

Научная статья

УДК 577.115.3

DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-05



Влияние генотипа и погодных условий Северо-Западного региона РФ на жирнокислотный состав масла семян льна (*Linum usitatissimum* L.)

Н. Б. Брач, В. В. Васипов, А. В. Павлов, Т. В. Шеленга

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

Автор, ответственный за переписку: Нина Борисовна Брач, n.brutch@vir.nw.ru

Лен – одна из основных масличных культур, посевы которой в последние годы значительно расширились, в том числе на территории с более суровым климатом. Для устойчивого получения высоких урожаев надлежащего качества необходим анализ влияния новых условий на потребительские свойства получаемой продукции. В работе проанализировано влияние погодных условий Северо-Запада РФ на жирнокислотный состав масла различных сортов масличного льна. Методом газовой хроматографии проанализировано содержание 16 жирных кислот у 20 сортов и линий из коллекции ВИР, выращенных в Ленинградской области в 2016-2018 годах и характеризующихся различным происхождением и разным составом масла. Установлено, что генотип практически не влияет на содержание в зрелых семенах короткоцепочечных минорных кислот (до C14), а также элаидиновой кислоты. При этом засуха сокращает их долю в масле вплоть до полного отсутствия. Количество длинноцепочечных кислот зависит как от генотипа, так и от условий выращивания. Доля линолевой и линоленовой кислот практически полностью определяется генотипом. В то же время нами подтверждены данные других авторов о том, что понижение температуры воздуха приводит к уменьшению доли олеиновой кислоты и увеличению доли линоленовой. Однако это справедливо только для сортов, содержащих большое количество линоленовой кислоты, то есть несущих доминантные аллели генов *FAD3A* и *FAD3B*, контролирующих последний этап десатурации жирных кислот у льна.

Ключевые слова: лен-масличный, *Linum usitatissimum* L., жирные кислоты, погодные условия, температура воздуха

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0005 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования»

Для цитирования: Брач Н.Б., Васипов В.В., Павлов А.В., Шеленга Т.В. Влияние генотипа и погодных условий Северо-Западного региона РФ на жирнокислотный состав масла семян льна (*Linum usitatissimum* L.) *Биотехнология и селекция растений*. 2024;7(4):7-17. DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-05

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 месту работы.

© Брач Н.Б., Васипов В.В., Павлов А.В., Шеленга Т.В., 2024

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-o5

Influence of the genotype and weather conditions of the Northwestern region of the Russian Federation on the linseed (*Linum usitatissimum* L.) oil fatty acid composition

Nina B. Brutch, Valdimir V. Vasipov, Andrey V. Pavlov, Tatiana V. Shelenga

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

Corresponding author: Nina B. Brutch, n.brutch@vir.nw.ru

Linseed is one of the main oil crops, the sowing area of which have expanded significantly in recent years and spread to the areas with a more severe climate. In order to achieve sustainable high yields of appropriate quality, it is necessary to analyze the impact of new climate conditions on the consumer properties of the products obtained. Current paper analyzes the influence of weather conditions of the Northwest of the Russian Federation on the oil fatty acid composition of different linseed cultivars. The content of 16 fatty acids was analyzed by gas chromatography in 20 cultivars and lines from the VIR collection grown in the Leningrad Region in 2016-2018 and characterized by different origins and different oil compositions. The content of 16 fatty acids was analyzed by gas chromatography. It was found that the genotype has practically no effect on the content of acids with short carbon chain (up to C14) and elaidic acid detected in mature seeds. At the same time, drought reduced their fraction in oil up to the point of complete absence. The amount of long-chain acids depended on both the genotype and the cultivation conditions. The fractions of linoleic and linolenic acids were almost totally determined by the genotype. At the same time, we have confirmed the data obtained by other authors reporting that a decrease in air temperature leads to a decrease of the amount of oleic acid and an increase in the fraction of linolenic acid. However, this is true only for the cultivars containing a large amount of linolenic acid, that is, for those bearing dominant alleles of the *FAD3A* and *FAD3B* genes that control the last stage of fatty acid desaturation in flax.

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

Acknowledgements: The studies were conducted within the framework of the State Assignment to VIR according to the Thematic Plan, Project No. FGEM-2022-0005 “Plant resources of oil and fiber crops at VIR as the basis for theoretical research and their practical utilization”.

For citation: Brutch N.B., Vasipov V.V., Pavlov A.V., Shelenga T.V. Influence of the genotype and weather conditions of the Northwestern region of the Russian Federation on the linseed (*Linum usitatissimum* L.) oil fatty acid composition. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2024;7(4):7-17. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-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 employers.

© Brutch N.B., Vasipov V.V., Pavlov A.V., Shelenga T.V., 2024

Введение

Масличный лен является одной из основных маслических культур в Российской Федерации. В последнее время прослеживается тенденция продвижения этой культуры в более северные регионы, в том числе на поля, ранее занимаемые льном-долгунцом, что требует анализа возможности получения качественной продукции в новых условиях. Востребованность данной культуры обуславливают уникальные свойства масла семян, которые, в свою очередь, определяются соотношением в нем основных предельных: стеариновой с диапазоном внутривидовой изменчивости 3-4% и пальмитиновой (5-7%), а также непредельных: олеиновой (16-20%), линолевой (14-70%), линоленовой (2-60%) жирных кислот (Gavrilova et al., 2020). Соотношение количества предельных и непредельных кислот в масле льна определяет его свойства и основные направления использования. В масле традиционных и большинства современных сортов преобладает линоленовая кислота (C18:3), благодаря которой льняное масло обладает уникальными целебными свойствами (Cunnane, 1995) и техническими характеристиками, но одновременно она способствует его быстрому прогорканию, что затрудняет применение масла в пищевой промышленности (Gavrilova et al., 2005).

Доли различных жирных кислот в растительном масле тесно связаны между собой, так как синтез этих кислот представляет собой единую цепь биохимических реакций. Он начинается с карбоксилирования ацетил-КоА и образования малонил-КоА. На следующем этапе ацетил-КоА – карбоксилирующий комплекс инициирует формирование малонил-ацильного белка-переносчика (АСР), который является исходным субстратом при синтезе жирных кислот (Durrett et al., 2008). Образовавшийся малонил-КоА присоединяется к растущей углеродной цепи. За счет последовательного присоединения двууглеродных фрагментов формируются миритоил- и пальмитоил- АЦФ (Tai, Jaworski, 1993). Рост углеродной цепи катализирует комплекс ацетил-КоА карбоксилазы (Nikolaou et al., 2003). За остановку элонгации молекул отвечают ацил-АЦФ-тиоэстеразы; которые гидролизуют АЦФ, вследствие чего образуются свободные жирные кислоты. За десатурацию углеродных цепей отвечает система ферментов-десатураз (Somerville et al., 2000).

