

Научная статья

УДК 633.521:633.854:575.113.32:575.113.34:575.133

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-05



Линии льна гибридного происхождения, гомозиготные по генам хлорофильной окраски и других морфологических признаков, в генетической коллекции ВИР

Е. А. Пороховинова, А. Г. Дубовская

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елизавета Александровна Пороховинова, e.porohovinova@mail.ru

В связи с изменением климата и индустриализацией сельского хозяйства возрастает роль генетических коллекций. В работе охарактеризована 41 линия льна генетической коллекции ВИР, мутантная по хлорофильной окраске – 5 родительских, созданных на основе мировой коллекции ВИР, и 36 рекомбинантных.

Создано 36 рекомбинантных линий, гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков, а именно с хлорофильной недостаточностью и различиями по антоциановой окраске, форме стебля и наличию ресничек у перегородок коробочек. Антоциановая окраска и другие морфологические признаки контролировались одним или более из 22 выявленных нами генов. Четыре из рекомбинантных линий были также гомозиготными по двум-трем независимым генам хлорофильной окраски.

Установлено, что гены хлорофильной окраски и 22 гена, контролирующих другие морфологические признаки, имеют независимое действие.

Гены *ugp1* и *ugp2* не оказывают значительного влияния на большинство хозяйственно ценных признаков, кроме раннего зацветания и могут использоваться для маркирования сортов.

Гены *s1*, *YSED1*, *ysed2* и *rs1*, определяющие жёлтосемянность необходимы для создания сортов льна пищевого назначения, что делает полученные на их основе 11 линий востребованными для целей селекции.

У льна не известны продукты ни одного из генов хлорофильной окраски, поэтому созданная генетическая коллекция будет востребована для решения этой проблемы.

Ключевые слова: лен-долгунец, лен-масличный, *Linum usitatissimum* L., генетическая коллекция, гены хлорофильной окраски, хлоропластные гены, множественно маркированные линии.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0005 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия».

Для цитирования: Пороховинова Е.А., Дубовская А.Г. Линии льна гибридного происхождения, гомозиготные по генам хлорофильной окраски и других морфологических признаков, в генетической коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):28-39. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-05

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их местам работы.

© Пороховинова Е.А., Дубовская А.Г., 2023

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o5

Flax lines of hybrid origin homozygous for genes of chlorophyll coloration and other morphological traits in the VIR flax genetic collection

E. A. Porokhovina, A. G. Dubovskaya

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Elizaveta A. Porokhovina, e.porokhovina@mail.ru

Due to climate change and the industrialization of agriculture, the role of genetic collections is increasing. The paper characterizes 41 flax lines with mutations regarding chlorophyll coloration from the VIR genetic collection: 5 parental lines created on the basis of the VIR global flax collection, and 36 recombinant ones.

Among the 36 created recombinant lines, homozygous for two or more genes of morphological traits, there are those with chlorophyll deficiency and differences in anthocyanin color, stem shape and ciliation of the septa of the boll. Anthocyanin coloration and other morphological features were controlled by one or two of the 22 genes identified by us. Four of the recombinant lines were also homozygous for two or three independent chlorophyll coloration genes.

It was established that the genes of chlorophyll coloration and 22 genes controlling other morphological features act independently.

The *ygpl* and *ygp2* genes do not have a significant effect on most economically valuable traits, except for early flowering, and can be used for labeling varieties.

The genes *sl*, *YSED1*, *ysed2* and *rs1*, which determine the yellow seed color, are necessary for the creation of flax varieties for food purposes, which makes the 11 lines based on these genes in demand for breeding purposes.

In flax, the molecular genetic function of none of the chlorophyll coloration genes is known, so the created genetic collection will be in demand to solve this problem.

Keywords: flax linseed, *Linum usitatissimum*, genetic collection, chlorophyll coloration genes, chloroplast genes, multiple marked lines.

Acknowledgements: The research was performed within the framework of the State Assignment according to the Thematic Plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 “The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion”.

For citation: Porokhovina E.A., Dubovskaya A.G. Flax lines of hybrid origin homozygous for genes of chlorophyll coloration and other morphological features in the VIR flax genetic collection. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):28-39. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o5

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer.

© Porokhovina E.A., Dubovskaya A.G., 2023

Введение

Лён (*Linum usitatissimum* L.) – одно из древнейших культивируемых растений многоцелевого использования (Korolev et al., 2023). У льна выделяют три разновидности: лён-долгунец (var. *elongatum* Vav. et Ell.), лён-межеумок (var. *intermedium* Vav. et Ell.) и лён-кудряш (var. *humile* Mill.). Эти разновидности свободно скрещиваются между собой (Kutuzova et al., 2015). Лён-долгунец имеет один стебель от 60 до 120 см длиной, компактное соцветие с небольшим количеством цветков, используется в основном на волокно, а лён-межеумок имеет от одного до трёх стеблей, высоту 50–80 см и разветвлённое соцветие с большим числом цветков, в основном используется на семена и реже на семена и волокно. Лён-кудряш имеет несколько стеблей, высотой 20–60 см и разветвлённое соцветие, используют только семена. Он выращивается только в горных районах в индивидуальных и фермерских хозяйствах. Поэтому под масличным льном обычно подразумевают лён-межеумок. Лён возделывают в 67 странах, в 63 – лён масличный, в 27 – лён-долгунец, а в 23-х выращивают обе разновидности. Общая мировая площадь посевов составляет у льна-долгунца 0,26 млн га, а у льна масличного – 4,5 млн га (FAOSTAT, 2023). Несмотря на то, что среди культур, производящих волокно, лён-долгунец является наиболее ценным видом (Moysse et al., 2023), площади под ним в России катастрофически уменьшаются и в 2022 году составили около 32 тыс. га (FAOSTAT, 2023).

Глобальное изменение климата, помимо увеличения температуры, повлияло на распределение осадков в России, Канаде, Китае и Индии – четырех важных странах-производителях масличного льна. Однако зимостойкость льна делает его более засухоустойчивым по сравнению с многими другими масличными и продовольственными культурами (Li et al., 2023). Последнее уже сказалось на увеличении площадей под этой культурой в России – до 2,0 млн га и в Казахстане – до 1,4 млн га, мировых лидерах по площадям возделывания, и на снижении этих площадей в Китае, лидере по его потреблению (Li et al., 2023; FAOSTAT, 2023).

В связи с изменением климата и индустриализацией сельского хозяйства возрастает роль биоресурсных коллекций, которые представляют собой «часть биологического разнообразия, особо ценную для человека, общества и природы, сохраняемую и управляемую человеком при помощи высокотехнологичных междисциплинарных подходов» (Khlestkina, 2022, p.11). Основное внимание при создании биоресурсных коллекций уделяется внутривидовому генетическому разнообразию. Одной из наиболее ценных частей таких коллекций являются генетические коллекции. Но, в отличие от чёткой формулировки термина «биоресурсная коллекция», до настоящего времени нет точного определения термина «генетическая коллекция». Её определяют как «совокупность образцов и линий, каждая из которых отличается от услов-

ного стандарта «дикого типа» изменением одного или нескольких признаков, включая характеристики кариотипа» (Smirnov, 2005, p.783). Другие говорят о ней, как о «совокупности мутантов, линий и сортов с идентифицированными аллелями генов, или комбинациями аллелей, контролирующими морфологические, биохимические, физиологические и другие признаки, формы с измененным кариотипом, библиотеки геномов» (Mitrofanova, 1993, p.40).

