

Варьирование жирнокислотного состава масла семян в коллекции индуцированных мутантов льна масличного (*Linum humile* Mill.)

А.В. Тигова , А.И. Сорока

Институт масличных культур Национальной академии аграрных наук Украины, Запорожская область, Запорожский район, пос. Солнечный, Украина

Широкое разнообразие сфер применения семян льна требует от селекционеров выведения сортов с различными показателями, соответствующими назначению конечной продукции. Одним из способов решения этой задачи является метод экспериментального мутагенеза, позволяющий за относительно короткий срок создать в пределах одного вида мутантные линии с разнообразными морфометрическими и биохимическими признаками. В статье показано, что обработка семян льна масличного (*Linum humile* Mill.), сортов Айсберг и Солнечный новыми химическими мутагенами ДГ-2, ДГ-6, ДГ-7, ДГ-9 – производными диметилсульфата, а также мутагенами диметилсульфата и этилметансульфоната привела к получению мутантных линий и образцов с измененными морфометрическими и биохимическими показателями. Семена исходных сортов обрабатывали 0.5 и 0.05 % водными растворами вышеуказанных веществ и высевали в поле для получения поколений М₁, М₂ и М₃. В итоге выявлено 27 типов мутаций, которые разделены на пять групп по морфометрическим характеристикам. Изучен жирнокислотный состав масла семян выделенных мутантных форм: содержание пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой (ω₆) и линоленовой (ω₃) кислот, а также соотношение ω₆/ω₃. Статистический анализ показал достоверную разницу между мутантными линиями и образцами по биохимическому составу масла. Продемонстрирована сильная отрицательная корреляционная взаимосвязь между содержанием линолевой и линоленовой кислот и положительная зависимость средней силы между содержанием стеариновой и олеиновой кислот у обоих сортов. Полученные мутантные образцы могут использоваться в качестве исходных форм для ведения селекционной работы по льну в различных направлениях.

Ключевые слова: лён; мутагенез; химический мутаген; диметилсульфат; этилметансульфонат; мутация; линия; образец; жирная кислота.

Variation of fatty acid composition in seed oil in the collection of induced oil flax (*Linum humile* Mill.) mutants

A.V. Tigova , A.I. Soroka

Institute of Oilseed Crops of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Zaporozhye, Settl. Solnechnyy, Ukraine

A wide variety of application fields for flax seeds requires for breeders to develop new varieties with different characteristics, corresponding to the intended final product. The method of experimental mutagenesis is one of the ways to solve this problem. This method allows mutant lines with an array of morphometric and biochemical traits to be created from a single species and within a relatively short period of time. The article demonstrates that treatment of *Linum humile* Mill. seeds of the cultivars Iceberg and Solnechnyy with the new chemical mutagens DG-2, DG-6, DG-7, DG-9 (derivatives of dimethyl sulfate (DMS)) as well as with the mutagens DMS and EMS resulted in the production of mutant lines and accessions with altered morphometric and biochemical parameters. Seeds of the initial cultivars were treated with 0.5 and 0.05 % aqueous solutions of the above mentioned substances and planted in the field to raise M₁, M₂, and M₃ generations. Ultimately, 27 types of mutations were identified and subdivided into five groups by morphometric characteristics. The fatty acid composition of seed oil for the isolated mutant specimens was studied: the content of palmitic, stearic, oleic, linoleic (ω₆) and linolenic (ω₃) acids, as well as the ω₆/ω₃ ratio. The statistical analysis showed significant distinctions between the mutant lines in the biochemical composition of the oil. A strong negative correlation between the content of linoleic and linolenic acids was demonstrated, as well as a positive relationship of average strength between the content of stearic and oleic acids for the both varieties. The mutant accessions obtained can be used as donor material for conducting breeding work on flax in various directions.

Key words: flax; mutagenesis; chemical mutagen; dimethyl sulfate; ethyl methanesulfonate; mutation; line; accession; fatty acid.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Тигова А.В., Сорока А.И. Варьирование жирнокислотного состава масла семян в коллекции индуцированных мутантов льна масличного (*Linum humile* Mill.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(7):800-811. DOI 10.18699/VJ18.424

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Tigova A.V., Soroka A.I. Variation of fatty acid composition in seed oil in the collection of induced oil flax (*Linum humile* Mill.) mutants. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(7):800-811. DOI 10.18699/VJ18.424

Лён – одна из ценнейших сельскохозяйственных культур. Семена льна использовали в пищевых, медицинских и технических целях еще с древних времен. Первое упоминание о медицинском применении семян льна появляется в работах Авиценны, Гиппократ, Диоскорида, в средневековых травниках Европы и Азии (Лях и др., 2009). В настоящее время в развитых странах мира наблюдается повышенный интерес к культуре льна со стороны пищевой и фармацевтической промышленности (Пелипенко и др., 2014). За последние 15–20 лет были подробно изучены биохимический состав семян льна, значение для организма человека входящих в семена химических соединений и их метаболизм (Низова, Брач, 2010).

Льняное семя – богатый источник α -линоленовой кислоты, растворимых волокон, а также главный источник диетических фенольных соединений фитоэстрогенной природы, называемых лигнанами. Среди лигнанов самым распространенным является секоизоларицирезинола диглюкозид (SDG) (Prasad, 2000; Феськова и др., 2009). Это один из главных предшественников лигнанов млекопитающих – энтеролактона и энтеродиола, которые играют важную роль в защите от гормонозависимых видов рака (рак молочной железы, простаты, щитовидной железы и т. д.). Кроме того, в ряде работ (Prasad, 2001; Spence et al., 2003; Rodriguez-Leyva et al., 2010) лён рекомендуется применять при атеросклерозе, сахарном диабете, остеопорозе, при проблемах желудочно-кишечного тракта, болезнях кожи и некоторых других заболеваниях.

Основным химическим компонентом семян льна является масло, количество которого составляет в среднем от 27 до 47 % и даже более. По содержанию биологически ценных компонентов льняное масло занимает первое место среди других пищевых растительных масел (Бражников и др., 2015). Триглицериды масла льна состоят преимущественно из пяти жирных кислот: двух насыщенных – пальмитиновой (C 16:0) и стеариновой (C 18:0) и трех ненасыщенных – олеиновой (C 18:1), линолевой (C 18:2) и линоленовой (C 18:3), содержание которых, по нашим данным, для сорта-стандарта Украины «Южная ночь» в среднем составляет 6.4, 3.0, 19.7, 15.6 и 55.3 % соответственно. Целебные свойства льняного масла определяются прежде всего высоким содержанием в нем биологически активных незаменимых полиненасыщенных жирных кислот: линолевой (омега-6) и линоленовой (омега-3) с двумя и тремя двойными связями соответственно. На долю линоленовой кислоты обычно приходится 50–60 % от суммы жирных кислот масла. Наличие трех двойных связей в ее молекуле обуславливает высокую биологическую активность кислоты, быстрое высыхание масла и непродолжительный срок его хранения. Именно высокое содержание линоленовой кислоты позволяет делать из льняного масла высококачественные лакокрасочные материалы, специальные антикоррозионные покрытия и линолеум (Green, Marshall, 1984). В то же время высокая концентрация линоленовой кислоты обуславливает быстрое окисление (прогоркание) льняного масла. По этой причине оно может храниться не более трех месяцев. Проблема хранения льняного масла решается путем создания мутантов (Brutch, Kutuzova, 1999), а

затем и сортов, содержащих не более 2.5 % линоленовой кислоты (Dribnenki et al., 1996).

