

© Е.А. Пороховина¹,
Т.В. Шеленга¹, Л.А. Косых²,
А.А. Санин³, А.В. Казарина²,
С.Н. Кутузова¹, А.В. Павлов¹,
Н.Б. Брач¹

¹Федеральный исследовательский центр «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Санкт-Петербург;

²Поволжский НИИ селекции и семеноводства им. П.Н. Константинова (ПНИИСС), Самарская область;

³Самарская государственная сельскохозяйственная академия, Самарская область

Для изучения влияния условий среды на жирнокислотный состав (ЖКС) семян использовали 27 образцов льна, в том числе 3 низколиноленовых (НЛ), выращенных в Ленинградской и Самарской обл. Изучали ЖКС масла: содержание пальмитиновой (PAL), стеариновой (STE), олеиновой (OLE), линолевой ($\omega 6$, LIO), линоленовой ($\omega 3$, LIN) кислот; $\omega 6/\omega 3$, йодное число масла (IOD). Дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа и места репродукции на PAL, OLE, LIN, IOD. На LIO влиял только генотип образца.

Для $\omega 6/\omega 3$ отсутствие влияния объясняется резким отклонением от нормального распределения за счет НЛ-образцов. У высоколиноленовых образцов оба фактора влияли на все признаки, кроме STE. Было показано, что в семенах северной репродукции больше PAL и OLE, меньше LIN, ниже IOD, что не согласуется с литературными данными.

✿ **Ключевые слова:** генетическая коллекция; географические посевы; дисперсионный анализ; жирнокислотный состав масла; параметрическая и непараметрическая статистика; *Linum usitatissimum*.

Поступила в редакцию 07.11.2015
Принята к публикации 25.03.2016

БИОХИМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЬНА ПО ЖИРНОКИСЛОТНОМУ СОСТАВУ СЕМЯН В ГЕНЕТИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ВИР И ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ЕГО ПРОЯВЛЕНИЕ

Лен входит в число самых древних сельскохозяйственных культур. Из его стеблей получают волокно, а из семян извлекают масло, широко используемое в легкой, пищевой и медицинской промышленности.

В масле льна присутствуют 5 основных жирных кислот (ЖК): 2 насыщенные — пальмитиновая (16:0), стеариновая (18:0) и 3 ненасыщенные — олеиновая (18:1), линолевая (18:2) и линоленовая (18:3). По расположению двойных связей в углеродной цепи (наличию последней из двух двойных связей) линолевая кислота относится к $\omega 6$ -, а линоленовая (имеющая три двойных связи) — к $\omega 3$ -жирным кислотам.

Селекцию льна по ЖК-составу проводят в основном на изменение содержания линоленовой кислоты. Обычно линоленовая кислота в масле льна составляет около 50 %, но ее содержание может колебаться в зависимости от условий выращивания и генотипа в пределах 30–70 %. Линоленовая кислота имеет исключительное значение в медицине как сильный антиоксидант, а в технических целях — для производства дорогих красок и олифы, но быстро окисляется (прогоркает), что затрудняет применение масла в пищевой промышленности (Кутузова и др., 1998). В последнее десятилетие резко возросло производство полножирной муки из льна, поэтому появилась необходимость снизить содержание линоленовой кислоты в семенах (Киреева и др., 2013).

При использовании льна как основного продукта в спецпитании для замещения муки злаков рекомендуется соблюдать соотношение $\omega 6/\omega 3$ -кислот 5–10/1 для обычного питания и 3–5/1 — для лечебного. Большинство сортов имеет соотношение ~0,25/1 (Рациональное питание ..., 2008).

Впервые линии с низким содержанием линоленовой (2,3 %) и с высоким — линолевой (62,7 %) и олеиновой (25,1 %) кислот в масле были созданы в Австралии методом химического мутагенеза (Green, 1986b). На их основе выведены первые низколиноленовые сорта (типа solin) Linola™ (Green, 1986a), являющиеся двойными рецессивными гомозиготами по комплементарным генам *ln1* и *ln2*. Затем были получены другие сорта, как на основе сорта Linola, так и независимо от него. Все они обладают сбалансированным для пищевых целей составом масла (Nichterlein, Marquard, 1988). Эти сорта широко возделываются, но практически недоступны для научных исследований.

В начале века оба гена низколиноленовости были секвенированы (*LuFAD3A*, *LuFAD3B*). Они имеют высокую степень гомологии (>95 %) и кодируют фермент — микросомальную омега-3-десатуразу (далее — десатураза-3), который осуществляет превращение линолевой кислоты в линоленовую, образуя третью двойную связь. Дикий тип обоих генов имеет длину 1475 п. н. Секвенированные первыми мутантные гены у линии 593–708 несут нонсенс-мутации, причем *LuFAD3A* — в конце гена (в пятом из шести экзонов — 874 п. н.), а *LuFAD3B* — в начале (в первом экзоне, 162 п. н.). Мутация в гене *LuFAD3B* в большей степени снижает содержание линоленовой кислоты, чем *LuFAD3A* (Vrinten et al., 2005).

Погодные условия влияют на состав жирных кислот в масле. У арабидопсиса, как модельного объекта для изучения генетического контроля биосинтеза запасных липидов (Browse, Somerville, 1994, Ohlrogge, Browse, 1995, Chapman et al., 2012), было установлено, что изменение температуры вли-

яет на проявление дефектных генов, контролирующих биосинтез ЖК, затрагивающее размеры растения, антоциановую окраску и появление некрозов (Ohlrogge, Browse, 1995). У льна мутанты с нарушением биосинтеза ЖК получены только для генов *fad2* и *fad3*, и у них не выявлено плейотропного эффекта на другие признаки (Vrinten et al., 2005; Thambugala et al., 2013; Chen et al., 2015).

Традиционно для изучения влияния погодных условий на биосинтез ЖК используются «географические посевы». В одной из первых глобальных работ Н. Ивановым для двух сортов, выращенных в 24 географических пунктах, было показано, что в северных и средних широтах бывшего СССР лен дает масло с более высоким йодным числом (показатель ненасыщенности ЖК масла), чем в южных. В горных районах йодное число такое же высокое, как и в северных широтах (Иванов, 1926). Позднее было уточнено, что пониженная температура, а главным образом, увеличение влажности влекут за собой удлинение вегетационного периода, позволяющее семенам накопить больше масла. Особенно важно, что в последние стадии созревания семени образуется масло с наибольшим количеством непредельных жирных кислот (Иванов и др., 1931). Подобные данные по результатам трехлетнего возделывания в 14 пунктах были получены А. Ермаковым (1958) для 10 коллекционных образцов льна.

Те же закономерности изменения состава масла наблюдаются и при возделывании льна в одном месте, но в контрастные по метеорологическим условиям годы. Этот вывод был подтвержден при изучении коллекции из 30 сортов льна в г. Пушкине (Кузнецова, 1976) и 20 образцов льна в Тамбовской обл. (Ермаков, Мегорская, 1972). Влажное и холодное лето обусловило формирование семян с более высоким содержанием линоленовой и линолевой кислот, чем жаркое и сухое, когда отмечалось большее содержание олеиновой.

Во время созревания увеличение йодного числа у разных сортов происходит по-разному. У сорта с низким йодным числом оно оставалось практически неизменным, тогда как у сортов со средним и высоким йодным числом оно резко увеличивалось с 10-го по 20-й день после цветения и оставалось неизменным до уборки на 32–35-й день. Накопление пальмитиновой, стеариновой и линолевой кислот происходит медленно, тогда как олеиновая и линоленовая кислоты накапливаются быстро. Повышение температуры приводит к увеличению содержания масла и уменьшению его йодного числа, которое связано с сокращением времени накопления линоленовой кислоты, вызванного ранним высыханием коробочек (Dybing, Zimmerman, 1966).

Погодные условия оказывают влияние и на состав триацилглицеролов (TAG). Увеличение содержания линоленовой кислоты в масле льна, вызванное понижением температуры, затрагивает не все виды TAG, а только

те, которые имели, помимо линоленовой кислоты, пальмитиновую и линолевою. Уровень TAG, содержащих только линоленовую, олеиновую и стеариновую кислоты, практически не изменялся. Увеличение уровня линоленовой кислоты шло за счет олеиновой, а содержание линолевой и насыщенных кислот почти не изменялось (Верещагин, 2007).

В последние годы в северных широтах наблюдается аномально жаркое лето, когда пик высоких температур приходится на время налива семян льна. Для изначально засушливого климата Юга России и Поволжья — основных регионов возделывания льна, стали характерны осадки во время прохождения этой фазы созревания. В результате формально нарушаются выявленные ранее географические закономерности.