При создании генетической коллекции льна ВИР мы придерживаемся определения В.Г. Смирнова (Smirnov, 2005). Генетическую коллекцию льна ВИР начала создавать в 1970-х годах С.Н. Кутузова, включив в её состав образцы, различающиеся по устойчивости к ржавчине. Затем, начиная с 1980-х годов, Н.Б. Брач стала пополнять коллекцию образцами, различающимися по продолжительности фаз вегетационного периода, высоте растения, морфологическим признакам. С 1995 года Е.А. Пороховина пополняет коллекцию образцами, различающимися по морфологическим и другим признакам. В генетическую коллекцию включены линии шестого поколения инбридинга, созданные сотрудниками ВИР, а также линии, полученные из других учреждений (Porokhovina et al., 2011). Сейчас генколлекция ВИР насчитывает более 570 высокоинбредных линий. Все линии изучены по основным хозяйственно ценным признакам, большинство из них имеют маркерные признаки.

«К генетическим маркерам относят три основных типа маркеров: морфологические генетические маркеры (признаки, по которым производится описание сортов при оценке их на оригинальность, однородность и стабильность; белковые генетические маркеры (по запасным белкам семян, спектры которых строго наследуются); ДНК-маркеры» (Khlestkina, 2022, p.18). Из них у льна белковые маркеры до недавнего времени практически не использовались (Kutuzova et al., 1999; Egorov, Porokhovina, 2019; Grib, Bogdan, 2023). К началу эры исследования геномов в ходе генетического анализа у льна выявлено только 80 генов, отвечающих за различные признаки, но тесты на аллелизм между ними не проводились (Porokhovina, 2019). Эти гены, выявленные в ходе генетического анализа и контролирующие морфологические признаки, по нашему мнению, являются маркерами линий и образцов генетической коллекции льна ВИР.

Сейчас в базе данных NCBI зарегистрированы 133 гена льна и около 380 тыс. нуклеотидных последовательностей, многие из которых включают в себя не только искомые гены, но и их промоторные области, а также участки ДНК после этих генов. Среди нуклеотидных последовательностей есть более 80 тыс. GSS (Genome Survey Sequence), полученных в результате секвенирования генома льна, и более 286 тыс. ESTs (Expressed sequence tags) – комплементарных ДНК, синтезированных с помощью фермента обратной транскриптазы на матрицах зрелых мРНК, полученных на основе транс-

криптомного анализа (URL: [https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore, *Linum usitatissimum* AND *Linum usitatissimum* \[porgn: txid4006\] – Nucleotide – NCBI \(nih.gov\) \[accessed Oct. 10, 2023\]](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/Linum_usitatissimum)). Эти последовательности, в отличие от генов не имеют интронов.

При столь богатом накопленном материале всё сильнее возрастает ценность изученных образцов и линий, так как каким бы тщательным ни было изучение признака, оно теряет свою ценность, если не удастся сохранить образцы им обладающие. Генетические коллекции, даже небольшие, но хорошо изученные на данный момент, – единственный способ сохранить это разнообразие.

Сейчас разрабатываются стандарты для создания и сохранения детально и всесторонне изученных коллекций – больших коллекций образцов, которые были в рамках одной программы одновременно исследованы с использованием ДНК и других технологий, а после окончания программы их репродукция оказалась затруднительной или невозможной (Neumann et al., 2023). Эти коллекции фиксируют выявленное разнообразие, но из-за возможной гетерозиготности потомство определённых образцов может быть неоднородным, что значительно уменьшает их ценность.

Геном льна сорта ‘Bethune’ был секвенирован в 2012 году (Wang et al., 2012). Сейчас в NCBI находится вторая сборка этого генома (URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_000224295.2/ [accessed Oct. 10, 2023]). На основе RIL ‘Bethune’ × G1186/94 разработаны SSR-маркеры, которые перекрывают все 15 хромосом льна и эффективно применяются в генетических исследованиях. С их помощью был секвенирован первый, и пока единственный ген, контролирующий морфологический признак – розовую окраску цветка – *d* или *F3’5’H* (Sudarshan et al., 2017). Мы надеемся, что линия, несущая такую мутантную аллель этого гена, есть у нас в генетической коллекции, так как согласно опубликованным данным (Sudarshan et al., 2017), её предком является имеющийся в нашей коллекции отечественный сорт ‘Авангард’ (Россия, ВНИИМК).

В генетической коллекции ВИР есть линии, контрастные по аллелям более чем 40 генов, контролирующих форму и окраску как всего растения, так и его частей (Porokhovina, 2019). Среди этих генов пять, в том числе один пластидный, отвечают за хлорофильную окраску растения (Porokhovina et al., 2023).

Фотосинтетический аппарат, состоящий из фотосистем I и II, цитохромного (*b₆/f*) и АТФ-синтазного комплексов, служит единственным источником органических веществ для роста и развития растений (Lisitsyn et al., 2022). Каждый из этих компонентов состоит из белков, кодируемых как хлоропластным, так и ядерным геномами (Shestakov, 1998). Развитие и работа всего хлоропласта определяется действием около 100 пластидных и более чем 1000 ядерных генов (Belcher et al., 2015). Пластом льна был секвенирован в 2018 году (Lopes et al., 2018), но, несмотря на это, у льна нет подтвержденных на молеку-

лярном уровне мутаций, приводящих к изменённой хлорофильной окраске.

До начала XXI века у льна было известно два типа хлорофильных мутантов (Keijzer, Metz, 1992), но после работ с использованием радиационного мутагенеза под руководством В.А. Ляха на Украине (Запорожский университет, Украинский НИИ масличных культур, Lyakh et al., 2003; Polyakova, 2008; 2009; Vaylo, Lyakh, 2014), а также работ по мутагенезу К.Я. Бачялиса (Литовский НИИ земледелия, ЛитНИИЗ, Литва), работ М. Павелека по получению дигаплоидов и мутагенезу в AGRITEC (Чехия, Шумперк, Agritec Plant Research Ltd (APR), Šumperk, Czech Republic), а также выявления спонтанного мутанта в ВИР, уже охарактеризовано 16 типов мутаций из 44 по классификации, которую предложили Ю. Калам и Т. Орав (Kalam, Orav, 1974). Для 14 мутаций известен характер наследования, однако тесты на аллелизм между большинством генов, контролирующих сходные фенотипы, не проводили (Porokhovina et al., 2023).