Из литературных данных известно, что синтез жирных кислот у льна начинается с образования пальмитиновой кислоты ($\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$) на основе ацетил-КоА и мелонил-КоА под действием мультиферментного комплекса. Стеариновая кислота ($\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{COOH}$) синтезируется из пальмитиновой с помощью элонгаз, отвечающих за удлинение цепи жирных кислот. Этот процесс контролирует ген *FAB1*. Последовательное образование двойных связей в цепи стеариновой кислоты осуществляют различные десатуразы. Сначала стеарол-АСР десатуразы, которые кодируются генами *SAD1* и *SAD2*, формируют первую двойную связь в 9 положении углеродной цепи, образуя олеиновую кислоту ($\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$). Олеиновая кислота служит предшественником линолевой ($\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_4-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$), у которой добавляется еще одна двойная связь в 6 положении под действием жирнокислотных десатураз-2, кодируемых генами *FAD2A*, *FAD2B*. Из линолевой кислоты образуется α -линоленовая кислота ($\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$) при участии генов *FAD3A*, *FAD3B* и *FAD3C*, которые контролируют десатуразы-3, формирующие в 3 положении третью по счету двойную связь (Vrinten et al., 2005; Banik et al., 2011). Все перечисленные гены имеют множественные аллели, несущие делеции и точечные мутации (Krasowska et al., 2007; Khadake et al., 2009; Thambugala et al., 2013). Гены десатуразы-2 у льна признаны основными, определяющими жирнокислотный состав масла (Fofana et al., 2006). Совмещение мутаций по данному локусу в генотипе одного растения приводит к резкому повышению уровня содержания линолевой кислоты, а количество линоленовой кислоты снижается до 2 % (Vrinten et al., 2005).

Впервые высоколиноленовые (более 62.7 %), высокоолеиновые (более 25.1 %) и низколиноленовые (менее 2.3 %) линии льна были созданы в Австралии методом химического мутагенеза (Green, 1986). На основе линии с низким содержанием линоленовой кислоты был получен сорт (типа *solin*) *Linola*, с двойными рецессивными гомозиготами по комплементарным генам *ln1* и *ln2* (Dribnenki et al., 1996). Позднее получены другие сорта, обладающие сбалансированным для пищевых целей составом масла (Nichterlein et al., 1988).

В Институте масличных культур НААН Украины (г. Запорожье) с 1989 г. ведется успешная работа по созданию новых сортов льна масличного, которая осуществляется традиционными (гибридизация, массовый и индивидуальный отбор, экспериментальный мутагенез) и новейшими (пыльцевая селекция, культура пыльников) методами селекции для технических и пищевых целей. Согласно сегодняшним представлениям, при использовании льна в питании рекомендуется соблюдать соотношение $\omega 6/\omega 3$ -кислот 5–10/1 для обычного питания и 3–5/1 – для лечебного (Пороховинова и др., 2016). Поэтому селекцию сортов льна по жирнокислотному составу, дающих не техническое, а пищевое масло, проводят в основном на изменение содержания уровня линоленовой кислоты до указанных выше пределов соотношения $\omega 6/\omega 3$ -кислот, рекомендованных для здорового или лечебного питания.

Целью наших исследований было создание и оценка новых мутантных линий льна масличного с различным жирнокислотным составом масла для расширения генетического разнообразия и развития новых направлений использования льнопродукции.

Материалы и методы

Исходным материалом для создания генетического разнообразия послужили два образца из генетической коллекции Института масличных культур (ИМК) НААН Украины – сорта Айсберг и Солнечный льна масличного *Linum humile* Mill. Сорт Айсберг создан методом индуцированного мутагенеза путем обработки гамма-лучами семян сорта Циан в ИМК НААН. Данный сорт имеет белые лепестки, кремовые пыльники и коричневую окраску семян. Сорт Солнечный, селекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси, отличается низким содержанием (менее 2 %) линоленовой кислоты. У сорта Солнечный цветки голубые с фиолетовым оттенком, голубые пыльники и желтая окраска семян.

Семена льна масличного *L. humile* сортов Айсберг и Солнечный (по 300 шт. на вариант) замачивали в 0.05 и 0.5 % водных растворах мутагенов в течение 16 ч. В контроле семена замачивали в дистиллированной воде. Обработанные семена промывали и в тот же день высевали в открытый грунт. Собранные с растений M_1 семена посевом высеивали на следующий год для получения растений M_2 . Каждая семья в M_2 – это потомство одного из растений M_1 . В поколении M_2 проводили учет видимых изменений, а их генетическую природу подтверждали после анализа наследования данных мутаций в поколении M_3 . Кроме того, в поколении M_3 выполнялся отбор новых образцов с измененными признаками, не наблюдавшимися в M_2 , наследование которых будет проверяться в последующих поколениях.

В качестве мутагенных агентов использовали хорошо известные мутагены ДМС (диметилсульфат) и ЭМС (этилметансульфонат), а также новые химические соединения серии ДГ, производные диметилсульфата (ДГ-2, ДГ-6, ДГ-7 и ДГ-9), синтезированные в Институте биорганической химии и нефтехимии НАН Украины и любезно предоставленные к.х.н. П.Г. Дульневым. Производные серии ДГ ранее в экспериментальном мутагенезе на культуре льна не применялись. Эффективность действия этих соединений сравнивали с исходным веществом (ДМС), послужившим основой для синтеза вышеупомянутых соединений, и таким широко известным в сельскохозяйственной практике мутагеном, как ЭМС. В ряде работ указано, что мутагенное действие ДМС и ЭМС заключается чаще всего в реакции алкилирования гуанина в положении 7-го атома азота, что приводит к ошибочному спариванию гуанина с тиминном вместо цитозина, в результате чего могут возникать мутация типа транзиции, хромосомные инверсии, разрывы хромосом (Luan et al., 2007; Rajarajan et al., 2014; Deepthi, Remesh, 2016).

Выделенные по морфологическим и физиологическим признакам мутанты анализировали в лаборатории биохимии ИМК НААН Украины по таким биохимическим показателям, как содержание масла в семенах, и их жирнокислотному составу. Масличность определяли

по массе обезжиренного остатка в аппарате Сокслета (ДСТУ 7577:2014, 2015). Жирнокислотный состав масла находили методом газожидкостной хроматографии метиловых эфиров на хроматографе HEWLETT PACRARD HP 6890 (ГОСТ 30418-96, 1998). Для этого анализа случайным образом формировали выборку из 1000 семян от 20–30 растений каждого мутантного образца.

Математическую обработку полученных данных осуществляли согласно общепринятым методикам статистической обработки экспериментального материала (Wasserman, 2005).

Результаты и обсуждение

Обработка семян льна химическими мутагенами ДГ-2, ДГ-6, ДГ-7, ДГ-9, ДМС и ЭМС в концентрациях 0.5 и 0.05 % приводила в поколении M_1 к существенному изменению выживаемости растений, а также к изменению ряда морфологических характеристик – высоты растений, количества боковых побегов на главном стебле и количества коробочек на одном растении (Тигова, Сорока, 2016).

В поколении M_2 нами был получен широкий спектр мутаций, представленный 27 типами изменений, которые были разделены на пять групп:

1. Мутации с нарушением синтеза хлорофилла у всходов и взрослых растений (8 типов): *albina*, *viridis-albina*, *xantha*, *chlorina*, *viridis*, *lutescent*, *striata*, *corroded*.
2. Мутации структуры стебля, побегов и листьев (5 типов): *три семядоли*, *высокорослые растения*, *низкорослые растения*, *карлики*, *зигзагообразный стебель*.
3. Изменение окраски лепестков венчика и пыльников, формы лепестков и бутонов (6 типов): *светло-голубые лепестки*, *белые пыльники*; *голубые лепестки*, *голубые пыльники*; *измененная форма лепестков*; *светло-розовые лепестки*, *кремовые пыльники*; *белые лепестки*, *кремовые пыльники*; *нераскрывающийся венчик*.
4. Мутации окраски семян (4 типа): *желтая*, *коричневая*, *горчичная*, *пестрая*.
5. Мутации по физиологическим признакам роста и развития (4 типа): *скороспелые растения*, *позднеспелые растения*, *мутация стерильности*, *нарушение развития семян*.

