

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

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2019

Диссертационная работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР)

Научный консультант: **Брач Нина Борисовна**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР)

Официальные оппоненты: **Афанасенко Ольга Сильвестровна**, доктор биологических наук, профессор, академик РАН, руководитель лаборатории иммунитета растений к болезням Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ВИЗР)

Демури Яков Николаевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией генетики Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта» (ВНИИМК)

Муравенко Ольга Викторовна, доктор биологических наук, профессор, заведующая лабораторией молекулярной кариологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт молекулярной биологии имени В. А. Энгельгардта» Российской академии наук (ИМБ РАН)

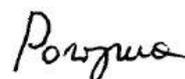
Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр лубяных культур» (ФГБНУ ФНЦ ЛК).

Защита состоится 23 октября 2019 г. в 14–00 часов на заседании диссертационного совета Д 006.041.02. при Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова по адресу 190121, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 44.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова и на сайте института: <http://www.vir.nw.ru/>

Автореферат разослан «__» _____ 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук



Е.В. Рогозина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 биоконпозитов, 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, имеющих 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 жирно-кислотному 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 *sI* (*star I*), 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, гомогалактуранов, галактурановой кислоты. Линии, рецессивные гомозиготы по гену *sI*, имеют достоверно больше глюкозы, арабиноксиланов, арабинозы и ксилозы и меньше галактозы, пектинов, рамнозы и галактурановой кислоты, чем доминантные гомозиготы.

Три группы линий: с синим венчиком, деформированными тычиночными нитями, гомозиготные по гену *CSBI*, 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 x гк-109 формы, гомозиготны по обоим генам и созревают 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 наследо-

вания 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 *CSBI* 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, Czech 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. Девять линий получено из Украинского института масличных культур и 8 из Агритека (Чехия).

Биохимический анализ слизи семян льна проводили в университете г. Руана под руководством С. Morgan. 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. Raupel (галактозидазная активность) и С. 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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 – литературный обзор, в котором дана характеристика внутривидовой изменчивости льна по основным признакам. Обобщены результаты современных работ о формировании и генетике морфологических признаков (МП), таких как окраска и форма частей цветка и семян, вызванные флавоноидами, хлорофильная окраска растения, цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС),

карликовость и изменение формы стебля. Представлена ретроспектива научных исследований по наследованию МП льна. Рассмотрены основные направления селекции льна как прядильного, так и масличного, охарактеризован жирнокислотный (ЖК) состав семян, полисахариды их слизи и устойчивость льна к ржавчине. В конце главы обобщены данные о картировании генов льна.

Глава 2. Материал и методы

Линии выделяли из коллекции генетических ресурсов льна ВИР или гибридных популяций с помощью отбора и индивидуальной изоляции в течение 6 константных поколений. Через каждые 20 делянок выращивали сорт стандарт. Ежегодно проверяли однородность линий по окраске гипокотыля, растения, конуса лепестков в бутоне, лепестков и их жилок, тычиночных нитей, столбиков, пыльников, пыльцы, семян; деформации стебля, венчика, тычиночных нитей. Оценивали размер и форму цветка, коробочек и семян, наличие ресничек на ложных перегородках коробочки. Линии изучали по продолжительности фаз вегетационного периода (ВП): всходы-цветение первого цветка (Т1), цветение первого цветка-созревание первой коробочки (Т2) всходы-созревание первой коробочки (Т3); общей (Но) высоте, длине до первой коробочки (Н1к) и технической (Нт) длине, длине соцветия (Inf). Для унификации многолетних данных использовали метод приведенных средних к раннеспелому сорту стандарту Призыв 81(к-7472) (Брач, Пороховинова, 2011).

Для выявления ассоциации МП и хозяйственно ценных (ХЦ) признаков, а также родословной, известной для линий, использовавшихся в гибридизации, и их гомозиготных потомков, применяли ранговый критерий U Манна-Уитни и критерий t-Стьюдента. Анализ проводили для выборки из 363 линий ГК, 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.

В скрещиваниях использовали 71 линию генетической коллекции ВИР (ГК) и 6 – из генколлекции УкрНИИМК. В ГК входят 5 линий из образцов льна, полученных от Ф. Плонка (Франция), 2 – Т. Таммес (Голландия). 22 линии выделены из сортов с известными мутациями (табл.1).

Таблица 1 – Характеристика инбредных линий льна, включенных в генетический анализ

Линия	Родословная	Генотип	Признаки	Число скр-й ¹
1	2	3	4	5
гк-2	л-1 из к-48 (сел. Альт-гаузена, Петроград. губ.)	<i>csb1Cyt^f, rfo6, RFT4-1 RFT4-2</i>	Дикий тип. (Раст) ² зел., (Г) фиол., (Б) гол., (Л) гол., плоск., (Ж) син., (Т и Ст) син., (П) гол., ферт., (С) кр.-кор., (Ресн) нет; Но↑, Т3↓	48
Линии с деформированными лепестками				
гк-67	л-2 из к-4035 (Ottawa 770В, Канада)	<i>b1 ≡ p^{b1} ≡ s1</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	3
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	<i>s1 = p^{b1}, csb1, Cyt^f, rfo7, rft5-2</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., ферт., (С) желт., (Ресн) нет	8
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехия)	<i>s1 = p^{b1}</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) нет	15
гк-158	л-1 из к-7413 (Уругвай × 1288/12, Россия)	<i>s1</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	1
гк-287	л-2 из прим. в к-4043, (Deer Pink, Нидерл.)	<i>s1, dlb3, CSB1</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт.	3
гк-448	л-1 из к-3730, (Зап. Китай, Ланарык)	<i>s1, dlb3-10</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть	3
гк-137	л-1 из к-6645 (Mod-zugon, Чехословакия)	<i>s1-2 ≈ s1, CSB1</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) зел., (Ресн) есть; RR	2
гк-132	л-1 примесь в к-6608 (Curgong, Австралия)	<i>sfbs1, csb1</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор., (Ресн) нет; Т1↓, RR	17

1	2	3	4	5
гк-185	л-1 из к-2601 (Португалия)	<i>sfbs1</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор.; Т3↓, RR	2
гк-156	л-1-2 из к-7130 (Rabat 12, Марокко, от F.Plonka)	$f^{m} \equiv sfbs1$	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор.; RR	1
гк-277	и-606138 (M12 УкрНИИМК)	<i>b/h~sfbs1-2, dlb3-5</i>	(Г) зел., (Л) бел., оч.сл.слож., оч.сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор.	2
гк-391	л-1-2 из и-606179 (Еуге, Австралия)	<i>b/h=sfbs1, YSED1 CSBI, ln1, ln2</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т, Ст) бел. (П) желт., (С) желт., (Ресн) есть; НЛ, RR	13
гк-392	л-1 из (гк-132×гк-103), Россия, ВИР	<i>sfbs1, s1, csb1</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) желт., (Ресн) нет	4
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	<i>pbcl, Cyt^{s2}, RFO6, csb1, L3</i>	(Г) св.фиол., (Б) оч. св.гол., (Л) бел., с гол. отг., гофр., (Ж) бел., (Т и Ст) бел., (П) желт., ферг, (С) кр.кор., (Ресн) нет; RR	9
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>pbcl Cyt^{s3}, rft5-2?, CSBI</i>	(Г) св.фиол., (Б) оч.св.гол.,(Л) бел.,с гол.отг.,гофр.,(Ж) бел.,(Т,Ст)бел.,(П)желт.ферг,(С)кр.кор.,(Ресн)есть;RR	5
гк-288	л-5 из к-4717 (Узбекистан)	<i>pbcl-2, CSBI</i>	(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-293	л-1 из к-6756, (N.P.(R.R.) 5 Индия)	<i>pbcl-2, csb1</i>	(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-53	л-1-4 к-1044 (Витебский кряж, Беларусь)	<i>pbcl3 Cyt^f, rft3-2, csb1</i>	(Г) зел., (Б) св.гол., (Л)бел.с гол-фиол. отг., слож., гофр., (Ж) св.гол.,(Т) гол.,(Ст) т.гол., (П) св.ор., (С)кр.кор.,(Ресн)нет; Т1↓,Т3↓	13
гк-176	л-1 (гк-141 × гк-103), Россия, ВИР	<i>s1,pf1,csb1, Cyt^f, rfo7,rft3-6, rft3-7</i>	(Г) зел., (Л) бел. не деформ., (Ж) св.гол., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) ж.-кор., (Ресн) нет	4
гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия)	<i>dlb3-2 FPI</i>	(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.; RR	5
гк-100	л-1-2-1-2 соматич. мутант из к-5821 (Karnobat 5, Венгрия)	<i>sfc2, svf1</i>	(Л) син.-фиол., слож., гофр., (П) гол., (С) кр.-кор.	6
Линии с белыми или светло-голубыми недеформированными лепестками				
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Mosconi M.A.G., Аргентина)	<i>wf1~n^c, CSBI</i>	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть; Т3↓	16
гк-40	л-1-2 из к-867, (Вотский кряж, Россия)	<i>wf1~n^c</i>	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.; RR	1
гк-128	л-7-1 из к-6307, (Victory A, США)	<i>wf1~n^c M4</i>	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.; RR	2
гк-145	л-2 из к-6936 (Nera, Нидерл., от F.Plonka)	<i>n^c~wf1</i>	(Г)фиол., (Б, Л) бел., в жару (Л) оч. св.гол., (Б) св.гол., (Т, Ст) бел., (П) гол., (С) кр.кор.	1
гк-280	и-606142 (Л2, УкрНИИМК)	<i>x=wf1</i>	(Г) зел., (Л) бел., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	1
гк-124	л-1 к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирланд. F.Plonka)	<i>f^e, dlb4, csb1</i>	(Г) св. фиол., (Б) св.гол., (Л) оч. св.гол., (Ж) гол., (Т и Ст) бел., (П) сер., (С) пятн., (Ресн) нет; Но↑, Т3↓, RR	19
гк-333	л-1 из к-6678 (Steppenlein, Германия)	<i>f^e</i>	(Г) св. фиол.,(Б) св.гол.,(Л) оч. св.гол.,(Ж) гол.,(Т)бел.,(Ст)оч.св.гол., (П)сер.,(С)пятн.	1
гк-1	л-1 из примеси в к-30 (сел. Альптаузена, Петроград. губ.)	<i>dlb1, ora2, dlb6, CSBI</i>	(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; Но↑, Т3↓	13
гк-72	л-1 из к-4225 (Псковский 2970, Россия)	<i>dlb1</i>	(Г) фиол., (Б) св.гол., (Л)оч.оч.св.гол.,(Ж) т.гол., (Т) гол., (Ст) син. у осн., (П) гол., (С) кр.-кор1; Но↑, Т3↓,	4
гк-32	л-2-1 к-716 (Псковский кряж, Россия)	<i>dlb3, csb1</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) св.гол. у осн., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет; RR	15
гк-285	л-1 из к-3263, Индия, Indore	<i>dlb3</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) т. гол., (Ц) трубч., (Т,Ст)бел., (П)гол.,(С) кр.-кор.	2
гк-199	л-3 из к-6855 (Tammes e, Нидерланды)	$e \equiv dlb3-e$ <i>ora3, CSBI</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) т. гол., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) кр.-кор.	6
гк-119	л-2-3 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	<i>dlb3-e ora3</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т,Ст) бел., (П) св.ор., (С) кр.-кор.;СЛ, RR	3
гк-	л-3-1 из к-5642, (var. flo-	<i>dlb3-3</i>	(Г) фиол., (Б) т.гол., (Л) св.гол., (Ж) гол., (Т и Ст) бел.,	1

1	2	3	4	5
83	<i>ribibis roseces</i> , Неизв.)		(П) гол., (С) кр.-кор.	
гк-278	и-606139 (М23, УкрНИИМК)	<i>б/н=dlb3-5</i> <i>б/н=ora2,CSB1</i>	(Г) фиол., (Б) т.гол., (Л) св.гол., (Ж) гол., (Т,Ст) бел., (П) св.ор., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	4
к-7822	к-7822 (Циан, Россия, ВНИИМК)	<i>dlb3-5 ?</i>	(Г) фиол., (Л) св.гол., (Ж) гол., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.	2
гк-57	л-1-2 из к-2499, Нагар, Абиссиния	<i>dlb3-7, spt1?</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) оч.св.гол., (П) гол., (С) пятн.	3
гк-54	л-5 из к-1507 (местный, Вятская губ.)	<i>waf1</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) гол., (Ж) гол., (Т) бел., (Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.	1
гк-368	л-1 (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	<i>f^e,ora1, csb1, Cyt^f, rfo6,RFT4-3</i>	(Г)св. фиол.,(Л) оч.оч. св.гол.,(Ж) оч.св. гол., (П) св.ор., ферг., (С) пятн. и крапч., (Ресн) нет	3
Линии с розовыми лепестками				
гк-141	л-1 спонт. мут. в к-6815 (К-6,Россия,ПНИИСХ)	<i>pf1, rpf1, csb1</i>	(Б) т.роз.,(Л) роз.,(Ж) гол.-роз.,(Т,Ст) гол., (П) св.ор., (С) т.ж.-кор., (Ресн) нет; Но↑	11
гк-143	л-1 из к-6917 (с (47-4) 80 Versailles, F. Plonka)	<i>α^d≡pf-ad ~ pf1, rpf1~l'</i>	(Б) т.роз., (Л) роз., (Ж) гол.-роз., (Т и Ст) гол., (П) св.ор., (С) св.ж.-кор., ж.-кор.;Но↑	2
гк-432	л-5к-4043 (Deer Pink, Нидерл., Т.Таммес)	<i>d=pf-d, rpf1 ~l' CSB1</i>	(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-129	л-2 из к-6392 (Volley Golden, США, F.Plonka)	<i>α^d≡pf-ad RPF1~L',uspfl, CSB1, Cyt^f, rft5?, L₁₀</i>	(Б) оч.св.роз., (Л) бел. с роз. отг., (Ж) гол.-роз., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть; RR	8
гк-458	л-1 из к-7776 (восст-ль фертильн., ВНИИМК)	<i>α^d≡pf-ad, RPF1 ~L',uspfl, CSB1 Cyt^f,RFO8, RFO9</i>	(Б) оч.св.роз., (Л) бел. с роз. отг., (Ж) фиол.-роз., (Т и Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	3
гк-275	и-606146 (М45, УкрНИИМК)	<i>б/н.~ pf1, RPF1, CSB1</i>	(Б) оч.св.роз., (Л) бел. с роз. отг.,(Ж) гол.-роз.,(Т,Ст) бел.,(П) св.ор.,(С)желт.,(Ресн) есть	2
гк-273	и-606143 (ЛР-1-1, УкрНИИМК)	<i>б/н=pf1,б/н=sfc1, uspfl,CSB1</i>	(Б) т.роз., (Л) роз., (Ж) фиол.-роз., (Т, Ст) бел., (П) св.ор., (С) желт., (Ресн) есть	2
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	<i>pf1, rpf1,sfc1, rs1, csb1, Cyt^f, rfo6?</i>	(Б) т.роз., (Л) т.роз., (Ж) фиол.-роз., (Т, Ст) гол., (П) св.ор., (С) ж.-кор., (Ресн) нет	6
Линии с фиолетовыми или голубыми недеформированными лепестками				
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion, Сев. Ирландия)	<i>sfc1, SPS1, rs1, csb1</i>	(Л) син-фиол., (Т и Ст) син., (П) гол., (С) св.ж.-кор. (Ресн) нет	18
гк-122	л-3-2 из к-6272 (L. Dominion,Сев. Ирландия)	<i>n^f=sfc3</i>	(Л) кр.-фиол., (Т и Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.,	2
гк-123	л-1 из к-6273 (L.Duke, Сев. Ирландия)	<i>n^f = sfc3, csb1</i>	(Л) кр.-фиол., (Т и Ст) фиол., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	6
гк-173	л-1 и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	<i>sgl1, sfc3-2 ysed2,CSB1</i>	(Г) зел., (Л) кр.-фиол., (Т) св.гол., (Ст) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть; RR	17
гк-375	л-1 из к-6263 (Giza Purple, Египет)	<i>sfc3-2 sfc6?, csb1</i>	(Л) т. кр.-фиол., (Т и Ст) т.фиол., (П) гол., (С) кр.-кор., , (Ресн) нет	2
гк-179	л-1 из и-549589 (Швеция)	<i>sfc5</i>	(Л) син., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.; RR	1
гк-118	л-1-1 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	<i>sfc7, CSB1</i>	(Л) син.-фиол. ближе к син., (Т и Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть; RR	1
гк-447	л-1 из к-2172 (Абиссиния,Харрарский р.)	<i>sfc10, dlb9, ysed2, CSB1</i>	(Г) фиол., (Б) св.фиол., (Л) син., (Ж) син., (Т)св.гол.,(Ст)син.,(П) гол.,(С)желт.,(Ресн)есть	2
гк-292	л-1 из к-6298 (Minerva, США)	<i>sfc6,g≡ysed2, CSB1</i>	(Л) син., (Н) бел., (Т) син., (Ст) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть; RR	2
гк-430	л-1 из и-606145 (М17, УкрНИИМК)	<i>б/н≡sfc6-2, CSB1</i>	(Л) син. с фиол. отг., (Т) гол. у (П), (Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) есть	1
гк-186	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>sfc9, bep1, dlb8</i>	(Г) фиол., (Б) св.фиол., (Л) от кр.-фиол., до оч.св. кр.-фиол., (Ж) гол., (Н) ж.-зел., (Т,Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.; RR	3
гк-187	л-2 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>sfc9, bep2?</i>	(Л) св.кр.-фиол.,при расп. т.кр.-фиол.,(Б)св.фиол., (Ж) фиол., (Т, Ст) фиол., (П) гол., (С) кр.-кор.	2
гк-	л-3 из к-3178 (мест-	<i>oral, sps1, csb1</i>	(Л) гол., (Т) св.гол., (Ст) син., (П) св. ор., (С) крапч. (Ресн) нет;	14