На основе мутантов из Литвы и Чехии, в ВИР были получены линии, гомозиготные по генам хлорофильной окраски, которые в настоящее время включены в генетическую коллекцию ВИР (Porokhovina et al., 2023). Эти линии скрещивали с другими, мутантными по признакам формы стебля, окраски и формы цветка и семян, бахромчатости перегородок коробочки с целью изучения взаимодействия контролирующих их генов. В расщепляющихся потомствах гибридов отбирали растения с новыми сочетаниями проявлений признаков, что позволило создать серию из 36 рекомбинантных инбредных линий (РИЛ), гомозиготных по нескольким маркерным генам.

Таким образом, целью данной работы стало изучение рекомбинантных линий генетической коллекции ВИР, мутантных по хлорофильной окраске растения, гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков, а также изучение взаимодействия генов, контролирующих хлорофильную и антоциановую окраски и форму стебля.

Материал и методы

Работу проводили с 2002 по 2023 годы на полях Научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в Ленинградской области. Для создания линий, гомозиготных по нескольким признакам (множественно маркированных линий), выполняли скрещивания между линиями шестого поколения инбридинга из генетической коллекции, созданной в Отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (табл. 1). Гибриды выращивали на делянках шириной 40 см с междурядьями 20 см по 40-60 растений в рядке. Из растений второго гибридного поколения *F₂* отбирали растения, мутантные по хлорофильной окраске, с максимальным проявлением признака, а также высокорослые растения с хорошей семенной продуктивностью. На следующий год анализировали расщепление

в семьях третьего гибридного поколения F_3 , выращиваемых при неконтролируемом опылении. В нерасщепляющихся потомствах гибридов отбирали рецессивные гомозиготы по нескольким генам окраски, также проводя отбор по хозяйственно важным признакам. У гомозигот по генам *zeb1* и *zeb2* отбор проводили до F_5 . Выращивание при неконтролируемом опылении помогает отобрать устойчивые к солнечному свету гибриды, обладающие хорошо развитым цветком. Поскольку лён – это самоопылитель, постольку на ранних этапах выведения линий нет необходимости изолировать цветки. Однако, в нормальных условиях может происходить перекрестное опыление насекомыми с частотой от 0,3 до 2% случаев, поэтому далее, в течение шести поколений, у нерасщепляющихся гибридов осуществляли индивидуальную изоляцию. Для этого в маточном питомнике на однорядковых делянках высевали по 40-50 растений, которые изучали по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. Среди этих растений на стадии раскрытия первого цветка произ-

водили индивидуальную изоляцию 2-3-х лучших по габитусу. При уборке измеряли неизоллированные растения, оценивали однородность по форме и размеру коробочки, наличию у них ресничек на ложной перегородке, по окраске и размеру семян. Такие промеры проводили все шесть лет, и к моменту создания линии растения уже были оценены по основным признакам. Ежегодно в маточном питомнике выращивают около 100 новых линий различного происхождения и уровня инбридинга, селекционируемых по разным признакам. Через каждые 20 делянок в питомнике высаживали стандартный сорт льна-долгунца ‘Призыв 81’ (к-7472, Беларусь) или льна масличного ‘ВИР-1650’ (к-5831, Россия). Таким образом, линии можно было сравнивать как со стандартом, так и с другими линиями. В данной работе представлены не только готовые линии, но и несколько линий первого-пятого поколений инбридинга, стабильных по морфологическим признакам, находящихся в процессе создания.

Таблица 1. Линии генетической коллекции ВИР, родительские линии гибридов

Table 1. Lines from the VIR genetic collection, parent lines of hybrids

Линия/ Line	Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes
Линии, созданные по хлорофильной окраске		
гк-210	л-1 из и-588294, Б-125, Литва, ЛитНИИЗ	<i>ygp1, dlb3</i>
гк-281	л-1-8 из к-48, сел. Л.Ф. Альтгаузена, Россия	<i>zeb1, zeb2</i>
гк-473	л-1 из и-606307, Б-200, Литва, ЛитНИИЗ	<i>ygp2</i>
гк-480	л-1 из и-612950, Agt 907/07, Чехия, AGRITEC	<i>ygp3, dlb3, CSB1</i>
гк-570	л-1 из к-8861, Agt14/c3, Чехия, AGRITEC	<i>ygp2, CSB1, YSED1</i>
гк-526	л-2 (гк-281 × гк-210), Россия, ВИР	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>
Линии, созданные по антоциановой окраске		
гк-1	л-1 из к-30, селекции Л.Ф. Альтгаузена, Россия	<i>dlb1, ora2</i>
гк-2	л-1 из к-48, селекции Л.Ф. Альтгаузена, Россия	дикий тип
гк-53	л-1-4 из к-1044, Витебский край, Беларусь	<i>pbc3</i>
гк-65	л-3 из к-3178, Россия, Местный, Тверская губ.	<i>ora1</i>
гк-109	л-3-2 из к-6099 Makovi M. A.G., Аргентина	<i>wf1</i>
гк-121	л-1-1 из к-6272, L.Dominion, Северная Ирландия	<i>rs1, sfc1</i>
гк-136	л-1 из к-6634, Mermiloid, Чехословакия	<i>s1</i>
гк-141	л-1 из к-6815, К-6, Россия, Псковский НИИСХ	<i>pf1</i>
гк-159	л-1-1 из к-7659, Bionda, Германия	<i>CSB1, YSED1</i>
гк-162	л-1-1-1-2 из к-7689, Прыгунец, Германия	<i>L.crepitans</i>
гк-448	л-1 из к-3730 Западный Китай	<i>s1, dlb3</i>
гк-173	л-1 из и-548145, 48254, Ottawa 2152, Германия	<i>sfc3-2, YSED1, CSB1</i>
гк-208	л-1 из к-7947, Pale blue crimped, США	<i>pbc1</i>
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	<i>pf1, sfc1, rs1</i>
гк-292	л-1 из к-6298, Minerwa, США	<i>sfc6, ysed2</i>
гк-368	л-1 из (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	<i>fe, ora,</i>
гк-391	л-1-2 из и-601679, Еуре, Австралия	<i>sfbs1, CSB1, YSED1</i>
гк-392	л-1 из (гк-132 × гк-103), Россия, ВИР	<i>s1, sfbs1</i>

Линия/ Line	Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes
Линии, созданные по форме стебля		
гк-396	л-1-1 из и-605311, Agt1393/02, Чехия, Шумперк	<i>cs1, sfbs1</i>
гк-411	л-3-3-2 из и-605311, Agt1393/02, Чехия, Шумперк	<i>cs1, dlb11</i>
гк-397	EMS мутант, Руан, Франция	<i>dwl</i>

В качестве дикого типа мы использовали линию льна-долгунца гк-2 (л-1 из к-48, селекции Л.Ф. Альтгаузе-на, Россия), которая имеет фиолетовый гипокотиль, прямой зелёный стебель с длиной междоузлия около 1 см, зелёные однотонные листья, недеформированный голубой венчик (в бутоне синий), синие жилки лепестка, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена, коробочки без ресничек на ложной перегородке. У масличного льна перегородки коробочек чаще имеют реснички.