Характер мутационной изменчивости в значительной степени определялся видом и концентрацией использованного мутагена, а также генотипическими особенностями сорта. Установлена повышенная индуцированная мутабельность сорта Солнечный по сравнению с сортом Айсберг. Отличия в мутабельности сортов проявлялись в различных частоте и спектре видимых мутаций (Тигова, Сорока, 2017). Кроме того, при изучении спектра мутаций на фенотипическом уровне у разных сортов обнаружен параллелизм в экспериментальной мутационной изменчивости.

В поколении M_3 на основе отобранных образцов поколения M_2 с измененными морфофизиологическими характеристиками были выделены и проанализированы мутантные линии, различающиеся между собой как по маркерным, так и по хозяйственно ценным признакам, включая количество масла в семенах и жирнокислотный состав масла.

Table 1. Oil fatty acid compositions in the M₃ generation of mutants derived from oil-bearing cultivar Iceberg treated with mutagens at the concentration 0.5%

Muta- gen	Speci- men	Marker trait of the mutant line/specimen	Oil content, %	Fatty acid percentages in seed oil					(18:2)/ (18:3)
				palmitic C 16:0	stearic C 18:0	oleic C 18:1	linoleic C 18:2	linolenic C 18:3	
–	Control (white petals, brown seeds)		47.23	6.16	3.71	19.54	19.27	51.31	0.38
DG-2	MA-1	Modified flower shape	43.37	6.18	2.36	18.60	14.71	58.16	0.25
	MA-2	Blue petals, blue anthers	45.94	5.62	4.13	18.50	13.60	58.15	0.23
	MA-3	High plants*	46.97	6.67	3.31	18.15	14.56	57.31	0.25
	MA-4	Low plants*	43.93	6.96	1.63	17.27	14.31	59.82	0.24
DG-6	MA-5	High plants*	47.09	6.18	2.39	16.36	<i>11.02</i>	63.56	0.17
DG-7	MA-6	Early maturing plants	47.75	6.40	2.64	17.74	14.96	58.28	0.26
	MA-7	Late maturing plants*	44.69	6.74	1.36	16.37	15.36	59.67	0.26
	MA-8	Low plants	45.19	<i>5.06</i>	2.89	19.47	12.44	60.13	0.21
	MA-9	High plants*	46.05	6.23	2.68	16.49	14.08	60.58	0.23
	MA-10	Blue petals, blue anthers	47.30	6.32	4.15	20.39	14.50	54.65	0.27
	MA-11	Blue petals, yellow seeds	45.95	6.68	1.63	16.26	25.75	49.68	0.52
DG-9	MA-12	Blue petals, blue anthers	46.44	5.34	3.29	18.22	17.19	55.77	0.31
	MA-13	Blue petals, yellow seeds	46.95	5.35	2.21	16.99	32.00	43.45	0.74
	MA-14	Low plants*	48.88	6.59	2.90	17.55	18.54	54.41	0.34
	MA-15	High plants*	48.37	5.96	1.93	<i>15.61</i>	14.66	61.84	0.24
EMS	MA-16	Light-blue petals	46.12	5.74	<i>1.31</i>	18.81	12.73	62.03	0.21
	MA-17	High plants*	45.97	6.23	1.97	16.25	12.14	63.52	0.19
	MA-18	Low plants	47.96	6.59	2.79	18.11	15.27	57.24	0.27
	MA-20	Dwarf	44.12	5.82	3.43	22.89	13.18	54.68	0.24
	MA-22	Blue petals, yellow seeds	45.15	6.32	3.99	18.06	29.88	<i>41.76</i>	0.72
	MA-23	Blue petals, blue anthers	<i>43.01</i>	6.97	1.46	16.56	15.20	59.82	0.25
$\bar{X}_{\text{mean}} \pm S_x$			46.06 ± 0.35	6.19 ± 0.12	2.59 ± 0.20	17.84 ± 0.36	16.48 ± 1.23	56.88 ± 1.27	
Cv			3.52 ± 0.54	8.70 ± 1.34	34.54 ± 5.33	9.37 ± 1.45	34.34 ± 5.30	10.20 ± 1.57	
LSD _{0.05}			0.97	0.19	0.09	0.56	0.55	1.78	

Note. Here and in Tables 2–4, the least values among all specimens are shown in italic and the greatest, in bold.

* Specimens chosen in M₃ Verification in M₄ is required.

Так, общая маслячность сорта Айсберг в контроле составила 47.23 %. При обработке мутагенами ДГ-7, ДГ-9 и ЭМС в концентрации 0.5 % выделены линии и образцы МА-6, МА-10, МА-14, МА-15 и МА-18, у которых маслячность была на уровне контроля или превосходила этот показатель. Маслячность указанных образцов составила 47.75, 47.30, 48.88, 48.37 и 47.96 % соответственно (табл. 1).

Помимо маслячности, изменения затрагивали и содержание различных жирных кислот. В варианте кон-

центрации 0.5 % наблюдали изменчивость по уровню пальмитиновой кислоты (С 16:0) в масле при обработке всеми изученными мутагенами. В большинстве случаев отмечалось увеличение данного показателя. Наименьшее содержание пальмитиновой кислоты было у низкорослой линии МА-8 (5.06 %), полученной при обработке мутагеном ДГ-7, а наибольшее – у линии МА-23 (6.97 %) с голубой окраской лепестков и голубыми пыльниками, полученной при обработке мутагеном ЭМС. Содержание стеариновой кислоты (С 18:0) изменялось большей

Table 2. Oil fatty acid compositions in the M₃ generation of mutants derived from oil-bearing cultivar Iceberg treated with mutagens at the concentration 0.05%