В современном льноводстве существует тенденция снижения возделывания льна-долгунца на волокно и увеличение — льна масличного для двойного использования (семена и волокно). Россия занимает второе, после Канады, место по площади возделывания масличного льна (412 тыс. га; FAOSTAT ..., 2014). В связи с потеплением и засухами, наблюдающимися в Центральном регионе, культура льна перемещается на север и восток, по этому особый интерес представляют данные, эколого-географических испытаний, традиционных для ВИРа.

Современные исследования необходимо проводить на генетически однородном материале. Генетическая коллекция ВИРа содержит около 500 линий шестого и более поколения инбридинга. От трех *solin*-сортов льна получены несколько линий, часть из которых не сохранила низкую линоленовость. Скрининг коллекции по жирнокислотному составу масла, проведенный до появления в ней низколиноленовых сортов, позволил выделить несколько линий с пониженной долей линоленовой кислоты, но ни одной низколиноленовой (Каталог мировой..., 2006).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения влияния почвенно-климатических условий на ЖК состав семян использовали 27 коллекционных образцов льна (24 линии и 3 сорта), в том числе 3, принадлежащих к типу *solin*.

Часть линий имеет измененную окраску семян с известным генетическим контролем. Так гк-65 — несет ген *oral* (*orange anter* 1), контролирующий желтые крапины у красно-коричневых семян, а также оранжевые пыльники. Гк-124 — гомозигота по гену *fc*, обуславливающему желтое пятно у красно-коричневых семян, светло-голубой венчик и серые пыльники.

Желтый цвет семян имеет различный генетический контроль. Гк-67, -103 и -136 — гомозиготы по гену *s1* (*star* 1), ингибирующему антоциановую окраску всего растения с плейотропным эффектом на белый

Таблица 1

Характеристика линий льна генетической коллекции ВИР и сортов, участвующих в исследовании

Номер по каталогу ВИР	Родословная линии	Название и происхождение сорта или исходного образца линии	Окраска семян	Идентифицированные гены
Высоколиноленовые образцы				
гк-2	л-1 из к-48	селекции Альтгаузена, Россия	красно-коричневая	
гк-22	л-3-2 из к-562	Псковский кряж, Россия	красно-коричневая	
гк-54	л-5 из к-1507	Местный, Россия, Вятская губ.	красно-коричневая	
гк-65	л-3 из к-3178	Местный, Россия, Тверская губ.	красно-коричневая с желтыми крапинами	<i>ora1</i>
гк-67	л-2 из к-4035	Ottawa 770B, Канада	желтая	<i>s1</i>
гк-79	л-1-2 из к-5408	Печерский кряж, Россия	красно-коричневая	
гк-91	л-1 из к-5522	Палкинский кряж, Россия	красно-коричневая	
гк-100	л-1-2-1-2 из к-5821	Karnobat 5, Венгрия	красно-коричневая	
гк-103	л-4 из к-5896	Lin 225, Нидерланды	желтая	<i>s1</i>
гк-109	л-3-2 из к-6099	Macovi M. A.G., Аргентина	красно-коричневая	
гк-119	л-2-3 из к-6210	NP (RR) 38, Индия	красно-коричневая	
гк-124	л-1 из к-6284	Stormont Motley, Северная Ирландия	красно-коричневая с желтой пятнистостью	<i>f^e</i>
гк-125	л-5-1 из к-6296	Koto, США	красно-коричневая	
гк-129	л-2 из к-6392	Bolley Golden, США	желтая	<i>pf-a^d, yspfl1</i>
гк-130	л-1 из к-6577	Medra, Чехословакия	красно-коричневая	
гк-136	л-1 из к-6634	Mermilloid, Чехословакия	желтая	<i>s1</i>
гк-141	л-1 из к-6815	К-6, Россия	темно-желто-коричневая	<i>pf1</i>
гк-146	л-1-1 из к-6988	Франция	красно-коричневая	
гк-159	л-1-1 из к-7659	Bionda, Германия	желтая	<i>YSED1</i>
гк-160	л-2-1 из к-7659	Bionda, Германия	красно-коричневая	
гк-173	л-1 из и-548145	48254, Ottawa 2152, Германия	желтая	<i>yse2</i>
гк-176	л-1 из (гк-141 × гк-103)	Россия, Санкт-Петербург, ВИР	желто-коричневая	<i>pf1, s1</i>
к-7472	сорт	Призыв 81, Беларусь	красно-коричневая	
гк-390	л-1 из и-595808	Linola, Канада	желтая	<i>YSED1</i>
Низколиноленовые образцы				
гк-391	л-1-2 из и-601679	Еуге, Австралия	желтая	<i>YSED1</i>
и-595808	сорт	Linola, Канада	желтая	<i>YSED1, ln1, ln2</i>
и-601680	сорт	Walaga, Австралия	желтая	<i>YSED1</i>

звездчатый венчик и желтые пыльники. У линий гк-159, -390, -391 и сортов Linola и Walaga (и-595808, 601680) окраска семян контролируется доминантным геном *YSED1* (*Yellow Seeds 1*), у гк-173 — рецессивным геном *yse2* (*yellow seeds 2*), не аллельным *YSED1*. Желто-семянность линий гк-129 — результат взаимодействия двух генов: основного — *pf1-a^d* (*pink flower*, семена желтого оттенка, венчик розовый, пыльники оранжевые) и модификатора — *yspfl1* (*yellow seeds after pink flower1*, семена желтые в генотипе *pf1 yspfl1*).

Линии гк-141 и -143 гомозиготны по двум разным аллелям гена *pf1* — *pf1* и *pf1-a^d*, (*pf1* — семена темно-желто-коричневые, а *pf1-a^d* — варьирующие от желтого до темно-желто-коричневого). Гк-176, с желто-коричневыми семенами имеет гибридное происхождение (гк-141 × гк-103) и гомозиготна по генам *s1* и *pf1* (Пороховинова, 2012).

Образцы выращивали в 2011 г. в Ленинградской обл. (г. Пушкин, ВИР) и в 2012 г. в Самарской обл. (г. Кинель, ПНИИСС) (табл. 1). Климатические условия во время проведения исследования были не типичны для этих регионов (рис. 1). В обоих пунктах выращивания льна температура была выше среднемноголетней. Осадков наблюдалось меньше, они выпадали неравномерно и в нехарактерное для них время.

В г. Пушкине в 2011 г. не было обычной для региона весенней засухи, что обусловило «дружные» всходы. Засуха и повышенные температуры во время цветения помогли льну быстро пройти эту фазу, а высокие влажность и температура во время налива семян позволили хорошо сформироваться и быстро созреть. Такое сочетание погоды обычно характерно для г. Кинели.

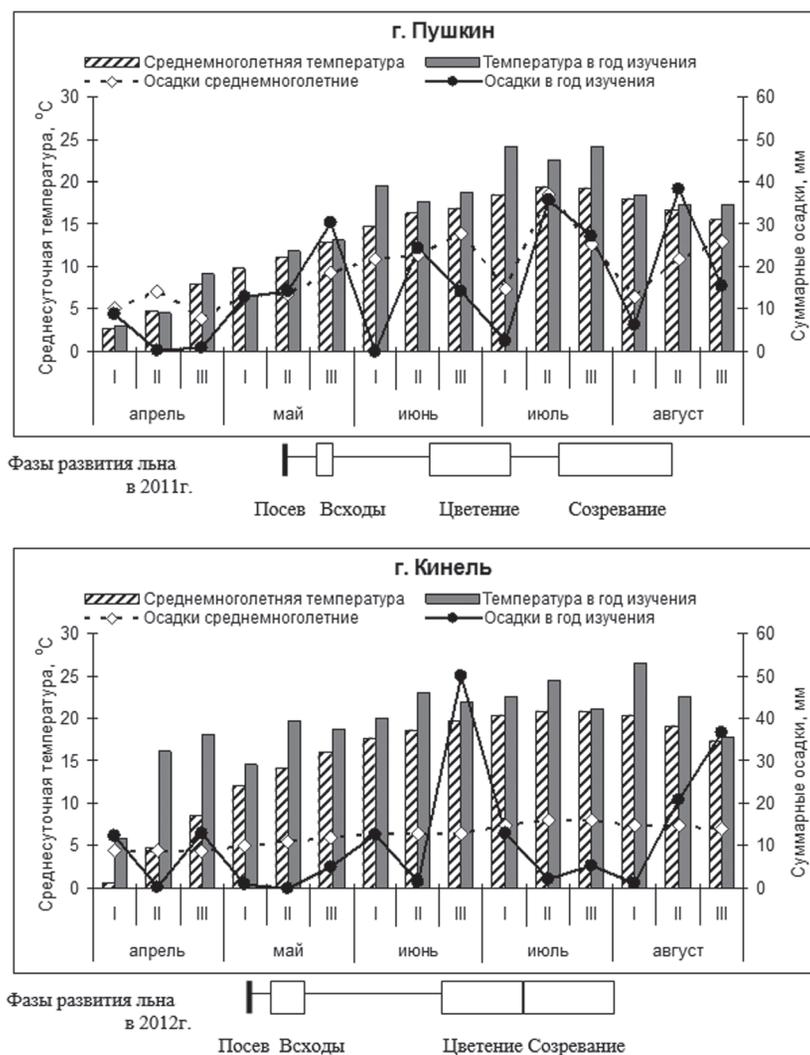


Рис. 1. Погодно-климатические условия в г. Пушкине Ленинградской обл. и г. Кинели Самарской обл. во время вегетации льна (данные метеостанций ВИР и ПНИИСС)

В г. Кинель в 2012 г. растения льна еще во время прорастания попали под засуху. Дожди в период цветения немного растянули его продолжительность, а наступившая затем засуха укоротила время созревания, не позволив семенам в поздно сформировавшихся коробочках налиться. Такое явление, но с лимитирующим фактором «пониженная температура» более характерно для г. Пушкина.

