

**СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ  
РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ**  
**SYSTEMATICS, PHYLOGENY AND GEOGRAPHY OF CULTIVATED  
PLANTS AND THEIR WILD RELATIVE**

УДК 633.521: 631.52.581.167 DOI:10.30901/2227-8834-2015-4-436-455

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ *LINUM USITATISSIMUM* L.**

**С. Н. Кутузова, Е. А. Пороховинова, Г. И. Пендинен**

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических  
ресурсов растений имени Н. И. Вавилова,  
ул. Б. Морская, д. 42, 44, Санкт-Петербург, Россия, 190000  
e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

**Актуальность.** Происхождение и эволюция культурного льна (*Linum usitatissimum* L.) интересовала исследователей с давних пор. *L. usitatissimum* отличается исключительным полиморфизмом, возникшим под влиянием различных эколого-географических условий при возделывании на всех континентах Земного Шара от северных широт до южных. **Объект.** В изучение включены все принимаемые нами таксоны культурного льна, примитивные формы, и дикорастущий вид *L. angustifolium* Huds. **Материал и методы.** Возделываемые льны – долгунец, межеумок, кудряш, крупносемянный (из Марокко), карликовый (из Эфиопии), полуозимый (из Югославии), а также растрескивающийся *L. crepitans* Dum., местный колхидский лен, *L. usitatissimum* ssp. *bienne* (Mill.) Stankev. и дикорастущий *L. angustifolium* Huds. были изучены по комплексу морфологических и хозяйственных признаков и включены в циклическое скрещивание. О путях эволюции судили по морфологическому сходству, способности скрещиваться и жизнеспособности *F<sub>1</sub>*. **Результаты.** Установлено, что все таксоны скрещиваются между собой, однако гибридизация между *L. angustifolium*, колхидским льном и *L. usitatissimum* ssp. *bienne* гораздо менее успешна, чем с культурными формами. Гибридные семена всех комбинаций дали всходы, полноценные растения и завязали семена со всеми родительскими формами, кроме *L. angustifolium*. *F<sub>1</sub>* *L. angustifolium* с карликом из Эфиопии и *L. crepitans* в прямом и обратном скрещивании образовали карликовые, похожие на гаплоиды растения, которые погибли в стадии проростков. Гибриды *L. usitatissimum* ssp. *bienne* × *L. angustifolium* также погибли в стадии проростков, тогда как в обратной комбинации получены полноценные растения. При скрещивании *L. angustifolium* с долгунцом гибель проростков составила 30%, а с межеумком – 10% растений, доживших до цветения. Гибрид карлика из Эфиопии с *L. angustifolium* образовал 100% дефектных растений, погибших во время цветения, в обратном скрещивании

погибло 90% в стадии проростков. Во всех случаях гибели растения имели 30 хромосом. С другими формами в F<sub>1</sub> успешно получены качественные семена.

**Заключение.** Высказано предположение, что *L. angustifolium* мог послужить предком колхидского льна, от которого произошли последовательно кудряш, межеумок и, наконец, долгунец, как считала Е. Н. Синская. Однако, возможно, что прародителем *L. usitatissimum* ssp. *bienne* был *L. angustifolium* в качестве материнской формы или колхидский лен. Для крупносемянного льна и *L. crepitans* источником мог быть межеумок, для карлика – кудряш.

**Ключевые слова:** формы льна, гибридизация, способность скрещиваться, жизнеспособность гибридов, эволюция.

## ORIGIN AND EVOLUTION OF *LINUM USITATISSIMUM* L.

S. N. Kutuzova, E. A. Porokhovinova, G. I. Pendinen

The N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,  
42-44, B.Morskaya Street, St. Petersburg, Russian Federation, 190000  
e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

**Background.** The origin and evolution of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.) were of interest for its researchers for a long time. *L. usitatissimum* is remarkable for its exceptional polymorphism which evolved under the influence of different ecogeographic conditions in the process of its cultivation on all the continents and all latitudes from north to south. **Objective.** The study covered all accepted taxa of cultivated flax, primitive forms and the wild species *L. angustifolium* Huds. **Materials and Methods.** Cultivated flax forms – fibre, intermediate, linseed, large-seeded (from Morocco), dwarf (from Ethiopia), winter (from Yugoslavia) flax as well as *L. crepitans* Dum., local Colchian flax, *L. usitatissimum* ssp. *bienne* (Mill.) Stankev., and wild *L. angustifolium* Huds. – were studied according to a complex of morphological and economic traits and included in the cyclic crossing. Conclusions about the ways of evolution were made on the basis of morphological similarity, crossability, and viability of F<sub>1</sub>. **Results.** All the taxa were found to be able to cross with each other; however, crosses between *L. angustifolium*, Colchian flax and *L. usitatissimum* ssp. *bienne* is much less successful than with cultivated forms. F<sub>1</sub> seeds of all combinations produced seedlings, plants and seeds with all parent forms, except *L. angustifolium*. F<sub>1</sub> of *L. angustifolium* with the dwarf form from Ethiopia and *L. crepitans* in direct and reciprocal crosses formed dwarf plants that looked like haploids and died in the seedling phase. F<sub>1</sub> of *L. usitatissimum* ssp. *bienne* × *L. angustifolium*, also died in the seedling phase, while the reverse combination produced normal plants. In the crosses of *L. angustifolium* with fibre flax death incidence of seedlings was 30%, while with intermediate flax 10% of plants survived until the flowering phase. The hybrid of the dwarf form from

