

## РАЗНООБРАЗИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛЬНА В ГЕНЕТИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ВИР КАК РЕЗУЛЬТАТ ЕГО ДОМЕСТИКАЦИИ

© Е.А. Пороховинова<sup>1</sup>, С.Н. Кутузова<sup>1</sup>, А.В. Павлов<sup>1</sup>, И.С. Бузовкина<sup>2</sup>, Н.Б. Броч<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург;

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

Для цитирования: Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н., Павлов А.В., др. Разнообразие морфологических признаков льна в генетической коллекции ВИР как результат его доместикации // Экологическая генетика. — 2018. — Т. 16. — № 4. — С. 33–50. doi: 10.17816/ecogen16433-50.

Поступила: 18.09.2018

Одобрена: 10.12.2018

Принята: 25.12.2018

✿ В генетической коллекции льна ВИР (ГК) представлено практически все описанное разнообразие форм этого вида. Среди 316 линий ГК выявлены группы морфологических признаков (МП) и генотипов, характерные для пяти подвидов (*indo-abyssinicum*, *hindustanicum*, *eurasiaticum*, *mediterraneum*, *transitorium*), что не исключает нахождения других фенотипов, если подвиды отличаются только частотой их встречаемости. Фенотипирование линий ГК и их генетический анализ расширили список генов МП. Сходные мутации МП обнаружены у многих линий независимо от их происхождения. Многие гены МП перспективны или уже используются в селекции. К ним относятся гены желтосемянности *YSED1*, *used2* и ген *pf-ad* — розовой окраски цветка и желтосемянности. Ген *dlb3* (светло-голубой венчик) часто встречается в современных сортах, а ген *sfs1* (белый звездчатый венчик) используется в Австралии как маркерный при создании сортов. Перспективным в селекции является использование носителей гена *s1* (ингибитор биосинтеза антоцианов), так как слизь из семян, гомозиготных по нему, обладает особым полисахаридным составом, и гена *wf1* (белая окраска венчика), который ассоциируется с ранним цветением растения. Выявлено сцепление между генами, контролирующими синюю окраску венчика (*sfc6*, *sfc10*) и желтый цвет семян *used2*, которое необходимо учитывать при селекции на желтосемянность. Генетически охарактеризованные староместные формы, сконцентрированные в ГК, могут служить исходным материалом для любых направлений селекции.

✿ **Ключевые слова:** *Linum usitatissimum*; биологическое разнообразие; генетическая коллекция; генетический анализ; доместикация; морфологические признаки.

## DIVERSITY OF FLAX MORPHOLOGICAL CHARACTERS IN VIR GENETIC COLLECTION AS A RESULT OF CROP DOMESTICATION

© Е.А. Porokhovinova<sup>1</sup>, S.N. Kutuzova<sup>1</sup>, A.V. Pavlov<sup>1</sup>, I.S. Buzovkina<sup>2</sup>, N.B. Brutch<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Research Centre the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Saint Petersburg, Russia;

<sup>2</sup>Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

For citation: Porokhovinova EA, Kutuzova SN, Pavlov AV, et al. Diversity of flax morphological characters in VIR genetic collection as a result of crop domestication. *Ecological genetics*. 2018;16(4):33-50. doi: 10.17816/ecogen16433-50.

Received: 18.09.2018

Revised: 10.12.2018

Accepted: 25.12.2018

✿ **Background.** Almost all described flax (*Linum usitatissimum* L.) biodiversity is presented in VIR genetic collection (GC). **Materials and methods.** 316 lines from GC belonging to 5 subspecies (*indo-abyssinicum*, *hindustanicum*, *eurasiaticum*, *mediterraneum*, *transitorium*) were characterized by morphological traits (MT), for some of them Mendel's genetic control was evaluated. **Results.** MT groups, genotypes typical for each of subspecies are revealed, but appearance of other phenotypes cannot be excluded, because subspecies can differ only in frequency of their occurrence. The genetic analysis was carried out. It expanded the list of MT genes. It was shown that many lines have similar mutations of MT regardless of their origin. Many MT genes are promising or already use in breeding for example *YSED1* and *used* (yellow seed), *pf-ad* (pink flower, yellow seeds), *dlb3* (pale blue flower), *sfs1* (white deformed flower). Soon lines carrier *s1* gene (anthocyanin biosynthesis inhibitor), will be used because mucilage from seeds *s1/s1* has special polysaccharide compound and with *wf1* (white flower) gene which is linked with early flowering. The linkage between the genes controlling dark blue flower (*sfc6*, *sfc10*) and yellow seeds (*used2*) was found, which must be taken into account while breeding for yellow seed. **Conclusion.** The old landraces of GC can serve as source for any direction of breeding.

✿ **Keywords:** biological diversity; genetic analysis; genetic collection; domestication; *Linum usitatissimum*; morphological traits.

## ВВЕДЕНИЕ

Окультуривание льна *Linum usitatissimum* L. началось 9000 лет назад [1], за 5000 лет до н. э. лен уже выращивали на волокно и семена [2]. Культурный лен — космополит. Н.И. Вавилов предполагал полифилетическое происхождение культуры: центром разнообразия и вероятного очага происхождения мелкосемянных льнов он считал Юго-Западную Азию, а крупносемянных — Средиземноморье [3]. Е.В. Эллады при полевом изучении экспедиционных сборов выделила три основных подвида культурного льна — евроазиатский (*eurasiaticum* Vav. et Ell.), индо-абиссинский (*indo-abysinicum* Vav. et Ell.) и средиземноморский (*mediterraneum* Vav. et Ell.), а также описала индостанский (*hindustanicum* Ell.) и промежуточный (*transitorium* Ell.) подвиды [4] (табл. 1).

Евроазиатский подвид подразделяется на четыре группы разновидностей (*proles*): *elongata* Vav. et Ell. — долгунцы, возделывающиеся только на волокно; *brevimulticaulia* Vav. et Ell. — кудряши, короткостебельные формы с хорошо разветвленным соцветием, выращиваются на семена; *intermedia* Vav. et Ell. — межеумки, используются как на волокно, так и на семена; *prostrata* Vav. et Ell. — стелющиеся льны [4]. Долгунцы, межеумки и стелющиеся льны сформировались в переднеазиатском центре происхождения, а кудряши — в переднеазиатском, среднеазиатском и китайском центрах [3]. Промежуточный подвид (*transitorium* Ell.) состоит из трех групп разновидностей — итальянской (*italica* Vav. et Ell.), азиатской (*anatolica* Vav. et Ell.) и южной (*meridionalia* Vav. et Ell.). Льны, принадлежащие к разным подвидам, хорошо скрещиваются между собой и дают полноценное потомство [4]. В Новом Свете отсутствуют первичные очаги возникновения льна, т. е. можно считать, что своим космополитизмом лен обязан первым колонистам из-за своих непревзойденных качеств как семян, так и волокна.

Климатические условия в разных поясах Земли оказали сильное влияние на вводимые в культуру растения льна. Кудряши сформировались в зонах недостаточного увлажнения и резких перепадов температур, что обусловило короткостебельность и ветвистость. Их использовали на семена. Межеумки возделывали в более благоприятных условиях, что позволило получать еще и волокно. Долгунцы имеют слабо облиственный длинный стебель с компактным соцветием, мелкими коробочками и семенами, сформировавшийся в условиях длинного дня, короткого лета в относительно прохладном, влажном климате высоких широт и в горах. Для них некоторые исследователи определяют другие центры происхождения: П.М. Жуковский [5] — Закавказский регион, Е.Н. Синская [6] — Индо-Афганский очаг, И.А. Сизов [7] — Колхидский очаг или Северо-Западную зону России. В пользу последней версии говорят результаты географических посевов [4, 8, 9].

Далее происходил отбор по важнейшим для каждого региона признакам — устойчивости к полеганию и болезням; урожайности; содержанию масла у масличных льнов, высоте стебля, содержанию и качеству волокна у долгунцов. Теперь созданы сорта масличного льна с быстро высыхающим маслом, что обусловлено высоким содержанием в нем линоленовой кислоты, — для технических целей и сорта, не существовавшие в природе, — с маслом практически без линоленовой кислоты с длительным сроком хранения — для пищевого использования. Создаются сорта с увеличенным содержанием лигнанов, токоферолов — для улучшения стабильности пищевого масла при хранении, с повышенным содержанием витаминов и т. д. (табл. 2).