Генетический контроль синтеза жирных кислот льна изучен достаточно подробно. Известно, что удлинение углеродной цепи от C16 до C18 осуществляет синтетаза, контролируемая геном *FAB1*. Образование двойных связей между атомами углерода осуществляется десатуразной ферментной системой, контролируемой генами *SAD1* и *SAD2*, продукты которых преобразуют стеариновую кислоту в олеиновую. Установлена структура этих генов и их белковых продуктов, которые гомологичны и имеют степень сходства 99%. Для *SAD1* описано 4 изоформы (Radovanovic et al., 2014).

Следующий этап десатурации с формированием вто-

рой двойной связи в 9 положении углеродной цепи приводит к образованию линолевой кислоты (C18:2) – этот процесс контролируют гены *FAD2A* и *FAD2B*. (Fofana et al., 2006). Линоленовая кислота (C18:3) образуется под действием генов *FAD3A*, *FAD3B* и *FAD3C*. Для *FAD3A* известно шесть изоформ, четыре из которых не приводят к инактивации фермента. Только две изоформы не дают полноценного продукта. Это: *B* – из-за нонсенс-мутации в первом экзоне и *C* – в связи с заменой гистидина на тирозин в первом His-box активного центра десатуразы. Все образцы с генами, не имеющими функционального продукта, получены с помощью EMS-мутагеназа (Vrinten et al., 2005, Banik et al., 2011, Thambugala et al., 2013). Кроме того, все перечисленные гены имеют множественные аллели, характеризующиеся делециями и точковыми мутациями (Khadake et al., 2009, Krasowska et al., 2007). У льна гены, контролирующие десатуразу-2, считаются основными определяющими жирнокислотный состав масла. При этом продукт гена *FAD2B* имеет больший эффект, чем *FAD2A* (Fofana et al., 2006). *FAD3A* и *FAD3B* гомологичны и имеют степень сходства более чем 95%, но, как было установлено (Banik et al., 2011), последний имеет более высокий уровень экспрессии. Однако экспрессия генов десатураз значительно не различалась у образцов с разным жирнокислотным составом масла (Thambugala, Cloutier, 2014). В то же время были обнаружены различия динамики экспрессии генов десатураз и соответствие их дифференциальных профилей различиям накопления жирных кислот у генотипов с высоким и низким уровнем линоленовой кислоты (Rajwade et al., 2014). Таким образом, механизм экспрессии описанных генов требует дальнейшего изучения.

К настоящему времени проведено много экспериментов по тестированию влияния различных факторов среды на состав масла семян растений. Многие из них были посвящены анализу активности десатураз в разных условиях выращивания. У арабидопсиса было отмечено изменение экспрессии генов и содержания соответствующих белков для $\Delta 9$, $\Delta 12$, и $\Delta 15$ десатураз в различных условиях (Vega et al., 2004; Teixeira et al., 2009; Teixeira et al., 2010). Кроме того, были найдены QTL маркеры для $\Delta 6$ десатуразы (Menard et al., 2017). В некоторых экспериментах было показано, что повышение температуры снижает активность десатураз за счет их разрушения (Dar et al., 2017). Это объясняет увеличение содержания линоленовой кислоты в семенах льна при снижении температуры воздуха (Hatanaka et al., 2021).

Впервые низколиноленовые селекционные сорта льна (solin) ‘LinolaTM’ появились только в конце 70-х годов прошлого века в Канаде на основе мутантов австралийского происхождения (Green, 1986). Они содержат около 2% линоленовой кислоты и являются двойными рецессивными гомозиготами по комплементарным генам *lufad3a* и *lufad3b* (изначально названным *ln1* и *ln2*). Затем были выведены другие сорта, как потомки сорта ‘Linola’, так и полученные независимо от него. Таким образом, сфор-

мировались две группы сортов: высоколиноленовые, содержащие в масле от 30 до 70% линоленовой кислоты, и низколиноленовые, имеющие около 3% линоленовой кислоты. Ценными для селекции льна считают гены *fad3a* и *fad3b*, так как они кодируют десатуразы, превращающие линолевую кислоту в линоленовую, необходимую для технического масла, но нежелательную для пищевого (You et al., 2014). При поступлении в коллекцию ВИР у таких образцов было подтверждено пониженное содержание линоленовой кислоты в масле (Brutch et al., 2016).

В настоящее время набирают популярность среднелиноленовые сорта. Их масло может храниться дольше, чем высоколиноленовое, оно полезнее, чем низколиноленовое. Одним из первых был создан сорт 'Raciol' (Чехия, Агритек), который обладает примерно одинаковым количеством линолевой и линоленовой кислот (Tejcklova et al., 2011). В ВИРе создана линия, у которой снижение содержания линолевой и линоленовой кислот в масле происходит за счет увеличения доли олеиновой (Porokhvinova et al., 2019).

Хотя гены, контролирующие биосинтез жирных кислот у льна довольно подробно описаны, влияние условий выращивания льна на качество масла изучено далеко

недостаточно. Наши предыдущие исследования, проведенные в Томской области, показали, что погодные условия года выращивания достоверно влияют только на содержание лауриновой, пальмитиновой, стеариновой и цис-вакценовой кислот (Porova et al., 2021). Кроме того, было установлено значительное случайное варьирование, включавшее в себя в данном случае взаимодействие генотипов с погодными условиями, особенно для количества миристиновой, пальмитолеиновой, маргариновой, эйкозеновой, арахидоновой, бегеновой кислот. Такие результаты указывают на необходимость дальнейшего изучения данного вопроса для получения продукции стабильно высокого качества. В связи с этим, целью наших настоящих исследований явился дальнейший анализ влияния погодных условий на жирнокислотный состав масла семян аналогичного набора сортов масличного льна, выращенных в Северо-Западном регионе.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили 20 образцов масличного льна из коллекции ВИР, различающиеся по жирнокислотному составу масла (табл. 1).

