https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.2.133-140
УДК 633.521

Устойчивость образцов генофонда льна к эдафическому стрессу, вызванному пониженной кислотностью

© 2020. Т. А. Рожмина[1] ✉, А. А. Жученко мл.[1], Н. В. Мельникова[2], А. Д. Смирнова[1]

[1]*ФГБНУ «Федеральный научный центр лубяных культур», г. Торжок, Российская Федерация,*

[2]*ФГБУН «Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта Российской академии наук», г. Москва, Российская Федерация*

В условиях вегетационного опыта (2017-2019 гг.) на селективных фонах исследована реакция 27 образцов льна на снижение кислотности почвы до нейтральных значений pH_{KCl}. Схема эксперимента: вариант I (контроль) – pH_{KCl} 5,3-5,5, P_2O_5 – 320-340 мг/кг, K_2O – 81-92 мг/кг; вариант II – pH_{KCl} 6,2, P_2O_5 – 312-345 мг/кг, K_2O – 84-98 мг/кг. Показано, что в фазу «елочка» у большинства исследованных генотипов льна на фоне с pH 6,2 наблюдали симптомы «физиологического угнетения» льна: образование мелких пятен на верхних листьях, растения приостанавливались в росте, стебель утолщался, у сильно пораженных растений верхушка отмирала. В результате в начале вегетации при высоте растений 7-10 см большинство образцов были поражены в сильной степени (от 69 до 100 %). Исключение составили сорта льна-долгунца Hermes (Франция), Вега 2 (Литва), Атлант (Россия) и генотипы льна масличного – № 3896 (Россия) и Norlin (Канада), которые имели слабую и среднюю степень поражения (8,3-45,5 %). При этом данные генотипы проявили высокий уровень как биологической (75-90 %), так и агрономической (77,3-85,6 %) устойчивости в фазу «ранней желтой спелости». Выявленные коллекционные образцы льна могут быть использованы в качестве источников устойчивости к «физиологическому угнетению» льна, обусловленному стрессовыми эдафическими факторами при нейтральной реакции среды. По результатам анализа основных элементов продуктивности волокна у исследованных генотипов льна установлено, что на фоне с pH 6,2 снижение высоты растений по отношению к контролю составило от 11,4 до 52,1 %, веса технической части стебля – от 7,2 до 83,4 % и массы волокна – от 9,6 до 85,1 %. Впервые на основе гибридологического анализа сделано предположение о наличии сильного доминантного гена устойчивости к высоким значениям pH почвы у сорта льна-долгунца Hermes (Франция) и линии льна межеумка № 3896 (Россия).

Ключевые слова: *Linum usitatissimum* L., *биологическая и агрономическая устойчивость, реакция среды почвы, физиологическое угнетение, гибридологический анализ*

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный научный центр лубяных культур» при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (тема № 075-00853-19-00).

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Рожмина Т. А., Жученко А. А. мл., Мельникова Н. В., Смирнова А. Д. Устойчивость образцов генофонда льна к эдафическому стрессу. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2020;21(2):133-140. https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.2.133-140

Поступила: 15.02.2020 Принята к публикации: 30.03.2020 Опубликована онлайн: 21.04.2020

Resistance of flax gene pool samples to edaphic stress caused by low acidity

© 2020. Tatiana A. Rozhmina[1]✉, Alexander A. Zhuchenko Jr.[1], Nataliya V. Melnikova[2], Anzhela D. Smirnova[1]

[1]*Federal Research Center for Bast Fiber Crops, Torzhok, Russian Federation,*

[2]*Engelhardt Institute of Molecular Biology of Russian Academy of Science, Moscow, Russian Federation*

In conditions of vegetative trial carried out against selective backgrounds in 2017-2019 the response of 27 flax samples to a decrease in soil acidity to neutral pH_{KCl} was studied. The scheme of the experiment was as follows: variant I (control) – pH_{KCl} 5.3-5.5, P_2O_5 – 320-340 mg/kg, K_2O – 81-92 mg/kg; variant II – pH_{KCl} 6.2, P_2O_5 – 312-345 mg/kg, K_2O – 84-98 mg/kg. It has been shown that during the «herringbone» phase in the majority of studied flax genotypes against the background of pH 6.2, the symptoms of "physiological oppression" of flax were observed: small spots developed on the upper leaves, the plants stopped growing, the stems thickened, and the tops of severely affected plants died off. As a result, at the beginning of the growing season at plant height of 7-10 cm, most of the samples were severely affected (from 69 to 100 %). The exceptions were varieties of fibre-flax Hermes (France), Vega 2 (Lithuania), Atlant (Russia) and linseed genotypes No. 3896 (Russia) and Norlin (Canada), which had a weak and medium degree of affection (8.3-45.5 %). Moreover, these genotypes showed a high level of both biological (75-90 %) and agronomic (77.3-85.6 %) resistance in the phase of "early yellow ripeness". The identified flax collection samples can be used as sources of resistance to flax «physiological oppression»