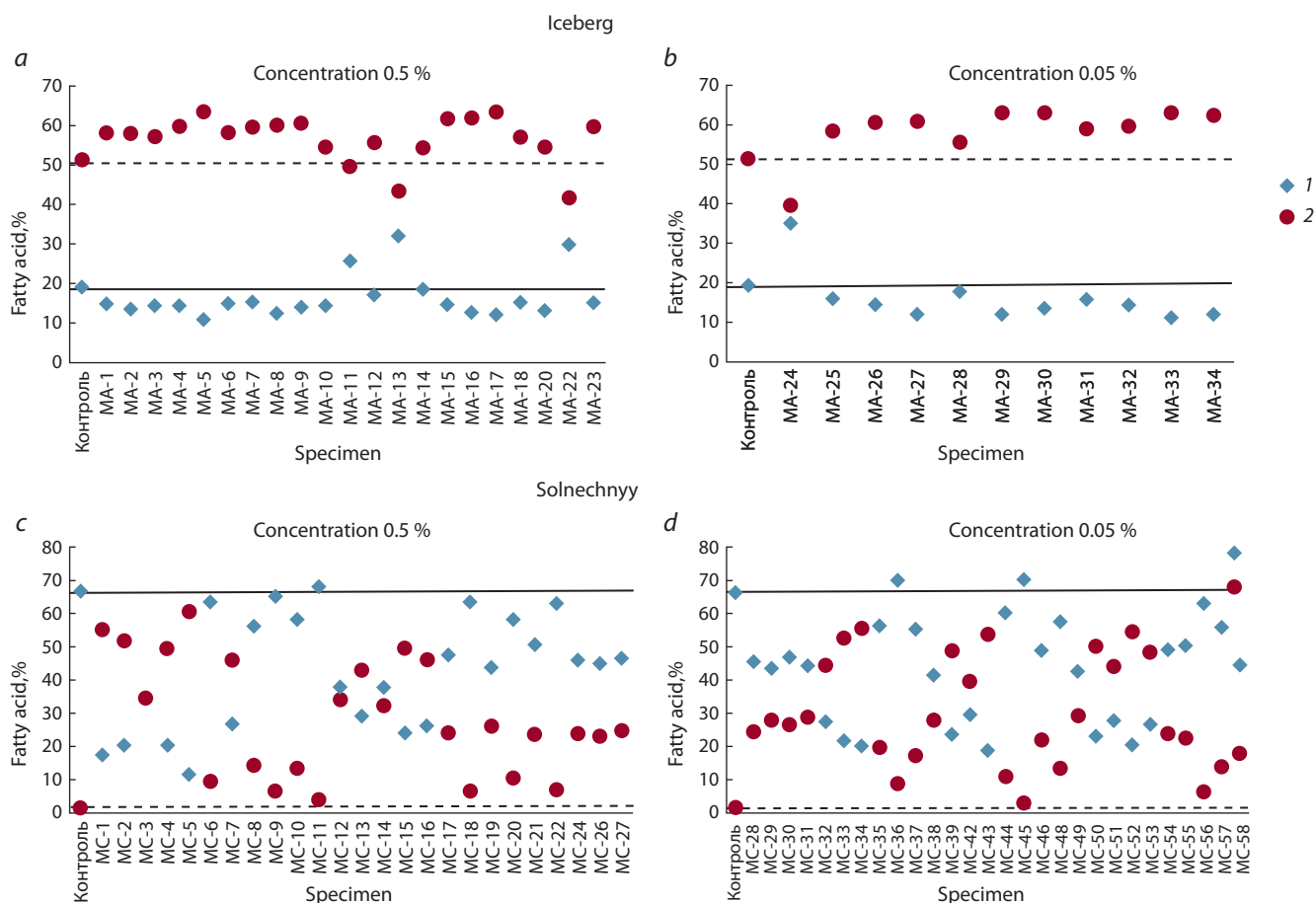
Muta- gen	Speci- men	Marker trait of the mutant line/specimen	Oil content, %	Fatty acid percentages in seed oil					(18:2)/ (18:3)
				palmitic C 16:0	stearic C 18:0	oleic C 18:1	linoleic C 18:2	linolenic C 18:3	
–	Control (white petals, brown seeds)		47.23	6.16	3.71	19.54	19.27	51.31	0.38
DG-2	MA-24	High plants*	46.00	6.40	2.16	16.67	35.15	39.63	0.89
	MA-25	Yellow seeds	42.77	6.04	2.41	17.11	16.05	58.39	0.27
	MA-26	Blue petals, blue anthers	42.12	6.54	1.63	16.82	14.48	60.53	0.24
	MA-27	Blue petals, yellow seeds	45.22	5.90	2.46	18.84	12.03	60.77	0.20
DG-6	MA-28	High plants*	45.28	6.54	2.28	17.95	17.72	55.51	0.32
DG-7	MA-29	High plants	44.90	6.81	2.21	15.94	12.05	62.99	0.19
	MA-30	Blue petals, blue anthers*	45.73	6.06	2.29	15.11	13.53	63.02	0.21
DG-9	MA-31	Blue petals, yellow seeds	44.18	6.20	2.33	16.85	15.68	58.94	0.27
	MA-32	High plants*	44.08	6.25	3.23	16.48	14.40	59.64	0.24
DMS	MA-33	High plants*	43.17	6.68	2.30	16.94	11.16	62.92	0.18
EMS	MA-34	High plants	45.58	6.19	2.01	17.42	12.02	62.36	0.19
$X_{\text{mean}} \pm S_x$			44.46 ± 0.39	6.33 ± 0.09	2.30 ± 0.12	16.92 ± 0.29	15.84 ± 2.03	58.61 ± 2.02	
Cv			2.92 ± 0.62	4.55 ± 0.97	16.63 ± 3.55	5.77 ± 1.23	42.39 ± 9.04	11.45 ± 2.44	
LSD _{0.05}			0.76	0.20	0.08	0.55	0.55	1.87	

частью в сторону уменьшения этого показателя. Во всех вариантах обработки наблюдали снижение уровня стеариновой кислоты, кроме линий МА-2, МА-10 и МА-22 (4.13, 4.15 и 3.99 % соответственно), полученных при обработке мутагенами ДГ-2, ДГ-7 и ЭМС. Изменялось также содержание олеиновой кислоты в масле. Наибольший показатель (22.89 %) имела линия карликовых растений МА-20, полученная при обработке мутагеном ЭМС, а у образца МА-15 высокорослых растений было выявлено минимальное количество олеиновой кислоты – 15.61 % (см. табл. 1). Максимальное содержание линолевой кислоты (C 18:2) отмечено у линий МА-13 и МА-22 (32.00 и 29.88 % соответственно), а минимальное – у образца МА-5 высокорослых растений (11.02 %), имевшего также большое количество олеиновой кислоты. Более 63 % линоленовой кислоты содержится у образцов МА-5 и МА-17, выделенных при обработке мутагенами ДГ-6 и ЭМС. У этих же образцов наблюдался низкий уровень линолевой кислоты – 11.02 и 12.14 % соответственно. При обработке мутагенами в этой же концентрации 0.5 % в коллекции рассматриваемых образцов была выявлена линия МА-22 с голубой окраской лепестков и желтыми семенами с относительно низким количеством линоленовой кислоты, которое составило 41.76 % (см. табл. 1, рисунок, а).

Соотношение ω₆/ω₃ в масле в значительной степени варьировало. Минимальное значение этого признака

(0.17) имел образец МА-5 высокорослых растений, а максимальное (0.74) – линия МА-13 с голубой окраской лепестков и желтыми семенами. Коэффициент вариации для показателей масличности, уровня пальмитиновой и олеиновой кислот составил менее 10 % (см. табл. 1), что свидетельствует о слабой вариабельности данных признаков. В то же время для стеариновой и линолевой кислот коэффициент вариации превышал 10 %, что демонстрирует значительную изменчивость уровня данных кислот у мутантных линий, полученных при обработке химическими мутагенами в концентрации 0.5 %, и говорит о высоком потенциале для отбора по этим признакам.

При более низкой концентрации обработки (0.05 %) высокомасличных линий, превосходящих контроль по общему выходу масла, выявлено не было (табл. 2). У большинства мутантных линий содержание пальмитиновой кислоты (C 16:0) в масле превышало контроль. Максимальный уровень пальмитиновой кислоты зафиксирован у образца МА-33 (6.68 %), полученного при обработке мутагеном ДМС. Существенное уменьшение уровня этой кислоты по сравнению с контролем (6.16 %) выявлено только у одной линии – МА-27 (5.90 %). Кроме того, во всех вариантах обработки наблюдали уменьшение уровня стеариновой кислоты (C 18:0). Линий с повышенным содержанием стеариновой кислоты выделено не было. Минимальный уровень стеариновой кислоты (1.63 %) установлен при обработке мутагеном ДГ-2 у линии МА-26



Contents of (1) linoleic and (2) linolenic acids in seed oil from M3 plants derived from oil flax cultivars Iceberg and Solnechnyy by treatment with mutagens at the concentrations 0.5 and 0.05%.

с голубой окраской лепестков и голубыми пыльниками (см. табл. 2). Уровень олеиновой кислоты у описанных мутантных линий был ниже контроля. Наименьшее ее содержание наблюдали у образца МА-30 (15.11 %), полученного при обработке мутагеном ДГ-7.