Таблица 1. Образцы масличного льна, выращенные в 2016-2018 годах на полях Пушкинских лабораторий ВИР

Table 1. Oil flax accessions grown in 2016-2018 in the fields of the Pushkin laboratories of VIR

№ по кат. ВИР/ Number	Название/ Name	Происхождение/ Origin
к-5831	'ВИР 1650'	Российская Федерация
к-8156	'Северный'	Российская Федерация
к-8409	'Кинельский 2000'	Российская Федерация
к-5579	'Воронежский 1308'	Российская Федерация
к-8438	'Айсберг'	Российская Федерация
к-8451	'Shanxi'	Китай
к-8599	'Walaga'	Австралия
к-8605	'Amon'	Чехия
к-8606	'Omega'	Канада
к-8677	'Исток'	Российская Федерация
к-8843	IDG 4101	Чехия
к-8587	л-1-1 из к-6272 ('L. Dominion')	Ирландия
к-8589	л-2 из к-6392 ('Bolley Golden')	США
к-8597	л-1-2 из и-601679 ('Eyre')	Австралия
и-0148214	л-1 из к-6298 ('Minerwa')	США
и-0151239	л-1 из к-3730	Китай
и-0139791	л-2-3 из к-6210 (NP (RR) 38)	Индия
и-0139804	л-1 к-6608 ('Currong')	Австралия
и-0139808	л-1 к-6634 ('Mermilloid')	Чехия
л-3 из и-620805	№ 854	Великобритания

Семена высевали в 2016-2018 годах в начале мая по 8 граммов на делянку площадью 1м², с междурядьями 12,5 см согласно методическим указаниям (Kutuzova, Pitko, 1988). Семена были собраны в фазе желтой

спелости.

Метеорологические наблюдения проводили непосредственно на экспериментальном поле (табл. 2).

Таблица 2. Среднемесячные температуры воздуха и месячные суммы осадков
Table 2. Average monthly air temperatures and monthly precipitation amounts

Месяц/ Month	Среднемесячная температура воздуха, °C/ Average monthly air temperature, °C			Месячная сумма осадков, мм/ Total monthly precipitation, mm		
	Год/ Year			Год/ Year		
	2016	2017	2018	2016	2017	2018
май/ May	17,5	10,6	13,4	17,8	6,9	26,9
июнь/ June	18,0	15,4	15,1	63,8	119,3	9,2
июль/ July	19,6	17,7	19,2	174,2	177,9	77,1
август/ August	18,2	18,2	16,7	174,3	237,4	42,9

Лето сезона 2016 года отличалось относительно ровной теплой погодой. Недостаток дождей весной был восполнен во второй половине лета (см. табл. 2). Весна 2017 года была самой холодной и засушливой, но к концу сезона температура воздуха повысилась, пошли дожди. Температура воздуха в 2018 году была невысокой и только в июле сравнялась с показателем 2016 года. Кроме того, летние месяцы 2018 года оказались самыми засушливыми.

Жирно-кислотный состав масла всех выращенных в рамках данного опыта семян льна был определен в 2024 году методом газовой хроматографии. Для анализа 0,1 г семян каждого образца измельчали и смешивали с 1,5 мл н-гексана, встряхивали на шейкере Vortex 3 (ИКА, Германия), затем центрифугировали при 10 000 g в течение трех минут на центрифуге Eppendorf 5414R (Eppendorf AG, Германия). Гексановую фракцию выпаривали досуха в среде газообразного азота, затем добавляли 0,5 мл 0,1 молярного раствора гидроксида натрия в метаноле и нагревали в течение 15 мин при 100°C для получения метиловых эфиров жирных кислот. После охлаждения в пробирку помещали 0,5 мл н-гексана, энергично встряхивали с помощью шейкера Vortex 3, затем фракцию гексана переносили в пробирку для газовой хроматографии (Grigoriev et al., 2023). Газохроматографический анализ проводили на газовом хроматографе Хроматек-Кристалл-5000.2NP (ЗАО СКБ «Хроматек», Россия) с пламенно-ионизационным детектором. Метиловые эфиры жирных кислот разделяли на полярной колонке Omegawax TM 250 (полиэтиленгликоль, 30,0 мкм, 250,00 мкм, 0,25 мкм; США) при нагревании от 170°C до 220°C, при скорости нагревания 3°C/мин.; объем вводимой пробы – 1,0 мкл, расход гелия – 1,3 мл/мин. Идентификацию жирных кислот проводили с использованием

времени выдержки стандартной смеси метиловых эфиров жирных кислот (37 компонентов, 47885U, Supelco, США). Хроматограммы обрабатывали с использованием программ Хроматек Навигатор – 3.0.2402.14 (ЗАО СКБ «Хроматек», Россия). Содержание метиловых эфиров жирных кислот рассчитывали методом внутренней нормализации, содержание каждой жирной кислоты выражали в процентах от общего содержания жирных кислот (Приложение). Математическую обработку полученных результатов проводили с использованием дисперсионного анализа в программе Excel.

Результаты

Масляная кислота (С:4). Процесс биосинтеза жирных кислот начинается с образования масляной кислоты. В репродукции семян 2018 года масляная кислота не была обнаружена ни у одного из изученных сортов. Некоторые образцы в 2016 или 2017 годах содержали от 0,004% до 1,438% масляной кислоты, причем в 2016 году, когда температура воздуха была выше, таких образцов было больше. Только китайский образец к-8451, 'Shanxi' содержал 0,005% и 0,036% этой кислоты в 2016 и 2017 годах соответственно. У 11 образцов масляная кислота не была обнаружена совсем (см. Приложение). По результатам дисперсионного анализа (табл. 3) высокая доля неучтенных факторов, влиявших на содержание масляной кислоты, которая в данном случае включает в себя взаимодействие генотипической и средовой составляющих изменчивости признака (65,0%), не позволила достоверно определить доли влияния генотипа и погодных условий на ее количество в семенах льна.