caused by stressful edaphic factors in a neutral environment. On the basis of the analysis of the main elements of fiber productivity in studied flax genotypes, it has been established that against the background of pH 6.2 the reduce in plant height was from 11.4 to 52.1 % relative to the control, weight of the technical part of the stem − from 7.2 to 83.4 % , fiber mass − from 9.6 to 85.1 %. For the first time, on the basis of hybridological analysis, an assumption was done as to the presence of a strong dominant gene, controlling the resistance to high soil pH values in the Hermes (France) flax variety and the linseed line No. 3896 (Russia).

Keywords: *Linum usitatissimum* L., *biological and agronomic resistance, soil environment reaction, physiological oppression, hybridological analysis*

Acknowledgement: the research was carried out within the state assignment of the Federal Research Center for Bast Fiber Crops, supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation (theme No. 075-00853-19-00).

Conflict of interest: the authors declare no conflict of interest.

For citation: Rozhmina T. A., Zhuchenko A. A. jr., Melnikova N. V., Smirnova A. D. Resistance of flax gene pool samples to edaphic stress caused by low acidity. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2020;21(2):133-140. (In Russ.). https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.2.133-140

Received: 15.02.2020 Accepted for publication: 30.03.2020 Published online: 21.04.2020

Лен-долгунец (*Linum usitatissimum* L.) – основная техническая культура России, позволяющая в значительной степени решить проблему импортозамещения хлопка. В настоящее время продукция из льна используется в текстильной, медицинской промышленности, военно-промышленном комплексе, автомобилестроении, строительстве и других отраслях [1]. Ежегодная потребность в льноволокне внутреннего рынка более 130 тыс. тонн при фактическом его производстве около 45 тыс. тонн в год[1]. Урожайность льноволокна в среднем по Российской Федерации – 9,2 ц/га, что составляет менее 45 % от биологического потенциала современных отечественных сортов льна-долгунца, характеризующихся его высоким качеством (номера 12-14). При этом в производственных условиях качество льнотресты остается низким – сортономер 1,0, при потенциальной возможности большинства сортов – 2,5 и выше. В результате чего отрасль на сегодняшний день является низкорентабельной. Важная роль в возрождении льноводства принадлежит селекции льна-долгунца, направленной на создание высокоурожайных сортов, обладающих высоким адаптивным потенциалом за счет широкого использования генофонда культуры.

Рост урожайности сельскохозяйственных культур неразрывно связан со способностью противостоять действию факторов, снижающих их продуктивность. Так, за последние 30 лет вклад селекции в повышение урожайности культур в мире составил от 40 до 80 % [2].

Одним из основных факторов, лимитирующих реализацию биологического потенциала современных сортов льна-долгунца, является пестрота почв по уровню кислотности, а также несбалансированность их по макро- и микроэлементному составу. Для возделывания льна-долгунца на дерново-подзолистых легко- и среднесуглинистых почвах оптимальными являются слабокислые почвы с pH_{KCl} 5,3-5,6. В то же время только 20 % пахотных земель Нечерноземной зоны РФ отвечают требованиям культуры по уровню кислотности, при этом доля пашни с низкой обеспеченностью цинком составляет около 50 %, а в Тверской области – 92 % [3].

Следует отметить, что на переизвесткованных почвах с нейтральной реакцией среды происходит интенсивное разложение гумуса, необходимые для льна микроэлементы (цинк, бор и др.) переходят в недоступную форму, что приводит к нарушению активности ферментов, ингибированию фотосинтеза и другим изменениям, негативно влияющим на развитие растений [3, 4, 5]. Исследования, проведенные на культуре льна с использованием метода высокопроизводительного секвенирования, показали, что на проявление экспрессии генов, наряду с дефицитом цинка, значимое влияние оказывает также избыток кальция [6, 7].

В результате эдафического стресса на высокоокультуренных известкованных почвах во многих льносеющих регионах России и ряда других стран наблюдается «физиологическое угнетение» льна [8]. Как отмечает В. А. Прудников, лен в настоящее время в Республике Беларусь можно возделывать только на случайных, оставшихся от переизвесткования островках льнопригодной земли [9]. Несмотря на то, что по объему внесения удобрений республика не уступает странам Западной Европы, имея при этом высокий уровень обеспеченности льняной отрасли специализированными техническими средствами, урожайность и качество льноволокна в стране остаются невысокими.