1	2	3	4	5
65	ный, Тверская губ.)		T3↓	
гк-211	л-1 из и-588306, (Б-137, Упитская о.с., Литва)	<i>oral-2</i>	(Л) гол., (Т) св.гол., (Ст) син., (П) св.ор., (С) крапч.; RR	1
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	<i>YSED1, CSB1</i> <i>Cyt^t, rft3-3, rfo6?</i>	(Л) гол., (П) гол., ферт., (С) желт., (Ресн) есть; Но↑, RR	9
гк-390	л-1 из и-595808 (Linola, Канада)	<i>ln1, YSED18=</i> <i>YSED1, CSB1</i>	(Л) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть; СЛ	2
гк-395	л-1 из и-601680 (Walaga, Австралия)	<i>YSED1, CSB1ln1,</i> <i>ln2</i>	(Л) гол., (П) гол., (С) желт., (Ресн) есть; НЛ	1
гк-204	л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)	<i>CSB1, Cyt^{s1}, rfo6</i>	(Л) гол., (Ц) откр.(Т)укор.и изогн., (П)желт., почти стер., (С) кр.-кор., (Ресн) есть; RR	9
Линии с измененной хлорофильной окраской				
гк-210	л-1 и-588294 (Б-125, Упитская о.с., Литва)	<i>dlb3, ygp1, csb1,</i> <i>Cyt^t, rft6, rft7, rfo6-3</i>	(Раст) ж-зел., (Г) фиол., (Б) син., (Л) св.гол., (Ж) син., (Т) бел., (С) бел., (П) гол., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	14
гк-473	л-1 из и-606307 (Б-200, Упитская о.с., Литва)	<i>ygp2</i>	(Раст) ж-зел., (Л) гол., (П) гол., ферт., (С) кор., (Ресн) нет	2
гк-281	л-1-8 из к-48, спонтанный мутант из гк-2	<i>zeb1, zeb2?</i>	(Раст) <i>zebrina</i> , (Л) син.-фиол., (П) гол., (С) кр.кор.	1
	Отбор из гк-281 × гк-121, Россия, ВИР	<i>zeb1, zeb2?, sfc1</i>	(Раст) <i>zebrina</i> , (Л) син.-фиол., (П) гол., (С) кр.кор.	1
Линии с деформированным стеблем				
гк-397	Emezzy (EMS мутант сорта Новоторжский, Франция)	<i>dw1, csb1</i>	(Раст) карлик, (Л) гол., (Ц) трубч., (Т) син., укор., (С) кр.-кор., (Ресн) нет	9
гк-396	л-1-1 и-605311 (Agt 1393 /02, Чехия, Шумперк)	<i>sfs1, cs1,</i> <i>csb1</i>	(Раст) кудрявое, (Г) зел., (Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (Т и Ст) бел., (П) желт., (С) кр.кор., (Ресн) нет; RR	5
Σ76				Σ432/2=216 скрещиваний

¹ – число скр-й – число скрещиваний в котором участвовала линия.

² – Здесь и далее: обозначения (сокращение подчеркнуто) белая, Бутон, выгорают, Гипокотиль, голубая, гофрированные, деформированные, единообразие, желтая, Жилки, зеленая, коричневая, крапчатые, красно, Лепестки, Ноготок, малиновый, окраска, оранжевая, осветленные, оттенки, очень, плоские, промежуточная, Пыльники, пятнистые, Растение, Реснички, розовая, светло, серая, Семена, синяя, складчатые, слабо, сложенные, стерильные, Столбики, темная, трубчатые, Тычиночные нити, осветленные, фертильные, фиолетовая, Цветок, черные. Rust Resistance; ↑ – высокий, ↓ – короткий

Глава 3. Результаты и обсуждение

3.1. Изучение линий генетической коллекции по морфологическим признакам

Полиморфизм окраски и формы цветка и семян

Линии были сгруппированы по наличию деформации лепестков, а также по окраске венчика (белой, светло-голубой, голубой, фиолетовой, розовой). Отдельно рассмотрены линии с деформированными тычиночными нитями, а также различающиеся по цвету семян. Внутри каждой группы от 27 до 154 линий, полученных из образцов 40 стран и более 100 – гибридного происхождения. Все линии комплексно изучены не только по МП, но и ХЦ признакам. В каждой группе есть линии, устойчивые к ржавчине, желтосемянные, превышающие стандарт по скороспелости, высоте. В трех группах есть низколиноленовые (НЛ) линии (таблица 1, Nozkova et al., 2011, Брач и др., 2005 и др.).

Полиморфизм окраски вегетативных органов у льна

Различия в антоциановой окраске обнаружены у гипокотыля, стебля и листьев. В ГК есть 5 линий с измененной зеленой окраской и 13 гибридов, унаследовавших ее от 3 из них. Четыре исходных образца получены с помощью химического мутагенеза в ЛитНИИЗ и АГРИТЕКе (Чехия) и одна – спонтанный мутант в линии гк-2 – в ВИРе. Линии из Литвы и одна из Чехии (л-1 из к-8861) – *Xanthoveriscens* (Калам, Орав, 1974) обладают желто-зеленым цветом растущих вегетативных

органов, зрелые части растения имеют окраску «дикого типа». Гк-480 (л-1 из и-612950, Чехия) – *Xanthoveriscens* / *Viridoalbostrata* имеет желто-зеленые семядоли и ювенильные листья, затем зеленеющие, а перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы. Гк-281 (*Viridoalbostrata*) имеет повышенную светочувствительность – при ярком свете становится белым карликом, гибнущим до цветения. В затенении растение более крупное, стебель зеленый, у листьев окраска *zebrina*, цветки деформированные, мелкие, ярко-фиолетовые, из-за уменьшения площади пластинки лепестка, коробочки и семена шуплые. При сильном затенении растение становится «дикого типа» с единичными белыми полосами на листьях.

Изменение формы стебля у льна

У льна известно два типа изменения формы стебля – карликовость и «кудрявый стебель [*curly stem*]». В ГК есть мутант “Emezzi” из сорта Новоторжский, полученный совместно Т.А. Горшковой (КИББ, Казань), Ж-П. Труве, К.Морван (Франция) и линия, выделенная из него. Исходный сорт – типичный долгунец, тогда как мутант ~25 см высотой, с толстым стеблем при том же количестве листьев, имеет трубчатые цветки, укороченные тычиночные нити и плохую завязываемость семян. На данный момент в ГК есть 4 линии первого поколения инбридинга, гомозиготные по гену карликовости *dw1* и 7 генам, контролирующим МП. Линия *Curly Agt1393/02* с идентифицированным геном *cs1* (*curly stem 1*) получена в Чехии (Tejklova, 2002) с помощью химического мутагенеза и в ней продолжается выщепление по другим признакам. В ГК уже есть 6 родственных линий с «кудрявым стеблем», а также создается 4 линии, различающимися по 6 генам МП.

Общие закономерности сочетания признаков у льна

Деформация розовых лепестков невозможна. Ослабление окраски венчика, вероятно, всегда затрагивает тычиночные нити и часто – столбики. Окраска рылец слабо зависит от цвета лепестков, но у розовых цветков она всегда белая. У розовых цветков пыльники всегда светло-оранжевые, у белых звездчатых – желтые. Деформация тычиночных нитей часто связана со стерильностью пыльцы.

Цветки могут быть открыто-раздельными, открытыми, колокольчатыми («дикий тип»), полу-свернутыми и свернутыми. Во всех группах представлены все формы, не найдены только свернутые белоцветковые. По размеру цветки и семена можно условно разделить на очень крупные, крупные, средние и мелкие. Цветки с деформированными лепестками найдены всех размеров, кроме очень крупных, а семена у них возможны любой величины. Среди линий с плоским венчиком встречаются все возможные размеры цветка и семян, только внутри групп с белыми и розовыми – найдены лишь линии с крупными, средними и мелкими цветками и крупными или средними семенами.

Коробочки у льна бывают шаровидно-сплюснутыми, шаровидными («дикий тип»), коническими и цилиндрическими. Семена – удлинено-овальные, овальные («дикий тип») или округлые. Все эти формы представлены в каждой группе. В каждой группе есть линии как с ресничками на ложной перегородке коробочек, так и без них.

Измененная хлорофильная окраска растений легко передается гибридам и присутствует во всех группах по окраске, кроме «белых плоских». В результате гибридизации создаются линии с геном карликовости для групп с белыми, светло-голубыми, голубыми и розовыми плоскими лепестками. Мутация «кудрявый стебель» имеет плейотропный эффект на деформацию лепестков, поэтому у «кудрявого» растения возможны розовые плоские цветки или другого цвета, но обязательно деформированные.

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

С первых этапов создания коллекции необходимо разносторонне изучать линии, чтобы

эффективно подбирать контрастные родительские формы для скрещиваний по признакам «интереса», одинаковые – по нейтральным и максимально лучшие по хозяйственно ценным (таблица 2).

Таблица 2 – Сравнение количественных признаков у линий, различающихся по фенотипу, генотипу и родословной с помощью критериев U- Манна-Уитни и t-Стьюдента

Признак		Качественный признак						Критерий			
качественный	количественный	Есть			Нет			U-Манна-Уитни		t-Стьюдента	
		n	$\bar{x} \pm Se$	Σ рангов	n	$\bar{x} \pm Se$	Σ рангов	Z скорр.	p	t	p
Различие по фенотипу											
тычиночные нити деформированные	Ho	21	58 ± 1,7	2085	342	69 ± 0,8	63982	3,72	0,0002	3,33	0,001
	Ht	21	35 ± 1,4	1640	342	48 ± 0,8	64427	4,68	0,0000	4,15	0,0000
	T2	21	39 ± 0,7	5410	342	35 ± 0,3	60657	3,40	0,001	3,24	0,001
реснички на перегородке коробочек	Ht	148	43 ± 0,9	21502	187	49 ± 1,1	34779	3,82	0,0001	3,85	0,0001
	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)											
<i>s1</i>	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
<i>ysed2</i>	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
<i>wf1</i>	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
<i>cs1</i>	Ho	10	57 ± 1,9	855	353	68 ± 0,8	65211	2,95	0,003	2,59	0,01
	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
Различие по родословной (в родословной одна из линий генетической коллекции)											
гк-1 (<i>dlb1</i>)	Ho	5	86 ± 5,4	1504	358	68 ± 0,8	64562	2,55	0,01	2,76	0,01
	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 (<i>wf1</i>)	T3	14	74 ± 1,3	1398	349	78 ± 0,3	64669	2,99	0,003	2,80	0,01
гк-124 (<i>f^e, csb1</i>)	Ho	12	84 ± 3,2	3504	351	68 ± 0,8	62562	3,69	0,0002	3,94	0,0001
	Ht	12	63 ± 3,2	3569	351	46 ± 0,7	62497	3,87	0,0001	4,16	0,0000
	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 (<i>ygpl, csb1</i>)	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
гк-2 «дикий тип»	Ho	9	92 ± 2,8	3024	354	67 ± 0,7	63042	4,46	0,0000	5,25	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 (<i>oral, csb1</i>)	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-159 (<i>YSED1, CSB1</i>)	Ho	9	90 ± 3,7	2885	354	68 ± 0,7	63181	4,01	0,0001	4,68	0,0000
	Ht	9	70 ± 3,9	2938	354	46 ± 0,7	63128	4,18	0,0000	5,23	0,0000
гк-141 (<i>pfl, csb1</i>)	Ho	37	82 ± 2,1	10329	326	67 ± 0,8	55737	5,94	0,0000	6,35	0,0000
	Ht	37	62 ± 1,8	10669	326	45 ± 0,7	55397	6,51	0,0000	7,21	0,0000

Распределение всех изученных линий ГК по каждому из рассмотренных количественных признаков соответствует нормальному. Для групп, выделенных ранее по МП, показано, что в каждой из них наблюдался широкий полиморфизм по любому из количественных признаков. Было установлено, что линии с деформированными тычиночными нитями более низкорослые и долго созревающие, что может объясняться пролонгированным цветением стерильных форм. Линии с ресничками на ложных перегородках коробочек более позднеспелы и имеют более короткий стебель, так как большинство из них относится к масличному льну (Пороховинова и др., 2018).

Некоторые гены МП влияют на проявление ХЦ признаков: линии, гомозиготные по генам *s1* более высокорослы и поздно зацветают, *wf1* – скороспелы, *f^e* и *dlb1* – высокорослы и скороспелы; *used2* – позднеспелы; *cs1* – низкорослые, с компактным соцветием и поздно зацветают. Если в родословной есть гк-65, 109 – гибриды более скороспелы; гк-1, 2, 124 – более высокорослы и скороспелы; гк-221 – поздно зацветающие, но быстро созревающие после цветения, гк-159 – более высокорослы.

Среди изученных линий 53 были лучшими по ХЦ признакам. Гк-124 и гк-65 выделились по Т2 и Т3, дали начало 6 и 5 ультра скороспелым линиям, соответственно. Гк-1, 2, 124, 159, 176 и 210 не будучи экстремально высокими, стали родоначальниками одних из самых высокорослых линий.

3.3. Генетический контроль морфологических признаков льна

Глава посвящена идентификации, систематизации и изучению взаимодействия генов МП льна классическим генетическим анализом (Пороховинова, 1999, 2000, 2001, 2002, 2011, 2012; Брач, Пороховинова, 1999, 2005; Пороховинова и др., 2001, 2013, 2016, 2017; Кутузова и др., 2011, 2015). После аббревиатуры указан аналог гена по классификации F. Plonka (Dubois et al., 1979; Plonka, 1956, 1971). В других случаях приведена ссылка на классификацию. Если аллели идентифицированы у одной линии, использовано обозначение – ≡; гены аллельны, фенотипы одинаковы, но аллели идентифицированы у разных линий – =; гены аллельны по результатам теста на аллелизм, но фенотипы незначительно отличаются – ≈; гены не аллельны по результатам теста на аллелизм – ≠; аналог гена, описанного в литературе – /.

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 деформацию лепестков, часто ослабляется окраска гипокотыля (таблицы 1, 3).