Следует отметить, что подобный «обмен климатом» наблюдается уже несколько последних лет и может стать закономерным (Новикова и др., 2014).

В анализе использовали масло, полученное путем отжима прессом из 100 семян, взятых случайным образом с делянки 1 м² (более 500 растений). ЖК состав семян оценивали с помощью газожидкостной хроматографии с масспектрометрией метиловых эфиров жирных кислот на хроматографе Agilent 6850 по стандартной методике (Ермаков и др., 1987). Определен процентный состав

6 жирных кислот в масле: пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой (ω6), линоленовой (ω3), а также соотношение линолевой и линоленовой кислот (ω6/ω3).

Основной характеристикой технического масла является его йодное число. Это показатель ненасыщенности масла: чем он выше, тем быстрее масло высыхает.

Йодное число масла вычисляли по формуле (AOCS Method Cd 1c-85, цит. по: Thambugala et al., 2013):

$$IOD = 0,86 \times OLE + 1,732 \times LIO + 2,616 \times LIN,$$

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

Анализ данных проводили с использованием программ Statistica 7.0 for Windows и пакета анализа Excel 2007 for Windows.

В исходном наборе для анализа присутствовали 3 низколиноленовых (НЛ) образца, которые для части признаков сильно нарушали нормальность распределе-

ния, требуемую для параметрической статистики. В таких случаях дополнительно с параметрической была использована непараметрическая статистика. Отдельно рассматривалась группа высоколиноленовых (ВЛ) образцов, за исключением линии гк-390, являющейся дочерней от solin-сорта Linola.

Интервал для минимального и максимального значений для каждого из признаков рассчитывали как $\min + \text{НСР}$ (наименьшая существенная разница, по Фишеру) или $\max - \text{НСР}$ соответственно (Ивантер, Коросов, 2003). При сильном отклонении распределения значений признака от нормального за одну из границ брали $\lim \pm \text{НСР}$ для ВЛ-образцов.

Для выявления выделившихся образцов дополнительно использовали критерий достоверной значимой разницы Тьюки (ДЗР, HSD — Honestly significant difference Tukey), осуществляющий апостериорное попарное сравнение средних после отклонения гипотезы H_0 об отсутствии различий по результатам дисперсионного анализа. Метод сводится к последовательному сравнению всех пар средних для одного фактора (StatSoft, 2013 Наследов, 2012). Непараметрический критерий Ньюмена—Кеулса (Newman—Keuls) показал сходные с критерием Тьюки результаты (данные не приведены).

Для выявления влияния генотипа и места репродукции состав масла по ЖК использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA, main components).

Долю влияния фактора (η^2 , %) по Фишеру вычисляли по формуле (Ивантер, Коросов, 2003)

$$\eta^2 = \frac{SS_{\text{фактора}}}{SS_{\text{общая}}} \times 100\% ,$$

где η^2 , % — доля влияния фактора, $SS_{\text{фактора}}$ — факторная сумма квадратов отклонений, $SS_{\text{общая}}$ — общая сумма квадратов отклонений.

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

Соответствие распределения значений признаков нормальному оценивали с помощью теста d Колмогорова—Смирнова (Stat Soft Inc., 2013), а также отношения асимметрии к ее ошибке и эксцесса к его ошибке (Лакин, 1990). Последние два теста показали результаты, идентичные тесту d Колмогорова—Смирнова (данные не приведены).

Проверку однородности дисперсии осуществляли с помощью критерия χ^2 Бартлетта (Bartlett χ^2). В случае выявления неоднородности дисперсии использовали непараметрический критерий H Краскала—Уоллеса (Kruskal-Wallis H). Этот аналог однофакторного дисперсионного анализа (Stat Soft Inc., 2013; Наследов, 2005) был использован как дополнение к нему.

При нарушении нормальности распределения признаков помимо коэффициента корреляции Пирсона был использован его непараметрический аналог — коэффициент корреляции Спирмана.

Для каждого места репродукции, как для всей выборки, так и для ВЛ-образцов, проводился анализ систем корреляций между признаками (по Пирсону и Спирмену) с построением корреляционных колец (автор макроса П.А. Лезин). Для оценки сходства системы связей вычисляли коэффициенты корреляции между z -преобразованными матрицами корреляций для каждой из 4 групп. Эти показатели оценивают сходство матриц по структуре (Ростова, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, в среднем семена льна содержали 4,7 % пальмитиновой, 3,4 % стеариновой, 21,6 % олеиновой, 20,7 % линолевой ($\omega 6$; 14,8 — у ВЛ и 62,3 — у НЛ) и 49,7 % линоленовой ($\omega 3$; 55,5 — у ВЛ, 6,4 — у НЛ) кислот. Соотношение $\omega 6/\omega 3$ составляло $1,39 \pm 0,63$ ($0,27 \pm 0,01$ — для ВЛ и $10,18 \pm 1,55$ — для НЛ). Йодное число масла у семян в среднем было 184 ± 3 (190 ± 2 — у ВЛ и 143 ± 1 у — НЛ) (табл. 2, рис. 2).

Содержание пальмитиновой кислоты в масле было от 3,7 до 6,6 %. Меньше всех ее имели 3 линии из российских местных образцов льна-долгунца (гк-2, -65, -79), линия гк-124 из сорта Stormont Motley (Северная Ирландия), а также линия гк-159 из немецкого сорта Bionda. Больше других этой кислоты содержалось в НЛ-линиях гк-391 из сорта Eugene и сорте Walaga, только они имели достоверные отличия от некоторых других образцов по критерию ДЗР Тьюки (см. табл. 2, рис. 2, А).

Содержание стеариновой кислоты в масле было от 2,3 до 4,8 %. Меньше других ее имели 2 линии из российских местных образцов льна-долгунца (гк-2, -79). Больше других этой кислоты было у линии гк-173 из сорта Ottawa violet (Германия) и гк-136 из сорта Mergmilloid (Чехословакия) (см. табл. 2, рис. 2, Б).

Содержание олеиновой кислоты в масле было от 14,2 до 34,3 %. Интересно, что меньше всех ее имели 3 линии независимого происхождения, гомозиготные по гену $s1$ (желтосемянность как следствие подавления синтеза антоциана во всем растении, деформация лепестков у цветка): гк-103 (из Нидерландов), гк-136 (из Чехословакии) и гк-67 (из Канады) (Пороховинова, 2012). Больше других этой кислоты в масле было у гк-119 (из Индии), которая вместе с гк-79 достоверно отличалась от других по критерию ДЗР Тьюки (см. табл. 2, рис. 2, В).