[1]Лен. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://agentstvo-len.ru/flax (дата обращения 05.02.2020).

Вместе с тем за счет селекции и дифференцированного подбора сортов, адаптивных к конкретным почвенным условиям, можно обеспечить условия для максимально эффективного роста урожайности и качества льнопродукции [10].

Цель исследований – изучить нормы реакции образцов мирового генофонда льна на снижение кислотности почвы до близких к нейтральным значениям pH_{KCl}, выявить источники устойчивости к данному стрессовому эдафическому фактору и особенности наследования этого признака.

Материал и методы. В качестве исходного материала были использованы 27 сортов и перспективных линий льна отечественной и зарубежной селекции, которые оценивали на селективных фонах: I вариант (контроль) – pH_{KCl} – от 5,3 до 5,5, P_2O_5 – от 320 до 340 мг/кг, K_2O – от 81 до 92 мг/кг; II вариант – pH_{KCl} – 6,2, P_2O_5 – от 312 до 345 мг/кг, K_2O – от 84 до 98 мг/кг. Почва в опыте дерново-подзолистая среднесуглинистая, содержание гумуса 1,92 %.

Оценку исходного материала по устойчивости к стрессовым эдафическим факторам, вызывающим физиологическое угнетение растений льна при нейтральной реакции среды, проводили в фазы «елочка» и «ранняя жёлтая спелость». Степень поражения растения в фазу «елочка» определяли по разработанной нами шкале:

0 – нормально развитое растение;

1 – имеет единичные мелкие пятна на верхних листьях;

2 – имеет множество мелких коричневых пятен на верхних листьях, часть из которых приобретает белую и желтую окраски, растения приостанавливаются в росте, стебель утолщается, но точка роста не повреждается;

3 – имеет множество мелких коричневых пятен на верхних листьях, часть из которых приобретает белую и желтую окраску, растения приостанавливаются в росте, стебель утолщается, верхушка отмирает.

Степень поражения образцов льна рассчитывали по следующей формуле:

$$Рб = \frac{\sum(аб) \times 100}{АК},$$

где Рб – степень угнетения, %; а – число растений с одинаковыми признаками; б – соответствующий этому признаку балл; Σ – сумма произведений числовых показателей; А – число растений в учёте; К – высший балл учётной шкалы.

Перед уборкой льна в фазу «ранняя желтая спелость» определяли уровень биологической и агрономической устойчивости [11]. Биологическую устойчивость (адаптивность) оценивали на стрессовом селективном фоне (pH_{KCl} 6,2) как отношение числа растений, сформировавших семена, к общему их количеству. Агрономическую устойчивость генотипов рассчитывали как отношение показателей продуктивности при стрессовых условиях на селективном фоне с pH 6,2 к продуктивности при их отсутствии (контроль).

Для изучения генетических особенностей устойчивости льна к нейтральной реакции почвенной среды проведена оценка на селективном фоне с pH 6,2 гибридов F_1 и F_2 от скрещивания устойчивых генотипов – сорта льна-долгунца Hermes и линии льна масличного № 3896 – с восприимчивыми образцами льна-долгунца Nike и AP 5.

Статистическая обработка данных выполнена с использованием методов расчета коэффициента вариации, стандартного отклонения, критерия хи-квадрат и корреляционного анализа с помощью компьютерной программы Microsoft Office Excel 2007. При расчете теоретически ожидаемого расщепления была сделана поправка на неполную пенетрантность признака [12].

Результаты и их обсуждение. На селективном фоне с кислотностью почвы, близкой к нейтральной (pH 6,2), у исследуемых образцов наблюдали симптомы, характерные для «физиологического угнетения» льна – образование мелких коричневых пятен на верхних листьях, часть из которых приобретали белую и желтую окраску, растения приостанавливали рост, стебель утолщался, у сильно пораженных растений верхушка отмирала, и из пазух семядольных листьев в ряде случаев образовывались боковые побеги (рис.). Проявление данных признаков свидетельствует о несбалансированности почв по макро- и микроэлементному составу, что в данном случае обусловлено избытком кальция.

В результате чего в фазу «елочка» большинство изучаемых образцов были поражены в сильной степени (от 69 до 100 %). Исключение составили сорта льна-долгунца Hermes (Франция), Вега 2 (Литва), Атлант (Россия) и генотипы льна масличного № 3896 (Россия) и Norlin (Канада), степень поражения от 8,3 % (Norlin) до 45,5 % (№ 3896). В меньшей степени поразилась линия 124-17 (55,5 %) (табл. 1).

