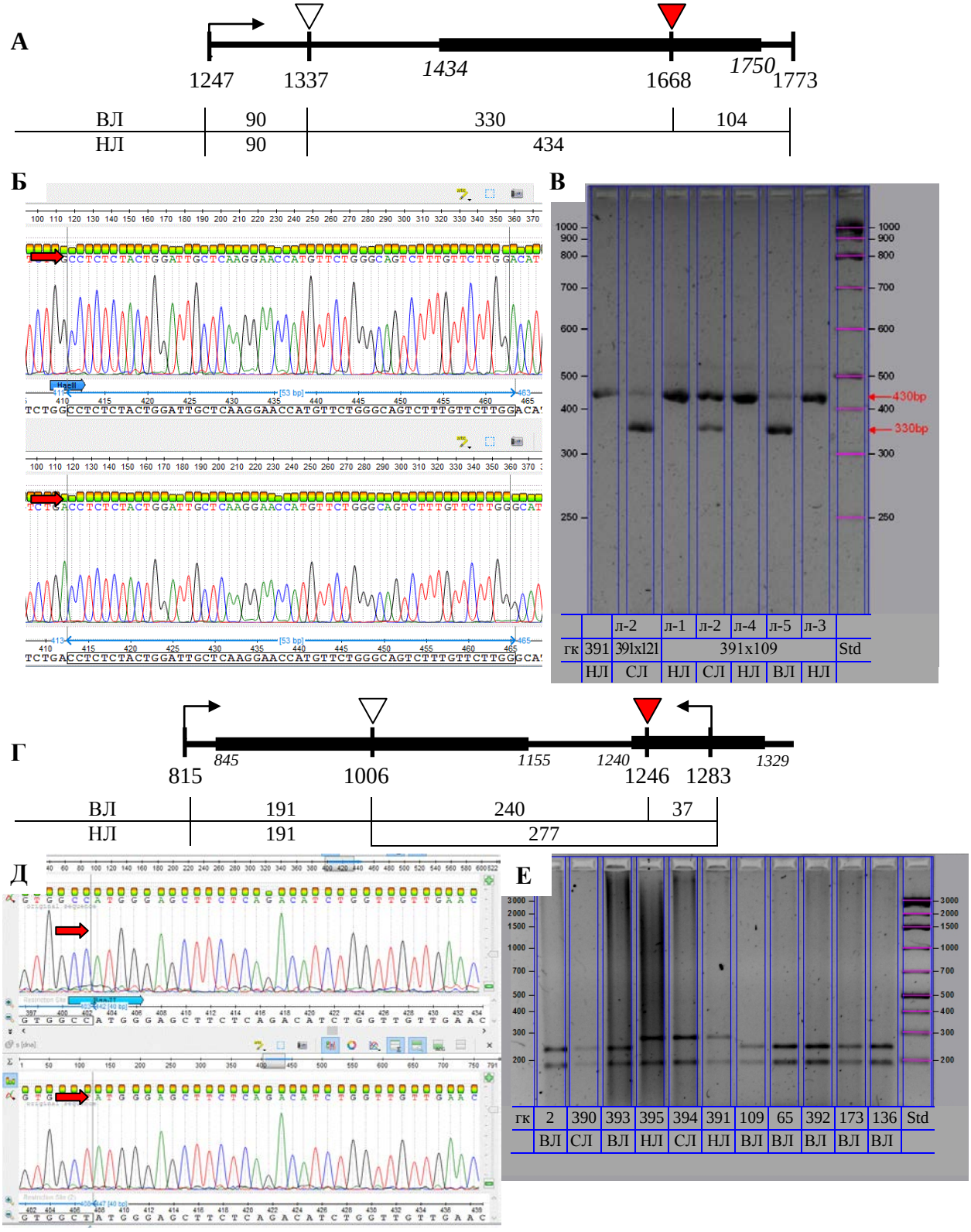


Рисунок 46 – Молекулярное маркирование генов *LuFAD3A* (A-C) и *LuFAD3B* (D-F). А, Г – рестрикционная карта фрагмента гена, Б, Д – хроматограммы дикого типа (гк-2) и мутанта (гк-391), SNP отмечены стрелками. В, Е – электрофореграмма продуктов рестрикции ПЦР фрагментов.

Таблица 106 – Полиморфизм линий льна по длине рестрикционных фрагментов (CAPS маркеров) для гена *LuFAD3A*

№ кат. ВИР	LIN, %	Длина фрагмента (п.н.) 1	2	Аллель	№ кат. ВИР	LIN, %	Длина фрагмента(п.н.) 1	2	Аллель
ВЛ линии					**СЛ линии**				
гк-2	58	330	100	д.т.	гк-163	43	330	100	д.т.
гк-65	50	330	100	д.т.	гк-119	33	330	100	д.т.
гк-483	66	330	100	д.т.	гк-390	41	434	100	мут.
гк-448	67	330	100	д.т.	гк-394	34	330	100	д.т.
гк-103	61	330	100	д.т.	391х65-2	36	434	100	мут.
гк-109	46	330	100	д.т.	391х109-2	14	434+330	100	д.т.+мут.
гк-121	58	330	100	д.т.	391х109-3	37	434	100	мут.
гк-136	61	330	100	д.т.	391х121-2	41	330	100	д.т.
гк-173	55	330	100	д.т.	**НЛ линии**				
гк-210	48	330	100	д.т.	гк-523	6	434	100	мут.
гк-393	57	330	100	д.т.	гк-391	5	434	100	мут.
гк-472	52	330	100	д.т.	гк-441	2	434	100	мут.
гк-498	61	330	100	д.т.	гк-420	3	434	100	мут.
гк-392	54	330	100	д.т.	гк-395	2	434	100	мут.
391х65-1	51	330	100	д.т.	гк-474	2	434	100	мут.
391х109-5	49	330	100	д.т.	гк-512	3	434	100	мут.
391х121-1	46	434	100	мут.	гк-513	2	434	100	мут.
391х173-1	66	330	100	д.т.	гк-514	2	434	100	мут.
391х173-2	53	330	100	д.т.	гк-515	3	434	100	мут.
					гк-516	2	434	100	мут.
					391х109-1	1	434	100	мут.
					391х109-4	6	434	100	мут.
					391х392-1	4	434	100	мут.
					к-8677	2	434	100	мут.
					к-8871	2	434	100	мут.

Таблица 107 – Полиморфизм линий льна по длине рестрикционных фрагментов (CAPS маркеров) для гена *LuFAD3B*

№ кат. ВИР	LIN, %	Длина фрагмента (п.н.) 1	2	Аллель	№ кат. ВИР	LIN, %	Длина фрагмента(п.н.) 1	2	Аллель
ВЛ линии					**СЛ линии**				
гк-2	58	240	191	д.т.	гк-119	33	240	191	д.т.
гк-65	50	240	191	д.т.	гк-390	41	240	191	д.т.
гк-109	46	240	191	д.т.	гк-394	34	277	191	мут.
гк-136	61	240	191	д.т.	**НЛ линии**				
гк-173	55	240	191	д.т.	гк-391	5	277	191	мут.
гк-393	57	240	191	д.т.	гк-420	3	277	191	мут.
					гк-395	2	277	191	мут.
					гк-515	3	277	191	мут.

Одним из первых в ВИР поступил НЛ сорт Eyre (Австралия), который был гетерогенен по генам НЛ. На его основе было получено несколько линий, но используется в гибридизации только одна (гк-391). С помощью полученных маркеров была подтверждена гомозиготность гибридов от скрещивания НЛ (гк-391) и ВЛ линий (табл. 106, рис. 46) по гену *LuFAD3A*. Гибриды F_7 от скрещивания гк-391 х гк-109 (л-1, 3, 4), гк-391 х гк-65 (л-2) и F_9 от скрещивания гк-391 х гк-392 (л-1) гомозиготны по рецессивной аллели гена *LuFAD3A*. Гибриды F_9 гк-391 х

гк-121 (л-1, 2) гк-391 х гк-121 (л-1) и F_7 гк-391 х гк-65 (л-1) гк-391 х гк-109 (л-5), гомозиготны по доминантной аллели этого гена. Гибрид F_7 л-2 (гк-391 х гк-109) оказался гетерозиготен по этому гену. Интересна л-2 из гк-391 х гк-121, по результатам анализа ДНК она гомозиготна по рецессивной аллели гена НЛ, но имеет пограничное содержание линоленовой кислоты, и была отнесена нами к ВЛ, а не к СЛ. То есть у родительской линии гк-121 есть какой-то другой способ незначительно повысить уровень линоленовой кислоты. Хотя в литературе описаны только 2 гена, отвечающие за синтез LIN, по нашим данным генетическое окружение не менее важно.

НЛ сорта, имеющиеся в нашем распоряжении, позднеспелы и не адаптированы к условиям России. Поэтому в задачу исследования входил отбор перспективных раннеспелых форм. Было показано, что гибриды, в родословной которых была линия гк-109, созревали на 8-10 дней раньше родительской НЛ линии гк-391. Наиболее перспективны СЛ л-3 и НЛ л-1 и л-4 от скрещивания гк-391 х гк-109.

3.6.4. Заключение

Линии генколлекции льна ВИР обладают широким разнообразием ЖК состава масла, что позволяет проводить как теоретические исследования, так и использовать их для создания сортов различных направлений использования.

Наиболее перспективны для селекции устойчивые к ржавчине желтосемянная НЛ гк-391, также и обладающая повышенным содержанием арабиноксиланов в слизи и среднелиноленовая гк-119 (прилож.3). По высокому содержанию линоленовой кислоты выделились гк-103 и 136, в слизи семян которых много арабиноксиланов и глюкозы, а также л-1 из гк-391 х гк-173. По скороспелости наиболее перспективны СЛ л-3 и НЛ л-1 и л-4, полученные от скрещивания гк-391 х гк-109.

В связи с изменением климата выявлены новые закономерности по сравнению с более ранними исследованиями, когда влияние географических условий было менее значимо по сравнению с погодой в год выращивания. Селекция льна на низкое содержание непредельных кислот привело к изменению структуры генотипических корреляций между другими ЖК, что меняет наше представление об их соотношении в масле и сказывается на корреляциях между ними и с другими признаками. Факторный анализ четко разделяет линии по уровню линоленовой кислоты и связанными с ним признакам.

Сконструированы праймеры, подобраны рестриктазы и разработан протокол эксперимента для идентификации аллелей гена LuFAD3A. Установлено, что все имеющиеся в коллекции ВИР НЛ формы несут мутацию в первом экзоне (G255→A255) этого гена. Тест система (Vrinten et al., 2005) разработанная для идентификации мутации в первом экзоне гена LuFAD3B генотипа 593-708 может быть использована и для идентификации мутации во втором экзоне у гк-391 и др. Четыре поколения инбридинга в большинстве случаев достаточны для отбора гомозиготных форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе проведения данной работы в ВИРе создана генетическая коллекция (ГК), включающая в себя почти все имеющееся в мире разнообразие льна по морфологическим признакам (МП). ГК практически полностью оценена по высоте, продолжительности фаз вегетационного периода, устойчивости к ржавчине. В связи с тем, что измерения проходили в разные годы, для обобщения результатов использовали условное среднее – метод, позволяющий проранжировать линии вне зависимости от года изучения.

Выявлено широкое разнообразие хозяйственно ценных признаков и их сочетаний у линий ГК, что дает возможность подбора как исходного материала для селекции, так и контрастных фенотипов для генетических исследований. Доказанное отсутствие каких-либо связей между конкретными морфологическими (фиолетовый венчик, светло-оранжевые пыльники и др.) и хозяйственно ценными признаками позволит использовать их как легко определяемые маркеры для идентификации новых сортов. С другой стороны, наличие подобной связи поможет при отборе перспективных генотипов из гибридных популяций.

ГК содержит линии с практически всеми известными мутациями генов морфологических признаков. У 73 линий по результатам генетического анализа идентифицирован 41 ген, контролирующий морфологические признаки, из которых 6 описано впервые. Большинство мутантных аллелей присутствуют в нескольких линиях независимого происхождения, в том числе и из других ГК. Созданы линии, гомозиготные по нескольким генам морфологических признаков. На основе полигенных скрещиваний предложена схема взаимодействия генов друг с другом, что в дальнейшем облегчит определение как места (органа, ткани) экспрессии, так и биохимического продукта каждого из них.

Обнаруженная связь усиления голубой окраски венчика с устойчивостью к ржавчине говорит о возможном влиянии уровня синтеза антоцианов на иммунитет растений.

Линии ГК оценены по физико-химическим свойствам слизи семян. Установлено, что биохимические параметры слизи связаны с ее реологическими свойствами, а также размером семян, из которых ее выделяли.

ГК изучена по жирнокислотному составу масла семян льна, в том числе в контрастных условиях культивирования. Генотип и место выращивания достоверно влияют на соотношение жирных кислот. Погода в год выращивания может быть более значима, чем географические условия.

Показано, что при резком снижении синтеза линоленовой кислоты непропорционально меняется соотношение между всеми жирными кислотами в масле. Это указывает на возможность создания генотипов с сильно различающимся соотношением жирных кислот для различных исследовательских целей и направлений использования.

Разработаны CAPS маркеры для идентификации аллелей гена *LuFAD3A*. Установлено, что все имеющиеся в коллекции ВИР низколиноленовые формы несут мутацию в первом экзоне ($G_{255}\rightarrow A_{255}$) этого гена. С использованием маркеров отобраны средне- и низколиноленовые гибриды от скрещивания гк-391 х гк-109, гомозиготные по генам *LuFAD3A* и *LuFAD3B,* которые созревали на 8-10 дней раньше родительской НЛ линии гк-391.

Таким образом, созданная в ВИР ГК льна обладает широким спектром разнообразия по морфологическим и хозяйственно ценным признаками представляет собой многоплановый источник материала как для теоретических исследований, так и для селекции. Линии с идентифицированными генами окраски лепестков и семян дают материал для анализа путей биосинтеза и транспорта пигментов, а также веществ с одинаковыми с ними этапами синтеза.

ВЫВОДЫ

1. Создана генетическая коллекция льна по морфологическим признакам, насчитывающая 317 линий шестого поколения инбридинга, в т.ч. 60 линий получены путем гибридизации и длительного отбора. Коллекция охарактеризована по морфологическим и хозяйственно ценным признакам и включает в себя практически все имеющееся в мире разнообразие *L. usitatissimum.*
2. Идентифицирован 41 ген, контролирующий морфологические признаки:
   - 6 контролируют ослабление окраски цветка и деформацию лепестков,
   - 9 – осветление окраски лепестков,
   - 4 – оранжевый цвет пыльников,
   - 3 – розовую окраску цветка и желтый оттенок семян,
   - 9 – фиолетовую или синюю окраску венчика,
   - 3 – ослабление окраски семян,
   - 1 – окраску гипокотиля,
   - 1 – складки лепестков,
   - 1 – наличие ресничек на ложных перегородках коробочки,
   - 4 – хлорофильную окраску растения,
   - 1 – извитую форму стебля,
   - 1 – карликовость.
3. Выявлено шесть ранее не известных генов:
   - *ora1* определяет светло-оранжевые пыльники и желтую крапчатость у красно-коричневых семян,
   - *SPS1* ингибирует крапчатость у красно-коричневых семян, гомозиготных по гену *ora1,*
   - *svf1* обуславливает звездчатость у фиолетовых цветков, гомозиготных по гену *sfc2,*
   - *FP1* контролирует продольную складчатость лепестков,
   - *sgh1* определяет зеленую окраску гипокотиля,
   - *dw1* обуславливает карликовость.
4. Идентифицировано 3 системы ЦМС и 7 генов-восстановителей фертильности, которые комплементарно взаимодействуют с генами, контролирующими морфологические признаки.
5. Выявлено 4 группы сцепления генов, контролирующих морфологические признаки:
   - f^{e}, *wf1* (*white flower 1*), *dlb3 (dilution blue 3), dlb4*, и *FP1 (Folded Petal 1)* с частотами кроссинговера 5, 1, 9, 31 сМ, соответственно.
   - *ysed2* (*yellow seed 2*) и *sfc6* (*strengthened flower colors 6*) с частотой кроссинговера 9сМ.
   - *sfc1* (*strengthened flower colors 1*) и *dw1* (*dwarf 1*) с частотой кроссинговера 21сМ.
   - *rft3-6, pf1* (*pink flower* 1) и *CSB1* (*Ciliated Septa of the boll1*) с частотами кроссинговера 10, 28 и 34 сМ, соответственно.

6. Система взаимодействия генов, контролирующих морфологические признаки льна, состоит из шести групп и пяти отдельных генов:

- основные гены, влияющие на несколько частей цветка и семена;
- гены, работающие только в семенах;
- гены, определяющие окраску пыльников;
- восстановители фертильности при ЦМС;
- усилители окраски цветка;
- гены, контролирующие биосинтез хлорофиллов;
- отдельные гены *cs1* (*curly stem 1*), *dw1, CSB1, sgh1, FP1*.

7. Ряд генов, контролирующих морфологические признаки, влияют на проявление хозяйственно ценных. Линии гомозиготные по генам:

- *s1* (*star 1*), более высокорослые и поздно зацветающие;
- *wf1* – скороспелые;
- f^{e} и *dlb1* – высокорослые и скороспелые;
- *ysed2* – позднеспелые.

8. Гибриды, в родословной которых имеются линии гк-65, 109, 124, 1, 2, 221, выделяются по хозяйственно ценным признакам. Гибриды от скрещивания:

- с гк-65 или 109 – более скороспелые;
- с гк-124 – более высокорослые, быстро созревающие и скороспелые;
- с гк-1 или гк-2 – более высокорослые и скороспелые;
- с гк-221 – поздно зацветающие, но быстро созревающие после цветения и др.

9. Показано, что в семенах льна содержится 1,7 - 2,8% слизи от веса семян. Размах изменчивости по содержанию полисахаридов в слизи у различных линий составляет:

- 23 - 43% арабиноксиланов,
- 21 - 39% рамногалактуронана 1,
- 7 - 20% галактозы,
- 1 - 10% глюкозы,
- 2 - 3% фукозы.

10. Установлены корреляции биохимического состава слизи с размерами семян, длиной вегетационного периода и семенной продуктивностью, реологическими свойствами слизи.

11. Впервые установлено:

- в коричневых семенах льна содержится достоверно меньше арабиноксилана и ксилозы, увеличено содержание пектинов, галактуроновой кислоты и галактозы;
- у желтых семян достоверно выше содержание ксилозы, фукозы и ниже – пектинов, гомогалактуронанов, галактуроновой кислоты;

- семена у линий, гомозиготных по гену *s1*, содержат достоверно больше глюкозы, арабиноксиланов, арабинозы и ксилозы и меньше галактозы, пектинов, рамнозы, галактуроновой кислоты;

12. среди 267 линий льна выявлены 117 – полностью устойчивых к ржавчине (*Melampsora lini* (Pers.) Lev.). Установлено, что более других устойчивы к ржавчине:

- линии с синим венчиком,
- линии с деформированными тычиночными нитями,
- линии, гомозиготные по гену *CSB1,*
- все линии, в родословной которых присутствует гк-132, абсолютно устойчивы к патогену.

13. Показано, что размах изменчивости по содержанию жирных кислот в масле семян среди изученных линий льна составляет:

- 3 - 7% пальмитиновой,
- 2 - 6% стеариновой,
- 9 - 34% олеиновой,
- 12 - 31 -75% линолевой,
- 1 - 35 - 67% линоленовой.

14. Установлено, что при резком сокращении синтеза линоленовой кислоты у средне и низколиноленовых линий соотношение других жирных кислот изменяется непропорционально.

15. Показано, что у высоколиноленовых линий генотип и место выращивания достоверно влияют на содержание пальмитиновой, олеиновой и линоленовой кислот в масле, а также его йодное число. На содержание линолевой кислоты достоверно влияет только генотип линии.

16. С помощью разработанных CAPS маркеров для идентификации аллелей гена *LuFAD3A* установлено, что все имеющиеся в коллекции ВИР низколиноленовые формы несут мутацию в первом экзоне ($G_{255}\rightarrow A_{255}$) этого гена. Тест система, разработанная ранее для идентификации мутации в первом экзоне гена *LuFAD3B* генотипа 593-708 может быть использована и для определения мутации во втором экзоне у гк-391 и др. С использованием этих маркеров были отобраны средне- и низколиноленовые гомозиготные линии.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

1. Для селекционных работ рекомендовано 53 линии, выделившиеся по общей высоте, технической длине, быстрому зацветанию, созреванию и скороспелости.

2. В селекции, направленной на получение высокорослых скороспелых сортов, необходимо использовать донорские свойства линий гк-65 и 124 по признакам быстрого созревания и общей скороспелости; гк-124, 141, 159 и 210 – по высоте растения; гк-1, 2 – по высоте растения и скороспелости.

3. Для создания гибридов при гетерозисной селекции перспективны стерильный тип цитоплазмы CYT^{s1} (гк-204) и три гена восстановителя фертильности *RFO8*, *RFO9* (гк-458), *RFO6* (гк-208).

4. Для селекции на устойчивость к ржавчине рекомендовано 117 линий, не восприимчивых к этому патогену. Среди них перспективны для селекции на раннеспелость – гк-8, 41, 160, 185, 189, 443 и др. Для создания сортов пищевого использования могут быть использованы устойчивые к ржавчине желтосемянные линии: гк-159 (*YSED1*), гк-173 (*ysed2*), гк-292 (*ysed2*) гк-129 (*pf-ad, yspf1*), высокорослая гк-499 (*YSED1*), родственные низколиноленовые линии гк-391 и гк-420 (*YSED1*, л-1-2 и л-5 из и-601679, Eyre, Австралия). Линия гк-132 (л-1 из к-6608, Currong, Австралия) хорошо передает устойчивость потомкам, т.к. несет несколько эффективных R-генов.

5. При селекции на устойчивость к ржавчине следует отдавать предпочтение линиям с синей окраской цветка.

6. Лен обладает широким разнообразием по биохимическому составу слизи семян. Перспективны для выпечки желтосемянные линии гк-103, 136, 159, 173 и 391 с большим содержанием арабиноксиланов. Все линии, несущие ген *s1* (*star 1*), имеют достоверно больше арабиноксиланов и глюкозы и могут быть донорами этих признаков. Легче отделяют слизь мелкосемянные формы. Сорт Оршанский 2 (Беларусь, к-6807) имеет очень высокую галактозидазную активность слизи. Самую большую истинную вязкость имеет слизь у гк-125 (л-5-1 из к-6296, Koto, США) и гк-173.

7. Среди изученных линий есть высоко-, средне- и низколиноленовые формы, востребованные в селекционном процессе. Рекомендуются для селекции устойчивые к ржавчине желтосемянная низколиноленовая линия гк-391, также обладающая повышенным содержанием арабиноксиланов в слизи, и среднелиноленовая и высокоолеиновая гк-119. По высокому содержанию линоленовой кислоты выделились линии гк-103 и 136, в слизи семян которых много арабиноксиланов и глюкозы, а также л-1 из гк-391 х гк-173. По скороспелости наиболее перспективны среднелиноленовая л-3 и низколиноленовые л-1 и л-4, полученные от скрещивания гк-391 х гк-109.

8. Для идентификации средне- и низколиноленовых форм, полученных на основе сортов Linola, Eyre, Walaga, рекомендуется использовать CAPS-маркеры разработанные (*LuFAD3A*) и апробированные (*LuFAD3B*) нами.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

Генетическая коллекция

д – лен-долгунец;

м – лен-межеумок;

к – лен-кудряш (масличный);

к- – номер образца в каталоге коллекции генетических ресурсов растений ВИР;

л- – номер линии выделенной из образца каталога ВИР;

гк- – номер линии в каталоге генетической коллекции ВИР.

ГК – генетическая коллекция

ГР МПК – отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР

ГРР ВИР – коллекции генетических ресурсов растений ВИР

Названия научных организаций

ВНИИМК – Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта»

Запорожский университет – Запорожский национальный университет (Украина).

УкрНИИМК – Институт масличных культур НААН Украины

INRA – L'Institut national de la recherche agronomique (, Франция)

Аббревиатура генов

$\underline{\equiv}$ – аллели идентифицированы в одной линии;

= – гены аллельны, фенотипы одинаковы, но аллели идентифицированы в разных линиях;

$\underline{\sim}$ – гены аллельны по результатам теста на аллелизм, но фенотипы незначительно отличаются;

≠ – гены не аллельны по результатам теста на аллелизм;

/ – аналог гена, описанного в литературе.

Математическая обработка

(+) – положительный;

(-) – отрицательный;

Xср. – среднее значение;

НСР (LSD) – наименьшая существенная разница;

CV – коэффициент вариации;

Md – мода;

r – коэффициент корреляции Браве-Пирсона;

Sd – стандартное отклонение;

Se – стандартная ошибка;

Части растения

(Б) – бутон;

(Г) – гипокотиль;

(Ж) – жилки;

(Л) – лепестки;

(Н) – ноготок;

(П) – пыльники;

(Раст) – растение;

(Ресн) – реснички на ложных перегородках коробочки;

(С) – семена;

(Ст) – столбики;

(Т) – тычиночные нити;

(Ц) – цветок;

Морфологические признаки

бел. – белая;

выгор. – выгорают;

гол. – голубая;

гофр. – гофрированные;

деформ. – деформированные;

един. – единообразие;

ж.; желт. – желто(ая)

зел – зеленая;

кор. – коричневая;

крапч. – крапчатые;

кр. – красно;

малин. – малиновый

МП – морфологические признаки;

окр. – окрашенный; окраска;

ор. – оранжевая;

осветл. – осветленные;

отт. – оттенки;

оч. – очень;

плоск. – плоские;

прод. – продольные;

промежут. – промежуточная;

пятн. – пятнистые;

роз – розовая;

св – светло;

сер. – серая;

син. – синяя;

складч. – складчатые;

сл. – слабо;

слож. – сложенные;

стер. – стерильные;

т. – темная;

трубч. – трубчатые;

осветл. – осветленные;

ферт. – фертильные;

фиол. – фиолетовая;

черн. – черные.

Хозяйственно ценные признаки

T1 – продолжительность периода всходы –цветение 1 цветка;

T2 – продолжительность периода цветение 1 цветка – созревание первой коробочки;

T3, Vp, ВП – вегетационный период;

SePr – урожай семян;

Se1000 – масса 1000 семян;

SeL – длина семян;

SeW – ширина семян;

SeH – высота семян;

SeL/W – удлиненность семян;

SeH/W – утолщенность семян;

SeV – объем семян;

SeS – площадь поверхности 1 семени;

SeAllS – площадь поверхности 1г семян.

Полисахаридный состав слизи оболочки семян льна

Ara – арабиноза, процент от суммы сахаров;

Xyl – ксилоза, процент от суммы сахаров;

Rha – рамноза, процент от суммы сахаров;

GalA – галактуроновая кислота, процент от суммы сахаров;

Fuc – фукоза, процент от суммы сахаров;

Gal – галактоза, процент от суммы сахаров;

Glc – глюкоза, процент от суммы сахаров;

HGA – гомогалактуронан, процент от суммы сахаров;

RGIb – Скелетная цепь рамногалактуронана 1;

AX – арабиноксилан, процент от суммы сахаров;

Ara/Xyl – соотношение арабинозы и ксилозы;

RG1b/AX – соотношение скелетной цепи рамногалактуронана и арабиноксилана;

pect – пектины;

m – масса слизи, до ее осаждения этанолом;

a – масса высокомолекулярной слизи (после осаждения этанолом);

na – масса небольших молекул слизи не осажденных этанолом;

a/m – % высокомолекулярной слизи во всей слизи;

pr – масса белков слизи до ее осаждения этанолом;

pr/m – доля белка в слизи до ее осаждения этанолом;

ag – галактозидазная активность в слизи до ее осаждения этанолом;

ag/m – галактозидазная активность в 1 мг слизи до ее осаждения этанолом;

ag/pr – галактозидазная активность в 1 мг белка в слизи до ее осаждения этанолом;

[ŋ]C – истинная вязкость высокомолекулярной слизи после осаждения спиртом (a).

Признаки слизи (m), полученные с использованием эксклюзионной хроматографии (SEC)

MrFr1 – доля первой фракции (Fr1) во всей слизи (Mass recovery of first fraction);

MrFr2 – доля первой фракции (Fr2) во всей слизи (Mass recovery of second fraction);

MrFr3 – доля низкомолекулярной (trailing matter) слизи (Fr3);

MrT – доля проанализированной с помощью SEC слизи;

pFr1 – полидисперсия Fr1;

pFr2 – полидисперсия Fr2;

MMFr1 – молярная масса Fr1;

MMFr2 – молярная масса Fr2;

[η]wFr1 – истинная вязкость Fr1;

[η]wFr2 – истинная вязкость Fr2;

[η]wT – истинная вязкость всей проанализированной SEC слизи;

a(MH)Fr2 – параметр конформации a Марк–Хоувинка (Mark–Houwink) второй фракции (Fr2).

Жирнокислотный состав масла семян

TAG – триацилглицерол

PAL – пальмитиная кислота, процент от суммы жирных кислот;

STE – стеариновая кислота, процент от суммы жирных кислот;

OLE – олеиновая кислота, процент от суммы жирных кислот;

LIO – линолевая кислота, процент от суммы жирных кислот;

LIN линоленовой кислота, процент от суммы жирных кислот;

LIO/LIN – соотношение линолевой и линоленовой кислот в масле;

IOD – йодное число масла;

ВЛ – высоколиноленовые линии;

ЖК – жирные кислоты;

ЖКС – жирнокислотный состав масла;

НЛ – низколиноленовые линии;

СЛ – среднелиноленовые линии;

ЭР – эндоплазматический ретикулум

ЛИТЕРАТУРА

1. Аврова Н.П. Применение гербицидов и десикантов ухудшает качество льносырья и процесс выделения волокна / Н.П. Аврова // Итоги и перспективы развития селекции и семеноводства, совершенствования технологии возделывания и первичной переработки льна - долгунца. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 70-летию ВНИИ льна –Торжок: 2000. –С. 127-129.
2. Анащенко А.В. Мужская стерильность у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) / Александр Викторович Анащенко // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук, –Л.: 1968, –24с.
3. Анисимова И.Н. Структурно-функциональное разнообразие генов, супрессирующих фенотип цитоплазматической мужской стерильности у растений / И.Н. Анисимова, В.А. Гаврилова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –2012. –Т.170. –С. 3-16.
4. Баранова Е.Г. Формирование генофонда источников цитоплазматической мужской стерильности табака / Е.Г. Баранова, К.И. Иваницкий, В.И. Сучков // Apriori серия: естественные и технические науки. –2015. –№2. –С. 1-18.
5. Билова Т.Е. Молекулярные основы формирование карликовости у культурных растений. Сообщение I. Нарушение роста из-за мутаций генов метаболизма и сигналинга гиббереллинов (обзор) / Т.Е. Билова, Д.Н. Рябова, И.Н. Анисимова // Сельскохозяйственная биология. –2016. Т.51. –№1. –С.3-16.
6. Брач Н.Б. Наследование длины вегетационного периода у льна-долгунца: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07/ Нина Борисовна Брач. –Л., 1989. – 18с.
7. Брач Н.Б. Донор скороспелости льна-долгунца л-1 к-48 / Н.Б. Брач // Паспорта доноров хозяйственно ценных признаков сельскохозяйственных культу, созданных сотрудниками ВИР и опытной сети в 1990 году. – СПб: 1990. –С. 7
8. Брач Н.Б. Лен. / Н.Б. Брач, С.Н. Кутузова, Е.А. Пороховинова. в кн. Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб.: ВИР, 2005. – С. 303-329.
9. Брач Н.Б. Коллекция льна ВИР – источник широкого разнообразия признаков для генетических исследований и селекции /Н.Б.Брач, С.Н.Кутузова, Е.А.Пороховинова, А.В.Павлов// Международ-ный агропромышленный конгресс. Инновации – основа модернизации АПК: материалы для обсуждения. –СПб: 2012. –С.105-106.
10. Брач Н.Б. Перспективы селекционного улучшения качества льноволокна / Н.Б. Брач, А.В. Павлов, С.Н. Кутузова, Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2011. – Т.167. – С.58-77.
11. Брач Н.Б. Влияние сроков посева на урожайность и качество волокна льна-долгунца / Н.Б. Брач, А.В. Павлов, Е.А. Пороховинова, С.Н. Кутузова // Лен – стратегическая культура

XXI века (Состояние, проблемы и перспективы развития АПК) Материалы II международной научно-практической конференции, посвященной 105-летию образования ФГБНУ «Псковский НИИСХ» 2-4 июля 2015. Псков. Псков, 2015. –С.21-24.