Ethiopia with *L. angustifolium* produced 100% defective plants that died at flowering; in their backcrosses 90% of hybrids died in the seedling phase. In all the death cases plants had 30 chromosomes. In crosses with other forms the F2 progeny was successful. **Conclusion.** It was suggested that *L. angustifolium* had possibly been an ancestor of Colchian flax, from which the linseed, intermediate and finally fibre flax consequentially evolved, according to E. N. Sinskaya. However, it is possible that the ancestor of *L. usitatissimum* ssp. *bienne* was *L. angustifolium*'s maternal form or Colchian flax. For large-seeded flax and *L. crepitans* Dum., the ancestor could be the intermediate flax; for the dwarf flax, the crown flax. Winter flax is a form of the conventional oilseed flax sown before the start of the winter season in the areas with mild climate.

**Key words:** flax forms, hybridization, crossability, viability of hybrids, evolution.

## Введение

Вид *Linum usitatissimum* L. известен только в культуре и имеет с древних времен огромное экономическое значение как пищевое и волокнистое растение. Особенно широко он использовался на Ближнем Востоке, в Египте, Закавказье, Индии до интродукции хлопчатника.

Происхождение и эволюция культурного льна интересовала исследователей с давних пор. Большой вклад в выяснение этих вопросов принадлежит Н. И. Вавилову (Vavilov, 1926, 1957, 1965) и крупнейшим ученым ВИР: Е. В. Эллади (Elladi, 1935, 1940), П. М. Жуковскому (Zhukovskij, 1950, 1971), Е. Н. Синской (Sinskaya, 1954a), И. А. Сизову (Sizov, 1955a), в распоряжении которых находилось огромное мировое разнообразие льна, собранное многочисленными экспедициями ВИР и лично Н. И. Вавиловым по всему Земному Шару. Было установлено, что *L. usitatissimum* отличается исключительным полиморфизмом, который возник под влиянием различных эколого-географических условий при возделывании на всех континентах от северных до южных широт. Значительное влияние оказала также селекция, происходящая в каждом конкретных условиях с доисторических времен.

Лен прошел значительный эволюционный путь, поэтому в различных географических условиях планеты создались эндемичные эколого-географические формы, что привело к внутривидовой дифференциации (Sizov, 1958, 1970). По мнению И. А. Сизова (Sizov, 1955a), именно конкретные внешние условия сыграли решающую роль в возникновении наследственных особенностей каждой формы. Под

влиянием сухого жаркого климата сформировались кудряши – растения с короткими стеблями, большим числом боковых побегов и многочисленными коробочками. В северных широтах при умеренных температурах и продолжительном световом дне возникли долгунцы с высоким неветвящимся стеблем и компактным соцветием. Между ними существуют многочисленные промежуточные формы, возделываемые в средних широтах. В горных условиях с доисторических времен при подзимнем посеве выращивались простратные полуозимые льны. Эти закономерности были отмечены еще Н. И. Вавиловым во время его экспедиций (Vavilov, 1926). В районах Средиземноморья произрастают крупноцветковые крупносемянные льны, эта особенность характерна и для всех других возделываемых там культур. В Абиссинии распространены мелкосемянные карликовые формы, в том числе и льна. (Vavilov, 1926, 1928, 1957, 1965). Подтверждение влияния климатических условий на формирование разнообразных форм льна было получено при проведении географических посевов – изучении мирового генофонда льна в различных эколого-географических зонах страны (Sizov, 1958). С продвижением с севера на юг у растений льна уменьшается высота, усиливается ветвление, увеличивается облиственность, снижается содержание и качество волокна. Простратные льны (стелющиеся) при яровом посеве после нескольких пересевов становятся обычными кудряшами, тогда как обычные яровые формы при подзимнем посеве формируют канделяброобразную розетку. Долгунцы, выращенные на коротком дне при высоких температурах, становятся похожими на межеумки.

Географические посевы позволили выявить морфологические, физиологические, биохимические, цитологические и другие особенности образцов различного происхождения (E'lladi, 1928, 1940). В Пушкинских лабораториях ВИР уточнялось отношение различных типов льна к длине дня, определялась продолжительность фаз яровизации и световой. Эти исследования позволили проанализировать филогенетические связи между подвидами льна (Sinskaya, 1953, 1954б).

Центром разнообразия и вероятного очага происхождения мелкосемянных льнов Н. И. Вавилов считал Юго-Западную Азию. Там, в горных районах, благодаря исключительному многообразию условий и пространственной изоляции, возникло и сохранилось большое разнообразие мелкосемянных кудряшей по морфологическим признакам, включающее все исходные типы как скороспелого долгунца, так и ветвистых поздних форм. Оттуда лен распространился в другие регионы.

Крупносемянные льны Средиземноморья он выделял в особую группу (Vavilov, 1965).

В. Л. Комаров (Komarov, 1938) считал, что лен был введен в культуру в северных частях Средиземноморья, откуда культура проникла в Египет, где обработка волокна достигла совершенства. В Абиссинии же и горной Азии использование льна остановилось на примитивных формах. В Индии распространены своеобразные формы кудряша, не встречающиеся больше нигде.