Рис. **Реакция различных генотипов льна на эдафический стресс, селективный фон – pH почвы 6,2 (вегетационный опыт) /**
Fig. **The reaction of various flax genotypes to edaphic stress, selective background − soil pH of 6.2 (vegetative trial)**

Таблица 1 – **Реакция образцов льна на нейтральную реакцию почвенной среды (pH 6,2), % (2017-2019 гг.),**
Table 1 – **Response of flax samples to neutral reaction of soil environment (pH 6.2), % (2017-2019)**

Название сорта, линии (происхождение) / Name of the variety, line (origin)	*Степень поражения растений в фазу «елочка» / The degree of plant affection during the "herringbone" phase*	*Устойчивость / Resistance*	
		биологическая / biological**	*агрономическая / agronomic*
№ 3896 (Россия) / No. 3896 (Russia)	45,5	95,2	77,3
Hermes (Франция) / Hermes (France)	13,3	90,0	85,6
Norlin (Канада) / Norlin (Canada)	8,3	87,5	81.1
Вега 2 (Литва) / Vega 2 (Lithuania)	44,4	86,7	84,0
Тост 3 (Россия) / Tost 3 (Russia)	69,0	80,0	79,2
Атлант (Россия) / Atlant (Russia)	31,0	75,3	78,5
Универсал (Россия) / Universal (Russia)	91,7	70,9	83,7
Цезарь (Россия) / Zesar (Russia)	75,6	66,7	79,0
Тост (Россия) / Tost (Russia)	76,2	78,8	62,8
Aoygi (Япония) / Aoygi (Japan)	75,6	77,5	68,9
к-6626 (Россия) / k-6626 (Russia)	79,2	62,5	64,9
Светоч (Россия) / Cvetoch (Russia)	93,3	61,5	73,2
z-8744-10 (Китай) / z-8744-10 (China)	71,1	64,0	67,0
Строитель (Республика Беларусь) / Stroitel (Republic Belarus)	77,8	63,6	74,8
л.323-02 (Россия) / l.323-02 (Russia)	71,7	68,7	68,9
л.124-17 (Россия) / l.124-17 (Russia)	55,5	66,7	65,8
Белита (Республика Беларусь) / Belita (Republic Belarus)	86,7	61,5	67,4
China 2 (Китай) / China 2 (China)	75,0	43,7	79,4
Alizee (Франция) / Alizee (France)	71,8	44,6	70,6
АР 5 (Россия) / AR 5 (Russia)	86,1	38,2	63,0
АР 7 (Россия) / AR 7 (Russia)	88,1	35,8	71,3
Дипломат (Россия) / Diplomat (Russia)	93,8	31,3	64,9
Могилевский (Республика Беларусь) / Mogilevskiy (Republic Belarus)	75,1	24,9	58,9
Marina (Нидерланды) / Marina (Netherlands)	97,8	16,7	68,8
Оршанский 2 (Республика Беларусь) / Orschanskiy 2 (Republic Belarus)	91,7	12,9	51,3
Nike (Польша) / Nike (Poland)	100	7,7	47,9
Лира (Республика Беларусь) / Lira (Republic Belarus)	100	4,2	0

* % растений льна, сформировавших семена / % of flax plants, that formed seeds

В отечественной и иностранной литературе представлены различные подходы к определению нормы реакции растений на воздействие стрессовых факторов среды [13]. В научных трудах профессора Г. В. Удовенко [11] представлено два вида устойчивости – биологическая и агрономическая. Биологическая устойчивость характеризует тот предел стрессовой нагрузки, при котором растения формируют семена. Аналогичной точки зрения придерживаются и другие ученые, по мнению которых сохранение жизнеспособности и способности формировать семена в стрессовых условиях сводится к понятию адаптивности [2, 14].

В связи с этим перед уборкой в фазу «ранней желтой спелости» льна нами на селективном нейтральном фоне был рассчитан процент растений, сформировавших семена, то есть определена биологическая устойчивость (адаптивность) изучаемых образцов. Высокий уровень устойчивости (75-90 %) проявили образцы льна Hermes, Вега 2, Атлант, № 3896 и Norlin, которые имели невысокую степень поражения растений в фазу «елочка» (менее 46 %). Кроме того, также высокий уровень биологической устойчивости наблюдали у сортов Тост 3, Тост (Россия) и Aoygi (Япония) (77,5-80 %), которые в фазу «елочка» в сильной степени поразились данным заболеванием (69,0-75,6 %), что указывает на их толерантность.

Наряду с биологической устойчивостью, нами была определена агрономическая устойчивость изучаемых генотипов льна. Наиболее высокий уровень агрономической устойчивости – от 77,3 до 85,6 % по одному из важнейших признаков, определяющих урожайность льноволокна – «высоте растений», проявили образцы Hermes, Вега 2, Атлант, Тост 3, Цезарь, № 3896 и Norlin. Уровень корреляции между данными видами устойчивости оказался достаточно высоким (r = 0,7).