Мировая коллекция ВИРа — самый ценный источник биологического разнообразия льна, формировавшаяся в основном за счет экспедиционных сборов Н.И. Вавилова и его коллег. Трудности работы со старой коллекцией заключаются в следующем: а) со времени сбора образцов льна прошло почти 100 лет, а это более 12 пересевов в различных эколого-географических условиях; б) изначально многие местные формы были неоднородны и не приспособлены к условиям России, что привело к выщеплению новых форм и непреднамеренному отбору; в) при повышенных температурах у многих образцов появляется гетеростилия и мужская стерильность, приводящие к биологическому засорению; г) наличие большого числа цветков на делянке при пересеве, достигающего до  $2 \times 10^5$ , увеличивает вероятность спонтанных мутаций. Несколько меньшее разнообразие представляют образцы, поступившие в коллекцию позднее. Среди них есть экспедиционные сборы, но в основном это селекционный материал и отборы по определенным признакам. Многие из изученных форм погибли во время Блокады Ленинграда, но сохранились их описания. Имеющиеся в генколлекции ВИРа линии, созданные на основе образцов основной коллекции, разделены по происхождению исходных форм на две группы. В первую включены изначально местные, то есть полученные из образцов, поступивших в коллекцию ВИРа до Великой Отечественной войны. Вторую группу составляли линии, в родословной которых были сорта или формы, полученные от селекционеров, из генбанков и вторичных центров происхождения.

Ранее нами был изучен генетический контроль большинства из описанных Е.В. Эллады морфологических признаков, но только на ограниченном числе линий в основном евроазиатского происхождения или промежуточных подвидов [10, 11]. В задачи данного исследования входило создание разнообразных линий, описание их по максимальному числу признаков, а также генетический анализ для определения аллельности генов, отвечающих за одинаковые фенотипы.

Таблица 1  
 Table 1  
 Характеристика разновидностей льна [3, 4]  
 Characters of flax forms [3, 4]

Ssp.	I-a	Hind.	E.				Mdt	Tr				
			elong	int	br	prostrata		ital	anat	mered		
Proles	—	—				—						
Центры	Абиссинский, Среднеазиатский	Индийский	Переднеазиатский	Переднеазиатский	Переднеазиатский, Среднеазиатский, Китайский	Переднеазиатский	Средиземно-морской II — Ю.-Американский	Переднеазиатский Средиземно-морской, II — Ю.-Американский	Переднеазиатский	Средиземно-морской		
Классифицирующие признаки	Карлики, тонкостебельность, мелкие (K, C), мелкие или средние свернутые (Ц), крупные (K) и (C), трудный обмолот	Карлики или низкие, кустистые, (Ц) мелкие нередко свернутые, средние или крупные (K) и (C), трудный обмолот	Мелкие (K) и (C), (Ц) мелкие, средние хорошо раскрытые с опадающим венчиком	Высокие одиночные стебли, ранеспелые	Средние, 1–3 стебля, среднеоблиственные, среднеспелые	Низкорослые, кустистые, много (K)	Стелющиеся, после цветения канделябробразный габитус	(C) и (K) крупные, (Ц) крупные, широко раскрытые, интенсивный восковой налет	Габитус кудряша, размер (K) и (C) как у Средиземно-морского подвита	Габитус межушка, размер (K) и (C) как у средиземно-морского подвита		
Использование	Мука, масло	Мука, масло, волокно	Волокно	Масло	Мука, масло	Волокно	Масло, волокно	Масло	Масло	Масло		

Примечание. K — корбочки, C — семена, Ц — цветки, Л — лепестки, Д — другие обозначения см. на с. 39

Таблица 2

## Направления селекции льна

Table 2

## Directions of flax breeding Directions of flax breeding

Признаки	Тип использования						
	на семена			двойное использование (семена, волокно)		на волокно	
Первичное разделение	как «зерновая культура»		на масло				
Общие признаки	Длиннодневность (на семена в низких широтах, на волокно в высоких широтах), устойчивость к абиотическим факторам, патогенам, вредителям, полеганию, нерастрескиваемость коробочек, непопадаемость коробочек, легкость обмолота						
Основные признаки	Кустистость, ветвистость соцветия, небольшая техническая длина стебля, урожай семян, размер семян			Баланс между высотой растения и количеством коробочек, компактное, но ветвистое соцветие		Большая высота растения, особенно техническая, одиночный стебель, тонкий стебель, компактное соцветие, малосемянность, урожай соломы	
			Выход масла, жирнокислотный состав				
Вторичные признаки	Желтосемянность, низкое содержание масла и высокое белка, среднелиноленовое масло, вкус муки		Желтосемянность		Сочетание вторичных признаков для зерна, масла и «волокна»		Интенсивность образования лубяных волокон, урожай и качество волокна (прочность, гибкость, тонкость), легкое терение и декортикация, быстрое высыхание стебля
Места возделывания	Абиссиния, Эритрея, Египет, Индия, Сирия, Палестина, Передняя и Средняя Азия, Китай		Абиссиния, Эритрея, Египет, Передняя и Средняя Азия, Сибирь		Средняя Европа, Сибирь		Северо-Западная Россия, Западная Европа, горные районы Египта, Средней Азии
Вторичное разделение	Как примесь к тесту злаков	Самостоятельное блюдо	На еду	Техническое (олифа, краски, машинное масло, горючее)		Веревки, пакля, биокомпозиты	Ткачество
Признаки	Состав слизи		Вкусовые качества	Высокое йодное число (быстрое высыхание)	Сочетание вторичных признаков для зерна, масла и волокна	Высокая прочность волокна	Высокая гибкость и тонина волокна
Современное разделение	Формально нет разделения на «зерновое» и масляное использование, практически все сорта универсальны, отходы производства масла — шрот и жмых на муку, для технического масла не пригодны низколиноленовые (solin) сорта						Ткани как цельные, так и смесовые
	На семена				На волокно		
	примесь к тесту злаков активно используется	самостоятельное блюдо — возрождается	solin тип — низколиноленовое масло — только в пищу, активно используется	linseed тип — высоколиноленовое масло для технических целей, активно используется в питании, медицине и косметике	волокно низкого качества — в странах с развитой агрокультурой выделяют из соломки масляного льна		волокно высокого качества — активно используется
				пакля и строительные материалы — активно развивается	биокомпозиты — активно развивается	котонин — активно развивается	ткани — нишевый продукт

Окончание табл. 2 (Table 2 continued)

Признаки	Тип использования	
Новые признаки	Устойчивость к тяжелым металлам, кальцию, кислотности почв, льноутомлению (резкому снижению урожайности при повторном посеве льна по льну), устойчивость коробочек, но не листьев к гербицидам-десикантам (для дефолиации), отзывчивость на удобрения	
	Увеличение количества лигнанов, токоферолов (стабильность пищевого масла), витаминов	Нечувствительность к фотопериоду

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы 316 линий генетической коллекции льна, созданных в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИРа в 1970–2017 гг. Из них 101 линия выделена из староместных форм, собранных до начала научной селекции; 215 линий выделено из образцов, созданных после введения в селекционную практику гибридизации, а также из вторичных центров происхождения (США, Канада,

Аргентина, Австралия и др.). Лен — самоопылитель, но у него может быть до 5–6 % перекрестного опыления. Генетическая коллекция льна в ВИРе поддерживается при групповом или индивидуальном принудительном самоопылении, поэтому в генетическую коллекцию включаются линии шестого и более поздних поколений инбридинга.

Для генетического анализа гибриды F<sub>1</sub> между линиями (табл. 3) выращивали с изоляцией и обмолачивали

Таблица 3

## Характеристика линий генетической коллекции ВИРа

Table 3

## Parameters of lines from VIR genetic collection

Линия/ ssp.	Происхождение	Гены	(Г)	(Л)	(Т и Ст)	(П)	(С)	Ссылка <sup>3</sup>
<b>Линии с голубыми плоскими лепестками</b>								
гк-2 <sup>1</sup> , <i>e. elong</i>	л-1 из к-48 (Петроградская губ.)	«дикий тип» <i>csb1</i>	фиол.	гол., (Ж) син.	син.	гол.	кр.- кор.	[10, 11] Т. 5–7
гк-65 <sup>1</sup> , <i>e. int</i>	л-3 из к-3178 (Тверская губ.)	<i>ora1, sps1,</i> <i>csb1</i>	фиол.	гол., (Ж) син.	гол.	св.- ор.	крапч.	[10, 11]
<b>Линии с синими или фиолетовыми плоскими лепестками</b>								
гк-121, <i>e. int</i>	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion, Сев. Ирландия)	<i>sfc1, rs1,</i> <i>csb1</i>	фиол.	син.-фиол., (Ж) т.-син.-фиол.	син.	гол.	св.- ж.-кор.	[10, 11] Т. 5
гк-123, <i>e. int</i>	л-1 из к-6273 (L. Duke, Сев. Ирландия)	<i>n<sup>f</sup> = sfc3,</i> <i>sfc8, csb1</i>	фиол.	кр.-фиол. (Ж) т.-кр.-фиол.	фиол.	гол.	кр.- кор.	[10] Т. 5
гк-173, <i>mdt</i>	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	<i>sfc3-2,</i> <i>sfc6, ysed2,</i> <i>CSB1</i>	зел.	т.-кр.-фиол., выгорает, (Ж) т.-кр.-фиол., (Н) бел.	(Т) св.-гол. (Ст) гол.	гол.	желт.	[10, 11] Т. 5
гк-118 <sup>1</sup> , <i>hind</i>	л-1-1 из к-6210 (NP (RR) 38, Индия)	<i>sfc7, CSB1</i>	фиол.	син.-фиол., ближе к син., (Ж) син.	бел.	гол.	кр.- кор.	Т. 5
гк-174, <i>e. int</i>	л-1 из и-549589 (Швеция)	<i>sfc5</i>	фиол.	я.-син., (Ж) син., оч. сл. гофр.	(Т) бел., (Ст) св.- гол.	гол.	кр.- кор.	[10]
гк-292, <i>e. int</i>	л-1 из к-6298 (Minerva, США)	<i>sfc6, ysed2,</i> <i>CSB1</i>	фиол.	син., (Н) бел.	(Т) син., (Ст) гол.	гол.	желт.	Т. 5, 7
гк-447 <sup>1</sup> , <i>i-a</i>	л-1 из к-2172 (Абиссиния, Харрарский р-н)	<i>sfc10, dlb9,</i> <i>ysed2, CSB1</i>	фиол.	син., (Н) бел.	(Т) св.-гол. (Ст) син.	гол.	желт.	Т. 5, 7
гк-186 <sup>1</sup> , <i>i-a</i>	л-1 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>sfc9, bep1,</i> <i>dlb8, CSB1</i>	фиол.	от кр.-фиол. до оч. св.-кр.- фиол., (Ж) гол. (Н) желт.-зел.	бел.	гол.	кр.- кор.	Т. 5