Е. Н. Синская (Sinskaya, 1953) предполагала, что имеется три очага независимого вхождения льна в культуру: Колхида, Индия, Юго-Западная Азия (Афганистан, Таджикистан). По ее мнению, наиболее древние формы отличаются склонностью к пространности. От каждого очага она прослеживает четкие ряды перехода от длинностадийных, медленно развивающихся, сильно ветвящихся льнов к короткостадийным, быстро растущим, неветвящимся:

*горные кудряши* → *промежуточные кудряши* → *межсумки* (на равнинах) → *долгунцы*.

Русские долгунцы, по мнению Е. Н. Синской (Sinskaya, 1953), произошли из Индо-Афганского очага. В такой же последовательности, что и Е. Н. Синская, строил систему эволюции культурного льна П. М. Жуковский (Zhukovskij, 1950), который предполагал закавказское происхождение культуры льна, где обитает узколистный дикорастущий лен и полукультурные стелющиеся формы. Это же мнение высказал и И. А. Сизов (Sizov, 1955а, б), считавший, что лен-долгунец происходит из Колхидского очага и сформировался в северо-западной зоне России, где естественные условия для его роста и развития являются наиболее благоприятными в мире. Не случайно семена псковских льнов на протяжении 4–5 веков вывозили в европейские страны, где лен быстро вырождался, и на Американский континент. К такому же выводу пришел Ф. Плонка (Plonka, 1956) на основании изучения 700 образцов льна различного происхождения. По его мнению, центром формирования наилучших сортов льна-долгунца является Псковская область и страны Прибалтики (Латвия, Эстония). Современные исследователи (Zhuchenko et al., 2009), используя при изучении коллекции льна RAPD-анализ, высказали предположение, что северные русские льны имеют не только индо-афганское, но и колхидское происхождение.

Внутривидовая систематика культурного льна затруднена и различными авторами представляется по-разному. Одни и те же формы одни систематики считают разновидностями, другие – подвидами, третьи

– самостоятельными видами. Число выделяемых видов для культурных льнов весьма спорно, однако чаще всего кроме *L. usitatissimum* самостоятельными видами считались лен-прыгунец (*L. crepitans* Dum.) и лен озимый (*L. biente* Mill.). Наиболее рациональной признана классификация, предложенная И. А. Сизовым (Sizov, 1955b) на основании изучения около 4 тыс. сортов и форм льна, представляющих все мировое разнообразие культуры. Весь культивируемый лен он отнес к одному виду *L. usitatissimum* и выделил пять разновидностей: долгунцы, межеумки, кудряши, крупносемянные и полуозимые, которые не были законно обнародованы. Лен-прыгунец (*L. crepitans* Dum.) он не считал самостоятельным видом и полагал, что его можно вычленить в отдельную разновидность (шестую).

Более поздние авторы (Chernomorskaya, Stankevich, 1987) ряд выделенных И. А. Сизовым разновидностей считают подвидами: долгунцы – *L. usitatissimum* ssp. *usitatissimum*, межеумки – *L. usitatissimum* ssp. *intermedium* Czernom., кудряши – *L. usitatissimum* ssp. *humile* (L.) Czernom., крупносемянные – *L. usitatissimum* ssp. *latifolium* Stankev., а растрескивающийся лен (лен-прыгунец) относят к формам льна-долгунца. Самостоятельность вида *L. biente* Mill. – лен двулетний (полуозимый) они не признают, а понимают в ранге подвида *L. usitatissimum* ssp. *biente* (Mill.) Stankev. Следует отметить особо, что полуозимый лен в понимании И. А. Сизова не соответствует *L. usitatissimum* ssp. *biente* по А. К. Станкевич.

На основании изучения морфологических особенностей типичных представителей всех таксономических групп культурного льна (Kutuzova, Porokhovinova, 2011) и результатов циклического скрещивания между ними и дикорастущим видом *L. angustifolium* Huds. (Kutuzova, 2011) мы пришли к выводу, что долгунцы, межеумки, кудряши и полуозимые льны следует считать разновидностями, что совпадает с точкой зрения И. А. Сизова (1955b). Карликовые льны Эфиопии, которые ранее относили к кудряшам, заслуживают, по нашему мнению, выделения в отдельную разновидность. Наше понимание таксономического статуса *L. biente* и крупносемянных льнов совпадает с таковым у Станкевич (Chernomorskaya, Stankevich, 1987) – это подвиды. Мы считаем колхидский лен разновидностью, относящейся к выделенному Станкевич подвиду *L. usitatissimum* ssp. *biente*, но в отличии от нее и И. А. Сизова считаем растрескивающийся лен (лен-прыгунец) – *L. crepitans* – самостоятельным видом (Kutuzova, 2011).