Таблица 3. Доля влияния генотипа и года воспроизведения образца на содержание жирных кислот в масле семян льна по результатам двухфакторного дисперсионного анализа

Table 3. The influence of genotype and year of accession regeneration on the fatty acids content in linseed oil according to the two-way ANOVA results

Жирная кислота/ Fatty acid	Доля влияния, % Percentage of influence		
	генотип/ genotype	год/ year	неучтенные факторы/ unaccounted factors
Масляная (C:4)	31,4	3,6	65,0
Капроновая (C6:0)	33,0	11,0*	56,0
Каприловая (C8:0)	39,9	3,7	56,4
Каприновая (C10:0)	9,0	70,6*	20,4
Ундециловая (C11:0)	31,4	7,4	61,2
Лауриновая (C12:0)	8,6	77,5*	13,9
Тридециловая (C13:0)	15,9	61,4*	22,7
Миристиновая (C14:0)	68,4*	23,4*	8,3
Пальмитиновая (C16:0)	89,3*	5,6*	5,1
Пальмитолеиновая (C16:1)	69,1*	27,0*	3,9
Стеариновая (C18:0)	66,1*	24,1*	9,8
Элаидиновая (C18:1 транс-9)	27,7	33,3*	39,0
Олеиновая (C18:1 цис-9)	37,0*	52,9*	10,2
Вакценовая (C18:1 цис-11)	34,1*	35,1*	30,8
Линолевая (C18:2 цис-9,12)	99,1*	0,0	0,9
Линоленовая (C18:3 цис-9,12,15)	97,8*	1,1*	1,0

* – Влияние фактора достоверно при $p < 0,05$ / The influence of the factor is reliable at $p < 0.05$

Капроновая кислота (C6:0). На следующем этапе биосинтеза образуется капроновая кислота. В 2018 году капроновая кислота была обнаружена только в половине всех изученных образцов в количестве от 0,007% до 0,015%. В 2016 и 2017 годах ее синтезировали все изученные образцы в количестве от 0,004% до 0,183%. Ее максимальное количество было зафиксировано у образца №854 из Великобритании (к-8994) в 2016 году (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал низкое, но все же достоверное влияние погодных условий на содержание в масле капроновой кислоты – 11,0% – с высокой долей влияния неучтенных факторов – 56,0%. Влияние генотипа на количество капроновой кислоты в семенах изученных сортов хотя и составило 33%, но было статистически незначимо.

Каприловая кислота (C8:0). Каприловая кислота была обнаружена практически во всех образцах за исключением четырех, выращенных в 2018 году – ‘Айсберг’ (к-8438), ‘Eure’, Австралия (к-8597), л-1-2 из и-601679 ‘Mermiloid’ (и-0139808) и №854 из Великобритании (к-8994). Максимальное ее содержание было зафиксировано в 2018 году у линии-1 из к-6608, ‘Currong’ (Австралия) – 0,024% (см. Приложение). Дисперсионный анализ

не выявил достоверного влияния генотипа или погодных условий на синтез каприловой кислоты при высокой доле неучтенных факторов – 56,4%, включавшей в данном случае взаимодействие генотипа и условий выращивания.

Каприновая кислота (C10:0). В 2016 и 2017 годах присутствие каприновой кислоты зафиксировали во всех образцах в количестве от 0,004% до 0,017%. В 2018 году она присутствовала только в образце IDG 4101 из Чехии (к-8843) в количестве 0,008% (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал сильное достоверное влияние именно условий года – 70,6% – на количество каприновой кислоты в масле льна.

Ундециловая кислота (C11:0). В 2018 году ундециловая кислота тоже не была обнаружена ни в одном из изученных образцов. В 2016 и 2017 годах она присутствовала во всех изученных образцах в концентрациях от 0,001% до 0,007%. Исключение составил только сорт ‘ВИР 1650’, у которого в 2017 году было обнаружено 0,078% этой кислоты (см. Приложение). Дисперсионный анализ не выявил достоверного влияния генотипа или погодных условий на синтез ундециловой кислоты при высокой доле влияния неучтенных факторов, включавшей в себя взаимодействие генотипа и комплекса внешних условий – 61,2%.

Лауриновая кислота (C12:0). В 2018 году лауриновая кислота была обнаружена только в одном образце – IDG 4101 из Чехии (к-8843) в количестве 0,007%. В 2016 и 2017 годах ее присутствие зафиксировали во всех образцах в количестве от 0,002% до 0,008% (см. Приложение). При этом дисперсионный анализ показал сильное достоверное – 77,5% – влияние условий года на содержание лауриновой кислоты в масле льна.

Тридециловая кислота (C13:0). В 2018 году тридециловая кислота была обнаружена в большинстве изученных образцов кроме линий: 2 из к-6392, ‘Bolley Golden’ (к-8589), 1-2 из и-601679 ‘Eure’ (к-8597) и 1 к-6634 ‘Mermiloid’ (и-0139808). В 2016 и 2017 годах она присутствовала во всех образцах в количестве от 0,007% до 0,039% (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал сильное достоверное – 61,4% – влияние условий года на образование тридециловой кислоты в масле льна.

Миристиновая кислота (C14:0). Миристиновая кислота формировалась в семенах всех образцов во все годы изучения в количествах от 0,031% до 0,063% (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа и условий года – 68,4% и 23,4%, соответственно – на синтез этой кислоты.

Пальмитиновая кислота (C16:0). За годы изучения содержание пальмитиновой кислоты в масле образцов семян льна составляло от 4,5% до 7,0%. При этом, у всех изученных образцов коэффициент вариации ее доли в общей массе жирных кислот по годам не достигал 8% (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа – 89,3% – и погодных различий – 5,6% – на ее содержание в масле при доле неучтенных факторов – 5,1%.

Пальмитолеиновая кислота (C16:1). Содержание пальмитолеиновой кислоты в 2016-2018 годах у всех изученных образцов варьировало от 0,037% до 0,136%. В среднем за 3 года изучения самое низкое содержание пальмитиновой кислоты было у линии-1 из к-6608, ‘Currong’ (Австралия) – 0,044%, а самое высокое – 0,108% – в образце IDG 4101 из Чехии (к-8843) (см. Приложение). Дисперсионный анализ, как и в случае пальмитиновой кислоты, выявил достоверное влияние генотипа – 69,1% – и погодных различий – 27,0% – на ее содержание в масле.