Продолжение табл. 3 (Table 3 continued)

Линия/ <i>ssp.</i>	Происхождение	Гены	(Г)	(Л)	(Т и Ст)	(П)	(С)	Ссылка <sup>3</sup>
гк-187 <sup>1</sup> , <i>i-a</i>	л-2 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>sfc9, bep2?</i>	фиол.	от т.-кр.-фиол. до св.- кр.-фиол., (Ж) фиол. (Н) ж.-зел.	фиол.	гол.	кр.- кор.	Т. 5
<b>Линии со светло-голубыми, белыми или розовыми плоскими лепестками</b>								
гк-1 <sup>1</sup> , <i>e. elong</i>	л-1 из примеси в к-30 (Петроградская губ.)	<i>dlb1, ora2,</i> <i>CSB1</i>	фиол.	оч. оч. св.-гол., (Ж) т.-гол.	(Т) гол., (Ст) син. у осн.	св.- ор.	кр.- кор.	[10]
гк-72 <sup>1</sup> , <i>e. elong</i>	л-1 из к-4225 (ч. л. 2970, Псковский 2970)	<i>dlb1</i>	фиол.	оч. оч. св.-гол., (Ж) т.-гол.	(Т) гол., (Ст) син. у осн.	гол.	кр.- кор.	Т. 5
гк-32 <sup>1</sup> , <i>e. elong</i>	л-2-1 из к-716 (Псковский кряж)	<i>dlb3, csb1</i>	фиол.	св.-гол., (Ж) син.	(Т) бел., (Ст) св. гол. у осн.	гол.	кр.- кор.	[10] Т. 5
гк-285 <sup>1</sup> , <i>i-a</i>	л-1 из к-3263, (Индия, Indore)	<i>dlb3</i>	фиол.	св.-гол., (Ж) гол., (Ц) труб.	св.-гол.	гол.	кр.- кор.	Т. 5
гк-199 <sup>2</sup> , <i>tr. mrd</i>	л-3 из к-6855 (Tammese, Нидерланды)	<i>e = dlb3-e,</i> <i>ora3, CSB1</i>	фиол.	св.-гол., (Ж) т.-гол., (Н) бел.	бел.	св.- ор.	кр.- кор.	[10]
гк-119 <sup>1</sup> , <i>hind</i>	л-2-3 из к-6210, (NP (RR) 38, Индия)	<i>dlb3-e,</i> <i>ora3</i>	фиол.	св.-гол., (Ж) син., (Н) бел.	бел.	св.- ор.	кр.- кор.	Т. 5
гк-57 <sup>1</sup> , <i>i-a</i>	л-1-2 из к-2499 (Нагга, Абиссиния)	<i>dlb3-7,</i> <i>spt1?csb1</i>	фиол.	св.-гол., (Ж) син.	(Т) бел., (Ст) св.-гол.	гол.	пятн.	Т. 5
гк-124, <i>e. elong</i>	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия)	<i>f<sup>e</sup>,</i> <i>dlb4</i>	св.- фиол.	оч. св.-гол., (Ж) св.-гол.	бел.	сер.	пятн.	[10]
гк-109, <i>e. elong</i>	л-3-2 из к-6099 (Moscoi M.A.G., Арген- тина)	<i>wf1</i>	фиол.	бел.	бел.	гол.	кр.- кор.	[10]
гк-129, <i>e. int</i>	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	<i>pf-ad, yspfl</i>	фиол.	бел. с роз. отт. (Ж) гол.-роз.	бел.	св.- ор.	желт.	[10]
<b>Линии с деформированными лепестками</b>								
гк-136, <i>e. int</i>	л-1 из к-6634 (Mergilloid, Чехия)	<i>s1, csb1</i>	зел.	бел., слож., гофр.	бел.	желт.	желт.	[10] Т. 6
гк-448 <sup>1</sup> , <i>e. br</i>	л-1 из к-3730, (Западный Китай)	<i>s1,</i> <i>dlb3-10</i>	зел.	бел., сл. слож., сл. гофр.	бел.	желт.	желт.	Т. 6
гк-132, <i>e. int</i>	л-1 из примеси в к-6608 (Cungong, Австралия)	<i>sfbs1, csb1</i>	зел.	бел., сл. слож., сл. гофр., удлин.	бел.	желт.	кр.- кор.	[10] Т. 6
гк-185 <sup>1</sup> , <i>tr. anat</i>	л-1 из к-2601 (Португалия)	<i>sfbs1</i>	зел.	бел., сл. слож., сл. гофр., удлин.	бел.	желт.	кр.- кор.	[10]
гк-156 <sup>1</sup> , <i>mdt</i>	л-1-2 из к-7130 (Rabat l2, Марокко)	<i>sfbs1</i>	зел.	бел., сл. слож., сл. гофр., удлин.	бел.	желт.	кр.- кор.	[10]
гк-208, <i>e. int</i>	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	<i>pbc1, csb1</i>	св.- фиол.	бел. с гол. отт., (Ж) оч. св.-гол., гофр.	бел.	желт.	кр.- кор.	[10] Т. 6
гк-188 <sup>1</sup> , <i>i-a</i>	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>pbc1, CSB1</i>	св.- фиол.	бел. с гол. отт., (Ж) гол., гофр.	бел.	желт.	кр.- кор.	[10] Т. 6



Окончание табл. 3 (Table 3 continued)

Линия/ <i>ssp.</i>	Происхождение	Гены	(Г)	(Л)	(Т и Ст)	(П)	(С)	Ссылка <sup>3</sup>
гк-288 <sup>1</sup> , <i>e. int</i>	л-5 из к-4717 (Узбекистан)	<i>pbc1-2</i>	св.- фиол.	оч. св.-гол., сл. гофр. (Ж) св.-гол., «жасмин»	бел.	желт.	кр.- кор.	[10] Т. 6
гк-293 <sup>1</sup> , <i>hind</i>	л-1 из к-6756, (N.P.(R.R.) 5 Индия)	<i>pbc1-2, csb1</i>	св.- фиол.	оч. св.-гол., (Ж) св.-гол., сл. гофр., «жасмин»	бел.	желт.	кр.- кор.	Т. 6
гк-53 <sup>1</sup> , <i>e. elong</i>	л-1-4 из к-1044 (Витебский краж)	<i>pbc3, csb1</i>	зел.	оч. оч. св.-гол. с фиол. отг., (Ж) св.-гол., слож., гофр.	(Т) гол., (Ст) т.-гол.	св.- ор.	кр.- кор.	[10] Т. 6

Примечание. <sup>1</sup> линия получена из местного образца; <sup>2</sup> исходный образец (линия) получена от Т. Таммес, первого генетика льна; <sup>3</sup> Т. — таблица в тексте.

индивидуально по растениям. Семьи F<sub>2</sub> выращивали рядом с родительскими линиями и гибридами F<sub>1</sub>. В качестве эталона «дикого типа» использовали линию льна-долгунца гк-2. Обработку данных проводили методами классического генетического анализа [12].