12. Брач Н.Б. Наследование окраски цветков и семян у некоторых линий льна / Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.–1999. –Т.159.–С.45-55.
13. Брач Н.Б. Наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.) / Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб.: ВИР, 2005. – С. 863-872
14. Брач Н.Б. Метод сравнительного анализа результатов изучения количественных признаков образцов, выращенных в различные годы (метод приведенных средних) / Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова // Тр. по прикл. бот., ген.е и сел. –2011. –Т.167. –С.36-40.
15. Брач Н.Б. Связи морфологических и хозяйственно ценных признаков у гибридов между линиями льна, контрастными по этим характеристикам / Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2011. – Т. 167. – С. 78-89.
16. Брач Н.Б. Пороховинова Е.А. Некоторые гены окраски и формы цветка и семян у льна II съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров (тезисы). –СПб. –2000. –Т.1. –С.97-98.
17. Брач Н.Б. Инновационные возможности селекции масличного льна, ориентированной на различный состав масла / Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова, Т.В. Шеленга // Достижения науки и техники АПК. – 2016. – Т. 30. – № 6. – С. 5-8.
18. Брач Н.Б. Разнообразие признаков льна, связанных с формированием волокна, и влияние условий выращивания на их проявление / Н.Б. Брач, И.Я. Шаров, А.В. Павлов, Е.А. Пороховинова // Экологическая генетика. – 2010. – № 1. – С. 25-35.
19. Бриттон Н. Биохимия природных пигментов / Н. Бриттон. –М.: –Мир, 1986. –385с.
20. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н.И. Вавилов. – Л.: Сельхозгиз. 1935. –56 с.
21. Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений / Н.И.Вавилов. –Л.: Наука,1987.–С.66-176.
22. Вайло В.В. Вплив летальноі хлорофільноі мутації типу “albina” на ознаки проростків льону олійного та іі успадкування / В.В. Вайло, В.О. Лях // Актуальні питання біології, екології та хімії. –2014. –Т. 7. –№1. –С. 111-116.
23. Вакула С.И. Эколого-генетические аспекты продуктивности и качества сортов льна масличного (*Linum usitatissimum* L.) / С.И. Вакула, Л.В. Корень, О.С. Игнатовец, В.В. Титок, Л.В. Хотылева // Экологическая генетика. –2009. –Т 7. –№4. –С.14-22.

24.Валовые сборы и урожайность сельскохозяйственных культур по Российской Федерации в 2016г. часть 2. Федеральная служба государственной статистики (РОССТАТ) М. 2017. Режим доступа http://www.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_main/rosstat/ru/statistics/publications/catalog /doc_1265196018516, доступ 25.01.2018.

25.Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений / А.Г. Верещагин. –М.: –Наука. 2007. –80с.

26.Воларович М.П. Вязкость / М.П. Воларович // БСЭ, http://slovari.yandex.ru доступно на 25.02.2016.

27.Гаврилова В.А. Генетическая коллекция масличных и прядильных культур / В.А. Гаврилова, Н.Б. Брач, С.Н. Кутузова, Е.А. Пороховинова, А.Г. Дубовская, Л.П. Подольная, В.Т. Рожкова, М.С. Вишневская, И.Н. Анисимова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2012. – Т.169. – С.147-160.

28.Гаврилова В.А. Генетические и селекционные аспекты, определяющие качество семян, масла и шрота льна, подсолнечника, рапса и рыжика / В.А. Гаврилова, А.Г. Дубовская, Н.Г. Конькова, Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова // Масложировая индустрия – 2005: факты, определяющие качество масложировых продуктов Санкт-Петербург, 19-20 октября 2005г. Материалы докладов 5-ой Международной конференции. – СПб.: –2005. – С. 20-22.

29.Гаврилова В.А. Изменчивость хозяйственно ценных признаков масличных культур при эколого-географических испытаниях / В.А. Гаврилова, А.Г. Дубовская, Н.Г. Конькова, Л.П. Подольная, С.В. Григорьев, Д.Г. Селиванов, Т.В. Рубина, Г.К. Низова, Н.Б. Брач Е.А. Пороховинова // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – № 5. – С. 26-41.

30.Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики / А.Е. Гайсинович. –М.: Наука, 1988. –424 с.

31.Ганенко И. Дотационный лен: без господдержки у льноводства нет перспектив / И. Ганенко // Агроинвестор 05.2016, http://www.agroinvestor.ru/regions/article/23350-dotatsionnyy-len. Доступ 28.01.2018.

32.Генетика культурных растений. Зерновые культуры под ред. В.Д. Кобылянского, Т.С. Фадеевой –Л.: Агропромиздат, 1986. –264 с.

33.Генетика культурных растений. Зернобобовые овощные и бахчевые культуры под ред. Т.С. Фадеевой, В.И. Буренина –Л.: Агропромиздат, 1990. –286 с.

34.Генетика культурных растений. Кукуруза, рис, просо, овес. под ред. В.Ф. Дорофеева, Т.С. Фадеевой, Г.Е. Шмараева, 1988. –277 с.

35.Голуб И.А. Лен Беларуси / И.А. Голуб, А.Н. Снопов, А.Н. Рубаник, В.П. Самсонов, С.П. Кукреш, В.А. Прудников, Л.М. Панифедова, В.З. Богдан, И.Е. Драудько, Л.В. Ивашко, В.А. Кожановский, С.Ф. Кукреш-Ходянкова, Г.Н. Шанбанович, П.И. Шипко Минск: –Орех, 2003. –245с.

36.Гудвин Т. Введение в биохимию растений / Т. Гудвин, Э. Мерсер. –М.: Мир, 1986. –Т2. –С.179-196.

37.Даниленко Н.Г. Миры геномов органелл. / Н.Г. Даниленко, О.Г. Давыденко –Минск: Тэхна-

логія, 2003. –498 с.

38.Ермаков А.И. Зависимость химического состава семян льна от условий выращивания в различных почвенно-климатических зонах (результаты географических опытов) / А.И. Ермаков //Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1958. –Т.31. – №3. –С. 36-60.

39.Ермаков А.И. Об изменчивости соотношения жирных кислот в масле подсолнечника и льна / А.И. Ермаков, О.М. Мегорская // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1972. –Т.35. –№3. –С. 142-151.

40.Ермаков И.А. Влияние условий питания на синтез масла и других органических соединений у льна / И.А. Ермаков, Н.П. Ярош, А.И. Фрагина // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1958. –Т.31. –№3. –С. 277-287.

41.Запрометов М.Н. Образование и функции фенольных соединений в высших растениях / М.Н. Запрометов // Журнал общей биологии. –1970. –Т.3. –№2. –С.201-220.

42.Зеленцов С.В. История культуры льна в мире и России / С.В. Зеленцов // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – Вып. 1 (169). – С. 93–103.

43.Зеленцов С.В. Селекция масличного льна на устойчивость ко льноутомлению для короткоротационных севооборотов засушливых регионов юга России / С.В. Зеленцов, Л.Г. Рябенко, Е.В. Мошненко, В.С. Зеленцов // Достижения науки и техники АПК. –2016. – Т.30. –№6. –С. 9-11.

44.Зубцов В.А., Осипова Л.Л., Антипова Н.В. Новый конкурентноспособный продукт льноводства – мука льняная / В.А. Зубцов, Л.Л. Осипова, Н.В. Антипова // Достижения науки и техники АПК.– 2007. –№6. –С.56.

45.Иванов Н.Н. Изменчивость в химическом составе семян масличных растений в зависимости от географических факторов / Н.Н. Иванов // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1926. –Т.16. –С. 3-59.

46.Иванов Н.Н. О химическом составе семян масличных растений географического посева / Н.Н. Иванов, М.Н. Лаврова, М.П. Гапочко //Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1931. –Т.15. –№1. –С. 12-41.

47.Ивантер Э.В. Введение в количественную биологию. / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск: ПГУ, 2003. –304с.

48.Ивантер Э.В. Основы биометрии / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. –Петрозаводск: ПГУ, 1992. –168с.

49.Изучение коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.). Методические указания. Сост.: С.Н. Кутузова, Г.Г. Питько. –Л.: –ВИР, 1988. – 30с.

50.Ильина А.И. Особенности процесса формирования семени масличного льна / А.И. Ильина // Сб. трудов по биол. разв. и физиол. льна. –М.: Гос. изд-во с.-х. лит., –1954. –С.147-159.

51.Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. / С.Г. Инге-Вечтомов –М.: В.Ш., 1989. –591 с.

52.Использование аллель-специфичных маркеров генов *Vrn* и *Ppd* для экспресс-диагностики

фотопериодической чувствительности и потребности в яровизации мягкой пшеницы и ячменя. Методические указания. Сост. М.М. Злотина, А.А. Киселева, Е.К. Потокина. СПБ: ВИР. –2012. 29с.

53.Калам Ю. Хлорофильная мутация / Ю.Калам, Т. Орав. –Таллин: Валгус. 1974. –58с.

54.Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 775. Лен (характеристика образцов по биохимическим показателям). Сост. Г.К. Низова, С.Н. Кутузова, Н.П. Ярош, А.А. Жаворонкова, А.Ф. Колугина, Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова, Г.Г. Питько. –СПб.: ВИР. 2006. –80с.

55.Киреева М.С. Перспективы использования полножирновой муки из семян льна в специализированных продуктах питания / М.С. Киреева, М.И. Меркулова, Е.А. Пороховинова, В.Н. Красильников // II Манякинские чтения: уникальный туристско-рекреационный потенциал «Московско-Сибирский тракт» («Золотое кольцо Прииртышья») как элемент устойчивого развития региона. Материалы международной научно-практической конференции студентов, аспирантов, преподавателей, теоретиков и практиков. 4-5 апреля 2013г. –Омск. –2013. –С.316-322.

56.Коваль С.Ф. Некоторые проблемы генетических коллекций растений / С.Ф. Коваль // Новосибирск: Генетические коллекции растений. –1993. –Вып.1. –С. 6-38.

57.Колчанов Н.А. Генные сети. / Н.А. Колчанов, Е.В. Игнатьева, О.А. Подколодная, В.А. Лихошвай, Ю.Г. Матушкин // Вавиловский журнал генетики и селекции. –2013. –Т.17. –№ 4/2. –С.833-849.

58.Коновалов В.В. Современное состояние льноводства России / В.В. Коновалов //«Развитие льняного комплекса и перспективы сотрудничества промышленности и научных организаций в рамках реализации комплексных проектов в т.ч. технологий двойного назначения по теме «Импортозамещение» (6 апреля 2017, Тверь, ВНИИ механизации льноводства) https://www.rosflaxhemp.ru /fakti-i-cifri/spravochnie-materiali.html/id/1547, доступ 25.01.2018.

59.Крашенинникова И.Г. Влагоудерживающая способность мясных полуфабрикатов с льняной мукой / И.Г. Крашенинникова, А.М. Евтушенко, Г.К. Федурова // Пищевая промышленность. –2015. –Т.1. –№ 4 (24). –С.34-39.

60.Кузнецова Н.В. Изменчивость содержания жирных кислот в масле сортов льна-долгунца различного происхождения / Н.В. Кузнецова // Бюлл. ВНИИР им. Н.И. Вавилова.–1976. –Вып. 59. –С.30-36.

61.Кутузова С.Н. Генетические основы длительной устойчивости сортов льна к ржавчине / С.Н. Кутузова // Генетика. –1994. –Т.30, –№10. –С.1363-1373.

62.Кутузова С.Н. Генетические основы селекции льна на устойчивость к ржавчине / С.Н. Кутузова // –СПб.: ВИР,–2014. –172с.

63.Кутузова С.Н. Доноры устойчивости льна-долгунца к ржавчине / С.Н. Кутузова // Идентифицированный генофонд растений и селекция СПб: –ВИР. 2005. –С.390-406.

64.Кутузова С.Н. Лен / С.Н. Кутузова // Генетика культурных растений. –СПб.: –ВИР. 1998. –193с.

65.Кутузова С.Н. Сравнительная характеристика сортов льна-долгунца, районированных с 1932

по 2000гг. / С.Н.Кутузова, Н.Б.Брач, Е.А.Пороховинова, И.Я.Шаров, А.В.Павлов // Проблемы повышения технологического качества льна-долгунца: Материалы Международной научно-практической конференции 2-3 ноября 2004. –Торжок. –2005. –С.40-48

66. Кутузова С.Н. Масличные культуры для пищевого использования в России (проблемы селекции, сортимент) / С.Н. Кутузова, В.А. Гаврилова, Л.Г. Щелко, А.Г. Дубовская, Е.В. Картамышева, Т.Е. Вахрушева, Н.Б. Брач, С.В. Григорьев, Г.В.Матвеева, Л.П.Подольная–СПб.: ВИР. 1998. –79с.
67. Кутузова С.Н. Внутривидовая изменчивость *L. usitatissimum* L. по морфологическим и хозяйственно ценным признакам / С.Н. Кутузова, Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2011. – Т. 167. – С. 41-58.
68. Кутузова С.Н. Изменение вирулентности популяции возбудителя ржавчины льна *Melampsora lini* (Pers.) Lev. в условиях Северо-Запада России / С.Н. Кутузова, Е.А. Пороховинова, Н.Б. Брач // Экологическая генетика. – 2015. – Т. 13. – № 3. – С. 50-61.
69. Кутузова С.Н. Устойчивость к ржавчине линий генетической коллекции льна ВИР / С.Н.Кутузова, Е.А.Пороховинова // IV Вавиловская Международная конференция «Идеи Н.И.Вавилова в современном мире» Санкт-Петербург, ВИР, 20-24 ноября 2017 г. –СПб: ВИР, 2017. –С. 85.
70. Кутузова С.Н. Происхождение и эволюция вида *Linum usitatissimum* L. / С.Н. Кутузова, Е.А. Пороховинова, Г.И. Пендинен // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2015.–Т.176.–С.107-117.
71. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. –М.: В.Ш., 1990. –351с.
72. Левчук А.Н. Особенности морфологии пластидного аппарата хлорофилльных мутантов льна масличного / А.Н. Левчук, И.А. Полякова, Е.Н. Войтович, В.А. Лях // Физиология и биохимия культурных растений. –2012. –Т44. –N3. –С.232-239.
73. Лемеш В.А. Создание CAPS-маркера к гену *FAD3B*, контролирующему синтез α-линоленовой кислоты у льна (*Linum usitatissimum* L.) / В.А. Лемеш, М.В. Богданова // Фактори експериментальної еволюції організмів. –2015. –Т.17. –С. 59-64.
74. Лисовая Е.В. Пищевая и физиологическая ценность льняных масел высоколиноленового типа / Е.В. Лисовая, Е.П. Викторова, А.В. Бородкина // Технологии пищевой и перерабатывающей промышленности АПК – продукты здорового питания. –2015. –№ 2. –С.65-71.
75. Лукомец В.М. Перспективы и резервы расширения производства масличных культур в Российской Федерации / В.М. Лукомец, С.В. Зеленцов, К.М. Кривошлыков // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК. – 2015. – Вып. 4 (164). – С. 81–102.
76. Лукомец В.М. Интегрированный подход к защите посевов льна масличного от вредных организмов / В.М. Лукомец, С.В. Зеленцов, К.М. Кривошлыков // Защита и карантин растений.

–2010. –№5. –С.52-55.

77.Лях В.А. Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. / В.А. Лях, Л.Ю. Мищенко, И.А. Полякова. –Запорожье: ИМК УААН, 2003. –60с.

78.Маличин Н. И. Структурная вязкость / Н.И. Маличин // БСЭ, http://slovari.yandex.ru

79.Марков В.А. Смесевое биотопливо с добавкой льняного масла для дизельных двигателей / В.А. Марков, С.Н. Девянин, В.Л. Трифонов // Известия высших учебных заведений. Машиностроение. –2015. –№7 (664). –С.34–44.

80.Марченков А.Н. Использование материалов коллекции ВИР при изучении ЦМС у льна долгунца / А.Н. Марченков // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1979. –Т.64. –Вып. 2. –С. 74-78.

81.Маслинская М.Е. Исходный материал с маркерными морфологическими признаками для селекции льна масличного / М.Е. Маслинская, Е.Л. Андроник // Масличные культуры Научно-технический бюллетень ВНИИМК. –2011. –Вып. 1 (146-147). –С.49-52.

82.Медведев С.С. Физиология растений / С.С. Медведев // –СПб.: БХВ-Петербург, 2013. –512с.

83.Международный классификатор СЭВ вида *Linum usitatissimum* L. Сост.: Р. Рыкова, С. Кутузова, В. Корнейчук, Л. Розенберг, З. Ковалинска, Н. Бондира –Л.: ВИР, 1989. – 42с.

84.Мендель Г. Опыты над растительными гибридами / Г.Мендель. –Петроград: Гос. изд, 1923. –72с.

85.Методические указания по фитопатологическим работам со льном-долгунцом. Сост.: Л.В. Караджова, Е.И. Дударев –М.: Колос, 1969. –С. 20.

86.Миневич И.Э. Гидроколлоиды семян льна: характеристика и перспективы использования в пищевых технологиях / И.Э. Миневич, Л.Л. Осипова // Научный журнал НИУ ИТМО. Серия «Процессы и аппараты пищевых производств». –2017. –№ 3. –С.16-25.

87.Митрофанова О.П. Единая генетическая коллекция *Triticum aestivum* (принципы создания) / О.П. Митрофанова // Новосибирск: Генетические коллекции растений. –1993. –Вып.1. –С.39 -51.

88.Митрофанова О.П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России – основа дальнейшего развития частной генетики и селекции / О.П. Митрофанова // Генетика. –1994. –Т.30. –№10. –С.1306-1316.

89.Мищенко Л.Ю. Наследование белой окраски лепестков венчика у некоторых линий льна масличного / Л.Ю. Мищенко, В.А. Лях // Науково-технічний бюллетень Інституту олійних культур УААН. –2000. –Вип.5. –С.13-17.

90.Муравьева Д.А. Фармакогнозия. / Д.А. Муравьева, И.А. Самылина, Г.П. Яковлев. –М.: Медицина, 2002. –С.103-105.

91.Наследов А.Д. Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. / А.Д. Наследов. –СПб.: Речь, 2012, –392с.

92.Низова Г.К. Каталог мировой коллекции ВИР. Лен (характеристика образцов по

биохимическим признакам) / Г.К. Низова, С.Н. Кутузова, Н.П. Ярош, А.А. Жаворонкова, А.Ф. Калугина, Н.Б. Брач, Е.А. Пороховинова, Г.Г. Питько. –СПб.: ВИР, 2006. – 80с.

93.Новиков Э. В. Масличный лен как глобальный сырьевой ресурс для производства волокна / Э.В. Новиков, Н.В. Басова, И.В. Ущаповский, А.В. Безбабченко // Молочнохозяйственный вестник. –2017. –№3 (27). –С.187-203.

94.Олстон Р.Е. Генетика фенольных соединений / Р.Е. Олстон // Биохимия фенольных соединений. –М.: Мир, 1965. –С.140-165.

95.Павлов А.В. Источники высокого качества волокна в коллекции льна-долгунца ВИР и их селекционная ценность / Андрей Валерьевич Павлов. Диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. –СПб.: 2007. –161с.

96.Павлов А.В. Коллекция льна-долгунца ВИР в решении проблемы селекции на повышение качества волокна / А.В. Павлов, С.Н Кутузова, Н.Б Брач, Е.А Пороховинова, И.Я Шаров // Доклады Россельхозакадемии. – 2007. – № 3. – С. 16-19.

97.Петренко В.А. Антоцианы астры китайской / В.А. Петренко // Бюлл. ВНИИР им. Н.И .Вавилова. –1975. –Вып.54. –С.72-75.

98.Писарев В.Е. Основные моменты в селекции льна / В.Е. Писарев // Теоретические основы селекции растений, Т.3. Частная селекция картофеля овощных, бахчевых, плодово-ягодных и технических культур. –М.: Гос. изд. колх. и совх. лит., 1937. –С.503-544.

99.Поляков А.В. Биотехнология в селекции льна. / А.В. Поляков–Тверь: 2000. –180с.

100.Полякова И.А. Мутация *viridis,* индуцированная у льна масличного / И.А. Полякова // Віснік Запорізького національного університету. –2008. –№2. –С.163-165.

101.Полякова И.А. Наследование хлорофильной мутации *xanthoviridis* у льна масличного / И.А. Полякова // Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН, –2009. –№14. –С.52-55.

102.Полякова И.А. Сравнительная морфология хлорофильных мутантов льна масличного и их пластидного аппарата / И.А. Полякова, А.Н. Левчук, В.В. Яранцева, В.А. Лях // Актуальні питання біології, екології та хімії. –2011. –Т.3. –№1. –С.66-74.

103.Пороховинова Е.А. Изучение наследования окраски цветка у льна (*Linum usitatissimum* L.) / Е.А. Пороховинова // Научно-технический бюлл. ВНИИР им.Н.И.Вавилова. –СПб. –1999. –Вып.237. –С. 13-15.

104.Пороховинова Е.А. Изучение наследования окраски и формы цветка и семян, а также ее связи с продолжительностью фазы всходы-цветение у льна (*Linum usitatissimum* L.) / Е.А. Пороховинова // Науч.-техн. бюллетень ВНИИР им. Н.И. Вавилова. –2000. –Вып.239. –С.56-58.

105.Пороховинова Е.А. Наследование окраски семян и цветка у льна (*Linum usitatissimum* L.) / Е.А. Пороховинова // Научно-информационный бюллетень ВНИИР Н.И.Вавилова

"Исследование генетических ресурсов растений для целей селекции в различных регионах России". –СПб. –2001. –Вып.240. –С. 34-37.

106.Пороховинова Е.А. Создание и изучение генетической коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.15 / Пороховинова Елизавета Александровна. –СПб., 2002. – 16с.

107.Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна / Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2011. – Т.167. –С.159-184.

108.Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков проростков, плода и семян у льна / Е.А. Пороховинова // Вавиловский журнал генетики и селекции. –2012. – Т.16. –№ 4/2. –С.936-947.

109.Пороховинова Е.А. Генетический контроль восстановления фертильности пыльцы у линий льна (*Linum usitatissimum* L.) с цитоплазматической мужской стерильностью / Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2017а. – Т. 178. – Вып. 1. – С. 68-81.

110.Пороховинова Е.А. Совместное наследование генов морфологических признаков и восстановления фертильности пыльцы при цитоплазматической мужской стерильности у льна (*Linum usitatissimum* L.) / Е.А. Пороховинова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2017б.– Т. 178. – Вып. 2. – С. 84–95.

111.Пороховинова Е.А. Гены морфологических и хозяйственно ценных признаков, идентифицированные в генетической коллекции льна ВИР / Е.А.Пороховинова, Н.Б.Брач, А.В.Павлов, С.Н.Кутузова // VI съезд ВОГиС и ассоциированные генетические симпозиумы, г. Ростов-на-Дону, 15-20 июня, 2014г. – Ростов-на-Дону: 2014. – С.166.

112.Пороховинова Е.А. Генетическая коллекция льна ВИР: современное состояние, перспективы формирования и развития. / Е.А. Пороховинова, Н.Б. Брач, С.Н. Кутузова, А.В. Павлов. Генетическая коллекция льна ВИР: современное состояние, перспективы формирования и развития IV Вавиловская международная конференция «Идеи Н. И. Вавилова в современном мире» Санкт-Петербург, ВИР, 20–24 ноября 2017 г. –СПб: ВИР, 2017. –С. 146.

113.Пороховинова Е.А. Генетическая коллекция льна в ВИРе: фундаментальное и прикладное использование / Е.А. Пороховинова, Н.Б. Брач, К. Морван, С.Н. Кутузова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2013. –Т.174. –С.107-117.

114.Пороховинова Е.А. Разнообразие льна по биохимическому составу слизи для диетического питания / Е.А. Пороховинова, Н.Б. Брач, А.В. Павлов, C. Morvan // Роль льна в улучшении

среды обитания и активном долголетии человека. Материалы Международного научно-практического семинара. –Тверь: 2012. –С. 60-69.

115.Пороховинова Е.А. Разнообразие морфологических признаков льна в генетической коллекции ВИР как результат его доместикации / Е.А. Пороховинова, С.Н. Кутузова, А.В. Павлов, И.С. Бузовкина, Н.Б. Брач // Экологическая генетика. – 2018. – Т.16(4). –С. 33-50.

116.Пороховинова Е.А. Молекулярно-генетические механизмы устойчивости высших растений к патогенам / Е.А.Пороховинова, Л.А.Лутова //Сельскохозяйственная биология.–2000.–№ 5.–С.20-30.

117.Пороховинова Е.А. Биохимический состав слизи семян льна и его связь с морфологическими признаками / Е.А. Пороховинова, А.В. Павлов, Н.Б. Брач, К. Морван // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире. III Вавиловская Международная конференция 6-9 ноября 2012. Тезисы докладов. –СПб: ВИР, 2012. –С.196-197.

118.Пороховинова Е.А. Углеводный состав слизи семян льна и его связь с морфологическими признаками / Е.А. Пороховинова, А.В. Павлов, Н.Б. Брач, К. Морван // Сельскохозяйственная биология. –2017. –Т.52, –№1. –С.161-171.

119.Пороховинова Е.А. Генетическая коллекция льна ВИР для теоретических исследований и селекции / Е.А. Пороховинова, А.В. Павлов, С.Н. Кутузова, Н.Б. Брач // Тезисы докладов международной конференции «Генофонд и селекция растений», посвященной 80-летию СибНИИРС. Новосибирск, 29-31 марта 2016г. Новосибирская обл.: Междуречье, –2016. –С.54.

120.Пороховинова Е.А. Создание на базе генколлекции ВИР признаковой коллекции по высоте и длительности фаз вегетационного периода / Е.А. Пороховинова, А.В. Павлов, С.Н. Кутузова, Н.Б. Брач // Материалы IV Международной научно-практической конференции «Генофонд и селекция растений». ИЦиГ СО РАН, 2018. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2018. –С. 279-284.

121.Пороховинова Е.А. Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна / Е.А.Пороховинова, Н.С.Ростова, Н.Б.Брач // Научно-информационный бюллетень ВНИИР "Исследование генетических ресурсов растений для целей селекции в различных регионах России". –2002. – Вып.241. –С.37-48.

122.Пороховинова Е.А. Полиморфизм генов, контролирующих низкое содержание линоленовой кислоты, у линий генетической коллекции льна ВИР / Е.А. Пороховинова, Т.В. Шеленга, Т.В. Матвеева, А.В. Павлов, Е.А. Григорьева, Н.Б. Брач // Экологическая генетика. – 2019. – Т.17 (1). –С.

123.Посевные площади Российской Федерации в 2017году (весеннего учета) // Федеральная служба государственной статистики (РОССТАТ) М.:2017. http://www.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_main/rosstat/ru/statistics/publications/catalog/doc_1265196018516, доступ 25.01.2018.

124.Прудников В.А. Влияние повторных посевом льна-долгунца на урожайность и качество

волокна / В.А. Прудников, И.А. Голуб, П.И. Шипко, П.А. Евсеев, Н.В. Коробова // Вестник национальной академии наук Беларуси. –2009. –№3. –С.61-65.

125.Ратькин А.В. Окраска цветков – модель для изучения некоторых проблем генетики развития растений / А.В. Ратькин, В.С.Андреев // Успехи современной генетики. –1988. –№15. – С. 211-240.

126.Ратькин А.В. Генетический контроль биосинтеза антоцианов в цветках горошка душистого (*Lathyrus odoratus* L.) / А.В. Ратькин, В.А. Тарасов // Генетика. –2010, –Т.46. –С.488-496.

127.Рациональное питание, нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации Методические рекомендации МР 2.3.1.2432 -08. Сост. В.А. Тутельян, А.К. Батурин, Б.С. Каганов и др. 2008. –39с.

128.Рожмина Т.А. Специализированные сорта и инновационные приемы производства масличного льна / Т.А. Рожмина, А.А. Жученко мл., В.П.Понажев, И.А. Куземкин // Аграрный вестник Юго-Востока. –2016. –№ 1-2. –С.56-59.

129.Рожмина Т.А. Лен: преодолеть критические точки / Т.А. Рожмина // Лен и конопля https://www.rosflaxhemp.ru/zhurnal/aktualnoe-intervju.html/id/1475. Доступ 2.02.2018

130.Рожмина Т.А. Образцы прядильного и масличного льна (*Linum usitatissimum* L.) – источники эффективных генов устойчивости к фузариозному увяданию и ее зависимость от температуры / Т.А. Рожмина, Н.И. Лошакова // Сельскохозяйственная биология. –2016. –Т.51. –№3. –С.310-317.

131.Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. / Н.С. Ростова –СПб.: СПБГУ (Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей). –2002. –Сер. 1. –Т.94. –308с.

132.Рудницкая Ю.И., Пищевая ценность мясных рубленых изделий с добавлением «муки льняной» / Ю.И. Рудницкая, И.П. Березовикова // Техника и технология пищевых производств. 2010. № 4.

133.Рыкова Р.П. Источники цитоплазматической мужской стерильности льна / Р.П. Рыкова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1979. –Т.64. –Вып. 2. –С. 52-58.

134.Рябенко Л.Г. Выделение морозоустойчивых форм льна с пониженной фотопериодической чувствительностью / Л.Г. Рябенко, Е.В. Мошненко, В.С. Зеленцов, Л.Р. Овчарова, Г.Г. Галкина, С.В. Скляров, В.И. Олейник, С.В. Зеленцов // Инновационные исследования и разработки для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции: материалы Международной научно-практической конференции (06-26 апреля 2015 г., г. Краснодар) ФГБНУ ВНИИТТИ. –Краснодар: 2015. –463с.

135.Серебровский А.С. Генетический анализ. / А.С. Серебровский. –М.: Наука, 1970. –С.126-130.

136.Синская Е.Н. Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция /

Е.Н. Синская // Сб. трудов по биол. разв. и физиол. льна. –М.: Гос. изд-во с/х лит., 1954. –С.45-102.

137.Смирнов В.Г. Значение генетических коллекций для фундаментальных исследований и селекционных программ / В.Г. Смирнов // Идентифицированный генофонд растений и селекция –СПб.: ВИР, 2005. –С.783-806.

138.Смирнов В.Г. К вопросу о методах установления отдаленных генетических гомологий / В.Г. Смирнов, И.М. Суриков // Генетика. –1972. –Т.8. –№ 1. –С. 148-156.

139.Смирнов В.Г. Цитогенетика / В.Г. Смирнов. –М.: В.Ш., 1991. –С. 208 - 238.

140.Сокорнова С.В. Поиск и видовая идентификация патогенов природно-трансгенного вида *Linaria vulgaris* // С.В. Сокорнова, Е.Л. Гасич, В.Д. Бемова, Т.В. Матвеева / Экологическая генетика. – 2018. – Т. 16. – № 1. – С. 27–34.

141.Сорочинская М.А., Исходный материал и результаты селекции по льну масличному во ВНИИМК / М.А. Сорочинская, Ф.М. Галкин // Бюллетень ВНИИР им. Н.И. Вавилова. –Л. – 1977. –Вып.69. –С.30-34.

142.Сорта растений, включенные в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию Сорта культуры "Лен-долгунец" http://reestr.gossort.com/reestr/culture/133, доступ 28.01.2018.

143.Сорта растений, включенные в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию Сорта культуры "Лен масличный" http://reestr.gossort.com/reestr/culture/117. доступ 28.01.2018.

144.Стам Я.М. Устойчивость к фузариозному увяданию у льнов различных географических происхождений / Я.М. Стам. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. –1958. –Т.31, –В. 3. –С. 98-111.

145.Терентьев П.В. Практикум по биометрии / П.В.Терентьев, Н.С. Ростова. –Л.: ЛГУ, 1977. – 152 с.

146.Титок В.В. Генетика, физиология и биохимия льна / В.В. Титок, В.А. Лемеш, С.И. Юренкова, Л.В. Хотылева. –Минск: Беларус. навука, 2010. –220с.

147.Тихомирова М.М. Генетический анализ / М.М. Тихомирова. –Л.: ЛГУ, 1990. – 280 с.

148.Ущаповский И.В. Системные проблемы льнокомплекса России и зарубежья, возможности их решения / И.В. Ущаповский, Э.В. Новиков, Н.В. Басова, А.В. Безбабченко, А.В. Галкин // Молочнохозяйственный вестник. –2017. –№1 (25). –С.166-186.