Стеариновая кислота (C18:0). В изученных за трехлетний период образцах содержание стеариновой кислоты варьировало от 2,4% до 5,8%. В среднем за три года изучения самое низкое содержание стеариновой кислоты было у линии-1 из к-3730 (Китай) – 2,6%, а самое высокое – 4,8% – у линии-1 из к-6608, ‘Currong’ (Австралия) (см. Приложение). Как и для пальмитиновой и пальмитолеиновой кислот дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа – 66,1% – и погодных различий – 24,1% – на ее содержание в масле при доле неучтенных факторов – 9,8%.

Элаидиновая кислота (C18:1 транс-9). В 2018 году элаидиновая кислота была обнаружена только в шести

образцах из 20 в количестве от 0,022% до 0,026%. В 2016 и 2017 годах ее содержание варьировало от 0,006% до 0,035%. В среднем за три года изучения больше всего элаидиновой кислоты синтезировал сорт ‘Северный’ (к-8156) – 0,024%, а меньше всех – линия-1 из к-3730 (Китай) – 0,007% (см. Приложение). По результатам дисперсионного анализа ее содержание достоверно зависело только от условий выращивания – 33,3%.

Олеиновая кислота (C18:1 цис-9). За три года изучения 20 образцов льна содержание олеиновой кислоты в масле варьировало от 11,3% до 23,6%, причем самое низкое ее содержание наблюдали в 2017 году в среднем – 13,3%, а самое высокое в среднем – 19,0% – в 2016 году. Самыми продуктивными в отношении этой кислоты за три года изучения – больше 19,0% – стали линия-1 из к-6608, ‘Currong’ (Австралия), линия 2-3 из индийского образца NP (RR) 38 (к-6210) и линия 1-2 из и-601679 сорта ‘Eure’ (к-8597) (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа – 37,0% – и погодных условий – 52,9% – на ее содержание.

Вакценовая кислота (C18:1 цис-11). Вакценовая кислота была обнаружена почти во всех пробах кроме масла сортов ‘ВИР 1650’ (к-5831) и ‘Северный’ (к-8156) репродукции 2017 года. Во всех остальных вариантах опыта ее содержание варьировало от 0,41% до 0,97%. В среднем за три года изучения больше всего вакценовой кислоты содержали семена образца IDG 4101 из Чехии (к-8843) – 0,81%. Меньше всего ее синтезировал сорт ‘Северный’ (к-8156) – 0,47% (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал достоверное влияние на ее содержание как генотипа, так и условий выращивания – 34,1% и 35,1%, соответственно.

Линолевая кислота (C18:2 цис-9.12). По содержанию линолевой кислоты изученные образцы можно разделить на две группы: 1. Сорта с высоким ее содержанием – в среднем за три года 60 и более процентов: ‘Amon’, Чехия (к-8605), ‘Walaga’, Австралия (к-8599), ‘Исток’ (к-8677), образец №854 из Великобритании (к-8994) и линия 1-2 из и-601679 ‘Eure’ (к-8597), и низким – 12%-18% (см. Приложение). Дисперсионный анализ показал, что за 99% изменчивости содержания линолевой кислоты отвечает генотип.

Линоленовая кислота (C18:3 цис-9.12.15). По содержанию линоленовой кислоты изученные образцы четко разделились на две группы: большинство синтезировало большое ее количество – 51%-60%, но у некоторых её доля составила только 4-6%: ‘Amon’, Чехия (к-8605), линия 1-2 из и-601679 ‘Eure’ (к-8597) и образец №854 из Великобритании (к-8994). Особый интерес представляет сорт ‘Walaga’, Австралия (к-8599), масло которого содержало в среднем за три года 12,6% линоленовой кислоты. Таким образом, образцы с высоким содержанием линолевой кислоты имели мало линоленовой и наоборот (см. Приложение). По результатам дисперсионного анализа ее содержание достоверно – на 97,8% – зависело от генотипа и лишь на 1,1% – от условий года выращивания.

Обсуждение

Самой короткоцепочечной жирной кислотой, с которой начинается биосинтез всех остальных кислот, является масляная кислота. Тот факт, что у девяти образцов она не была обнаружена ни в один из трех лет изучения, указывает на то, что она, скорее всего, была полностью израсходована растениями для синтеза более длинноцепочечных молекул. Лишь в отдельных случаях некоторое ее количество оставалось в семенах до момента созревания. Основная доля изменчивости наличия масляной кислоты в зрелых семенах по результатам дисперсионного анализа приходилась на неучтенные факторы – 65%, которые в данном случае включают в себя взаимодействие генотипа и погодных условий. На существенную зависимость сохранения масляной кислоты от погодных условий, а главное – от количества осадков, указывает и тот факт, что она совсем не была обнаружена в засушливом 2018 году.

Сухая погода лета 2018 года оказала значительное влияние и на количество следующей в пути биосинтеза капроновой кислоты. Доля этого влияния оказалась статистически значимой, несмотря на то, что составила только 11%. У многих образцов капроновая кислота не была обнаружена, а значит – легко вступала в реакцию дальнейшего удлинения углеродной цепи. В то же время влияние генотипа не было подтверждено статистически, хотя достигло 33%. Причиной этого, вероятно послужило сильное варьирование количества капроновой кислоты по годам с коэффициентом вариации, превышавшим у ряда образцов 100%. Самым стабильным по этому признаку оказался образец IDG 4101 из Чехии (к-8843). Выявление генотипов со стабильным проявлением признаков имеет принципиальное значение для селекции, так как на их основе могут быть созданы сорта, постоянно дающие высокие урожаи наилучшего качества. С другой стороны, их углубленное изучение открывает путь к пониманию генетической природы устойчивости растений к «капризам» окружающей среды.

На количество каприловой и ундециловой кислот ни генотип, ни погодные условия не оказывали статистически значимого влияния. Но высокая доля влияния неучтенных факторов (56,4% и 61,2% соответственно), а также достаточно высокий коэффициент вариации количества этих кислот, иногда достигавший 100%, видимо, говорят о сильном включении в эту долю взаимодействия генотипа с внешними условиями. Однако и в данном случае следует отметить ряд образцов, характеризующихся относительно стабильным проявлением признака и коэффициентом вариации 16%-20%. В отличие от описанных выше кислот, каприновая, лауриновая и тридециловая кислоты продемонстрировали сильную зависимость количества от погодных условий – 70,6%; 77,5% и 61,4%, соответственно, что выразилось в значительном варьировании их содержания по годам изучения:

эти кислоты тоже совсем не были обнаружены в засушливом 2018 году.