Большинство исследователей (Ascherson, Grauber, 1914; Tammes, 1928; Tobler, 1931; Zhukovskij, 1950; Sinskaya, 1953; Sizov, 1955a; Kulpa, Dannert, 1962; Khrzhanovskij et al., 1979; Lemesh, Khotyljeva, 2000; Golub et al., 2003; Kutuzova, 2011) склоняется к тому, что культурный лен произошел от *L. angustifolium* Huds. – наиболее близкого среди дикорастущих видов к культурному льну. Ареал *L. angustifolium* простирается от Канарских островов до Восточной Персии, охватывая все Средиземноморское побережье (Vavilov, 1965). Н. И. Вавилов собрал большое разнообразие форм этого вида в Португалии, Испании, Южной Франции, Греции, Палестине, Северной Африке и на Кипре. Встречаются многолетние, двулетние и однолетние формы. Чаще всего растения имеют очень тонкие, простратные, сильно облиственные и ветвящиеся стебли, слегка приподнимающиеся ко времени цветения, мелкие семядоли, цветки, коробочки и семена. Однако были обнаружены формы, аналогичные формам культурного льна – прямостоячие, слабоветвящиеся, редколиственные, с мелкими и более крупными цветками (E'lladi, 1928). *L. angustifolium* среди дикорастущих видов имеет наиболее крупные семена, по содержанию масла и составу жирных кислот подобные семенам культурного льна (Plessers, 1966). Исследование микроструктуры семян *L. angustifolium* и *L. usitatissimum* показало их полную идентичность в отличие от других видов (Khrzhanovskij, 1979). Подтверждением родства этих видов можно считать их гомостильность, одинаковое число ( $2n=30$ ) и морфологическое сходство хромосом, гомологичность их геномов (Yermanos, Gill, 1969; Semyonova et al., 2004; Titok et al., 2010). Геномы отличаются одной транслокацией, вовлекающей две негомологичные хромосомы (Gill, Yermanos, 1967; Singh, Gill, 1967). Виды скрещиваются между собой, но  $F_1$  *L. usitatissimum*  $\times$  *L. angustifolium* имеет пониженную фертильность пыльцы (26,7%) (E'lladi, 1940; Yermanos, Gill, 1969). В исследованиях Е. В. Эллади (E'lladi, 1940) и наших (Kutuzova, 2011) в  $F_1$  выщеплялись карликовые стерильные растения. С помощью комплекса современных методов цитологического анализа (задержки конденсации хромосом, различных способов дифференциального окрашивания и совмещения их с флуоресцентной гибридизацией *in situ* – FISH, компьютерных программ обработки и анализа цифровых изображений хромосом) установлено, что кариотипы *L. usitatissimum*, *L. angustifolium* и *L. usitatissimum* ssp. *biente* сходны по рисунку C/DAPI – блоков и локализации рибосомных генов, но различаются по размерам гетерохроматических районов. Геном *L. usitatissimum* ssp. *biente* более близок к *L. usitatissimum*, чем к

*L. angustifolium* (Muravenko et al., 2003; Semyenova et al., 2004; Yurkevich, 2008; Titok et al., 2010). У *L. angustifolium* выявлена перицентрическая инверсия в третьей хромосоме, захватывающая локус 5S рДНК (Bol'sheva et al., 2009; Rachinskaya et al., 2009, 2011), что может объяснить их дивергенцию в процессе доместификации предковой формы (Yurkevich, 2008).

Между *L. usitatissimum* и *L. angustifolium* существуют достоверные различия по важным для систематики морфологическим и анатомическим признакам, достаточным для выделения их в самостоятельные виды (Shekhovceva, 1995).

Для выявления эволюционных связей между различными таксонами культурного льна, наиболее близкими примитивными формами и дикорастущим видом *L. angustifolium* нами проведено изучение представителей всех таксонов по важнейшим морфологическим и хозяйствственно-ценным признакам, а также полное циклическое скрещивание между их представителями и наблюдение за гибридным потомством. Сделана попытка определить место и роль в эволюционном процессе *L. crepitans*, *L. usitatissimum* ssp. *bienne*, крупносемянного льна, карлика из Эфиопии и колхидского льна.

О вероятности происхождения и филогенетической близости различных форм культурного льна судили по сходству морфологических признаков, способности скрещиваться с *L. angustifolium* и давать полноценное потомство.

## Материал и методы

Для настоящего исследования было отобрано по одному наиболее характерному представителю каждого принимаемого нами таксона льна (Kutuzova, 2011): долгунец (сорт К-6, к-6815), межеумок (сорт ‘Воронежский 1308’, к-5579), кудряш (сорт ‘Бахмальский 1055’, к-6056), крупносемянный (образец из Марокко, к-7131), полуозимый сорт масличного льна из бывшей Югославии ‘Ozimi’ (к-5538). Кроме них в изучение были включены формы, которые, по нашему мнению, нуждаются в уточнении их систематического статуса: карликовый лен из Эфиопии (к-2161), растрескивающийся лен *L. crepitans* (образец из Германии, к-7689), колхидский лен (образец из Абхазии Колхидский 1, и-099849), а также *L. usitatissimum* ssp. *bienne* (однолетний образец из США, и-303794) и дикорастущий *L. angustifolium* (однолетний образец из Германии, и-099849).

Исследование проведено в 2002–2004 гг. в условиях Пушкинского филиала ВИР (г. Пушкин Ленинградской обл.) при густоте стояния 150 растений на м<sup>2</sup> (междурядье 30 см, расстояние между растениями в рядке 2 см). Изучение осуществляли в соответствии с методическими указаниями (Kutuzova, Pit'ko, 1988). Гибридизация растений проведена после предварительной кастрации с изоляцией опыленных бутонов. Родительские формы также кастрировали, после чего опыляли пыльцой того же растения. Созревающие гибридные коробочки растрескивающихся льнов фиксировали с помощью обертывания фольгой.