Из полученных результатов проведенных исследований следует, что образцы Hermes, Вега 2, Атлант, Тост 3, № 3896 и Norlin сочетают высокий уровень биологической и агрономической устойчивости и могут быть использованы как источники устойчивости к нейтральной реакции почвенной среды.

Наиболее неустойчивыми к высоким значениям pH почвы оказались сорта Оршанский 2, Могилевский, Лира (Республика Беларусь),

Таблица 2 – **Влияние нейтральной реакции почвенной среды на продуктивность льноволокна сортов Вега 2 и Nike (вегетационный опыт) /**
Table 2 – **Effect of neutral reaction of soil environment on the productivity of flax fiber of Vega 2 and Nike varieties (vegetative trial)**

Сорт (происхождение) / Variety (origin)	pH_{KCl}	*Общая высота, см / Total height, cm*	*cv*, %*	*Вес технической части 1 растения, мг / Weight of technical part of 1 plant, mg*	*cv, %*	*Масса волокна с 1 растения, г / The mass of fiber from 1 plant, g*	*cv, %*	*Процент волокна в стебле / Percent of fiber in the stem*	*cv, %*
Вега 2 (Литва) / Vega 2 (Lithuania)	5,3	86,1±4,5	5,2	296,9±37,3	12,5	72,6±7,3	10,0	24,5±0,9	3,6
	6,2	72,3±3,7	5,1	275,4±45,0	16,4	65,6±10,8	16,4	23,9±1,1	4,7
Nike (Польша) / Nike (Poland)	5,3	91,8±4,6	5,0	343,0±44,2	12,9	101±12,2	15,0	29,5±0,8	2,6
	6,2	44,0±4,2	9,6	57,0±19,9	17,4	15,0±4,2	21,3	26,1±1,9	8,2

*cv – коэффициент вариации, % / cv – the coefficient of variation, %

Marina (Нидерланды) и Nike (Польша), у которых процент растений, сформировавших семена, составил менее 25 %. При этом наибольшее количество раздвоенных растений, которые образовались в результате отмирания точки роста, отмечалось у сортов Могилевский и Марина – 85,7 и 66,7 % соответственно.

В результате сравнительной оценки изучаемых образцов льна на селективных фонах по комплексу морфологических признаков выявлено, что повышение значения pH_{KCl} почвы с 5,3 до 6,2 при высоком уровне обеспеченности фосфором (P_2O_5 от 312 до 345 мг/кг) и среднем уровне калия (K_2O от 82 до 98 мг/кг) привело к 2-5-кратному снижению основных показателей, определяющих урожайность волокнистой льнопродукции у подавляющего большинства образцов. Так, у неустойчивого сорта Nike высота растений на селективном фоне, по сравнению с контролем, снизилась в 2 раза, содержание волокна в стебле – в 3 раза, вес технической части и масса волокна – в 6 раз (табл. 2).

У устойчивого сорта Вега 2 снижение показателей урожайности было минимальным – высота растений уменьшилась на 15 %, вес технической части – на 19 %, масса волокна – на 21 % и содержание волокна в стебле – на 0,9 абс. процента.

Для изучения генетических особенностей наследования признака устойчивости к нейтральной реакции среды почвы был проведен анализ гибридов F_1 и F_2, полученных от скрещивания контрастных по устойчивости образцов льна. «Физиологическое угнетение» льна принято рассматривать как неинфекционное заболевание, поэтому при гибридологическом анализе все растения были разделены на два класса – устойчивые и восприимчивые. Поскольку результаты корреляционного анализа биологической и агрономической устойчивости указывают на тесную их взаимосвязь, то при ранжировании образцов использовали данные, полученные при оценке одного из видов устойчивости, в частности, биологической устойчивости (адаптивности) растений. В качестве исходных форм использовали: устойчивые генотипы – линии льна-долгунца л. 8-3 Hermes (устойчивость 90 %) и льна масличного № 3896 (95,2 %), а также восприимчивые линии − л. 5-1 Nike (7,7 %) и л. 3-2 АР 5 (6,3 %) (табл. 3).