Сравнение полученных в данном опыте результатов с проанализированными ранее данными биохимического анализа аналогичного набора сортов льна, выращенных в Томской области (Pорова et al., 2021), показали их значительное совпадение по содержанию кислот, проанализированных в обоих экспериментах.

В целом можно сказать, что генотип практически не влияет на количество короткоцепочечных предельных жирных кислот. Видимо, это связано с тем, что они являются промежуточными этапами образования более крупных молекул и к моменту созревания семян в свободном состоянии их почти не остается. Кроме того, можно предположить, что мутации, нарушающие биосинтез жирных кислот на ранних этапах удлинения углеродной цепи, что теоретически могло бы привести к накоплению короткоцепочечных кислот, скорее всего, являются летальными и сразу элиминируются естественным отбором. В то же время, следует отметить, что содержание в масле этих кислот в значительной степени зависит от погодных условий и их взаимодействия с генотипами, которое, в данном случае, включается в долю влияния неучтенных факторов. Это подтверждается тем, что недостаток влаги в 2018 году, а особенно в июне, когда после цветения начинается развитие семени, видимо ускорил образование более длинноцепочечных кислот, и в ряде сортов короткоцепочечные кислоты к созреванию семян были израсходованы полностью.

Содержание в масле льна длинноцепочечных жирных кислот, начиная с миристиновой кислоты, основу которой составляют 14 атомов углерода, зависит в основном от генотипа. Исключение составляет элаидиновая кислота, являющаяся транс-изомером олеиновой кислоты. Ее образование статистически значимо зависит только от погодных условий. Количество самой олеиновой кислоты и ее изомера вакценовой кислоты в значительной степени определяется как генотипом, так и погодными условиями. Наши данные согласуются с ранее полученными результатами (Hatanaka et al., 2021). Ученые установили, что понижение температуры воздуха приводит к снижению количества олеиновой кислоты и увеличению доли линоленовой. В таблице 4 приведены результаты сравнения долей олеиновой и линоленовой кислот, содержащихся в семенах урожаев 2016-2018 годов. Сопоставление средних температур периодов от цветения до созревания семян индивидуально у каждого из изученных образцов, показал, что меньше всего олеиновой кислоты содержали семена, созревшие при самой низкой температуре, имевшей место в 2017 году. Хотя количество линоленовой кислоты по результатам дисперсионного анализа определяется почти исключительно генотипом, наши результаты показали, что на ее содержание слабо, но все же значительно влияют погодные условия. При этом больше всего ее образуется при низкой температуре воздуха. Исключение составляют низколиноленовые сорта.

Таблица 4. Средняя температура воздуха периодов цветение-созревание и содержание линоленовой и олеиновой кислот у изученных образцов в 2016-2018 годах

Table 4. Average daily temperatures during the flowering to maturity period and the linolenic and oleic acids content in the evaluated accessions in 2016-2018

Название/ Name	Средняя температура периода цветение-созревание, °С Average daily temperatures during the flowering to maturity period, °С			Содержание линоленовой кислоты (C18:3 цис-9.12.15), % Linolenic acid content, %			Содержание олеиновой кислоты (C18:1 цис-9), % Oleic acid content		
	Год/ Year	2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017
‘ВИР 1650’	19,4	18,4	19,0	52,3	60,3*	55,7	22,4	15,4*	18,3
‘Северный’	19,4	18,4	19,3	50,5	64,5*	57,5	20,7	12,1*	16,6
‘Кинельский 2000’	19,2	16,3	19,9	52,6	62,4*	56,1	19,0	13,0*	17,0
‘Воронежский 1308’	19,2	18,1	19,4	49,0	59,6*	53,7	21,0	14,9*	19,0
‘Айсберг’	19,1	18,2	19,1	54,8	63,2*	57,2	19,4	11,7*	16,4
‘Shanxi’	19,4	18,4	19,3	57,5	63,3*	59,3	15,8	11,7*	14,2
‘Walaga’	19,1	18,2	18,9	16,6*	10,6	10,4	19,5	13,3*	15,7
‘Amon’	19,5	18,2	19,8	5,5*	3,8	2,7	14,0	12,4*	15,0
‘Omega’	19,2	18,3	19,3	48,9	55,3*	47,4	19,3	14,8*	18,7
‘Исток’	19,3	18,4	19,2	5,3	7,2	7,9*	13,5	12,6*	15,2
IDG 4101	19,2	18,7	19,5	49,7	59,1*	51,7	16,8	13,0*	17,2
л-1-1 из к-6272 (‘L.Dominion’)	19,2	18,0	18,9	54,5	60,0*	56,1	18,1	12,4*	16,9
л-2 из к-6392 (‘Bolley Golden’)	19,6	18,7	18,9	57,7	64,3*	61,5	16,6	12,0*	14,0
л-1-2 из и-601679 (‘Eyre’)	19,7	18,4	20,6	6,6	4,7	7,1*	22,7	16,2*	18,1
л-1 из к-6298 (‘Minerva’, США)	19,6	18,6	18,2	55,5	61,8*	56,0	19,7	12,6*	16,6
л-1 из к-3730 (Китай)	19,4	18,4	18,8	61,8	66,4*	62,5	15,9	11,8*	15,7
л-2-3 из к-6210 (NP (RR) 38)	19,7	18,4	19,9	43,8	56,6*	48,6	22,8	14,9*	22,0
л-1 к-6608 (‘Currong’)	19,3	18,4	18,5	51,8	58,9*	53,5	23,6	14,6*	19,7
л-1 к-6634 (‘Mermilloid’)	19,1	18,4	18,4	54,7	62,9*	59,5	17,5	11,3*	14,1
№ 854, Великобритания	19,2	18,4	19,3	4,4	2,1	5,5*	22,0	16,1*	17,3

* – самое высокое содержание линоленовой кислоты и самое низкое содержание олеиновой кислоты за три года изучения/
* – the highest linolenic acid content and the lowest oleic acid content in three years of study

У всех образцов самое низкое содержание олеиновой кислоты было отмечено в 2017 году, в самую прохладную погоду. То есть, понижение температуры способствует её дальнейшей десатурации. Самое большое количество линоленовой кислоты было отмечено также в 2017 году, но только у образцов с генотипически обусловленным высоким её содержанием, то есть несущих аллели дикого типа генов *LUFAD3A* и *LUFAD3B*.