Изменчивость по содержанию линолевой кислоты (C 18:2) варьировала в сторону уменьшения данного показателя (см. рисунок, б). Однако при обработке мутагеном ДГ-2 выделен образец МА-24 высокорослых растений с максимальным содержанием линолевой кислоты – 35.15 %, одновременно этот образец является относительно низколиноленовым (39.63 %). У большинства же отобранных линий уровень линолевой кислоты был ниже контроля. При обработке мутагеном ДМС получен образец МА-33 высокорослых растений с минимальным уровнем линолевой кислоты (11.16 %) и максимальным – пальмитиновой кислоты (6.68 %). У образца МА-30, выделенного после обработки мутагеном ДГ-7 и имевшего минимальный уровень олеиновой кислоты, было более 63 % линоленовой кислоты. Соотношение триглицеридов ω6/ω3 различалось между проанализированными линиями и образцами в значительной степени. Минимальное значение этого показателя (0.18) имел образец МА-33 высокорослых растений, полученный при обработке мутагеном ДМС, а максимальное (0.89) – образец МА-24 высокорослых растений, полученный при обработке

мутагеном ДГ-2. В варианте обработки семян мутагеном в концентрации 0.05 % коэффициент вариации для описанных мутантных линий и образцов по стеариновой, линолевой и линоленовой кислотам составил более 10 % (см. табл. 2), что свидетельствует о существенной изменчивости данных биохимических параметров масла семян льна.

У сорта Солнечный общая масличность контроля находилась на уровне 40.69 %. Обработка мутагенами в более высокой концентрации 0.5 % практически во всех вариантах приводила к получению линий и образцов, превосходивших контроль по данному показателю (табл. 3). Максимальную масличность (45.18 %) наблюдали у линии МС-27 с коричневой окраской семян, а минимальную (37.89 %) – у линии МС-24 со светло-розовой окраской лепестков и кремовыми пыльниками. Из литературных данных известно, что накопление запасных липидов в семенах регулируется большим количеством гормональных и метаболических сигнальных систем, входящих в ряд генетических программ (Baud, Lepiniec, 2010). Среди описанных факторов значительная роль уделяется транскрипционным детерминантам, многие из которых являются так называемыми главными регуляторами, поскольку способны влиять на активность генов, регулирующих синтез и накопление запасных веществ. Так, высокий уровень экспрессии гена *LEC1* у

Table 3. Oil fatty acid compositions in M₃ mutants derived from oil-bearing cultivar Solnechnyy treated with mutagens at the concentration 0.5%

Muta- gen	Speci- men	Marker trait of the mutant line/specimen	Oil content, %	Fatty acid percentages in seed oil					(18:2)/ (18:3)
				palmitic C 16:0	stearic C 18:0	oleic C 18:1	linoleic C 18:2	linolenic C 18:3	
–	Control (blue petals, yellow seeds)		40.69	6.05	5.81	20.03	66.53	1.59	41.84
DG-2	MS-1	White petals, brown seeds	44.37	6.65	2.62	17.87	17.52	55.34	0.32
	MS-2	White petals, variegated seeds	44.16	6.62	2.92	17.87	20.62	51.98	0.40
	MS-3	White petals, creamy anthers	39.72	6.56	3.27	20.82	34.69	34.67	1.00
	MS-4	Brown seeds	39.66	6.88	2.71	20.27	20.56	49.59	0.41
	MS-5	Light-pink petals, mustard-colored seeds	42.96	6.13	2.76	18.64	11.72	60.74	0.19
	MS-6	Light-pink petals, creamy anthers	42.31	6.92	2.57	17.40	63.63	9.47	6.72
	MS-7	Light-pink petals, variegated seeds*	44.76	5.98	2.81	18.19	26.99	46.04	0.59
	MS-8	High plants*	41.68	6.16	2.79	20.29	56.28	14.48	3.89
	MS-9	Low plants*	43.68	6.43	3.93	17.69	65.25	6.71	9.72
DG-7	MS-10	High plants*	42.97	6.38	2.44	19.23	58.22	13.73	4.24
	MS-11	Low plants*	44.63	6.63	4.10	16.72	68.32	4.24	16.11
	MS-12	White petals, variegated seeds*	44.61	6.86	3.11	17.90	38.01	34.13	1.11
	MS-13	White petals, creamy anthers	43.44	6.35	2.87	18.50	29.24	43.05	0.68
	MS-14	White petals, ariegated seeds	42.56	6.48	3.64	19.49	37.87	32.51	1.16
	MS-15	Light-pink petals, creamy anthers	44.28	6.32	3.17	16.67	24.12	49.72	0.49
	MS-16	Mustard-colored seeds	44.21	6.55	3.43	17.45	26.35	46.22	0.57
DG-9	MS-17	High plants*	39.46	6.04	3.80	18.31	47.51	24.34	1.95
	MS-18	Low plants*	43.83	6.16	4.41	19.02	63.75	6.66	9.57
	MS-19	Light-pink petals, creamy anthers	43.45	6.29	3.01	20.33	44.12	26.25	1.68
	MS-20	White petals, creamy anthers	43.02	6.17	4.92	20.16	58.18	10.58	5.50
	MS-21	White petals, mustard-colored seeds	43.23	6.04	3.40	15.87	50.99	23.70	2.15
EMS	MS-22	Zigzag stem	43.36	6.17	4.27	19.07	63.23	7.26	8.71
	MS-24	Light-pink petals, creamy anthers	37.89	6.17	3.47	20.22	46.11	24.03	1.92
	MC-26	White petals, creamy anthers	44.62	6.65	3.85	21.15	44.87	23.42	1.92
	MC-27	Brown seeds	45.18	6.36	3.00	19.03	46.68	24.93	1.87
	$X_{\text{mean}} \pm S_x$		42.96 ± 0.38	6.40 ± 0.05	3.33 ± 0.13	18.73 ± 0.28	42.59 ± 3.41	28.95 ± 3.49	
	Cv		4.42 ± 0.63	4.28 ± 0.61	19.35 ± 2.74	7.44 ± 1.05	40.04 ± 5.66	60.30 ± 8.53	
	LSD _{0.05}		0.70	0.20	0.11	0.59	1.45	1.03	

арабидопсиса, генов *GmDof4* и *GmDof11* у сои вызывал повышенную экспрессию генов из семейств, участвующих в биосинтезе жирных кислот, что приводило к существенному увеличению содержания масла в семенах (Сидоров, Цыдендамбаев, 2014). Поскольку биосинтез триацилглицеридов у высших растений характеризуется общими метаболическими путями, можно предположить, что большое количество мутантов сорта Солнечный с повышенной масличностью связано с мутацией одного из главных регуляторов факторов транскрипции, приведшей к сверхэкспрессии вышеупомянутых генов или их аналогов.

Что касается жирнокислотного состава масла у мутантов сорта Солнечный, полученных в вариантах с концентрацией 0.5 %, то, в частности, содержание пальмитиновой кислоты составляло от 5.98 до 6.92 %. Из табл. 3 видно, что обработка химическими мутагенами вызывала повышение уровня пальмитиновой кислоты практически у всех мутантов. Максимальное содержание этой кислоты наблюдалось у линии МС-6 со светло-розовой окраской лепестков и кремовыми пыльниками – 6.92 %. Уровень стеариновой кислоты (С 18:0) уменьшился по сравнению с контролем во всех вариантах обработки. Минимальное ее значение (2.44 %) было у образца МС-10 высокорослых растений, полученного при обработке мутагеном ДГ-7. Содержание олеиновой кислоты (С 18:1) в масле варьировало от 15.87 до 21.15 %. При этом минимальный уровень наблюдали у линии МС-21 с белой окраской лепестков и горчичными семенами, полученной при обработке мутагеном ДГ-9, а максимальный – у линии МС-26 с белой окраской лепестков и кремовыми пыльниками, полученной под действием мутагена ЭМС. Содержание линолевой кислоты менялось от 11.72 до 68.32 %. Максимальный уровень (68.32 %) выявлен у образца МС-11 низкорослых растений, полученного при обработке мутагеном ДГ-7 (см. табл. 3, рисунок, е). Кроме того, образец МС-11 характеризуется достаточно низким уровнем линоленовой кислоты (4.24 %), высокой масличностью (44.63 %) и относительно высоким содержанием пальмитиновой кислоты (6.63 %) (см. табл. 3). Минимальный уровень линолевой кислоты (11.72 %) выявлен у линии МС-5 со светло-розовой окраской лепестков и горчичной окраской семян. Содержание линоленовой кислоты в масле менялось от 4.24 (образец МС-11) до 60.74 % (линия МС-5) (см. табл. 3, рисунок, е). Соотношение триглицеридов $\omega 6/\omega 3$ значительно варьировало: от 0.19 (линия МС-5) до 16.11 (образец МС-11).