149.Фадеева Т.С. Сравнительная генетика растений / Т.С. Фадеева, С.П. Соснихина, Н.М. Иркаева. – Л.: ЛГУ, 1980. –С.185-186.

150.Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию / Дж. Харборн. – М.: Мир, 1985. – С. 47-66.

151.Харборн Дж. Фенольные гликозиды и их распространение в природе // Биохимия фенольных соединений. / Дж. Харборн. – М.: Мир, 1965. –С.109-139.

152.Чернова Т.Е. Вариабельность состава тканеспецифичного галактана волокон льна /

Т.Е. Чернова, О.П. Гурьянов, Н.Б. Брач, А.В. Павлов, Е.А. Пороховинова, С.Н. Кутузова, С.Б. Чемикосова, Т.А. Горшкова // Физиология растений. – 2007. – Т.54. – №6. – С. 876-884.

153.Шестаков С.В. Молекулярная генетика фотосинтеза / С.В. Шестаков // Соросовский образовательный журнал. –1998. –Т.8. –С.22-27.

154.Эллади Е.В. *Linum usitaissimum* (L.) Vav. Consp.Nov. – Лен // В кн. Культурная флора СССР Т.5, Прядильные. / Е.В. Эллади. –М.-Л.: Гос. изд-во совх. и колх. лит., 1940. –С.108-207.

155.Юзепчук С.В. Род лен – *Linum* / С.В. Юзепчук. В кн. Флора СССР. –М.: АН СССР, –1949. – Т.14. –С. 86-146.

156.Ягло М.Н. Разнообразие окрасок семян у льна масличного и особенности из наследования / М.Н. Ягло, В.А. Лях // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. –2015. –№3. –С.70-73.

157.Яншина И.М. Генетика морфологических и хозяйственно ценных признаков картофеля / И.М.Яншина, О.А.Першутина, Э.В. Кирсанова // Генетика картофеля. –М.: Наука, 1973. –С.233-259.

158.Ярцева В.В. Морфология хлоропластов и пигментный состав листьев разного возраста хлорофилльных мутантов льна / В.В. Ярцева, В.А. Лях // Физиология растений и генетика. – 2015. –Т.47. –№3. –С.236-243.

159.Alix S. Biocomposite materials from flax plants: Preparation and properties / S. Alix, S. Marais, C. Morvan, L. Lebrum // Composites: Part A. –2008. –39: –C.1793 – 1801.

160.Anderson P.A. Inactivation of the flax rust resistance gene *M* associated with loss of a repeated unit within leucine-rich repeat coding region / P.A. Anderson, G.L. Lawrence, B.C. Morrish, M.A. Ayliffe, E.J. Finnegan, J.G. Ellis // The Plant Cell. –1997. –V.9. –P.641-651.

161.Andorf C.M. Maize GDB update: new tools, data and interface for the maize model organism database. / C.M. Andorf, E.K. Cannon, J.L. Portwood, J.M. Gardiner, L.C. Harper, M.L. Schaeffer, B.L. Braun, D.A. Campbell, A.G. Vinnakota, V.V. Sribalusu, M. Huerta, K.T. Cho, K. Wimalanathan, J.D. Richter, E.D. Mauch, B.S. Rao, S.M. Birkett, T.Z. Sen, C.J. Lawrence-Dill. // Nucleic Acids Res. –2016. Jan 4;44(D1): –P.1195-1201.

162.Arny A.C. Breeding better flax varieties for Minnesota / A.C. Arny // Proceedings of the Minnesota academy of science. –1936. –P.29-38.

163.Asgarinia P. Mapping Quantitative Trait Loci for Powdery Mildew Resistance in Flax (*Linum usitatissimum* L.) / P. Asgarinia, S. Cloutier, S. Duguid, Kh. Rashid, A. Mirlohi, M. Banik, G. Saeidi // Crop Science. –2013. –V.53. P. 2462-2472.

164.Bateson W.M. A. Male-sterility in flax, subject to two types of segregation / W.M.A. Bateson, A.E. Gairdner // Genetics. –1921. –V.11. –P.269-275.

165.Beard B. Flax genetics and Gene Symbolism /B.Beard, V.Comstock // Crop Sci. –1965. –V.5, –N2. –P.151-154.

166.Beard B.H. Genetic and cytogenetic investigation with *Linum* (Review of the literature) / B.H. Beard // 32th Annual Flax Institute of the USA. Minneapolis: –1962. –P. 3-6.

167.Belcher S. Large-scale genetic analysis of chloroplast biogenesis in maize / S.Belcher, R.Williams-Carrier, N. Stiffler, A. Barkan // Biochimica et Biophysica Acta. –2015. –V.1847. –P.1004–1016.

168.Bhatty S. Further compositional analysis of flax: mucilage, trypsin inhibitors and hydrocyanic acid / S. Bhatty // J.Am.Oil Chem. Soc. –1993. –V.70. –P.899-904.

169.Bhatty S. Compositional analysis of laboratory-prepared and commercial samples of linseed meal and of hull isolated from flax / S.Bhatty, P.Cherdkiatgumchai // J. Am. Oil. Chem. Soc. –1990. –V.67. –P.79-84.

170.Blumenkrantz N. New method for quantitative determination of uronic acids. / N. Blumenkrantz, G. Asboe-Hansen // Analytical Biochemistry –1973. –V.54. –P.484-489.

171.Brethagne-Sagnard B. Induced albina mutations as a tool for genetic analisis and cell biology in flax (*Linum usitatissimum*) / B. Brethagne-Sagnard, G. Fouilloux, Y. Ghupeau // Journal of experimental Botany. –1996. –V.47, –N295. –P. 189-194.

172.Browse J. Charter 32 Glycerolipids / J. Browse, C.R. Somerwille. in book Arabidopsis. –NY: Cold Spring Laboratory Press. –1994. –P.881-912.

173.Brutch N.B. Genetic collection of flax in VIR department of industrial crops / N.B.Brutch, S.N. Kutuzova, E.A. Porohovinova // Bast Fibrous Plants Today and Tomorrow, Breeding, Molecular Biology and Biotechnology Beyond 21st Century. – SPb. – 1998. – P. 45-49.

174.Brutch N.B. The Exposure of Intra-specific diversity of *Linum usitatissimum* as a basis of the development of particular flax genetics and breeding / N.B. Brutch, S.N. Kutuzova, E.A. Porokhovinova // Proceedings of the 2nd global workshop bast plants in the New Millennium. –Borovets, Bulgaria. –2001. –P. 94-103.

175.Brutch N.B. Morphological diversity of flowers and seeds in flax (*Linum usitatissimum* L.). New approach to the creation of the descriptor and database for these characters / N.B. Brutch, S.N. Kutuzova, E.A. Porokhovinova // Proceedings of FAO workshop of the FAO European co-operative research network on flax and other bast plants dedicated to the 60th anniversary of AGRITEC Ltd. "Mapping of European germplasm for international flax database creation, use in breeding for different flax and linseed varieties" Sumperk, Czeck Republic, September 18-19, 2002. –Sumperk: 2002. –P. 49-59.

176.Brutch N.B. Main directions of scientific research of bast crops group in VIR / N.B. Brutch, S.N. Kutuzova, E.A. Porokhovinova, S.V. Grigoryev // Euroflax newsletter Information bulletin of the FAO European cooperative research network on flax and other bast plants. – 2001. – N2. – p.7-8.

177.Brutch N.B. Genes, controlling flowers and seeds colour and shape in flax (history of investigations and state of the problem) / N.B. Brutch, E.A. Porokhovinova // International

conference of FAO/ESCORENA European Cooperative Research Network on Flax and other Bast Plants “Flax and Allied Fibre Plants for Human Welfare” 8-11 December 2003, Cairo, Egypt. –Cairo: 2003. –P. 55.

178.Brutch N. Characters of fibre quality in lines of flax genetic collection / N. Brutch, O. Soret-Morvan, E. Porokhovinova, I. Sharov, C. Morvan // Journal of natural fibers. – 2008. – V. 5. – N 2. – P. 95-126.

179.Chapman K.D. Biogenesis and function of lipid droplets in plants / K.D. Chapman, J.M. Dyer, R.T. Mullen // Journal of lipid research. –2012. –V.53. –P.215-226.

180.Chen H.-H., Gelation properties of flaxseed gum / H.-H. Chen, S.-Yi. Xu, Z. Wang //J. of Food Eng. –2006. –V.77. –P.295-303.

181.Chen W. *Male Sterile2* encodes a plastid-localized fatty acyl carrier protein reductase required for pollen exine development in *Arabidopsis* / W. Chen, X.-H. Yu, K. Zhang, J. Shi, S. De Oliveira, L. Schreiber, J. Shanklin, D. Zhang // Plant physiology. –2011. –V.157. –P.842-853.

182.Chornick T. Effect of cultivar on the physicochemical properties of flaxseed mucilage / T. Chornick, L. Malcolmson, M. Izydorczyk, S. Duguid, C. Taylor // Proceedings of the 59th flax institute of the United States. Doublewood Inn, Fargo, North Dakota. –2002. –P.7-13.

183.Cloutier S. Development and analysis of EST-SSRs for flax (*Linum usitatissimum* L.) / S. Cloutier, Z. Niu, R. Datla, S. Duguid // Theor. Appl. Genet. –2009. –V.119. –P.53–63.

184.Cloutier S. SSR-based linkage map of flax (*Linum usitatissimum* L.) and mapping of QTLs underlying fatty acid composition traits / S. Cloutier, Z. Niu, R. Ragupathy, S. Duguid // Mol. Breeding. –2011. –V.28. –P. 437–451.

185.Cloutier S. Integrated consensus genetic and physical maps of flax (*Linum usitatissimum* L.) / S. Cloutier, R. Ragupathy, E. Miranda, N. Radovanovic, E. Reimer, A. Walichnowski, K. Ward, G. Rowland, S. Duguid, M. Banik // Theor. Appl. Genet. –2012. –V125. –P.1783–1795.

186.Comstock V.E. Associations between petal color of flax and several quantitative traits / V.E. Comstock // Crop Science. – 1965a. –V.5, –N4. –P.372.

187.Comstock V.E. Possibility of hybrid flax production / V.E. Comstock // Minneapolis: 35th Annual Flax Institute of the USA. –1965b. –P.24-25.

188.Comstock V.E. Natural crossing onto male-sterile flax and association of male sterility with seed color / V.E. Comstock // Minneapolis: 40th Annual flax Institute of the USA. –1970. –P.8-9.

189.Comstock V.E. Association of seed color with viability of stored flax seed / V.E. Comstock // 38th Annual Flax Institute of the USA, 1968, Minneapolis, –1968. –P.20-22.

190.Comstock V.E. Association Among Seed and Agronomic Characteristics in Isogenic Lines of Flax / V.E. Comstock, J.H. Ford, B.H. Beard // Crop Science. – 1963. –V.3, –P.171-172.

191.Comstock V.E. Seed quality characters associated with the D-locus of flax, *Linum usitatissimum* L. / V.E.Comstock, J.H. Ford, E.C. Gimore // Crop Science. – 1969. –V.9, –N4. – P.513-514.

192.Cui W. Influence of genotype on chemical composition and rheological properties of flaxseed gums / W. Cui, E. Kenaschuk, G. Mazza // Food Hydrocolloids. –1996a. –V.10. –P.221-227.

193.Cui W. Physicochemical characteristics of flaxseed gum / W. Cui, G. Mazza. // Food Research Int. –1996b. –V.29. –P.397-402.

194.Dakora F.D. Nodulation gene induction and genetic control in the legume-*Rhisobium* symbiosis / F.D. Dakora // South African Journal of Science. –1994. –V. 90. –P. 596-599.

195.Dehondt composites group http://www.dehondtcomposites.com/en/products, доступ 28.01.2018.

196.Diederichsen A. Variation of mucilage in flax seed and its relationship with other seed characters. / A. Diederichsen, J.P. Raney, S.D. Duguid // Crop Science –2006. –V.46. –P.365-371.

197.Diederichsen A., Variation of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its progenitor pale flax (subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell.) / A. Diederichsen, K. Hammer // Genetic Resources and Crop Evolution, –1995. –V.42. –P.263-272.

198.Dillman A.C. Natural crossing in flax / A.C. Dillman // Journal of the American society of Agronomy. –1938. –V.30. –N.4. –P.279-286.

199.Dmitriev A.A. Glutathione S-transferases and UDP-glycosyltransferases are involved in response to aluminum stress in flax. / A.A. Dmitriev, G.S. Krasnov, T.A. Rozhmina, N.V. Kishlyan, A.V. Zyablitsin, A.F. Sadritdinova, A.V. Snezhkina, M.S. Fedorova, O.Y. Yurkevich, O.V. Muravenko, N.L. Bolsheva, A.V. Kudryavtseva, N.V. Melnikova // Front. Plant Sci. –2016. –V.7. –P.1920.

200.Dmitriev A.A. miR319, miR390, and miR393 are involved in aluminum response in flax (*Linum usitatissimum* L.) / A.A. Dmitriev, A.V. Kudryavtseva, N.L. Bolsheva, A.V. Zyablitsin, T.A. Rozhmina, N.V. Kishlyan, G.S. Krasnov, A.S. Speranskaya, A.A. Krinitsina, A.F. Sadritdinova, A.V. Snezhkina, M.S. Fedorova, O.Y. Yurkevich, O.V. Muravenko, M.S. Belenikin, N.V. Melnikova // Hindawi publishing corporation BioMed research international.–2017 .–V.2017.–P.1-6.

201.Dodds P.N. Contrasting models of evolution acting on the complex *N* locus for rust resistance in flax / P.N. Dodds, G.L. Lawrence, J.G. Ellis // The Plant Journal. –2001a. –V.27. –N5. –P.439-453.

202.Dodds P.N. Six amino acid changes confined to the leucine-rich repeat β-strand / β-turn motif determine the difference between the *P* and *P2* rust resistance specificities in flax / P.N. Dodds, G.L. Lawrence, J.G. Ellis // The Plant Cell. –2001b. –V.13. –P.163-178.

203.Dribnenki J.C.P. Linola^{TM} 2047 low linolenic flax. / J.C.P. Dribnenki, S.F. McEachern, Y.Chen, A.G. Green, K.Y. Rashid // Can. J. Plant Sci. –2003. –V.83. –P. 81–83.

204.Dubey D.K. Mechanism of pollen abortion in three male sterile lines of flax (*Linum usitatissimum* L.) / D.K. Dubey, S.P. Singh // Crop Science. –1965. –V.5. –P.121-124.

205.Dubey D.K. Use of cytoplasmic male sterility for production of hybrid seeds in flax (*Linum usitatissimum* L.) / D.K. Dubey, S.P. Singh // Crop science. –1966. –V.6. –P.125-127.

206.Dubois M. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. / M. Dubois, K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Rebers, F.Smith // Analytical Chemistry –1956. –Vol.28. –P.350–356.

207.Dubois J. The inheritance of flower colors and anthocyanins in flax (*Linum usitatissimum* L.) / J. Dubois, J. Harborne, B. Bablom, F. Plonka // Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique. –1979. –V.29, –N3. –P.267-276.

208.Dubois J.A., Anthocyanin inheritance in petals of flax, *Linum usitatissimum* // J.A. Dubois, J.B. Harborne // Phytochemistry. –1975. –V.14. –P.2491-2494.

209.Duguid S.D. Flax. In book Handbook of plant breeding. Volume 4. Oilseed crops. Charter 7. / S.D. Duguid. Springer. –2009. –P.233-256.

210.Dybing C.D. Fatty acid accumulation in maturing flax seed as influenced by environment / C.D. Dybing, D.C. Zimmerman // Plant phys. –1966. –V.41. –N9. –P.1465-1470.

211.Ellis J.G., Flax rust resistance gene specificity is based on direct resistance – avirulence protein interactions / J.G. Ellis, P.N. Dodds, G.J. Lawrence // Annu.Rev.Phytopathol. –2007. –V.45. –P.289-306.

212.Ellis J.G. Identification of regions in alleles of the flax rust resistance gene L that determine differences in gene-for-gene specificity / J.G. Ellis, G.J. Lawrence, J.E. Luck, P.N. Dodds // The Plant Cell. –1999. –V.11. –P.495-506.

213.FAOSTAT domains: “crops processed”, element: “Area harvested”, “Yield” crops: linseed, flax. URL: http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC. Дата обращения 23.01.2017.

214.Flor H.H. Current status of the gene-for-gene concept / H.H. Flor // Annu. Rev. Phytopathol. –1971. –V.9. –P.275-296.

215.Flor H.H. Linkage of genes conditioning resistance to rust in flax / H.H. Flor // Minneapolis: 32th Flax Institute of the USA. –1962. –P.10.

216.Fofana B. Cloning of fatty acid biosynthetic genes – ketoacyl CoA synthase, fatty acid elongase, stearoyl-ACP desaturase, and fatty acid desaturase and analysis of expression in the early developmental stages of flax (*Linum usitatissimum* L.) seeds / B. Fofana, S. Duguid, S. Cloutier // Plant Science. –2004. –V.166. –P.1487–1496.

217.Fouilloux G. The French flax and linseed germplasm collections – status 2001 / G.Fouilloux, D.Dorville., F.Blouet // Flax genetic resource in Europe. 7-8 December, 2001. Prague, Czech Rep. 2001. –P.29-31.

218.Freeman T.P. Structure of Flaxseed / T.P. Freeman. *In* Flaxseed in human nutrition ed. S.C. Cunnane, L.U. Thompson. Champaign, Illinois: AOCS Press, –1995. –P.11-22.

219.Gairdner A. Male sterility in flax II A case of reciprocal crosses differing in F_2 / A. Gairdner // Journal of genetics –1929. –V. 21. –P.117-124.

220.Galindo González L., Identification, characterization and distribution of transposable elements in the flax (*Linum usitatissimum* L.) genome / L. Galindo González, M.K. Deyholos // BMC Genomics –2012. –V.13. –P.644.

221.Goh K.K.T. Rheological and light scattering properties of flaxseed polysaccharide aqueous solutions /K.K.T.Goh, D.N.Pinder, C.E.Hall, Y.Hemar. // Biomacromolecules. –2006. –V.7. –P.3098-3103.

222.Gorman M.B. Genetic and linkage analysis of isozyme polymorphisms in flax / M.B. Gorman, C.A. Cullis, N. Aldridge // Journal of Heredity. –1993. –V.84, –N1. –P.73-78.

223.Goubet F. Structural features of galactans from flax fibres. / F. Goubet, T. Bourland, R. Girault, C. Alexandre, M.C. Vandevelde, C. Morvan // Carbohydr. Polym. –1995. –V.27. –P.221-227.

224.Green A.G. Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax *(Linum usitatis-simum*) seed oil / A.G. Green // Theoretical and Applied Genetics. 1986a. –V.72. –N5. –P. 654-661.

225.Green A.G. The development of edible – oil flax – a potential new polyunsaturated oilseed crop. / A.G. Green // Rept. 1985-1986, Csiro, Div. Plant Ind., Canberra: –1986b, –P.12-16.

226.Hammond-Kosack K.E. Plant disease resistance genes / K.E. Hammond-Kosack, J.D.G. Jones // Annual Review. Plant Molecular Biology. –1997. –V. 48. –P. 575-607.

227.Hanson M. R. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development / M. R. Hanson, S. Bentolila // The Plant Cell. –2004. –V.16. –P.154–169.

228.Hipskind J. Localized stimulation of anthocyanin accumulation and delineation of pathogen ingress in maize genetically resistant to *Bipolaris maydis* race O. / J. Hipskind, K. Wood, R.L. Nicholson // Physiological and Molecular Plant Pathology. –1996. –V.49. –N4. –P. 247-256.

229.Hlavačková L. Analysis of miRNA polymorphism during the selected developmental processes of flax / L. Hlavačková, J. Nôžková, E. Porokhovinova, N. Brutch, T. Shelenga, M. Bjelková, K. Ražná // Journal of Central European Agriculture – 2016, – V. 17(3), – P. 707-724.

230.Holton T.A. Genetics and Biochemistry of Anthocyanin Biosynthesis / T.A. Holton, E.S. Cornish // The Plant Cell. –1995. –V.7. –P.1073-1083.

231.https://eu.idtdna.com. Accessed November 14, 2018.

232.Hui Z. Study on genes related to male sterility in dominant genic male sterile flax / Z. Hui, S. Bateer, J. Xiao-Yun, L. Zi-Qin, L. Qiang. In: Hammond JJ, editor. Proceedings of the 63rd flax institute of the United States. Fargo, North Dakota: Flax Institute of the United States. –2010. –P.112–122 (abstract).

233.Islam M.R. A commendation on Host Genes in Flax Cunferring Resistance to Flax Rust / M.R. Islam, G.M. Mayo // Plant Breeding. –1989. –V.104. –P. 89-100.

234.Islam M.R. Shepherd K.W. Present status of genetics of rust resistance in flax / M.R. Islam, K.W. Shepherd // Euphitica. –1991. –V.55. –P. 255-267.

235.Judd A. Flax –some historical considerations / A. Judd *In* Flaxseed in human nutrition ed. S.C. Cunanne, L.U. Thompson. Champaign, Illinois. –1995. –P.1-10.

236.Khadake R. Functional and bioinformatic characterisation of sequence variants of Fad3 gene from flax / R. Khadake, V. Khonde, V. Mhaske, P. Ranjekar, A. Harsulkar // J. Sci. Food Agric. –2011. –V.91. –P.2689–2696.

237.Keijzer P.. Breeding of flax for Fibre Production in Western Europe / P. Keijzer, P. Metz // The Biology and Processing of Flax. –1993. –P.33-66.

238.Kendall H. Method of Plant Breeding. / H. Kendall, F. Haves, D. Rhinehart Immer, C. Smith. – New York, London, Toronto: –1955. –P.230-237.

239.Kitamura S. Transport of flavonoids: from cytosolic synthesis to vacuolar accumulation / S. Kitamura // The Science of Flavonoids. –NY: Springer, 2008. –P.123-146.

240.Kroll A.R. van der, Flavonoid genes in petunia: addition of a limited number of gene copies may lead to a suppression of gene expression / A.R. van der Kroll, L.A. Mur, M. Beld, J.M.N. Mol, A.R. Stuitje // The Plant Cell. –1990. –V.2. –N.4. –P. 291-299.

241.Kumar S. The *LuWD40-1* gene encoding WD repeat protein regulates growth and pollen viability in flax (*Linum usitatissimum* L.). / S. Kumar, M.C. Jordan, R. Datla, S. Cloutier // PLoS ONE. –2013. –V.8(7). –P.1-10.

242.Kumar S. Male sterility in vegetables / S. Kumar. in book Olericulture – fundamental of vegetable production. –V. I. –2013. –P.431-439.

243.Kumar S. Inheritance of male-sterility in some introduced varieties of linseed (*Linum usitatis-simum* L.) / S. Kumar, S.P. Singh // Indian Journal Agricultural Science –1970. –V. 40. –N2. –P.184-191.

244.Kumar S. Inheritance of partial male –fertility in linseed (*Linum usitatissimum* L.) / S. Kumar, S.P. Singh // Indian Journal agricultural science –1972. –V.42. –N1. –P.34-38.

245.Kumar S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // Mol. Biol. Evol. –2016. –V.33. –N7. –P.1870-1874.

246.Kvavadze E. 30,000-Year-Old Wild Flax Fibers / E. Kvavadze, O. Bar-Yosef, A. Belfer-Cohen, E. Boaretto, N. Jakeli, Z. Matskevich, T. Meshveliani // Science. –2009. –V.325. –P.1359.

247.Lardy G. Using Flax in Beef and Dairy Cattle Diets / G. Lardy, V. Anderson, T. D. Maddock // North Dakota State University, Fargo N.D. August 2016 https://www.ag.ndsu.edu/publications/ livestock/using-flax-in-beef-and-dairy-cattle-diets доступ 05.02.2018.

248.Lawrence G.J. The *L6* gene for flax rust resistance in related to the arabidopsis bacterial resistance gene *RPS2* and the tobacco viral resistance gene *N* / G.J. Lawrence, E.J. Finnerman, M.A. Ayliffe, J.G. Ellis // The Plant Cell. –1995. –V.7. –P.1195-1206.

249.Lesnick M.L. Activation of the maize anthocyanin gene *a2* is mediated by an element conserved in

many anthocyanin promoters / M.L. Lesnick, V.L. Chandler // Plant Physiol. –1998. –V117. –P.437–445.

250.Lindenback K. Flower Shape, Flower Color, Grain Yield, Fatty Acid Profile and its Linkage with Simple Sequence Repeat Markers (SSRs) / K. Lindenback. A thesis submitted to the college of graduate studies and research in partial fulfillment of the requirements for the degree of masters of science in the department of plant sciences University of Saskatchewan Saskatoon, Saskatchewan. 2015. –111p.

251.Lindstrom J.T. A soybean cell wall protein is affected by seed color genotype / J.T. Lindstrom, L.O. Vodkin // Plant cell. –1991. –V.3 –N.6. –P.561-571.

252.Lipilina E., Incorporation of ground flaxseed into bakery products and its effect on sensory and nutritional characteristics – a pilot study / E. Lipilina, V. Ganji //J. of Foodservice, –2009. –V.20. –P.52-59.

253.List of sequenced plant genomes https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_sequenced_plant_genomes. last edited 30/10/2017

254.Littlefield L.J. Histological evidence for diverse mechanisms of resistance to flax rust *Melampsora Lini* (Ehrenb.) Lev. / L.J. Littlefield // Physiol. Plant Pathol. –1973. –V.3. –N2. –P.241-247.

255.Lopes A.S. The *Linum usitatissimum* L. plastome reveals atypical structural evolution, new editing sites, and the phylogenetic position of *Linaceae* within *Malpighiales* / A.S. Lopes, T.G. Pacheco, K.G. Santos, L.N. Vieira, M.P. Guerra, R.O. Nodari, E.M. Souza, F.O. Pedrosa, M. Rogalski // Plant Cell. Rep., –2018. –V.37. –N2. –P.307-328

256.Martin C. Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus* / C. Martin, A. Prescott, S. Mackay, J. Bartlett, E. Vrijlandt // The Plant Journal. –1991. –V.1. –N.1. –P.37-49.

257.Mazza G. Functional properties of flax seed mucilage / G. Mazza, C.G. Biliaderis. // J. of Food Sci. –1989. –V.54. –P.1302-1305.

258.Mazza G. Flaxseed, dietary fiber, and cyanogens. / G. Mazza, B.D. Oomah. *In* Flaxseed in human nutrition ed. S.C. Cunanne, L.U. Thompson. Champaign, Illinois. –1995. –P.57-82.

259.Meynet J. Analyse du fonctionnement des genes majers impliques dans la pigmentation florale du Petunia / J. Meynet, A. Cornu, M. Paunot // Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique. –1971. –V. 21. –N2. –P.103-117.

260.Mierziak J. Flavonoids as important molecules of plant interactions with the environment / J. Mierziak, K. Kostyn, A. Kulma // Molecules. –2014. –V.19. –P.16240-16265.

261.Muralikrishna G. Structural features of an arabinoxylan and a rhamno-galacturonan derived from linseed mucilage. / G.Muralikrishna,P.V.Salimath, R.N.Tharanathan// Carbohydr. Res. –1987. –V.161. –P.265-271.

262.Misra D.P. Linkage of resgenes for powdery-mildew and rust resistance in linseed / D.P. Misra, R.M. Pandey // Indian Journal Agricultural Science. –1981. –V.51, –N.8. –P.559-562.

263.Mittapali O. Inheritance of seed color in flax / O. Mittapali // A thesis submitted to the college of graduate studies and research in partial fulfillment of the requirements for the degree of masters of

science in the department of plant sciences University of Saskatchewan, Saskatoon. 2002. –124p.

264.Mittapalli O. Inheritance of seed color in flax / O. Mittapalli, G. Rowland // Crop.Sci., –2003. –V.43. –P.1945-1951.

265.Myers W.M. A correlated study of the inheritance of seed size and botanical characters in the flax cross Redwing x Ottawa 770B / W.M. Myers // Journal of American Society of Agronomy. –1936. –V.28. –P.623-663.

266.Napoli C.A. *white anther*: a petunia mutant that abolishes pollen flavonol accumulation, induces male sterility, and is complemented by a chalcone synthase transgene / C.A. Napoli, D. Fahy, H.-Yu Wang, L.P. Taylor // Plant Physiology. –1999. –V.120. –P.615–622.

267.Naran R. Novel rhamnogalacturonan I and arabinoxylan polysaccharides of flax seed mucilage / R. Naran, G. Chen, N. Carpita // Plant Physiology. –2008. –V.148. –P.132-141.

268.Neuffer M.G. The Mutants of Maize. / M.G. Neuffer, L. Jones, M.S. Zuber // Crop science society of America. –1968. –P.1-74.

269.Notredame C. T-Coffee: A Novel Method for Fast and Accurate Multiple Sequence Alignment / C. Notredame, D.G. Higgins, J. Heringa // J. Mol. Biol. –2000. –V.302. –P.205-217.

270.Nozkova J. Descriptor list for flax Linum usitatissimum L. / J. Nozkova, M. Pavelek, M. Bjelkova, N. Brutch, E.Tejklova, E. Porokhovinova, J. Brindza. –Nitra: Slovak University of Agriculture in Nitra, 2011.–102p.

271.Ntiamoah C. Inheritance of elevated palmitic acid in flax and its relationship to low linolenic acid / C. Ntiamoah, G.G. Rowland, D.C. Taylor // Crop Science. –1995. – V.35. –P.148-152.

272.Oh T.J. RFLP and RAPD mapping in flax (*Linum usitatissimum*) / T.J.·Oh, M. Gorman, C.A. Cullis // Theor. Appl. Genet. –2000. –V.101. –P.590–593.

273.Ohlrogge J. Lipid biosynthesis / J. Ohlrogge, J. Browse / The Plant Cell. –1995. –V.7. –P. 957-970.

274.Okonechnikov K. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. / K. Okonechnikov, O. Golosova, M. Fursov // Bioinformatics. –2012. –V.28. –P.1166-1167.

275.Pavelek M. Charter 11. Flax and linseed. / M. Pavelek, E. Teyklova, M. Bjelkova. in book Industrial crops: breeding for BioEnergy and bioproducts. –NY: Springer. 2015. –462c.

276.Pavelek M. New varieties *Linum usitatissimum* L. Linseed, Amon / M. Pavelek, E. Teyklova // Czech J. Genet. Plant Breed. –2007. –V.43. –N4. –P.149–155.

277.Pavlov A. Variability of seed traits and properties of soluble mucilages in lines of the flax genetic collection of Vavilov Institute / A. Pavlov, F. Paynel, C. Rihouey, E. Porokhovinova, N. Brutch, C. Morvan // Plant Physiology and Biochemistry. –2014. –V.80. –P.348-361.

278.Paynel, F. Polysaccharide hydrolases are released with mucilages after water hydration of flax seeds / F. Paynel, A. Pavlov, G. Ancelin, C. Rihouey, L. Picton, L. Lebrun, C. Morvan // Plant

Physiol. Biochem. –2013. –V.62. –P.54-62.

279.Plonka F. Comportement genetique de quelques caracteres de la fleur et de graines chez le lin / F. Plonka // Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique. – 1951. –N2. –P.155-178.

280.Plonka F. Les varietes de Lin, in book F. Plonka, C. Anselme Les varietes de Lin et leur malades / F. Plonka –Paris: Institut National de la recherche Agronomique. 1956. –P.8-139.

281.Plonka F. La competition polinique ches le Lin cultive / F. Plonka // Annales de l'amelio-ration de plantes Institut National de la recherche Agronomique.–1971. –V.21, –N2. –P.179-220.

282.Plonka F. Les Fecondations avec des melanges de pollen comme moyen d'etude de la selection gametophytique dans les styles du lin cultive / F. Plonka, J. Dubois, J. Armoux // Annales de l'amelioration de plantes. –1968. –V. 18, –N3. –P. 261-273.

283.Popescu F. Heredity and stability of flax fiber content / F. Popescu, I. Marinescu, I. Vassle // Romanian agricultural research. –1998. –V9-10. –P.15-24.

284.Popescu F. *Y1* – a dominant gene for yellow colour of oil flax seeds / F. Popescu, I. Marinescu // Probleme de genetica teoretica si aplicata –1996. –V.28(2). –P. 99-106

285.Protocol for distinctness, uniformity and stability tests *Linum usitatissimum* L. flax, linseed UPOV Species Code: LINUM_USI Adopted on 21/03/2007. –2007. –23p.

286.Quattrocchio F. The Regulation of Flavonoid Biosynthesis / F. Quattrocchio, A. Baudry, L. Lepiniec, E. Grotewold // The Science of Flavonoids, Springer –2008. –P.97-122.