Интересные результаты были получены при анализе содержания в масле линолевой кислоты. Оказалось, что погодные условия совсем не влияют на ее количество при незначительном случайном варьировании. Эти данные

согласуется с полученными нами ранее результатами анализа состава масла такого же набора сортов льна, выращенного в Томской области (Popova et al., 2021).

Заключение

В представленной работе проанализировано влияние погодных условий Северо-Западного региона РФ на биохимический состав масла семян масличного льна. Семена 20 сортов и линий льна, которые выращивали три года подряд, были проанализированы на содержание 16 жирных кислот. Установлено, что коли-

чество масляной, каприловой, ундециловой кислот невелико и статистически значимо не зависит ни от генотипа образца, ни от условий выращивания. На долю в масле капроновой, каприновой, лауриновой, тридециловой и элаидиновой кислот в различной степени влияют только погодные условия. Синтез миристиновой, пальмитиновой, пальмитолеиновой, стеариновой, олеиновой и вакценовой кислот зависит как от генотипа, так и от условий выращивания. Количество линолевой и линоленовой кислот почти полностью зависит от генотипа. В то же время полученные результаты подтверждают утверждение других авторов о том, что повышение температуры способствует дальнейшей десатурации олеиновой кислоты до линоленовой, но только у образцов с ее высоким содержанием, то есть у тех, что характеризуются наличием аллелей дикого типа генов *LUFAD3A* и *LUFAD3B*.

References/Литература

- Banik M., Duguid S., Cloutier S. Transcript profiling and gene characterization of three fatty acid desaturase genes in high, moderate, and low linolenic acid genotypes of flax (*Linum usitatissimum* L.) and their role in linolenic acid accumulation. *Genome*. 2011;54:471-483. DOI: 10.1139/g11-013
- Brutch N.B., Porokhoviniva E.A., Shelenga T.V. Innovative possibilities for linseed breeding orientated at the different oil composition. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016;30(6):5-8. [in Russian] (Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Шеленга Т.В. Инновационные возможности селекции масличного льна, ориентированной на различный состав масла. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(6):5-8).
- Cunnane S. Metabolism and function of α -linolenic acid in humans. In: Cunnane S. *Flax seed in human nutrition*. Champaign, USA: AOCS Press; 1995. p. 99-127.
- Dar A.A., Choudhury A.R., Kancharla P.K., Arumugam N. The *FAD2* gene in plants: occurrence, regulation, and role. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1789. DOI: 10.3389/fpls.2017.01789
- Durrett T.P., Benning C., Ohlrogge J. Plant triacylglycerols as feedstocks for the production of biofuels. *The Plant Journal*. 2008;54(4):593-607. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2008.03442.x
- Fofana B., Cloutier S., Duguid S., Ching J., Rampitsch C. Gene expression of stearoyl-ACP desaturase and delta12 fatty acid desaturase 2 is modulated during seed development of flax (*Linum usitatissimum*). *Lipids*. 2006;41(7):705-712. DOI: 10.1007/s11745-006-5021-x
- Gavrilova V., Brutch N., Dubovskaya A., Konkova N., Porokhovinova E. Genetic and breeding aspects that determine the quality of seeds, oil and meal of flax, sunflower, rapeseed and camelina (Geneticheskiye i selektsionnyye aspekty, opredelyayushchiye kachestvo semyan, masla i shrota l'na, podsolnechnika, rapsa i ryzhika). In: *Oil and fat industry - 2005: factors determining the quality of oil and fat products: Materials of the 5th International conference; 2005 October 19-20; St. Petersburg, Russia*. St. Petersburg; 2005. p.20-22. [in Russian] (Гаврилова В.А., Брач Н.Б., Дубовская А.Г., Конькова Н.Г., Пороховинова Е.А. Генетические и селекционные аспекты, определяющие качество семян, масла и шрота льна, подсолнечника, рапса и рыжика. В кн.: *Масложировая индустрия – 2005: факторы, определяющие качество масложировых продуктов (Maslozhirovaya industriya – 2005: faktory, opredelyayushchiye kachestvo maslozhirovykh produktov): материалы докладов 5-ой Международной конференции; 19-20 октября 2005 г.; Санкт-Петербург, Россия*. Санкт-Петербург; 2005. С.20-22).
- Gavrilova V., Shelenga T., Porokhovinova E., Dubovskaya A., Konkova N., Grigoryev S., Podolnaya L., Konarev A., Yakusheva T., Kishlyan N., Pavlov A., Brutch N. The diversity of fatty acid composition in traditional and rare oil crops cultivated in Russia. *Biological Communications* 2020;65(1):68–81. DOI: 10.21638/spbu03.2020.106
- Green A. Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum*) seed oil. *Theoretical and Applied Genetics*. 1986;72(5):654-661. DOI: 10.1007/BF00289004
- Grigoriev S.V., Illarionova K.V., Podolnaya L.P., Shelenga T.V. The use of the principal component analysis in ranking hemp (*Cannabis sativa* L.) accessions according to the seed oil fatty acid composition for crop improvement. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):6-13. [in Russian] (Григорьев С.В., Илларионова К.В., Подольная Л.П., Шеленга Т.В. Использование метода главных компонент в ранжировании образцов конопли посевной *Cannabis sativa* L. по жирнокислотному составу масла для ускорения селекции. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):6-13). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-02
- Hatanaka T., Yamamoto N., Araki R., Kishigami M., Nakamoto T., Masumura T., Sugimoto T. Fatty acid compositions of triacylglycerols in flax (*Linum usitatissimum* L.) seeds with varied seeding dates and nitrogen fertilization in a temperate region of Japan. *Soil science and plant nutrition* 2021;67(3):269–276. DOI: 10.1080/00380768.2021.1908093
- Khadake R.M., Ranjekar P.K., Harsulkar A.M. Cloning of a novel omega-6 desaturase from flax (*Linum usitatissimum* L.) and its functional analysis in *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular Biotechnology*. 2009;42(2):168-174. DOI: 10.1007/s12033-009-9150-3
- Krasowska A., Dziakowicz D., Polinceusz A., Plonka A., Lukaszewicz M. Cloning of flax oleic fatty acid desaturase and its expression in yeast. *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 2007;84(9):809-816. DOI: 10.1007/s11746-007-1106-9
- Kutuzova S.N., Pitko A.G. Guidelines for the study of the flax collection (*Linum usitatissimum* L.) (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu kolleksii l'na (*Linum usitatissimum* L.)). Leningrad: VIR; 1988. [in Russian] (Кутузова С.Н., Питько А.Г. Методические указания по изучению коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.)). Ленинград: ВИР; 1988).
- Menard G.N., Moreno J.M., Bryant F.M., Munoz-Azcarate O., Kelly A.A., Hassani-Pak K., Kurup S., Eastmond P.J. Genome wide analysis of fatty acid desaturation and its response to temperature. *Plant Physiology*. 2017;173(3):1594-1605. DOI: 10.1104/pp.16.01907
- Nikolau B.J., Ohlrogge J.B., Wurtele E.S. Plant biotin-containing carboxylases. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2003;414(2):211-222. DOI: 10.1016/S0003-9861(03)00156-5
- Popova G.A., Rogalskaya N.B., Knyazeva N.V., Trofimova V.M., Shelenga T.V., Porokhovinova E.A., Brutch N.B. The impact of weather conditions in different years on the biochemical composition of linseed oil. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2021;182(3):91-100. [in Russian] (Попова Г.А., Рогальская Н.Б., Князева Н.В., Трофимова В.М., Шеленга Т.В., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б. Влияние погодных условий разных лет на биохимический состав масла льна. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):91-100). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-91-100
- Porokhovinova E.A., Shelenga T.V., Matveeva T.V., Pavlov A.V., Grigorieva E.A., Brutch N.B. Polymorphism of genes controlling low level of linolenic acid in lines from VIR flax genetic collection. *Ecological Genetics*. 2019;17(2):5-19. DOI: 10.17816/ecogen1725-19
- Radovanovic N., Thambugal D., Duguid S., Loewen E, Cloutier S. Functional characterization of flax fatty acid desaturase FAD2 and FAD3 isoforms expressed in yeast reveals a broad diversity in activity. *Molecular Biotechnology*, 2014;56(7):609-20. DOI: 10.1007/s12033-014-9737-1
- Rajwade A.V., Kadoo N.Y., Borikar S.P., Harsulkar A.M., Ghorpade P.B., Gupta V.S. Differential transcriptional activity of *SAD*, *FAD2* and *FAD3* desaturase genes in developing seeds of linseed contributes to varietal variation in α -linolenic acid content. *Phytochemistry*. 2014;98(2):41-53. DOI: 10.1016/j.phytochem.2013.12.002
- Somerville C.R., Browse J., Jaworski J.C., Ohlrogge J. Lipids. In: B.D. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones (eds). *Biochemistry and*