Таблица 3 – **Расщепление в F_2 по устойчивости льна к нейтральной реакции почвенной среды (селективный фон − pH_{KCl} 6,2) /**
Table 3 – **Splitting in F_2 by flax resistance to neutral reaction of soil environment (selective background − pH_{KCl} 6.2)**

Гибриды и исходные формы / Hybrids and parental forms	*Устойчивость (биологическая), % / Resistance (biological), %*	*Соотношение фенотипов R:S / The ratio of phenotypes R:S*		χ^2	*P*
		фактическое / actual	*теоретическое */ theoretical**		
Hermes, л. 8-3	90,0	-	-	-	-
№ 3896	95,2	-	-	-	-
Nike, л. 5-1	7,7	-	-	-	-
АР 5, л. 3-2	6,3	-	-	-	-
F_1 № 3896 × АР 5	86,7	-	-	-	-
F_1 Hermes × Nike	87,5	-	-	-	-
F_1 Nike × Hermes	100,0	-	-	-	-
F_2 Hermes × Nike	72,1	178:69	168,5:78,5	1,82	0,05-0,20
F_2 Nike × Hermes	73,5	291:105	294,7:101,3	0,19	0,5-0,8
F_2 № 3896 × АР 5	66,5	206: 104	216,8:93,2	1,79	0,05-0,20

* с поправкой на неполную пенетрантность признака / adjusted for incomplete penetrance of the characteristic

В F_1 наблюдали практически полное доминирование признака устойчивости (Hp 0,8-1,24) к высоким значениям pH почвы как в комбинации скрещивания контрастных образцов прядильного льна – лен-долгунец × лен-долгунец, так и в комбинации скрещивания разных типов – лен масличный × лен-долгунец.

Расщепление в гибридных популяциях F_2 на устойчивые и восприимчивые растения соответствовало соотношению 3R:1S (χ^2 0,19-1,82), что позволяет сделать предположение о наличии сильного доминантного гена устойчивости у исследуемых генотипов льна прядильного – сорт Hermes и масличного −

№ 3896 (табл. 3). При этом следует отметить, что как в прямых, так и обратных комбинациях скрещиваний были получены идентичные результаты, что указывает на отсутствие материнского эффекта.

Заключение. Впервые проанализирована реакция различных коллекционных образцов льна на эдафический стресс, обусловленный нейтральной кислотностью почвы, в процессе онтогенеза – фазы «елочка» и «ранняя желтая спелость», что позволило выявить у отдельных образцов повышение их толерантности по мере роста и развития растений. Впервые введены понятия «агрономическая» и «биологическая» устойчивость применительно к рассматриваемому неинфекционному заболеванию, при этом установлен достаточно высокий уровень их взаимосвязи у исследуемых генотипов льна (r = 0,7). В результате комплексной оценки выявлены новые источники устойчивости льна к пониженной кислотности почв (pH_{KCl} 6,2), у которых уровень биологической и агрономической устойчивости составил свыше 75 % (Hermes, Вега 2, Атлант, Тост 3 и др.). Показано, что выращивание льна на почвах с нейтральной реакцией среды может привести к 2-6-кратному снижению основных показателей, определяющих урожайность льноволокна по сравнению с контролем (pH_{KCl} 5,3-5,5). На основании результатов гибридологического анализа сделано предположение, что устойчивость к нейтральной кислотности почвы у льна-долгунца сорта Hermes, л. 8-3 и линии масличного льна № 3896 контролируется сильным доминантным геном.

Список литературы

1. Jhala A. J., Hall L. M. Flax (*Linum usitatissimum* L.): current uses and future applications. Aust J Basic Appl Sci. 2010;4(9):4304-12. URL: http://ajbasweb.com/old/ajbas/2010/4304-4312.pdf

2. Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические аспекты). Т. I, II. М.: ООО «Издательство Агрорус», 2001. 1489 с.

3. Сорокина О. Ю., Нечушкин С. М. Роль катионов кальция, магния и кислотности почвы в продуктивности льна-долгунца. Агрохимия. 2005;(10):13-17. Режим доступа: https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9152141

4. Ricachenevsky F. K., Menguer P. K., Sperotto R. A., Fett J. P. Got to hide your Zn away: molecular control of Zn accumulation and biotechnological applications. Plant Sci. 2015;236:1-17. DOI: https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.03.009

5. Sinclair S. A., Kramer U. The zinc homeostasis network of land plants. Biochim Biophys Acta. 2012;1823(9):1553–67. DOI: https://doi.org/10.1016/j.bbamcr.2012.05.016

6. Yu Y., Wu G., Yuan H., Cheng L., Zhao D., Huang W., Zhang S., Zhang L., Chen H., Zhang J., Guan F. Identification and characterization of miRNAs and targets in flax (Linum usitatissimum) under saline, alkaline, and saline-alkaline stresses. BMC Plant Biol. 2016;16(1):124. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-016-0808-2