В статье приняты следующие сокращения названий частей растения и их характеристик (в скобках или подчеркнуты): выгорают, (Г)ипокотиль, голубая, гофрированные, деформированные, желтая, (Ж)илки, зеленая, коричневая, (К)оробочки, крупчатые, красно, (Л)епестки, (Н)оготок, окраска, оранжевая, осветленные, оттенки, очень плоские, промежуточная, (П)ыльники, пятнистые, (Ресн)ички, розовая, светло, серая, (С)емена, синяя, складчатые, слабо, сложенные, (Ст)олбики, темная, трубчатые, (Т)ычиночные нити, осветленные, фиолетовая, (Ц)веток, а также разновидностей: *i-a* — индо-абиссинская, *hind* — индо-абиссинская, *mdt* — средиземноморская, *e.* — евроазиатская (*e. br* — *кудряши*, *e. int* — *межеумки*, *e. elong* — *долгунцы*), *tr.* — промежуточная (*tr. ital* — итальянская, *tr. anat* — азиатская, *tr. mered* — южная).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Доместикация большинства растений затрагивала антоциановые окраски вегетативных и генеративных органов. «Дикий тип» большинства культур — самые темноокрашенные формы. У льна темная (фиолетовая) окраска проявляется на разных стадиях онтогенеза растения, сначала — гипокотыля, которая исчезает через неделю. Некоторые формы льна могут иметь фиолетовую окраску быстро удлиняющегося стебля и зрелых листьев. Этот признак часто связан с темной окраской венчика. На стадии ранней желтой спелости появляется антоциановый «загар» стебля. Последней проявляется антоциановая окраска созревающих коробочек (от слабой в норме до темноокрашенных или безантоциановых). Степень окраски коробочек не связана с окраской цветка, однако у гомозигот по гену *sl* (*star 1* полное подавление биосинтеза антоцианов) коробочки всегда зеленые. Темно- и неокрашенные формы стабильны, тогда как степень проявления при-

знака у слабоокрашенных часто варьирует и зависит от инсоляции [10, 11].

В данной работе нами продолжен анализ признаков, связанных с окраской генеративных частей растений.

### Окраска и форма цветка

У большинства культурных растений есть отдельные группы генов, отвечающих за различный цвет генеративных органов, интенсивность их окраски, в том числе и с плейотропным эффектом на окраску и форму нескольких частей растения, поэтому в данной работе мы придерживаемся группировки по интенсивности признака окраски.

**Темная окраска венчика.** У льна «дикий тип» венчика голубого цвета. Этот фенотип обнаружен во всех подвидах. Причем он не был известен ранее у индо-абиссинского подвида [4], однако позже найден у местного образца из Туниса, экспедиционного сбора ВИРа 1960 г. Мы получили из него линию гк-334 (л-2 из к-7015) со стабильно проявляющимся признаком.

Реже встречается темная окраска венчика: синяя, сине- или красно-фиолетовая. Линии льна такого фенотипа выявлены у всех подвигов льна, однако для южной группы разновидностей промежуточного подвида он найден только у линий современной селекции. Чаще других темный венчик встречается у индо-абиссинской и индо-абиссинской разновидностей. По нашим данным (табл. 3–5) [10], темная окраска венчика рецессивна или полудоминантна по отношению к голубой и контролируется генами *sfc* (*strengthened flower color*). Часто гетерозиготы по этим генам трудно идентифицировать, так как в F<sub>2</sub> от скрещивания контрастных форм наблюдается непрерывный ряд изменчивости. Синюю окраску контролируют гены *sfc5*, *6*, *7*, *10*, они выявлены у межеумков гк-174 (*sfc5*) и гк-292 (*sfc6*), индо-абиссинского гк-447 (*sfc10*), индо-абиссинского гк-118 (*sfc7*) и средиземноморского гк-173 (*sfc6*) льнов. Фиолетовую окраску определяют гены *sfc1*, *3*, *3-2*, *9*, они выявлены у межеумков гк-121 (*sfc1*) и гк-123 (*sfc3*) индо-абиссинского гк-186, 187 (*sfc9*) и средиземноморского гк-173 (*sfc3-2*) льнов.

## Разнообразие по морфологическим признакам у разновидностей льна

## Variability of morphological characters in flax forms

Фенотип			ssp	I-a			Hind		
			proles	—			—		
(Ц)	(П)	(С)	гены	V&E	М	II	V&E	М	II
син., фиол.	гол.	кор.	<i>sfc</i>	есть	1		есть	1	
син., фиол.	желт. / ор.	кор.	<i>sfc + ora</i>	н/о			есть		
гол.	гол.	кор.	«дикий тип»	есть			н/о	1	
гол.	желт. / ор.	кор.	<i>ora</i>	есть	1		есть		
бел., гофр.	желт. / гол.	кор.	<i>sfbs</i>	есть			есть	2	
св.-гол, гофр.	гол.	кор.	<i>pbc</i>	есть	5		н/о		
бел.	гол.	кор.	<i>wf</i>	есть	2		н/о		
бел.	желт.	кор.	<i>wf + ora, wf + sfbs</i>	есть	1		н/о		
св.-гол. / оч. св.-гол.	гол.	кор.	<i>dlb</i>	есть	3		есть	2	
св.-гол. / оч. св.-гол.	желт. / ор.	кор. / пятн.	<i>dlb</i>	есть	1	1	н/о	1	
св.-фиол.	гол.	кор.	<i>sfc + dlb, sfc + bep</i>	н/о	3		н/о		
св.-фиол.	желт.	кор.	<i>(sfc + dlb, sfc + bep) + ora</i>	есть			н/о		
роз., бел	ор.	бурые	<i>pf</i>	есть			н/о		
син., фиол.	гол.	желт.	<i>sfc + ysed / YSED</i>	есть	5	1	есть	1	
гол.	гол.	желт.	<i>sfc + ysed / YSED</i>	н/о			н/о		
бел. гофр., узк.	желт.	желт., зел.-желт.	<i>s1</i>	есть			н/о		
св.-гол., гофр.	гол.	желт.	<i>pbc + ysed / YSED</i>	н/о	1		н/о	1	
бел.	гол.	желт.	<i>wf + ysed / YSED</i>	н/о			н/о		
бел.	желт.	желт, зел.-желт.	<i>s1 + wf, s1 + pf</i>	н/о			н/о		
св.-гол. / оч. св.-гол.	гол.	желт.	<i>dlb + ysed / YSED</i>	есть			есть		
св.-фиол.	гол.	желт.	<i>(sfc + dlb, sfc + bep) + ysed / YSED</i>	н/о	2		н/о		
роз., бел.	ор.	желт.	<i>pf-ad + yspfl</i>	есть			есть		
	желт.		<i>ora</i>	есть	есть	н/о	есть	есть	
		желт.	<i>ysed / YSED</i>	есть	н/о	есть	есть	есть	
(Ресн.) у ложных перегородок коробочек			<i>CSB1</i>	А нет, И есть	оба	И, А есть	есть	оба	

Примечание: V&E — фенотипы по Н.И. Вавилову и Е.В. Эллади [4], М — линии из местных форм, II — линии из сортов или V&E, оба — возможны оба варианта проявления признака.



Таблица 4

Table 4

<i>E</i>						<i>Mdt</i>			<i>Tr</i>											
<i>elong</i>			<i>int</i>			<i>br</i>			—			<i>ital</i>			<i>anat</i>			<i>mered</i>		
V&E	M	II	V&E	M	II	V&E	M	II	V&E	M	II	V&E	M	II	V&E	M	II	V&E	M	II
есть	3	11	есть		9	есть	1		есть	3	1	есть			есть			н/о		2
н/о			н/о		2	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		
есть	5	3	есть	1	12	есть	1		есть	2	1	есть			есть	1		есть		1
н/о	1	5	н/о	1	1	есть	1		н/о			есть			есть			н/о	2	2
есть	2		н/о		6	есть			н/о	1		н/о			н/о	2		н/о		
есть	1		н/о	1		есть			н/о			н/о			есть			н/о	2	1
есть	2	6	н/о		2	н/о	1		н/о	1	1	н/о			н/о			н/о		
н/о		1	н/о		1	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		
есть	4	6	есть	3	7	есть	3		есть		1	есть			есть	1		н/о		2
есть	3	7	есть	1	8	н/о			есть			н/о			н/о			н/о	1	4
н/о		1	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		
н/о			н/о			н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		
н/о	2	13	н/о	1	13	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		3
н/о		6	н/о	2	3	н/о			н/о		1	н/о			н/о			н/о		1
н/о		3	н/о	1	8	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		1
есть	2	7	н/о		11	есть	2		н/о			н/о			н/о			н/о		4
н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		1	н/о			н/о		
н/о		1	н/о		4	есть			н/о			н/о			н/о			н/о		
есть		2	н/о		5	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		1
н/о		1	н/о		3	н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		
н/о			н/о	1		н/о			н/о			н/о			н/о			н/о		
н/о		4	н/о		11	есть	2		н/о			есть		3	н/о			н/о		1
н/о	есть	есть	н/о	есть	есть	есть	есть		есть	н/о	н/о	есть	н/о	н/о	есть	н/о		н/о	есть	есть
н/о	н/о	есть	н/о	есть	есть	есть	н/о		н/о	н/о	есть	н/о	н/о	есть	н/о	н/о		н/о	н/о	есть
оба	оба	оба	оба	оба	оба	оба	оба		оба	оба	есть	оба		оба	оба	оба		оба	есть	оба