Таблица 2

Жирнокислотный состав масла семян льна (среднее для двух пунктов изучения)

Номер по каталогу ВИР	Соотношение жирных кислот в масле семян					18:2/18:3	Йодное число
	пальм. 16:0	стеар. 18:0	олеин. 18:1	линолев. 18:2	линолен. 18:3		
Высоколиноленовые образцы							
гк-2	3,9 ¹	2,6	19,2	14,6	59,6	0,25	198
гк-22	4,4	2,9	26,1	12,1	54,5	0,22	186
гк-54	4,1	2,9	20,4	13,8	58,9	0,23	195
гк-65	3,7	3,3	21,0	16,6	55,4	0,30	192
гк-67	4,6	2,8	15,8	14,6	62,2	0,23	202
гк-79	3,8	2,3	31,8*	10,2	52,0	0,20	181
гк-91	4,1	2,8	23,5	12,6	57,0	0,22	191
гк-100	4,8	3,3	18,4	13,8	59,7	0,23	196
гк-103	4,9	3,8	14,2	12,4	64,8	0,19	203
гк-109	4,1	2,9	22,7	15,1	55,3	0,27	190
гк-119	5,5	4,2	34,3*	17,2	38,7*	0,44	161*
гк-124	3,8	3,0	22,5	17,2	53,5	0,32	189
гк-125	4,7	3,3	23,0	13,7	55,3	0,25	188
гк-129	5,0	3,1	16,5	14,6	60,7	0,24	198
гк-130	4,4	2,5	22,7	14,0	56,3	0,25	191
гк-136	5,0	4,6	14,8	13,9	61,7	0,22	198
гк-141	4,6	3,9	23,7	15,7	52,2	0,30	184
гк-146	5,5	3,4	20,9	16,9	53,2	0,32	187
гк-159	3,7	3,1	22,3	16,8	54,1	0,31	190
гк-160	4,4	3,7	19,1	15,1	57,7	0,26	194
гк-173	5,0	4,8	17,8	19,6	52,8	0,37	187
гк-176	5,2	4,3	22,8	16,4	51,4	0,32	182
к-7472	4,0	4,1	27,1	14,1	50,6	0,28	180
гк-390 ²	4,6	2,8	16,9	31,6*	44,0*	0,72	184
x _{ср} +Se	4,5±0,1	3,4±0,1	21,8±1,0	14,8±0,4	55,5±1,1	0,27±0,01	190±2
НСР	0,2	0,3	2,1	0,9	2,3	0,03	4
CV	12	20	23	14	10	22	5
Низколиноленовые образцы							
гк-391	6,0*	3,9	23,1	60,4*	6,7*	9,07	142*
и-595808	5,5	3,6	21,1	62,2*	7,6*	8,23	146*
и-601680	6,6*	4,0	20,1	64,4*	4,9*	13,23*	142*
x _{ср} +Se	6,0±0,3	3,8±0,1	21,4±0,9	62,3±1,2	6,4±0,8	10,18±1,55	143±1
Все образцы							
x _{ср} +Se	4,7±0,1	3,4±0,1	21,6±0,9	20,7±3,0	49,7±3,2	1,39±0,63	184±3
НСР	0,3	0,3	1,8	6,1	6,5	1,29	7
CV	16	19	21	75	33	234	9

Курсивом обозначены минимальные значения, полужирным шрифтом — максимальные значения для всей выборки; гк-390 не участвует в дисперсионном анализе высоколиноленовых образцов; * — образцы, выделившиеся по критерию ДЗР Тьюки для всей выборки

Содержание линолевой кислоты в масле было от 10,2 до 64,4 % (19,6 у ВЛ). Наименьший процент линолевой кислоты в масле имела линия гк-79. Больше других этой кислоты было у всех НЛ-образцов, а также у ВЛ-линии гк-390 из НЛ-сорта. Эти образцы достоверно отличаются от всех ВЛ-образцов, а гк-390 также и от НЛ. Среди

ВЛ-образцов наибольший процент этой кислоты имела гк-173 (табл. 2, рис 2, Г).

Содержание линоленовой кислоты в масле было от 4,9 (38,7 у ВЛ) до 64,8 %. Меньше других этой кислоты в масле имели все НЛ-образцы, гк-390 и гк-119. НЛ-образцы достоверно отличались от всех ВЛ по критерию

ДЗР Тьюки, по тому же критерию гк-119 отличалась от большинства ВЛ-образцов. Больше других этой кислоты имели все те же 3 линии, гомозиготные по гену *s1* (гк-67, -103, -136, табл. 2, рис. 2, Д).

Соотношение $\omega 6/\omega 3$ в масле в значительной степени зависело от генотипа и места возделывания образца, и если для ВЛ-образцов распределение соответствовало нормальному (рис. 2, Е, З, Б), то для НЛ эти значе-

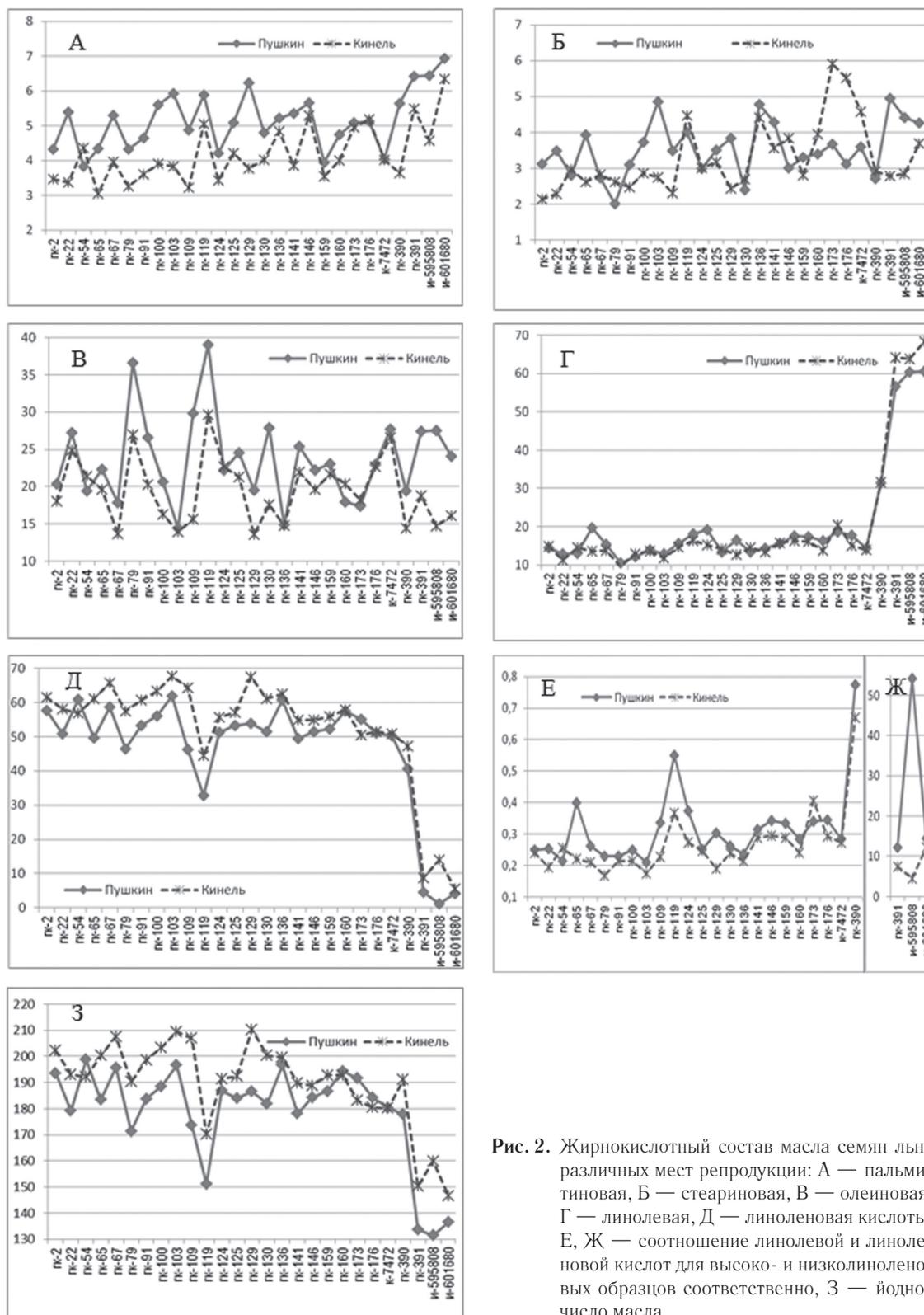


Рис. 2. Жирнокислотный состав масла семян льна различных мест репродукции: А — пальмитиновая, Б — стеариновая, В — олеиновая, Г — линолевая, Д — линоленовая кислоты, Е, Ж — соотношение линолевой и линоленовой кислот для высоко- и низколиноленовых образцов соответственно, З — йодное число масла

ния сильно варьировали, особенно у семян пушкинской репродукции (рис. 2, Ж, 3, А). Минимальное значение для этого признака ($0,19 \pm 0,01$) имели гк-22, -79, -91 и -103, а максимальное ($8,23-13,23$) — все НЛ и гк-390 ($0,72$). Критерий ДЗР Тьюки показал достоверное отличие сорта Linola (и-595808) от остальных образцов. Если не брать в анализ НЛ-образцы, то по тому же критерию выделится гк-119 ($0,44$) (табл. 2, рис. 2, Е, Ж).

Для приготовления продуктов из полножирной муки полезней использовать низколиноленовые сорта, выращенные в г. Кинели, так как они имеют оптимальное соотношение ω_6/ω_3 в масле. Эти же образцы репродукции г. Пушкина имели несбалансированное содержание ω_6 - и ω_3 -жирных кислот за счет низкого процента линоленовой кислоты. Из семян ВЛ-образцов рекомендуется сначала отжать масло, чтобы избежать его прогорания при термической обработке.