287.Ragupathy R. Physical mapping and BAC-end sequence analysis provide initial insights into the flax (*Linum usitatissimum* L.) genome / R. Ragupathy, R. Rathinavelu, S. Cloutier // BMC Genomics. –2011. –V.12. –P.217.

288.Rajan S.S., Location of a gene conditioning seed coat colour in linseed (*Linum usitatissimum* L.) using chromosomal interchanges / S.S. Rajan, K. Sengupta // Genetica. –1970. –V.41: –P.203-206.

289.Ravensdale M. Co-evolutionary interactions between host resistance and pathogen effector genes in flax rust disease / M. Ravensdale, A. Nemri, P.H. Thrall, J.G. Ellis, P.N. Dodds // Mol. Plant Pathol. –2011. –V.12. –N1. –P.93-102.

290.Ražná K. Genotyping of flax genetic resources by miRNA-based molecular markers and morphology / K. Ražná, J. Nôžková, L. Hlavačková, N. Brutch, E. Porokhovinova, T. Shelenga, A. Pavlov // Agriculture (Poľnohospodárstvo), – 2015. – V. 61 (4). – P. 129−138.

291.Rhoades M.M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mais* / M.M. Rhoades // Science. – 1931. –N1891. –P.340-341.

292.Rosenberg L. Zaverecna zprava / L.Rosenberg, M.Trhka, F.Prochazka // Sumperk-Temenice. Vyzkumny a slechtitelsky ustav tehnickych plodin a luskovin. –1979. –P. 1-34.

293.Roth B.A. C1- and R- Dependent Expression of the Maize *Bz1* Gene Requires Sequences with Homology to Mammalian myb and myc Binding Sites / B.A. Roth, S.A. Goff, T.M. Klein, M.E. Fromm // The Plant Cell. –1991. –V.3. –P.317-325.

294.Rowland G.G. New Trends in Linseed Breeding Processing of the Bast Fibrous / Rowland G.G, Wilen R. Plants Toady and Tomorrow, Breeding, Molecular Biology and biotechnology Beyond 21st Century. –SPb: –1998. –P. 32-35.

295.Rubial M. Flaxseed as a source of functional ingredients / M. Rubial, C. Gutierrez, M. Verdugo, C. Shene, J. Sineiro // J. Soil. Sci. Plant Nutr. –2010. –V.10. –N3. –P.373-377.

296.Saito K. The flavonoid biosynthetic pathway in Arabidopsis: Structural and genetic diversity / K. Saito, K. Yonekura-Sakakibara, R. Nakabayashi, Y. Higashi, M. Yamazaki, T. Tohge, A.R. Fernie // Plant Physiology and Biochemistry –2013. –V.72. –P.21-34.

297.Savage L.J. Analysis of Essential Arabidopsis Nuclear Genes Encoding Plastid-Targeted Proteins / L.J. Savage, K.M. Imre, D.A. Hall, R.L. Last // PLoS ONE. –2013. –V.8(9). –P.1-19.

298.Selinger D.A. A mutation in the pale aleurone color1 gene identifies a novel regulator of the maize anthocyanin pathway / D.A. Selinger, V.L. Chandler // The Plant Cell. –1999. –V.11. –P.5-14.

299.Shaw F.J. F. Studies in Indian oil-seeds The Inheritance of characters in Indian linseed / F.J. F. Shaw, A.R. Khan, M. Alan // Indian Journal of Agricultural Science. –1931. –V.1. –P.1-57.

300.Soret-Morvan O. Characters of fibre quality in lines of a flax genetic collection of Russia / O. Soret-Morvan, E.A. Porohovinova, N.B. Brutch, C. Morvan // Innovative technologies for comfort Proceedings of the FAO/Escorena European cooperative research network of flax and other bast plant 7-10 October 2007, Arad, Romania. –Arad: 2007. –P. 233.

301. Soto-Cerda B.J. Genome-Wide Association Study Identifies QTL and Candidate Genes Governing Seed Mucilage Content and Hull Content in Flax (*Linum usitatissimum* L.) / B.J.Soto-Cerda, S. Cloutier, R. Quian, H. A. Gajardo, M. Olivos, F. M. You.// J. Mol. Sci. –2018. –V.19. –P.2870.

302.Soto-Cerda B.J. ·Association mapping of seed quality traits using the Canadian flax (*Linum usitatissimum* L.) core collection / B.J. Soto-Cerda, S. Duguid, H. Booker, G. Rowland, A. Diederichsen, S. Cloutier // Theor. Appl. Genet. –2014. –V.127. –P.881–896.

303.Spielmeyer W. Identification of quantitative trait loci contributing to *Fusarium* wilt resistance on an AFLP linkage map of flax (*Linum usitatissimum*) / W. Spielmeyer, A.G Green., D. Bittisnich, N. Medham, E.S. Lagudah // Theoretical and Applied Genetics. –1998. –V.97. –N4. –P. 633-641.

304.Srivastava S.K. Inheritance of colour in floral organs in three interspecific crosses of *Linum* species / S.K. Srivastava // Indian journal of Agricultural science. –1973. –V.43. –N12. –P.1059-1062.

305.StatSoft, Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. 2013 URL. http://www.statsoft.com/textbook/. доступ на 1/04/2017

306.Stern D.B. Genetics and genomics of chloroplast biogenesis: maize as a model system / D.B. Stern, M.R. Hanson, A. Barkan // Trends in Plant Science. –2004. –V.9. –N.6. –P.293-301.

307.Sudarshan G.P. Genetic analysis of seed and flower colour in flax (*Linum usitatissimum* L.) and identification of a candidate gene in the *D* locus / G.P. Sudarshan // Thesis for the degree of Master of Science, university of Saskatchewan. –Saskatoon. 2013. –149 p.

308.Sudarshan G.P. QTL mapping and molecular characterization of the classical *D* locus controlling seed and flower color in *Linum usitatissimum* (flax) / G.P. Sudarshan, M. Kulkarni, L. Akhov, P. Ashe, H. Shaterian, S. Cloutier, G. Rowland, Y. Wei, G. Selvaraj // Scientific reports. –2017. –V.7. –N.15751. –P.1-12.

309.Tammes T. Some correlationphenomena in hybrids / T.Tammes // Koninklijke Akademiae van Wateschappen te Amsterdam, –1912. –V. 15, –N.30. –P. 1004-1014.

310.Tammes T. The genetics of the genus *Linum* / T. Tammes // Bull.Genet. –1928. –V. 4. –P.1-36.

311.Tammes T. Die Genetik des Leins / T. Tammes // Der Zuchter. Jahrgang. –1930. –V.9. –P.246-257.

312.Tejklova E. Curly stem – an induced mutation in flax (*Linum usitatissimum*) / E. Tejklova // Czech. J.Genet. Plant Breed. –2002. –V.38. –N.3-4. –P.125-128.

313.Thambugala D. Genetic variation of six desaturase genes in flax and their impact on fatty acid composition / D. Thambugala, S. Duguid, E. Loewen,·G. Rowland, H. Booker, F.M. You, S. Cloutier // Theor. Appl. Genet. –2013. –V.126. –P.2627–2641

314.Thambugala D. Structural organization of fatty acid desaturase loci in linseed lines with contrasting linolenic acid contents / D. Thambugala, R. Ragupathy, S. Cloutier // Funct. Integr. Genomics. –2016. –V.16. –N4. –P.429-439.

315.Viju C. Post-Moratorium EU Regulation of Genetically Modified Products: Triffid Flax / C. Viju, M.T. Yeung, W.A. Kerr // CATPRN Commissioned Paper 2011-03, –2011. –P.1-30.

316.Vrinten P. Two *FAD3* desaturase genes control the level of linolenic acid in flax seed. / P. Vrinten, Z. Hu, M.-A. Munchinsky, G. Rowland, X. Qui // Plant physiology. –2005. –V.1 –N,39. –P.79-87.

317.Walker A.R. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein / A.R. Walker, P.A. Davison, A.C. Bolognesi-Winfield, C.M. James, N. Srinivasan, T.L. Blundell, J.J. Esch, M.D. Marks, J.C. Gray // The Plant Cell, –1999. –V.11. –P.1337–1349.

318.Wang, Z. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled de novo from short shotgun sequence reads / Z. Wang, N. Hobson, L. Galindo, S. Zhu, D. Shi, J. McDill, L. Yang, S. Hawkins, G. Neutelings, R. Datla, G. Lambert, D.W. Galbraith, C.J. Grassa, A. Geraldes, Q.C. Cronk, C. Cullis, P.K. Dash, P.A. Kumar, S. Cloutier, A.G. Sharpe, G.K.-S. Wong, J. Wang, M.K.Deyholos // The Plant Journal. –2012. –V.72. –P.461–473.

319.Wang Y. Effect of drying methods on the functional properties of flaxseed gum powders / Y. Wang D.Li., L.-J. Wang, S.-J. Li, B. Adhikari // Carbohydrate polymers. –2010. –V.81. –P.128-133.

320.Ward E.R. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance / E.R. Ward, S.J. Uknes, S.C. Williams, S.S. Dencher, D.L. Wiederhold, D.S. Alexandes, P. Anl-Goy, J.P. Metraux, J.A. Ryals // The Plant Cell. –1991. –V.3. –P.1085-1094.

321.Warrand J. Large-scale purification of water soluble polysaccharides from flaxseed mucilage, and isolation of a new anionic pollymer / J. Warrand, P. Michaud, L. Picton, G. Muller, B. Courtois, R. Ralainirina, J. Courtous // Chromatographia. –2003. –V.58. –P.331-335.

322.Warrand J. Contributions of intermolecular interaction between constitutive arabinoxylans to the flaxseeds mucilage / J. Warrand, P. Michaud, L. Picton, G. Muller, B. Courtois, R. Ralainirina, J. Courtous // Biomacromolecules. –2005a. –V.6. –P.1871-1876.

323.Warrand J. Flax (*Linum usitatissimum*) seed cake: a potential source of high molecular weight arabinoxylans? / J. Warrand, P. Michaud, L. Picton, G. Muller, B. Courtois, R. Ralainirina, J. Courtous. // J. Agric. Food Chem. –2005b. –V.53. –P.1449-1452.

324.Warrand J. Structural investigations of the neutral polysaccharide of *Linum usitatissimum* L. seed mucilage. / J. Warrand, P. Michaud, L. Picton, G. Muller, B. Courtois, R. Ralainirina, J. Courtous // Int. J. Biol. Macromol. –2005. –V.35. –P.121-125.

325.Western T. The sticky tale of seed coat mucilages: production, genetics, and role in seed germination and dispersal / T. Western // Seed Science Research. –2012. –V.22. –P.1-25.

326.Williams C.A. Grayer R.J. Anthocyanins and other flavonoids / C.A. Williams R.J. Grayer // Nat. prod. Rep. –2004. –V.21. P. 539-573.

327.Winkel B. The biosynthesis of flavonoids / B.Winkel // The Science of Flavonoids, Springer, 2008. –P.71-96.

328.You F.M., Genome-wide identification and characterization of the gene families controlling fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum* L). / F.M. You, P. Li, S. Kumar, R. Ragupathy, Z. Li, Y.-B. Fu, S. Cloutier // J Proteomics Bioinform. –2014. –V.7. –P.310-326.

329.You F.M. The draft flax genome pseudomolecules / F.M. You, P.Li, R. Ragupathy, S. Kumar, T. Zhu, M.Ch. Luo, S.D. Duguid, K.Y. Rashid, H.M. Booker, M. Deyholos, Y.-B. Fu, A.G. Sharpe, S. Cloutier // Proceedings of the 66th Flax Institute of the United States, March 31-April 1, 2016, Holiday Inn, Fargo, North Dakota. 2016. –P.17-24.

330.Yurenkova S. Isoenzyme spectra and estimation of genetic diversity in fiber flax varieties / S. Yurenkova // Proceedings of the second global workshop Bast Plants in the New Millennium 36 June 2001. –Borovets, Bulgaria. 2001. –P. 174-176.

331.Yurkevich O.Y. Integration of Physical, Genetic, and Cytogenetic Mapping Data for Cellulose Synthase (*CesA*) Genes in Flax (*Linum usitatissimum* L.) / O.Y. Yurkevich, I.V. Kirov, N.L. Bolsheva, O.A. Rachinskaya, Z.E. Grushetskaya, S.A. Zoschuk, T.E. Samatadze, M.V. Bogdanova, V.A. Lemesh, A.V. Amosova, O.V. Muravenko // Frontiers in Plant Science. –2017. –V.8 –P.1467.

Приложение 1 – Характеристика инбредных линий льна, включенных в гибридизацию

Линия	Родословная	Генотип	Признаки	Скрещивания	
				N	второй родитель
1	2	3	4	5	6
гк-2	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	*csb1*Cyt^{f}, *rfo6* ,*RFT4-1 RFT4-2*	**Дикий тип**. (Раст) зел., (Г) фиол., (Б) гол., (Л) гол., плоск., (Ж) син., (Т и Ст) син., (П) гол., ферт., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	**48**	гк-1, 32, 53, 54, 57, 65, 67, 72, 100, 103, 109, 119, 121, 123, 124, 129, 132, 136, 137, 141, 143, 159, 172, 173, 174, 185, 186, 187, 188, 199, 204, 208, 210, 277, 278, 285, 287, 288, 292, 293, 391, 396, 397, 432, 447, 448, 458, 473
Линии с деформированными лепестками					
гк-67	л-2 из к-4035 (Ottawa 770B, Канада)	*b1*=*p^{b1}*=*s1*	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**3**	гк-2, 103, 136
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	*s1*=*p^{b1}*,*csb1*, Cyt^{f}, *rfo7*, *rft5-2*	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., ферт., (С) желт., (Ресн) нет	**8**	гк-2, 67, 100, 132, 136, 141, 188, 375
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехия)	*s1*=*p^{b1}*	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) нет	**15**	гк-2, 53, 65, 67, 103, 109, 121, 128, 137, 141, 158, 173, 208, 287, 448
гк-158	л-1 из к-7413 (Уругвай × 1288/12, Россия)	*s1*	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**1**	гк-136
гк-287	л-2 из примеси в к-4043, (Deep Pink, Нидерланды)	*s1, dlb3, CSB1*	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	**3**	гк-2, 32, 136
гк-448	л-1 из к-3730, (Западный Китай, Ланарык)	*s1, dlb3-10*	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть	**3**	гк-2, 136, 173
гк-137	л-1 из к-6645 (Mod-zuron,Чехословакия)	*s1-2* ~ *s1, CSB1*	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) зел., (Ресн) есть	**2**	гк-2, 136
гк-132	л-1 из примеси в к-6608 (Currong, Австралия)	*sfbs1, csb1*	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор., (Ресн) нет	**17**	гк-2, 53, 65, 100, 103, 109, 121, 124, 141, 156, 173, 185, 188, 208, 277, 288, 293
гк-185	л-1 из к-2601 (Португалия)	*sfbs1*	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор.	**2**	гк-2, 132
гк-156	л-1-2 из к-7130 (Rabat l2, Марокко, от F.Plonka)	*f^{an}*=*sfbs1*	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор.	**1**	гк-132
гк-277	и-606138 (M12 мутант с.Циан; УкрНИИМК)	*б/н.*~ *sfbs1-2, dlb3-5*	(Г) зел., (Л) бел., оч.сл.слож., оч.сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор.	**2**	гк-2, 132
гк-391	л-1-2 из и-606179 (Eyre, Австралия)	*б/н*=*sfbs1 YSED1, CSB1*	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть	**13**	гк-2, 65, 109, 121, 159, 173, 210, 390, 392, 395, 396, 397, 7822
гк-392	л-1 из (гк-132×гк-103), Россия, ВИР	*sfbs1, s1, csb1*	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) нет	**4**	гк-53, 210, 391, 397
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	*pbc1*, Cyt^{s2}, *RFO6, csb1*	(Г) св.фиол., (Б) оч. св.гол, (Л) бел., с гол. отт., гофр., (Ж) бел., (Т и Ст) бел., (П) желт., ферт, (С) кр.кор., (Ресн) нет	**9**	гк-2, 53, 124, 132, 136, 188, 204, 210, 288
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*pbc1* Cyt^{s3}, *rft5-2?,CSB1*	(Г) св.фиол., (Б) оч. св.гол., (Л) бел., с гол. отт., гофр., (Ж) бел., (Т и Ст) бел., (П) желт., ферт, (С) кр.кор., (Ресн) есть	**5**	гк-1, 2, 103, 132, 208

Продолжение приложения 1

1	2	3	4	5	6
гк-288	л-5 из к-4717 (Узбекистан)	*pbc1-2, CSB1*	(Г) св.фиол., (Б) св. гол., (Л) оч. св.гол., гофр., «жасмин», (Ж) св.гол., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор., (Ресн) есть	**5**	гк-2, 53, 132, 208, 293
гк-293	л-1 из к-6756, (N.P.(R.R.) 5 Индия)	*pbc1-2, csb1*	(Г) св.фиол., (Б) св. гол., (Л) оч. св.гол., гофр., «жасмин», (Ж) св.гол., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор., (Ресн) нет	**3**	гк-2, 132, 288
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Белоруссия)	*pbc3* Cyt^f, *rft3-2, csb1*	(Г) зел., (Б) св.гол., (Л) бел. с гол-фиол. отт., слож., гофр., (Ж) св.гол., (Т) гол., (Ст) т.гол., (П) св.ор., (С) кр.кор., (Ресн) нет	**13**	гк-1, 2, 32, 124, 132, 136, 172, 173, 204, 208, 210, 288, 392
гк-176	л-1 (гк-141 × гк-103), Россия, ВИР	*s1,pf1,csb1,* Cyt^f, *rfo7 rft3-6rft3-7*	(Г) зел., (Л) бел. не деформ., (Ж) св.гол., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) ж.-кор. (Ресн) нет	**4**	гк-124, 159, 173, 204
гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия)	*dlb3-2 FP1*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) оч.св.гол., с прод. скл. (Ж) т.гол., (Т) св. гол. у осн., (Ст) св.гол, (П) гол., (С) кр.-кор.	**5**	гк-1, 2, 32, 53, 124
гк-100	л-1-2-1-2 соматический мутант из к-5821 (Karnobat 5,Венгрия)	*sfc2, svf1*	(Л) син.-фиол., слож., гофр., (П) гол., (С) кр.-кор.	**6**	гк-2, 103, 121, 123, 124, 132
Линии с белыми или светло-голубыми недеформированными лепестками					
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Mocovi M.A.G., Аргентина)	*wf1~*n^c, *CSB1*	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	**16**	гк-1, 2, 32, 41, 65, 121, 124, 128, 129, 132, 136, 141, 145, 280, 391, 397
гк-40	л-1-2 из к-867, (Вотский кряж, Россия)	*wf1~*n^c	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**1**	гк-109
гк-128	л-7-1 из к-6307, (Victory A, США)	*wf1~*n^c	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**2**	гк-109, 136
гк-145	л-2 из к-6936 (Hera, Нидерланды, от F.Plonka)	n^c*~wf1*	(Г) фиол., (Б, Л) бел., в жаркое лето - (Л) оч. св. гол., (Б) св.гол., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**1**	гк-109
гк-280	и-606142 (Л2, УкрНИИМК)	*x=wf1*	(Г) зел., (Л) бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**1**	гк-109
гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия, от F.Plonka)	f^e, *dlb4, csb1*	(Г) св. фиол., (Б) св.гол., (Л) оч. св.гол., (Ж) гол., (Т и Ст) бел., (П) сер., (С) пятн., (Ресн) нет	**19**	гк-1, 2, 32, 33, 53, 57, 65, 72, 100, 109, 121, 132, 141, 159, 172, 173, 176, 208, 278
гк-333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, Германия)	f^e	(Г) св. фиол., (Б) св.гол., (Л) оч. св.гол., (Ж) гол., (Т) бел., (Ст) оч.св.гол., (П) сер., (С) пятн.	**1**	гк-124
гк-1	л-1 из примеси в к-30(сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	*dlb1, ora2 dlb6?, CSB1*	(Г) фиол., (Б) св.гол., (Л) оч.оч. св.гол., (Ж) т.гол., (Т) гол., (Ст) син. у осн., (П) св.ор., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	**13**	гк-2, 32, 53, 65, 72, 109, 119, 124, 172, 188, 199, 278, 397
гк-72	л-1 из к-4225 (ч.л. 2970, Псковский 2970, Россия)	*dlb1*	(Г) фиол., (Б) св.гол., (Л) оч.оч. св.гол., (Ж) т.гол., (Т) гол., (Ст) син. у осн., (П) гол., (С) кр.-кор.	**4**	гк-1, 2, 32, 124
гк-32	л-2-1 из к-716 (Псковский кряж, Россия)	*dlb3, csb1*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) св.гол. у осн., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	**15**	гк-1, 2, 53, 57, 72, 95, 109, 124, 172, 199, 210, 278, 285, 287, 7822
гк-285	л-1 из к-3263, Индия, Indore	*dlb3*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) т. гол., (Ц)трубч., (Т,Ст)бел., (П)гол.,(С) кр.-кор.	**2**	гк-2, 32
гк-199	л-3 из к-6855 (Tammes e, Нидерланды)	*e* = *dlb3-e ora3, CSB1*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) т. гол., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	**6**	гк-1, 2, 32, 65, 119, 210
гк-119	л-2-3 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	*dlb3-e ora3*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) кр.-кор	**3**	гк-1, 2, 199
гк-	л-3-1 из к-5642,	*dlb3-3*	(Г) фиол., (Б) т.гол., (Л) св.гол.,	**1**	гк-32

Продолжение приложения 1

1	2	3	4	5	6
83	(*var.floribibis roseces*, Неизвестно)		(Ж) гол., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.		
гк-278	и-606139 (М23 мутант сорта Циан УкрНИИМК)	*б/н= dlb3-5 б/н= ora2, CSB1*	(Г) фиол., (Б) т.гол., (Л) св.гол., (Ж) гол., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	**4**	гк-1, 2, 32, 124
к-7822	к-7822 (Циан, Россия, ВНИИМК)	*dlb3-5 ?*	(Г) фиол., (Л) св.гол., (Ж) гол., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**2**	гк-32, 391
гк-57	л-1-2 из к-2499, Harrar, Абиссиния	*dlb3*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) оч.св.гол., (П) гол., (С) пятн.	**3**	гк-2, 32, 124
гк-54	л-5 из к-1507 (местный, Вятская губ.)	*waf1*	(Г) фиол., (Б) син., (Л) гол., (Ж) гол., (Т) бел., (Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.	**1**	гк-2
гк-186	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*sfc9, bep1, dlb8*	(Г) фиол., (Б) св.фиол., (Л) от кр.-фиол., до оч.св. кр-фиол., (Ж) гол., (Н) ж.-зел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**3**	гк-2, 123, 187
гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния, Харрарский р-н)	*sfc10, dlb9, ysed2, CSB1*	(Г) фиол., (Б) св.фиол., (Л) син., (Ж) син., (Т) св.гол., (Ст) син., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть	**2**	гк-2, 173
гк-368	л-1 (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	*f ^{e},ora1, csb1,* Cyt^{f}, *rfo6RFT4-3*	(Г) св. фиол., (Л) оч.оч. св.гол., (Ж) оч.св.гол., (П) св.ор., ферт., (С) пятн. и крапч., (Ресн) нет	**3**	гк-204, 210, 397
Линии с розовыми лепестками					
гк-141	л-1 спонтанный мутант в к-6815 (К-6,Россия,ПНИИСХ)	*pf1, rpf1, csb1*	(Б) т.роз., (Л) роз., (Ж) гол.-роз., (Т и Ст) гол., (П) св.ор., (С) т.ж.-кор., (Ресн) нет	**11**	гк-2, 65, 103, 109, 121, 124, 129, 132, 136, 143, 275
гк-143	л-1 из к-6917 (с (47-4) 80 Versailles, Франция, от F. Plonka)	*a^{d}=pf-ad ~ pf1, rpf1~l^{r}*	(Б) т.роз., (Л) роз., (Ж) гол.-роз., (Т и Ст) гол., (П) св.ор., (С) св.ж.-кор., ж.-кор.	**2**	гк-2, 141
гк-432	л-5 из к-4043 (Deep Pink, Нидерланды, от T.Tammes)	*d=pf-d ~ pf1, rpf1~l^{r} CSB1*	(Б) т.роз., (Л) т.роз., (Ж) фиол.-роз., с преобл. роз. (Т) бел., (Ст) св.гол., (П) св.ор., (С) черн., (Ресн) есть	**2**	гк-2, 255
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США, от F.Plonka)	*a^{d}=pf-ad ~ pf1, RPF ~L^{r} ,yspf1,CSB1,* Cyt^{f}, *rft5?*	(Б) оч.св.роз., (Л) бел. с роз. отт., (Ж) гол.-роз., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	**8**	гк-2, 65, 109, 121, 141, 204, 275, 458
гк-458	л-1 из примеси в к-7776 (восстановитель фертильности, Россия, ВНИИМК)	*a^{d}=pf-ad ~ pf1,RPF1~L^{r} ,yspf1, CSB1,* Cyt^{f}, *RFO8 RFO9,*	(Б) оч.св.роз., (Л) бел. с роз. отт., (Ж) фиол.-роз., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	**3**	гк-2, 129, 204
гк-275	и-606146 (М45 мутант с.Антарес, УкрНИИМК)	*б/н.~ pf1, RPF1, CSB1*	(Б) оч.св.роз., (Л) бел. с роз. отт., (Ж) гол.-роз., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	**2**	гк-129, 141
гк-273	и-606143 (ЛР-1-1, УкрНИИМК)	*б/н=pf1 б/н=sfc1 yspf1, CSB1*	(Б) т.роз., (Л) роз., (Ж) фиол.-роз., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	**2**	гк-121, 255
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	*pf1, rpf1,sfc1, rs1, csb1,* Cyt^{f}, *rfo6?*	(Б) т.роз., (Л) т.роз., (Ж) фиол.-роз., (Т и Ст) гол., (П) св.ор., (С) ж.-кор., (Ресн) нет	**6**	гк-159, 204, 273, 396, 397, 432
Линии с фиолетовыми или голубыми недеформированными лепестками					
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion,Сев. Ирландия)	*sfc1, SPS1,rs1, csb1*	(Л) син-фиол., (Т и Ст) син., (П) гол., (С) св.ж.-кор. (Ресн) нет	**18**	гк-2, 65, 100, 109, 118, 122, 123, 124, 129, 132, 136, 141, 159, 173, 210, 273, 281, 391
гк-122	л-3-2 из к-6272 (L. Dominion,Сев. Ирландия)	*n^{f} =sfc3*	(Л) кр.-фиол., (Т и Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.,	**2**	гк-121, 123

1	2	3	4	5	6
гк-123	л-1 из к-6273 (L.Duke, Сев. Ирландия)	*n^f = sfc3, csb1*	(Л) кр.-фиол., (Т и Ст) фиол., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	**6**	гк-2, 100, 121, 122, 173, 186
гк-173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	*sgh1, sfc3-2 ysed2,CSB1*	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (Т) св.гол., (Ст) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть.	**17**	гк-2, 53, 65, 121, 123, 124, 132, 136, 159, 176, 210, 292, 375, 391, 430, 447, 448
гк-375	л-1 из к-6263 (Giza Purple, Египет)	*sfc3-2 sfc6?, csb1*	(Л) т. кр.-фиол., (Т и Ст) т.фиол., (П) гол., (С) кр.-кор., , (Ресн) нет	**2**	гк-103, 173
гк-179	л-1 из и-549589 (Швеция)	*sfc5*	(Л) син., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	**1**	гк-2
гк-118	л-1-1 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	*sfc7, CSB1*	(Л) син.-фиол. ближе к син., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	**1**	гк-121
гк-292	л-1 из к-6298 (Minerva, США)	*sfc6,g=ysed2, CSB1*	(Л) син., (Н) бел., (Т) син., (Ст) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть	**2**	гк-2, 173
гк-430	л-1 из и-606145 (М17, УкрНИИМК)	*б/н=sfc6-2, CSB1*	(Л) син. с фиол. отт., (Т) гол. у (П), (Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	**1**	гк-173
гк-187	л-2 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	*sfc9, bep2?*	(Л) св. кр.-фиол., при расп. т.кр.-фиол., (Б) св.фиол., (Ж) фиол., (Н) ж.-зел. (Т и Ст) фиол., (П) гол., (С) кр.-кор.	**2**	гк-2, 186
гк-65	л-3 из к-3178 (местный, Тверская губ.)	*ora1, sps1, csb1*	(Л) гол., (Т) св.гол., (Ст) син., (П) св. ор., (С) крапч. (Ресн) нет	**14**	гк-1, 2, 109, 121, 124, 129, 132, 136, 141, 159, 173, 199, 211, 391
гк-211	л-1 из и-588306,(Б-137, Упитская о.с., Литва)	*ora1-2*	(Л) гол., (Т) св.гол., (Ст) син., (П) св.ор., (С) крапч.	**1**	гк-65
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	*YSED1,CSB, Cytf, rft3-3, rfo6?*	(Л) гол., (П) гол., ферт., (С) желт., (Ресн) есть	**9**	гк-2, 65, 121, 124, 173, 176, 204, 255, 391
гк-390	л-1 из и-595808 (Linola, Канада)	*YSED18= YSED1, CSB1*	(Л) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть	**2**	гк-391, 8409
гк-395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	*YSED1, CSB1*	(Л) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть	**1**	гк-391
гк-204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)	*CSB1,* Cyt^{s1}, *rfo6*	(Л) гол, (Ц) откр., (Т) укор. и изогн., (П) желт., почти стер., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	**9**	гк-2, 53, 129, 159, 176, 208, 255, 368, 458
Линии с измененной хлорофильной окраской					
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, *xanthoveriscens*; Упитская о.с., Литва)	*dlb3, ygp1, csb1,*Cyt^f, *rft6,rft7,rfo6-3*	(Раст) ж-зел., (Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	**14**	гк-2, 32, 53, 121, 173, 199, 208, 368, 391, 392, 396, 397, 473, 281х121
гк-473	л-1 изи-606307(Б-200, Упитская о.с.,Литва)	*ygp2*	(Раст) ж.-зел., (Л) гол., (П) гол., ферт., (С) кор., (Ресн) нет	**2**	гк-2, 210
гк-281	л-1-8 спонтанный мутант из л-1 к-48 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	*zeb1, zeb2?*	(Раст) *zebrina*, (Л) син.-фиол., (П) гол., (С) кр.кор.	**1**	гк-121
	Отбор из гк-281 × гк-121, Россия, ВИР	*zeb1,zeb2?, sfc1*	(Раст) *zebrina*, (Л) син.-фиол., (П) гол., (С) кр.кор.	**1**	гк-210
Линии с деформированным стеблем					
гк-397	Emezzy (EMS мутант с. Новоторжский, Россия, Франция)	*dw1, csb1*	(Раст) карлик, (Л) гол., (Ц) трубч., (Т) син., укор., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	**9**	гк-1, 2, 109, 210, 255, 368, 391, 392, 396
гк-396	л-1-1 из и-605311 (Agt 1393/02, Чехия, Шумперк)	*sfbs1, cs1, csb1*	(Раст) кудрявое, (Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор., (Ресн) нет	**5**	гк-2, 210, 255, 391, 397
				432	/2=216 скрещиваний

Приложение 2 – Характеристика линий льна по высоте и фазам вегетационного периода