В нашей коллекции есть пять линий дефектных по хлорофильной окраске. Две из них, гк-210 и гк-473, происходят от EMS-мутантов Б-125 (и-588294) и Б-200 (и-606307), любезно предоставленных К.Я. Бачалисом (ЛитНИИЗ, Литва). Две другие (гк-480 и гк-570) выделены в потомстве дигаплоида AGT 907/07 (и-612950) и EMS-мутанта Agt14/c3 (к-8861), любезно предоставленных М. Павелеком из AGRITEC (Чехия, Шумперк), пятая – линия гк-281 – спонтанный мутант, выщипавшийся в линии-стандарте ВИР (гк-2) (см. табл. 1).

Большинство линий (гк-210, 473, 570) имеют фенотип *Xanthovirescens* – ювенильные вегетативные органы жёлто-зелёные, по мере развития растение становится зелёным (Kalam, Orav, 1974). Линия гк-480 имеет фенотип *Xanthovirescens/ Viridoalbostrata* (Kalam, Orav, 1974) – жёлто-зелёный цвет семядолей и ювенильных листьев, которые в зрелом состоянии становятся зелёными, а перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы. Линия гк-281 имеет фенотип *Viridoalbostrata* (Kalam, Orav, 1974) с чувствительностью к солнечному свету. Эта линия выращивается только при затенении. Растение карликовое, у листьев наблюдается чередование продольных белых и зелёных полос, часто со следами некроза по краю – окраска *zebrina*. Линии гк-210 и гк-480 имеют светло-голубой цветок, окраска которого контролируется аллелями гена *dlb3*. Линия гк-570 – гомозигота по доминантному гену жёлтосемянности *YSED1*. Линии гк-480 и гк-570 – гомозиготы по доминантной аллели гена *CSB1*, которая контролирует наличие ресничек на ложной перегородке коробочки, а гк-210, 281 и 473 – гомозиготы по рецессивной аллели того же гена, характеризующиеся отсутствием ресничек на ложной перегородке. Более подробная информация о линиях представлена в работе (Porokhovina et al, 2023).

Всего в работе изучено 36 линий, дефектных по хлорофильной окраске, и гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков. В расщепляющихся инбредных семьях отбор вели не по одному, а сразу по нескольким признакам, в результате чего созданы линии

с хлорофильной недостаточностью и различиями по антоциановой окраске. Антоциановую окраску контролируют один или два из 22 выявленных нами генов. Четыре из рекомбинантных линий были гомозиготными по двум трём независимым генам хлорофильной окраски.

В статье приняты следующие сокращения: (Б.) – бутон; (Г.) – гипокотиль; (Ж.) – жилки; (Л.) – лепестки; (Н.) – ноготок; (П.) – пыльники; (Раст.) – растение; (Ресн.) – реснички на ложных перегородках коробочки; (С.) – семена; (Ст.) – столбики; (Т.) – тычиночные нити; (Ц.) – цветок; бел. – белая; гол. – голубая; гофр. – гофрированные; ж., жёлт. – жёлто(ая); зел. – зелёная; кор. – коричневая; крапч. – крапчатые; кр. – красно; ор. – оранжевая; оч. – очень; пятн. – пятнистые; растр. – растрескиваемые; роз. – розовая; св. – светло; сер. – серая; син. – синяя; складч. – складчатые; сл. – слабо; слож. – сложенные; т. – темная; фиол. – фиолетовая; д. – лён-долгунец (var. *elongatum*), м. – лён-межеумок (var. *intermedium*) и к. – лён-кудряш (var. *humile*)

Результаты и обсуждение

Одной из основных задач частной генетики каждой культуры является изучение взаимодействия генов с целью выявления путей формирования того или иного признака. Поэтому нами было осуществлено изучение взаимодействия генов, контролирующих хлорофильную и антоциановую окраски, а также формы стебля. Для этого проводили скрещивания хлорофилл-дефектных линий с линиями генетической коллекции с известным генетическим контролем других морфологических признаков. В основном изучали гибриды, где одним из родителей были гк-210 и гк-473. Во всех случаях в F₂ наблюдали независимое действие генов хлорофильной окраски и других морфологических признаков, сцепления между этими генами не было обнаружено (Porokhovina, 2011, 2019; Porokhovina et al., 2023). Следующим этапом работы стало самоопыление гибридов и получение линий, гомозиготных по нескольким генам морфологических признаков. Эти линии необходимы для изучения работы генов в различном генетическом окружении. Они безусловно важны для проведения молекулярно-генетических исследований, которые, на основе GWAS-анализа (genome-wide association studies) позволяют выявить связь между вариантами генов и их фенотипическими проявлениями. Дальнейшие исследования позволят картировать гены хлорофильной окраски и гены других морфологических признаков, а также понять функцию белков, кодируемых изучаемыми генами.

Было установлено, что линии с изменённой хлорофильной окраской достоверно зацветают в среднем на пять суток позднее, и незначительно, но достоверно быстрее созревают после цветения (на три дня). Гомозиготы по гену *ygpl* – потомки от скрещивания с гк-221 – оказались на 11-13 см выше других 354 линий, бывших в анализе, зацветали в среднем на шесть суток позднее, но быстрее созревали после цветения (Porokhovina, 2019).

Всего на данном этапе работы создано 32 линии, которые являются гомозиготными потомками от скрещивания одной из шести линий, дефектных по хлорофильной окраске. Из них 11 – шестого поколения инбридинга, остальные – 1-5 поколений (табл. 2-4). В качестве второго родителя выступала одна из 18 линий. Эти линии отличались от хлорофилл-дефектных по 22 генам, контролирующим морфологические признаки. В основном ими были различные антоциановые окраски: всего растения (*sl*, *f^e*), только гипокотили и цветка, (*sfbsl*, *pbcl*, *pbc3*), только цветка и семян (*pfl*, *oral*), только цветка (*wfl*, *dlb1*, *dlb3*, *dlb11*, *sfc1*, *sfc3-2*, *ora2*) или только семян (*YSED1*, *ysed2*, *rs1*). К другим признакам относились изменения формы стебля (*dwl*, *cs1*) и наличие ресничек на ложной перегородке коробочек (*CSB1*).

Обе линии – и гк-210, и гк-473 – были скрещены с шестью другими линиями. Линии потомки от этих скрещиваний, помимо соответствующих генов хлорофильной окраски (*ygpl* или *ygp2*), гомозиготны одновременно по одному-двум генам (табл. 2, 3):

- *dwl* – истинная карликовость, выраженная в уменьшении длины междоузлия примерно в два раза;
- *cs1* – кудрявый (*curly*), то есть многократно изогнутый стебель и *sfbsl* – белый слабо звездчатый цветок,

жёлтые пыльники;

- *wfl* – белые венчик, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники;

- *dlb1* – очень светло-голубые, почти белые лепестки с тёмно голубыми жилками и *ora2* – светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на другие части цветка и на семена;

- *oral* – светло-оранжевые пыльники и жёлтая крапчатость у красно-коричневых семян;

- *sfc1* сине-фиолетовый венчик и *rs1* – светло-жёлто-коричневая окраска семян.