Коэффициент вариации таких признаков, как масличность, содержание пальмитиновой и олеиновой кислот у мутантов сорта Солнечный, полученных при обработке мутагенами 0.5 % концентрации, не превышал 10 %, что свидетельствует о достаточно высокой стабильности данных биохимических показателей. Однако для стеариновой, линолевой и линоленовой кислот коэффициент вариации составлял 20 % и более (см. табл. 3), что демонстрирует значительные возможности отбора по созданию новых селекционных линий с измененным уровнем данных кислот.

При обработке химическими мутагенами в более низкой концентрации (0.05 %) практически во всех вариантах

воздействия уровень масличности у отобранных мутантов повысился и колебался в пределах от 39.58 до 46.69 % (табл. 4). По нашим данным, содержание пальмитиновой кислоты в масле изменялось в диапазоне от 5.94 (МС-32) до 6.88 % (МС-52). Следует также отметить, что в большинстве случаев содержание пальмитиновой кислоты превышало или находилось на уровне контроля. Количество стеариновой кислоты в масле мутантов уменьшилось по сравнению с контролем. Под действием всех изученных мутагенов отмечалось снижение уровня стеариновой кислоты. Содержание олеиновой кислоты в масле также варьировало: минимальный уровень (15.29 %) наблюдали у линии МС-35 высокорослых растений, полученной при обработке мутагеном ДГ-6, а максимальный уровень (22.34 %) – у линии МС-42 с белой окраской лепестков и кремовыми пыльниками, полученной при обработке мутагеном ДГ-7 (см. табл. 4). Содержание линолевой кислоты у мутантных образцов изменялось в пределах от 18.77 до 70.09 %. Наименьший показатель имела линия МС-43 с белой окраской лепестков и пестрыми семенами, полученная при обработке мутагеном ДГ-7. Тем не менее встречались мутанты, у которых содержание линолевой кислоты превышало контрольные значения – МС-36 (69.95 %) и МС-45 (70.09 %), а уровень линоленовой кислоты был относительно низким (8.83 и 3.06 % соответственно), что делает их ценным исходным материалом для селекции сортов пищевого направления (см. табл. 4, рисунок, з).

Что касается соотношения $\omega 6/\omega 3$ жирных кислот, то при обработке мутагенами данной концентрации (0.05 %) оно в значительной степени варьировало. Минимальное значение этого показателя (0.35) было у линии МС-43 с белой окраской лепестков и пестрыми семенами, а максимальное (22.91) – у образца МС-45 низкорослых растений. Коэффициент вариации для признаков масличности, содержания пальмитиновой и олеиновой кислот был относительно низким, что говорит о незначительной изменчивости данных биохимических показателей. Однако для остальных жирных кислот – стеариновой, линолевой и линоленовой – коэффициент вариации превышал 30 % (см. табл. 4), что свидетельствует о значительной потенциальной вариабельности их содержания.

Изменчивость уровня линолевой и линоленовой кислот в результате воздействия химическими мутагенами в концентрациях 0.5 и 0.05 % у сорта Айсберг была незначительной, однако у сорта Солнечный уровень этих кислот сильно варьировал, что объясняется генотипическими особенностями сорта (см. рисунок). Полученные результаты позволяют отбирать образцы с разным жирнокислотным составом масла и вести селекцию в любом направлении.

Как следует из полученных нами данных, содержание изученных жирных кислот взаимосвязано (табл. 5). Так, у сорта Айсберг содержание олеиновой кислоты отрицательно коррелировало с пальмитиновой и положительно – со стеариновой кислотой. Кроме того, наблюдалась сильная отрицательная корреляция доли линолевой и линоленовой кислот в масле, что привело к появлению в популяции мутантов большого количества образцов с уменьшенным уровнем линолевой кислоты в пользу линоленовой (см. рисунок, а, б).

Table 4. Oil fatty acid compositions in the M₃ generation of mutants derived from oil-bearing cultivar Solnechnyy treated with mutagens at the concentration 0.05%

Muta- gen	Speci- men	Marker trait of the mutant line/ specimen	Oil content, %	Fatty acid percentages in seed oil					(18:2)/ (18:3)
				palmitic C 16:0	stearic C 18:0	oleic C 18:1	linoleic C 18:2	linolenic C 18:3	
–	Control (blue petals, yellow seeds)		40.69	6.05	5.81	20.03	66.53	1.59	41.84
DG-2	MS-28	High plants*	45.33	6.68	3.24	20.17	45.47	24.44	1.86
	MS-29	White petals, creamy anthers	44.43	6.10	3.43	19.10	43.58	27.80	1.57
	MS-30	Light-pink petals, variegated seeds	45.43	6.21	2.26	18.08	46.92	26.54	1.77
	MS-31	Light-pink petals, creamy anthers	43.61	6.43	2.64	17.73	44.34	28.86	1.54
	MS-32	Brown seeds	44.77	5.94	2.21	20.13	27.44	44.29	0.62
	MS-33	Variegated seeds	44.67	6.68	1.77	17.07	21.82	52.66	0.41
	MS-34	White petals, variegated seeds*	45.65	6.86	1.19	16.20	20.20	55.55	0.36
DG-6	MS-35	High plants	46.47	6.14	2.50	15.29	56.39	19.68	2.87
	MS-36	Light-pink petals, mustard-colored seeds	46.63	6.29	3.26	17.67	69.95	8.83	7.92
	MS-37	Light-pink petals, creamy anthers	45.89	6.73	3.27	17.49	55.26	17.25	3.20
	MS-38	Light-green plant	43.71	6.52	3.90	20.23	41.61	27.73	1.50
	MS-39	Light-green plant, brown seeds	46.05	6.03	2.99	18.55	23.66	48.78	0.49
DG-7	MS-42	White petals, creamy anthers	42.73	6.24	2.09	22.34	29.65	39.68	0.75
	MS-43	White petals, variegated seeds	41.18	6.64	1.95	18.86	18.77	53.78	0.35
DG-9	MS-44	High plants*	42.40	6.76	3.86	18.15	60.29	10.95	5.51
	MS-45	Low plants*	39.58	6.02	2.47	18.37	70.09	3.06	22.91
	MS-46	Brown seeds	40.34	6.62	4.48	18.02	48.80	22.08	2.21
	MS-48	Light-pink petals, creamy anthers	44.51	6.51	2.57	20.18	57.41	13.33	4.31
DMS	MS-49	White petals, late maturing plants*	43.91	6.82	2.52	18.84	42.62	29.19	1.46
	MS-50	White petals, variegated seeds*	45.10	6.87	2.31	17.64	23.06	50.14	0.46
	MS-51	Light-pink petals, creamy anthers	44.38	6.52	1.98	19.68	27.83	43.99	0.63
	MS-52	White petals, creamy anthers*	46.69	6.88	1.71	16.17	20.68	54.57	0.38
	MS-53	Light-pink petals, variegated seeds*	44.31	6.44	2.23	16.04	26.80	48.50	0.55
EMS	MS-54	High plants	44.83	6.33	3.22	17.55	49.09	23.81	2.06
	MS-55	Low plants*	43.65	6.00	3.70	17.41	50.41	22.48	2.24
	MS-56	White petals*	43.58	6.23	3.51	20.82	63.03	6.42	9.82
	MS-57	Light-green plant	43.78	6.82	4.31	21.12	55.86	13.90	4.02
	MS-58	Light-green plant, brown seeds	43.22	6.77	4.01	21.81	44.52	17.88	2.49
$X_{\text{mean}} \pm S_x$			44.17 ± 0.33	6.47 ± 0.06	2.84 ± 0.16	18.60 ± 0.34	42.34 ± 2.99	291.86 ± 3.08	
Cv			3.98 ± 0.53	4.69 ± 0.63	30.05 ± 4.02	9.58 ± 1.28	37.32 ± 4.99	54.63 ± 7.30	
LSD _{0.05}			0.72	0.20	0.10	0.58	1.43	1.03	