Йодное число масла было от 142 (161 у ВЛ) до 203. Меньше других оно выявлено у всех НЛ-образцов и гк-119. НЛ-образцы достоверно отличались от всех ВЛ по критерию ДЗР Тьюки, по тому же критерию гк-119 отличалась от большинства ВЛ-образцов. Больше других

йодное число было у гомозигот по гену желтосемянности *s1* (гк-67, -103, -136), а также гк-2 и гк-129, последняя линия имеет желтые семена, обусловленные геном, контролирующим розовую окраску *pf-ad*, а также геном — модификатором окраски семян *yspf1* (табл. 2, рис. 2, 3).

Таким образом, наиболее сильные отличия внутри изученной выборки обусловлены уровнем линоленовой кислоты. Ее меньше у НЛ-образцов, гк-119 из Индии и больше у группы линий, несущих ген *s1*. У гк-119 в отличие от НЛ-образцов ее снижение идет за счет увеличения олеиновой, а не линолевой кислоты. А у линий с геном *s1* увеличение этой кислоты идет за счет уменьшения олеиновой.

Тест *d* Колмогорова—Смирнова показал достоверное отклонение от нормального распределения для всей выборки по линолевой и линоленовой кислотам, а также соотношения ω_6/ω_3 . У последнего признака было нарушено и требование однородности дисперсии (критерий χ^2 Бартлетта). Отклонения от нормального распределения во всех случаях были обусловлены наличием НЛ-линий, тогда как для выборки ВЛ-образцов нарушений распределения выявлено не было (табл. 3 и 4).

Таблица 3

Дисперсионный анализ влияния генотипа и места репродукции на жирнокислотный состав масла семян льна для всей выборки

Параметр	Пальм. (16:0)			Стеар. (18:0)			Олеин. (18:1)			Линолев. (18:2)			Линолен. (18:3)			18:2/18:3			Йодное число		
	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка
Тест <i>d</i> Колмогорова—Смирнова (соответствие распределения нормальному)																					
<i>d</i>	0,11			0,13			0,10			0,36			0,27			0,46			0,18		
<i>p</i>	>0,20			>0,20			>0,20			<0,01			<0,01			<0,01			<0,10		
Двухфакторный дисперсионный анализ (main effects ANOVA)																					
<i>df</i>	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26	26	1	26
<i>SS</i>	27,4	13,6	7,1	22,7	0,9	16,7	1115	239	259	12434	1	117	14146	438	365	2018	62	1182	15093	1602	1319
<i>MS</i>	1,1	13,6	0,3	0,9	0,9	0,6	43	239	10	478	0,7	4,5	544	438	14	78	62	45	581	1602	51
<i>F</i>	3,86	49,83		1,36	1,44		4,30	23,95		106,67	0,15		38,74	31,17		1,71	1,37		11,44	31,58	
<i>p</i>	0,000	0,000		0,22	0,24		0,000	0,000		0,000	0,70		0,000	0,000		0,09	0,25		0,000	0,000	
η^2 , %	57	28	15	56	2	41	69	15	16	99	0	1	95	3	2	62	2	36	84	9	7
Однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA)																					
<i>F</i>	1,37			1,33			2,33			110,14			18,29			1,68			5,37		
<i>p</i>	0,21			0,23			0,02			0,000			0,000			0,09			0,000		
<i>F</i>		20,51			1,22			9,03			0,003			1,57			1,01				5,08
<i>p</i>		0,000			0,27			0,004			0,96			0,22			0,32				0,03
χ^2 Бартлетта (Bartlett χ^2) тест однородности дисперсии																					
χ^2	20,90	0,01		24,34	1,88		31,38	2,12		31,73	0,55		22,69	0,01		194,11	37,84		20,26	0,45	
<i>p</i>	0,75	0,94		0,56	0,17		0,21	0,15		0,20	0,46		0,65	0,94		0,000	0,000		0,78	0,50	
Критерий <i>H</i> Краскала—Уоллеса (Kruskal—Wallis <i>H</i>), непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа																					
<i>H</i>	26,93			30,69			34,59			45,52			39,23			43,14			36,15		
<i>p</i>	0,41			0,24			0,12			0,01			0,046			0,02			0,09		
<i>H</i>		16,04			2,96			7,81			0,99			6,08			3,92				7,05
<i>p</i>		0,000			0,09			0,01			0,32			0,01			0,048				0,01

Таблица 4

Дисперсионный анализ влияния генотипа и места репродукции на жирнокислотный состав масла семян льна для высоколиноленовых образцов

Параметр	Пальм. (16:0)			Стеар. (18:0)			Олеин. (18:1)			Линолев. (18:2)			Линолен. (18:3)			18:2 / 18:3			Йодное число		
	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка	генотип	место	ошибка
Тест <i>d</i> Колмогорова—Смирнова (соответствие распределения нормальному)																					
<i>d</i>	0,12			0,12			0,13			0,10			0,09			0,13			0,07		
<i>p</i>	>0,20			>0,20			>0,20			>0,20			>0,20			>0,20			>0,20		
Двухфакторный дисперсионный анализ (main effects ANOVA)																					
<i>df</i>	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22	22	1	22
<i>SS</i>	13,3	10,2	6,1	20,7	0,2	13,7	1061	136	198	189	14	39	1233	360	328	0,16	0,03	0,04	3522	1106	1131
<i>MS</i>	0,61	10,23	0,28	0,94	0,19	0,62	48	136	9	8,6	13,6	1,8	56	360	14,9	0,01	0,03	0,002	160	1106	51
<i>F</i>	2,19	36,94		1,52	0,31		5,37	15,13		4,89	7,73		3,76	24,15		4,35	16,02		3,11	21,52	
<i>p</i>	0,04	0,000		0,17	0,58		0,000	0,001		0,000	0,01		0,002	0,000		0,001	0,001		0,01	0,000	
η^2 , %	45	34	21	60	1	40	76	10	14	78	6	16	64	19	17	72	12	16	61	19	20
Однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA)																					
<i>F</i>	0,85			1,56			3,32			3,78			1,87			2,63			1,65		
<i>p</i>	0,64			0,15			0,003			0,001			0,07			0,01			0,12		
<i>F</i>		23,16			0,25			4,75			2,62			10,15			5,99			10,46	
<i>p</i>		0,000			0,62			0,03			0,11			0,003			0,02			0,002	
χ^2 Бартлетта (Bartlett χ^2) тест однородности дисперсии																					
χ^2	19,37	0,01		20,79	3,84		28,98	2,39		19,24	0,54		19,82	0,09		20,77	1,80		18,97	0,01	
<i>p</i>	0,62	0,92		0,53	0,050		0,15	0,12		0,63	0,46		0,59	0,77		0,53	0,18		0,65	0,91	
Критерий <i>H</i> Краскала—Уоллеса (Kruskal—Wallis <i>H</i>), непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа																					
<i>H</i>	18,73			27,62			33,63			34,81			26,59			31,55			0,000		
<i>p</i>	0,66			0,19			0,054			0,041			0,23			0,09			1,00		
<i>H</i>		15,73			1,60			3,95			1,89			8,73			5,79			8,47	
<i>p</i>		0,000			0,21			0,047			0,17			0,003			0,002			0,004	

Двухфакторный дисперсионный анализ (генотип, место репродукции) показал достоверное влияние генотипа и места выращивания на содержание пальмитиновой, олеиновой и линоленовой кислот в масле, а также его йодное число. На долю линолевой кислоты достоверное влияние оказывал только генотип образца. На процент стеариновой и соотношение линолевой и линоленовой кислот влияние генотипа и места выращивания не доказано. Для последнего признака это объясняется резким отклонением его от нормального распределения за счет НЛ-образцов (табл. 3).

Генотип оказывал большее влияние на соотношение ЖК, чем место репродукции. У всей выборки доля влияния генотипа (η^2) на линолевую и линоленовую кислоты приближалась к 100 %, на йодное число — 84 %, олеиновую кислоту — 69 %, а на пальмитиновую — 57 % (достоверные), стеариновую и соотношение $\omega 6/\omega 3$ (недостоверные) — более 50 %. Место репродукции обуславливало около трети изменчивости для пальмитиновой кислоты, 15 % — олеиновой, 9 % — йодного числа, и меньше 5 % для остальных признаков, причем для линоленовой кислоты — достоверное. На дисперсию содержания стеариновой кислоты и соотношение $\omega 6/\omega 3$

сильно влияние случайного варьирования (около 40 %), что нивелирует действие остальных двух факторов.