в результате гибридизации, из центров вторичного происхождения, гены — возможные мутации в генах МП, есть — описан

Таблица 5

Генетический контроль синей, фиолетовой и светло-голубой окраски лепестков

Table 5

Genetic control of blue, violet and pale blue petals color

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующие				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ <sup>2</sup>		
линии	гены	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые				
<b>Генетический контроль синей и фиолетовой окраски цветка</b>													
гк-2 × × гк-292	<i>sfc6</i>	(Л) гол.		(Л) син.		3 178 127	1 61 40			4 239 167	3,84 0,03 0,10		
гк-292 × × гк-173	<i>sfc6</i> <i>sfc3-2</i> <i>sfc6</i>	(Л) син. [гк-292] или син. с фиол. отт. [F <sub>1</sub> ]		(Л) кр.-фиол.		3 96 66	1 41 25			4 137 91	3,84 1,77 0,30		
гк-2 × × гк-447	<i>dlb9, sfc10</i>	(Л) гол.		(Л) син.	(Л) св. гол.	12 п. 160	3 29	1 13		16 202	5,99 2,57		
гк-173 × × гк-447	<i>sfc3-2</i> <i>sfc6</i> <i>sfc10</i>	(Л) гол. с фиол. отт. [F <sub>1</sub> ] — син.-фиол.	(Л) кр.-фиол.	(Л) син.		12 п. 134	3 26	1 12		16 172	5,99 1,55		
гк-118 × × гк-121	<i>sfc7</i> <i>sfc1</i>	(Л) син. с фиол. отт.		(Л) син.-фиол.		3 22 27	1 9 8			4 31 35	3,84 0,27 0,09		
гк-2 × × гк-186	<i>sfc9,</i> <i>bep1, dlb8</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-187	<i>sfc9</i> <i>bep2</i>	(Л) гол. с фиол. отт. [F <sub>1</sub> ] — син.-фиол.	(Л) гол.	(Л) кр.-фиол.		2 п. 53	1 21	1 27		4 101	5,99 0,96		
гк-187 × × гк-186	<i>sfc9, bep2</i> <i>sfc9, bep1</i> <i>dlb8</i>	(Л) кр.-фиол. не выгор.		(Л) кр.-фиол. выгор.		9 141 63	7 128 59			16 269 122	3,84 1,61 1,05		
гк-123 × × гк-186	<i>sfc3 = n<sup>f</sup></i> <i>sfc8</i> <i>sfc9,</i> <i>bep1,</i> <i>dlb8</i>	(Л) гол. с фиол. отт. [F <sub>1</sub> ], син.-фиол., гол., св.-гол.	(Л) кр.-фиол. не выгор.	(Л) кр.-фиол. выгор.		36 97 28	24 75 18	4 9 1		64 181 48	5,99 1,45 1,43		
<b>Генетический контроль светло-голубой окраски цветка и светло-оранжевого цвета пыльников</b>													
гк-2 × × гк-285	<i>dlb3</i>	(Л) гол., (Ж) син., (Т, Ст) син.		(Л) св.-гол. (Ж) гол., (Т, Ст) св.-гол.		3 п. 116	1 42			4 158	3,84 0,21		
гк-2 × × гк-119	<i>dlb3-e</i>	(Л) гол., (Т, Ст) син.		(Л) св.-гол., (Т, Ст) бел. [гк-119] или св.-гол.		3 280 347	1 114 125			4 394 472	3,84 3,25 2,48		

Окончание табл. 5 (Table 5 continued)

Скрещивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующие				Расщепление по классам, соответствующим				n	$\chi^2$	
линии	гены	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые			
гк-32 × × гк-57	<i>dlb3</i> <i>dlb3-7</i> <i>spt1?</i>	(Л) св.-гол., (Т и Ст) осветл.					<b>3</b>	<b>1</b>			<b>4</b>	<b>3,84</b>
		(С) кр.-кор.		(С) пятн.			2012 г. 87	12			99	8,76
							89	14			103	7,15
							2014 г. 58	28			92	2,62
						64	28			86	1,45	
гк-2 × × гк-57	<i>dlb3-7</i> <i>spt1?</i>	(Л) гол., (Т, Ст) син.		(Л) св.-гол., (Т) бел., (Ст) св.-гол.	2012 + 2015 гг.		<b>3</b> о.279	<b>1</b> 109			<b>4</b> 388	<b>3,84</b> 1,98
		(Л) гол., (Т, Ст) син., (С) кр.-кор.		(Л) св.-гол., (С) пятн.	(Л) св.-гол., (Л) гол., (С) кр.-кор.	(Л) гол., (С) пятн.	<b>9</b> <b>45</b>	<b>1</b> <b>1</b>	<b>3</b> <b>15</b>	<b>3</b> <b>3</b>	<b>16</b> <b>64</b>	<b>7,81</b> <b>7,81</b>
						2012 г, о.168		7	66	1	242	64,60/ 13,72
гк-2 × × гк-119	<i>dlb3-e</i> <i>ora3</i>	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол.		(Л) св.-гол., (Т, Ст) бел., св.г-ол., (П) св.-ор.	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) св.-ор.	(Л) св.-гол. (Л) гол., (Т, Ст) бел., (П) гол.	<b>9</b> 217 265	<b>1</b> 34 38	<b>3</b> 63 82	<b>3</b> 80 87	<b>16</b> 394 472	<b>7,81</b> 4,17 2,48
гк-2 × × гк-72	<i>dlb1</i>	(Л) гол. [гк-2 и F <sub>1</sub> ], или немного светлее, (Т, Ст) син.		(Л) оч. оч. св.-гол., (Т, Ст) осветл.			<b>3</b> 160 86	<b>1</b> 46 34			<b>4</b> 206 120	<b>3,84</b> 0,78 0,71
гк-2 × × гк-65	<i>ora1</i>	(Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Л) гол., (Т, Ст) гол., (П) св.-ор., (С) кр.-кор. крапч.			<b>3</b> 22 41	<b>1</b> 8 12			<b>4</b> 30 53	<b>3,84</b> 0,04 0,16
гк-2 × × гк-1	<i>dlb1</i> , <i>ora2</i> , <i>dlb6?</i>	(С) кр.-кор.				<b>9</b> п.62 о.87 о.72	<b>1</b> 1 11 19	<b>3</b> 22 34 32	<b>3</b> 22 29 33	<b>16</b> 107 161 156	<b>7,81</b> 5,27 0,39 12,31	
		(Л) гол. [P <sub>1</sub> и F <sub>1</sub> ], 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. св.-гол., (Т, Ст) осв. (П) гол.						
гк-2 × × гк-199	<i>dlb3-e</i> <i>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. (Л) гол., (Т, Ст) осв., (П) гол.	<b>9</b> п.88	<b>1</b> 11	<b>3</b> 34	<b>3</b> 26	<b>16</b> 159	<b>7,81</b> 1,21
гк-1 × × гк-65	<i>ora2</i> <i>ora1</i>	(П) св.-ор., (С) кр.-кор.		(П) св.-ор., (С) крапч.	(П) гол., (С) кр.-кор.	<b>7</b> 70 121	<b>4</b> 41 92	<b>5</b> 43 83	<b>16</b> 154 296	<b>5,99</b> 0,81 5,91		
гк-65 × × гк-199	<i>ora1</i> <i>ora3</i>	(П) гол. (С) кр.-кор.	(П) св.-ор., (С) крапч.	(П) св.-ор. (С) кр.-кор.			<b>9</b> 44 44	<b>1</b> 5 3	<b>6</b> 22 29	<b>16</b> 71 76	<b>5,99</b> 1,29 0,69	

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

**Светлая окраска цветка.** Светло-голубая окраска венчика встречается у всех разновидностей культурного льна, очень часто как примесь в «диком типе». По нашим данным, она контролируется аллелями гена *dlb3* (*dilution blue*) или, значительно реже, не аллельным ему геном *dlb1*, но тогда венчик почти белый с ярко-голубыми жилками. Аллели гена *dlb3* есть у линий долгунцов (гк-32), кудряшей (гк-448), индо-абиссинских (гк-285, 57), индоазиатских (гк-119) и промежуточных (южных) (гк-199) льнов. Аллели гена *dlb1* выявлены у линий льна долгунца из селекционного материала Л.Ф. Альтгаузена (гк-1) и первых отборов ВИРа (гк-72) (табл. 3–5) [10].

Местные формы со светло-фиолетовой (выгорающей от края) окраской венчика обнаружены только у индо-абиссинского и евроазиатского подвидов, причем у последнего они явно гибридного происхождения. Можно предположить, что этот фенотип образуется при взаимодействии генов *sfc9* и *dlb8*, однако здесь работает еще один ген — *bep1* (*burning the edge of the petals 1*), и именно взаимодействие с ним, а не с *dlb8* обуславливает такой фенотип (гк-186, 187), (см. табл. 3, 5). В соответствии с законом гомологических рядов после гибридизации и отбора нами получена линия евроазиатского подвида, гомозиготная по генам *sfc1* и *dlb3*, со светло-фиолетовым однотонным венчиком.