Ген *s1* (*star 1*) [≡ = *b1* (Tammes, 1928) ≡ *p^{b1}*] отвечает за зеленый гипокотиль, белые 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*). Доказана аллельность гена *s1* у гк-103, 136, 158, 287, 448. Доказана аллельность *s1* и *s1-2* (гк-137) и генов *b1, p^{b1}*, описанных у сорта Ottawa 770В (гк-67).

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.

Ген *sfbs1* удобен для маркирования сортов, так как расщепление по нему видно уже на стадии проростков F₂. Мутация в этом гене найдена у гк-132 (также несущей несколько эффективных R генов устойчивости к ржавчине), гк-185, гк-391 (из НЛ сорта Eyre), гк-396. Доказана аллельность генов *sfbs1* и *f^{an}* (Plonka, 1971) из гк-156 и не названного гена у гк-277 (M12, Лях и др., 2003). Последняя аллель названа *sfbs1-2*, так как ее взаимодействие с другими генами отличается от *sfbs1*.

Ген *pbc1* (*pale blue crimped 1*) [*p^{b2}*] имеет две рецессивные аллели *pbc1* и *pbc1-2*. Они контролируют светло-фиолетовый гипокотиль, 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. Тест на аллелизм между *pbc1* и *pbc1-2* показал единообразие гибридов F₂ по окраске гипокотыля и непрерывный ряд изменчивости по очень светло-голубой (до почти белой) окраске и гофрированности лепестков.

Аллель *pbcl* несут гк-208, также устойчивая к ржавчине, и гк-188, *pbcl-2* – гк-288 и 293.

Ген *pbcl3* (pale blue crimped 3) [*lf^{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 гк-53.

Гены *sl*, *sfbs1* и *pbcl* не аллельны. По форме цветка действие гена *sfbs1* маскирует действие гена *sl*, а по цвету семян наоборот. Действие гена *sl* маскирует проявление генов *sfbs1*, *pbcl* и *pbcl3*, а действие гена *sfbs1* – проявление гена *pbcl* (*sl* > *sfbs1* > *pbcl*). Действие гена *pbcl* маскирует проявление гена *pbcl3* (*sl* > *sfbs1* > *pbcl* > *pbcl3*), а ген *pbcl-2* имеет кумулятивное действие с геном *pbcl3*.

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

К этой группе относятся гены, основное действие которых направлено на ослабление окраски венчика, а также снижение деформации лепестков, вызванные генами предыдущей группы. Один ген также затрагивает окраску гипокотыля и цвет семян (таблицы 1, 4).

Ген *wf1* (white flower 1) [*~n^c*] имеет неполное доминирование: *wf1wf1* – белые венчик, тычиночные нити и столбики, *WF1wf1* – светло-голубые лепестки, белые тычиночные нити и столбики. Ген *wf1* описан у скороспелой гк-109. Была установлена связь рецессивной аллели этого гена с ранним цветением (Пороховинова, 2000). Ген *wf1* несут также гк-40 и 128 с эффективными генами устойчивости к ржавчине (Кутузова, 2005). Доказана аллельность гена *wf1* с *n^c* (Plonka, 1956) из гк-145 и гена *x* (Лях и др., 2003) из гк-280. У рецессивной гомозиготы по гену *n^c* в жаркое лето бутон голубой. В отличие от гена *n^c*, расщепление по гену *wf1* не имеет недостатка рецессивных гомозигот.

Ген *f^e* [*≡f^e*] контролирует светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, красно-коричневые с желтым пятном семяна. Этот ген описан Ф. Плонка в сорте Stormont Mothley, из которого создана линия гк-124. В ней помимо гена *f^e*, имеется ген ослабления окраски *dlb4*. Линия высокорослая и скороспелая и может использоваться в селекции льна-долгунца. Доказана аллельность этого гена для гк-333.

Ген *dlb1* (dilution blue 1) [*dl^a*] определяет очень светло-голубые, почти белые лепестки с темно-голубыми жилками, осветленные тычиночные нити и столбики. Этот ген описан у гк-1 и 72. 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. Линии, несущие этот ген, высокорослые и скороспелые, и могут использоваться для селекции льна-долгунца.

Ген *dlb3* (dilution blue 3) [*≡e* (Tammes, 1928)] имеет серию аллелей: *dlb3* (гк-32, 221, 285, 287), *dlb3-2* (гк-172), *dlb3-3* (гк-83), *dlb3-e* (гк-119, 199), *dlb3-5* (гк-277, 278, к-7882), *dlb3-7* (гк-57). 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. Линия гк-199 (л-3 из к-6855), гомозиготная по гену *dlb3-e*, получена из коллекции Т. Таммес с описанным ею геном *e*. Действие аллели *dlb3* маскирует проявление аллелей *dlb3-3* и *dlb3-e*. Расщепление в F₂ 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.

Ген *dlb4* (dilution blue 4) [*dl^a*] обуславливает незначительное осветление голубой окраски венчика, темно-голубые жилки, тычиночные нити и столбики. Этот ген идентифицирован в гк-124.

Ген *dlb8* (dilution blue 8) [-] обуславливает светло-голубую окраску венчика, голубые жилки, белые тычиночные нити и столбики. Этот ген идентифицирован в гк-186.

Таблица 3 – 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	<i>s1</i>	(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-137	<i>s1-2</i>	(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-132	<i>sfbs1</i>	(С) кр.кор. (Г) фиол., (Л) гол.плоск., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Г) зел., (Л) бел. сл.слож. сл. гофр. (Т, Ст) бел., (П) желт.	3 32 148	1 8 53	4 40 201	3,84 0,53 0,20			
гк-2 × гк-208	<i>pbc1</i>	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., гофр., (П) желт.	3 п.363	1 127	4 490	3,84 0,22			
гк-2 × гк-188	<i>pbc1</i>	(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	<i>pbc1-2</i>	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч.оч.св.гол., «жасмин», (П) желт.	3 п.147	1 51	4 198	3,84 0,06			
гк-2 × гк-53	<i>pbc3</i>	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (П) гол.		(Г) зел., (Л) оч.оч.св.гол., слож., гофр., (П) св.ор.	3 п.58	1 23	4 81	3,84 0,50			
гк-137 × гк136	<i>s1-2</i> <i>s1</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож. и гофр., (С) зел.	(Т и Ст) бел., (П) желт. (С) желт.		3 п.34	1 10	4 44	3,84 0,12			
гк-132 × гк-103	<i>sfbs1</i> <i>s1</i>	(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		
гк-208 × гк136	<i>pbc1</i> <i>s1</i>	(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	<i>pbc3</i> <i>s1</i>	(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-208 × гк132	<i>pbc1</i> <i>sfbs1</i>	(Л) гол., плоск., (П) гол.	(Л) оч.оч. св.гол., гофр., (П) желт.	(Л) бел., сл.слож, сл.гофр., (П) желт.	9 о.160	3 47	4 74	16 281	5,99 0,84		
гк-288 × гк132	<i>pbc1-2</i> <i>sfbs1</i>	(Л) гол., плоск., (П) гол.	(Л) оч.оч.св. гол., жасмин, (П) желт.	(Л) бел., сл.слож., сл.гофр., (П) желт.	9 п.189	3 57	4 68	16 314	5,99 2,33		
гк-208 × гк-53	<i>pbc1</i> <i>pbc3</i>	(Л) гол., плоск., (П) гол.	(Л) оч.оч.св.гол., гофр., (П) желт.	(Л) оч.оч.св.гол слож, гофр. (П) св.ор	9 п.169	4 82	3 57	16 308	5,99 0,44		
гк-53 × гк- 132	<i>pbc3</i> <i>sfbs1</i> <i>rpbc3?</i>	[F ₁ и P ₁] (Л) оч.оч. св.гол., слож., гофр., (П) св.ор.	[P ₂] (Л) бел.сл. слож, сл.гофр., (П) желт.	[Новый] (Л) бел с гол. отг., сл.слож, сл.гофр., (П) желт.	9 56 30	4 24 14	3 18 18	16 98 62	5,99 0,03 4,32		
гк-53 × гк-288	<i>pbc3</i> <i>pbc1- 2</i>	[F ₁] (Л) гол., плоск., (П) гол.	[P ₁] (Л) оч.оч. св. гол. слож., гол. гофр. (П) св.ор. (П) желт.	[P ₂] (Л) оч.оч.св. гол., «жасмин» сл.слож, сл.гофр (П) желт.	[Новый] (Л) бел. сл.слож, сл.гофр (П) желт.	9 84 67	3 17 32	3 29 23	1 6 8	16 136 130	7,81 4,78 2,98

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

Ген *dlb9* (*dilution blue 9*) [-] обуславливает светло-голубую окраску венчика, голубые жилки, белые тычиночные нити и столбики. Этот ген идентифицирован в гк-447.

Ген *waf1* (*white anther filaments 1*) [*f^k*] контролирует белые тычиночные нити и незначительное ослабление окраски жилок лепестков и столбиков. Он был идентифицирован у гк-54.

Ген *wf1* не аллелен генам *f^e*, *dlb1*, *dlb3* и *dlb4*. Взаимодействие генов *wf1* и *f^e* происходит по типу комплементарного: ослабление окраски цветка идет более интенсивно, чем в гомозиготе по одному из генов, а семена становятся пятнистыми. Гены *wf1* и *f^e* сцеплены (5 сМ). Взаимодействие генов *wf1* с *dlb1* и *wf1* с *dlb3* происходит по типу комплементарного. У гомозигот по гену *wf1* лепестки

Таблица 4 – Генетический контроль белой и светло-голубой окраски венчика, тычиночных нитей и столбиков

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, повторяющихся				Расщепление по классам, повторяющимся				n	χ^2							
линии	гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые			F ₁	P ₁			P ₂	новым					
ГК-2 × ГК-109	<i>wf1</i>	(Л) св.гол., (Т, Ст) бел.	(Л) гол., (Т, Ст) син.	(Л) бел., (Т, Ст) бел.				2 п.95	1 52	1 44			4 191	5,99 0,68				
ГК-2 × ГК-124	<i>f^e dlb4</i>	(Г) фиол., (Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.	(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 о.59	4 32	3 18	16 109	5,99 1,21					
ГК-2 × ГК-1	<i>dlb1, ora2, dlb6?</i>	(С) кр.кор.		(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.	9 п.62 о.87 о.72	1 1 11 19	3 22 34 32	3 22 29 33	16 107 161 156	7,81 5,27 0,39 12,31					
ГК-2 × ГК-32	<i>dlb3</i>	(Л) гол., (Т, Ст) син.			(Л) св.гол., (Т, Ст) осветл.				3 п.130	1 44			4 174	3,84 0,01				
ГК-2 × ГК-65	<i>oral</i>	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.			(Л) гол., (Т, Ст) гол., (П) св.ор., (С) кр.-кор. крапч.				3 о.41	1 12			4 53	3,84 0,16				
ГК-2 × ГК-199	<i>dlb3-e, ora3</i>	(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-54	<i>waf1</i>	(Л) гол., (Т) син.			(Л) гол., (Т) бел.				3 п.39	1 10			4 49	3,84 0,55				
ГК-109 ×ГК-1	<i>wf1, dlb1</i>	(Л) бел.[P ₁] или почти бел.[F ₁], (Ж) бел., (Т, Ст) бел.			(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) т.гол., (Т, Ст) осветл.	(Л) св.гол., (Ж) св.гол., (Т, Ст) бел.	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син.				6 62 55	1 12 8	6 70 48	3 24 23	16 168 134	7,81 2,79 0,75		
ГК-1 × ГК-124	<i>dlb1, f^e dlb4</i>	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син., (С) кр.-кор.	(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) т.гол., (Т, Ст) осветл., (С) кр.-кор.	(Л) оч.св.гол., (Ж) св.гол., (Т, Ст) бел., (С) пятн.	(Л) св.гол., (Ж) т.гол., (Т, Ст) осветл., (С) кр.-кор.	(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) оч.св.гол., (Т, Ст) бел., (С) пятн.				27 110 109	12 58 49	12 48 61	9 41 29	12 20 13	64 277 261	9,49 1,93 5,27		
ГК-2 × ГК-172	<i>dlb3-2, FP1</i>	(Л) гол., скл.	(Л) гол., плоский	(Л) оч.св.гол., скл.	(Л) оч.св.гол., плоский			9/8,6 59 128	3/3,4 34 45	3/3,4 28 38	1/0,6 5 16	16 126 227	7,81 8,41/3,44 0,86/7,62					
ГК-1 × ГК-32	<i>dlb1, dlb6?, dlb3</i>	(Л) гол. или светлее, (Ж) син., (Т, Ст) син.	(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) т.гол., (Т, Ст) осветл.	(Л) св.гол., (Ж) син., (Т, Ст) осветл.	(Л) св.гол., (Ж) син., (Т, Ст) бел.	(Л) оч.оч.св.гол., (Ж) св.гол., (Т, Ст) осветл.				27 82 181	13 44 113	12 45 84	9 29 69	13 15 21	64 215 468	9,49 3,84 5,11		
ГК-1 × ГК-65	<i>dlb1, ora2, oral</i>	(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
ГК-65 × ГК-199	<i>oral, dlb3-e, ora3</i>	(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

белые. Гены *dlb1* и *dlb3* вместо рецессивных становятся полудоминантными, и уже в F₁ лепестки почти белые. Гены *wf1* и *dlb1* наследуются независимо, а *wf1* и *dlb3* сцеплены с частотой кроссинговера 1 сМ. Ген *f^e* не аллелен генам *dlb1* – *dlb4*. Взаимодействие генов *f^e* и *dlb1* по типу комплементарного, т. е. в генотипе *f^ef^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*). Ген *dlb1* не аллелен генам *dlb3* и *dlb4*. Гены *dlb1* с *dlb3* и *dlb3-e* наследуются независимо, *dlb1* с *dlb4* и *dlb3-5* также наследуются независимо, но *dlb1* маскирует их проявление.

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 (таблицы 1, 4).

Ген *oral* (*orange anthers 1*) [-] обуславливает светло-оранжевые пыльники, ослабление окраски жилок лепестков, тычиночных нитей и столбиков, желтую крапчатость у красно-коричневых семян.

Ген *SPS1* (*speckled seeds 1*) [-] ингибирует крапчатость семян в гомозиготе по гену *oral*.

Гены *oral* и *sps1* описаны нами впервые у гк-65. Ген *SPS1* идентифицирован у гк-121 и 173. Доказана аллельность генов *oral* и *oral-2* у гк-211.

Ген *ora2* (*orange anthers 2*) [*a^h*] контролирует светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на другие части цветка и семена. Ген *ora2* первым был идентифицирован у скороспелой линии гк-1, а затем доказана аллельность этого гена у гк-278 (М23, УкрНИИМК).

F₂ теста на аллелизм опроверг гипотезу об аллельности генов *oral* и *ora2* (F₁ пыльники светло-оранжевые, семена однотонные). Расщепление соответствовало кумулятивной полимерии 5:7:4.

Ген *ora3* (*orange anthers 3*) [\equiv *ora3-2/a^h*] обуславливает светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на окраску других частей цветка и семена, идентифицирован у гк-199. Доказана аллельность этого гена у гк-119. Гены *oral* и *ora3* не аллельны. Действие гена *oral* маскируется геном *ora3*. Тест на аллелизм генов *ora2* и *ora3* доказал их аллельность для линий гк-1, 119 и 199, но взаимодействие с геном *oral* говорит об их неравенстве.

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 (табл. 1, 5).

Ген *pf1* (*pink flower 1*) [\simeq *a^d-d*] контролирует розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, голубые тычиночные нити и столбики, темно-желто-коричневые семена. Ген *pf1* идентифицирован у гк-141. Линия позднеспела, высокоросла и имеет хорошую урожайность по волокну и семенам.

Другая аллель гена *pf1* – *pf-d* (*d* (Tammes 1928)), в отличие от *pf1*, обуславливает черные семена. Эту мутацию несет гк-432, скороспелая линия из образца коллекции Т.Таммес.