Table 5. Pearson's correlations between fatty acid contents in seed oil from mutants and cvs. Iceberg and Solnechnyy treated with mutagens at the concentrations 0.5 and 0.05%

Fatty acid	Palmitic C 16:0	Stearic C 18:0	Oleic C 18:1	Linoleic C 18:2	Linolenic C 18:3	Palmitic C 16:0	Stearic C 18:0	Oleic C 18:1	Linoleic C 18:2	Linolenic C 18:3
	Iceberg					Solnechnyy				
Palmitic C 16:0		-0.32	-0.36	-0.03	0.08		-0.21	-0.06	-0.22	0.21
Stearic C 18:0	-0.32		0.56	0.06	-0.31	-0.21		0.28	0.57	-0.62
Oleic C 18:1	-0.36	0.56		-0.10	-0.20	-0.06	0.28		0.10	-0.22
Linoleic C 18:2	-0.03	0.06	-0.10		-0.95	-0.22	0.57	0.10		-0.99
Linolenic C 18:3	0.08	-0.31	-0.20	-0.95		0.21	-0.62	-0.22	-0.99	
SD	0.46	0.78	1.54	5.87	6.08	0.29	0.87	1.59	16.42	16.98
Number of mutants	33					54				

Note. Boldface indicates significant correlation coefficients at $p = 0.05\%$: $r > 0.35$ for cv. Iceberg and $r > 0.27$ for Solnechnyy.

У сорта Солнечный положительную корреляцию наблюдали между уровнем стеариновой и олеиновой, а также стеариновой и линолевой кислот. Отрицательная корреляция была между уровнем линоленовой и стеариновой кислот, и в то же время – линоленовой и линолевой кислот. Увеличение уровня линоленовой кислоты, по сравнению с контролем, во всех вариантах обработки привело к уменьшению уровня линолевой кислоты (см. рисунок, ϵ , ζ), поскольку синтез этих жирных кислот взаимосвязан.

Следует отметить, что у сортов Айсберг и Солнечный спектры мутаций по содержанию линолевой и линоленовой кислот существенно различались. Подавляющее большинство мутантов сорта Солнечный имело повышенное, по сравнению с контролем, содержание линоленовой кислоты. Мутанты сорта Айсберг по содержанию линоленовой кислоты отличались от контрольного сорта в значительно меньшей степени (коэффициент вариации 10.20–11.45 %). Кроме того, были выделены мутанты как с повышенным, так и с пониженным уровнем данной кислоты.

Результаты изучения мутантов обоих сортов говорят об отсутствии мутаций в генах *FAB1*, *SAD1* и *SAD2*, так как доля пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот в масле сильно не изменилась. Мутации в генах *FAD2* тоже, скорее всего, отсутствуют, поскольку суммы линолевой и линоленовой кислот тоже сильно не варьируют. Таким образом, выявляемые мутации затронули, видимо, гены *FAD3*. У мутантов сорта Айсберг МА-11, МА-13, МА-22 и МА-24 наблюдается повышение концентрации линолевой кислоты и снижение содержания линоленовой. Вероятно, часть растений (а в M_3 может наблюдаться расщепление по мутантным признакам) были низколиноленовыми, а часть – высоколиноленовыми, и были смешаны в процессе отбора материала для анализа. То есть в этих семьях могут быть мутанты генов *FAD3*.

Сорт Солнечный, судя по составу его масла, несет мутацию в одном из генов *FAD3*. В данном случае мутации тоже не затронули гены *FAB1*, *SAD1* и *SAD2*, а также *FAD2*. Однако практически у всех полученных мутантов, скорее всего, произошли обратные мутации в генах *FAD3*, что снизило концентрацию линолевой кислоты и повысило – линоленовой. Различия в уровне восстановления синтеза линоленовой кислоты, очевидно, также связаны с неоднородностью материала исследованных образцов семян.

Таким образом, в настоящей работе показана эффективность использования новых химических мутагенов, производных диметилсульфата, для получения широкого спектра мутантных линий и образцов льна по жирнокислотному составу масла семян. Увеличение генетического разнообразия по данным признакам позволяет вести селекционную работу по созданию сортов льна любого направления использования льняного масла в зависимости от поставленных целей.

Заключение

Показано, что обработка новыми (ДГ-2, ДГ-6, ДГ-7 и ДГ-9) и классическими (ДМС, ЭМС) химическими мутагенами привела к получению мутантных линий и образцов с разным уровнем масличности и жирнокислотным составом масла семян. Перспективные мутантные линии отобраны для дальнейшей селекционной работы.

Выделены линии и образцы с максимальным и минимальным уровнями линолевой и линоленовой кислот у сорта Айсберг (МА-5, МА-13, МА-24, МА-30) и у сорта Солнечный (МС-5, МС-11, МС-34, МС-43, МС-45).

Доказана эффективность использования новых химических мутагенов для создания ценных в практическом применении линий льна масличного с маркерными признаками.

Установлено, что обе использованные концентрации мутагенов (0.5 и 0.05 %) эффективны для получения

образцов с разным уровнем масличности и жирнокислотного состава масла. Тем не менее у сорта Айсберг более высокая концентрация вызвала больший размах изменчивости по сравнению с сортом Солнечный, что свидетельствует о специфической реакции генотипа на концентрацию мутагена.

Продемонстрирована сильная отрицательная корреляционная взаимосвязь между содержанием линолевой и линоленовой кислот, а также положительная зависимость средней силы между содержанием стеариновой и олеиновой кислот у обоих изученных сортов.

Acknowledgments

DG mutagens were a generous gift of Cand. Sci. (Chem.) P.G. Dul'nev, Institute of Bioorganic Chemistry and Oil Chemistry, National Academy of Sciences, Ukraine. The authors are grateful to reviewers of the Vavilov Journal of Genetics and Breeding for valuable remarks.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Список литературы / References

Бражников В., Бражникова О., Прахова Т., Прахов В. Результаты селекции и жирнокислотный состав масла льна масличного. Междунар. с.-х. журн. 2015;6:23-27. [Brazhnikov V., Brazhnikova O., Prakhova T., Prakhov V. Results of selection and fatty acid composition of oil in oil flax. *Mezhdunarodnyy Selskokhozyaistvennyy Zhurnal* = International Agricultural Journal. 2015;6:23-27. (in Russian)]

ГОСТ 30418-96. Масла растительные. Метод определения жирнокислотного состава. Госстандарт Украины. Киев, 1998. [GOST 30418-96. Vegetable Oils. Method for Determination of Fatty Acid Composition. National Standard of Ukraine. Kiev, 1998. (in Russian)]

ДСТУ 7577:2014 Насіння олійне. Визначання вмісту олії методом екстракції в апараті Сокслета. К., 2015. [DSTU 7577: 2014 Oil Seeds. Determination of Oil Content by Extraction Method in a Soxhlet Apparatus. Kiev, 2015 (in Ukrainian)]