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
1	(Л) св.гол., (П) ор.	*dlb1, ora2*	81 ± 2	76 ± 2	65 ± 3	15 ± 2	36 ± 2	31 ± 3	67 ± 5	85 ± 2	78 ± 3	65 ± 4	20 ± 3	40 ± 3	28 ± 2	68 ± 5
2	(Л) гол.		90 ± 5	86 ± 4	76 ± 3	14 ± 3	37 ± 2	27 ± 2	64 ± 4	93 ± 3	87 ± 2	75 ± 1	18 ± 2	40 ± 1	25 ± 2	64 ± 3
8	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	62 ± 1	57 ± 2	48 ± 1	14 ± 2	34 ± 3	34 ± 6	68 ± 9	66 ± 1	58 ± 0	48 ± 3	18 ± 2	37 ± 2	30 ± 4	68 ± 6
32	(Л) св.гол.	*dlb3*	60 ± 3	56 ± 3	48 ± 3	12 ± 3	37 ± 2	35 ± 3	73 ± 5	62 ± 2	57 ± 2	48 ± 2	15 ± 2	40 ± 1	32 ± 2	73 ± 3
41	(Л) св.гол.	*wf1*	77 ± 2	74 ± 3	65 ± 3	11 ± 1	39 ± 3	31 ± 4	70 ± 6	81 ± 1	75 ± 2	65 ± 1	16 ± 1	42 ± 2	29 ± 2	71 ± 4
53	(Л) деформ.	*pbc3*	59 ± 4	50 ± 4	39 ± 3	20 ± 4	29 ± 3	32 ± 5	61 ± 7	61 ± 2	51 ± 2	39 ± 2	21 ± 3	33 ± 0	32 ± 2	65 ± 2
54	(Л) св.гол.		64 ± 3	62 ± 3	54 ± 3	10 ± 1	40 ± 3	37 ± 4	77 ± 8	68 ± 3	63 ± 3	54 ± 2	14 ± 1	43 ± 2	34 ± 3	77 ± 4
56	(Л) деформ.		25 ± 7	21 ± 4	15 ± 2	11 ± 5	29 ± 3	44 ± 7	72 ± 9	30 ± 9	25 ± 7	18 ± 4	12 ± 5	37 ± 1	43 ± 3	80 ± 0
57	(Л)св.гол.,(С)жел1	*dlb3-7*	38 ± 2	30 ± 0	21 ± 2	17 ± 0	40 ± 3	33 ± 2	73 ± 1	36 ± 2	28 ± 0	20 ± 2	16 ± 0	38 ± 0	35 ± 2	73 ± 1
65	(П) ор., (С) желт1	*ora1*	68 ± 4	63 ± 4	53 ± 3	15 ± 1	36 ± 2	29 ± 2	65 ± 4	70 ± 4	63 ± 3	52 ± 2	17 ± 2	39 ± 1	26 ± 2	65 ± 3
67	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	72 ± 3	70 ± 3	63 ± 2	9 ± 0	46 ± 3	39 ± 5	85 ± 8	75 ± 2	71 ± 2	62 ± 2	13 ± 2	50 ± 3	36 ± 2	86 ± 5
68	(Л) св.гол.,(П)ор.		74 ± 4	66 ± 3	55 ± 3	18 ± 3	39 ± 3	34 ± 4	73 ± 6	75 ± 2	66 ± 2	54 ± 2	22 ± 2	40 ± 2	33 ± 2	73 ± 3
72	(Л) св.гол.	*dlb1*	70 ± 2	63 ± 3	53 ± 2	17 ± 1	34 ± 3	29 ± 4	63 ± 6	74 ± 3	64 ± 5	53 ± 3	21 ± 1	37 ± 2	27 ± 3	64 ± 5
95	(Л) св.гол.	*dlb3-3*	60 ± 5	53 ± 5	42 ± 5	18 ± 2	36 ± 3	32 ± 6	68 ± 9	63 ± 6	55 ± 6	42 ± 6	21 ± 2	40 ± 2	29 ± 4	68 ± 6
96	(Л) св.гол.		70 ± 1	59 ± 4	46 ± 3	24 ± 3	36 ± 2	34 ± 5	70 ± 7	74 ± 2	60 ± 4	45 ± 2	28 ± 3	40 ± 2	30 ± 2	70 ± 3
100	(Л) деф.,(Л)фиол.	*sfc2, svf1*	84 ± 5	79 ± 4	70 ± 4	14 ± 3	42 ± 3	37 ± 4	79 ± 7	89 ± 4	81 ± 3	69 ± 1	19 ± 3	46 ± 2	34 ± 3	80 ± 5
101	(Л) деф.,(Л)фиол.	*sfc2*	70 ± 1	56 ± 3	43 ± 2	27 ± 3	36 ± 5	42 ± 4	78 ± 9	74 ± 3	58 ± 4	44 ± 0	31 ± 3	42 ± 0	44 ± 3	86 ± 3
102	(Л)деф.,(Л)фиол (П)ор., (С) желт.	*sfc2*	73 ± 5	64 ± 6	50 ± 6	23 ± 3	41 ± 2	39 ± 2	80 ± 3	75 ± 6	64 ± 6	49 ± 5	26 ± 2	43 ± 2	40 ± 2	82 ± 2
103	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	71 ± 5	69 ± 5	63 ± 4	8 ± 1	45 ± 3	40 ± 5	85 ± 7	75 ± 5	70 ± 4	62 ± 3	13 ± 3	49 ± 4	36 ± 2	85 ± 5
108	(Л) гол.		86 ± 7	77 ± 6	63 ± 4	24 ± 5	38 ± 5	33 ± 4	71 ± 8	91 ± 7	78 ± 6	62 ± 2	29 ± 5	42 ± 4	29 ± 1	71 ± 5
109	(Л) св.гол.	*wf1*	72 ± 4	70 ± 4	61 ± 3	12 ± 2	35 ± 2	31 ± 3	66 ± 5	75 ± 3	70 ± 3	60 ± 2	15 ± 2	38 ± 1	29 ± 3	67 ± 4
118	(Л) фиол.	*sfc7*	55 ± 2	48 ± 2	38 ± 4	16 ± 2	37 ± 4	44 ± 6	81 ± 8	58 ± 1	48 ± 2	38 ± 3	20 ± 2	41 ± 4	40 ± 2	81 ± 6
119	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*dlb3-e, ora3*	57 ± 4	45 ± 2	36 ± 2	20 ± 4	38 ± 3	39 ± 4	77 ± 6	59 ± 3	46 ± 3	36 ± 2	22 ± 3	41 ± 2	36 ± 4	77 ± 5
121	(Л)фиол.,(С)желт1	*sfc1, rs1*	59 ± 5	56 ± 5	49 ± 5	10 ± 1	39 ± 3	36 ± 4	75 ± 6	62 ± 4	57 ± 4	48 ± 3	14 ± 2	43 ± 2	33 ± 4	76 ± 6
122	(Л) фиол.	*sfc3*	65 ± 8	61 ± 8	51 ± 7	14 ± 4	39 ± 6	34 ± 6	73 ± 9	67 ± 8	59 ± 8	47 ± 7	20 ± 4	37 ± 6	23 ± 5	60 ± 8
123	(Л) фиол.	*sfc3*	73 ± 6	70 ± 6	61 ± 5	11 ± 2	40 ± 3	34 ± 4	74 ± 7	77 ± 6	71 ± 6	61 ± 6	16 ± 3	44 ± 3	31 ± 2	74 ± 6
124	(Л) св.гол., (П)ор., (С)желт1	*fe*	88 ± 5	85 ± 5	73 ± 3	16 ± 4	36 ± 3	27 ± 3	63 ± 5	92 ± 4	86 ± 4	74 ± 2	17 ± 3	41 ± 1	27 ± 0	68 ± 1
128	(Л) св.гол.		60 ± 6	55 ± 4	48 ± 3	13 ± 3	38 ± 2	42 ± 3	80 ± 5	62 ± 5	55 ± 3	47 ± 3	15 ± 2	41 ± 2	39 ± 2	80 ± 4
129	(Л) роз., (С) желт2	*pf1-ad, RPF1, yspf1*	59 ± 4	51 ± 3	41 ± 4	18 ± 5	39 ± 2	47 ± 3	85 ± 5	61 ± 3	51 ± 4	41 ± 5	20 ± 4	42 ± 3	43 ± 2	85 ± 5
132	(Л) деформ.	*sfbs1, rpbc1*	56 ± 3	50 ± 3	42 ± 3	14 ± 4	36 ± 2	38 ± 3	74 ± 5	58 ± 2	50 ± 3	42 ± 2	16 ± 3	39 ± 2	35 ± 3	74 ± 5
135	(Л) св.гол.	*wf1*	86 ± 2	83 ± 2	75 ± 2	11 ± 2	41 ± 3	32 ± 4	73 ± 6	91 ± 1	84 ± 3	75 ± 4	16 ± 3	45 ± 4	29 ± 2	75 ± 6

350

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
136	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	69 ± 5	67 ± 4	59 ± 3	9 ± 1	43 ± 3	40 ± 5	83 ± 8	72 ± 4	68 ± 3	59 ± 2	14 ± 2	47 ± 3	36 ± 2	84 ± 5
137	(Л) деф., (С) желт2	*s1-2*	78 ± 3	73 ± 3	63 ± 3	14 ± 3	43 ± 4	37 ± 5	80 ± 8	82 ± 5	75 ± 6	63 ± 5	19 ± 3	47 ± 5	34 ± 3	81 ± 7
141	(Л) роз.	*pf1rpf1, sps1*	87 ± 4	81 ± 4	72 ± 5	15 ± 5	42 ± 2	33 ± 3	75 ± 5	90 ± 3	82 ± 4	71 ± 4	19 ± 3	45 ± 2	30 ± 2	75 ± 4
143	(Л) роз.	*pf1, rpf1*	97 ± 7	94 ± 7	86 ± 6	10 ± 1	46 ± 4	31 ± 4	77 ± 8	102 ± 6	96 ± 5	85 ± 4	17 ± 3	51 ± 4	28 ± 2	79 ± 5
144	(Л) св.гол.	*wf1*	76 ± 4	68 ± 5	57 ± 6	19 ± 2	37 ± 3	34 ± 5	71 ± 8	80 ± 3	69 ± 3	57 ± 3	23 ± 1	41 ± 2	31 ± 3	71 ± 5
145	(Л) св.гол.	*wf1*	82 ± 9	77 ± 9	70 ± 8	13 ± 4	42 ± 6	38 ± 6	80 ± 9	85 ± 9	75 ± 9	65 ± 8	20 ± 4	40 ± 6	26 ± 5	66 ± 8
146	(Л) фиол.		48 ± 3	46 ± 2	38 ± 2	10 ± 1	38 ± 3	41 ± 4	80 ± 7	51 ± 2	47 ± 2	38 ± 3	13 ± 1	42 ± 3	38 ± 4	80 ± 7
151	(Л) деф., (Л) фиол.		52 ± 4	48 ± 4	41 ± 3	12 ± 2	33 ± 2	40 ± 5	73 ± 8	55 ± 4	49 ± 3	40 ± 2	15 ± 2	36 ± 2	36 ± 3	73 ± 4
153	(Л) гол.		88 ± 8	81 ± 6	71 ± 3	17 ± 6	42 ± 3	32 ± 3	74 ± 6	93 ± 7	83 ± 3	71 ± 0	22 ± 7	46 ± 3	30 ± 4	76 ± 7
154	(Л) гол.		92 ± 5	87 ± 4	77 ± 3	15 ± 3	43 ± 3	32 ± 4	75 ± 7	97 ± 4	89 ± 2	77 ± 2	20 ± 4	47 ± 3	29 ± 2	76 ± 5
155	(Л) гол.		54 ± 3	45 ± 6	34 ± 5	20 ± 3	38 ± 5	44 ± 5	82 ± 9	56 ± 3	45 ± 5	33 ± 4	23 ± 3	41 ± 3	40 ± 3	81 ± 4
156	(Л) деформ.	*sfbs1*	54 ± 4	39 ± 2	30 ± 2	24 ± 2	38 ± 3	48 ± 3	86 ± 5	55 ± 4	39 ± 2	29 ± 2	26 ± 2	39 ± 1	46 ± 2	85 ± 2
158	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	79 ± 5	72 ± 6	63 ± 7	16 ± 3	42 ± 3	34 ± 5	76 ± 8	83 ± 4	73 ± 5	62 ± 5	21 ± 3	46 ± 3	31 ± 2	76 ± 5
159	(С) желт1	*YSED1, CSB1*	84 ± 8	79 ± 7	68 ± 5	15 ± 4	45 ± 4	36 ± 4	81 ± 6	89 ± 9	81 ± 9	68 ± 8	20 ± 5	49 ± 4	33 ± 3	83 ± 6
160	(Л) гол.		92 ± 4	86 ± 3	75 ± 3	17 ± 2	47 ± 5	36 ± 3	83 ± 7	98 ± 6	88 ± 6	75 ± 6	23 ± 2	51 ± 3	33 ± 3	85 ± 6
161	(Л) роз., (С) желт2		59 ± 2	51 ± 3	39 ± 3	20 ± 2	38 ± 3	45 ± 3	83 ± 3	60 ± 3	51 ± 4	38 ± 3	23 ± 1	39 ± 2	45 ± 5	84 ± 7
162	(Л) фиол.		60 ± 4	56 ± 3	49 ± 3	11 ± 1	35 ± 2	36 ± 3	71 ± 4	62 ± 3	56 ± 3	48 ± 3	14 ± 1	38 ± 2	33 ± 2	71 ± 4
171	(Л) фиол.		60 ± 8	44 ± 7	35 ± 6	25 ± 5	31 ± 6	45 ± 7	76 ± 9	72 ± 8	55 ± 7	45 ± 7	27 ± 5	38 ± 6	36 ± 6	74 ± 9
172	(Л) деф., (Л)св.гол.	*dlb3-2*	67 ± 8	60 ± 8	42 ± 6	25 ± 5	38 ± 6	50 ± 7	88 ± 9	69 ± 8	58 ± 8	39 ± 6	30 ± 6	36 ± 6	34 ± 6	70 ± 9
173	(Л) фиол., (С) желт1	*sfc3-2, sfc6, ysed2, CSB1*	74 ± 2	65 ± 5	52 ± 5	21 ± 4	42 ± 4	41 ± 4	83 ± 6	78 ± 2	66 ± 4	52 ± 4	26 ± 3	45 ± 1	38 ± 5	83 ± 5
174	(Л) деф.,(Л)фиол.	*sfc5*	70 ± 1	59 ± 1	48 ± 2	22 ± 1	33 ± 4	39 ± 7	72 ± 10	74 ± 2	60 ± 2	48 ± 3	26 ± 2	36 ± 2	35 ± 3	70 ± 5
175	(Л) фиол.		67 ± 4	60 ± 3	51 ± 6	16 ± 6	40 ± 4	41 ± 2	82 ± 6	71 ± 5	61 ± 5	51 ± 6	20 ± 6	44 ± 4	39 ± 6	83 ± 10
176 (141 x103)	(Л) деформ., (Л) роз.	*s1, pf1*	81 ± 9	77 ± 9	62 ± 8	19 ± 4	44 ± 7	42 ± 6	86 ± 9	83 ± 9	74 ± 9	58 ± 8	26 ± 5	42 ± 6	29 ± 5	71 ± 8
177	(Л) св.гол., (П) ор.		51 ± 2	44 ± 2	33 ± 2	18 ± 2	41 ± 3	35 ± 2	76 ± 4	51 ± 2	43 ± 2	32 ± 2	19 ± 1	41 ± 1	35 ± 2	76 ± 3
178	(Л) роз.		57 ± 3	50 ± 2	40 ± 2	17 ± 3	37 ± 3	39 ± 3	76 ± 3	58 ± 3	49 ± 3	39 ± 2	19 ± 3	37 ± 2	38 ± 3	75 ± 4
179	(Л) гол.		61 ± 3	50 ± 2	39 ± 2	22 ± 3	41 ± 4	37 ± 4	79 ± 7	61 ± 4	49 ± 3	38 ± 2	24 ± 3	41 ± 2	36 ± 2	78 ± 4
180	(Л) фиол.		58 ± 5	45 ± 3	34 ± 3	24 ± 4	40 ± 4	42 ± 2	83 ± 5	59 ± 6	45 ± 4	34 ± 3	25 ± 4	42 ± 3	42 ± 4	83 ± 5
181	(П) ор., (Т)деформ.		54 ± 2	44 ± 2	31 ± 2	23 ± 1	38 ± 4	37 ± 2	76 ± 4	54 ± 1	43 ± 1	30 ± 1	24 ± 1	38 ± 3	37 ± 2	75 ± 4
182	(Л) фиол.		38 ± 3	29 ± 2	22 ± 2	16 ± 4	34 ± 3	34 ± 3	68 ± 5	39 ± 3	29 ± 2	21 ± 2	17 ± 4	36 ± 2	32 ± 4	68 ± 6
183	(Л) фиол.		69 ± 3	61 ± 2	49 ± 1	20 ± 3	35 ± 2	34 ± 4	69 ± 6	72 ± 4	61 ± 2	49 ± 1	23 ± 3	38 ± 1	31 ± 4	69 ± 5
184	(Л) деформ.		28 ± 5	25 ± 7	19 ± 5	9 ± 0	29 ± 3	34 ± 2	63 ± 5	30 ± 5	25 ± 5	18 ± 4	11 ± 1	32 ± 3	32 ± 8	65 ± 10
185	(Л) деформ.	*sfbs1*	54 ± 2	44 ± 3	31 ± 4	22 ± 3	33 ± 3	39 ± 6	72 ± 7	55 ± 1	44 ± 2	30 ± 3	25 ± 2	35 ± 3	36 ± 2	72 ± 3
186	(Л)св.гол.,(Л)фиол	*sfc9, bep1, dlb8*	53 ± 4	40 ± 3	30 ± 2	24 ± 2	38 ± 4	33 ± 3	71 ± 5	53 ± 3	39 ± 2	29 ± 1	24 ± 1	38 ± 2	32 ± 3	70 ± 5
187	(Л) деф., (Л) фиол.	*sfc9, bep2?*	57 ± 4	51 ± 4	43 ± 1	14 ± 4	34 ± 3	31 ± 2	65 ± 1	60 ± 4	52 ± 3	42 ± 1	18 ± 4	37 ± 3	30 ± 6	67 ± 9

351

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
188	(Л) деформ.	*pbc1*	56 ± 7	49 ± 6	39 ± 7	18 ± 0	36 ± 4	37 ± 4	73 ± 8	59 ± 7	50 ± 6	38 ± 7	21 ± 1	39 ± 5	35 ± 6	74 ± 11
189	(Л) фиол.		26 ± 5	18 ± 4	6 ± 2	20 ± 4	26 ± 5	44 ± 7	70 ± 8	28 ± 5	19 ± 4	6 ± 3	22 ± 5	35 ± 6	55 ± 7	90 ± 10
190	(Л) св.гол.		79 ± 5	72 ± 4	60 ± 4	19 ± 2	41 ± 3	32 ± 3	73 ± 4	80 ± 3	71 ± 3	58 ± 3	21 ± 1	41 ± 2	31 ± 1	73 ± 3
191	(Л) св.гол.		63 ± 5	57 ± 4	45 ± 6	18 ± 2	38 ± 3	39 ± 6	77 ± 9	67 ± 5	58 ± 5	45 ± 6	22 ± 2	41 ± 2	36 ± 3	77 ± 5
192	(Л) фиол.		83 ± 5	77 ± 5	62 ± 4	22 ± 3	37 ± 3	30 ± 3	68 ± 5	84 ± 3	76 ± 3	60 ± 3	24 ± 2	37 ± 2	30 ± 3	67 ± 4
193	(Л) св.гол.		48 ± 3	39 ± 1	27 ± 4	20 ± 7	35 ± 3	39 ± 1	74 ± 4	50 ± 3	40 ± 1	27 ± 3	23 ± 6	39 ± 4	36 ± 6	75 ± 10
194	(Л)св.гол.(П) ор. (Т) деформ.		63 ± 2	52 ± 2	36 ± 2	26 ± 2	42 ± 4	46 ± 3	88 ± 3	64 ± 3	51 ± 3	35 ± 2	28 ± 2	42 ± 3	45 ± 5	88 ± 5
195	(П) ор.,(Т)деформ.		58 ± 2	46 ± 4	33 ± 7	25 ± 5	32 ± 4	42 ± 2	74 ± 6	61 ± 2	47 ± 2	32 ± 7	28 ± 5	35 ± 3	39 ± 5	74 ± 8
196	(Л) фиол.		77 ± 3	72 ± 3	60 ± 1	17 ± 2	44 ± 3	35 ± 3	79 ± 3	78 ± 3	71 ± 4	59 ± 2	19 ± 2	44 ± 2	34 ± 3	78 ± 4
197	(Л) гол.		65 ± 1	54 ± 0	42 ± 2	23 ± 3	39 ± 3	39 ± 3	78 ± 4	66 ± 2	53 ± 1	41 ± 1	25 ± 3	39 ± 2	38 ± 2	77 ± 2
198	(Л) св.гол.		61 ± 5	51 ± 4	38 ± 4	23 ± 3	39 ± 4	37 ± 3	76 ± 5	61 ± 4	50 ± 3	37 ± 3	24 ± 2	39 ± 2	37 ± 3	75 ± 5
199	(Л) св.гол., (П) ор.	*dlb3-e, ora3*	81 ± 3	70 ± 4	58 ± 1	24 ± 2	46 ± 6	44 ± 7	90 ± 1	84 ± 4	69 ± 2	55 ± 2	29 ± 1	46 ± 8	34 ± 0	80 ± 6
200	(Л) фиол.		80 ± 1	74 ± 1	64 ± 0	16 ± 1	38 ± 3	29 ± 3	67 ± 5	81 ± 3	73 ± 2	62 ± 2	19 ± 2	38 ± 1	28 ± 2	67 ± 3
201	(Л) деформ., (Л) св.гол., (П) ор.		41 ± 3	33 ± 3	25 ± 2	16 ± 2	33 ± 4	36 ± 4	69 ± 5	42 ± 2	33 ± 2	24 ± 2	18 ± 1	34 ± 3	35 ± 2	69 ± 3
202	(Л) деформ., (Л) св.гол., (П) ор.		62 ± 3	53 ± 3	42 ± 2	20 ± 2	39 ± 3	35 ± 3	74 ± 3	62 ± 2	52 ± 2	40 ± 2	22 ± 1	39 ± 2	35 ± 3	74 ± 4
203	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		55 ± 8	36 ± 4	25 ± 8	31 ± 17	36 ± 4	50 ± 3	86 ± 1	63 ± 14	41 ± 0	27 ± 6	36 ± 19	40 ± 1	42 ± 0	83 ± 0
204	(П) ор., (Т)деформ.		54 ± 2	44 ± 3	33 ± 3	21 ± 3	37 ± 3	44 ± 2	82 ± 5	56 ± 2	44 ± 3	33 ± 2	23 ± 2	40 ± 2	41 ± 3	81 ± 5
205	(Л)св.гол.,(П) ор., (Т) деформ.		58 ± 2	49 ± 1	36 ± 2	22 ± 3	41 ± 3	39 ± 4	81 ± 4	59 ± 3	49 ± 3	35 ± 2	24 ± 3	42 ± 3	38 ± 2	80 ± 2
206	(Л) св.гол.		58 ± 3	49 ± 4	38 ± 4	20 ± 3	39 ± 4	40 ± 4	79 ± 6	59 ± 4	49 ± 4	37 ± 4	22 ± 3	39 ± 2	39 ± 2	78 ± 3
207	(Л) фиол.		63 ± 3	59 ± 3	50 ± 2	13 ± 0	51 ± 3	39 ± 3	89 ± 4	64 ± 3	58 ± 2	49 ± 3	15 ± 1	51 ± 3	38 ± 3	90 ± 6
208	(Л) деформ.	*pbc1*	67 ± 4	55 ± 1	41 ± 2	26 ± 5	43 ± 4	32 ± 3	76 ± 4	67 ± 3	54 ± 2	40 ± 3	27 ± 3	44 ± 2	32 ± 1	75 ± 3
209	(Л) фиол.		45 ± 2	33 ± 2	23 ± 3	21 ± 4	23 ± 2	40 ± 3	63 ± 4	49 ± 3	37 ± 1	26 ± 2	23 ± 5	27 ± 0	38 ± 3	66 ± 2
210	(Л)св.гол(Раст)хлф	*ygp1, dlb3*	84 ± 3	76 ± 3	65 ± 2	19 ± 2	43 ± 3	33 ± 4	76 ± 3	84 ± 3	74 ± 2	63 ± 2	20 ± 2	43 ± 2	32 ± 2	75 ± 2
211	(П) ор., (С) желт1	*ora1-2*	91 ± 1	83 ± 1	71 ± 1	19 ± 2	44 ± 3	30 ± 2	75 ± 3	90 ± 2	81 ± 1	69 ± 0	21 ± 2	43 ± 2	29 ± 1	72 ± 3
253 (141 x121)	(Л) роз., (Л) фиол., (С) желт1	*pf1, sfc1, rs1*	68 ± 4	60 ± 3	46 ± 2	21 ± 2	37 ± 3	34 ± 4	71 ± 7	68 ± 2	59 ± 2	45 ± 1	23 ± 2	38 ± 3	36 ± 2	74 ± 4
254 (121 x141)	(Л) роз., (Л) фиол., (С) желт1	*pf1, sfc1, rs1*	77 ± 8	71 ± 7	58 ± 8	19 ± 0	42 ± 9	39 ± 9	80 ± 17	82 ± 7	74 ± 6	60 ± 6	23 ± 1	48 ± 3	40 ± 3	88 ± 6
255 (121 x141)	(Л) роз., (Л) фиол., (С) желт1	*pf1, sfc1, rs1*	74 ± 8	67 ± 6	54 ± 6	20 ± 2	41 ± 10	30 ± 6	71 ± 16	79 ± 7	70 ± 5	55 ± 4	24 ± 3	47 ± 5	31 ± 1	78 ± 6
256 (121	(Л) роз., (Л)	*pf1, sfc1, rs1*	71 ± 8	68 ± 8	60 ± 8	11 ± 3	51 ± 7	44 ± 7	95 ± 10	75 ± 9	69 ± 8	59 ± 8	15 ± 4	52 ± 7	40 ± 6	92 ± 10

352

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
x141)	фиол., (С) желт1															
257	(Л)св.гол.(С)желт1		70 ± 2	66 ± 2	54 ± 2	17 ± 4	41 ± 4	41 ± 5	81 ± 9	74 ± 4	67 ± 4	53 ± 2	21 ± 4	44 ± 3	37 ± 2	81 ± 5
283	(Л)св.гол.(С)желт1		39 ± 2	32 ± 1	21 ± 2	18 ± 1	40 ± 3	37 ± 2	77 ± 2	39 ± 2	32 ± 2	20 ± 2	19 ± 1	40 ± 2	38 ± 3	78 ± 3
284	(Л) деформ.		69 ± 6	61 ± 5	48 ± 5	21 ± 2	39 ± 4	35 ± 2	74 ± 5	69 ± 5	59 ± 4	46 ± 4	22 ± 1	39 ± 2	36 ± 3	74 ± 4
285	(Л) деф., (Л)св.гол.	*dlb3*	53 ± 2	44 ± 2	33 ± 2	19 ± 2	35 ± 3	40 ± 2	75 ± 3	54 ± 2	44 ± 1	33 ± 1	20 ± 2	36 ± 1	39 ± 2	74 ± 2
286	(П) ор.		79 ± 4	65 ± 2	49 ± 2	30 ± 6	50 ± 2	38 ± 3	87 ± 2	78 ± 3	62 ± 1	46 ± 3	32 ± 5	47 ± 2	35 ± 3	82 ± 4
287	(Л) деформ., (Л) св.гол., (С) желт2	*s1, dlb3*	64 ± 4	52 ± 4	42 ± 4	22 ± 2	37 ± 3	40 ± 5	77 ± 7	66 ± 4	52 ± 3	42 ± 4	24 ± 3	38 ± 2	40 ± 4	78 ± 5
288	(Л) деформ.	*pbc1-2*	59 ± 1	48 ± 2	37 ± 2	22 ± 2	40 ± 3	40 ± 2	80 ± 2	58 ± 2	47 ± 3	36 ± 2	23 ± 2	40 ± 2	40 ± 2	80 ± 2
289	(П) ор., (Т) деф.		51 ± 3	40 ± 3	29 ± 1	22 ± 2	35 ± 5	43 ± 2	78 ± 5	54 ± 4	41 ± 4	28 ± 1	25 ± 3	38 ± 4	40 ± 6	79 ± 7
290	(Л) деф.., (С)желт2		92 ± 3	84 ± 3	69 ± 3	23 ± 1	43 ± 3	31 ± 3	74 ± 4	92 ± 2	82 ± 2	67 ± 3	25 ± 2	42 ± 1	31 ± 2	74 ± 2
291	(Л) фиол.		89 ± 3	84 ± 1	71 ± 1	18 ± 4	42 ± 3	31 ± 3	73 ± 4	90 ± 4	83 ± 2	69 ± 1	21 ± 3	42 ± 1	30 ± 1	73 ± 3
292	(Л)фиол.,(С)желт1	*sfc6, ysed2*	80 ± 4	71 ± 4	60 ± 2	20 ± 5	50 ± 4	36 ± 3	86 ± 5	81 ± 6	71 ± 7	59 ± 3	22 ± 5	51 ± 2	39 ± 4	90 ± 3
293	(Л) деформ.	*pbc1-2*	42 ± 11	36 ± 11	28 ± 8	14 ± 3	33 ± 8	36 ± 3	69 ± 6	41 ± 8	36 ± 9	28 ± 7	14 ± 2	36 ± 2	44 ± 3	80 ± 3
294	(Л) св.гол.		58 ± 0	46 ± 2	36 ± 1	22 ± 1	41 ± 3	43 ± 4	84 ± 1	56 ± 2	44 ± 1	34 ± 1	22 ± 1	38 ± 2	42 ± 2	80 ± 3
295	(Л) фиол.		98 ± 6	90 ± 6	78 ± 5	20 ± 3	44 ± 5	33 ± 3	77 ± 5	100 ± 7	91 ± 7	77 ± 5	23 ± 4	46 ± 3	32 ± 2	78 ± 4
296	(Л) св.гол.		76 ± 6	69 ± 5	54 ± 3	22 ± 3	50 ± 3	32 ± 1	81 ± 3	75 ± 6	68 ± 6	52 ± 3	23 ± 3	50 ± 3	34 ± 4	84 ± 7
297	(Л) св.гол.		49 ± 5	44 ± 4	34 ± 2	16 ± 4	41 ± 4	47 ± 6	88 ± 6	49 ± 3	43 ± 4	32 ± 3	17 ± 2	40 ± 4	44 ± 7	83 ± 10
298	(Л) гол.		72 ± 3	61 ± 3	46 ± 4	25 ± 5	45 ± 2	37 ± 2	82 ± 3	71 ± 3	60 ± 3	45 ± 4	27 ± 5	45 ± 2	38 ± 3	83 ± 4
299	(Л) св.гол.		49 ± 2	44 ± 4	36 ± 4	14 ± 2	38 ± 4	45 ± 2	82 ± 5	51 ± 3	44 ± 4	35 ± 4	16 ± 2	39 ± 2	44 ± 4	83 ± 5
301	(Л)фиол.,(С)желт1		61 ± 2	51 ± 2	39 ± 2	22 ± 1	41 ± 2	34 ± 3	75 ± 3	60 ± 2	50 ± 2	38 ± 2	22 ± 1	41 ± 2	34 ± 1	74 ± 3
302	(Л) св.гол.		40 ± 5	34 ± 4	26 ± 4	14 ± 2	34 ± 2	42 ± 3	76 ± 4	42 ± 4	35 ± 4	27 ± 4	14 ± 2	37 ± 0	42 ± 1	79 ± 1
303	(Л) фиол.		51 ± 3	38 ± 2	30 ± 2	20 ± 3	41 ± 4	37 ± 5	77 ± 6	50 ± 2	38 ± 1	30 ± 2	20 ± 2	40 ± 2	34 ± 2	74 ± 3
304	(Л)св.гол.,(П)ор.		75 ± 5	69 ± 5	58 ± 5	17 ± 1	46 ± 5	39 ± 3	86 ± 6	76 ± 4	69 ± 4	57 ± 5	19 ± 1	47 ± 3	36 ± 3	83 ± 4
305	(Л) св.гол.		85 ± 1	69 ± 1	55 ± 2	30 ± 1	58 ± 6	50 ± 7	108 ± 1	84 ± 5	68 ± 1	53 ± 1	31 ± 5	53 ± 0	45 ± 7	98 ± 7
306	(Л) деформ.		72 ± 4	61 ± 2	48 ± 3	23 ± 4	41 ± 6	27 ± 2	68 ± 7	71 ± 2	61 ± 0	48 ± 2	23 ± 4	40 ± 2	28 ± 1	69 ± 1
307	(Л) фиол.		54 ± 1	44 ± 2	33 ± 2	21 ± 3	41 ± 5	52 ± 3	93 ± 4	54 ± 0	43 ± 3	31 ± 3	23 ± 3	39 ± 4	48 ± 5	86 ± 8
308	(Л) деф, (С) желт2		79 ± 3	72 ± 3	62 ± 4	17 ± 3	50 ± 1	35 ± 5	85 ± 4	76 ± 0	71 ± 2	60 ± 4	17 ± 4	47 ± 4	35 ± 2	82 ± 6
309	(Л) деформ.		71 ± 4	65 ± 3	58 ± 2	14 ± 3	47 ± 5	36 ± 3	83 ± 6	71 ± 2	65 ± 1	57 ± 1	14 ± 3	47 ± 1	38 ± 2	85 ± 2
310	(Л) св.гол.		67 ± 3	61 ± 1	52 ± 1	15 ± 4	49 ± 7	36 ± 4	85 ± 9	68 ± 4	62 ± 2	52 ± 3	16 ± 4	50 ± 0	36 ± 3	86 ± 2
311	(Л) фиол.		70 ± 5	66 ± 5	51 ± 4	19 ± 1	41 ± 4	42 ± 3	83 ± 4	71 ± 5	66 ± 6	51 ± 5	21 ± 2	43 ± 2	41 ± 4	84 ± 6
314	(Л) роз.		56 ± 1	47 ± 1	38 ± 1	18 ± 1	40 ± 4	35 ± 2	75 ± 4	55 ± 1	46 ± 1	36 ± 1	19 ± 1	39 ± 2	35 ± 2	74 ± 4
315	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		74 ± 6	62 ± 7	47 ± 8	28 ± 4	45 ± 5	39 ± 3	83 ± 5	73 ± 4	60 ± 6	44 ± 7	29 ± 5	43 ± 3	37 ± 3	80 ± 3
316	(Л) гол.		60 ± 1	49 ± 1	36 ± 2	24 ± 1	48 ± 11	40 ± 3	87 ± 8	56 ± 0	46 ± 1	34 ± 2	22 ± 2	41 ± 8	41 ± 8	82 ± 2
317	(Л) роз., (С) желт2		75 ± 3	67 ± 3	52 ± 3	23 ± 1	52 ± 3	40 ± 4	91 ± 5	73 ± 3	65 ± 3	50 ± 3	23 ± 2	50 ± 2	42 ± 3	92 ± 4