Число хромосом у гибридных форм определяли в корневых меристемах проростков. Материал фиксировали в смеси 96% этанола и 100% уксусной кислоты в соотношении 3:1, окрашивали 2% ацетоорсенином, меристемы мацерировали в растворе ферментов (4% целлулаза и 1% пектиназа) при 37°C в течение 30 минут, осторожно раздавливали в капле 45% уксусной кислоты. Препараты анализировали с использованием микроскопа AxioImager M2, для создания изображения применена совмещенная с микроскопом камера AxioCamMPm и программа AxioVizionRel. 4.8.

Математическая обработка данных проведена методами дисперсионного и кластерного анализов при использовании программ MC Excel 7.0, PLEY1\_02.XLS и Statistica 7.0 (Ivanter, Korosov, 2003; Lakin, 1990).

## Результаты и обсуждение

Использованные в изучении образцы культурных льнов и *L. angustifolium* характеризуются контрастными значениями многих признаков (табл. 1): с мелкими и крупными семядолями (длина от 5 до 14 мм), листьями (длина от 15,9 до 39,0 мм), лепестками (длина от 9 до 17 мм) и коробочками (от 5 до 9 мм), высотой стебля от 38 до 94 см, массой 1000 семян от 1,7 до 11,0 г, с растрескивающимися и закрытыми коробочками, простратные и прямостоячие. Они представляют все разнообразие форм льна, собранное в коллекции ВИР.

*L. angustifolium* и *L. usitatissimum* ssp. *biente* по морфологическим признакам очень сходны, однако последний имеет нерастрескивающиеся коробочки, а его стебли принимают ко времени цветения практически вертикальное положение. Приближающийся к ним по размерам семядолей, листьев, лепестков, коробочек и семян колхидский лен более

высокий, очень сильно облиственый, менее простратный и имеет нерастескивающиеся коробочки, что свидетельствует о его большей близости к современным культивируемым льнам.

**Таблица 1. Характеристика исследованных образцов льна по основным морфологическим и хозяйственно-ценным признакам**  
**Table 1. Characteristics of the studied flax accessions according to main morphological and economic characters**

Образец	Длина, мм				Вегетационный период, дней	Коробочки		Масса 1000 семян, г	Простратность, балл	Общая высота, см	Число стеблей
	семядоли	листья	лепестки	коробочки		число	растески- вание, балл				
Долгунец	12	29	11	7	81	28*	0,5	4,9	0*	94*	1*
Межеумок	12	39	12	8	83	44	0*	6,0	0	70	2
Кудряш	13	36	13	8	85	40	0	6,8	0	61	3
Крупносемянный	14*	39*	17*	9*	99*	33	0	11,0*	0	64	2
Карлик	12	36	11	7	76	50*	0	5,4	0	66	3
Полузимый	13	34	13	7	82	38	0	5,2	0	66	2
<i>L. crepitans</i>	14	32	11	7	69*	27	9*	4,8	0	68	1*
Колхидский	9	31	10	6	91*	35	0,2	3,4*	3*	69	3
<i>L. usitatissimum</i> ssp. <i>biente</i>	6*	23*	9*	5*	76	66*	0,5	2,1*	5*	64	4*
<i>L. angustifolium</i>	5*	16*	10	5*	99*	15*	3,5*	1,7*	9*	38*	5*

\*различия между образцами достоверны при 0,5%-ной вероятности по t-критерию Стьюдента

Циклическое скрещивание между образцами показало, что все они довольно успешно скрещиваются друг с другом (табл. 2). Однако гибридизация *L. usitatissimum* ssp. *biente* с *L. angustifolium* как с друг с другом, так и с другими формами была затруднительной, особенно при использовании их в качестве материнских растений. Необходимо отметить, что и при самоопылении у них завязывалось 25 и 20% коробочек соответственно, следовательно, плохая скрещиваемость в данном случае не указывает на генетическую удаленность видов, а, возможно, связана с особенностями функционирования репродуктивной системы этих форм.

Колхидский лен скрещивался с *L. usitatissimum* ssp. *bienne* и *L. angustifolium* также довольно трудно. Успешными были от 20 до 32% скрещиваний, при этом в завязавшихся коробочках образовалось по 1–2 семени. Значительно меньше, чем в других комбинациях между культурными льнами, завязывалось коробочек при гибридизации с крупносемянным льном из Марокко. Одной из возможных причин низкой завязываемости коробочек при использовании крупносемянного льна, *L. usitatissimum* ssp. *bienne*, *L. angustifolium* и колхидского льна в качестве материнских форм является их позднеспелость.