Лях В.А., Полякова И.А., Сорока А.И. Индуцированный мутагенез масличных культур. Запорожье: Запорож. нац. ун-т, 2009. [Lyakh V.A., Polyakova I.A., Soroka A.I. Induced Mutagenesis of Oilseeds. Zaporizhzhia: Zaporizhzhia National Univ., 2009. (in Russian)]

Низова Г.К., Брач Н.Б. Изучение генетической коллекции льна на качество масла. Аграр. Россия. 2010;1:32-35. [Nizova G.K., Brach N.B. Study of the genetic collection of flax for the quality of oil. *Agrarnaya Rossiya* = Agrarian Russia. 2010;1:32-35. (in Russian)]

Пелипенко Т.В., Голушанян А.П., Калиенко Е.А., Мирзоян А.А. Состав и свойство льняного масла как ингредиента косметических средств. Науч. журн. КубГАУ. 2014;103(09):1-11. [Pelipenko T.V., Gyulushanyan A.P., Kalienko E.A., Mirzoyan A.A. Composition and property of flaxseed oil as an ingredient of cosmetics. *Nauchnyy Zhurnal KubGAU* = Scientific Journal of KubSAU. 2014; 103(09):1-11. (in Russian)]

Пороховинова Е.А., Шеленга Т.В., Косых Л.А., Санин А.А., Казарина А.В., Кутузова С.Н., Павлов А.В., Брач Н.Б. Биохимическое разнообразие льна по жирнокислотному составу семян в генетической коллекции ВИР и влияние условий среды на его проявление. Экол. генетика. 2016;14(1):13-26. DOI 10.17816/ecogen14113-26. [Porokhovinova E.A., Shelenga T.V., Kosykh L.A., Sanin A.A., Kazarina A.V., Kutuzova S.N., Pavlov A.V., Brach N.B. Biochemical diversity of fatty acid composition in flax accessions from the VIR genetic collection and effect of environ-

ment on its development. *Ekologicheskaya Genetika* = Ecological Genetics. 2016;14(1):13-26. DOI 10.17816/ecogen14113-26. (in Russian)]

Сидоров Р.А., Цыдендамбаев В.Д. Биосинтез жирных масел у высших растений. Физиология растений. 2014;61(1):3-22. [Sidorov R.A., Tsyendambaev V.D. Biosynthesis of fat oils in higher plants. *Fiziologiya Rasteniy* = Plant Physiology. 2014;61(1):3-22. (in Russian)]

Тигова А.В., Сорока А.И. Влияние новых химических мутагенов на растения *Linum humile* Mill. в поколении M₁. Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки. 2016;1:15-22. [Tigova A.V., Soroka A.I. Influence of new chemical mutagens on plants of *Linum humile* Mill. in M₁ generation. *Vestnik Zaporozhskogo Natsionalnogo Universiteta. Biologicheskіe Nauki* = Bulletin of Zaporizhzhia National University. Biol. Sci. 2016;1: 15-22. (in Russian)]

Тигова А.В., Сорока А.И. Частота и спектр мутаций у растений льна (*Linum humile* Mill.) под действием новых производных диметилсульфата. Физиология растений и генетика. 2017;49(6): 521-532. [Tigova A.V., Soroka A.I. Frequency and range of mutations in flax (*Linum humile* Mill.) under the action of new dimethyl sulfate derivatives. *Fiziologiya Rasteniy i Genetika* = Plant Physiology and Genetics. 2017;49(6):521-532. (in Russian)]

Феськова Е.В., Леонтьев В.Н., Титок В.В. Семена льна масличного сорта Солнечный – источник биологически активных веществ. Химия, технология органических веществ и биотехнология. 2009;7:201-203. [Fes'kova E.V., Leont'ev V.N., Titko V.V. Seeds of oil flax of Solnechny variety as a source of biologically active substances. *Khimiya, Tekhnologiya Organicheskikh Veshchestv i Biotekhnologiya* = Chemistry, Technology of Organic Substances, and Biotechnology. 2009;7:201-203. (in Russian)]

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(6):471-483. DOI 10.1139/g11-013.

Baud S., Lepiniec L. Physiological and developmental regulation of seed oil production. *Prog. Lipid Res.* 2010;49:235-249. DOI 10.1016/j.plipres.2010.01.001.

Brutch N.B., Kutuzova S.N. *Linum usitatissimum* as a useful plant for people. *Melhoramento*. 1999;36:176-182.

Deepthi T., Remesh K.N. Impact of EMS induction on morphological, anatomical and physiological traits of Bhindi *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. *Int. J. Recent Res. Life Sci. (IJRRLS)*. 2016;3(2): 4-11.

Dribnenki J.C.P., Green A.G., Atlin G.N. Linola™ 989 low linolenic acid flax. *Can. J. Plant Sci.* 1996;76(2):329-331. DOI 10.4141/cjps96-057.

Fofana B., Cloutier S., Duguid S., Ching J., Rampitsch C. Gene expression of stearyl-ACP desaturase and Δ12 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.

Green A.G. Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (*L. usitatissimum*) seed oil. *Theor. Appl. Genet.* 1986;72(5): 654-661.

Green A.G., Marshall D.R. Isolation of induced mutants of linseed (*Linum usitatissimum* L.) having reduced linolenic acid content. *Euphytic*. 1984;33:321-328.

Khadake P., Ranjekar K., Harsulkar A.M. Cloning of a novel omega-6 desaturase from flax (*Linum usitatissimum* L.) and its functional analysis in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Biotechnol.* 2009;42(2): 168-174. DOI 10.1007/s12033-009-9150-3.

Krasowska A., Dziakowicz D., Polinceusz A., Plonka A., Lukasiewicz M. Cloning of flax oleic fatty acid desaturase and its expression in yeast. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 2007;84(9):809-816. DOI 10.1007/s11746-007-1106-9.

Luan Y.S., Zhang J., Gao X.R., An L.J. Mutation induced by ethylmethanesulphonate (Ems), *in vitro* screening for salt tolerance and

- plant regeneration of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2007;88(1):77-81. DOI 10.1007/s11240-006-9183-2.
- Nichternein K., Marquard R., Friedt W. Breeding for modified fatty acid composition by induced mutations in linseed (*Linum usitatissimum* L.). *Plant Breed.* 1988;101(3):190-199. DOI 10.1111/j.1439-0523.1988.tb00287.x.
- Prasad K. Oxidative stress as a mechanism of diabetes in diabetic BB prone rats: Effect of secoisolariciresinol diglucoside (SDG). *Mol. Cell. Biochem.* 2000;209:89-96.
- Prasad K. Secoisolariciresinol diglucoside from flaxseed delays the development of type 2 diabetes in Zucker rat. *J. Lab. Clin. Med.* 2001;138:32-39.
- Rajarajan D., Saraswathi R., Sassikumar D., Ganesh S. Fixation of lethal dose and effect of Ethyl Methane Sulphonate induced mutagenesis in Rice Adt (R) 47. *Life Sciences Leaflets.* 2014;57:65-72.
- Rodriguez-Leyva D., Bassett C., McCullough R., Pierce G.N. The cardiovascular effects of flaxseed and its omega-3 fatty acid, alpha-linolenic acid. *Can. J. Cardiol.* 2010;26(9):489-496. DOI 10.1016/S0828-282X(10)70455-4.
- Spence J.D., Thornton T., Muir A.D., Westcott N.D. The effect of flax seed cultivars with differing content of α -linolenic acid and lignans on responses to mental stress. *J. Am. Coll. Nutr.* 2003;22:494-501.
- 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. *Theor. Appl. Genet.* 2013;126(10):2627-2641. DOI 10.1007/s00122-013-2161-2.
- 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 Physiol.* 2005;139(1):79-87. DOI 10.1104/pp.105.064451.
- Wasserman L. *All of Statistics: A Concise Course in Statistical Inference.* Springer, 2005.

ORCID ID

A.I. Soroka orcid.org/0000-0003-0083-0525