353

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
318	(Л) роз., (С) желт2		64 ± 2	49 ± 2	38 ± 1	25 ± 1	42 ± 2	38 ± 2	80 ± 1	61 ± 2	48 ± 2	37 ± 1	24 ± 1	40 ± 2	39 ± 2	79 ± 4
319	(Л) роз., (С) желт2		60 ± 2	46 ± 3	34 ± 4	26 ± 2	49 ± 4	38 ± 4	86 ± 7	55 ± 2	44 ± 3	32 ± 3	23 ± 2	43 ± 1	40 ± 3	82 ± 1
320	(П) ор., (С) желт1		76 ± 3	70 ± 3	56 ± 3	19 ± 2	46 ± 1	37 ± 3	83 ± 3	74 ± 6	68 ± 4	54 ± 3	20 ± 3	42 ± 3	36 ± 3	79 ± 6
321	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		54 ± 4	47 ± 4	36 ± 5	19 ± 4	39 ± 5	36 ± 2	75 ± 6	56 ± 3	47 ± 4	35 ± 5	21 ± 4	40 ± 3	35 ± 3	76 ± 5
322(121x2)	(С) желт1	*rs1*	77 ± 3	72 ± 3	59 ± 1	19 ± 3	42 ± 2	34 ± 4	76 ± 2	74 ± 0	70 ± 1	56 ± 1	18 ± 1	39 ± 2	34 ± 3	73 ± 5
323 (141 x121)	(Л) фиол.	*sfc1*	75 ± 6	70 ± 6	60 ± 5	15 ± 3	46 ± 5	28 ± 3	74 ± 8	74 ± 4	70 ± 5	59 ± 4	15 ± 1	46 ± 4	29 ± 2	75 ± 5
324	(Л) фиол.		46 ± 7	36 ± 6	28 ± 5	18 ± 4	53 ± 7	34 ± 6	87 ± 9	56 ± 7	45 ± 7	37 ± 6	19 ± 4	65 ± 8	27 ± 5	92 ± 9
325	(Л) гол.		57 ± 2	42 ± 4	32 ± 5	25 ± 4	38 ± 4	36 ± 4	73 ± 2	58 ± 2	42 ± 4	31 ± 4	27 ± 5	40 ± 2	40 ± 5	80 ± 4
326	(Л) св.гол.		53 ± 5	40 ± 4	29 ± 3	24 ± 2	45 ± 2	38 ± 4	83 ± 2	52 ± 7	39 ± 5	28 ± 4	24 ± 3	44 ± 2	36 ± 3	80 ± 4
327	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		62 ± 3	52 ± 2	37 ± 5	26 ± 6	42 ± 4	42 ± 2	84 ± 3	62 ± 3	51 ± 2	35 ± 5	27 ± 6	42 ± 2	42 ± 4	84 ± 3
328	(Л) деформ., (Л) св.гол., (С) желт2		76 ± 4	69 ± 5	54 ± 4	22 ± 5	47 ± 5	31 ± 1	78 ± 6	71 ± 3	66 ± 5	50 ± 3	21 ± 3	44 ± 2	33 ± 2	77 ± 1
329	(Л) деформ.		69 ± 4	55 ± 2	41 ± 2	28 ± 5	39 ± 5	29 ± 3	68 ± 6	68 ± 2	54 ± 2	40 ± 3	28 ± 4	39 ± 2	30 ± 2	69 ± 2
330	(Л) фиол.		86 ± 4	79 ± 3	68 ± 2	18 ± 2	40 ± 1	29 ± 4	70 ± 4	82 ± 3	76 ± 2	64 ± 1	18 ± 3	38 ± 1	30 ± 2	68 ± 3
331	(Л) деформ.		71 ± 4	63 ± 3	50 ± 2	22 ± 3	45 ± 3	37 ± 2	82 ± 4	70 ± 3	62 ± 2	48 ± 1	23 ± 2	45 ± 1	36 ± 2	81 ± 3
332	(Л) роз.		94 ± 6	83 ± 6	71 ± 6	23 ± 4	43 ± 2	30 ± 4	73 ± 3	90 ± 4	80 ± 4	67 ± 4	23 ± 2	41 ± 2	30 ± 2	72 ± 4
333	(Л)св.гол.(С)желт1		94 ± 4	87 ± 4	73 ± 4	21 ± 2	41 ± 1	28 ± 2	69 ± 1	90 ± 2	84 ± 3	69 ± 4	22 ± 2	39 ± 2	29 ± 1	68 ± 3
334	(Л) гол.		36 ± 2	25 ± 1	18 ± 1	17 ± 1	39 ± 1	40 ± 2	78 ± 2	34 ± 2	24 ± 1	17 ± 1	17 ± 1	38 ± 1	42 ± 2	79 ± 1
335	(Л) роз.		55 ± 2	44 ± 2	32 ± 1	23 ± 2	42 ± 5	39 ± 4	81 ± 4	55 ± 2	44 ± 2	32 ± 1	24 ± 2	42 ± 3	37 ± 3	79 ± 4
336	(Л)св.гол.(Л)фиол.		41 ± 2	37 ± 2	29 ± 4	12 ± 2	30 ± 3	40 ± 5	70 ± 7	44 ± 2	38 ± 2	29 ± 3	15 ± 1	32 ± 2	37 ± 6	70 ± 8
337 (65x121)	(Л) фиол., (П) ор., (С) желт1	*ora1, sfc1, rs1,*	68 ± 4	56 ± 2	43 ± 1	25 ± 3	42 ± 5	32 ± 2	73 ± 7	64 ± 3	54 ± 2	40 ± 1	24 ± 2	38 ± 2	34 ± 2	72 ± 2
338 (65x136)	(Л) деформ., (П) ор., (С) желт2	*s1, ora1*	72 ± 4	62 ± 4	51 ± 4	22 ± 2	49 ± 3	30 ± 1	79 ± 2	68 ± 4	59 ± 5	47 ± 4	21 ± 1	45 ± 1	32 ± 2	77 ± 1
339 (65x141)	(Л) роз.	*pf1*	89 ± 3	83 ± 2	66 ± 2	23 ± 1	45 ± 2	29 ± 2	74 ± 1	85 ± 3	79 ± 3	62 ± 2	23 ± 1	42 ± 1	30 ± 2	73 ± 2
340 (65x141)	(Л) роз.	*pf1*	89 ± 3	82 ± 2	70 ± 2	20 ± 2	47 ± 1	27 ± 1	74 ± 1	84 ± 3	77 ± 2	65 ± 2	19 ± 0	43 ± 2	29 ± 1	72 ± 3
341 (65x141)	(Л) роз.	*pf1*	90 ± 2	83 ± 2	72 ± 2	18 ± 2	45 ± 3	27 ± 1	72 ± 2	85 ± 1	79 ± 2	67 ± 3	18 ± 2	42 ± 4	29 ± 2	71 ± 5
342 (65x141)	(Л) роз.	*pf1*	79 ± 2	74 ± 1	65 ± 2	14 ± 2	46 ± 2	31 ± 2	76 ± 4	77 ± 3	71 ± 3	61 ± 3	16 ± 1	44 ± 5	29 ± 1	74 ± 5
343 (109	(Л) св.гол., (Л)	*wf1, sfc1, rs1*	66 ± 4	58 ± 2	47 ± 2	19 ± 3	42 ± 3	33 ± 1	75 ± 4	62 ± 3	55 ± 2	44 ± 2	18 ± 2	39 ± 2	35 ± 1	74 ± 1

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
x121)	фиол., (С) желт1															
344 (109	(Л) деформ., (Л)	*s1, wf1*	71 ± 1	65 ± 2	50 ± 3	21 ± 3	41 ± 1	36 ± 4	77 ± 4	70 ± 3	63 ± 2	47 ± 2	23 ± 2	41 ± 0	38 ± 3	79 ± 2
x136)	св.гол.,(С)желт2															
345 (109	(Л) св.гол., (Л)	*wf1, pf1*	70 ± 4	63 ± 2	54 ± 0	16 ± 4	39 ± 1	31 ± 2	70 ± 1	66 ± 3	60 ± 2	50 ± 1	16 ± 2	36 ± 3	33 ± 2	70 ± 5
x141)	роз., (С) желт1															
346 (121	(Л) фиол., (П)	*ora1, sfc1, rs1*	61 ± 18	48 ± 15	34 ± 10	27 ± 9	41 ± 1	35 ± 2	75 ± 2	57 ± 16	46 ± 15	32 ± 10	26 ± 6	40 ± 2	41 ± 4	80 ± 1
x65)	ор., (С) желт1															
347	(Л) фиол., (П)	*ora1, sps1,*	68 ± 11	57 ± 9	44 ± 6	23 ± 5	39 ± 2	33 ± 3	72 ± 1	64 ± 9	54 ± 9	41 ± 7	23 ± 2	38 ± 0	38 ± 0	76 ± 1
(121x65)	ор., (С) желт1	*sfc1*														
348 (121	(Л) св.гол., (Л)	*wf1, sfc1, rs1*	72 ± 5	64 ± 3	53 ± 3	19 ± 2	48 ± 2	28 ± 2	76 ± 4	68 ± 4	60 ± 4	49 ± 3	18 ± 1	44 ± 0	30 ± 1	74 ± 1
x109)	фиол., (С) желт1															
349 (121	(Л) деформ.,	*s1, sfc1, rs1*	64 ± 5	57 ± 4	48 ± 4	16 ± 1	48 ± 2	34 ± 2	82 ± 0	60 ± 5	54 ± 5	45 ± 4	15 ± 1	45 ± 1	38 ± 2	83 ± 2
x136)	(С) желт2															
350	(Л) деформ., (П)	*s1, ora1, sps1*	69 ± 6	62 ± 5	51 ± 5	18 ± 2	48 ± 2	32 ± 2	80 ± 2	65 ± 5	58 ± 5	48 ± 4	17 ± 2	44 ± 1	34 ± 1	79 ± 1
(136x65)	ор., (С) желт2															
351 (136	(Л) деформ., (Л)	*s1, sfc1, rs1*	67 ± 3	57 ± 4	45 ± 3	22 ± 1	48 ± 1	33 ± 1	81 ± 1	63 ± 3	54 ± 4	42 ± 3	21 ± 0	43 ± 1	35 ± 2	78 ± 3
x121)	фиол., (С) желт1															
352 (136	(Л) деформ.,	*s1, pf1, rpf1*	86 ± 5	80 ± 4	64 ± 3	23 ± 2	47 ± 2	29 ± 4	76 ± 4	84 ± 6	77 ± 6	60 ± 4	23 ± 3	44 ± 3	29 ± 3	74 ± 5
x141)	(Л) роз.															
353 (136	(Л) деформ.,	*s1, pf1, rpf1*	81 ± 5	76 ± 5	68 ± 5	14 ± 2	46 ± 3	27 ± 3	74 ± 1	76 ± 4	73 ± 6	63 ± 6	13 ± 2	43 ± 4	29 ± 2	72 ± 5
x141)	(Л) роз.															
354(141x2)	(П) ор.		97 ± 2	90 ± 1	77 ± 1	19 ± 2	44 ± 2	30 ± 2	74 ± 3	95 ± 3	87 ± 2	74 ± 1	21 ± 3	43 ± 1	30 ± 1	73 ± 2
355(141x2)	(П) ор.		94 ± 3	88 ± 3	76 ± 3	18 ± 1	43 ± 3	27 ± 2	70 ± 4	92 ± 4	86 ± 4	74 ± 3	19 ± 1	43 ± 1	28 ± 1	71 ± 2
356	(Л) роз.	*pf1*	81 ± 3	71 ± 1	58 ± 2	23 ± 5	41 ± 1	28 ± 2	69 ± 3	75 ± 2	68 ± 1	54 ± 1	22 ± 2	39 ± 2	30 ± 2	68 ± 3
(141x65)																
357 (141	(Л) св.гол.,	*wf1, pf1*	85 ± 10	78 ± 8	65 ± 6	19 ± 6	49 ± 5	27 ± 2	76 ± 6	79 ± 9	74 ± 9	61 ± 7	18 ± 4	45 ± 2	28 ± 1	73 ± 1
x109)	(Л) роз.															
358	(Л) деформ.		47 ± 4	35 ± 3	24 ± 4	23 ± 6	29 ± 2	41 ± 4	70 ± 6	48 ± 4	35 ± 3	23 ± 4	25 ± 6	31 ± 2	39 ± 6	70 ± 8
359	(Л) гол.		71 ± 2	60 ± 3	44 ± 3	28 ± 3	49 ± 2	41 ± 2	91 ± 3	70 ± 2	58 ± 3	42 ± 3	28 ± 2	47 ± 2	42 ± 3	89 ± 3
360	(П) ор., (Т)		55 ± 3	42 ± 3	30 ± 1	25 ± 2	40 ± 4	39 ± 2	79 ± 3	55 ± 2	42 ± 2	29 ± 1	26 ± 1	40 ± 2	39 ± 3	79 ± 3
	деформ., (С) желт1															
361	(Л) деф.,(С) желт2		71 ± 5	65 ± 5	54 ± 4	17 ± 3	48 ± 2	37 ± 4	85 ± 5	72 ± 3	65 ± 3	53 ± 2	18 ± 2	47 ± 3	37 ± 2	85 ± 4
362	(Л)св.гол.(С)желт1		91 ± 5	83 ± 4	72 ± 4	20 ± 2	41 ± 1	27 ± 2	68 ± 2	89 ± 3	82 ± 2	69 ± 2	20 ± 2	40 ± 1	27 ± 1	67 ± 2
363	(Л) фиол.		58 ± 4	54 ± 4	43 ± 5	15 ± 2	43 ± 5	36 ± 2	79 ± 5	59 ± 4	55 ± 3	42 ± 4	17 ± 2	43 ± 3	34 ± 3	77 ± 4
364	(Л) роз.		57 ± 4	46 ± 4	39 ± 2	18 ± 2	38 ± 3	34 ± 2	72 ± 3	57 ± 3	46 ± 4	38 ± 2	19 ± 1	39 ± 2	35 ± 3	74 ± 4
365	(Л) фиол.		63 ± 9	57 ± 7	46 ± 5	17 ± 4	42 ± 2	33 ± 2	75 ± 1	60 ± 7	55 ± 6	44 ± 4	16 ± 4	41 ± 2	34 ± 2	75 ± 4

355

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
366	(Л) гол.		63 ± 5	59 ± 4	50 ± 3	12 ± 2	44 ± 3	40 ± 2	83 ± 4	63 ± 2	59 ± 0	49 ± 1	14 ± 3	45 ± 2	42 ± 3	87 ± 5
367 (65x121)	(Л) фиол., (П) ор.	*ora1, sfc1,*	73 ± 5	60 ± 2	47 ± 2	26 ± 3	38 ± 2	32 ± 2	70 ± 2	70 ± 3	59 ± 2	45 ± 2	25 ± 2	36 ± 1	34 ± 3	70 ± 4
368 (65x124)	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*fe, ora1*	81 ± 3	71 ± 3	58 ± 3	23 ± 1	41 ± 4	30 ± 3	70 ± 6	78 ± 1	69 ± 2	55 ± 1	23 ± 1	38 ± 1	31 ± 2	69 ± 2
369 (65x124)	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*fe, ora1*	76 ± 3	68 ± 2	54 ± 3	22 ± 4	39 ± 1	23 ± 2	62 ± 3	74 ± 4	67 ± 1	52 ± 2	22 ± 5	37 ± 1	25 ± 3	62 ± 3
370 (109x65)	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*wf1, ora1*	68 ± 7	57 ± 3	41 ± 2	26 ± 7	36 ± 2	29 ± 0	65 ± 1	66 ± 5	56 ± 2	40 ± 3	26 ± 6	36 ± 1	33 ± 2	69 ± 1
371 (124x65)	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*fe, ora1*	72 ± 1	63 ± 0	51 ± 1	21 ± 1	36 ± 1	23 ± 3	58 ± 3	73 ± 4	63 ± 4	50 ± 4	23 ± 1	37 ± 0	24 ± 4	61 ± 4
372(141x2)	(П) ор.		89 ± 5	82 ± 3	74 ± 4	16 ± 2	42 ± 2	31 ± 2	72 ± 4	90 ± 3	83 ± 3	73 ± 4	18 ± 2	44 ± 2	31 ± 1	75 ± 3
373(141x2)	(П) ор.		90 ± 4	85 ± 4	73 ± 3	18 ± 2	41 ± 2	29 ± 2	70 ± 5	92 ± 2	85 ± 2	72 ± 2	20 ± 2	43 ± 3	29 ± 2	72 ± 4
374 (65x109)	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*wf1, ora1*	77 ± 4	69 ± 4	57 ± 4	20 ± 3	36 ± 1	28 ± 1	64 ± 2	74 ± 3	66 ± 1	54 ± 1	20 ± 2	36 ± 0	29 ± 2	65 ± 2
375	(Л) фиол.	*sfc3-2, sfc6?*	83 ± 3	73 ± 5	62 ± 5	21 ± 2	44 ± 3	31 ± 2	75 ± 3	82 ± 4	72 ± 6	60 ± 5	22 ± 1	44 ± 2	31 ± 2	75 ± 3
376	(Л) деформ.		57 ± 5	44 ± 4	31 ± 2	26 ± 3	36 ± 4	41 ± 2	77 ± 5	60 ± 4	44 ± 3	30 ± 2	30 ± 3	40 ± 1	38 ± 6	78 ± 7
377	(Л) роз.		61 ± 4	47 ± 2	35 ± 2	25 ± 4	41 ± 2	38 ± 3	79 ± 3	61 ± 3	47 ± 2	35 ± 2	26 ± 3	41 ± 0	39 ± 1	80 ± 1
378	(Л) фиол.		59 ± 3	51 ± 3	35 ± 4	24 ± 3	40 ± 4	49 ± 2	89 ± 2	56 ± 1	47 ± 2	31 ± 3	26 ± 4	41 ± 5	44 ± 4	85 ± 8
381(1x2)	(Л) св.гол.	*dlb1*	95 ± 4	87 ± 3	71 ± 2	24 ± 3	42 ± 2	25 ± 1	67 ± 1	90 ± 1	83 ± 2	67 ± 2	23 ± 3	41 ± 3	26 ± 1	67 ± 3
382	(Л)фиол.,(С)желт1		52 ± 3	43 ± 3	33 ± 5	18 ± 3	38 ± 4	41 ± 2	79 ± 4	50 ± 3	41 ± 4	31 ± 4	19 ± 1	36 ± 2	36 ± 3	71 ± 5
383	(Л) св.гол.		64 ± 4	57 ± 4	45 ± 4	19 ± 1	44 ± 3	37 ± 1	81 ± 3	62 ± 2	54 ± 2	42 ± 2	20 ± 1	43 ± 1	37 ± 2	80 ± 1
384	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	81 ± 9	75 ± 8	64 ± 7	17 ± 2	48 ± 2	35 ± 1	83 ± 2	79 ± 6	72 ± 5	60 ± 4	18 ± 2	48 ± 2	35 ± 2	83 ± 1
385	(Л) деф., (С) желт2	*s1*	85 ± 5	76 ± 4	62 ± 3	23 ± 3	46 ± 2	32 ± 2	77 ± 4	84 ± 3	74 ± 2	59 ± 1	25 ± 3	48 ± 3	32 ± 1	80 ± 4
386	(Л) св.гол.		91 ± 4	84 ± 4	73 ± 4	18 ± 1	49 ± 1	30 ± 1	79 ± 2	88 ± 2	80 ± 2	69 ± 3	19 ± 1	48 ± 1	32 ± 1	80 ± 2
387	(Л) гол.		67 ± 5	56 ± 2	45 ± 1	22 ± 3	50 ± 2	33 ± 3	83 ± 1	62 ± 7	51 ± 5	41 ± 4	21 ± 3	52 ± 2	32 ± 2	84 ± 1
388	(Л) фиол.		49 ± 5	38 ± 5	29 ± 4	21 ± 3	37 ± 3	46 ± 3	83 ± 4	49 ± 3	37 ± 4	28 ± 3	21 ± 3	39 ± 2	46 ± 5	85 ± 6
389 (121x65)	(Л) фиол., (П) ор., (С) желт1	*ora1, sfc1*	75 ± 1 2	67 ± 1 3	52 ± 1 4	24 ± 2	36 ± 4	33 ± 3	69 ± 7	72 ± 4	63 ± 5	48 ± 8	24 ± 3	38 ± 4	32 ± 2	70 ± 7
390	(С) желт1	*YSED1, CSB1*	77 ± 4	71 ± 4	59 ± 4	18 ± 1	48 ± 5	31 ± 2	79 ± 4	74 ± 2	67 ± 2	55 ± 2	19 ± 0	47 ± 1	31 ± 3	78 ± 2
391	(Л) деформ. (С) желт1	*sfbs1, YSED1, CSB1*	54 ± 2	46 ± 1	37 ± 1	18 ± 1	44 ± 2	43 ± 1	87 ± 2	53 ± 2	45 ± 1	35 ± 1	18 ± 1	42 ± 1	42 ± 2	85 ± 2
392 (132 x103)	(Л) деформ., (С) желт2	*s1, sfbs1, rpbc3?*	63 ± 7	53 ± 6	40 ± 4	23 ± 4	43 ± 1	38 ± 3	81 ± 4	63 ± 5	53 ± 5	41 ± 3	22 ± 3	42 ± 1	38 ± 2	80 ± 2
393	(Л) гол.		84 ± 11	75 ± 5	65 ± 0	18 ± 11	60 ± 9	49 ± 3	109 ± 12	79 ± 8	70 ± 5	60 ± 2	19 ± 7	55 ± 2	48 ± 2	103 ± 0
394	(Л) гол.		82 ± 3	74 ± 3	62 ± 3	21 ± 1	50 ± 2	33 ± 1	83 ± 2	80 ± 2	72 ± 2	59 ± 2	21 ± 3	48 ± 1	32 ± 2	80 ± 1

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
395	(С) желт1	*YSED1,CSB1*	61 ± 6	52 ± 7	39 ± 6	21 ± 2	47 ± 4	42 ± 3	89 ± 5	58 ± 4	50 ± 5	38 ± 4	20 ± 1	45 ± 1	40 ± 2	85 ± 2
396	(Л) деформ., (Стеб) деформ.	*sfbs1, cs1*	47 ± 3	40 ± 2	32 ± 2	15 ± 2	45 ± 1	39 ± 2	84 ± 2	45 ± 2	39 ± 1	31 ± 1	14 ± 2	45 ± 2	37 ± 1	82 ± 3
402	(Л)фиол.,(С)желт1		91 ± 8	69 ± 8	57 ± 8	4 ± 2	46 ± 7	34 ± 6	80 ± 9	80 ± 7	60 ± 8	49 ± 7	5 ± 2	49 ± 7	34 ± 6	82 ± 9
403	(Л)св.гол.,(С)жел1		77 ± 4	66 ± 3	53 ± 2	24 ± 1	42 ± 3	35 ± 3	77 ± 4	74 ± 2	63 ± 3	51 ± 3	23 ± 2	41 ± 1	34 ± 2	75 ± 1
404	(Л) роз.	*d*	70 ± 5	67 ± 3	53 ± 3	21 ± 7	40 ± 3	29 ± 2	70 ± 4	67 ± 6	65 ± 2	51 ± 2	21 ± 6	39 ± 1	28 ± 1	68 ± 2
405	(Л) гол., (Т) деф.		48 ± 2	42 ± 3	32 ± 2	16 ± 2	37 ± 2	46 ± 2	82 ± 3	48 ± 2	41 ± 2	31 ± 2	16 ± 1	37 ± 1	42 ± 3	79 ± 4
406	(С) желт1		59 ± 5	44 ± 4	34 ± 4	24 ± 3	45 ± 1	39 ± 3	83 ± 2	57 ± 4	43 ± 3	33 ± 3	24 ± 2	45 ± 1	39 ± 2	84 ± 1
407	(Л) фиол.,(Т) деф.		58 ± 4	50 ± 3	38 ± 2	19 ± 2	39 ± 3	34 ± 3	73 ± 2	55 ± 2	48 ± 2	37 ± 1	18 ± 2	38 ± 1	33 ± 4	71 ± 2
408	(Л)св.гол.,(С)жел1		82 ± 5	73 ± 5	64 ± 4	18 ± 2	46 ± 2	31 ± 1	76 ± 2	80 ± 4	71 ± 4	62 ± 3	18 ± 1	46 ± 1	32 ± 1	78 ± 1
409	(Л) деформ., (Стеб) деформ.	*cs1*	58 ± 3	50 ± 3	41 ± 4	17 ± 1	48 ± 2	38 ± 1	85 ± 3	56 ± 2	48 ± 2	39 ± 3	17 ± 1	49 ± 0	37 ± 1	86 ± 1
410	(Л) деформ., (Стеб) деформ.	*cs1*	59 ± 4	50 ± 4	40 ± 3	19 ± 1	47 ± 1	38 ± 2	85 ± 3	56 ± 2	48 ± 2	38 ± 2	19 ± 1	46 ± 1	36 ± 2	83 ± 2
411	(Л) деформ., (Л) св.гол.,(Т)деформ., (П)ор.(Стеб) деф.	*cs1*	66 ± 3	54 ± 3	38 ± 1	28 ± 4	48 ± 2	38 ± 3	86 ± 4	63 ± 1	52 ± 1	37 ± 2	25 ± 3	46 ± 1	36 ± 2	82 ± 3
412	(Л) деформ., (С) желт1,(Стеб) деф.	*cs1*	65 ± 4	53 ± 2	48 ± 3	16 ± 2	51 ± 3	37 ± 2	87 ± 3	62 ± 3	51 ± 3	46 ± 3	16 ± 1	49 ± 1	36 ± 2	85 ± 1
413 (119x1)	(Л) св.гол., (П) ор.	*dlb1, dlb3, ora2*	84 ± 7	76 ± 6	64 ± 5	20 ± 4	43 ± 1	33 ± 1	76 ± 1	81 ± 2	72 ± 2	59 ± 2	21 ± 3	45 ± 1	34 ± 2	79 ± 1
414 (72x124)	(Л) св.гол., (С) желт1	*fe, dlb1*	87 ± 4	80 ± 4	65 ± 4	22 ± 1	39 ± 4	29 ± 2	68 ± 5	83 ± 1	76 ± 2	62 ± 3	21 ± 3	38 ± 2	28 ± 2	66 ± 2
415 (100 x103)	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт2	*s1, sfc2, svf1*	85 ± 2	70 ± 2	55 ± 3	30 ± 3	42 ± 1	37 ± 3	79 ± 4	81 ± 2	67 ± 1	52 ± 1	29 ± 2	41 ± 1	35 ± 2	77 ± 3
416 (100 x121)	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfc2, svf1, rs1*	80 ± 4	69 ± 5	56 ± 5	24 ± 3	45 ± 1	34 ± 3	79 ± 3	77 ± 4	66 ± 3	53 ± 3	24 ± 2	44 ± 1	33 ± 3	77 ± 3
417 (121 x100)	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfc2, svf1, rs1*	88 ± 5	76 ± 6	62 ± 6	26 ± 3	45 ± 2	38 ± 3	83 ± 4	84 ± 2	73 ± 3	59 ± 4	25 ± 3	44 ± 0	38 ± 3	81 ± 3
418	(Л) гол.		55 ± 2	42 ± 1	30 ± 2	24 ± 2	42 ± 3	44 ± 2	86 ± 2	54 ± 1	41 ± 1	30 ± 2	25 ± 2	41 ± 3	39 ± 2	80 ± 3
419	(Л) роз.(С) желт2		69 ± 6	53 ± 6	40 ± 7	29 ± 3	47 ± 1	40 ± 3	86 ± 4	66 ± 5	50 ± 4	38 ± 5	28 ± 4	44 ± 1	40 ± 2	84 ± 2
420	(Л) деформ. (С) желт1	*sfbs1, YSED1, CSB1*	57 ± 4	50 ± 5	38 ± 4	18 ± 2	43 ± 1	43 ± 2	86 ± 2	56 ± 2	49 ± 3	37 ± 3	19 ± 1	42 ± 1	41 ± 1	83 ± 1
421	(Л) деф. (С) желт2		79 ± 6	71 ± 7	57 ± 6	22 ± 0	48 ± 7	40 ± 3	88 ± 6	75 ± 3	67 ± 5	53 ± 4	22 ± 1	47 ± 4	39 ± 3	86 ± 2
422 (100 x121)	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfc2, svf1, rs1*	96 ± 3	84 ± 3	68 ± 3	28 ± 3	48 ± 3	34 ± 3	82 ± 3	94 ± 4	82 ± 4	66 ± 3	28 ± 2	46 ± 1	33 ± 2	79 ± 1