Исходя из средних значений признаков и дисперсионного анализа, можно утверждать, что в семенах пушкинской репродукции по сравнению с кинельской больше пальмитиновой и олеиновой кислот, меньше линоленовой и ниже йодное число масла. Различия по стеариновой, линолевой и соотношению $\omega 6/\omega 3$ статистически недостоверны. Этот факт противоречит ранее опубликованным данным о большем содержании ненасыщенных ЖК при выращивании в северных регионах по сравнению с южными и объясняется аномально жаркой погодой, наблюдавшейся в Ленинградской области в год изучения (Иванов, 1926; Иванов и др., 1931; Ермаков, 1958; Ермаков, Мегорская, 1992; Новикова и др., 2013). Влияние генотипа установить сложнее, так как среди большого числа линий достоверно от общей группы отличаются только несколько, имеющие «крайние» значения.

Для выборки только ВЛ-образцов двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверное влияние обоих факторов на все признаки, кроме доли стеариновой кислоты в масле (табл. 4).

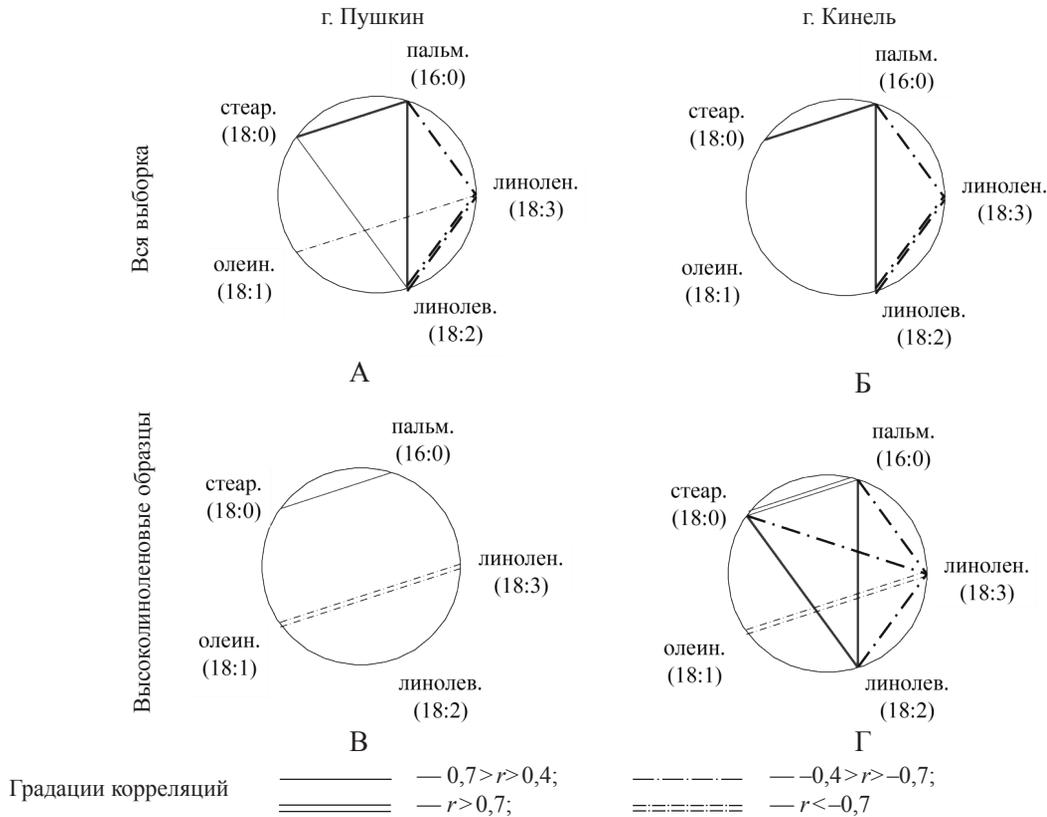


Рис. 3. Корреляционный анализ жирнокислотного состава масла семян льна разных мест репродукции: вся выборка (А — г. Пушкин, Б — г. Кинель), высоколиноленовые образцы (В — г. Пушкин, Г — г. Кинель)

Как и в предыдущем анализе, генотип имел больший вклад в изменчивость, чем место репродукции. Доля влияния этих факторов для пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот осталась на прежнем уровне. Для линолевой кислоты генотип обуславливал 78 % общей изменчивости, а место репродукции — 8 %, тогда как для линоленовой кислоты соотношения $\omega 6/\omega 3$ и йодного числа масла составляют около 70 и 20 % соответственно.

Для определения влияния генотипа на соотношения $\omega 6/\omega 3$ для «всей выборки» при его заведомо асимметричном распределении был использован непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа — критерий *H* Краскала–Уоллеса. Данный критерий показал достоверное влияние генотипа и места репродукции на этот признак, а также доказал влияние места репродукции на долю линоленовой кислоты в масле. Неожиданным оказалось отсутствие достоверного влияния генотипа на олеиновую кислоту ($p = 0,12$) и йодное число масла ($p = 0,09$), которое в случае параметрического критерия (однофакторный дисперсионный анализ) было достоверно ($p = 0,02$, $\eta^2 = 69\%$ и $p = 0,00002$, $\eta^2 = 84\%$ соответственно). Для йодного числа это может объясняться его низким варьированием ($CV = 9\%$), приводящим к увеличению достоверности различий в параметрической статистике и занижению ее — в непараметрической.

Для признаков, имеющих нормальное распределение у ВЛ-образцов, сравнение результатов однофакторного дисперсионного анализа и критерия *H* Краскала–Уоллеса показало, что в случае пограничной вероятности $0,01 < p < 0,09$ у обоих критериев выводы о достоверности влияний факторов на признак могут различаться, тогда как при $p < 0,01$ или $p > 0,10$ они одинаковы.

Проведенное сравнение критериев оценки данных подтверждает правило о возможной замене параметрической статистики непараметрической в случае сильного отклонения распределения от нормального, а также при неравенстве дисперсий выборок, соответствующих разным градациям факторов. В таких случаях лучше использовать оба критерия и с осторожностью делать выводы о достоверности различий при пограничных вероятностях.

Содержание жирных кислот взаимосвязано. Во всех 4 вариантах группировки образцов (репродукции г. Пушкина и г. Кинели, вся выборка и только высоколиноленовые образцы) положительно коррелировало содержание пальмитиновой и стеариновой кислот. Это объясняется тем, что пальмитиновая кислота является начальным субстратом для цепи биосинтеза всех остальных жирных кислот, а стеариновая — следующая в этой цепочке. К моменту созревания и/или наступления неблагоприятных условий эта часть пути биосинтеза уже бывает пройдена всеми образцами (рис. 3, табл. 5).

Таблица 5

Корреляции между признаками жирнокислотного состава масла по Пирсону и по Спирману (распрямленные матрицы корреляций)

Корреляции	<i>r</i> (Пирсона)				<i>r</i> (Спирмана)			
	Вся		ВЛ		Вся		ВЛ	
Выборка	Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель
Репродукция								
Жирные к-ты								
16:0 и 18:0	0,57*	0,59	0,48	0,80	0,55	0,71	0,50	0,81
16:0 и 18:1	0,00	-0,05	-0,10	0,07	-0,03	-0,06	-0,19	0,03
16:0 и 18:2	0,65	0,61	0,06	0,53	0,39	0,53	0,06	0,44
16:0 и 18:3	-0,63	-0,68	-0,09	-0,51	-0,31	-0,56	0,07	-0,47
18:0 и 18:1	-0,17	0,26	-0,35	0,25	-0,02	0,26	-0,20	0,30
18:0 и 18:2	0,45	0,00	0,20	0,60	0,30	0,42	0,19	0,50
18:0 и 18:3	-0,39	-0,15	0,11	-0,68	-0,16	-0,56	0,01	-0,68
18:1 и 18:2	0,11	-0,28	-0,15	0,01	-0,03	-0,02	-0,14	0,23
18:1 и 18:3	-0,43	0,01	-0,89	-0,82	-0,75	-0,38	-0,87	-0,78
18:2 и 18:3	-0,94	-0,96	-0,28	-0,54	-0,53	-0,79	-0,25	-0,66

Жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции ($r > 0,39$ — для всей выборки, $r > 0,41$ — для высоколиноленовых образцов)

Во всей выборке как пушкинской, так и кинельской репродукций наблюдали сильную отрицательную корреляцию доли линолевой и линоленовой кислот в масле, что объясняется наличием НЛ-образцов, для которых характерно резкое уменьшение содержания линоленовой кислоты в пользу линолевой. Также пальмитиновая кислота положительно коррелировала с линолевой и отрицательно — с линоленовой, что может объясняться лимитом пальмитиновой кислоты, как субстрата для биосинтеза линоленовой, и следствием сильной негативной корреляции линолевой и линоленовой кислот. Для всей выборки, выращенной в г. Пушкине, также характерны слабая положительная корреляция стеариновой и линоленовой кислот и слабая отрицательная — олеиновой и линоленовой.