Линия гк-210 была скрещена ещё с пятью другими линиями, и в результате отбора из гибридов получены линии (табл. 2), гомозиготные по гену *ygpl* и одновременно по генам:

- *cs1* и *dlb11* – светло-голубой с фиолетовым оттенком венчик со светло голубыми жилками;

- *sl* – отсутствие антоцианов на растении, белый звездчатый цветок, жёлтые пыльники и семена; *CSB1* – наличие ресничек на ложной перегородке коробочки;

- *sl* и *csb1* – отсутствие ресничек на ложной перегородке коробочки;

- *sl* и *sfbsl* – отсутствие антоцианов на растении и белый слабо звездчатый цветок, жёлтые пыльники;

- *sfc1*, *rs1* и *dlb3* – светло-голубой венчик с синими жилками;

- *sfc1*, *rs1* и *pfl* – розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, тёмные жёлто-коричневые семена;

- *sfc3-2* – красно-фиолетовый венчик и *ysed2* – рецессивная жёлтая окраска семян.

Также получена стабильная линия дикого родича культурного льна – *Linum crepitans* (Boenn.) Dumort., гомозиготная по гену *ygpl*.

Таблица 2. Линии льна с жёлто-зелёной окраской растения, гомозиготные по гену *ygpl*, полученные в результате гибридизации с линией гк-210

Table 2. Flax lines with yellow-green coloration of the plant, homozygous for the *ygpl* gene obtained from hybridization with the gc-210 line

Линия, происхождение/ Line, pedigree	Гены/ Genes	Год создания/Year of creation	Тип льна/форма стебля/Flax type/ stem shape	Окраска/ Colour			Форма/ Shape			(Ресн.)/ Cilia	Окраска семян/ seed color	Размер (П.), (С.)/ flowers and seed size
				гипокотиль/ hypocotyl	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls			
I ₄ л-1 (гк-448 × гк-210)	<i>ygpl</i> , <i>sl</i> , <i>dlb3</i> , <i>CSB1</i>		д.	зел.	бел., слож., гоф.	жёлт.	удл.-элл.	колок. звездч.	шар.	есть	жёлт.	ср.
I ₄ л-2 (гк-210 × гк-448)	<i>ygpl</i> , <i>sl</i> , <i>dlb3</i> , <i>csb1</i>		д.	зел.	бел., сл.слож., сл., гоф.	жёлт.	удл.-элл.	колок. звездч.	шар.	нет	жёлт.	ср.
гк-554, л-1 (гк-210 × гк-392)	<i>ygpl</i> , <i>sl</i> , <i>sfbsl</i> , <i>csb1</i>	2019	м.	зел.	бел., сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл.-элл.	откр.-разд., звезд.	цил., шар.	нет	жёлт.	ср.

Линия, происхождение/ Line, pedigree	Гены/ Genes	Год создания/ Year of creation	Тип льна/ форма стебля/Flax type/ stem shape	Окраска/ Colour			Форма/ Shape			(Ресн.)/ Cilia	Окраска семян/ seed color	Размер (П.), (С.)/ flowers and seed size
				гипокотиль/ hypocotyl	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls			
ГК-555, л-2 (ГК-210 × ГК-392)	<i>ygpl, sl, sfsb1, csb1</i>	2019	м.	зел.	бел., сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл.-элл.	откр.-разд., звезд.	шар.	нет	жёлт.	ср.
ГК-573, л-1 (ГК-396 × ГК-210)	<i>ygpl, cs1, sfsb1, dlb3, csb1</i>	2022	м., curly	зел.	бел., сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл.-элл.	откр.-разд., звезд.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₂ л-1 (ГК-109 × ГК-210)	<i>ygpl, wfl, csb1</i>		д.	фиол.	бел.	гол.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₁ л-1 (ГК-1 × ГК-210)	<i>ygpl, dlb1, dlb3, ora2, csb1</i>		д.	фиол.	(Б) оч. оч.св. гол. (Л) бел. (Ж) оч.оч.св.гол.	жёлт.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₄ л-1 (ГК-210 × ГК-397)	<i>ygpl, dw1, dlb3, csb1</i>		д., dwarf	фиол.	(Л) св.гол., (Н) бел.	гол.	элл.	откр.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₂ л-1 (ГК-411 × ГК-210)	<i>ygpl, cs1, dlb11, CSB1</i>		м., curly	фиол.	оч.св.гол. с фиол.отт. (Ж) св.гол., (Н) бел.	сер.	удл.-элл.	откр.-разд.	шар.	есть	кр.-кор.	ср.
I ₁ л-1 (ГК-65 × ГК-210)	<i>ygpl, dlb3, ora1, csb1</i>		д.	фиол.	оч.св.гол., (Н) бел.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор. крапч.	ср.
ГК-543, л-2 (ГК-255 × ГК-210)	<i>ygpl, dlb3, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	м.	фиол.	(Л) св.син.-фиол., (Н) бел.	гол.	элл.	откр.	шар.	нет	св.ж.-кор.	ср.
ГК-530, л-4 (ГК-255 × ГК-210)	<i>ygpl, sfc1, rs1, csb1</i>	2017	д.	зел.	син.-фиол.	гол.	элл.	колок.	шар.	нет	св.ж.-кор.	ср.
ГК-542, л-1 (ГК-255 × ГК-210)	<i>ygpl, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	м.	зел.	син.-фиол.	гол.	элл.	откр.	спл.	нет	св.ж.-кор.	ср.
ГК-576, л-1 (ГК-210 × ГК-173)	<i>ygpl, sfc3-2, ysed2, csb1</i>	2022	м.	зел.	т.кр.-фиол.	гол.	округл.	откр.	шар./цил.	нет	жёлт.	кр.
ГК-544, л-3 (ГК-210 × ГК-255)	<i>ygpl, pfl, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	м.	фиол.	(Л) роз. (Ж) фиол.-роз.	св. ор.	элл.	откр.	шар.	нет	т.ж.-кор.	ср.
ГК-528, л-1 (ГК-210 × ГК-255)	<i>ygpl, pfl, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	д.	фиол.	(Л) роз. (Ж) фиол.-роз.	св. ор.	элл.	колок.	шар., спл.	нет	т.ж.-кор.	ср.
I ₃ л-1 (ГК-162 × ГК-210)	<i>ygpl, csb1</i>		м.	фиол.	син.-фиол., складки.	гол.	удл.-элл.	колок.	кон., растр.	нет	кр.-кор.	ср.

Линия ГК-473 была скрещена еще с шестью другими линиями, и в результате отбора в потомстве гибридов получены линии (табл. 3), гомозиготные по гену *ygpr2* и одновременно гомозиготные по генам:

- *sl* – отсутствие антоцианов на растении, белые звездчатый цветок, жёлтые пыльники и семена;
- *sfsb1* и *YSED1* – доминантная жёлтая окраска семян;
- *pbcl* – очень светло-голубые гофрированные лепестки, придающие цветку форму «жасмина», жёлтые

пыльники;

- *pbс3* – очень светло-голубые с голубыми жилками, сложенные и гофрированные лепестки, светло-оранжевые пыльники;

- *oral* и *f^e* – очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, красно-коричневые с жёлтым пятном семена;

- *pfl* – розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, темно-жёлто-коричневые семена.