Третья аллель гена *pf* – *pf-ad* (*a^d* (Plonka, 1971)) имеет тоже действие на окраску лепестков и пыльников, но сильнее подавляет окраску тычиночных нитей и столбиков. Окраска семян в зависимости от окружающей среды и генов-модификаторов может меняться от желтой до темно-желто-коричневой. Эту мутацию несут гк-129 и 143, линии из образцов коллекции Ф.Плонка. Доказана аллельность гена *pf-ad* (гк-129) для гк-458, а также не названного гена (*b/n1*) из коллекции УкрНИИМК для гк-275 (М45) и гк-273 (ЛР-1-1) (Лях и др., 2003). В F₂ гк-141 (*pf1*) × гк-143 (*pf-ad*) был непрерывный ряд по окраске семян с трансгрессиями в обе стороны, а – в гк-141 (*pf1*) × гк-275 (*pf-ad*) – без трансгрессий. В F₂ 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*.

Ген ***RPF1*** (***Reduced Pink Flower 1***) [= *L'*] не имеет самостоятельного действия, ослабляет розовую окраску лепестков и голубую – тычиночных нитей у гомозигот по гену *pf*.

Ген ***yspf1*** (***yellow seeds after pink flower***) [-] не имеет самостоятельного действия. Он обуславливает желтую или темно-желтую окраску семян у гомозигот по гену *pf-ad*. Ген имеет варьирующую экспрессивность на оттенок семян, которые могут быть как желтыми и темно-желтыми (*yspf1*), так и пятнистыми, желто-коричневыми и темно-желто-коричневыми (*YSPF1*). Эту мутацию несут гк-129, 273, 275 и 458.

Гены, контролирующие фиолетовую или синюю окраску цветков

Особенностью темной окраски является сильная зависимость от условий года выращивания, когда в пасмурную, влажную и холодную погоду происходит сдвиг в синий спектр. Для многих скрещиваний свойственна непрерывность распределения фиолетовой окраски венчика у гибридов при практически полном отсутствии «дикого типа» (таблицы 1, 5).

Ген ***sfc1*** (***strengthened flower colors 1***) [$\neq n^f$] усиливает окраску лепестков с голубой до сине-фиолетовой. Это единственный из известных генов фиолетовой окраски, дающий четкое расщепление в F_2 на 3 «дикий тип» : 1 «фиолетовый» без промежуточных классов. Ген *sfc1* идентифицирован у гк-121. Доказана его аллельность с не названным геном у гк-273 (ЛР-1-1, (Лях и др., 2003)).

Ген ***sfc2*** (***strengthened flower colors 2***) [$/ n^f$] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой, более светлой и красной, чем *sfc1*. Этот ген идентифицирован у гк-100.

Ген ***sfc3*** (***strengthened flower colors 3***) [$\equiv n^f$] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой. Ген *sfc3* с неполным доминированием, в гетерозиготе лепестки голубые с фиолетовым оттенком. Известны две рецессивных аллели *sfc3* и *sfc3-2*; *sfc3-2* контролирует более красный оттенок, часто тычиночные нити и столбики тоже фиолетовые.

Ген *sfc3* равен гену *n^f*, т.к. описан у гк-123 – линии из того же сорта L. Duke (С. Ирландия), что и ген *n^f* (Plonka, 1971). Гк-122, родственная гк-121, также несет ген *sfc3*. Ген *sfc3-2* имеют гк-173 и 375.

Ген ***sfc5*** (***strengthened flower colors 5***) [-] определяет синюю окраску лепестков, его несет гк-179.

Ген ***sfc6*** (***strengthened flower colors 6***) [= *b/n* (Лях и др., 2003)] определяет синюю окраску лепестков. Она отличается от «дикого типа» только в утренние часы. Ген *sfc6* идентифицирован у гк-292 и 173. Несмотря на свое различное происхождение, обе линии имеют аллельные гены желтосемянности (*ysed2*). Возможно, это объясняется тесным сцеплением между генами *sfc6* и *ysed2*. Проведенный тест на аллелизм с линией гк-179 доказал аллельность генов *sfc5* и *sfc6*. Тест на аллелизм подтвердил аллельность не названного гена (*b/n* \equiv *sfc6-2*) в линии M12 (гк-430) (Лях и др., 2003), но способ получения мутаций не позволяет считать их равными.

Ген ***sfc7*** (***strengthened flower colors 7***) [-] меняет окраску лепестков с голубой на синюю с фиолетовым оттенком. Этот ген несет гк-118.

Ген ***sfc8*** (***strengthened flower colors 8***) [-] усиливает окраску лепестков с голубой до сине-фиолетовой. Этот ген вместе с геном *sfc3*, который маскирует его проявление, несет линия гк-123.

Ген ***sfc10*** (***strengthened flower colors 10***) [-] определяет синюю окраску лепестков, его несет гк-447.

Ген ***sfc9*** (***strengthened flower colors 9***) [-] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой. Этот ген с неполным доминированием, в гетерозиготе венчик голубой с фиолетовым оттенком.

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.

Ген *sfc9* несут две родственные линии - гк-186 и 187. Гк-186 дополнительно имеет ген *bep1*. Возможно, линия гк-187 несет неаллельный *bep1* ген *bep2* т.к. ее лепестки выгорают слабее.

Ген *svf1* (*star violet flower 1*) [-] делает сложенными и гофрированными фиолетовые лепестки генотипа *sfc2* или *sfc3*. Гены *svf1* и *sfc2* несет линия гк-100.

Таблица 5 – Генетический контроль окраски венчика, семян, гипокотыля, наличия ресничек у перегородок коробочек

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, повторяющихся				Расщепление по классам, повторяющимся				n	χ^2	
линии	гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые							
					F ₁	P ₁	P ₂	новые				
гк-2 × гк-141	RPF1 <i>pf1</i> , <i>rpf1</i>	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Л) роз., (П) св.ор. (С) т.ж.-кор.	(Л) св. роз., (П) св.ор. (С) т.ж.-кор.	12 246 183	1 22 12	3 66 45	16 334 240	5,99 0,32 0,65		
гк-2 × гк-129	RPF1 <i>pf-ad</i> RPF1 , <i>yspf1</i>	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Л) св.роз.,(П) св.ор.,(С)желт. [гк-129]–т.желт.	(Л) св.роз., (П) св.ор., (С) ж.кор. –т.ж.кор.	12 140 67	1 11 3	3 32 13	16 183 83	5,99 0,23 1,71		
гк-2 × гк-432	RPF1 <i>pf-d</i> <i>rpf1</i>	(Л) гол., (П) гол., (С) кр.кор.		(Л) роз., (П) св.ор., (С) черн. [гк-432] – т.ж.-кор.	(Л) св.роз., (П) св.ор., (С) черн. – т.ж.-кор.	12 104 160	1 10 13	3 24 34	16 138 207	5,99 0,36 0,74		
гк-2 × гк-121	<i>sfc1</i>	(Л) гол.		(Л) син.-фиол.		3 о.236	1 79		4 315	3,84 0,00		
гк-2 × гк-173	<i>sfc3-2</i> <i>sfc6</i>	(Л) от гол. [гк-2], гол. с фиол. отт. [F ₁], до син.-фиол. [новые]		(Л) кр.-фиол.		3 78 111	1 27 51		4 105 162	3,84 0,03 3,63		
гк-2 × гк-174	<i>sfc5</i>	(Л) гол.		(Л) син.		3 о. 194	1 62		4 256	3,84 0,08		
гк-118 × гк121	<i>sfc7</i> <i>sfc1</i>	(Л) син. с фиол. отт.		(Л) син.-фиол.		3 о.27	1 8		4 35	3,84 0,09		
гк-2 × гк-186	<i>sfc9</i> , <i>bep1</i>	(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 26	12 26	64 168	9,49 4,62
гк-2 × гк-447	<i>dlb9</i> , <i>sfc10</i>	(Л) гол.		(Л) син.	(Л) св.гол.	12 п.160	3 29	1 13	16 202	5,99 2,57		
гк-173 × гк121	<i>sfc3-2</i> , <i>sfc6</i> <i>sfc1</i>	(Л) кр.-фиол.		(Л) син.-фиол.		3 п.88	1 36		4 124	3,84 1,08		
гк-123 × гк-186	<i>sfc3=n'</i> <i>sfc8</i> , <i>sfc9</i> , <i>bep1</i> , <i>dlb8</i>	(Л) гол. с фиол.отт [F ₁] син.фиол., гол., св.гол.[новые]		[P ₁] (Л) кр.-фиол. не выгор.	[P ₂] (Л) кр.-фиол. выгор.	36 97 28	24 75 18	4 9 1	64 181 48	5,99 1,45 1,43		
гк-159 × гк-2	YSEDI <i>csb1</i>	(Ресн) есть, (С) желт.		(Ресн) нет, (С) кр.-кор.	(Ресн) есть (Ресн) нет, (С) кр.кор. (С) желт.	9 п.180	1 19	3 56	3 54	4 309	7,81 0,56	
гк-2 × гк-173	<i>ysed2</i>	(С) кр.-кор.		(С) желт.		3 о.117	1 45		4 162	3,84 0,67		
гк-2 × гк-121	<i>rs1</i>	(С) кр.-кор.		(С) св.ж.-кор.		3 о.241	1 74		4 315	3,84 0,38		
гк-159 × гк173	YSEDI <i>ysed2</i>	(С) желт.		(С) кр.-кор.		13 п.109		3 21	16 130	3,84 0,58		
гк-159 × гк121	YSEDI <i>rs1</i>	(С) желт.		(С) св.ж.-кор.	(С) кр.-кор.	12 п.136	1 5	3 25	16 166	5,99 5,05		
гк-121 × гк173	<i>rs1</i> <i>ysed2</i>	(С) кр.- кор.	(С) св. ж.-кор.	(С) желт.		9 п.78	3 13	4 33	16 124	5,99 5,62		
гк-2 × гк-292	<i>sfc6</i> , <i>ysed2</i>	(Л) гол., (С) кр.-кор.		(Л) син., (С) желт.	(Л) гол. (Л) син., H ₀₁ (С) (С) H ₀₂ желт. кр.кор	9 11,3 169 116	1 3,3 49 38	3 0,7 9 11	3 0,7 12 2	16 16 239 167	7,81 7,81 139/0,43 119/6,10	
гк-2 × гк-173	<i>sgb1</i>	(Г) фиол.		(Г) зел.		3 о.120	1 42		4 162	3,84 0,07		

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.

Гены, контролирующие желтую или светло-желто-коричневую окраску семян

Доминантная аллель гена *YSED1* (***Yellow Seed 1***) [$\equiv Y1$ (Popescu, Marinescu, 1996) / *YSED18* (Rowland, Wilen, 1998)] контролирует желтую окраску семян. Она идентифицирована у линии из сорта Bionda (гк-159). Одновременно и независимо от нас в этом сорте ген был назван *Y1* (Popescu, Marinescu, 1996). Доказана аллельность гена *YSED1* с геном желтосемянности у линий из НЛ сортов Eyre (гк-391), Walaga (гк-395) и Linola (гк-390) (таблицы 1, 5).

Ген *used2* (***yellow seed 2***) [$\equiv g$ (Carnahan, 1946) / *g* (Tammes, 1930) / *r^m* / *used22* (Rowland, Wilen, 1998)] определяет желтую окраску семян, но более темную, чем *YSED1*. Этот ген идентифицирован у гк-173 и 447. Доказана его аллельность с геном *g* у гк-292 (Carnahan, 1946).

Ген *rs1* (***reduced (color of) seeds 1***) [*r^m*] определяет светло-желто-коричневую окраску семян. Он идентифицирован у гк-121. Гены *YSED1*, *used2* и *rs1* не аллельны. Действие гена *YSED1* маскирует проявление генов *used2* и *rs1*, а действие гена *used2* – проявление гена *rs1* (*YSED1* > *used2* > *rs1*).

Другие органоспецифические гены льна

Ген *CSB1* (***Ciliated Septa of the Boll***) [*M* (Т. Tammes (1930) / *Ha* (Keijzer, Metz, 1993), /*S* (Knowles цит. по Beard, 1962)] контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки. В качестве линии тестера по гену *csb1* использованы гк-2 и 121, а по гену *CSB1* – гк-159 и 173.

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. 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 (табл. 1, 5).

Ген *sgH1* (***sunburn green hypocotyl***) [-] определяет зеленую окраску гипокотыля, темнеющую до светло-фиолетовой через несколько дней после всходов. Этот ген несет гк-173 (табл. 1, 5).

Ген *FP1* (***Folded Petals 1***) [-] дает продольную складчатость лепестков, его несет гк-172 (табл. 1, 4).

Гены, контролирующие хлорофильную окраску растения

Не аллельные гены *ygp1* и *ygp2* (***yellow green plant 1*** и ***2***) [*y/g* (Compstock цит. по: Keijzer, Metz, 1993)] контролируют желто-зеленую окраску растущего растения. Ген *ygp1* идентифицирован у гк-210, а *ygp2* у гк-473. Исходные образцы получены с помощью ЕМС мутагенеза в ЛитНИИЗ (табл. 1, 6).

Эти гены обладают кумулятивным взаимодействием, при котором двойные гомозиготы приобретают желтую окраску растения и значительное отставание в росте и развитии. Оба гена имеют плейотропный эффект на удлинение периода всходы-цветение.

Гены *zeb1* и *zeb2?* (***zebrine white green plant 1***) [*/sl1, sl2* (Knowles цит. по Beard, 1962)] обуславливают повышенную светочувствительность, что при ярком освещении приводит к карликовости, белой окраске стебля и листьев, и гибели до цветения, при затенении – к зеленой окраске стебля, у листьев – к окраске *zebrina*, мелким, ярко-фиолетовым деформированным цветкам. Эти гены несет спонтанный мутант гк-281, а также полученная с его участием л-2 из гк-281 x гк-121.

Таблица 6 – 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-32 × гк-210	<i>ygp1</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		3 119 152	1 49 50			4 168 202	3,84 1,56 0,01
гк-2 × гк-473	<i>ygp2</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		3 160 161	1 40 57			4 200 218	3,84 2,67 0,15
гк-210 × гк-473	<i>ygp1</i> <i>ygp2</i>	(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
гк-121 × гк-281	<i>zeb1</i> , <i>zeb2</i>	(Раст) зел.		(Раст) <i>zebrina</i>			15 282 517	1 26 36		16 308 553	3,84 2,52 0,06
гк-121 × (281×121)	<i>zeb1,zeb2</i>	(Раст) зел.	(Раст) ж.-зел.	(Раст) <i>zebrina</i>		45 п.229	15 80	4 29		64 338	5,99 3,26

Гены, контролирующие изменение формы стебля

Мутации карликовости и «кудрявый стебель» перспективны для фундаментальных исследований (табл. 1, 7). Ген *dw1* (*dwarf 1*) [-] – карликовость (Ht ~27 см), толстый стебель, короткие междоузлия (4мм), трубчатые цветки, укороченные тычиночные нити. Рecessивный по деформации цветка и полудоминантный – по высоте и длине междоузлия. Карликовость и ее генконтроль у льна описаны нами впервые.

Таблица 7 – Генетический контроль формы стебля

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-397	<i>dw1</i>	средний	высокий	карлик				2 65	1 38	1 34		4 134	5,99 0,59		
гк-2 × гк-396	<i>cs1</i>	волнистый	гладкий	кудрявый				2 п.75	1 44	1 31		4 150	5,99 2,24		
гк-397 × гк-396	<i>dw1</i> <i>cs1</i>	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	11,1 1,95
гк-255 × гк-397	<i>sfc1</i> <i>dw1</i>	высокий (Ж) гол.	высокий (Ж)фиол.	карлик, (Ж) гол.	карлик, (Ж) фиол.			9 8,2 п.82	3 3,8 48	3 3,8 43	1 0,2 2	16 16 175	7,81 7,81 20,2/1,60		

Ген *cs1* (*curly stem 1*) [= *cs1* (Tejklova, 2002)] Мутация получена и идентифицирована Е. Тейкловой и любезно предоставлена в коллекцию ВИР. На созданной из нее линии гк-396 мы подтвердили описанное ранее неполное доминирование гена *cs1*. Тест на аллелизм показал, что гены *dw1* и *cs1* не аллельны, наследуются независимо и их действие комплементарно.