Белый цветок с голубыми пыльниками обнаружен у индо-абиссинской, средиземноморской и евроазиатской разновидностей, причем у последней он обычен как примесь в «диком типе». Этот признак контролируется аллелями гена *wf1* (*white flower 1*) с неполным доминированием. По литературным данным, один из аллелей этого гена ( $n^c = wf - nc$ ) сцеплен с геном неравновероятностного опыления, что приводит к недостатку белоцветковых форм [13] и гетерозиготности

по сцепленным с этим геном признакам. Однако нами выделена линия гк-109 (л-3–2 из к-6099, Аргентина), не имеющая этого недостатка [10].

Розовая окраска венчика найдена у всех подвидов, кроме средиземноморского. Большинство местных розовоцветковых форм имеет желтые семена, цвет которых обуславливается взаимодействием гена *pf-ad* (*pink flower*) и ослабителя окраски семян *yspf1* (*yellow seeds after pink flower*). К этому фенотипу повышен интерес в современной селекции, так как предполагается, что из желтых семян получается более вкусное масло (см. табл. 3–5) [10].

Наиболее перспективными для селекции являются ген *pf-ad* «розовой окраски и желтосемянности» как маркер качества масла, а также ген *wf1*, так как он, возможно, сцеплен с геном, контролирующим раннее цветение, или обладает плейотропным эффектом на этот признак [14]. Рецессивные аллели гена *dlb3* уже часто встречаются в современных сортах и служат хорошей защитой от недобросовестной селекции.

**Ослабление окраски и деформированный венчик.** Некоторые гены окраски лепестков влияют и на их форму. Ген *s1* (*star 1*) ингибирует синтез антоцианов во всем растении, в том числе делает лепестки белыми, пыльники и семена — желтыми, а также обуславливает узкие гофрированные лепестки, придающие цветку форму звезды. Образцы, возможно несущие эти гены, описаны только у местных сортов индо-абиссинского и евроазиатского подвидов, а также найдены позже у промежуточного подвида. В генколлекции ВИРа есть несколько линий из образцов поздней селекции с геном *s1*, и только линия гк-448, полученная из староместного кудряша Китая, несет одновременно мутации в генах *s1* и *dlb3-10* (табл. 3, 4, 6) [10, 11].

Таблица 6

Table 6

## Генетический контроль деформации лепестков и желтой окраски семян

## Genetic control of petals deformation and yellow color of seeds

Скращивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующие				Расщепление по классам, соответствующим				n	χ <sup>2</sup>
линии	гены	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые		
гк-2 × гк-448	<i>s1</i> <i>dlb3-10</i>	(Г) фиол., (Л) гол. [гк-2] или св.-гол., плоск., (Т, Ст) отг. гол., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Г) зел., (Л) бел., деформ., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.		3 п. 106		1 24		4 130	3,84 2,96
		(Г) фиол., (Л) отг. гол. плоск., (Т, Ст) отг. гол., (П) гол., (С) кр.-кор.		(Г) зел., (Л) бел. сл. деформ., (Т, Ст) бел., (П, С) желт.	(Г) зел., (Л) бел. деформ., (Т, Ст) бел., (П, С) желт.	12 п. 106		1 5	3 19	16 130	7,81 3,13

Окончание табл. 6 (Table 6 continued)

Скращивание		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующие				Расщепление по классам, соответствующим				n	$\chi^2$
линии	гены	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые		
гк-2 × × гк-293	<b><i>pbc1-2</i></b>	(Л) гол., плоск., (П) гол.		(Л) оч. оч. св.-гол., «жасмин», (П) желт.		<b>3</b> п. 29		<b>1</b> 9		<b>4</b> 38	<b>3,84</b> 0,04
гк-136 × × гк-448	<b><i>s1</i></b> <b><i>s1</i></b> <b><i>dlb3-10</i></b>	(Г) зел., (Л) бел. слож., гофр., (Т, Ст) бел., (П, С) желт.		(Г) зел., (Л) бел. сл. слож., сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П, С) желт.		<b>3</b> о. 81		<b>1</b> 19		<b>4</b> 100	<b>3,84</b> 1,92
гк-53 × × гк-136	<b><i>pbc3</i></b> <b><i>s1</i></b>	(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.		<b>9</b> 68 52	<b>3</b> 24 12	<b>4</b> 40 17		<b>16</b> 132 81	<b>5,99</b> 2,03 2,10
гк-53 × × гк-132	<b><i>pbc3</i></b> <b><i>sfbs1</i></b>	(Л) оч. оч. св.-гол., слож., гофр., (П) св.-ор.		(Л) бел. сл. слож., сл. гофр., (П) желт.	(Л) бел с гол. отг., сл. слож., сл. гофр., (П) желт.	<b>9</b> 56 30		<b>4</b> 24 14	<b>3</b> 18 18	<b>16</b> 98 62	<b>5,99</b> 0,03 4,32
гк-188 × × гк-132	<b><i>pbc1</i></b> <b><i>sfbs1</i></b>	(Л) гол., плоск., (П) гол.	(Л) оч. оч. св.- гол., гофр., (П) желт.	(Л) бел., сл. слож., сл. гофр., (П) желт.		<b>9</b> 79 227	<b>3</b> 29 70	<b>4</b> 37 104		<b>16</b> 145 281	<b>5,99</b> 0,22 0,51
гк-208 × × гк-53	<b><i>pbc1</i></b> <b><i>pbc3</i></b>	(Г) фиол., (Л) гол., плоск., (П) гол.	(Г) зел. или св.-фиол.			<b>9</b> п. 169	<b>4</b> 82	<b>3</b> 57		<b>16</b> 308	<b>5,99</b> 0,44
гк-53 × × гк-288	<b><i>pbc3</i></b> <b><i>pbc1-2</i></b>	(Л) гол., плоск., (П) гол.	(Л) оч. оч. св.-гол. слож., гофр., (П) св.-ор.	(Л) оч. оч. св.- гол., «жасмин» (П) желт.	(Л) бел. сл. слож., сл. гофр. (П) желт.	<b>9</b> 84 67	<b>3</b> 17 32	<b>3</b> 29 23	<b>1</b> 6 8	<b>16</b> 136 130	<b>7,81</b> 4,78 2,98

Примечание. Гены *sfbs1* (star flower brown seeds 1) и *pbc* (pale blue crimped) не влияют на цвет семян. Жирным шрифтом отмечено N и  $\chi^2_{\text{теор}} \cdot \chi^2_{\text{практ}} > \chi^2_{\text{теор}}$  отмечено курсивом.

Гены *sfbs1* (star flower brown seeds 1) и *pbc* (pale blue crimped) не влияют на цвет семян и не так сильно деформируют венчик, первый — полностью ингибирует окраску лепестков, а второй — ослабляет. Формы с белым деформированным венчиком известны у индо-абиссинского, индостанского и еврозиат-

ского подвидов, а также описаны позже для местных образцов средиземноморского и промежуточного (анатолийского) подвидов. С помощью классического теста на аллелизм установлена аллельность генов *sfbs1* у линии межеумка гк-132, средиземноморского гк-156 и промежуточного (анатолийского)

гк-185 льнов. Формы со светло-голубым деформированным венчиком встречаются у индо-абиссинского, евроазиатского и промежуточного (южного), а также описаны позже для местного образца индостанского подвида. С помощью генанализа установлено наличие сходных мутаций в гене *pbcl* у линий межеумка гк-208, индо-азиатской гк-188 или в аллельном ему гене *pbcl-2* у межеумка гк-288 и индостанского льна гк-293 (см. табл. 3, 4, 6) [10].

Ген *s1* вскоре должен войти в селекционные программы по льну, так как слизь из его семян обладает особым полисахаридным составом [15]. Ген *sfb1* уже успешно используется в Австралии как маркерный при создании сортов [16].

### Оранжевая окраска пыльников

Практически не имеет хозяйственной ценности оранжевая окраска пыльников. Она контролируется органоспецифическими генами *ora* (*orange anthers*) и, как ни странно, представлена в каждом подвиде. Нами выявлено три гена, контролирующих этот признак. Ген *ora1* с плейотропным действием на желтую крапчатость у семян найден у местного межеумка, ген *ora2* — у местного долгунца. Классический тест на аллелизм доказал аллельность генов *ora3* для линии гк-119 из местного образца индостанского подвида и промежуточного (южного) подвида гк-199 линии коллекции Т. Таммес (см. табл. 3–5) [10]. Гены *ora1* и *ora3* не аллельны. В отличие от гена *ora2* уже в первом поколении теста на аллелизм (гк-65 × гк-199) все гибриды имели голубые пыльники. Во втором поколении наблюдалось дигенное расщепление — 9 (П) гол., (С) кр.-кор.: 6 (П) св.-ор., (С) кр.-кор.: 1 (П) св.-ор., (С) крап. То есть действие гена *ora1* маскируется геном *ora3*. Тест на аллелизм генов *ora2* и *ora3* доказал их аллельность для линий гк-1, 119 и 199, но взаимодействие с геном *ora1* говорит об их неравенстве (см. табл. 3–5).