Таблица 3. Линии льна с жёлто-зеленой окраской растения, гомозиготные по гену *ygpl*, полученные в результате гибридизации с линией гк-473

Table 3. Flax lines with yellow-green coloration of the plant, homozygous for the *ygpl* gene obtained from hybridization with the gc-473 line

Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes	Тип льна/форма стебля// Flax type, stem shape	Окраска/ Colour			Форма/ Shape			(Ресн)/ Cilia	Окраска семян/ seed color	Размер цветка, семян/ flowers and seed size
			гипокотиль/ hypocotyl	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls			
I ₃ л-1 (гк-136 × гк-473)	<i>ygpl, sl, csbl</i>	д.	зел.	бел., слож., гофр.	жёлт.	удл.-элл. укор.	п./сверн.	шар.	нет	желт.	м., ср.
I ₃ л-1 (гк-473 × гк-391)	<i>ygpl, sfsbl, YSED1, csbl</i>	м.	зел.	бел., сл. слож., сл. гоф.	жёлт.	удл.-элл.	колок. звёздч.	спл.	нет	желт.	ср.
I ₁ л-1 (гк-473 × гк-396)	<i>ygpl, csbl, sfsbl, csbl</i>	м., curly	зел.	бел., сл. слож., сл. гоф.	жёлт.	удл.-элл.	колок. звёздч.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₂ л-1 (гк-473 × гк-208)	<i>ygpl, pbc1, csbl</i>	д.	фиол.	бел., сл. слож., сл. гоф. «жасмин»	жёлт.	элл.	колок. звёздч.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₂ л-1 (гк-53 × гк-473)	<i>ygpl, pbc3, csbl</i>	м.	зел.	оч. св. гол., сл. слож., сл. гоф.	гол.	удл.-элл.	колок. звёздч.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₁ л-1 (гк-109 × гк-473)	<i>ygpl, wfl, csbl</i>	д.	фиол.	бел.	гол.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₄ л-1 (гк-368 × гк-473)	<i>ygpl, f^e, ora1, csbl</i>	д.	св. фиол.	оч. оч. св. гол.	св. ор.	элл.	колок.	спл.	нет	кр.-кор. пятн. крапч.	ср.
I ₁ л-1 (гк-1 × гк-473)	<i>ygpl, dlbl, ora2, csbl</i>	д.	св. фиол.	оч. св. гол.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I ₂ л-1 (гк-65 × гк-473)	<i>ygpl, ora1, csbl</i>	м.	фиол.	гол., (Н.) бел.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор. крапч.	ср.
I ₁ л-1 (гк-473 × гк-397)	<i>ygpl, dw1, csbl</i>	д., dwarf	фиол.	гол., (Н.) бел.	гол.	элл.	сверн.	спл.	нет	кр.-кор.	м.
I ₃ л-1 (гк-473 × гк-255)	<i>ygpl, sfc1, rs1, csbl</i>	д.	фиол.	син.-фиол.	гол.	элл.	колок.	спл.	нет	св. ж.-кор.	ср.
I ₂ л-1 (гк-141 × гк-473)	<i>ygpl, pfl, csbl</i>	д.	фиол.	(Л.) роз., (Ж.) гол.-роз.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	т. ж.-кор.	ср.

Линия гк-281 была скрещена с гк-121 и в результате отбора из потомств гибридов получены линии (табл. 4), гомозиготные одновременно как по генам *zebl* и *zeb2*, так и по генам *sfc1* и *rs1*.

Линия гк-480 была скрещена с гк-109, и в результате отбора из потомств гибридов получена линия (табл. 4), гомозиготная по генам *ygpl* (хлоропластный) и *wfl*.

Также были получены линии, гомозиготные по нескольким генам хлорофильной окраски одновременно (табл. 4): по генам *ygpl* и *ygpl2*; *ygpl*, *zebl* и *zeb2*; *ygpl2*, *zebl* и *zeb2* (см. табл. 3).

Установлено, что линии гк-571 и гк-572, гомозиготные одновременно по обоим генам *ygpl* и *ygpl2*, и представ-

ляющие собой растения жёлтого цвета, имеют сильную задержку в росте на ранних стадиях развития, что помогает линиям пережидать засуху и начать полноценное развитие в наиболее благоприятных условиях. Растения этих линий достигают нормальной высоты, то есть выявленная у гибридов F₂ недоразвитость жёлтых растений была следствием их угнетения опережавшими их в развитии зелёными и жёлто-зелёными гибридами.

Как ни странно, но линии, гомозиготные одновременно как по генам *zebl* и *zeb2*, так и по одному из генов *ygpl* или *ygpl2*, обладают лучшей жизнеспособностью, чем исходная линия гк-281, и могут расти практически без затенения.

Таблица 4. Линии льна с изменённой хлорофильной окраской растения

Table 4. Flax lines with modified chlorophyll coloration of the plant

Линия, происхождение/ Line, Pedigree	Гены/ Genes	Год создания/ Year of creation	Тип льна/форма стебля// Flax type, stem shape	Окраска/ Coloration				Форма/ Shape			(Ресн)/ Cilia	Окраска семян/ seed colour	Размер (Ц), (C)/ flower and seed size	
				гипокотиль/ hypocotyl	растение/ plants	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls				
Линии, гомозиготные по генам <i>zeb1</i> и <i>zeb2</i> , полученные в ВИРе в результате гибридизации с линией гк-281														
гк-526, л-2 (гк-281 × гк-121)	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>	2014	м	фиол.	<i>zeb-rina</i>	син.-фиол., оч.сл.слож.	гол.	удл.- элл.	колок.	спл.	нет	св.ж.- кор.	м.	
гк-537, л-1 (гк-210 × (гк-281 × гк-121))	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>	2018	м	фиол.	<i>zeb-rina</i>	син.-фиол., оч.сл.слож.	гол.	элл.	откр.	спл.	нет	св.ж.- кор.	м., ср.	
Линия, несущая хлоропластный ген <i>ugp3</i> , полученная в ВИРе в результате гибридизации с линией гк-480														
I ₄ л-1 (гк-480 × гк-109)	<i>ugp3, wfl, CSB1</i>		м	фиол.	ж.- зел./ <i>zebrina</i>	бел.; бел. с гол. отт.	гол.	элл.	колок.	шар	есть	кр.- кор.	ср.	
Линии гомозиготы по нескольким генам, контролирующим измененную хлорофильную окраску: <i>ugp1</i> , <i>ugp2</i> , <i>zeb1</i> и <i>zeb2</i> , полученные в ВИРе в результате гибридизации гк-210, гк-473 и гк-281														
гк-571, л-1 (гк-210 × гк-473)	<i>ugp1, ugp2, dlb3, csb1</i>	2022	д	фиол.	жёлт.	св.гол., (Н) бел.	гол.	элл.	колок.	спл.	нет	кр.- кор.	ср.	
гк-572, л-2 (гк-473 × гк-210)	<i>ugp1, ugp2, dlb3, csb1</i>	2022	д	фиол.	жёлт.	св.гол., (Н) бел.	гол.	элл.	колок.	спл.	нет	кр.- кор.	ср.	
I ₃ л-3 (гк-473 × гк-281)	<i>zeb1, zeb2, ugp2, csb1</i>		д	фиол.	<i>zeb-rina</i>	гол.	гол.	округл.	колок.	спл.	нет	кр.- кор.	м., ср.	
I ₀ л-1 (гк-281 × гк-210)	<i>zeb1, zeb2, ugp1, csb1</i>		д	фиол.	<i>zeb-rina</i>	св.гол., (Н) бел.	гол.	округл.	колок.	спл.	нет	кр.- кор.	м., ср.	