**Таблица 2. Завязываемость продуктивных гибридных коробочек**

**льна F<sub>0</sub> (на 20 скрещиваний) в среднем за 3 года, %**

**Table 2. Seed setting of productive F<sub>0</sub> hybrid flax bolls  
(20 crossings), average over 3 years, %**

Образцы льна		Долгунец	Межеумок	Кудряш	Крупносемянный	Карлик	Полуозимый	<i>L. crepitans</i>	Колхидский	<i>L. usitatissimum</i> ssp. <i>bienne</i>	<i>L. angustifolium</i>
Долгунец	♀	70									
	♂	70									
Межеумок	♀	56	90								
	♂	58	90								
Кудряш	♀	75	80	55							
	♂	70	55	55							
Крупносемянный	♀	38	63	35	32						
	♂	52	70	73	32						
Карлик	♀	65	83	70	23	35					
	♂	55	83	60	48	35					
Полуозимый	♀	90	70	55	43	91	65				
	♂	85	90	80	38	90	65				
<i>L. crepitans</i>	♀	70	65	50	43	30	30	65			
	♂	95	90	65	22	85	80	55			
Колхидский	♀	30	35	50	15	50	50	30	40		
	♂	85	70	90	58	50	60	60	40		
<i>L. usitatissimum</i> ssp. <i>bienne</i>		15	30	20	22	28	17	30	29	25	
	♂	83	58	78	37	85	65	53	33	25	
<i>L. angustifolium</i>	♀	13	8	8	22	7	17	20	25	7	20
	♂	65	65	43	22	65	43	30	23	20	20

Гибридные семена всех комбинаций дали всходы, развились в полноценные растения и завязали семена со всеми родительскими формами, кроме *L. angustifolium* (табл. 3).

**Таблица 3. Выщепление дефектных растений среди потомства F<sub>1</sub> при гибридизации между *Linum angustifolium* и представителями различных таксонов льна**

**Table 3. Excision of defective plants among the F<sub>1</sub> progeny in hybridization between *Linum angustifolium* and representatives of various flax taxa**

Родители	Погибшие растения			
	<i>L. angustifolium</i> , ♀		<i>L. angustifolium</i> , ♂	
	%	фаза гибели	%	фаза гибели
Долгунец	0		30	проростки
Межеумок	0		10	цветение
Кудряш	0		0	
Крупносемянный	0		0	
Карлик	90	проростки	100	цветение
Полуозимый	0		0	
<i>L. crepitans</i>	100	проростки	100	проростки
Колхидский	0		0	
<i>L. usitatissimum</i> ssp. <i>bienne</i>	0		100	проростки

Гибриды F<sub>1</sub> *L. angustifolium* с *L. crepitans* в прямом и обратном скрещиваниях сформировали карликовые, похожие на гаплоиды растения, которые погибли в стадии проростков, что свидетельствует о существенных генетических различиях этих видов.

Гибрид *L. angustifolium* с карликом из Эфиопии образовал 90% дефектных растений, погибших в стадии проростков, в обратном скрещивании погибло 100% растений во время цветения. Гибриды *L. usitatissimum* ssp. *bienne* × *L. angustifolium* также погибли в стадии проростков, тогда как в обратном скрещивании получены полноценные растения. В комбинации *L. angustifolium* (♂) с межеумком в комбинации *L. angustifolium* (♂) с межеумком в F<sub>1</sub> погибло 10% растений, доживших до цветения, тогда как при скрещивании с долгунцом

нежизнеспособными оказались 30% растений, погибших уже на стадии проростков. Этот факт свидетельствует о более позднем возникновении долгунцов, что подтверждает мнение других авторов (Sinskaya, 1954a; Sizov, 1955a). Как показал цитогенетический анализ, растения, полученные в этих комбинациях скрещиваний, имеют 30 хромосом и не являются гаплоидами. Вероятно, гибель гибридов свидетельствует о генетической удаленности таксонов.

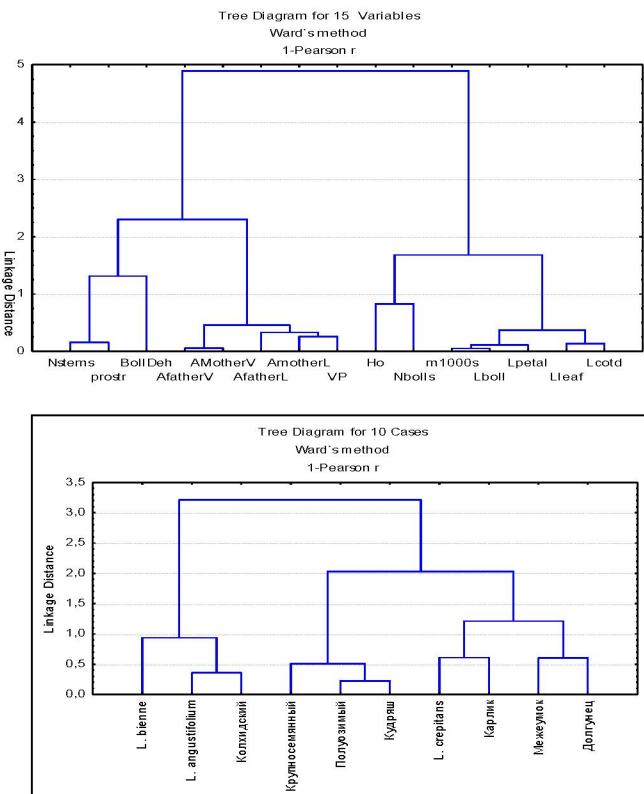
Из приведенных данных следует, что *L. crepitans* не мог произойти от *L. angustifolium*, как считали Ф. Тоблер (Tobler, 1931) и С. В. Юзепчук (Yuzepchuk, 1949) – при скрещивании их между собой полученные семена дали нежизнеспособное потомство.