357

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
423	(Л) роз., (С) желт2		65 ± 7	54 ± 7	43 ± 7	22 ± 2	47 ± 3	39 ± 2	86 ± 2	63 ± 5	53 ± 6	41 ± 5	22 ± 2	44 ± 1	37 ± 2	82 ± 2
424	(Л) роз., (С) желт2		65 ± 5	53 ± 4	41 ± 4	24 ± 4	45 ± 2	41 ± 2	86 ± 3	63 ± 4	51 ± 3	39 ± 3	24 ± 4	43 ± 1	40 ± 2	83 ± 2
425	(Л) роз., (С) желт2		63 ± 4	50 ± 3	41 ± 3	22 ± 3	43 ± 1	42 ± 1	86 ± 2	61 ± 3	48 ± 3	39 ± 3	22 ± 2	42 ± 1	41 ± 1	83 ± 2
426	(Л) роз., (С) желт2		63 ± 8	55 ± 8	45 ± 7	18 ± 3	45 ± 3	41 ± 2	86 ± 5	60 ± 6	52 ± 6	41 ± 5	18 ± 3	44 ± 1	40 ± 1	85 ± 1
427	(Л) св.гол.	*dlb3-5*	67 ± 4	52 ± 5	39 ± 5	27 ± 3	44 ± 2	42 ± 3	86 ± 5	64 ± 2	50 ± 3	38 ± 4	26 ± 3	43 ± 0	40 ± 2	83 ± 2
428	(Л) деф..,(Л)св.гол.	*sfbs1-2, dlb3-5*	64 ± 4	48 ± 3	36 ± 3	28 ± 3	42 ± 2	43 ± 1	85 ± 3	62 ± 2	47 ± 2	35 ± 3	28 ± 2	40 ± 1	42 ± 1	82 ± 1
429	(Л) св.гол., (П) ор.	*dlb3-5, ora2*	62 ± 5	50 ± 4	39 ± 2	23 ± 3	43 ± 2	44 ± 3	87 ± 3	59 ± 3	48 ± 3	37 ± 2	22 ± 2	42 ± 0	43 ± 4	85 ± 3
430	(Л) фиол.	*sfc6-2*	65 ± 5	56 ± 4	43 ± 4	22 ± 5	48 ± 4	36 ± 4	84 ± 5	62 ± 3	54 ± 2	41 ± 2	21 ± 4	46 ± 1	33 ± 3	79 ± 2
431	(Л) св.гол.	*wf-x*	61 ± 4	51 ± 3	41 ± 2	20 ± 3	44 ± 3	40 ± 2	84 ± 3	59 ± 2	50 ± 2	39 ± 1	20 ± 2	41 ± 2	39 ± 3	81 ± 2
432	(Л) роз.	*pf-d*	75 ± 3	65 ± 2	52 ± 2	23 ± 4	44 ± 2	31 ± 1	75 ± 3	73 ± 4	63 ± 2	51 ± 2	23 ± 4	42 ± 1	30 ± 1	72 ± 1
433	(Л) деформ.		65 ± 5	51 ± 2	40 ± 3	26 ± 5	46 ± 2	36 ± 2	82 ± 3	64 ± 6	50 ± 2	38 ± 2	26 ± 5	44 ± 1	35 ± 1	79 ± 2
434	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		68 ± 6	58 ± 6	48 ± 6	20 ± 5	45 ± 1	38 ± 1	82 ± 1	65 ± 4	55 ± 3	45 ± 4	20 ± 4	44 ± 3	37 ± 0	81 ± 3
435	(П) ор., (Т) деформ., (С) желт1		67 ± 3	56 ± 4	46 ± 4	21 ± 3	48 ± 1	38 ± 2	86 ± 2	65 ± 3	55 ± 3	44 ± 3	21 ± 3	46 ± 2	37 ± 1	83 ± 2
436 (124 x141)	(Л) св.гол., (Л) роз.	*fe, pf1, rpf1*	90 ± 4	83 ± 5	70 ± 6	20 ± 4	43 ± 2	28 ± 1	71 ± 2	89 ± 1	82 ± 2	68 ± 3	20 ± 2	42 ± 1	27 ± 1	69 ± 1
437 (141 x132)	(Л) деформ., (Л) роз.	*sfbs1, pf1, RPF1*	70 ± 3	61 ± 3	47 ± 4	23 ± 3	40 ± 2	35 ± 3	75 ± 4	69 ± 2	59 ± 2	45 ± 2	24 ± 2	40 ± 1	34 ± 2	74 ± 2
438 (141 x132)	(Л) деформ., (Л) роз.	*sfbs1, pf1, RPF1*	76 ± 3	67 ± 3	54 ± 2	23 ± 3	44 ± 1	31 ± 2	75 ± 3	75 ± 2	65 ± 2	52 ± 2	23 ± 2	44 ± 1	30 ± 2	74 ± 2
439(132x 141)	(Л) деформ., (Л) роз.	*sfbs1, pf1, RPF1*	73 ± 6	66 ± 6	53 ± 4	21 ± 4	42 ± 2	34 ± 2	76 ± 3	72 ± 4	64 ± 3	51 ± 1	21 ± 4	41 ± 1	34 ± 1	75 ± 2
440 (121 x159)	(Л) фиол., (С) желт1	*sfc1,YSED1, rs1, csb1*	78 ± 3	70 ± 4	57 ± 4	22 ± 3	45 ± 1	34 ± 1	78 ± 2	78 ± 3	68 ± 3	55 ± 3	23 ± 1	44 ± 1	33 ± 1	77 ± 1
441	(Л) деформ. (С) желт1	*sfbs1, YSED1, CSB1*	59 ± 4	51 ± 4	42 ± 2	18 ± 3	42 ± 1	43 ± 2	85 ± 2	59 ± 2	51 ± 1	42 ± 1	17 ± 3	41 ± 1	44 ± 1	85 ± 1
442	(Л) св.гол.		58 ± 6	46 ± 6	37 ± 6	21 ± 3	37 ± 1	39 ± 2	77 ± 3	57 ± 5	45 ± 6	37 ± 5	21 ± 2	37 ± 1	41 ± 1	77 ± 1
443 (124 x109)	(Л) св.гол., (С) желт1	*wf1, fe*	95 ± 3	87 ± 4	75 ± 5	20 ± 4	41 ± 3	28 ± 1	69 ± 2	94 ± 5	87 ± 4	74 ± 3	20 ± 2	40 ± 2	27 ± 2	67 ± 0
444 (103 x132)	(Л) деформ., (С) желт2	*s1, sfbs1*	72 ± 4	63 ± 3	49 ± 4	23 ± 3	47 ± 1	34 ± 3	81 ± 3	73 ± 2	63 ± 3	50 ± 3	22 ± 2	47 ± 1	35 ± 1	82 ± 1
445	(Л) св.гол.		73 ± 6	66 ± 5	56 ± 5	17 ± 4	43 ± 2	41 ± 1	84 ± 3	72 ± 5	65 ± 6	54 ± 6	18 ± 3	43 ± 1	43 ± 2	86 ± 2
446	(Л)фиол.,(С)желт1		68 ± 4	60 ± 3	48 ± 3	20 ± 3	45 ± 1	33 ± 2	78 ± 3	68 ± 3	61 ± 3	50 ± 3	18 ± 3	45 ± 1	35 ± 1	79 ± 1
447	(Л) фиол., (С) желт1	*sfc10, dlb9, ysed2*	53 ± 3	44 ± 4	33 ± 4	19 ± 2	45 ± 2	38 ± 3	84 ± 4	53 ± 3	44 ± 3	34 ± 4	19 ± 3	44 ± 1	39 ± 1	83 ± 1

358

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Ho	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
448	(Л) деформ., (Л) св.гол., (С) желт2	*s1, dlb3-10*	64 ± 3	52 ± 3	41 ± 2	23 ± 2	40 ± 1	40 ± 3	80 ± 4	64 ± 3	53 ± 3	42 ± 3	22 ± 2	40 ± 0	41 ± 2	81 ± 1
449	(Л) деф., (С) желт2		63 ± 3	48 ± 4	40 ± 3	23 ± 3	42 ± 1	37 ± 3	79 ± 4	63 ± 2	49 ± 5	42 ± 3	22 ± 2	41 ± 1	39 ± 2	80 ± 2
450	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1		77 ± 3	68 ± 2	57 ± 2	21 ± 3	42 ± 2	31 ± 1	73 ± 2	78 ± 4	69 ± 3	59 ± 3	20 ± 3	41 ± 1	32 ± 1	74 ± 2
451	(Л) деф..,(С) желт2		71 ± 3	59 ± 3	47 ± 2	24 ± 2	42 ± 2	35 ± 3	77 ± 5	71 ± 3	60 ± 3	49 ± 3	23 ± 3	42 ± 1	36 ± 2	77 ± 2
452	(Л) фиол.		71 ± 3	64 ± 3	51 ± 2	20 ± 2	40 ± 1	29 ± 2	69 ± 2	72 ± 3	64 ± 2	53 ± 2	19 ± 3	39 ± 1	31 ± 1	70 ± 1
454	(С) желт1		54 ± 5	45 ± 5	33 ± 3	20 ± 2	44 ± 1	33 ± 2	76 ± 3	54 ± 4	45 ± 4	34 ± 3	20 ± 1	44 ± 1	35 ± 1	79 ± 1
455	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1		62 ± 3	51 ± 2	38 ± 2	24 ± 2	42 ± 1	44 ± 3	85 ± 4	63 ± 2	51 ± 2	40 ± 2	23 ± 2	41 ± 1	45 ± 1	87 ± 1
456	(Л)фиол.,(С)желт1		63 ± 1	54 ± 2	43 ± 2	21 ± 2	41 ± 1	36 ± 3	76 ± 3	64 ± 2	54 ± 4	44 ± 5	21 ± 3	40 ± 0	37 ± 1	77 ± 1
457	(Л) фиол., (Т) деформ., (С) желт1		55 ± 3	46 ± 2	36 ± 2	19 ± 2	41 ± 1	38 ± 3	78 ± 3	56 ± 2	47 ± 2	37 ± 3	19 ± 2	41 ± 1	41 ± 2	82 ± 2
458	(Л) роз., (С) желт2	*pf1-ad, RPF1 yspf1*	70 ± 4	53 ± 3	42 ± 2	28 ± 3	46 ± 1	39 ± 2	85 ± 3	71 ± 3	54 ± 2	43 ± 2	27 ± 4	45 ± 1	41 ± 1	86 ± 2
459(159x2)	(С) желт1	*YSED1, csb1*	95 ± 6	88 ± 5	76 ± 4	20 ± 3	47 ± 2	28 ± 2	75 ± 3	95 ± 4	88 ± 3	78 ± 2	18 ± 3	46 ± 1	30 ± 1	76 ± 1
460 (100 x186)	(Л) деформ., (Л) фиол.	*sfc2, svf1, bep1*	66 ± 2	57 ± 1	44 ± 1	22 ± 2	43 ± 1	36 ± 3	79 ± 3	66 ± 2	57 ± 1	45 ± 2	21 ± 1	42 ± 1	37 ± 1	79 ± 1
461	(Л) роз.		61 ± 6	50 ± 5	38 ± 3	23 ± 3	38 ± 3	38 ± 2	76 ± 4	60 ± 4	49 ± 3	37 ± 2	23 ± 3	38 ± 1	38 ± 1	76 ± 1
462	(Л) фиол.		83 ± 3	74 ± 3	63 ± 3	20 ± 3	48 ± 1	33 ± 3	81 ± 4	82 ± 3	74 ± 3	64 ± 3	18 ± 3	47 ± 1	35 ± 1	82 ± 2
463	(Л)фиол.,(С)желт1		75 ± 2	66 ± 2	56 ± 2	19 ± 2	48 ± 1	33 ± 3	82 ± 4	75 ± 2	66 ± 2	57 ± 3	18 ± 2	47 ± 1	34 ± 2	81 ± 2
464	(Л) роз., (С) желт2		67 ± 3	56 ± 3	44 ± 2	23 ± 3	46 ± 1	42 ± 3	88 ± 3	66 ± 2	55 ± 3	45 ± 2	21 ± 2	45 ± 1	44 ± 4	89 ± 3
465	(Л)фиол.,(С)желт1		49 ± 5	38 ± 3	28 ± 2	21 ± 4	37 ± 2	39 ± 2	76 ± 2	48 ± 5	37 ± 4	27 ± 3	21 ± 3	37 ± 1	41 ± 3	78 ± 3
468	(Л) деформ.		49 ± 4	37 ± 3	28 ± 2	21 ± 2	37 ± 1	34 ± 3	72 ± 3	48 ± 4	37 ± 3	28 ± 2	21 ± 3	37 ± 1	37 ± 2	74 ± 1
469	(Л) св.гол., (Л) фиол., (С) желт1		66 ± 3	56 ± 3	44 ± 4	22 ± 2	46 ± 2	35 ± 2	80 ± 4	66 ± 3	56 ± 2	44 ± 3	22 ± 3	46 ± 2	38 ± 1	84 ± 3
470	(С) желт1		74 ± 3	64 ± 2	52 ± 2	22 ± 2	45 ± 2	34 ± 2	79 ± 4	74 ± 3	65 ± 1	53 ± 1	21 ± 3	45 ± 1	39 ± 1	84 ± 2
471	(Л)фиол.,(С)желт1		46 ± 2	35 ± 1	24 ± 2	23 ± 2	45 ± 2	35 ± 2	80 ± 3	45 ± 3	34 ± 2	23 ± 2	22 ± 2	45 ± 2	36 ± 2	82 ± 1
472	(С) желт1		59 ± 4	50 ± 2	36 ± 2	23 ± 2	50 ± 6	38 ± 3	87 ± 8	57 ± 0	50 ± 2	38 ± 3	20 ± 2	45 ± 1	41 ± 5	85 ± 3
473	(Л) гол, (Раст) хлф.	*ygp2*	89 ± 3	81 ± 3	68 ± 3	22 ± 1	47 ± 1	28 ± 2	75 ± 3	90 ± 2	82 ± 2	70 ± 2	20 ± 3	47 ± 1	29 ± 1	76 ± 1
474	(Л)св.гол.(С)желт1		75 ± 3	64 ± 3	51 ± 2	24 ± 2	53 ± 4	39 ± 2	92 ± 5	74 ± 3	64 ± 2	52 ± 2	22 ± 2	53 ± 4	41 ± 2	94 ± 5
475 (188 x132)	(Л) деформ.	*sfbs1, pbc1*	56 ± 3	47 ± 2	36 ± 2	20 ± 2	41 ± 2	36 ± 2	77 ± 4	57 ± 3	48 ± 1	38 ± 1	19 ± 2	41 ± 1	41 ± 1	82 ± 2
476 (132 x173)	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfbs1, sfc3-2, ysed2, csb1*	58 ± 4	50 ± 4	40 ± 4	19 ± 3	38 ± 2	37 ± 3	75 ± 3	59 ± 6	51 ± 5	41 ± 5	18 ± 3	38 ± 1	41 ± 1	79 ± 1
477 (159	(Л) св.гол.,	*fe, YSED1,*	86 ± 2	78 ± 2	66 ± 1	20 ± 2	41 ± 2	26 ± 1	68 ± 3	87 ± 4	80 ± 3	68 ± 3	19 ± 4	41 ± 0	30 ± 1	71 ± 1

359

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	Н1b	Ht	infl	Т1	Т2	Т3	Но	Н1b	Ht	infl	Т1	Т2	Т3
х124)	(С) желт1	*csb1*														
478	(Л)фиол.,(С)желт1		40 ± 3	28 ± 3	19 ± 3	21 ± 2	42 ± 2	31 ± 1	73 ± 3	41 ± 3	29 ± 2	20 ± 2	21 ± 2	42 ± 1	34 ± 1	76 ± 2
479	(П) ор., (Т)деформ.		54 ± 2	40 ± 2	28 ± 1	26 ± 2	38 ± 2	42 ± 2	80 ± 3	56 ± 2	41 ± 2	29 ± 2	26 ± 3	38 ± 1	44 ± 2	83 ± 2
480	(Л)св.гол(Раст)хлф		71 ± 3	59 ± 2	48 ± 1	22 ± 2	51 ± 2	37 ± 3	88 ± 4	71 ± 3	60 ± 2	50 ± 2	20 ± 3	50 ± 1	39 ± 3	89 ± 4
481	(Л) св.гол.		49 ± 2	36 ± 2	24 ± 2	26 ± 2	38 ± 2	39 ± 2	77 ± 2	49 ± 3	36 ± 3	23 ± 1	26 ± 2	38 ± 1	40 ± 3	79 ± 3
482	(Л) св.гол.		33 ± 3	28 ± 3	22 ± 3	11 ± 1	36 ± 3	38 ± 2	74 ± 2	34 ± 3	29 ± 3	22 ± 3	12 ± 1	36 ± 3	41 ± 3	77 ± 4
483	(Л) роз., (С) желт2		61 ± 4	47 ± 4	34 ± 3	27 ± 3	48 ± 2	36 ± 2	84 ± 3	59 ± 3	46 ± 3	33 ± 2	25 ± 2	47 ± 1	38 ± 2	85 ± 2
484	(Л) св.гол.		31 ± 2	24 ± 1	17 ± 2	14 ± 3	38 ± 1	35 ± 1	73 ± 2	32 ± 3	25 ± 1	18 ± 2	14 ± 4	39 ± 1	39 ± 3	77 ± 3
485	(Л) деф., (С) желт2		40 ± 3	33 ± 2	24 ± 2	16 ± 1	38 ± 2	34 ± 3	72 ± 3	43 ± 2	35 ± 2	27 ± 2	15 ± 2	39 ± 1	36 ± 1	76 ± 2
486	(Л)фиол.,(С)желт1		46 ± 4	37 ± 4	27 ± 3	19 ± 2	40 ± 1	31 ± 1	71 ± 1	48 ± 5	39 ± 4	29 ± 3	19 ± 3	43 ± 1	34 ± 2	77 ± 2
487	(Л)фиол.,(С)желт1		40 ± 2	27 ± 3	19 ± 3	21 ± 2	45 ± 3	36 ± 4	81 ± 4	40 ± 2	26 ± 2	19 ± 3	20 ± 2	42 ± 1	35 ± 2	77 ± 2
489	(Л) гол.		71 ± 3	58 ± 3	46 ± 2	25 ± 1	39 ± 0	36 ± 0	75 ± 0	76 ± 6	64 ± 4	53 ± 5	24 ± 2	46 ± 2	36 ± 7	82 ± 6
490	(Л) гол.		70 ± 9	56 ± 11	39 ± 14	31 ± 6	40 ± 1	37 ± 1	77 ± 2	75 ± 0	61 ± 5	43 ± 10	32 ± 10	47 ± 1	37 ± 9	84 ± 8
491	(Л) гол.		70 ± 5	58 ± 7	44 ± 10	26 ± 5	39 ± 2	39 ± 2	78 ± 0	75 ± 4	64 ± 0	49 ± 5	26 ± 9	46 ± 1	39 ± 6	85 ± 6
492	(Л) св.гол.		80 ± 3	59 ± 7	46 ± 6	34 ± 4	37 ± 1	38 ± 1	75 ± 1	86 ± 8	65 ± 1	52 ± 0	34 ± 8	44 ± 0	37 ± 7	81 ± 6
493	(Л) фиол.		56 ± 2	43 ± 3	33 ± 6	23 ± 7	32 ± 0	41 ± 2	73 ± 2	61 ± 10	48 ± 2	37 ± 1	23 ± 11	38 ± 1	40 ± 7	78 ± 4
494	(Л) гол.		74 ± 6	57 ± 2	40 ± 5	34 ± 11	42 ± 1	36 ± 0	78 ± 1	80 ± 16	64 ± 6	45 ± 0	35 ± 16	50 ± 3	36 ± 7	86 ± 5
495	(Л) св.гол.		83 ± 0	65 ± 2	47 ± 5	36 ± 5	42 ± 1	34 ± 3	75 ± 3	89 ± 11	73 ± 7	53 ± 1	36 ± 9	49 ± 2	33 ± 4	82 ± 3
497	(Л)фиол.,(С)желт1		49 ± 5	42 ± 3	34 ± 2	14 ± 3	42 ± 3	35 ± 4	76 ± 7	48 ± 5	43 ± 3	36 ± 3	12 ± 4	43 ± 1	40 ± 2	83 ± 4
498	(С) желт1		54 ± 3	44 ± 2	33 ± 1	20 ± 2	42 ± 3	39 ± 2	81 ± 4	56 ± 1	47 ± 3	37 ± 3	19 ± 2	45 ± 1	41 ± 3	86 ± 3
499(2х159)	(С) желт1	*YSED1, csb1*	106 ± 4	96 ± 3	83 ± 3	24 ± 2	46 ± 1	28 ± 2	74 ± 3	107 ± 2	98 ± 2	85 ± 2	22 ± 4	45 ± 1	30 ± 1	75 ± 1
500 (121 х173)	(Л) фиол., (С) желт1	*sfc1, rs1, ysed2, csb1, sgh1*	75 ± 3	62 ± 2	47 ± 2	28 ± 3	45 ± 1	35 ± 2	80 ± 3	79 ± 4	65 ± 2	51 ± 3	28 ± 5	47 ± 2	36 ± 3	83 ± 2
502	(Л) гол.		70 ± 1	51 ± 3	35 ± 6	34 ± 6	38 ± 0	38 ± 3	76 ± 3	75 ± 10	56 ± 4	39 ± 1	35 ± 11	45 ± 2	37 ± 5	82 ± 3
2417L-3	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		41 ± 2	33 ± 2	24 ± 2	17 ± 2	34 ± 2	38 ± 1	72 ± 5	43 ± 2	34 ± 2	25 ± 2	18 ± 2	35 ± 1	37 ± 2	71 ± 3
4069 L5-1-1	(Л) св.гол., (Л) фиол.		67 ± 2	54 ± 6	42 ± 6	25 ± 8	42 ± 9	49 ± 7	91 ± 34	77 ± 7	62 ± 2	48 ± 2	28 ± 9	45 ± 4	41 ± 9	86 ± 7
4069 L5-1-2	(Л) гол.		68 ± 1	53 ± 6	44 ± 8	25 ± 8	43 ± 10	48 ± 6	91 ± 35	78 ± 6	61 ± 2	50 ± 3	28 ± 9	46 ± 5	40 ± 9	86 ± 7
4069L5-1-3	(Л) св.гол., (Л) фиол.		74 ± 5	63 ± 15	53 ± 17	22 ± 11	39 ± 6	49 ± 10	88 ± 34	84 ± 1	71 ± 12	59 ± 12	25 ± 12	42 ± 1	41 ± 8	83 ± 10
5647L-8	(Л) гол.		80 ± 9	64 ± 8	50 ± 7	30 ± 7	39 ± 6	36 ± 6	75 ± 9	78 ± 9	62 ± 8	50 ± 7	28 ± 7	41 ± 6	33 ± 6	74 ± 9
6048L-1	(Л) роз., (С) желт2		53 ± 2	35 ± 0	24 ± 1	29 ± 3	43 ± 0	44 ± 3	87 ± 28	54 ± 1	35 ± 2	25 ± 1	29 ± 1	43 ± 2	40 ± 2	83 ± 3
7778L-1	(Л) св.гол., (П) ор., (Т) деформ.		69 ± 6	58 ± 5	46 ± 5	23 ± 3	47 ± 3	38 ± 3	85 ± 5	71 ± 5	59 ± 3	48 ± 3	22 ± 4	52 ± 3	38 ± 6	89 ± 4

360

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
7946L-5	(Л) деф.,(Л) фиол.		75 ± 2	62 ± 3	50 ± 5	25 ± 5	39 ± 1	38 ± 1	78 ± 15	81 ± 5	68 ± 4	55 ± 3	26 ± 5	44 ± 2	38 ± 6	81 ± 6
7952L-5	(Л) гол.		71 ± 3	60 ± 3	45 ± 1	26 ± 2	40 ± 1	35 ± 2	75 ± 15	76 ± 4	66 ± 3	50 ± 4	26 ± 0	45 ± 2	34 ± 3	78 ± 2
8606L-1	(С) желт1		68 ± 3	55 ± 6	42 ± 6	25 ± 8	43 ± 2	35 ± 1	78 ± 16	73 ± 7	59 ± 2	46 ± 3	28 ± 10	46 ± 4	31 ± 3	77 ± 1
8861L-1	(С)жел1,(Раст)хлф		62 ± 8	56 ± 7	47 ± 7	14 ± 7	55 ± 7	49 ± 7	104 ± 6	66 ± 8	60 ± 8	49 ± 7	17 ± 7	53 ± 7	45 ± 7	98 ± 10
1x32L-2	(Л) св.гол., (П) ор.	*dlb1, dlb3, ora2*	67 ± 2	60 ± 2	48 ± 1	20 ± 2	41 ± 2	31 ± 2	73 ± 9	70 ± 2	62 ± 2	50 ± 2	19 ± 2	44 ± 1	30 ± 1	74 ± 1
1x124 L-2	(Л) св.гол., (П) ор., (С) желт1	*fe, dlb1*	99 ± 2	91 ± 2	74 ± 1	26 ± 2	42 ± 1	28 ± 3	70 ± 8	103 ± 3	96 ± 3	78 ± 3	24 ± 2	44 ± 1	27 ± 2	71 ± 1
281x121 L-2	(Л) деф., (Л) фиол., (С)жел1,(Стеб)деф	*zeb1, zeb2, sfc1, rs1*	48 ± 2	36 ± 3	27 ± 3	21 ± 1	48 ± 1	33 ± 4	81 ± 5	47 ± 4	34 ± 4	26 ± 3	21 ± 1	46 ± 2	32 ± 3	77 ± 3
595808L-8	(С) желт1	*YSED1*	68 ± 2	57 ± 6	44 ± 6	24 ± 4	45 ± 3	37 ± 4	82 ± 15	74 ± 3	62 ± 2	48 ± 3	25 ± 6	49 ± 1	32 ± 3	81 ± 2
605311 L-2	(Л) деформ., (Л) св.гол.,(Стеб) деф.	*cs1*	62 ± 5	55 ± 5	46 ± 4	16 ± 2	49 ± 3	33 ± 2	82 ± 4	62 ± 3	56 ± 3	47 ± 3	15 ± 2	50 ± 1	35 ± 2	85 ± 2
606143 L-1	(Л) роз., (Л) фиол., (С) желт2	*pf-ad, , yspf1, sfc1*	60 ± 4	49 ± 3	39 ± 2	21 ± 2	41 ± 3	41 ± 2	82 ± 10	60 ± 3	50 ± 2	40 ± 2	21 ± 2	41 ± 1	39 ± 2	80 ± 2
620803L1	(Л) деф.,(С) желт1		50 ± 3	43 ± 3	35 ± 2	15 ± 1	41 ± 3	42 ± 2	83 ± 10	52 ± 3	44 ± 2	37 ± 2	15 ± 1	43 ± 1	41 ± 3	84 ± 3
620804L2	Л) деф.,(С) желт1		54 ± 4	44 ± 5	36 ± 4	18 ± 2	41 ± 3	44 ± 2	85 ± 12	57 ± 4	46 ± 3	38 ± 2	18 ± 2	43 ± 1	40 ± 3	82 ± 3
620805L3	Л) деф.,(С) желт1		54 ± 4	46 ± 5	36 ± 4	17 ± 1	41 ± 3	42 ± 2	83 ± 10	55 ± 3	48 ± 4	38 ± 3	17 ± 1	43 ± 1	40 ± 2	84 ± 3
620080L4	(Л) роз.,(С) желт2		59 ± 4	48 ± 6	38 ± 5	21 ± 3	46 ± 3	42 ± 2	87 ± 12	62 ± 4	50 ± 4	40 ± 3	22 ± 4	48 ± 1	38 ± 4	86 ± 3
620807L5	(Л) деф. (С) желт1		49 ± 3	43 ± 4	35 ± 3	15 ± 1	42 ± 3	43 ± 1	85 ± 12	52 ± 2	46 ± 2	37 ± 1	15 ± 1	43 ± 1	39 ± 2	82 ± 2
620808L6	(Л) св.гол.		64 ± 3	52 ± 3	39 ± 3	25 ± 3	43 ± 2	46 ± 1	89 ± 12	68 ± 5	55 ± 2	42 ± 3	26 ± 4	45 ± 1	42 ± 3	86 ± 2
623786L1	(Л) гол.		69 ± 12	62 ± 8	51 ± 5	18 ± 8	45 ± 3	39 ± 4	84 ± 23	70 ± 9	63 ± 6	52 ± 4	18 ± 6	45 ± 1	35 ± 2	80 ± 3
65x159 L-1	(П) ор., (С) желт1	*ora1, YSED1, CSB1*	71 ± 2	61 ± 4	49 ± 4	22 ± 2	41 ± 1	30 ± 4	71 ± 11	74 ± 4	65 ± 4	52 ± 4	22 ± 2	45 ± 1	28 ± 2	73 ± 1
288x132L1	(Л) деформ.	*sfbs1, pbc1-2*	52 ± 3	44 ± 3	34 ± 2	18 ± 2	38 ± 3	42 ± 2	80 ± 9	54 ± 2	46 ± 2	36 ± 1	18 ± 2	40 ± 1	41 ± 2	81 ± 2
124x53 L-1	(Л) деформ.,(Л) св. гол.(П)ор.(С)жел1	*pbc3, fe*	70 ± 6	62 ± 4	50 ± 4	20 ± 2	40 ± 1	35 ± 2	75 ± 20	71 ± 3	63 ± 2	51 ± 3	21 ± 0	40 ± 2	32 ± 4	72 ± 2
124x208 L-1	(Л) деформ.,(Л) св. гол.(П)ор.(С)желт1	*pbc1, fe*	67 ± 3	61 ± 3	48 ± 3	19 ± 1	41 ± 1	34 ± 3	75 ± 21	69 ± 0	62 ± 0	49 ± 3	19 ± 3	41 ± 2	31 ± 4	72 ± 2
132x121 L-1	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfbs1, sfc1, rs1*	65 ± 3	50 ± 3	37 ± 2	28 ± 2	40 ± 1	36 ± 1	76 ± 7	67 ± 3	53 ± 2	39 ± 2	28 ± 2	42 ± 1	36 ± 2	78 ± 2
65x173 L-1	(Л) фиол., (П) ор., (С) желт1	*ora1, sfc3-2, ysed2, csb1*	67 ± 5	54 ± 3	41 ± 2	26 ± 6	45 ± 2	30 ± 2	75 ± 3	70 ± 9	57 ± 4	45 ± 2	25 ± 7	51 ± 3	29 ± 3	80 ± 1
65x173 L-2	(Л) фиол., (П) ор., (С) желт1	*ora1, sfc3-2, ysed2,csb1,sgh1*	64 ± 6	53 ± 5	42 ± 3	22 ± 4	42 ± 1	37 ± 2	79 ± 10	67 ± 8	56 ± 5	45 ± 3	22 ± 5	46 ± 3	35 ± 3	81 ± 1
173x53 L-1-2	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*pbc3, sfc3, ysed2, csb1*	72 ± 7	62 ± 6	48 ± 5	24 ± 5	44 ± 2	34 ± 2	78 ± 17	78 ± 7	68 ± 4	53 ± 3	25 ± 5	47 ± 2	30 ± 1	77 ± 1

361

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
391x65 L-1	(Л) деформ., (П) ор., (С) желт1	*ora1, sfbs1, YSED1, csb1*	68 ± 2	63 ± 2	52 ± 2	16 ± 3	49 ± 2	31 ± 5	80 ± 17	74 ± 6	69 ± 5	57 ± 3	17 ± 4	53 ± 6	28 ± 4	81 ± 1
391x65 L-2	(Л) деформ., (П) ор., (С) желт1	*ora1, sfbs1, YSED1, csb1*	70 ± 4	63 ± 6	54 ± 3	16 ± 1	50 ± 2	31 ± 6	80 ± 16	76 ± 2	69 ± 2	60 ± 3	16 ± 1	54 ± 6	27 ± 4	81 ± 1
391x109 L-1	(Л) св.гол., (С) желт1	*wf1, YSED1, CSB1*	54 ± 4	47 ± 4	38 ± 4	16 ± 3	38 ± 2	38 ± 0	76 ± 15	58 ± 1	51 ± 2	42 ± 2	16 ± 2	41 ± 1	33 ± 2	74 ± 1
391x109 L-2	(Л) св.гол., (С) желт1	*wf1, YSED1, CSB1*	59 ± 3	51 ± 4	42 ± 3	17 ± 1	38 ± 2	39 ± 1	77 ± 16	64 ± 1	55 ± 0	46 ± 1	17 ± 1	41 ± 1	34 ± 1	75 ± 1
391x109 L-3	(Л) деформ., (Л) св.гол., (С) желт1	*sfbs1, wf1, YSED1,CSB1,*	56 ± 4	51 ± 4	41 ± 3	14 ± 1	42 ± 1	38 ± 1	80 ± 15	60 ± 1	55 ± 1	45 ± 0	15 ± 1	45 ± 2	34 ± 2	78 ± 1
391x109 L-4	(Л) деформ., (Л) св.гол.,(С)желт1	*sfbs1, wf1, YSED1, CSB1*	58 ± 5	49 ± 3	40 ± 3	18 ± 3	39 ± 1	38 ± 1	77 ± 16	64 ± 8	54 ± 5	45 ± 5	19 ± 3	42 ± 2	34 ± 1	76 ± 1
391x109 L-5	(Л) деформ., (Л) св.гол.,(С)желт1	*sfbs1, wf1, YSED1, CSB1*	59 ± 1	52 ± 2	42 ± 2	17 ± 1	38 ± 1	39 ± 1	76 ± 15	64 ± 3	56 ± 2	47 ± 2	18 ± 2	41 ± 2	34 ± 2	75 ± 1
391x121 L-1	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfbs1, sfc1, rs1, csb1*	66 ± 4	58 ± 4	49 ± 4	17 ± 2	43 ± 2	35 ± 2	78 ± 2	68 ± 3	60 ± 4	53 ± 4	15 ± 2	46 ± 1	36 ± 2	82 ± 2
391x121 L-2	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfbs1, sfc1, rs1, CSB1*	65 ± 2	54 ± 3	43 ± 2	22 ± 2	43 ± 1	35 ± 2	78 ± 2	67 ± 1	57 ± 1	46 ± 2	20 ± 3	45 ± 1	38 ± 2	83 ± 1
132x173 L-2	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfbs1, sfc3-2, ysed2,csb1,sgh1*	58 ± 4	50 ± 3	40 ± 2	19 ± 2	39 ± 1	38 ± 1	77 ± 9	59 ± 3	51 ± 3	41 ± 2	17 ± 2	39 ± 1	41 ± 2	80 ± 1
391x173 L-1	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfbs1, sfc3-2, ysed2,CSB1,sgh1*	62 ± 3	53 ± 2	41 ± 2	21 ± 2	43 ± 2	37 ± 2	81 ± 3	64 ± 4	55 ± 2	44 ± 2	20 ± 2	46 ± 1	40 ± 3	86 ± 2
391x173 L-2	(Л) деформ., (Л) фиол., (С) желт1	*sfc3-2, sfbs1, ysed2,CSB,sgh1*	70 ± 4	59 ± 3	46 ± 3	24 ± 2	45 ± 2	39 ± 1	83 ± 2	72 ± 3	61 ± 3	50 ± 2	22 ± 3	48 ± 1	40 ± 2	88 ± 2
396x210 L-1	(Л) деформ., (Л) св.гол., (Раст) хлф., (Стеб) деформ.	*ygp1, cs1, sfbs1, dlb3*	57 ± 8	52 ± 7	43 ± 7	14 ± 7	49 ± 7	36 ± 7	85 ± 5	61 ± 8	55 ± 7	45 ± 7	17 ± 7	47 ± 7	33 ± 6	80 ± 9
124x176 L-2	(Л)деф.,(Л)св.гол., (Л) роз., (С)желт1	*s1, fe, pf1*	93 ± 7	86 ± 6	71 ± 5	22 ± 3	44 ± 2	30 ± 3	74 ± 10	95 ± 4	89 ± 3	74 ± 2	21 ± 3	47 ± 1	29 ± 1	76 ± 1
159x255 L-1	(Л) роз., (Л) фиол., (С) желт1	*pf1, sfc1, YSED1, csb1*	83 ± 5	76 ± 5	65 ± 6	18 ± 4	48 ± 3	32 ± 6	80 ± 16	90 ± 9	83 ± 8	71 ± 6	19 ± 4	53 ± 7	28 ± 5	81 ± 1
159x176 L-1	(Л) роз., (С) желт1	*pf1, YSED1, csb1*	81 ± 4	75 ± 3	66 ± 3	15 ± 2	48 ± 1	35 ± 6	83 ± 26	82 ± 1	76 ± 0	67 ± 2	16 ± 1	48 ± 1	32 ± 2	80 ± 1
159x176 L-2	(Л) деформ., (Л) роз., (С) желт1	*s1, pf1, YSED1, csb1*	10 ± 2 3	96 ± 1	84 ± 3	19 ± 4	49 ± 2	39 ± 7	88 ± 22	105 ± 3	97 ± 5	85 ± 4	19 ± 1	49 ± 0	36 ± 5	85 ± 6
210x281	(Л) фиол., (С)	*zeb1, sfc1, rs1*	60 ± 8	43 ± 7	33 ± 6	27 ± 6	42 ± 6	34 ± 6	76 ± 9	59 ± 8	42 ± 6	32 ± 6	26 ± 6	41 ± 6	35 ± 6	75 ± 9