Гены *sl*, *YSED1*, *used2* и *rs1* контролируют жёлто-семянность и являются важными для создания сортов льна пищевого назначения. Это делает полученные на их основе линии л-1 (гк-448 *sl* × гк-210), л-2 (гк-210 × гк-448 *sl*), гк-554 – л-1 (гк-210 × гк-392 *sl*), гк-555 – л-2 (гк-210 × гк-392 *sl*), л-2 (гк-255 *rs1* × гк-210), л-4 (гк-255 *rs1* × гк-210), л-1 (гк-255 *rs1* × гк-210), л-1 (гк-210 × гк-173 *used2*), л-1 (гк-136 *sl* × гк-473), л-1 (гк-473 × гк-391 *sl*), л-1 (гк-473 × гк-255 *rs1*) востребованными для целей селекции, так как ранее было показано, что у жёлтосемянных образцов по сравнению с коричневосемянными выше содержание масла, слизи, фитоэстрогенов, условно незаменимых аминокислот (аргинина, гистидина) (Zare et al., 2023).

Таким образом, создано 36 линий, каждая из которых гомозиготна как минимум по одному из пяти генов хлорофильной недостаточности и по одному и более из 22 генов, контролирующих другой морфологический признак. Количество полученных линий достаточно для изучения генов *ugp1* и *ugp2* на молекулярном уровне с целью определения их нуклеотидной последовательности, бел-

кового продукта, а также положения на молекулярно-генетической карте хромосом.

Заключение

В данной работе приведены результаты более чем 20-ти летнего изучения взаимодействия генов хлорофильной окраски и других признаков, выраженные в создании 36 линий, гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков. Каждая из этих линий представляет собой комбинацию проявлений разных признаков, в результате чего созданы линии с хлорофильной недостаточностью, отличающиеся по антоциановой окраске и другим характеристикам. Антоциановая окраска у этих линий контролируется одним или двумя из 22 выявленных нами генов. Показано, что гены хлорофильной окраски и 22 гена, контролирующие другие морфологические признаки, имеют независимое наследование. Гены *ugp1* и *ugp2* не оказывают значительного влияния на большинство хозяйственно-ценных признаков, кроме раннего зацветания, и могут быть использованы для

маркирования сортов. Гены *sL*, *YSED1*, *used2* и *rs1* контролируют жёлтосемянность и являются важными для создания сортов льна пищевого назначения, что делает полученные на их основе 11 линий востребованными для целей селекции. К настоящему времени ни для одного гена, контролирующего хлорофильную окраску у льна, нет информации о его продукте. В созданной нами генетической коллекции уже есть достаточно линий для проведения молекулярно-генетических исследований, направленных на определение нуклеотидной последовательности генов и их аллелей, молекулярно-генетического картирования, определения продуктов генов и их биохимических функций.

References/Литература

- Belcher S., Williams-Carrier R., Stiffler N., Barkan A. Large-scale genetic analysis of chloroplast biogenesis in maize. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2015;1847(9):1004-1016. DOI: 10.1016/j.bbap.2015.02.014
- Egorov S.V., Porkhunsova O.A. Evaluation of oilseed flax genotypes according to internal structure criteria based on molecular markers of seeds (Otsenka genotipov l'na maslichnogo po kriteriyam vnutrenney struktury na osnove molekulyarnykh markerov semyan). *Bulletin of the Belarussian State Agricultural Academy*. 2019;(1):70-75. [in Russian] (Егоров С.В., Порхунцова О.А. Оценка генотипов льна масличного по критериям внутренней структуры на основе молекулярных маркеров семян. *Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии*. 2019;(1):70-75).
- FAOSTAT domains: "crops processed", element: "Area harvested" crops: linseed, flax. Available from: <http://www.fao.org/faostat/r/#data/QC> [accessed Oct. 10, 2023].
- Grib S.I., Bogdan V.Z. Optimization of the methodology and results of flax breeding in Belarus. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2023;(33):6-18. [in Russian] (Гриб С.И., Богдан В.З. Оптимизация методологии и результаты селекции льна-долгунца в Беларуси. *Таврический вестник аграрной науки*. 2023;(33):6-18). DOI: 10.5281/zenodo.7896477
- Kalam Yu., Orav T. Chlorophyll mutation (Khlorofilnaya mutatsiya). Tallinn: Valgus; 1974 [in Russian] (Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин: Валгус; 1974).
- Keijzer P., Metz P.L.J. Breeding of flax for fibre production in Western Europe. In: H.S. Shekhar Sharma, C.F. van Sumere (eds.). *The Biology and Processing of Flax*. Belfast: M Publications; 1992. p.33-66.
- Khlestkina E.K. Genetic resources in Russia: from collections to bioresource centers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):9-30. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Генетические ресурсы России: от коллекций к биоресурсным центрам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):9-30). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-9-30
- Korolev K.P., Bome N.A., Kolokolova N.N. Phenotypic variability of *Linum usitatissimum* L. accessions under the conditions of the Northern Trans-Urals. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2023;184(1):102-117. [in Russian] (Королев К.П., Боме Н.А., Колоколова Н.Н. Фенотипическая изменчивость образцов *Linum usitatissimum* L. в условиях Северного Зауралья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):102-117). DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-102-117
- Kutuzova S.N., Gavriluk I.P., Eggi E.E. Perspectives of protein markers used to specify the systematics and evolution of the genus *Linum* L. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1999;156:29-39. [in Russian] (Кутузова С.Н., Гаврилюк И.П., Эгги Э.Э. Перспективы использования белковых маркеров в уточнении систематики и эволюции рода *Linum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1999;156:29-39).
- Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Pendinen G.I. Origin and evolution of *Linum usitatissimum* L. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2015;176(4):436-455. [in Russian] (Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А., Пендинен Г.И. Происхождение и эволюция *Linum usitatissimum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176(4):436-455). DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-436-455
- Li Y., Wu B., Gao Y., Wu L., Zhao X., Wu L., Zhou H., Tang J. Combination of organic and inorganic fertilizers to counteract climate change effects on cultivation of oilseed flax (*Linum usitatissimum* L.) using the APSIM model in arid and semiarid environments. *Agronomy*. 2023;13:2995. DOI: 10.3390/agronomy13122995
- Lisitsyn E.M., Churakova S.A., Batalova G.A. Genotypic variability in the functioning of photosystem II in leaves of covered and naked oats. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):17-26. [in Russian] (Лисицын Е.М., Чуракова С.А., Баталова Г.А. Генотипическая вариабельность функционирования фотосистемы II листьев пленчатого и голозерного овса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3):17-26). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26
- Lopes A.S., Pacheco T.G., Santos K.G., Vieira L.N., Guerra M.P., Nodari R.O., Souza E.M., Pedrosa F.O., Rogalski M. The *Linum usitatissimum* L. plastome reveals atypical structural evolution, new editing sites, and the phylogenetic position of *Linaceae* within *Malpighiales*. *Plant Cell Reports*. 2018;37(2):307-328. DOI: 10.1007/s00299-017-2231-z
- Lyakh V.A., Mishchenko L.Yu., Polyakova I.A. Genetic collection of the species *Linum usitatissimum* L. Zaporozhye: IOC UAAS; 2003. [in Russian] (Лях В.А., Мищенко Л.Ю., Полякова И.А. Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. Запорожье: ИМК УААН; 2003).
- Mitrofanova O.P. Unified genetic collection of *Triticum aestivum* (Principles of creation) (Yedinaya geneticheskaya kolleksiya *Triticum aestivum* (Printsipy sozdaniya)). In: *Genetic collections of plants*. Novosibirsk: IC&G SB RAS; 1993. Iss. 1. p.39-51. [in Russian] (Митрофанова О.П. Единая генетическая коллекция *Triticum aestivum* (Принципы создания). В кн.: *Генетические коллекции растений*. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН; 1993. Вып. 1. С.39-51).
- Moyse J., Lecomte S., Marcou S., Mongelard G., Gutierrez L., Höfte M. Overview and management of the most common eukaryotic diseases of flax (*Linum usitatissimum*). *Plants*. 2023;12(15):2811. DOI: 10.3390/plants12152811
- Neumann K., Schulthess A.W., Bassi F.M., Dhanagond S., Khlestkina E., Börner A., Graner A., Kilian B. Genomic approaches to using diversity for the adaptation of modern varieties of wheat and barley to climate change. In: K. Ghamkhar, W. Williams, A.H.G. Brown (eds.) *Plant Genetic Resources for the 21st Century The OMICS Era*. Ontario: Apple Academic Press; 2023. p.47-78.
- Polyakova I.A. Mutation of *viridis* type, induced to oilseed flax. *Bulletin of Zaporizhzhia National University*. 2008;(2):163-165. [in Russian] (Полякова И.А. Мутация *viridis* индуцированная у льна масличного. *Вісник Запорізького національного університету*. 2008;(2):163-165).
- Polyakova I.A. Inheritance of chlorophyll mutation of *xanthoviridis* in oilseed flax. *Scientific and Technical Bulletin of the Institute of oilseeds of the UAAS*. 2009;14:52-55. [in Russian] (Полякова И.А. Наследование хлорофильной мутации *xanthoviridis* у льна масличного. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН*. 2009;14:52-55).
- Porokhovinova E.A. Genetic control of morphological characters of flax. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2011;167:159-184. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;167:159-184).
- Porokhovinova E.A. Genetic collection of flax (*Linum usitatissimum* L.): creation, analysis and prospects of use (Geneticheskaya kolleksiya l'na (*Linum usitatissimum* L.): sozdaniye, analiz i perspektivy ispol'zovaniya) [dissertation] St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетическая

- коллекция льна (*Linum usitatissimum* L.): создание, анализ и перспективы использования: дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).
- Porokhovinova E.A., Brutch N.B., Slobodkina A.A., Pavlov A.V. Flax lines mutant for chlorophyll coloration in the genetic collection of VIR. *Plant Biotechnology and Breeding*. [preprint] 2023. [in Russian] (Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Слободкина А.А., Павлов А.В. Линии льна мутантные по хлорофильной окраске в генетической коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. [в печати] 2023). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-0
- Shestakov S.V. Molecular genetics of photosynthesis. *Soros Educational Journal*. 1998;(8):22-27. [in Russian] (Шестаков С.В. Молекулярная генетика фотосинтеза. *Соросовский образовательный журнал*. 1998;(8):22-27).
- Smirnov V.G. Importance of genetic collections for fundamental research (Znachenie geneticheskikh kollektsey dlya fundamental'nykh issledovaniy). In: B.V. Rigin, E.I. Gayevskaya (eds.) *Identifitsirovannyy genofond rasteniy i selektsiya = Identified plant gene pool*. St. Petersburg: VIR; 2005. p.783-806. [in Russian] (Смирнов В.Г. Значение генетических коллекций для фундаментальных исследований. В кн.: *Идентифицированный генофонд растений и селекция* / под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. Санкт-Петербург: ВИР; 2005. С.783-806).
- Sudarshan G.P., Kulkarni M., Akhlov L., Ashe P., Shaterian H., Cloutier S., Rowland G., Wei Y., Selvaraj G. QTL mapping and molecular characterization of the classical *D* locus controlling seed and flower color in *Linum usitatissimum* (flax). *Scientific Reports*. 2017;7(1):15751. DOI: 10.1038/s41598-017-11565-7
- Vaylo V., Lyakh V. Influence of lethal chlorophyll mutation of "albina" type on seedling characters in oil flax and its inheritance. *Current Issues of Biology, Ecology and Chemistry*. 2014;7(1):111-116. [in Ukrainian] (Вайло В.В., Лях В.О. Вплив летальної хлорофільної мутації типу "albina" на ознаки проростків льону олійного та її успадкування. *Актуальні питання біології, екології та хімії*. 2014;7(1):111-116).
- Wang Z., Hobson N., Galindo L., Zhu S., Shi D., McDill J., Yang L., Hawkins S., Neutelings G., Datla R., Lambert G., Galbraith D.W., Grassa C.J., Gerald A., Cronk Q.C., Cullis C., Dash P.K., Kumar P.A., Cloutier S., Sharpe A.G., Wong G.K.-S., Wang J., Deyholos M.K. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled *de novo* from short shotgun sequence reads. *The Plant Journal*. 2012;72(3):461-473.
- Zare S., Mirolohi A., Sabzalim M.R., Saeidi G., Koçak M.Z., Hano C. Water stress and seed color interacting to impact seed and oil yield, protein, mucilage, and secoisolariciresinol diglucoside content in cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.). *Plants*. 2023;12(8):1632. DOI: 10.3390/plants12081632

Информация об авторах

Елизавета Александровна Пороховинова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

Александра Григорьевна Дубовская, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, a.dubovskaya@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2487-5912>

Information about the authors

Elizaveta A. Porokhovinova, Dr. Sci (Biology), Leading Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

Alexandra G. Dubovskaya, Cand. Sci (Agriculture), Senior Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, a.dubovskaya@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2487-5912>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 11.10.2023; одобрена после рецензирования 04.12.2023; принята к публикации 11.12.2023.

The article was submitted on 11.10.2023; approved after reviewing on 04.12.2023; accepted for publication on 11.12.2023.