7. Melnikova N. V., Dmitriev A. A., Belenikin M. S., Speranskaya A. S., Krinitsina A. A., Rachinskaia O. A., Lakunina V. A., Krasnov G. S., Snezhkina A. V., Sadritdinova A. F., Uroshlev L. A., Koroban N. V., Samatadze T. E., Amosova A. V., Zelenin A. V., Muravenko O. V., Bolsheva N. L., Kudryavtseva A. V. Excess fertilizer responsive miRNAs revealed in Linum usitatissimum L. Biochimie. 2015;109:36-41. DOI: https://doi.org/10.1016/j.biochi.2014.11.017

8. Тихомирова В. Я., Белова В. М. Агрохимические и микробиологические свойства почвы в очагах физиологического угнетения льна-долгунца. Вестник РАСХН. 1994;(6):30-32.

9. Прудников В. А. Реакция культуры льна-долгунца на плодородие почвы. Земледелие и защита растений. Приложение к журналу. 2017;(4):21-23.

10. Кишлян Н. В., Рожмина Т. А. Оценка генофонда льна культурного (L. usitatissimum L.) по кислотоустойчивости. Сельскохозяйственная биология. 2010;(1):96-103. Режим доступа: http://www.agrobiology.ru/1-2010kishlyan.html

11. Гончарова Э. А. Изучение устойчивости и адаптации культурных растений к абиотическим стрессам на базе мировой коллекции генетических ресурсов: Научное наследие профессора Г. В. Удовенко. Под ред. академика А. А. Жученко. СПб.: ГНУ ВИР, 2011. 336 с.

12. Metcalfe D. R., Helgason S. B. Inheritance of looce smit resistance. Canad. Of Plant Science. 1962;42(3):472-480.

13. Рыбась И. А. Повышение адаптивности в селекции зерновых культур (обзор). Сельскохозяйственная биология. 2016;(5):617-626. DOI: https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.617rus

14. Лыкова Н. А. Адаптивность злаков в связи с усилениями превегетации и вегетации. Сельскохозяйственная биология. 2008;(1):48-54. Режим доступа: http://agrobiology.ru/articles/lykova.html

References

1. Jhala A. J., Hall L. M. Flax (*Linum usitatissimum* L.): current uses and future applications. Aust J Basic Appl Sci. 2010;4(9):4304-12. URL: http://ajbasweb.com/old/ajbas/2010/4304-4312.pdf

2. Zhuchenko A. A. *Adaptivnyy potentsial kul'turnykh rasteniy (ekologo-geneticheskie aspekty)*. [Adaptive potential of cultivated plants (ecological and genetic aspects)]. Vol. I, II. Moscow: *OOO «Izdatel'stvo Agrorus»*, 2001. 1489 p.

3. Sorokina O. Yu., Nechushkin S. M. *Rol' kationov kal'tsiya, magniya i kislotnosti pochvy v produktivnosti l'na-dolguntsa*. [Role of calcium and magnesium cations and soil acidity in the yielding capacity of fiber flax]. *Agrokhimiya*. 2005;(10):13-17. (In Russ.). URL: https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9152141

4. Ricachenevsky F. K., Menguer P. K., Sperotto R. A., Fett J. P. Got to hide your Zn away: molecular control of Zn accumulation and biotechnological applications. Plant Sci. 2015;236:1-17. DOI: https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.03.009

5. Sinclair S. A., Kramer U. The zinc homeostasis network of land plants. Biochim Biophys Acta. 2012;1823(9):1553–67. DOI: https://doi.org/10.1016/j.bbamcr.2012.05.016

6. Yu Y., Wu G., Yuan H., Cheng L., Zhao D., Huang W., Zhang S., Zhang L., Chen H., Zhang J., Guan F. Identification and characterization of miRNAs and targets in flax (*Linum usitatissimum*) under saline, alkaline, and saline-alkaline stresses. BMC Plant Biol. 2016;16(1):124. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-016-0808-2

7. Melnikova N. V., Dmitriev A. A., Belenikin M. S., Speranskaya A. S., Krinitsina A. A., Rachinskaia O. A., Lakunina V. A., Krasnov G. S., Snezhkina A. V., Sadritdinova A. F., Uroshlev L. A., Koroban N. V., Samatadze T. E., Amosova A. V., Zelenin A. V., Muravenko O. V., Bolsheva N. L., Kudryavtseva A. V. Excess fertilizer responsive miRNAs revealed in *Linum usitatissimum* L. Biochimie. 2015;109:36-41. DOI: https://doi.org/10.1016/j.biochi.2014.11.017

8. Tikhomirova V. Ya., Belova V. M. *Agrokhimicheskie i mikrobiologicheskie svoystva pochvy v ochagakh fiziologicheskogo ugneteniya l'na-dolguntsa*. [Agrochemical and microbiological properties of the soil in the foci of physiological oppression of fiber flax]. *Vestnik RASKhN*. 1994;(6):30-32. (In Russ.).