Цитоплазматическая мужская стерильность и гены-восстановители фертильности пыльцы

Исторически у льна гены восстановители фертильности описывали как гены мужской стерильности, используя аббревиатуру «*m*» или «*ms*» (Gairdner, 1929; Comstock, 1970; Рыкова 1979). Мы приводим названия генов в соответствии с общепринятой терминологией, добавляя в конце аббревиатуры гена символ Т или О для генов, контролирующих трубчатые (*RFT* – *Restore Fertility of Male Sterility of Tubular flower*) или открытые мужскистерильные цветки (Пороховинова 2017а, 2017б).

В качестве источников ЦМС использованы гк-204, 208, 188, которые имеют *Cyt*^{s1} *Cyt*^{s2} и *Cyt*^{s3} типы цитоплазмы. Отцовскими формами были гк-2, 53, 129, 103, 124, 159, 176, 210, 255, 368,458 (таблица 1, 8).

Для практического использования предпочтительнее первый тип ЦМС. Выявленные аллели генов восстановления фертильности по характеру проявления можно отнести к трем типам. Первые

имеют большую селекционную ценность для введения в источники и (или) закрепители ЦМС, 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 стать востребованы в гетерозисной селекции.

Таблица 8 – Генетический контроль восстановления фертильности

Скрещивание				(Ц)/(П)			Σ	χ ² _{пр.*}	(П)		Σ	χ ² _{пр.}	(Ц)		Σ	χ ² _{пр.}	
линии	гены	Год	H ₀	откр. ферт.	откр. стер.	труб. стер.			ферт.	стер.			откр.	труб.			
ГК-204× ГК-53	<i>rfo6</i> <i>rft3-2</i>	2013	пр. H ₀	71 9	27 3	26 4	124 16		71 9	53 7	124 16		98 3	26 1	124 4		1,08
ГК-204× ГК-129	<i>rfo6</i> <i>rft5?</i>	2013	пр. H ₀₁ H ₀₂	70 3 12	22 1 3	3 нет 1	95 4 16		70 3 3	25 1 1	95 4 4		92 един. 15	3 1	95 16		1,55
ГК-204× ГК-458	<i>rfo6</i> <i>RFO8</i> , <i>RFO9</i>	2014	пр. H ₀₁ H ₀₂	149 57 54	20 7 10	нет	169 64 64		149 57 54	20 7 10	169 64 64						
ГК-204× ГК-208	<i>rfo6</i>	2016	пр. H ₀₁	91 3	38 1	нет	129 4		91 3	38 1	129 4						
ГК-208× ГК-124	<i>RFO6</i> <i>rft3-7</i> , <i>rfo6-2</i>	2014	пр. H ₀₂	149 9	47 3	57 4	253 16		149 9	104 7	253 16		196 3	57 1	253 4		0,82
ГК-208× ГК-210	<i>RFO6</i> <i>rfo6-3</i> <i>rft6</i> , <i>rft7</i>	2015	пр. H _{01,02} H ₀₃	191 54 57	30 9 6	4 1 1	225 64 64		191 54 57	34 10 7	225 64 64		221 63 63	4 1 1	225 64 64		0,07 0,07
ГК-188× ГК-103	<i>rfo7</i> , <i>rft5-2</i>	2016	пр. H ₀₁	134 12	33 3	6 1	173 16		134 3	39 1	173 4		167 15	6 1	173 16		2,28

* - χ²_{0,05, 2}=5,99; χ²_{0,05, 1}=3,84.

Совместное наследование генов восстановления фертильности пыльцы при ЦМС и МП

Показано независимое наследование генов, контролирующих стерильность трубчатых цветков с другими генами: *YSED1* и *rft3-2*; *pcb1* и *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*; *ygpl* и *rft6*, *rft7*; *s1* и *rft5-2*, и независимое наследование генов, восстанавливающих фертильность открытых цветков *RFO6*, *RFO8*, *RFO9* и *pf-ad*; *RFO6*, *RFO7* и *pcb1*; *RFO7* и *s1*. Обнаружена группа сцепления *rft3* – *pf1* – *CSB1* (табл. 1, 9).

Таблица 9 – Расщепление F₂ ♀гк-204 × ♂гк-176 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы

(Ц)	по генам <i>pf1</i> и <i>rft3-6</i> , <i>r=10cM</i>						по генам <i>pf1</i> и <i>CSB1</i> , <i>r=28cM</i>						по генам <i>rft3-6</i> и <i>CSB1</i> , <i>r=34cM</i>					
	гол.		роз.*		Σ	χ ²	гол.		роз.		Σ	χ ²	откр.		труб.		Σ	χ ²
	откр.	труб.	откр.	труб.			откр.	труб.	откр.	труб.			откр.	труб.				
(Ресн)							есть	нет	есть	нет			есть	нет	есть	нет		
теор.	9/11,2	3/0,8	3/0,8	1/3,2	16	7,81	9/10,1	3/1,9	3/1,9	1/2,4	16	7,81	9/9,7	3/2,3	3/2,3	1/1,7	16	7,81
практ.	41	3	7	13	64	29,8/5,51	42	6	8	8	64	9,3/0,47	37	7	13	7	64	4,4/1,94
(Ц)	гол., откр.		гол., труб.		роз., откр.		роз., труб.		Σ		χ ²							
(Ресн)	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	Σ	χ ²				
теор.	27 /37,8	9/7,1	9/2,4	3/0,6	9/1,5	3/1,6	3/6,2	1/6,7	64/64	14,07								
практ.	37	4	5	2	0	3	8	5	64	41,93/11,07								

Заключение к главе 3.3.

Всего в 216 скрещиваниях (между 73 линиями) было проанализировано наследование 41 гена. Выявлено 11 пар сцепленных генов, образующих 4 группы сцепления (рисунок 1). В первую входят гены светло-голубой окраски венчика *dlb4*, *dlb3*, *wf1*, *f^e* и ген продольной складки лепестка *FP1*.

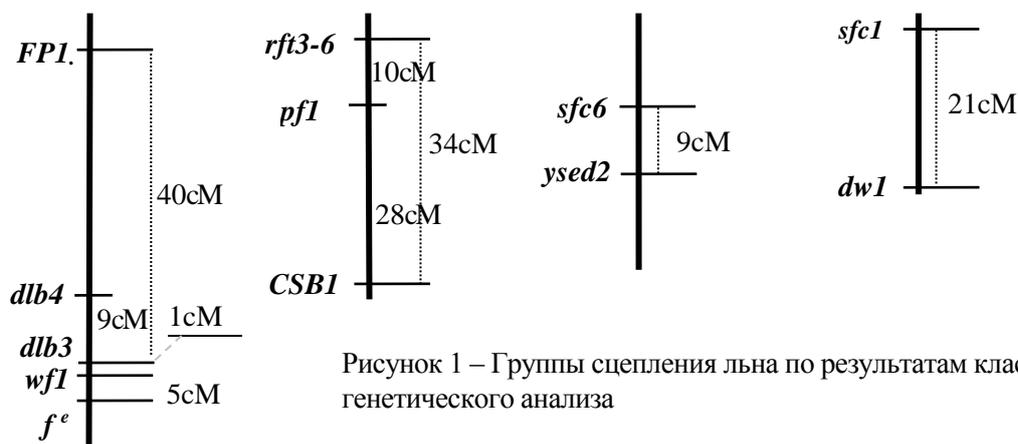


Рисунок 1 – Группы сцепления льна по результатам классического генетического анализа

Вторую – образуют ген желтосемянности *used2* и ген синей окраски *sfc6* с частотой кроссинговера 9сМ (таблица 5). Третью группу сцепления образует ген фиолетовой окраски венчика *sfc1* и ген карликовости *dw1* с частотой кроссинговера 21сМ (таблица 7). В четвертую группу входят восстановитель фертильности *rft3-6*, ген розовой окраски венчика – *pf1* и ген наличия ресничек у коробочек *CSB1* с частотами кроссинговера 10, 28 и 34 сМ соответственно (таблица 9).

Предложена схема взаимодействия генов, контролирующих МП льна. Она состоит из 6 групп и 5 отдельных генов (рисунок 2). 1я группа – основных генов и ослабителей окраски цветка. Все кроме 4х располагаются линейно по отношению друг к другу. Гены *s1*, *wf1*, *pf1* и *fe* меняют свое положение в иерархии формирования фенотипа в зависимости от признака: по окраске цветка $s1 > wf1 > pf1 > fe$, его деформации $pf1 = wf1 > s1 > fe$, окраске семян $pf1 > s1 > fe > wf1$.

2я группа – действует в семенах. Показано, что органоспецифичные гены иногда ингибируют плейотропные. Так ген *YSED1* подавляет пигментацию семян, вызванную любым из других генов, а *used2* и *rs1* только у гомозигот по генам *fe* и *oral*. Ген *uspf1* работает только у гомозигот по *pf-ad*.

3я группа – гены окраски пыльников. Они, за исключением *oral*, работают в конце пути формирования окраски цветка и кумулятивно взаимодействуют с другими.

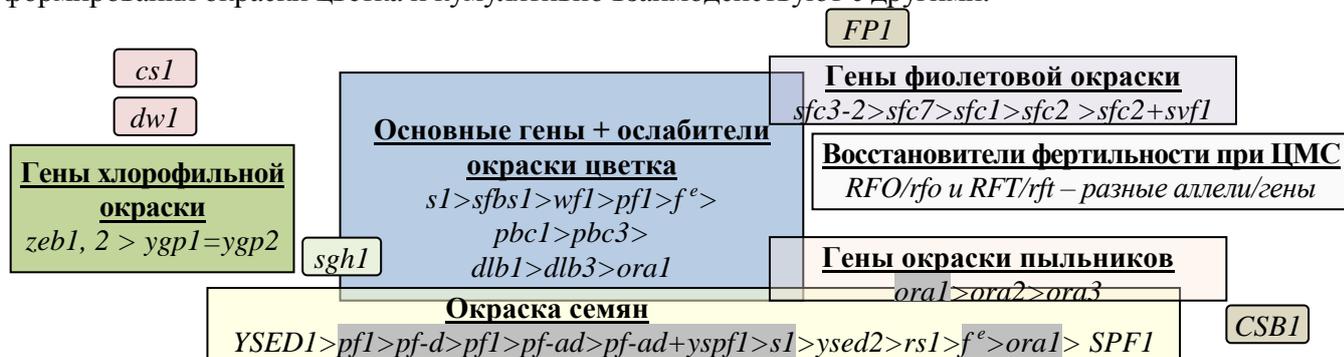


Рисунок 2 – Схема взаимодействия генов МП. Блоки прямоугольной формы – группы генов. Если блоки перекрываются, то гены взаимодействуют между собой, если нет – независимы

4я группа – восстановители фертильности при ЦМС и их альтернативные аллели (*rfo*, *rft*), как правило, меняют окраску тычиночных нитей и пыльников, а аллели *rft* делают цветки трубчатыми.

5я группа – усиливает окраску венчика и контролирует конец биосинтеза пигментов лепестков. Ее гены либо полностью ингибируются генами из 1 группы, либо кумулятивно взаимодействуют с ними.

6я группа – независима от других генов, так как контролирует биосинтез хлорофиллов.

Гены *cs1*, *dw1*, *CSB1*, *sgl1*, *FPI* действуют независимо от других.

3.4. Изучение линий генетической коллекции льна по устойчивости к ржавчине (*M. lini*)

267 линий ГК были оценены по устойчивости к ржавчине, 117 из них полностью устойчивы, 150

восприимчивы в той или иной степени (Кутузова и др., 2015; Кутузова, Пороховинова, 2017). В зависимости от нужного фенотипа можно отобрать устойчивые ультраскороспелые формы гк-8, 41, 160, 185, 189, 443 и др. Высокородная желтосемянная линия гк-499 (*YSEDI*) будет востребована в селекции, как и другие линии гк-159 (*YSEDI*), гк-173 (*ysed2*), гк-292 (*ysed2*), гк-129 (*pf-ad, uspf1*) с той же окраской семян. Две родственные НЛ гк-391 и 420 из сорта Еуре полностью устойчивы к ржавчине. Критерий U Манна-Уитни показал достоверные различия у 13 из 35 альтернативных группировок по МП, генотипу и родословной, из которых только 4 имели биологическую значимость (таблица 10). Так, невосприимчивость к ржавчине была выявлена у 10 из 11 линий с синей окраской венчика разного эколого-географического происхождения, что может объясняться либо сцеплением с R-геном, или усилением биосинтеза антоцианов – причина / следствие конститутивной устойчивости к патогену. Линии, в родословной которых была гк-132, полностью устойчивы к патогену, т.к. ее родоначальник, сорт Cuyong являлся донором нескольких генов устойчивости. Линии с ресничками на ложных перегородках (ген *CSBI*) более устойчивы к ржавчине, чем без них.

Таблица 10 – Сравнение устойчивости к ржавчине (развитие болезни) 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	
	n	$\bar{x}_{cp} \pm Se$	\sum рангов	n	$\bar{x}_{cp} \pm Se$	\sum рангов	Z скорр.	p	t	p
Синий венчик	11	9,1 \pm 9,1	805	256	46,8 \pm 3,0	34974	-2,89	0,01	-2,62	0,01
Гомозигота по гену <i>CSBI</i>	91	29,3 \pm 4,5	7091	107	63,7 \pm 4,4	12610	-5,30	0,0000	-5,42	0,0000
В родословной гк-132	5	0,0 \pm 0,0	295	262	46,1 \pm 2,9	35483	-2,37	0,02	-2,18	0,03

3.5. Полисахариды слизи семян льна

Углеводный состав слизи семян льна, выделенной экспресс методом, и его связь с МП

Для изучения биохимического состава полисахаридов легко экстрагируемой слизи льна использовали семена 29 линий и 3 сортов льна (15 – с красно-коричневой, 9 – с желтой и 7 – с ослабленной окраской семян) (таблица 11, Пороховинова и др., 2012, 2013, 2014, 2017). В среднем слизь содержит больше пектина (**pect**=рамноза (**Rha**) + галактуронозная кислота (**GalA**); 38 – 64%), чем арабиноксилана (**AX** = арабиноза (**Ara**) + ксилоза (**Xyl**); 10-38%). У большинства линий количество **pect** обуславливается содержанием рамногалактуронана 1 (**RG1b**=2**Rha**), кроме сорта Оршанский 2, имеющего высокое содержание **GalA** и, соответственно, гомогалактуронана (**HGA**=**GalA**–**Rha**). Увеличение содержания **AX** шло за счет удлинения остова (**Xyl**), но есть линии, где увеличивается ветвление (**Ara**) или пропорционально вся молекула. Соотношение **Ara/Xyl** (степень ветвления **AX**) составляет около 0,23 (0,05 - 0,30). **RG1b** примерно в 2 раза больше, чем **AX**. Но есть линии, где **AX** больше **RG1b**. Галактоза (**Gal**) составляет около 15% от сахаров слизи, фукоза (**Fuc**) – примерно 3,5%. Глюкозы (**Glc**) в среднем 3,6%, но ее содержание в слизи сильно варьирует (от 1,3 до 11,2%, CV=79%).