Сильная отрицательная корреляция между содержанием олеиновой и линоленовой кислот в масле имела только у ВЛ-образцов. В отличие от положительной корреляции стеариновой и пальмитиновой кислот она показывает, что неблагоприятные условия не позволили до конца пройти цепь биосинтеза олеиновая → линолевая → линоленовая кислоты. Возможно, олеиновой кислоты хватило для биосинтеза линолевой всем образцам, а большей части образцов для биосинтеза линоленовой кислоты не хватило именно олеиновой. Такая корреляция описана в более ранних работах (Ермаков, Мегорская, 1972; Кузнецова, 1976) для других ВЛ-льнов, однако физиолого-биохимический базис этой отрицательной корреляции еще не прояснен (Верещагин, 2007). Отмеченная в этих работах отрицательная корреляция между содержанием в масле олеиновой и линолевой кислот нами не обнаружена.

У ВЛ-образцов пушкинской репродукции биосинтез жирных кислот, возможно, был прерван наступившей засухой, при этом фаза развития у семян разных образцов была разной, что может объяснять снижение уровня корреляций между признаками. У образцов кинельской репродукции этот процесс протекал более плавно, поэтому линоленовая кислота (последняя в цепи биосинтеза) имела отрицательную корреляцию со всеми другими кислотами, предшествующими в ее биосинтезе. Для ВЛ-образцов репродукции г. Кинель характерны положительные корреляции линоленовой кислоты с пальмитиновой и стеариновой, предполагающие, что биосинтез последних двух кислот прошел полностью в благоприятных погодных условиях (см. табл. 5).

Корреляции между *z*-преобразованными матрицами корреляций для мест репродукции (Пушкин, Кинель) показали высокое подобие структур связи у всей выборки ($r = 0,91$). Менее сильно, но достоверно их сходство у ВЛ-образцов ($r = 0,70$, $r_{\text{порог. } 8;0,05} = 0,63$), а для всей выборки и ВЛ как для условий г. Пушкина, так и г. Кинели оно не доказано ($r = 0,42$ и $0,58$ соответственно) (табл. 6).

Анализ матриц корреляций, рассчитанных по методам Пирсона и Спирмана (в связи с нарушением нормальности распределения признаков), полученных для тех же выборок, для ВЛ-образцов показал их практически полную идентичность, тогда как у всей выборки для г. Пушкина стали недостоверны отрицательная корреляция между пальмитиновой и линоленовой кислотами и положительная — между стеариновой и линолевой. У той же выборки, но для кинельской репродукции были

Таблица 6

Корреляции между z-преобразованными матрицами корреляций признаков жирнокислотного состава масла

Выборка	Место репродукции	Корреляции			
		Вся		ВЛ	
		Пушкин	Кинель	Пушкин	Кинель
Вся	Пушкин	1,00			
	Кинель	0,91	1,00		
ВЛ	Пушкин	0,42	0,20	1,00	
	Кинель	0,76	0,58	0,70	1,00

Жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции ($r > 0,63$)

выявлены две новые корреляции — умеренная негативная между стеариновой и линоленовой кислотами и слабая положительная между стеариновой и линолевой (см. табл. 5).

В работе было показано широкое разнообразие льна по жирнокислотному составу, для части жирных кислот обуславливающее сильное отклонение от нормального распределения, что приводит к решению дилеммы получать точные, но, возможно, недостоверные с математической точки зрения данные или, упростив (проранжировав) изначальные результаты, получать менее точные, но математически достоверные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В наших исследованиях было выявлено, что влияние географических условий менее значимо по сравнению с погодными условиями в год выращивания. Показано значительно большее влияние генотипа, чем условий среды, на ЖК состав масла.

Селекция льна на низкую линоленовость привела к изменению корреляций между содержанием жирных кислот, что меняет наше представление об их соотношении в масле и диктует необходимость при изучении ЖК-состава применять дополнительные методы математического анализа.

Объединение в одной выборке ВЛ- и НЛ-образцов вызывает сильное отклонение от нормального распределения и оказывает большое влияние на результаты параметрической статистики, как дисперсионного анализа, так и корреляций между признаками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений. — М.: Наука, 2007. [Vereshchagin AG. Lipids in plant life. M.: Nauka; 2007. (In Russ).]
2. Ермаков А.И. Зависимость химического состава семян льна от условий выращивания в различных почвенно-климатических зонах // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. — 1958. — Т. 31. — № 3. — С. 36–59. [Ermakov AI. The dependence of the chemical composition of flax seeds on growing conditions in different soil and climatic zones. *Bull. of Appl. Bot. of Genet. and Plant Breed.* 1958;31(3):36-59. (In Russ).]
3. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., и др. Методы биохимического исследования растений. — Л.: Агропромиздат, 1987. [Ermakov AI, Arasimovich VV, Yarosh NP, et al. Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy. L.: Agropromizdat; 1987. (In Russ).]
4. Ермаков А.И., Мегорская О.М. Об изменчивости соотношения жирных кислот в масле подсолнечника и льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. — 1972. — Т. 35. — № 3. — С. 142–151. [Ermakov AI, Megorskaya OM. The variability of the ratio of fatty acids in sunflower and flax oil. *Bull. of Appl. Bot. of Genet. and Plant Breed.* 1972;35(3):142-151. (In Russ).]
5. Иванов Н.Н. Изменчивость в химическом составе масличных растений в зависимости от географических факторов // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. — 1926. — Т. 16. — № 3. — С. 3–35. [Ivanov NN. Variation in chemical composition of oilseed plants, depending on geographical factors. *Bull. of Appl. Bot. of Genet. and Plant Breed.* 1926;16(3):3-35. (In Russ).]
6. Иванов Н.Н., Лаврова М.Н., Гапочко М.П. О химическом составе семян масличных растений географического посева // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. — 1931. — Т. 15. — № 1. — С. 12–41. [Ivanov NN, Lavrova MN, Gapochko MP. About of chemical composition of oilseeds in geographical seeding. *Bull. of Appl. Bot. of Genet. and Plant Breed.* 1931;15(1):12-41. (In Russ).]
7. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. — Петрозаводск: Петрозав. ГУ, 2003. [Ivanter EV, Korosov AV. Introducing a quantitative biology. Petrozavodsk: Petrozav. GU; 2003. (In Russ).]
8. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 775. Лен (характеристика образцов по биохимическим показателям) / сост. Г.К. Низова, С.Н. Кутузова, Н.П. Ярош и др. — СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2006. [Catalogue of VIR world collection. Vol. 775. Len (characteristic accessions of biochemical parameters) former. G.K. Nizova, S.N. Kutuzova, N.P. Yarosh, et al. Saint Petersburg: GNC RF VIR; 2006. (In Russ).]
9. Киреева М.С., Меркулова М.И., Пороховинова Е.А., Красильников В.Н. Перспективы использования полножирной муки из семян льна в специализиро-