*L. crepitans* отличается от других таксонов необыкновенно дружным прорастанием семян, характерными для него светло-фиолетовыми цветками с ярко выраженным темно-фиолетовыми жилками и очень ранним созреванием. Если учитывать морфологическое сходство этого вида с межеумком, можно предположить, что он возник значительно позднее, возможно, в результате мутации межеумка, при которой приобрел дополнительный ген растрескивания и неспособность скрещиваться с *L. angustifolium* (Kutuzova, 2009, 2011). Е. Н. Синская (Sinskaya, 1954a) также считала, что *L. crepitans* в своем генезисе связан с культурным льном, а не с дикорастущим и является реверсивной, то есть уклоняющейся в сторону дикаря, формой.

Карлик из Эфиопии, который в качестве материнского компонента в скрещивании с *L. angustifolium* в F<sub>1</sub> давал 100% нежизнеспособных растений, а его потомство со стороны отцовской формы погибло на 90%, значительно удален от этого вида. Он сформировался в горах Эфиопии в условиях изоляции под влиянием жесткой тропической жары и засухи, по всем признакам близок к масличным льнам, но отличается большей пластичностью. Возможно, он произошел от кудряша, завезенного из Индии или Юго-Восточной Азии. По мнению Е. Н. Синской, абиссинские кудряши произошли от исчезнувшей формы *L. angustifolium* (Sinskaya, 1954a).

Колхидский полуозимый стелющийся лен – древняя форма, приближающаяся по морфологическим признакам к *L. angustifolium* и *L. usitatissimum* ssp. *biente*, но значительно более близкая к культурным льнам. Использовался с доисторических времен на волокно и семена. По мнению Е. Н. Синской (Sinskaya, 1954a), он несомненно произошел от местных переднеазиатских форм *L. angustifolium* и является прародителем кудряшой и степных межеумков. *L. usitatissimum* ssp. *biente* по комплексу

признаков представляет собой промежуточное звено между *L. angustifolium* и культурным льном, но генетически более близок к *L. usitatissimum* (Golub et al., 2003).



### Кластерный анализ изученных форм льна по 15 признакам

*Nstems* – число стеблей, *prostr* – простиранность, *BolDeh* – растрескиваемость коробочек; фаза гибели гибридов F<sub>1</sub> от скрещивания с *Linum angustifolium*: *AMotherV* – как материнской формой, *AFatherV* – как отцовской формой; жизнеспособность гибридов F<sub>1</sub> от скрещивания с *L. angustifolium*: *AMotherL* – как материнской формой, *AFatherL* – как отцовской формой; *VP* – длина вегетационного периода, *Ho* – общая высота, *Nb* – число коробочек, *m1000s* – масса 1000 семян, *Lboll* – длина коробочки, *Lpetal* – длина лепестков, *Lleaf* – длина листьев, *Lcotd.* – длина семядолей.

### Cluster analysis of the studied flax forms according to 15 characters

*Nstems* – number of stems, *prostr* – prostrated, *BolDeh* – dehiscence of bolls; the phase of destruction of F<sub>1</sub> hybrids from crosses with *Linum angustifolium*: *AMotherV* – as the maternal form, *AFatherV* – as the paternal form; the viability of the F<sub>1</sub> hybrids from crossings with *L. angostifolium*: *AMotherL* – as the maternal form, *AFatherL* – as the paternal form; *VP* – vegetative period duration, *Ho* – overall height, *Nb* – number of bolls, *m1000s* – weight of 1000 seeds, *Lboll* – boll length, *Lpetal* – petal length, *Lleaf* – leave length, *Lcotd.* – length of cotyledons.

К сожалению, эти авторы не имели в своем распоряжении колхидского льна, который значительно ближе к современным культивируемым льнам. Серьезным отличием *L. usitatissimum* ssp. *biente* от колхидского льна является неспособность давать потомство при гибридизации с *L. angustifolium*, если последний использован в качестве материнской формы. Этот факт свидетельствует также о значительных отличиях *L. usitatissimum* ssp. *biente* от *L. angustifolium*.

Кластерный анализ изученных образцов льна, проведенный по 15 признакам, включая жизнеспособность проростков F<sub>1</sub>, выявил наличие трех кластеров (рисунок). В одном кластере объединились *L. angustifolium* и колхидский лен, немного в стороне от них расположился *L. usitatissimum* ssp. *biente*. Это свидетельствует о большей филогенетической близости первых двух. Вероятно, *L. usitatissimum* ssp. *biente* произошел от колхидского льна или *L. angustifolium*.

Во втором кластере оказались полуузимый лен, кудряш и несколько в стороне от них крупносемянный лен, что вызвано некоторыми различиями последнего от других форм культурного льна и указывает на возможное его происхождение от полуузимого льна или кудряша. Третий кластер образовали *L. crepitans* и карлик, которые обособились от межеумка и долгунца, что подтверждает наши прежние предположения о более позднем возникновении этих форм от культурных льнов. Второй и третий кластеры объединились между собой и подчинены первому кластеру, что предполагает происхождение всех культивируемых льнов от *L. angustifolium* либо от колхидского льна.