- Molecular Biology of Plants*. Rockville, MD: American Society of Plant Physiologists; 2000. p.456-526.
- Tai H., Jaworski J.G. 3-Ketoacyl carrier protein synthase III from spinach (*Spinacia oleracea*) is not similar to other condensing enzymes of fatty acid synthase. *Plant Physiology*. 1993;103(4):1361-1367. DOI: 10.1104/pp.103.4.1361
- Teixeira M.C., Carvalho I.S., Brodelius M. Omega-3 fatty acid desaturase genes isolated from purslane (*Portulaca oleracea* L.): expression in different tissues and response to cold and wound stress. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2010;58(3):1870-1877. DOI: 10.1021/jf902684v
- Teixeira M.C., Coelho N., Olsson M.E., Brodelius P.E., Carvalho I.S., Brodelius M. Molecular cloning and expression analysis of three omega-6 desaturase genes from purslane (*Portulaca oleracea* L.). *Biotechnology Letters*. 2009;31(7):1089-1101. DOI: 10.1007/s10529-009-9956-x
- Tejcklova E., Bjelkova M., Pavelek M. Medium-linolenic linseed (*Linum usitatissimum* L.) Raciol. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2011;47(3):128-130. DOI: 10.17221/96/2011-CJGPB
- Thambugala D., Cloutier S. Fatty acid composition and desaturase gene expression in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Journal of Applied Genetics*. 2014;55(4):423-432. DOI: 10.1007/s13353-014-0222-0
- Thambugala D., Duguid S., Loewen E., Rowland G., Booker H., You F.M., Cloutier S. Genetic variation of six desaturase genes in flax and their impact on fatty acid composition. *Theoretical and Applied Genetics*. 2013;126(10):2627-2641. DOI: 10.1007/s00122-013-2161-2
- Vega S.E., del Rio A.H., Bamberg J.B., Palta J.P. Evidence for the up-regulation of stearoyl-ACP ($\Delta 9$) desaturase gene expression during cold acclimation. *American Journal of Potato Research*. 2004;81(2):125-135. DOI: 10.1007/BF02853610
- Vrinten P, Hu Z., Munchinsky M.A., Rowland G., Qiu X. Two *FAD₃* desaturase genes control the level of linolenic acid in flax seed. *Plant Physiology*. 2005;139(1):79-87. DOI: 10.1104/pp.105.064451
- You F., Li P., Kumar S., Ragupathy R., Li Z., Fu Y., Cloutier S. Genome-wide identification and characterization of the gene families controlling fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Journal of Proteomics Bioinformatics*. 2014;7:310-326. DOI: 10.4172/jpb.1000334

Информация об авторах

Нина Борисовна Брutch, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий, 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, n.brutch@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2253-6263>

Владимир Вячеславович Васипов, аспирант, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, vl.vasipov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-3829-7714>

Андрей Валерьевич Павлов, 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, avpavlov77@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5098-4904>

Татьяна Васильевна Шеленга, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел биохимии и молекулярной биологии, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, tatianashelenga@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>

Information about the authors

Nina B. Brutch, Dr. Sci (Biology), Chief Researcher, Head, 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, n.brutch@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2253-6263>

Valdimir V. Vasipov, postgraduate student, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, vl.vasipov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-3829-7714>

Andrey V. Pavlov, 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, avpavlov77@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5098-4904>

Tatiana V. Shelenga, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Biochemistry and Molecular Biology, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, tatianashelenga@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>

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 05.11.2024; одобрена после рецензирования 12.12.2024; принята к публикации 27.12.2024.

The article was submitted on 05.11.2024; approved after reviewing on 12.12.2024; accepted for publication on 27.12.2024.