Табл.11 – Сравнение состава слизи линий, различающихся по окраске семян, с помощью критерия U-Манна-Уитни

Признак	n	Ara	Xyl	Rha	GalA	Fuc	Gal	Glc	HGA	pect	AX	RGb/AX	F1	
Семена коричневые	есть	16	4,4 \pm 0,5	19 \pm 2	24 \pm 1	31 \pm 1	3,4 \pm 0,2	17 \pm 1	2,6 \pm 0,4	6,9 \pm 1,0	54 \pm 2	23 \pm 3	2,7 \pm 0,5	0,45 \pm 0,26
	нет	16	5,7 \pm 0,4	25 \pm 1	22 \pm 1	26 \pm 1	3,7 \pm 0,2	14 \pm 1	4,4 \pm 0,9	4,6 \pm 0,8	48 \pm 2	31 \pm 2	1,5 \pm 0,1	-0,45 \pm 0,19
Семена желтые	есть	9	5,7 \pm 0,7	26 \pm 2	21 \pm 1	25 \pm 1	4,0 \pm 0,3	13 \pm 1	4,8 \pm 1,2	3,9 \pm 0,6	46 \pm 2	32 \pm 2	1,5 \pm 0,2	-0,59 \pm 0,29
	нет	23	4,8 \pm 0,4	20 \pm 2	23 \pm 1	30 \pm 1	3,4 \pm 0,1	16 \pm 1	3,0 \pm 0,5	6,5 \pm 0,8	53 \pm 1	25 \pm 2	2,4 \pm 0,4	0,23 \pm 0,20
Гомозигота по гену <i>sI</i>	есть	4	6,9 \pm 0,3	29 \pm 1	18 \pm 1	23 \pm 1	4,1 \pm 0,7	11 \pm 1	8,8 \pm 2,1	4,4 \pm 0,9	41 \pm 2	36 \pm 1	1,0 \pm 0,1	-1,28 \pm 0,14
	нет	28	4,8 \pm 0,4	21 \pm 1	23 \pm 1	29 \pm 1	3,5 \pm 0,1	16 \pm 1	2,8 \pm 0,3	6,0 \pm 0,7	53 \pm 1	26 \pm 2	2,3 \pm 0,3	0,18 \pm 0,18
	p		0,06	0,03	0,11	0,01	0,17	0,04	0,15	0,05	0,01	0,04	0,05	0,01
	p		0,16	0,04	0,16	0,01	0,02	0,03	0,27	0,04	0,03	0,06	0,08	0,05
	p		0,02	0,03	0,00	0,01	0,33	0,01	0,01	0,61	0,00	0,04	0,00	0,00

Факторный анализ признаков выявил 2 фактора. Первый фактор показал антагонизм

пентозанов (**AX**), **Ara**, **Xyl** с **GalA** и **Gal**. Второй фактор выявил антагонизм **HGA** с **Fuc** и **Ara/Xyl**.

Критерий U Манна-Уитни (табл.11) выявил у коричневых семян достоверно меньший процент **AX**, **Ara**, **Xyl**, и соответственно, больший – **GalA**, **Gal**, **HGA**, **pect**, **RG1b/AX**. У желтых семян достоверно выше процент **AX**, **Xyl**, **Fuc** и ниже – **pect**, **HGA**, **GalA**, **Gal**. Линии, гомозиготные по гену *s1*, имеют достоверно больший процент **Glc**, **AX**, **Ara**, **Xyl** и меньший – **Gal**, **pect**, **Rha**, **GalA**, **RGb/AX**.

На основе экспресс метода по экстракции слизи из семян были отобраны 18 линий с различным качеством слизи для более углубленного анализа (Pavlov et al., 2016).

Характеристика линий, участвующих в углубленном эксперименте по изучению слизи семян льна

Линии изучали по 45 признакам (таблицы 1, 12). Среди них были ВП (min 70 - max 91 день), масса 1000 семян (**Se1000**; 4,4-8,8г.) и семенная продуктивность (**SePr**; 70-160 г/м²), признаки морфологии семян: длина (**SeL**; 4,1-5,7 мм), ширина (**SeW**; 2,1-2,8 мм), высота (**SeH**; 0,8-1,1 мм), площадь поверхности (**SeS**; 47 - 79мм²) и объем (**SeV**; 33-63 мм³), площадь общей поверхности 1 г семян (**SeAllS**; 8578-11747 мм²), удлиненности (**SeL/W**, 1,75-2,04) и выпуклости (**SeH/W**; 0,31-0,46).

Изучали массу слизи (**m**; 17-36 мг/г семян) и осажденной этанолом полисахаридов слизи (**a**; 10-28 мг/г семян), массу низкомолекулярной слизи (**na=m-a**; 4,7-12,7 мг/г семян), соотношение **a/m** (57-85%), количество белка в выделенной слизи (**pr**; 0,05-0,29 мг/г семян), галактозидазную активность (**ag**; 0,07-1,21 nkat/mg) как самостоятельную величину, так и в переводе на 1мг слизи (**ag/m**; 2,6-47,9 pkat/mg), или белка (**ag/pr**; 0,8-13,2 pkat/mg). По **m** выделились гк-20, 22, по **a** – гк-22, 79, по **pr** и **ag** – к-6807 и гк-103.

Таблица 12–Характеристика линий, участвующих в углубленном эксперименте по изучению слизи семян льна

Линия	SeL/W	SeH/W	Se 000, г	a, mg	na, mg	pr, mg	ag, nkat/mg	Ara, %	Xyl, %	Rha, %	GalA, %	Fuc, %	Gal, %	Glc, %	Ara/Xyl	MMFr1, 10 ⁶ g/mol	MMFr2, 10 ⁶ g/mol	[η]wFr1, L/g	[η]wFr2, L/g	a(MH) Fr2	[η]C, L/g
Коричневые семена																					
2	1,83	0,40	4,8	23,5	12,7	0,05	0,13	6,2	26,2	17,5	28,9	3,3	16,6	1,2	0,24	5,61	1,43	0,97	0,70	0,58	0,42
22	1,76	0,39	4,8	27,5	6,5	0,07	0,10	6,1	23,0	19,2	29,1	3,4	17,9	1,4	0,27	5,49	1,40	1,08	0,73	0,66	0,39
79	1,82	0,36	4,8	26,5	4,7	0,09	0,07	5,2	23,0	17,1	31,8	2,9	18,6	1,4	0,23	4,45	1,35	1,02	0,75	0,68	0,41
91	1,79	0,39	4,8	23,6	8,8	0,06	0,24	4,6	22,3	15,2	36,5	2,4	17,3	1,7	0,21	4,40	1,34	1,06	0,77	0,67	0,39
109	1,96	0,41	4,4	17,5	8,3	0,09	0,07	7,1	23,3	14,8	36,8	3,0	13,8	1,2	0,30	4,31	1,24	1,37	0,74	0,69	0,39
125	1,98	0,44	6,4	20,4	6,8	0,12	0,46	6,4	23,1	15,8	34,2	2,8	16,7	0,9	0,28	4,02	1,49	1,17	0,87	0,58	0,40
130	1,75	0,38	5,2	19,0	6,8	0,08	0,33	5,5	22,0	10,3	33,8	2,1	17,1	9,2	0,25	5,65	1,80	1,01	0,72	0,51	0,56
160	1,88	0,38	7,2	9,8	7,5	0,13	0,11	6,6	27,7	11,8	42,2	2,2	6,8	2,6	0,24	4,23	1,43	1,15	0,69	0,74	0,49
210	1,83	0,40	5,2	20,5	7,3	0,13	0,20	8,7	33,4	14,9	27,5	3,0	10,8	1,7	0,26	4,20	1,44	1,19	0,80	0,67	0,36
6807	1,86	0,43	5,2	18,0	8,1	0,29	1,21	4,8	18,9	16,6	42,3	2,8	13,5	1,1	0,25	5,13	1,22	1,18	0,70	0,69	0,45
Желтые семена																					
103	1,92	0,39	6,4	23,7	7,9	0,19	0,98	7,1	33,8	12,2	21,2	3,1	12,8	9,9	0,21	4,59	1,39	1,19	0,74	0,64	0,32
159	1,87	0,42	7,2	16,0	6,7	0,06	0,30	6,6	32,4	11,8	27,0	3,0	14,7	4,6	0,20	5,10	1,65	1,12	0,78	0,43	0,62
173	2,00	0,40	8,8	10,5	7,2	0,05	0,37	6,2	29,7	15,4	33,8	3,2	10,6	1,2	0,21	4,39	1,31	1,30	0,71	0,71	0,68
Пятнистые или желто-коричневые семена																					
65	1,87	0,38	4,4	26,5	6,6	0,14	0,48	8,8	34,3	15,4	27,8	2,7	9,1	1,8	0,26	5,45	1,40	0,97	0,61	0,69	0,29
124	1,86	0,41	4,8	18,0	6,7	0,13	0,59	3,9	19,5	13,6	39,5	2,4	19,9	1,2	0,20	4,98	1,47	1,07	0,82	0,58	0,48
141	1,87	0,34	4,4	17,3	8,9	0,05	0,62	5,7	21,3	19,3	31,2	3,1	17,4	2,0	0,27	3,82	1,43	1,11	0,83	0,59	0,35
143	2,04	0,46	4,8	20,0	7,4	0,09	0,81	5,4	23,7	16,9	31,3	2,8	18,1	1,7	0,23	4,75	1,47	1,13	0,75	0,67	0,53
176	1,92	0,31	4,8	16,0	7,3	0,09	0,53	8,2	30,6	13,8	32,9	3,2	8,6	2,5	0,27	3,99	1,23	1,19	0,72	0,75	0,44
Хср.	1,88	0,39	5,5	19,7	7,6	0,11	0,42	6,3	26,0	15,1	32,7	2,9	14,5	2,6	0,24	4,70	1,42	1,13	0,75	0,64	0,44
НСР	0,04	0,02	0,6	2,5	0,8	0,03	0,16	0,7	2,5	1,3	2,7	0,2	1,9	1,3	0,01	0,29	0,07	0,05	0,03	0,04	0,05
CV	4	9	22	26	21	55	77	22	20	17	17	13	27	101	12	13	10	9	8	13	23

Выявлен широкий полиморфизм линий по моносахаридному составу слизи – **Ara** (4,6- 8,8%), **Xyl** (19,5-34,3%), **Fuc** (2,1-3,4%), **Gal** (6,8-19,9%), **GalA** (21,2-42,3%), **Rha** (10,3-19,3%), **Glc** (0,9-

9,9%), основным полисахаридам – **AX** (23,4-43,1%), **RG1b** (20,7-38,6%) и **HGA** (9,0-30,5%). Соотношение сахаров: **Ara/ Xyl** (0,20-0,30), **RG1b/AX** (0,60-1,43), **Gal/Rha** (0,58-1,66), **Fuc/Rha** (0,16-0,26) также варьировало. Максимальный процент **Glc** имеют гк-103 и 130. Наиболее богаты **AX** все линии льна межуемка (кроме гк-125), а также гк-176 и 210, а **RG1b** – линии льна долгунца гк-22, 141, 2, 79. Значительно больше **RG1b**, чем **AX**, содержат гк-22, 141, к-6807, а меньше – гк-103, 176 и 159.

С помощью эксклюзионной хроматографии (ЭХ) показано, что профили полисахаридов по молярной массе подобны для всех линий. Хорошо выделяется один большой пик (названный «фракция 2» – Fr2), в который входит от 44 до 67% анализируемой слизи (**MrFr2**). С пиком Fr2 почти сливается пик Fr1 с большей молярной массой, в который входит от 2 до 9% массы всей слизи (**MrFr1**) и слизь с небольшой молекулярной массой Fr3 (**MrFr3**; 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. Общее содержание слизи, проанализированное с помощью ЭХ (**MrT**), колеблется от 55 до 77%.

Выявлен широкий полиморфизм линий льна по молярной массе первой (**MMFr1**, $3,82-5,65 \times 10^6$ г/моль) и второй **MMFr2** ($1,88-1,23 \times 10^6$ г/моль) фракций слизи. Большую **MMFr1** имеют гк-2, 22, 130, 65, а **MMFr2** – гк-130.

Вязкость слизи, содержащей все три фракции ($[\eta]wT$; 0,60- 0,84 л/г), незначительно различается между линиями. Большую вязкость, как общую, так и второй фракции, имеет гк-125, а меньшую гк-65. Среднее значение Марк-Хаувинка (**a(MH)Fr2**) для Fr2 ($0,64 \pm 0,04$) характеризует рандомную спиральную конформацию. Гк-160, 173, 176 имеют максимальную величину **a(MH)Fr2** (0,75), тогда как гк-159 – минимальную (0,43). Низкая величина **a(MH)Fr2** предполагает способность образовывать агрегаты. Истинная (Intrinsic) вязкость ($[\eta]C$; 0,29-0,68 л/г) для осажденных этанолом полисахаридов слизи (**a**) меньше, чем измеренные с помощью ЭХ. Гк-159 и 173 имеют наибольшую $[\eta]C$, тогда как гк-103 и 65 – наименьшую.

Факторный анализ основных признаков семян и слизи из них

По результатам корреляционного анализа 21 признак был отобран для дальнейшего изучения (таблица 12). Было выделено 7 факторов, описывающих более 85% общей изменчивости этих признаков. Первый – фактор молярной массы второй фракции. Второй – фактор истинной вязкости, он выявил антагонизм между $[\eta]C$, **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**. Третий – фактор нейтральных сахаров, четвертый – кислой фракции слизи, пятый – фактор содержания белка, галактозидазной активности слизи и выпуклости семян. Шестой фактор – фактор вязкости обеих фракций. Он выявил антагонизм между вязкостью обеих фракций ($[\eta]wFr1$ и $[\eta]wFr2$), **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 большого влияния на свою вязкость, а забирая с собой часть следующей фракции, уменьшает и ее вязкость. Седьмой – фактор мелких молекул, возможно связанный с утолщенностью семян.

На рисунке 3 приведено распределение признаков и линий в системе второго и шестого факторов, наиболее значимых для селекции. По ним выделены две группы линий. Первая – включает гк-109 (высокое **Ara/Xyl**, и большая $[\eta]wFr1$, низкий **Se1000**) и гк-141 (большая $[\eta]wFr2$, низкие **Se1000**, **SeL/W**, **MMFr1**) с наибольшими нагрузками на оба фактора, гк-125 (малые **MMFr1**

и высокий [n]wFr2) с наибольшей нагрузкой по шестому фактору. Наименьшие нагрузки по шестому фактору имеют ГК-2 (высокая MМFr1, небольшая [n]wFr2) и ГК-65 (высокие MМFr1, а, низкие [n]wFr1, [n]wFr2, [n]C, Se1000), последняя также с наибольшей нагрузкой по второму фактору.

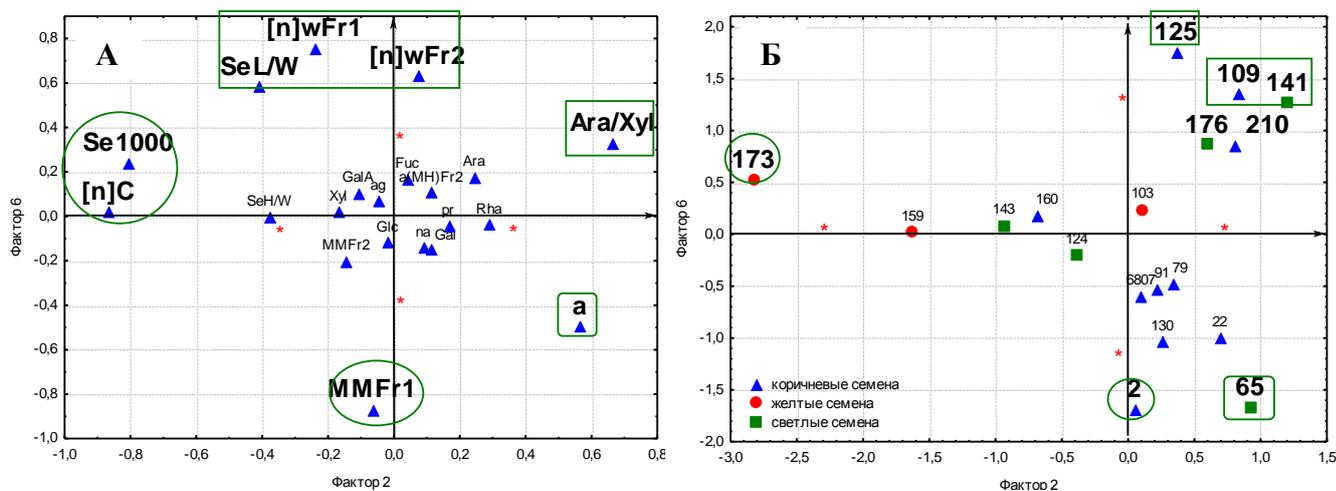


Рисунок 3 – Распределение 21 изученного признака (А) и 18 линий льна (Б) в системе двух факторов. ГК-173 (высокие [n]C, Se1000, SeL/W, низкое Ara/Xyl) имеет наименьшие нагрузки по F2.