Продолжение приложения 2

№ ген колл.	Качественные признаки	*Гены*	Исходные средние							Приведенные к значениям сорта-стандарта средние						
			Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3	Но	H1b	Ht	infl	T1	T2	T3
x121L-1	желт1,(Раст)хлф															
210x255 L-1	(Л) роз., (Л) фиол., (С)жел1(Раст)хлф.	*ygp1, pf1, sfc1, rs1*	87 ± 5	76 ± 4	63 ± 4	23 ± 2	49 ± 2	31 ± 3	80 ± 8	89 ± 4	79 ± 3	66 ± 3	22 ± 2	52 ± 3	31 ± 2	83 ± 1
210x255 L-3	(Л) роз., (Л) фиол., (С)жел1(Раст)хлф.	*ygp1, pf1, sfc1, rs1*	82 ± 1	72 ± 5	56 ± 5	26 ± 5	46 ± 2	33 ± 4	79 ± 16	88 ± 5	78 ± 2	61 ± 2	27 ± 6	49 ± 2	29 ± 3	79 ± 2
210x392 L-1	(Л) деформ., (С) желт2, (Раст) хлф.	*ygp1, s1, sfbs1*	55 ± 6	48 ± 7	37 ± 7	18 ± 2	41 ± 1	34 ± 1	75 ± 2	59 ± 0	53 ± 1	42 ± 3	17 ± 3	46 ± 3	29 ± 3	76 ± 1
210x392 L-2	(Л) деформ., (С) желт2, (Раст) хлф.	*ygp1, s1, sfbs1*	53 ± 8	42 ± 3	32 ± 1	21 ± 8	39 ± 0	39 ± 0	78 ± 14	58 ± 13	47 ± 6	35 ± 4	23 ± 10	42 ± 3	34 ± 3	77 ± 1
391x392 L-1	(Л) деформ. (С) желт1	*s1, sfbs1, YSED1, csb1*	59 ± 3	50 ± 4	38 ± 4	21 ± 2	41 ± 3	40 ± 3	81 ± 10	61 ± 2	52 ± 2	40 ± 3	21 ± 3	43 ± 1	39 ± 2	82 ± 2
255x210 L-1	(Л) фиол., (С) желт1.(Раст)хлф	*ygp1, sfc1, rs1*	94 ± 1	81 ± 4	68 ± 5	26 ± 5	48 ± 0	36 ± 5	84 ± 14	10 ± 7 2	88 ± 5	75 ± 3	27 ± 5	52 ± 4	32 ± 6	84 ± 4
255x210 L-2	(Л)св.гол.(Л)фиол. (С)жел1(Раст)хлф.	*ygp1, dlb3, sfc1, rs1*	87 ± 7	75 ± 8	61 ± 8	26 ± 2	46 ± 1	34 ± 4	80 ± 17	93 ± 3	82 ± 4	66 ± 4	27 ± 2	50 ± 2	30 ± 3	80 ± 2
255x210 L-4	(Л) фиол., (С) желт1,(Раст)хлф	*ygp1, sfc1, rs1*	93 ± 4	81 ± 4	67 ± 4	26 ± 3	51 ± 2	27 ± 1	78 ± 2	95 ± 5	84 ± 4	72 ± 4	23 ± 4	55 ± 3	29 ± 2	84 ± 1
255x396 L-1	(Л)роз.(Л)фиол.(С) желт1,(Стеб)деф.	*cs1, pf1, sfc1, rs1*	50 ± 1	45 ± 1	37 ± 1	13 ± 1	44 ± 2	39 ± 3	83 ± 16	50 ± 3	45 ± 3	37 ± 0	12 ± 3	46 ± 1	39 ± 0	85 ± 1
255x396 L-2	(Л) деф.., (Л)фиол., (Стеб) деформ.	*cs1, sfbs1, sfc1, rs1*	48 ± 7	43 ± 7	37 ± 6	11 ± 6	46 ± 7	43 ± 7	89 ± 6	51 ± 7	46 ± 7	38 ± 6	13 ± 6	44 ± 7	39 ± 6	84 ± 9
255x396 L-3	(Л) деф., (Л) фиол., (Стеб) деформ.	*cs1, sfbs1, sfc1, rs1*	58 ± 1	50 ± 1	39 ± 1	19 ± 0	45 ± 1	40 ± 1	85 ± 27	59 ± 2	51 ± 1	40 ± 0	19 ± 2	45 ± 1	36 ± 1	81 ± 1
176x173 L-2	(Л) роз., (Л) фиол., (С) желт1	*sfc3, pf1, ysed2, csb1,*	85 ± 4	77 ± 6	64 ± 5	21 ± 5	46 ± 3	37 ± 2	83 ± 10	68 ± 3	61 ± 4	51 ± 3	18 ± 2	48 ± 1	36 ± 2	84 ± 3
176x173 L-3	(Л) деформ., (Л) роз., (С) желт1	*s1, pf1, sfc3-2, ysed2, csb1*	83 ± 6	77 ± 8	64 ± 8	20 ± 3	48 ± 2	36 ± 4	84 ± 13	87 ± 4	81 ± 5	67 ± 6	19 ± 4	52 ± 1	35 ± 4	86 ± 4
emsL-1	(Л)гол.,(Т)деформ. (Стеб)деформ.	*dw1*	43 ± 7	35 ± 5	29 ± 4	14 ± 2	44 ± 4	32 ± 4	76 ± 8	42 ± 7	36 ± 6	31 ± 5	12 ± 3	43 ± 1	34 ± 1	77 ± 0
к7472	стандарт		90 ± 2	82 ± 1	71 ± 2	19 ± 1	41 ± 1	27 ± 1	67 ± 2	90 ± 2	82 ± 1	71 ± 2	19 ± 1	41 ± 1	27 ± 1	67 ± 2
	$x_{ср}+S_e$		67 ± 1	58 ± 1	47 ± 1	20 ± 0	42 ± 0	36 ± 0	78 ± 0	68 ± 1	59 ± 1	47 ± 1	21 ± 0	43 ± 0	36 ± 0	78 ± 0
	min		26	19	6	9	24	23	59	28	19	6	11	27	23	60
	max		106	96	86	36	59	51	108	107	98	85	36	65	55	103
	НСР		1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1

[1] – признаки, по которым происходила классификация для сравнения альтернативных групп по критериям t-Стьюдента и U-Манна-Уитни

363

Приложение 3. Линии льна, выделившиеся по хозяйственно ценным признакам

Линия	Родословная	*Гены*		Хозяйственно ценные признаки				
		маркерные	*ценные маркерные*	высоко-рослость	скорос-пелость	Уст-ь к ржавчине	Особый ЖКС	Особый состав слизи
Линии с деформированным венчиком								
гк-103	л-4 из к-5896		*s1*				LIN,IOD	AX, Glc
гк-136	л-1 из к-6634		*s1*				LIN	AX, Glc
гк-8	л-1 из к-255		*s1*	~[1]	T3	R		
гк-201	л-1 к-7022	*sfbs1*			T1, T3			
гк-185	л-1 к-2601				T1	R		
гк-132	л-1 из к-6608	*sfbs1*				R		AX
гк-391	л-1-2 из и-601679	*sfbs1*	*YSED1*			R	НЛ	AX
гк-420	л-5 из и-601679	*sfbs1*	*YSED1*			R	НЛ	
гк-512	л-1 из и-620803	*sfbs1?*	*YSED1?*				НЛ	
гк-513	л-2 из и-620804	*sfbs1?*	*YSED1?*				НЛ	
гк-514	л-3 из и-620805	*sfbs1?*	*YSED1?*				НЛ	
гк-516	л-5 из и-620807	*sfbs1?*	*YSED1?*				НЛ	
гк-329	л-1 из к-4580				T3			
гк-306	л-2 из к-4580				T1, T2, T3			
гк-358	л-1 из к-2417				T1			
гк-208	л-1 из к-7947	*pbc1*	CYT[s2]			R (L_3) [2]		
гк-184	л-1 к-2420				T1, T3			
гк-53	л-1 из к-1044	*pbc3*		~	T1			
гк-174	л-1 из и-549589				T1	R		
гк-187	л-2 из к-3002	*sfc9, bep1*			T1,T2,T3			
гк-151	л-2 из к-7003					R (N_1)		
Линии со светло-голубым недеформированным венчиком								
гк-41	л-1-4 из к-867	*wf1*			T2, T3	R		
гк-145	л-2 из к-6936	*wf1*			T2, T3			
гк-128	л-7-1 из к-6307	*wf1*				R (M_4)		
гк-124	л-1 из к-6284	f^e		~	T2, T3			
гк-333	л-1 из к-6678	f^e		~	T2, T3			
гк-362	л-2 из к-6678	f^e		~	T2, T3			
гк-1	л-1 из к-30	*dlb1*		~	T2, T3			
гк-72	л-1 из к-4225	*dlb1*		~	T2, T3			
гк-119	л-2-3 из к-6210	*dlb3-2, ora3*				R	СЛ,OLE	
	л-3 из к-2417				T2, T3			
гк-285	л-1 из к-3263	*dlb3*			T1			
гк-95	л-3-1 из к-5642	*dlb3*			T1, T3			
Линии с голубым недеформированным венчиком								
гк-2	л-1 из к-48				T2, T3			
гк-65	л-3 из к-3178	*ora1*			T2, T3			
гк-473	л-1 из и-606307	*ora1*		~	T2			
гк-154	л-2 из к-7017			Ho,H1k,Ht				
гк-160	л-1-2 из к-7659			Ho,H1k,Ht		R		AX
гк-159	л-1-1 из к-7659		*YSED1*			R		AX
гк-125	л-5-1 из к-6296					R (L_9)		[η]wT
гк-292	л-1 из к-6298		*ysed2*	~		R		
гк-195	л-2 из к-6017				T1			
гк-204	л-1 из к-7091		CYT[s1],*rfo6*					
гк-395	л-1 из и-601680		*YSED1*				НЛ	
гк-390	л-1 из и-595808		*YSED1*				СЛ	
гк-523	л-8-1 из и-595808		*YSED1*				НЛ	

Продолжение приложения 3

Линия	Родословная	*Гены*		Хозяйственно ценные признаки				
		маркерные	*ценные маркерные*	высоко-рослость	скорос-пелость	Уст-ь к ржавчине	Особый ЖКС	Особый состав слизи
гк-474	л-1 из и-612949		*YSED1*				НЛ	
гк-395	л-1 из и-601680		*YSED1*				НЛ	
Линии с синим или фиолетовым недеформированным венчиком								
гк-189	л-2 к-3263				T1	R		
гк-295	л-1 из к-7454			Ho,H1k,Ht				
гк-122	л-3-2 из к-6272	*sfc3*			T2			
гк-200	л-1 из к-6962				T2			
гк-447	л-1 из к-2172	*sfc10, dlb9*	*ysed2*					
гк-121	л-1-1 из к-6272	*sfc1*	*rs1*					
гк-173	л-1 из и-548145	*sfc3-2, sgh1*	*ysed2*			R		AX, [η]C
гк-382	л-2 из к-3528				T1			
гк-209	л-2 из и-562348				T1	R		
Линии с розовым недеформированным венчиком								
гк-143	л-1 из к-6917	*pf-ad*		Ho,H1k,Ht				
гк-123	л-1 из к-6392		*pf-ad,yspf1*			R (L_{10})		
гк-458	л-1 из к-7776		*RFO8,RFO9, pf-ad,yspf1?*					
гк-515	л-4 из и-620806		*pf-ad,yspf1?*				НЛ	
Линии гибридного происхождения								
	л-2 гк-159 х гк-176		*YSED1, s1*	Ho,H1k,Ht				
	л-1 гк-124 х гк-176	*f^e, pf1*	*s1*	Ho,H1k,Ht				
гк-443	л-1 гк-124 х гк-109	*f^e, wf1*			T2, T3	R		
гк-374	л-2 гк-65 х гк-109	*wf1, ora1*			T1, T2, T3			
гк-357	л-2 гк-141 х гк-109	*wf1, pf1*			T2, T3			
	л-2 гк-1 х гк-124	*dlb1, fe*		Ho,H1k,Ht	T2, T3			
гк-414	л-1 гк-72 х гк-124	*dlb3, fe*			T2, T3			
гк-369	л-2 гк-65 х гк-124	*f^e, ora1*			T2, T3			
гк-371	л-4 гк-124 х гк-65	*f^e, ora1*			T2, T3			
гк-436	л-1 гк-124 х гк-141	*f^e, pf1*			T2, T3			
гк-381	л-2 гк-1 х гк-2	*dlb1*			T2, T3			
гк-341	л-2-2 гк-65 х гк-141	*ora1, pf1*			T2			
гк-356	л-3 гк-141 х гк-65	*ora1, pf1*			T1, T2, T3			
	л-1 гк-65 х гк-159	*ora1*	*YSED1*		T2			
гк-499	л-1 из гк-2 х гк-159		*YSED1*	Ho,H1k,Ht		R		
гк-459	л-1 из гк-159 х гк-2		*YSED1*	Ho,H1k,Ht				
гк-355	л-2 гк-141 х гк-2				T2			
гк-373	л-5 гк-141 х гк-2				T2			
	л-1 гк-255 х гк-210	*ygp1, sfc1*	*rs1*	Ho,H1k,Ht				
	л-4 гк-255 х гк-210	*ygp1, sfc1*	*rs1*	Ho,H1k,Ht				
	л-1 гк-391 х гк-109	*wf1*			~		НЛ	
	л-4 гк-391 х гк-109	*wf1*			~		НЛ	
	л-2 гк-391 х гк-109	*wf1*			~		НЛ	
	л-1 гк-391 х гк-173						LIN,IOD	

[1] – ~ – признак превосходит стандарт, но не экстремально,

[2] – R – линия устойчива к ржавчине в скобках эффективный ген.

Приложение 4 - Фенотип линий гомозиготных по генам, контролирующим морфологические признаки льна.

Приложение 5. Анализ расщепления F_2 от скрещивания линий, контрастных по аллелям гена *s1*

№ пп	Скрещивание	Расщепление F_2		Σ	$\chi^2_{практ}$ для расщеплений:			$\chi^2_{теор.}$	ν
		Антоциан			3 : 1	13 : 3	12 : 3		
		есть	нет						
Только хорошо сформированные зрелые растения (полное определение)									
1	гк-2 × гк-136	36	8	44	1,09	0,01	0,09	3,84	1
2	гк-136 × гк-2	174	49	223	1,09	1,52	0,54	3,84	1
3	гк-136 × гк-121	353	110	463	0,38	**7,62**	**4,09**	3,84	1
4	гк-121 × гк-136	227	58	285	0,25	0,48	0,02	3,84	1
5	гк-141 × гк-136 **(**2 семьи)	224	61	285	1,97	1,32	0,35	3,84	1
6	гк-141 × гк-136 (1 семья)	137	27	164	**6,37**	0,56	1,28	3,84	1
5-6	χ^2 для многопольной таблицы (для №5 и 6)			449		1,61		3,84	1
7	гк-136 × гк-141	288	78	366	2,26	1,58	0,39	3,84	1
8	гк-136 × гк-109	274	71	345	3,60	0,76	0,07	3,84	1
9	гк-109 × гк-136	25	10	35	0,24	2,22	1,61	3,84	1
10	гк-136 гк-65	115	26	141	3,24	0,01	0,21	3,84	1
11	гк-65 × гк-136	167	47	214	1,05	1,45	0,52	3,84	1
1-11	Σ (№1-11)	2020	545	2565	**19,26**	**10,50**	2,50	3,84	1
1-11	χ2 для многопольной таблицы (для №1-11)			2565		6,39		18,31	10
12	гк-141 × гк-103	253	73	326	1,18	2,84	1,17	3,84	1
13	гк-100 × гк-103 семья №1	90	20	110	2,73	0,02	0,23	3,84	1
14	гк-100 × гк-103 семья №2	114	27	141	2,57	0,01	0,06	3,84	1
13-14	Σ (№13-14)	457	120	577	**5,44**	1,59	0,23	3,84	1
13-14	χ2 для многопольной таблицы (для №13-14)			577		0,04		3,84	1
Определение по окраске гипокотиля, проращивание в чашках Петри									
15	гк-136 × гк-2	142	50	192	0,22	**6,70**	**4,38**	3,84	1
16	гк-2 × гк-136	84	12	96	**7,98**	2,46	3,38	3,84	1
17	гк-2 × гк-103	76	22	98	0,34	0,88	0,37	3,84	1
18	гк-103 × гк-2	66	30	96	1,20	**9,85**	**7,59**	3,84	1
19	гк-67 × гк-2	77	23	100	0,21	1,19	0,56	3,84	1
15-19	χ^2 для многопольной таблицы (для №15-19)			582		**10,42**		9,49	4
Определение во время цветения									
20	гк-2 × гк-103	104	25	129	2,17	0,03	0,03	3,84	1
21	гк-103 × гк-2	208	38	246	**5,02**	1,76	3,19	3,84	1
22	гк-103 × гк-15	284	56	340	**13,19**	1,16	2,65	3,84	1
23	гк-15 × гк-103	145	40	185	1,13	1,00	0,30	3,84	1
24	гк-54 × гк-103	248	70	318	1,51	2,22	0,81	3,84	1
25	гк-103 × гк-54	270	66	336	**5,14**	0,18	0,03	3,84	1
20-25	Σ (№20-25)	1259	295	1554	**30,00**	0,06	1,00	3,84	1
20-25	χ^2 для многопольной таблицы (для №20-25)			1554		6,24		11,07	5
Σ если один из родителей:									
26	**гк-136**	1885	519	2404	**14,92**	**12,72**	3,79	3,84	1
	χ^2 для многопольной таблицы (№1-11, 15-16)			2404		13,40		21,03	12
27	**гк-103**	1654	420	2074	**24,95**	3,07	0,08	3,84	1
	χ2 для многопольной таблицы (№12-14, 17-18, 20-25)			2074		16,36		18,31	10
1-25	Суммарное	4181	1097	5278	**50,03**	**14,34**	2,08	3,84	1
1-25	χ2 для многопольной таблицы (все – №1-25)			5278		30,99		36,42	24

Приложение 6. Анализ расщепления F_2 от скрещивания гк-136 х гк-2 и F_a (гк-136 х гк-2) х гк-136

Группы	F_2						F_a						$\chi^2_{теор}$
	Антоциан		Σ	$\chi^2_{практ.}$			Антоциан		Σ	$\chi^2_{практ.}$			
	есть	нет		3 : 1	13 : 3	12 : 3	есть	нет		1 : 1	3 : 1	2 : 1	
Погибли до цветения	28	13	41	0,98	**4,52**	3,51	33	19	52	3,77	3,69	0,24	3,84
Созрели	174	49	223	1,09	1,52	0,54	212	98	310	**41,92**	**7,23**	0,41	3,84
Были повреждены	33	11	44	0,00	1,13	0,69	28	15	43	**3,93**	2,24	0,05	3,84
Имели только одну коробочку	23	4	27	1,49	0,27	0,45	48	23	71	**8,80**	2,07	0,03	3,84
Всего	202	62	264	0,32	**3,89**	2,00	245	117	362	**45,26**	**10,35**	0,17	3,84
χ^2 для многопольной таблицы				3,01						0,61			7,81

Приложение 7. Характеристика линий льна выделившихся классов по устойчивости к ржавчине

Устойчивые		Восприимчивые		
№ ген. кол.	Родословная, генотип	№ ген. кол.	Родословная, генотип	Рб, %
1	2	3	4	5
Венчик синий				
гк-378	л-1 из к-271 (Россия, Саратовская обл.), *CSB1*?	гк-457	л-2 из к-6614 (NP-11, Индия), *CSB1*?	100
гк-301	л-3 из к-1100 (Абиссиния), *csb1?*			
гк-189	л-2 из к-3263 (Индия)			
гк-307	л-1 из к-5013 (Украина), *CSB1*?			
гк-292	л-1 из к-6298 (Minerwa, США), *g=ysed2, CSB1*			
гк-405	л-1 из к-6346 (Италия), *CSB1*?			
гк-146	л-1-1 из к-6988 (Франция), *CSB1*?			
гк-151	л-2 из к-7003 (Polk, Венесуэла), N_1			
гк-365	л-1-3 из к-7953 (Marshall,Австралия),N_2,*CSB1?*			
гк-174	л-1 из и-549589 (Швеция)			
Тычиночные нити деформированные				
гк-300	л-1 из к-1013 (Приморский край), *CSB1*?	гк-311	л-2 из к-6416 (Венгрия), *CSB1*?	21,7
гк-327	л-1 из к-3528 (Шатиловский, Россия), *CSB1*?	гк-321	л-2 из 1408/96 (Россия, КОС)	100
гк-194	л-1 из к-6017 (Buck 114, Аргентина)	гк-195	л-2 из к-6017 (Buck 114, Аргентина)	100
гк-n	л-2 из к-6932 (Puperbloci, Нидерланды), *csb1?*	гк-407	л-3 из к-6932 (Puperbloci, Нидерланды), *csb1?*	100
гк-204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция), *CMS, CSB1*			
гк-205	л-1 из к-7093 (DC-1-156, Франция)			
гк-315	л-1 из к-7126 (Lin de Safi Vilmorin, Франция), *CSB1*?			
гк-434	л-1-1 из к-7779 (Источник ЦМС, Россия, ВНИИМК), *CMS?, CSB1*?			
гк-435	л-1-2 из к-7779 (Источник ЦМС, Россия, ВНИИМК), *CMS?,CSB1*?			
гк-181	л-1 из к-1173, (Армения), *csb1?*			
гк-289	л-1-2 из к-5836 (Крым, Украина)			
гк-360	л-1-1 из к-5836 (Крым, Украина), *CSB1*?			
гк-405	л-1 из к-6346 (Италия), *CSB1*?			
Ген *ora1* (в родословной гк-65 + линия гк-211)				
гк-211	л-1 из и-588306 (Б-137, ЛитНИИЗ), *ora1*	гк-65	л-3 из к-3178 (местный, Тверская губ.), *ora1, csb1*	100
		гк-n	л-3 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*, **[S×S]**	100
		гк-n	л-7 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-368	л-1 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-369	л-2 из (гк-65 × гк-124), *ora1, f^e, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-371	л-4 из (гк-124 × гк-65), *ora1, f^e, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-339	л-1 из (гк-65 × гк-141), *ora1, pf1, rpf1, csb1*, **[S×S]**	100
		гк-340	л-2-1 из (гк-65 × гк-141), *ora1, pf1, rpf1, csb1*, **[S×S]**	100
		гк-341	л-2-2 из (гк-65 × гк-141), *ora1, pf1, RPF1, csb1*, **[S×S]**	100
		гк-342	л-4 из (гк-65 × гк-141), *ora1, pf1, rpf1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-356	л-3 из (гк-141 × гк-65), *ora1, pf1, rpf1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-374	л-2 из (гк-65 × гк-109), *ora1, wf1, csb1*,**[S×S?]**	100
		гк-370	л-3 из (гк-109 × гк-65) *ora1, wf1, csb1*,**[S?×S]**	100
		гк-338	л-1 из (гк-65 × гк-136), *ora1, s1, csb1*, **[S×S]**	100
		гк-350	л-2 из (гк-136 × гк-65), *ora1, s1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-367	л-1 из (гк-65 × гк-121), *ora1, SPS1, sfc1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-337	л-2 из (гк-65 × гк-121),*ora1, SPS1, sfc1,rs1,csb1*,**[S×S]**	100
		гк-346	л-2-2 из (гк-121 × гк-65), *ora1, sfc1, rs1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-347	л-5 из (гк-121 × гк-65), *ora1, sps1, sfc1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-n	л-6 из (гк-121 × гк-65), *ora1, sps1, sfc1, csb1*,**[S×S]**	100
		гк-337	л-2-1 из (гк-121 × гк-65), *ora1, sps1, sfc1, csb1*, **[S×S]**	100

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5
Ген *f*^{e} (в родословной гк-124 или к-6678)				
гк-362	л-2 из к-6678 (Steppenlein, Германия), *f*^{e}, *CSB1*?	гк-333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, Германия), *csb1?*	100
гк-443	л-1 из (гк-124 × гк-109) *f*^{e}, *wf1*, *CSB1*, **[S×S?]**	гк-124	л-1 из к-6284(Stormont Motley;С.Ирландия), *f*^{e},*CSB1*	100
		гк-414	л-1 из (гк-72 × гк-124), *f*^{e}, *dlb1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-n	л-3 из (гк-65 × гк-124), *f*^{e}, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-n	л-7 из (гк-65 × гк-124), *f*^{e}, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-368	л-1 из (гк-65 × гк-124), *f*^{e}, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-369	л-2 из (гк-65 × гк-124), *f*^{e}, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-371	л-4 из (гк-124 × гк-65), *f*^{e}, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-436	л-1 из (гк-124 × гк-141), *f*^{e}, *pf1*, *rpf1*, *csb1*, **[S×S]**	100
В родословной гк-121				
гк-343	л-2 из (гк-109 × гк-121), *sfc1*, *rs1*, *wf1*, **[S?×S]**	гк-122	л-3-2 из к-6272 (L.Dominion, Сев.Ирландия), *csb1*	68,8
		гк-121	л-1-1 из к-6272 (L.Dominion, Сев.Ирландия), *csb1*	100
гк-348	л-1 из (гк-121 × гк-109), *sfc1*, *rs1*, *wf1*, **[S×S?]**	гк-254	л-2 из (гк-121 × гк-141), *sfc1*, *rs1*, *pf1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), *sfc1*, *rs1*, *pf1*, *csb1*, **[S×S]**	100
гк-440	л-1 из (гк-121 × гк-159), *sfc1*, *rs1*, *YSED1*, *csb1*, **[S×R]**	гк-349	л-2 из (гк-121 × гк-136), *sfc1*, *rs1*, *s1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-322	л-5 из (гк-121 × гк-2), *sfc1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-367	л-1 из (гк-65 × гк-121), *sfc1*, *ora1*, *SPS1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-337	л-2 из (гк-65 × гк-121), *sfc1*, *rs1*, *ora1*, *SPS1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-346	л-2-2 из (гк-121 × гк-65), *sfc1*, *rs1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-347	л-5 из (гк-121 × гк-65), *sfc1*, *ora1*, *sps1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-n	л-6 из (гк-121 × гк-65), *sfc1*, *ora1*, *sps1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-337	л-2-1 из (гк-121 × гк-65), *sfc1*, *ora1*, *sps1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-323	л-6 из (гк-141 × гк-121), *sfc1*,, *csb1* **[S×S]**	100
		гк-422	л-1 из (гк-100 × гк-121), *sfc2*, *rs1*, *svf1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-416	л-2 из (гк-100 × гк-121), *sfc2*, *rs1*, *svf1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-417	л-3 из (гк-121 × гк-100), *sfc2*, *rs1*, *svf1*, *csb1*, **[S×S]**	100
В родословной гк-132				
гк-132	л-1 из к-6608 (Currong, Австралия, примесь), *sfbs1*, *CSB1*			
гк-392	л-1 из (гк-132 × гк-103), *sfbs1*, *s1*, *csb1*, **[R×S]**			
гк-444	л-1 из (гк-103 × гк-132), *sfbs1*, *s1*,, *csb1* **[S×R]**			
гк-439	л-1 из (гк-132×гк-141), *sfbs1*, *pf1*, *rpf1*, *csb1*, **[R×S]**			
гк-438	л-3 из (гк-141×гк-132), *sfbs1*, *pf1*, *rpf1*, *csb1*, **[S×R]**			
В родословной гк-136				
		гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехословакия), *s1*, *csb1*	48,8
		гк-344	л-2 из (гк-109 × гк-136), *s1*, *wf1*, *csb1*, **[S?×S]**	100
		гк-338	л-1 из (гк-65 × гк-136), *s1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-350	л-2 из (гк-136 × гк-65), *s1*, *ora1*,, *csb1* **[S×S]**	100
		гк-349	л-2 из (гк-121 × гк-136), *s1*, *sfc1*, *rs1* ,*csb1*, **[S×S]**	100
В родословной гк-141				
гк-439	л-1 из (гк-132 × гк-141), *pf1*, *rpf1*, *sfbs1*, **[R×S]**	гк-141	л-1 из к-6815 (К-6, Россия, Псковский НИИСХ, примесь), *pf1*, *rpf1*, *csb1*	100
гк-438	л-3 из (гк-141 × гк-132), *pf1*, *rpf1*, *sfbs1*, **[S×R]**			
		гк-339	л-1 (гк-65 × гк-141), *pf1*, *rpf1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-340	л-2-1 из (гк-65 × гк-141), *pf1*, *rpf1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-341	л-2-2 из (гк-65 × гк-141), *pf1*, *RPF1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-342	л-4 из (гк-65 × гк-141), *pf1*, *rpf1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-356	л-3 из (гк-141 × гк-65), *pf1*, *rpf1*, *ora1*, *csb1*, **[S×S]**	100
гк-345	л-1 (гк-109 × гк-141), *pf1*, *wf1*, *CSB1*, **[S×S]**	гк-357	л-2 из (гк-141 × гк-109), *pf1*, *wf1*, *CSB1*, **[S×S?]**	100
		гк-254	л-2 из (гк-121 × гк-141), *pf1*, *sfc1*, *rs1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), *pf1*, *sfc1*, *rs1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-323	л-6 из (гк-141 × гк-121), *sfc1*, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-436	л-1 из (гк-124 × гк-141), *pf1*, *rpf1*, *f*^{e}, *csb1*, **[S×S]**	100
		гк-176	л-1 из (гк-141 × гк-103), *pf1*, *s1*, *csb1*, **[S×S]**	100