- ванных продуктах питания / II Маньякинские чтения. Материалы международной научно-практической конференции студентов, аспирантов, преподавателей, теоретиков и практиков. 4–5 апреля, 2013; Омск. — С. 316–322. Kireeva MS, Merkulova MI, Porokhovinova EA, Krasil'nikov VN. [Prospects for the use full fat meal from flax seeds in specialized foods. (Conference proceedings) II Manyakinskie chteniya. Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii studentov, aspirantov, prepodavateley, teoretikov i praktikov. 2013 april 4-5; Omsk. P. 316-322. (In Russ).]
10. Кузнецова Н.В. Изменчивость содержания жирных кислот в масле сортов льна долгунца различного происхождения // Бюлл. ВНИИР им. Н.И.Вавилова. — 1976. — Т. 59. — С. 30–36. [Kuznetsova NV. Variability of the fatty acids in oil of flax varieties of different origin. *Bull. VNIIR im. N.I. Vavilova*. 1976;59:30-36. (In Russ).]
 11. Кутузова С.Н., Гаврилова В.А., Щелко Л.Г., и др. Масличные культуры для пищевого использования в России (проблемы селекции, сортимент). — СПб.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 1998. [Kutuzova SN, Gavrilova VA, Shchelko LG, et al. Oilseeds for food use in Russia (the problem of selection, assortment). Saint Petersburg: VNIIR im. N.I. Vavilova; 1998. (In Russ).]
 12. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Выс. школа, 1990. [Lakin GF. Biometry. M.: Vysshaya Shkola; 1990. (In Russ).]
 13. Наследов А.Д. Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. — СПб.: Речь, 2012. [Nasledov AD. Mathematical methods of psychological research. Analysis and interpretation of data. Saint Petersburg: Rech'; 2012. (In Russ).]
 14. Наследов А.Д. SPSS: Компьютерный анализ данных в психологии и социальных науках. — СПб.: Питер, 2005. [Nasledov AD. SPSS: Computer data analysis in psychology and social sciences. Saint Petersburg: Piter; 2005. (In Russ).]
 15. Новикова Л.Ю., Лоскутов И.Г., Зуев Е.В., и др. Анализ динамики хозяйственно ценных признаков сельскохозяйственных культур на Северо-Западе Российской Федерации в условиях изменения климата // Проблемы экологического моделирования экосистем. — 2013. — Т. 25. — С. 205–223. [Novikova LY, Loskutov IG, Zuev EV, et al. Analiz dinamiki khozyaystvenno tsennykh priznakov sel'skokhozyaystvennykh kul'tur na severozapade Rossiyskoy Federatsii v usloviyakh izmeneniya klimata. *The Problems of Ecological Modelling Ecosystems*. 2013;25:205-223. (In Russ).]
 16. 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 J of Genetics and Breeding*. 2012;16(4/2):936-947. (In Russ).]
 17. Рациональное питание, нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации: методические рекомендации МР 2.3.1.2432-08 / сост. В.А. Тутельян, А.К. Батурина, М.Г. Гаппаров и др. — М., 2008. [Nutrition, norms of physiological needs for energy and nutrients for different groups of the population of the Russian Federation Guidelines MR 2.3.1.2432-08 former. V.A. Tutel'yan, A.K. Baturin, M.G. Gapparov, et al. Moscow; 2008. (In Russ).]
 18. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. — СПб.: СПбГУ, 2002. [Rostova NS. Correlations: the structure and variability. Saint Petersburg: SPBGU; 2002. (In Russ).]
 19. Browse J, Somerville CR. Glycerolipids in Arabidopsis. Cold Spring Laboratory Press 0-87969-428-9. 1994. P. 881-912.
 20. Chapman KD, Dyer JM, Mullen RT. Biogenesis and function of lipid droplets in plants. *J of Lipid Research*. 2012;53:215-226.
 21. Chen Y, Zhou X-R, Zhang Z-J, et al. Development of high oleic oil crop platform in flax through RNAi-mediated multiple *FAD2* gene silencing. *Plant Cell Rep*. 2015;34:643-653.
 22. Dubing CD, Zimmerman DC. Fatty acid accumulation in maturing flax seed as influenced by environment. *Plant phys*. 1966;41(9):1465-1470.
 23. FAOSTAT domains: "crops processed", element: "Area harvested", crops: linseed, flax. Cited 29.10.2014. URL: <http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>.
 24. Green AG. Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (*L. usitatissimum*) seed oil. *Theor Appl Genet*. 1986;72(5):654-661.
 25. Green AG. The development of edible — oil flax — a potential new polyunsaturated oilseed crop. Rept. 1985-1986. *Csipo Div Plant Ind Canberra*. 1986a:12-16.
 26. Nichterlein K, Marquard R, Friedtb W. Breeding for modified fatty acid composition by induced mutations in linseed (*L. usitatissimum*). *Plant Breed*. 1988;101(3):190-199.
 27. Ohlrogge J, Browse J. Lipid biosynthesis. *The Plant Cell*. 1995;7:957-970.
 28. StatSoft, Inc. (2013) Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. Cited 20.10.2013. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/>.
 29. Thambugala D, Digid S, Loewen E, et al. Genetic variation of six desaturase genes in flax and their impact of fatty acid composition. *Theor Appl Genet*. 2013;126:2627-2641.
 30. Vrinten P, Hu Z, Munchinsky M-A, et al. Two *FAD3* desaturase genes control the level of linolenic acid in flax seed. *Plant physiology*. 2005;139:79-87.

BIOCHEMICAL DIVERSITY OF FATTY ACID COMPOSITION IN FLAX FROM VIR GENETIC COLLECTION AND EFFECT OF ENVIRONMENT ON ITS DEVELOPMENT

E.A. Porokhovinova, T.V. Shelenga, L.A. Kosykh, A.A. Sanin, A.V. Kazarina, S.N. Kutuzova, A.V. Pavlov, N.B. Brutch

✿ **SUMMARY: Background.** In connection with climate change vary known patterns of environmental influences on the ratio of fatty acids (FA) in oil. Therefore, relevant data of modern geography test. **Materials and methods.** In work 24 lines and 3 commercial varieties of flax including 3 low linolenic (LL) accessions, grown in the Leningrad and Samara regions were used. FA composition was evaluated by gas chromatography for the ratio of palmitic (PAL), stearic (STE), oleic (OLE), linoleic ($\omega 6$, LIO), linolenic ($\omega 3$, LIN) acids, $\omega 6/\omega 3$ and iodine number of the oil (IOD). **Results.** The strongest differences are due to the level of LIN. It is lower in LL and gc-119 from India and higher in 3 lines carrying the gene *s1* (deranged anthocyanin biosynthesis). In gc-119, contrast to LL, LIN decrease increase of OLE, instead of

LIO. In lines with the gene *s1* LIN increase due to the OLE reduction. Contrary to earlier publications the seeds of northern reproduction have more PAL, OLE, less LIN, IOD. 2F ANOVA revealed significant effect of genotype and reproductions place on PAL, OLE, LIN, IOD. LIO is affected only by genotype. Independence of $\omega 6/\omega 3$ is explained by strong abnormality of distribution due to LL. In high linolenic (HL) accessions group both factors influenced all characters except STE. Kruskal–Wallis H test (non-parametric 1F ANOVA analogue) show significant effect of genotype and place of reproductions on $\omega 6/\omega 3$. It reveals the impact of the reproduction place on LIN, no significant effect of genotype on OLE and IOD, which in the case of 1F ANOVA were significant. For characters of HL with normal distribution, comparing of both tests showed that in case of $0,01 < p < 0,09$ conclusions concerning significance may vary, but in cases $p < 0,01$ or $p > 0,10$ they are identical. **Conclusion.** In our studies the geographical effect is less important than the weather in the year of growing. For abnormal distribution it is desirable to use both statistics and carefully make conclusions about the significance of differences in borderline probabilities.

✿ **KEYWORDS:** genetic collection; geographical planting; ANOVA; fatty acid composition of oil; parametric and nonparametric statistics; *Linum usitatissimum*.

✿ Информация об авторах

Елизавета Александровна Пороховина — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). E-mail: e.porokhovinova@vir.nw.ru.

Татьяна Васильевна Шеленга — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Отдел биохимии и молекулярной биологии. Федеральный исследовательский центр, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). E-mail: tatianashelenga@yandex.ru.

Лариса Александровна Косых — канд. с.-х. наук, ученый секретарь. Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Поволжский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства имени П.Н. Константинова» (ФГБНУ «Поволжский НИИСС»). E-mail: laramart163@mail.ru.

Андрей Александрович Санин — директор. Самарская государственная сельскохозяйственная академия, НПК «Агротехнопарк». E-mail: niis_len@mail.ru.

Александра Владимировна Казарина — канд. с.-х. наук, зав. лабораторией. Лаборатория интродукции, селекции кормовых и масличных культур. Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Поволжский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства имени П.Н. Константинова» (ФГБНУ «Поволжский НИИСС»). E-mail: kazarinaav@bk.ru.

София Николаевна Кутузова — д-р биол. наук, проф., гл. науч. сотр. Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). E-mail: s.kutuzova@vir.nv.ru.

Андрей Валерьевич Павлов — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). E-mail: avpavlov77@yandex.ru.

Нина Борисовна Брач — д-р биол. наук, вед. науч. сотр. Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. Федеральный исследовательский центр, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.

Elizaveta A. Porokhovinova — Senior researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). E-mail: e.porokhovinova@vir.nw.ru.

Tatyana V. Shelenga — Senior researcher, Department of Biochemistry and Molecular biology. N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). E-mail: tatianashelenga@yandex.ru.

Larisa A. Kosykh — Scientific Secretary, Federal State Scientific Institution “Volga Research Institute breeding and seed P.N. Konstantinova name” (FGBNU “Volga NIIS”). E-mail: laramart163@mail.ru.

Andrey A. Sanin — director, Samara State Agricultural Academy, NPC “Agrotechnopark”. E-mail: niis_len@mail.ru.

Alexandra V. Kazarina — Head of the Laboratory, Laboratory introduction, selection of feed and oilseeds. Federal State Scientific Institution “Volga Research Institute breeding and seed P.N. Konstantinova name” (FGBNU “Volga NIIS”). E-mail: kazarinaav@bk.ru.

Sofya N. Kutuzova — Main researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). E-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru.

Andrey V. Pavlov — Senior researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). E-mail: avpavlov77@yandex.ru.

Nina B. Brutch — Leading researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.