Оранжевая окраска пыльников может найти свое применение как маркерный признак в селекционной работе.

### Окраска семян

Желтосемянность может быть следствием плейотропного действия генов *pf-ad* и *s1*, а также возможен контроль органоспецифическими генами, как рецессивным(и) — *ysed2* (*yellow seed 2*), так и доминантным(и) — *YSED1*, т. е. венчик может быть любого цвета. Такие формы найдены среди местных образцов индо-абиссинского, индостанского и евроазиатского подвида и у современного образца средиземноморского подвида (см. табл. 3–5) [10]. По данным Е.В. Эллады и нашим, желтосемянные формы часто наблюдаются у местных форм с синим венчиком и практически не встречаются у местных голубоцвет-

ковых. Однако современные желтосемянные образцы могут иметь лепестки любого цвета. Наибольшее распространение в селекции получил доминантный ген желтой окраски *YSED1*, все низколиноленовые (*solin*) сорта несут его. Где изначально произошла эта мутация, неизвестно, возможно, была получена искусственно, первое ее упоминание — образец из университета Бирмингема (УК) CPI 84495 [17] и в сорте *Bionda* из Германии [11, 18]. По-видимому, староместные формы имеют рецессивный ген желтой окраски семян, так как при биологическом засорении не расщепляются уже после первого поколения инбридинга.

Еще один вариант измененной окраски семян — ее неравномерность, что выражается в пятнистости или крапчатости. Пятнистость может быть желтая как у красно-коричневых семян (ген с плейотропным действием *f<sup>c</sup>* или органоспецифический — *spt1*), так и у темно-желто-коричневых, вызванно совместным действием гена *pf1* и генов-модификаторов или влиянием окружающей среды. Крапчатость обуславливается плейотропным действием гена *ora1*, описанным выше (см. табл. 3, 5) [10].

Все гены, контролирующие желтосемянность, являются хозяйственно важными и обязательны для семян льна пищевого назначения.

### Реснички на ложных перегородках коробочки

Важный маркерный признак — наличие/отсутствие ресничек на ложной перегородке коробочек. Во всех разновидностях и их группах встречаются оба варианта. Было показано, что у образцов эфиопского происхождения нет ресничек, а у индийского — есть [3, 4]. Этот признак, по нашим данным, контролируется геном *CSB1*. С помощью генанализа установлено, что доминантный ген *CSB1* (реснички есть) несут линии льна долгунца (гк-1), межеумка (гк-292) и кудряша (гк-448), индо-абиссинские (гк-186, 188, 447), индостанские (гк-118), средиземноморские (гк-173) и промежуточные, южные (гк-199) льны. Рецессивный ген несут линии долгунца (гк-2, 32, 53), межеумка (гк-65, 121, 123, 132, 136, 208), индо-абиссинские (гк-57) и индостанские (гк-253) льны (см. табл. 3, 4) [10, 11]. По нашим данным, льну-долгунцу чаще свойственны коробочки без ресничек, тогда как масличному — с ресничками. Однородность по этому признаку обязательна при регистрации сортов льна, то есть его «маркерность» закреплена юридически [19].

### Совместное наследование генов

Нами впервые описано сцепление между генами синей окраски венчика (*sfc6* или *sfc10*) и желтой окраски семян *ysed2* с частотой кроссинговера 9 и 31сМ соответственно. В последнем случае сила сцепления может быть занижена присутствием гена *dlb9* (ослабление



Таблица 7

Анализ совместного наследования генов синей окраски лепестков (*sfc6* или *sfc10*) и желтосемянности (*ysed2*)

Table 7

Analysis of the joint inheritance of the genes of blue petal color (*sfc6* or *sfc10*) and yellow seed color (*ysed2*)

F <sub>2</sub> ♀ гк-2 × ♀ гк-292 ( <i>sfc6</i> , <i>ysed2</i> )											
H <sub>0</sub>		H <sub>01</sub> : Независимое наследование					H <sub>02</sub> : Сцепление генов (9сМ)				
Фенотип	(Л)	гол.		син.		Σ	гол.		син.		Σ
	(С)	кр.-кор.	желт.	кр.-кор.	желт.		кр.-кор.	желт.	кр.-кор.	желт.	
Генотип		<i>SFC6</i> <i>YSED2</i> -	<i>SFC6</i> <i>ysed2ysed2</i>	<i>sfc6sfc6</i> <i>YSED2</i> -	<i>sfc6sfc6</i> <i>ysed2ysed2</i>	Σ	<i>SFC6</i> <i>YSED2</i> -	<i>SFC6</i> <i>ysed2ysed2</i>	<i>sfc6sfc6</i> <i>YSED2</i> -	<i>sfc6sfc6</i> <i>ysed2ysed2</i>	Σ
v		9	3	3	1		16	11,3	0,7	0,7	
гк-2 × × гк-292	практ.	169	9	12	49	239	169	9	12	49	239
	теор.	134,4	44,8	44,8	14,9		168,5	10,8	10,8	49,0	
	χ <sup>2</sup>	8,89	28,62	24,03	77,67	<b>139,21</b>	0,00	0,28	0,15	0,00	<b>0,43</b>
гк-292 × × гк-2	практ.	116	11	2	38	167	116	11	2	38	167
	теор.	93,9	31,3	31,3	10,4		117,7	7,5	7,5	34,2	
	χ <sup>2</sup>	5,18	13,18	27,44	72,78	<b>118,58</b>	0,03	1,62	4,04	0,41	<b>6,10</b>
F <sub>2</sub> ♀ гк-2 × ♂ гк-447 ( <i>dlb9</i> , <i>sfc10</i> , <i>ysed2</i> )											
H <sub>0</sub>		H <sub>01</sub> : Независимое наследование					H <sub>02</sub> : Сцепление генов (31сМ)				
Фенотип	(Л)	гол.		син. или св.-гол.		Σ	гол.		син. или св.-гол.		Σ
	(С)	кр.-кор.	желт.	кр.-кор.	желт.		кр.-кор.	желт.	кр.-кор.	желт.	
Генотип		<i>SFC10</i> - <i>YSED2</i> -	<i>SFC10</i> - <i>ysed2ysed2</i>	<i>sfc10sfc10</i> <i>YSED2</i> -	<i>sfc10sfc10</i> <i>ysed2ysed2</i>	Σ	<i>SFC10</i> - <i>YSED2</i> -	<i>SFC10</i> - <i>ysed2ysed2</i>	<i>sfc10sfc10</i> <i>YSED2</i> -	<i>sfc10sfc10</i> <i>ysed2ysed2</i>	Σ
v		9	3	3	1		16	9,9	2,1	2,1	
практ.		135	25	18	24	202	135	25	18	24	202
теор.		113,6	37,9	37,9	12,6		125,0	26,5	26,5	24,0	
χ <sup>2</sup>		4,02	4,38	10,43	10,25	<b>29,08</b>	0,80	0,08	2,73	0,00	<b>3,61</b>

Примечание. Жирным шрифтом отмечено χ<sup>2</sup><sub>пр</sub>; χ<sup>2</sup><sub>пр</sub> > 7,84.

окраски венчика), уменьшающего процент рекомбинантов, по которым вычисляют частоту кроссинговера (см. табл. 3, 7). Это сцепление позволяет отбирать желтосемянные формы во время цветения.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В генетической коллекции ВИРа представлено практически все разнообразие форм льна. Нами проведен генетический анализ и охарактеризованы линии

генетической коллекции, что позволило подтвердить и расширить список генов контролируемых морфологические признаки. Показано, что сходные мутантные аллели генов, приводящие к изменению морфологических признаков, есть у многих линий независимо от их происхождения.

Выявлены группы признаков и генотипов, характерные для определенных подвидов (светло-фиолетовая окраска венчика у индо-абиссинского подвида и др.),

однако мы не исключаем появления и других фенотипов, возможно подвиды отличаются только частотой их встречаемости.

Большое количество выявленных генов, контролирующих морфологические признаки, может быть использовано при изучении биосинтеза пигментов и в физиологических исследованиях.

Многие гены, определяющие морфологические признаки перспективны или уже используются в селекции. К ним относятся гены желтосемянности *YSED1*, *ysed2* и ген *pf-ad* «розовой окраски цветка и желтосемянности» — как маркер качества масла. Ген *dlb3* часто встречается в современных сортах, а ген *sfbs1* успешно используется австралийскими селекционерами как маркерный при создании сортов. Вскоре найдут применение обнаруженный ген *s1* — ингибитор биосинтеза антоцианов, так как слизь из семян, гомозиготных по нему, обладает особым полисахаридным составом, и ген белой окраски венчика *wf1* — из-за сцепления с ранним цветением.