Таким образом, на 18 линиях выявлен широкий полиморфизм по 45 характеристикам слизи, для многих из них, перспективных для селекции (молярная масса, вязкость, разделение на фракции, галактозидазная активность) это сделано впервые. Многие из ценных, но трудных в определении признаков, коррелировали с легко определяемыми – морфологическими, так истинная вязкость слизи связана с размером семян.

3.6. Жирнокислотный состав масла семян льна

Изменчивость жирнокислотного состава масла семян льна в зависимости от условий среды

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 НЛ. Образцы возделывались в Ленинградской (Пушкин; 2011 г.) и Самарской обл. (Кинель; 2012 г.) (Пороховинова и др., 2016; Брач и др., 2016).

Семена льна в среднем по обоим пунктам 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 НЛ) и 49,7% линоленовой (LIN 55,5 – у ВЛ, 6,4– у НЛ) кислот. Соотношение LIO/LIN было 1,39 (0,27 – ВЛ, 10,18 –НЛ). Йодное число масла (IOD) у семян в среднем – 184 (190 – ВЛ, 143 – НЛ).

В семенах пушкинской репродукции по отношению к кинельской больше PAL и OLE, меньше LIN и ниже IOD. 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 г. Пушкине в год изучения.

С помощью теста d Колмогорова-Смирнова показано нарушение нормальности распределения по LIO и LIN кислотам и LIO/LIN. Это происходило из-за НЛ линий, тогда как для ВЛ образцов нарушений распределения выявлено не было, поэтому их рассматривали отдельно.

С помощью двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) показано достоверное влияние генотипа и места выращивания на содержание PAL, OLE, LIN и IOD. На LIO достоверно влиял только генотип образца. На STE и LIO/LIN влияние факторов не доказано. Вклад генотипа в общую изменчивость значительно превышал влияние условий выращивания. У всей выборки доля влияния генотипа (η^2) на LIO и LIN близка 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. У STE и LIO/LIN большое случайное варьирование (~40%), что дискредитирует действие других факторов. Критерий Н Краскала-Уоллеса показал влияние места репродукции на LIN, LIO/LIN, и генотипа LIO/LIN.

Для группы ВЛ образцов ANOVA показал достоверное влияние генотипа и места выращивания на все признаки, кроме STE. Генотип оказывал большее влияние на изменчивость, чем место посева. Доля их влияния для PAL, STE и OLE была примерно такой же. Для LIO, LIN, LIO/LIN и IOD генотип составлял 64-78% от общей изменчивости, а место репродукции – 8-20%.

Изменение связей между признаками у групп льна, различающихся по уровню линоленовой кислоты в масле семян

Географическое испытание показало нарушение нормальности распределения признаков при изучении ВЛ и НЛ форм одновременно. С созданием 14 НЛ и 7 среднелиноленовых (СЛ) линий и 26 ВЛ линий стало возможным комплексно оценить различия между группами (рисунок 4).

Признаки изученных линий слабо ($CV < 10\%$, T1, T3) или умеренно ($CV < 26\%$, Ho, Ht, Inf, T2, PAL, STE, OLE, IOD) варьировали и только связанные с синтезом LIN ($CV = 26-146\%$, LIO, LIN, LIO/LIN) были сильно варьирующими. Общая высота была от 52 до 95 см (гк-2), Ht 33-75 см (гк-2). ANOVA показал достоверные различия групп льна по высоте. Различия в 10 см по ней между ВЛ и НЛ по критерию Тьюки – достоверны. Inf было 13-26 см и не различалась между группами льна.

Самые скороспелые – ВЛ гк-2, 65 (T1=39, T2=25, T3=64 сут.). ANOVA не выявил различий между группами льна по T1 и T3, но показал достоверные отличия по T2.

PAL было 3-7%. ANOVA показал достоверные различия для групп льна по этому признаку. Различия в 1% между ВЛ и НЛ по критерию Тьюки были достоверны.

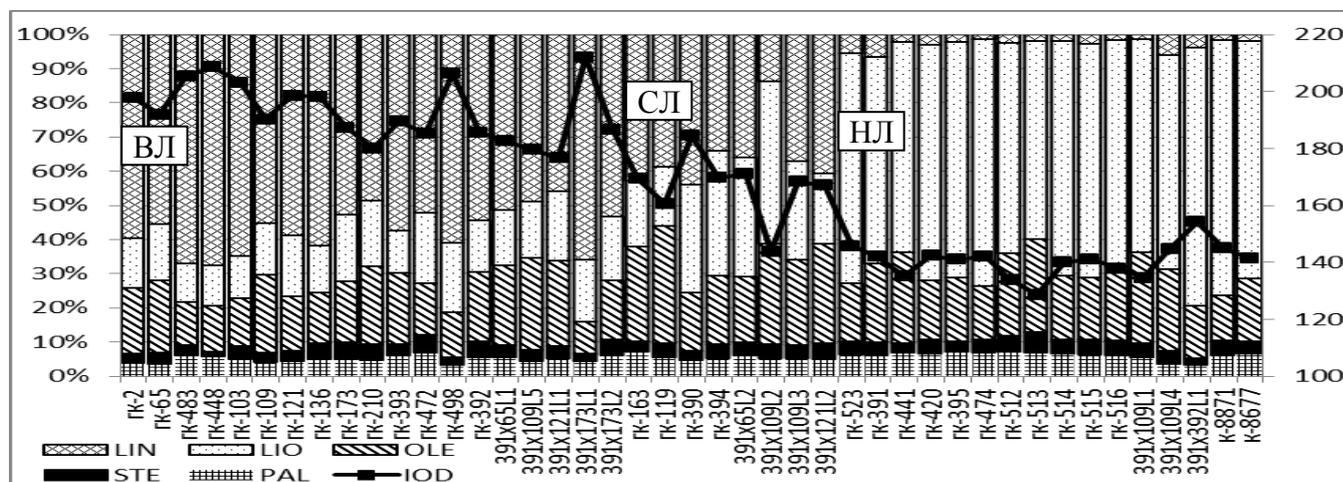


Рисунок 4 – ЖК состав масла семян у образцов льна, различающихся по уровню синтеза линоленовой кислоты

STE было 2 - 6% и достоверно не различалось у групп льна. OLE было от 9 до 34% (СЛ гк-119). ANOVA показал достоверные различия для групп льна по этому признаку, обусловленные разницей в 7% между СЛ и ВЛ, достоверной по критерию Тьюки. Доля влияния группы льна (η^2) на описанные выше признаки составляла 17 – 25%. Для групп льна по всем признакам, связанным с уровнем LIN ANOVA показал достоверные различия, η^2 от 77 до 95%, что вызвано принципом разделения на группы. LIO было от 11 до 75% (у ВЛ 11-21, СЛ 17-48, НЛ 58-75%). Меньше других LIO имели почти все ВЛ линии (гк-483, 448, 103 и др.), а наибольший – почти все НЛ (л-1 из гк-391 x гк-392, к-8677, гк-474 и др.). Критерий Тьюки показал достоверные различия для всех трех групп льна. LIN было от 1 до 67% (у ВЛ 46-67, СЛ 14-44, НЛ 1-7%). Критерий Тьюки показал достоверные различия для всех трех групп льна. LIO/LIN – очень сильно варьирующий признак (0,17-49,33,

CV=149%). Однако у ВЛ форм он был более постоянен (0,17-0,45, CV=27%), чем у СЛ (0,44-3,46, CV=92%) и НЛ (9,07-49,33, CV=44%). ANOVA показал достоверные различия для групп льна по этому признаку. Однако, по критерию Тьюки, достоверно отличались только НЛ от ВЛ и СЛ форм. IOD было от 129 до 212 (у ВЛ 177-212, СЛ 161-184, НЛ 129-154). Наибольшее – у ВЛ гк-483, 448, 472, л-1 из гк-391 x гк-121. Критерий Тьюки показал достоверные различия всех 3 групп льна.

Факторный анализ (рисунок 5) выявил два основных фактора, влияющих на исследуемые признаки. Первый фактор определяет соотношение LIO и LIN. Он показал антагонизм LIN. IOD и

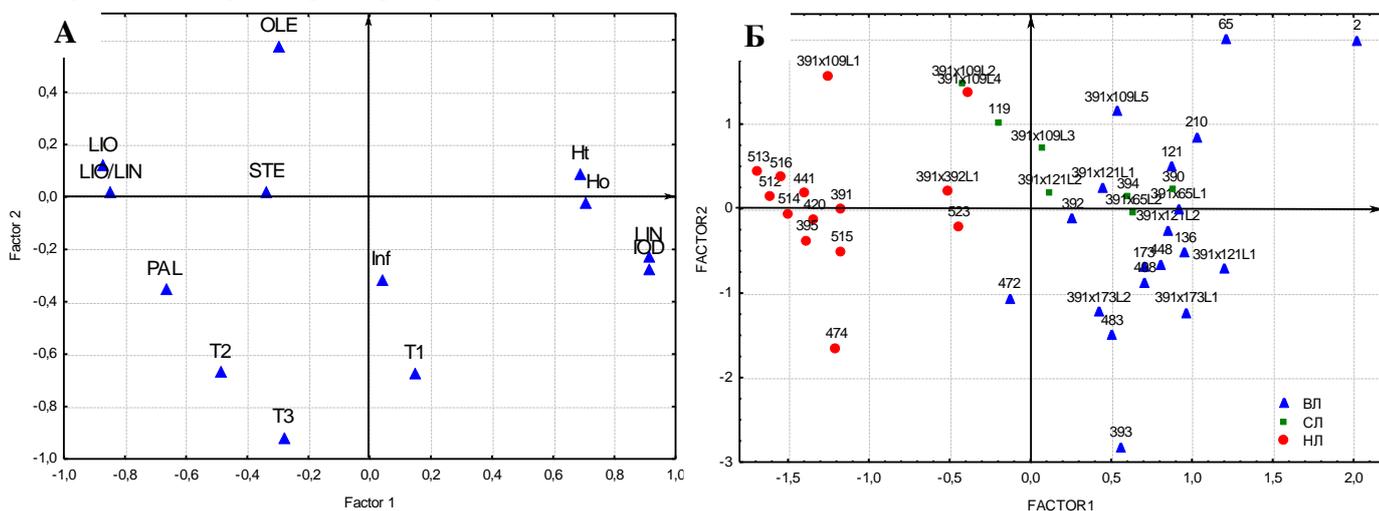


Рисунок 5 – Распределение 13 изученных признаков (А) и 40 линий льна (Б) в системе двух факторов. высот растения (Ho, Ht) с одной стороны, и LIO, PAL, LIO/LIN с другой. Он характеризует около 40% общей изменчивости и с небольшим перекрытием отделил НЛ линии от ВЛ. СЛ линии заняли промежуточное положение. Интересно, что «захождение» в сторону НЛ вызвано наличием СЛ гетерозиготы в выборке (л-2 из гк-391 x гк-109), а также ревертанта к ВЛ из НЛ сорта (гк-472). Второй – фактор скороспелости, выявил антагонизм длительности всех трех фаз ВП с одной стороны и OLE с другой. Он объясняет около 20% общей изменчивости и выделил раннеспелые, как правило, высокоолеиновые гк-2, 65 и л-1, 2, 4, 5 из гк-391 x гк-109, и экстремально позднеспелую гк-393, а также позднеспелые низкоолеиновые, гк-483, 472, л-1 и 2 из гк-391 x 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 x гк-109, как скороспелые. Отдельно от других расположены экстремально позднеспелая ВЛ гк-393 и гк-474 – позднеспелая, НЛ и низкоолеиновая. Таким образом, факторный анализ показал существенные различия между группами льна по комплексу признаков (Пороховинова и др., 2019).

Полиморфизм линий льна по генам низколиноленовости *LuFAD3A* и *LuFAD3B*

При наличии нескольких НЛ линий необходимо понять аллельное разнообразие по генам НЛ и разработать методы генотипирования по ним гибридов от скрещивания контрастных форм. Для поиска различий между ВЛ и НЛ формами 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 (рисунок 6). Были сконструированы праймеры FAD3Ae1F (acttgcatcctgcattact) и FAD3Ae1R (ccagaagataatgtgaaattacc), 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

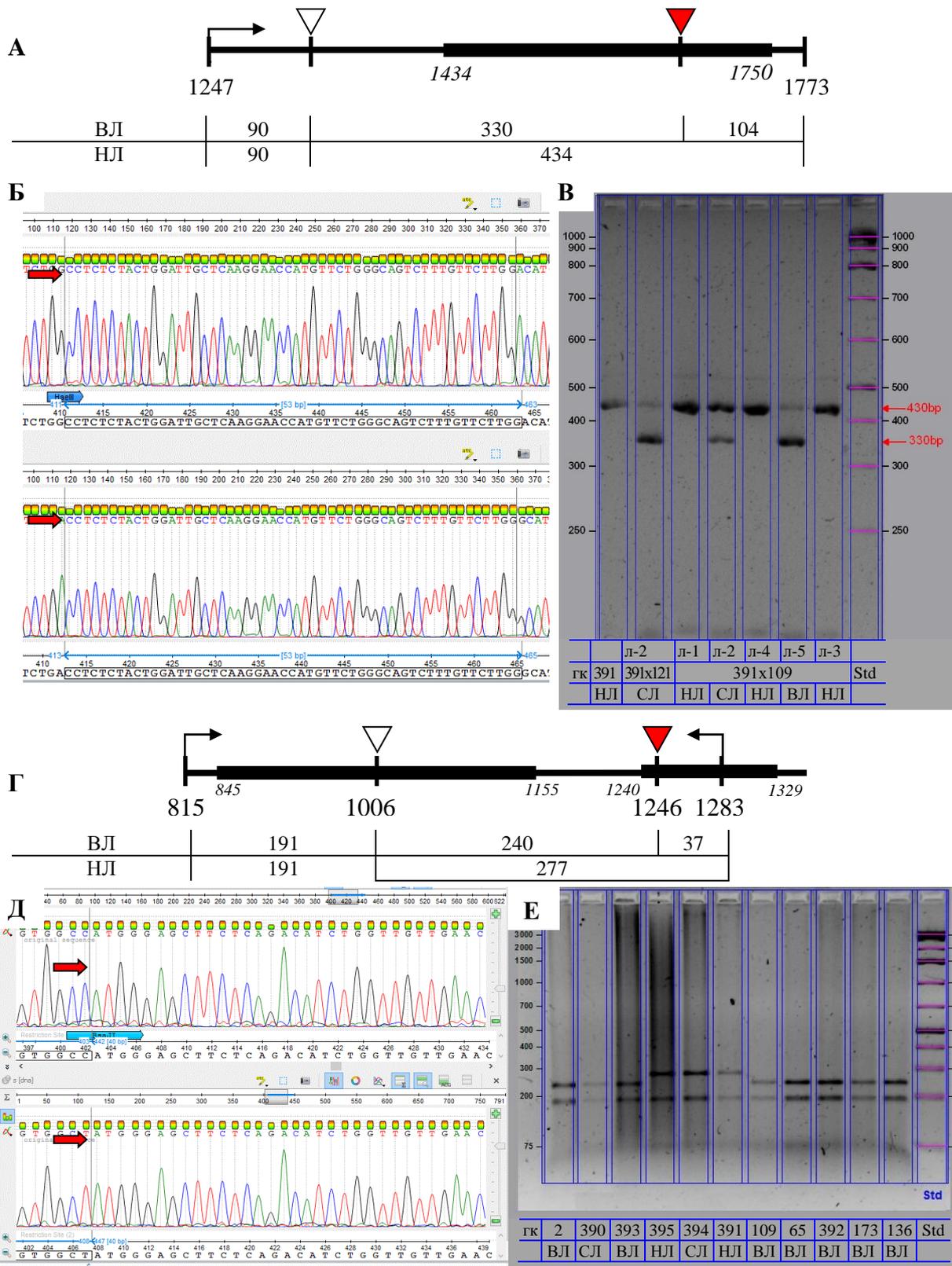


Рисунок 6 – Молекулярное маркирование генов *LuFAD3A* (А-С) и *LuFAD3B* (D-F). А, Г – рестрикционная карта фрагмента гена, Б, Д – хроматограммы дикого типа (гк-2) и мутанта (гк-391), SNP отмечены стрелками. В, Е – электрофореграмма продуктов рестрикции ПЦР

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 (NM881831). Замена в положении 255 (G→A) приводит к образованию стоп-кодона. Показано, что использование рестриктазы *HaeIII* позволяет идентифицировать мутантную аллель, содержащую замену (G₂₅₅→A₂₅₅). В пределах амплифицированного фрагмента аллели дикого типа присутствует 2 сайта рестрикции.