9. Prudnikov V. A. *Reaktsiya kul'tury l'na-dolguntsa na plodorodie pochvy*. [Fiber flax culture reaction to soil fertility]. *Zemledelie i zashchita rasteniy. Prilozhenie k zhurnalu*. 2017;(4):21-23. (In Belarus).

10. Kishlyan N. V., Rozhmina T. A. Otsenka genofonda l'na kul'turnogo (*Linum usitatissimum* L.) po kislotoustoychivosti. [Investigathion of flax (*Linum usitatissimum* L.) gene pool on resistance to soil acidity]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2010;(1):96-103. (In Russ.). URL: http://www.agrobiology.ru/1-2010kishlyan.html

11. Goncharova E. A. *Izuchenie ustoychivosti i adaptatsii kul'turnykh rasteniy k abioticheskim stressam na baze mirovoy kollektsii geneticheskikh resursov: Nauchnoe nasledie professora G. V. Udovenko*. [The study of the resistance and adaptation of cultivated plants to abiotic stresses based on the global collection of genetic resources: Scientific heritage of Professor G. V. Udovenko]. *Pod red. akademika A. A. Zhuchenko*. Saint Petersburg: *GNU VIR*, 2011. 336 p.

12. Metcalfe D. R., Helgason S. B. Inheritance of looce smit resistance. Canad. Of Plant Science. 1962;42(3):472-480.

13. Rybas' I. A. *Povyshenie adaptivnosti v selektsii zernovykh kul'tur (obzor).* [Breeding grain crops to increase adaptability (review)]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2016;(5):617-626. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.617rus

14. Lykova N. A. *Adaptivnost' zlakov v svyazi s usileniyami prevegetatsii i vegetatsii*. [Adaptability in cereals (*poaceae*) in connection with prevegetation and vegetation conditions]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2008;(1):48-54. (In Russ.). URL: http://agrobiology.ru/articles/lykova.html

Сведения об авторах

✉ **Рожмина Татьяна Александровна**, доктор биол. наук, зав. лабораторией селекционных технологий, ФГБНУ «Федеральный научный центр лубяных культур», ул. Луначарского, д. 35, г. Торжок, Российская Федерация, 172002, e-mail: vniil.sekretar@mail.ru, e-mail: len_rozhmina@mail.ru

Жученко Александр Александрович, мл., академик РАН, доктор биол. наук, главный научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный научный центр лубяных культур», ул. Луначарского, д. 35, г. Торжок, Российская Федерация, 172002, e-mail: vniil.sekretar@mail.ru, e-mail: ecovilar@mail.ru

Мельникова Наталья Владимировна, кандидат биол. наук, старший науч. сотрудник, ФГБУН «Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта Российской академии наук», ул. Вавилова, д. 32, ГСП-1, г. Москва, Российская Федерация, 119991, e-mail: isinfo@eimb.ru, e-mail: mnv-4529264@yandex.ru

Смирнова Анжела Дмитриевна, аспирант, ФГБНУ «Федеральный научный центр лубяных культур», Комсомольский проспект, д. 17/56, Российская Федерация, 170041, e-mail: info@fnclk.ru, e-mail: anzhela.smirnova2017@mail.ru

Information about the authors

✉ **Tatiana A. Rozhmina**, DSc in Biology, head of the laboratory, Federal Research Center for Bast Fiber Crops, Lunacharsky St., 35, Torzhok, Russian Federaton, 172002, e-mail: vniil.sekretar@mail.ru, e-mail: len_rozhmina@mail.ru

Alexander A. Zhuchenko Jr., academician of the Russian Academy of Sciences, chief researcher, Federal Research Center for Bast Fiber Crops, Lunacharsky St., 35, Torzhok, Russian Federaton, 172002, e-mail: vniil.sekretar@mail.ru, e-mail: ecovilar@mail.ru

Nataliya V. Melnikova, PhD in Biology, senior researcher, [2]Engelhardt Institute of Molecular Biology of Russian Academy of Science, Vavilov St., 32, GCP-1, Moscow, Russian Federaton, 119991, e-mail: isinfo@eimb.ru, e-mail: mnv-4529264@yandex.ru

Anzhela D. Smirnova, postgraduate student, Federal Research Center for Bast Fiber Crops, Komsomolsky Avenue, 17/56, Tver, Russian Federaton, 1700002, e-mail: info@fnclk.ru, e-mail: anzhela.smirnova2017@mail.ru

✉ – Для контактов / Corresponding author