Выявлено сцепление между генами, контролирующими синюю окраску венчика и желтый цвет семян, которое необходимо учитывать при селекции на желтосемянность. По нашим данным, льну-долгунцу чаще свойственны формы без ресничек на ложных перегородках коробочек, а масличному, наоборот, отклонение от этой закономерности косвенно может показывать наличие в родословной льна, противоположного направления селекции.

Современные селекционные сорта представляют собой многоступенчатые гибриды. Несколько сортов занимают огромные площади, что приводит к глобальной генетической узости, увеличивающей риск проявления эпифитотий, вырождения сортов и утраты селекционерами генетического разнообразия исходного материала. Староместные формы, сконцентрированные в генетической коллекции ВИРа, сохраняющей многообразие различных признаков, и генетически охарактеризованные, могут служить исходным материалом для любых направлений селекции для того, чтобы снизить этот риск.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0018 «Разработка системного подхода к структурированию и формированию *ex situ* коллекций культурных растений, репрезентативных по видовому, сортовому и генетическому разнообразию, изучение внутривидовой наследственной изменчивости селекционно значимых признаков важнейших сельскохозяйственных культур и формирование признаковых и стержневых коллекций».

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Diederichsen A, Hammer K. Variation of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its progenitor pale flax (subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell.). *Genet Resour Crop Evol.* 1995;42(3):263-272. doi: 10.1007/BF02431261.
2. Писарев В.Е. Основные моменты в селекции льна // Теоретические основы селекции растений. Т. 3. — М.: Государственное издание колхозной и совхозной литературы, 1937. — С. 503—544. [Pisarev VE. Osnovnye momenty v selektsii l'na. In: Teoreticheskie osnovy selektsii rasteniy. Vol. 3. Moscow: Gosudarstvennoe izdanie kolkhozhnoy i sovkhoznoy literatury; 1937. P. 503-544. (In Russ.)]
3. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. — Л.: Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур и Государственный институт опытной агрономии; 1926. [Vavilov NI. Tsentry proiskhozhdeniya kul'turnykh rasteniy. Leningrad: Vsesoyuznyy institut prikladnoy botaniki i novykh kul'tur i Gosudarstvennyy institut opytnoy agronomii; 1926. (In Russ.)]
4. Эллади Е.В. *Linum usitatissimum* (L.) Vav. consp. nov — Лен. Культурная флора СССР. Т. 6. — М.; Л., 1940. — С. 109—208. [Elladi EV. *Linum usitatissimum* L. consp. nov. L'en. In: Kul'turnaya Flora SSSR. Vol. 6. Moscow; Leningrad; 1940. P. 109-208. (In Russ.)]
5. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. — Л., 1950. [Zhukovskiy PM. Kul'turnyye rasteniya i ikh sorodichi. Leningrad; 1950. (In Russ.)]
6. Синская Е.Н. Классификация льна как исходного материала для селекции его эволюция. Сборник работ по биологии развития и физиологии льна. — М., 1954. — С. 45—102. [Sinskaya EN. Klassifikatsiya l'na kak iskhodnogo materiala dlya selektsii ego evolyutsiya. In: Sbornik rabot po biologii razvitiya i fiziologii l'na. Moscow; 1954. P. 45-102. (In Russ.)]
7. Сизов И.А. Эволюция культурного льна. В кн.: Проблемы ботаники / Под ред. П.М. Жуковского. — М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1955. — С. 113—166. [Sizov IA. Evolyutsiya kul'turnogo l'na. In: Problemy botaniki. Ed. by P.M. Zhukovskiy. Moscow-Leningrad: Izd-vo Akademii nauk SSSR; 1955. P. 113-166. (In Russ.)]
8. Сизов И.А. Взаимодействие метеорологических факторов и географических условий на рост и развитие льна // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 1958. — Т. 31. — № 3. — С. 5—20. [Sizov IA. Vzaimodeystvie meteorologicheskikh faktorov i geograficheskikh usloviy na rost i razvitie l'na. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii.* 1958;31(3):5-20. (In Russ.)]

9. Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Тихвинский С.Ф., и др. Географическая изменчивость хозяйственно ценных признаков льна // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 1991. — Т. 144. — С. 40–48. [Kutuzova SN, Brutch NB, Tikhvinskiy SF, et al. Geographical variability of economically valuable characters in flax. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. 1991;144:40-48. (In Russ.)]
10. Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2011. — Т. 167. — С. 159–184. [Porokhovinova E.A. Genetic control of morphological characters of flax. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. 2011;167:159-184. (In Russ.)]
11. Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков проростков, плода и семян у льна (*Linum usitatissimum* L.) // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2012. — Т. 16. — № 4/2. — С. 936–947. [Porokhovinova EA. Genetic control of morphological characters of seedlings, bolls, and seeds in flax (*Linum usitatissimum* L.) *Vavilov journal of genetics and breeding*. 2012;16(4/2):936-947. (In Russ.)]
12. Тихомирова М.М. Генетический анализ. — Л.: ЛГУ, 1990. [Tikhomirova MM. *Geneticheskiy analiz*. Leningrad: LGU; 1990. (In Russ.)]
13. Plonka F. La competition polinique ches le Lin cultivate. *Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique*. 1971;21(2):179-220.
14. 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.) // Научно-технический бюллетень ВНИИР им. Н.И. Вавилова. — 2000. — № 239. — С. 56–58. [Porokhovinova EA. Izucheniye nasledovaniya okraski i formy tsvetka i semyan, a takzhe yeye svyazi s prodolzhitel'nost'yu fazy vskhody-tsveteniye u l'na (*Linum usitatissimum* L.). *Nauchno-tekhnicheskiy byulleten' VNIIR im. N.I. Vavilova*. 2000;(239):56-58. (In Russ.)]
15. Пороховинова Е.А., Павлов А.В., Брач Н.Б., Морван К. Углеводный состав слизи семян льна и его связь с морфологическими признаками // Сельскохозяйственная биология. — 2017. — Т. 52. — № 1. — С. 161–171. [Porokhovinova EA, Pavlov AV, Brach NB, Morvan C. Carbohydrate composition of flax mucilage and its relation to morphological characters. *Agricultural biology*. 2017;52(1):161-171. (In Russ.)]. doi: 10.15389/agrobiology.2017.1.161rus.
16. Green AG. *Linum usitatissimum* (L.) (linseed) cv. Eyre. In: Register of Australian oilseed cultivar Reg No. AROC6-2. 1993.
17. European patent application Publication number: 0431833 A1, Application number: 90312966.6/ 29.11.90. Green AG. Low linolenic acid oil producing flax cultivars.
18. Popescu F, Marinescu I. Y1 — a dominant gene for yellow colour of oil flax seeds. *Probleme de genetica teoretica si aplicata*. 1996;28(2):99-106.
19. Protocol for distinctness, uniformity and stability tests *Linum usitatissimum* L. flax, linseed UPOV Species Code: LINUM\_USI. 2007.

## ✪ Информация об авторах

**Елизавета Александровна Пороховинова** — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, отдел ГР масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porokhovinova@mail.ru.

**София Николаевна Кутузова** — д-р биол. наук, главный научный сотрудник, отдел ГР масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург. SPIN: 5844-3756. E-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru.

**Андрей Валерьевич Павлов** — канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник, отдел ГР масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург. E-mail: avpavlov77@yandex.ru.

## ✪ Information about the authors

**Elizaveta A. Porokhovinova** — PhD, Senior Researcher, Oil and Fibre Crops Department. Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Research Centre the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Saint Petersburg, Russia. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porokhovinova@mail.ru.

**Sofia N. Kutuzova** — Doctor of Science, Main Researcher, Oil and Fibre Crops Department. Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Research Centre the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Saint Petersburg, Russia. SPIN: 5844-3756. E-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru.

**Andrey V. Pavlov** — PhD, Senior Researcher, Oil and Fibre Crops Department. Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Research Centre the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Saint Petersburg, Russia. E-mail: avpavlov77@yandex.ru.

## ☼ Информация об авторах

**Ирина Сергеевна Бузовкина** — канд. биол. наук, старший преподаватель. Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург. SPIN: 2765-4733. E-mail: buzovkina@mail.ru.

**Нина Борисовна Брач** — д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел ГР масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург. SPIN: 1753-4382. E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.

## ☼ Information about the authors

**Irina S. Buzovkina** — PhD, Senior Teacher. Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 2765-4733. E-mail: buzovkina@mail.ru.

**Nina B. Brutch** — Doctor of Science, Main Researcher, Oil and Fibre Crops Department. Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Research Centre the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Saint Petersburg, Russia. SPIN: 1753-4382. E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.