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), Еуре (гк-391, 441, 420), Walaga (гк-395), Амон (гк-474) и образцов 852, 853, 854, 858, 864 (гк-512 – гк-516) гомозиготны по мутации в этом участке гена (таблица 13).

Таблица 13 –Полиморфизм линий льна по длине рестрикционных фрагментов (CAPS маркеров) для гена *LuFAD3A*

№ кат. ВИР	LIN, %	Длина фрагмента (п.н.)		Аллель	№ кат. ВИР	LIN, %	Длина фрагмента(п.н.)		Аллель
		1	2				1	2	
ВЛ линии					391x109-3	37	430	100	мут.
гк-65	50	330	100	д.т.	391x121-2	41	330	100	д.т.
гк-109	46	330	100	д.т.	НЛ линии				
гк-121	58	330	100	д.т.	гк-523	6	430	100	мут.
гк-173	55	330	100	д.т.	гк-391	5	430	100	мут.
гк-392	54	330	100	д.т.	гк-441	2	430	100	мут.
391x65-1	51	330	100	д.т.	гк-420	3	430	100	мут.
391x109-5	49	330	100	д.т.	гк-395	2	430	100	мут.
391x121-1	46	430	100	мут.	гк-474	2	430	100	мут.
391x173-1	66	330	100	д.т.	гк-512	3	430	100	мут.
391x173-2	53	330	100	д.т.	гк-513	2	430	100	мут.
9 линий	46-67	330	100	д.т.	гк-514	2	430	100	мут.
СЛ линии					гк-515	3	430	100	мут.
гк-163	43	330	100	д.т.	гк-516	2	430	100	мут.
гк-119	33	330	100	д.т.	391x109-1	1	430	100	мут.
гк-390	41	430	100	мут.	391x109-4	6	430	100	мут.
гк-394	34	330	100	д.т.	391x392-1	4	430	100	мут.
391x65-2	36	430	100	мут.	к-8677	2	430	100	мут.
391x109-2	14	430+330	100	д.т.+мут	к-8871	2	430	100	мут.

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 (С→Т) второго экзона, приводящая к замене Нус→Тур. Показано, что использование рестриктазы *BsaI* позволяет идентифицировать мутантную аллель. В пределах амплифицированного фрагмента аллели дикого типа присутствуют 2 сайта для рестриктазы (рисунок 6). 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 заключение о различии ВЛ и НЛ форм по размеру большего продукта амплификации. 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), Еуре (гк-391, 420), Walaga (гк-395) и образца 858 (гк-515) гомозиготны по мутации в этом участке гена.

С помощью полученных маркеров была подтверждена гомозиготность линий гибридного происхождения от скрещивания НЛ (гк-391) и ВЛ линий (таблица 13) по гену *LuFAD3A*.

Гибриды F₇ от скрещивания гк-391 x гк-109 (л-1, 3, 4), гк-391 x гк-65 (л-2) и F₉ от скрещивания гк-391 x гк-392 (л-1) гомозиготны по рецессивной аллели гена *LuFAD3A*. Гибриды F₉ гк-391 x гк-121 (л-1, 2), гк-391 x гк-121 (л-1) и F₇ гк-391 x гк-65 (л-1), гк-391 x гк-109 (л-5)

гомозиготны по доминантной аллели этого гена. Гибрид F₇ л-2 (гк-391 х гк-109) гетерозиготен по этому гену. Л-2 из гк-391 х гк-121 гомозиготна по *lufad3a*, но имеет пограничное содержание LIN 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 LIN (Пороховинова и др., 2019).

НЛ сорта позднеспелы и не адаптированы к условиям России. Поэтому в задачу работы 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

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе проведения данной работы в ВИРе создана генетическая коллекция из 317 инбредных линий, представляющих фактически все известное разнообразие морфологических признаков льна. ГК в процессе создания оценена по высоте, продолжительности фаз вегетационного периода, устойчивости к ржавчине. 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.

ГК содержит линии с практически всеми известными мутациями генов морфологических признаков. У 73 линий по результатам генетического анализа идентифицирован 41 ген, контролирующей морфологические признаки, 6 из которых описано впервые. Большинство мутантных аллелей присутствуют в нескольких линиях независимого происхождения, в том числе 10 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 ассоциация 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 направлений использования.

Разработаны CAPS маркеры для идентификации аллелей гена *LuFAD3A*, перспективные для повышения эффективности отбора. Установлено, что все имеющиеся в коллекции ВИР низколиноленовые формы несут мутацию в первом экзоне (G₂₅₅→A₂₅₅) 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 признакам 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 гипокотыля,
 - 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 гипокотыля,
 - *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;

- *used2* – 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, галактуроносовой кислоты и галактозы;
 - у желтых семян достоверно выше содержание ксилозы, фукозы и ниже – пектинов, гомогалактуронанов, галактуроносовой кислоты;
 - семена у линий, гомозиготных по гену *sl*, содержат достоверно больше глюкозы, арабиноксиланов, арабинозы и ксилозы и меньше галактозы, пектинов, рамнозы, галактуроносовой 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 (G₂₅₅→A₂₅₅) 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 СУТ^{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 (*YSEDI*), гк-173 (*ysed2*), гк-292 (*ysed2*) гк-129 (*pf-ad*, *yspf1*), высокорослая гк-499 (*YSEDI*), родственные низколиноленовые линии гк-391 и гк-420 (*YSEDI*, л-1-2 и л-5 из и-601679, Еуге, Австралия). Линия гк-132 (л-1 из к-6608, Сунгong, 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 *sl* (*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, Еуге, Walaga, рекомендуется использовать CAPS-маркеры разработанные (*LuFAD3A*) и апробированные (*LuFAD3B*) нами.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в печатных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ

1. Пороховинова Е.А. Молекулярно-генетические механизмы устойчивости высших растений к патогенам / Е.А.Пороховинова, Л.А.Лутова //Сельскохозяйственная биология. –2000. –№ 5. –С.20-30.
2. 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.
3. Чернова Т.Е. Вариабельность состава тканеспецифического 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.
4. 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.
5. Brutch N. Characters of fibre quality in lines of flax genetic collection / N. Brutch, O. Soret-Morvan, **Е. Porokhovinova**, I. Sharov, C. Morvan // Journal of natural fibers. – 2008. – V. 5. – N 2. – P. 95-126.
6. 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.
7. **Пороховинова Е.А.** Генетический контроль морфологических признаков проростков, плода и семян у льна (*Linum usitatissimum* L.) / **Е.А. Пороховинова** // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – № 4/2. – С. 936-947.
8. Pavlov A. Variability of seed traits and properties of soluble mucilages in lines of VIR flax genetic collection / A. Pavlov, F. Paynel, C. Rihouey, **Е. Porokhovinova**, N. Brutch, C. Morvan // Plant Physiology and Biochemistry. – 2014. – V. 80. – P. 348-361.
9. 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.
10. Ražná K. Genotyping of flax genetic resources by miRNA-based molecular markers and morphology / K. Ražná, J. Nôžková, L. Hlavačková, N. Brutch, **Е. Porokhovinova**, T. Shelenga, A. Pavlov // Agriculture (Pol'nohospodárstvo), – 2015. – V. 61 (4). – P. 129–138.
11. **Пороховинова Е.А.** Биохимическое разнообразие льна по жирнокислотному составу семян в генетической коллекции ВИР и влияние условий среды на его проявление / **Е.А. Пороховинова**, Т.В. Шеленга, Л.А. Косых, А.А. Санин, А.В. Казарина, С.Н. Кутузова, А.В. Павлов, Н.Б. Брач // Экологическая генетика. – 2016. – Т. 14. – № 1. – С.13-26
12. 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.
13. Hlavačková L. Analysis of miRNA polymorphism during the selected developmental processes of flax / L. Hlavačková, J. Nôžková, **Е. Porokhovinova**, N. Brutch, T. Shelenga, M. Bjejková, K. Ražná // Journal of Central European Agriculture – 2016, – V. 17 (3), – P. 707-724.
14. **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.
15. **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. – 2017. – Т. 178. – Вып. 1. – С. 68-81.
16. **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. – 2017.– Т. 178. – Вып. 2. – С. 84–95.
17. **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.
18. **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 (2). –С.5-22.

Статьи в других изданиях

19. **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.
20. 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.
21. **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** // Научно-информационный бюллетень ВНИИР им. Н.И.Вавилова "Исследование генетических ресурсов растений для целей селекции в различных регионах России" – 2000. – Вып.239. – С. 56-58.
22. **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". –С Пб. –2 001. – Вып. 240. – С. 34-37.
23. **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.
24. **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.
25. 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.
26. Брач Н.Б. Наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.) / Н.Б. Брач, **Е.А. Пороховинова.** в кн. Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб.: ВИР, 2005. – С. 863-872.
27. 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.
28. Гаврилова В.А. Итоги изучения и новые направления использования генофонда масличных и прядильных культур в селекции / В.А. Гаврилова, Л.П. Подольная, А.Г. Дубовская, С.Н. Кутузова, С.В. Григорьев, Н.Г. Конькова, Н.Б. Брач, **Е.А. Пороховинова** // Труды по прикладной ботанике генетике и селекции. – 2007. – Т.164. – С.119-141.
29. 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.
30. Брач Н.Б., **Пороховинова Е.А.** Метод сравнительного анализа результатов изучения количественных признаков образцов, выращенных в различные годы (метод приведенных средних) / Н.Б. Брач, **Е.А. Пороховинова** // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2011. –Т.167.–С.36-40.
31. 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.
32. 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.
33. **Пороховинова Е.А.** Генетический контроль морфологических признаков льна / **Е.А. Пороховинова** // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2011. – Т.167.– С. 159-184.
34. Nozkova J. Descriptor list for flax *Linum usitatissimum* L. / J. Nozkova, M. Pavelek, M. Vjelkova, N. Brutch, E. Tejklova, **Е. Porokhovinova**, J. Brindza. –Nitra: Slovak University of Agriculture in Nitra, 2011.–102p.
35. **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.
36. 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.
37. Кутузова С.Н. Происхождение и эволюция вида *Linum usitatissimum* L. / С.Н. Кутузова, **Е.А. Поро-**

ховинова, Г.И. Пендинен // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –2015.–Т.176.–С.107-117.
38. Брач Н.Б. Перспективы создания сортов масличного льна специализированного назначения / Н.Б.Брач, **Е.А.Пороховинова**, Т.В.Шеленга//Аграрный вестник Юго-Востока.–2016.–№1-2(14-15).–С.50-53.

Статьи в сборниках научных трудов

39. Brutch N.B. Genetic collection of flax in VIR department of industrial crops / N.B.Brutch, S.N. Kutuzova, **Е.А. Porohovinova** // Bast Fibrous Plants Today and Tomorrow, Breeding, Molecular Biology and Biotechnology Beyond 21st Century. – SPb. – 1998. – P. 45-49.
40. 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.
- 41.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, **Е.А. Porokhovinova** // Proceedings of the 2nd global workshop bast plants in the New Millennium. –Borovets, Bulgaria. –2001. –P. 94-103.
42. Brutch N.B. Main directions of scientific research of bast crops group in VIR / N.B. Brutch, S.N. Kutuzova, **Е.А. 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
43. 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, **Е.А. 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.
44. Brutch N.B. Genes, controlling flowers and seeds colour and shape in flax (history of investigations and state of the problem) / N.B. Brutch, **Е.А. Porokhovinova** // International conference of FAO/SCORENA 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.
45. 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.
46. Soret-Morvan O. Characters of fibre quality in lines of a flax genetic collection of Russia / O. Soret-Morvan, **Е.А. Porohovinova**, N.B. Brutch, C. Morvan // Innovative technologies for comfort Proceedings of the FAO/Scorena European cooperative research network of flax and other bast plant 7-10 October 2007, Arad, Romania. –Arad: 2007. –P. 233.
47. **Пороховинова Е.А.** Гены, контролирующие морфологические признаки льна в генетической коллекции ВИР / **Е.А. Пороховинова**, С.Н. Кутузова // Генетика и биотехнология на рубеже тысячелетий. Материалы Международной научной конференции, посвященной 45-летию основания Института генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси 25-29 октября 2010г. г. Минск. – Минск: «Право и экономика». – 2010. – С.69.
48. **Пороховинова Е.А.** Разнообразие льна по биохимическому составу слизи для диетического питания / **Е.А. Пороховинова**, Н.Б. Брач, А.В. Павлов, С. Morvan // Роль льна в улучшении среды обитания и активном долголетии человека. Материалы Международного научно-практического семинара. – Тверь: 2012. – С. 60-69.
49. Киреева М.С. Перспективное использование семени льна в специализированном питании / М.С. Киреева, В.Ю. Маркина, М.И. Меркулова, **Е.А. Пороховинова**, Э.Э. Эгги, В.Н. Красильников // Роль льна в улучшении среды обитания и активном долголетии человека. Материалы Международного научно-практического семинара. – Тверь: 2012. – С. 181-185.
50. 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// Международный агропромышленный конгресс. Инновации – основа модернизации АПК: материалы для

обсуждения. – СПб: 2012. – С. 105-106.

51. **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.

52. Киреева М.С. Перспективы использования полножирной 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. – Омск: 2013. – С. 316-322.

53. **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.

54. **Пороховинова Е.А.** Биохимическое разнообразие льна по жирнокислотному составу семян в генетической коллекции ВИР / **Е.А. Пороховинова**, Т.В. Шеленга, Л.А. Косых, А.А. Санин, М.С. Вишневская, Н.Б. Брач // Международная научная конференция «Генетические ресурсы растений – основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни» 6–8 октября 2014 г., г. Санкт-Петербург. – СПб: ВИР, 2014. – С. 80.

55. **Пороховинова Е.А.** Биологическое разнообразие льна: Н. Вавилов, Е. Эллады, Е. Синская и генетическая коллекция ВИР / **Е.А. Пороховинова**, С.Н. Кутузова // II Международная научная конференция Проблемы эволюции и систематики культурных растений (к 125-летию со дня рождения Е.Н. Синской), Санкт-Петербург, ВИР, 9 – 10 октября 2014 года. – СПб: ВИР, – С.32.

56. Кутузова С.Н. Происхождение и эволюция вида *Linum usitatissimum* L. / С.Н. Кутузова, **Е.А. Пороховинова**, Г.И. Пендинен // II Международная научная конференция «Проблемы эволюции и систематики культурных растений (к 125-летию со дня рождения Е.Н. Синской)», Санкт-Петербург, ВИР, 9–10 октября 2014 года. – СПб: ВИР, – С. 26.

57. 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.

58. **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. Междуречье: – 2016. – С. 54.

59. **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 // IV Вавиловская Международная конференция «Идеи Н. И. Вавилова в современном мире» Санкт-Петербург, ВИР, 20–24 ноября 2017 г. – СПб: ВИР, 2017. – С. 146.

60. 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.

61. **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.