Учитывая сходство с культурным льном и нерастрескиваемость коробочек *L. usitatissimum* ssp. *biente*, можно предположить, что эволюция культурного льна происходила в следующей последовательности:

*L. angustifolium* (♀) → *L. usitatissimum* ssp. *biente* → колхидский лен → кудряш → межеумок → долгунец

Однако сходство с культурным льном может быть истолковано иначе: *L. usitatissimum* ssp. *biente* мог произойти от колхидского льна или примитивных, наиболее древних культурных форм, для которых, по описанию Е. Н. Синской (Sinskaya, 1954а), характерна пространность, кустистость, незначительное отличие боковых стеблей от главных, замедленный рост, длинные стадии яровизации и световая, более позднее вступление в фазу быстрого прироста, мелкие густые листья, мелкие коробочки и семена, склонность к растрескиванию коробочек, недружное прорастание семян. Все эти признаки свойственны в значительной мере

*L. usitatissimum* ssp. *bienne*. По данным В. А. Лемеш и Л. В. Хотылевой (Lemesh, Khotyleva, 2000), изучавших RAPD-методом ряд образцов льна, в одном кластере оказались *L. angustifolium*, *L. usitatissimum* ssp. *bienne*, *L. crepitans* и *L. usitatissimum*. По их мнению, таксономическое положение *L. usitatissimum* ssp. *bienne* неопределено.

### Заключение

Учитывая морфологические различия, скрещиваемость между таксонами, процент погибших гибридных растений и их возрастного состояния при гибели, высказано предположение, что *L. angustifolium* мог быть предком колхидского льна, а также для *L. usitatissimum* ssp. *bienne* (в качестве материнской формы). По-видимому, эволюция основных форм культурного льна могла происходить двумя путями:

1.  $L. angustifolium \rightarrow \text{колхидский лен} \rightarrow \begin{matrix} \text{кудряш} \\ \downarrow \\ L. usitatissimum \\ \text{ssp. } bienne \end{matrix} \rightarrow \begin{matrix} \text{межеумок} \\ \downarrow \\ L. crepitans \end{matrix} \rightarrow \text{долгунец}$
  2.  $L. angustifolium (\varphi) \rightarrow L. usitatissimum \rightarrow \text{колхидский лен} \rightarrow \text{кудряш} \rightarrow \text{межеумок} \rightarrow \text{долгунец}$   
 $\downarrow \quad \downarrow \quad \downarrow$   
 $\text{карлик} \quad L. crepitans \quad \text{крупносемянный}$
- или

Карлик из Эфиопии, практически не способный скрещиваться с *L. angustifolium*, и крупносемянный лен, вероятно, являются потомками масличного льна, завезенного в страны Средиземноморья и подвергшиеся влиянию соответствующих условий. *L. crepitans*, не способный давать потомство при гибридизации с *L. angustifolium*, по габитусу сходный с межеумком, скорее всего является мутацией какой-то формы межеумка.

Вероятно, более точно роль *L. usitatissimum* ssp. *bienne* в эволюции культурного льна может быть определена с помощью исследования молекулярными методами гибридов F<sub>1</sub> *L. angustifolium* (как предка) с разновидностями культурного льна.

### References/Литература

Bolsheva N. L., Yurkevich O. Y., Nosonova I. V. Karyosystematic study of the genus *Linum* L. // Karyolog. and molecular systematics. St. Petersburg, 2009. P. 21–23 [in Russian] (Большева Н. Л., Юрьевич О. Ю., Носова И. В. Кариосистематическое исследование рода *Linum* L. // Кариолог. и молекуляр. системат. СПб., 2009. С. 21–23).

- Vavilov N. I. The centers of origin of cultivated plants // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 1926. Vol. 16. Iss. 2. P. 54–71 [in Russian] (Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. бот. ген. и сел. 1926. Т. 16. Вып. 2. С. 54–71).
- Vavilov N. I. Geographical variability of plants // Nauchnoe slovo. 1928. N 1. P. 23–33 [in Russian] (Вавилов Н. И. Географическая изменчивость растений // «Научное слово». 1928. № 1. С. 23–33).
- Vavilov N. I. World resources of cereals and flax. Moscow – Leningrad: Izd. AN SSSR, 1957. 464 p. [in Russian] (Вавилов Н. И. Мировые ресурсы зерновых культур и льна. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1957. 464 с.).
- Vavilov N. I. Geographic centers of morphogenesis of main cultivated plants. // Selected works. Vol. V. 1965. P. 21–77. [in Russian] (Вавилов Н. И. Географические центры формообразования главнейших культурных растений // Избранные труды. Т. V. 1965. С. 21–77).
- Golub I. A., Snopov A. N., Rubanik A. N., Rubanik A. M., Samsonov V. P., Kukresh S. P., Prudnivov V. A. et all. Belarus flax. Minsk, 2003. 245 p. [in Russian] (Голуб И. А., Снопов А. Н., Рубаник А. Н., Рубаник А. М., Самсонов В. П., Кукреши С. П., Прудников В. А. и др. Лен Беларуси. Минск, 2003. 245 с.).
- Zhukovsky P. M. Cultivated plants and their relatives. Leningrad, 1950. 750 p. [in Russian] (Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1950. 750 с.).
- Zhuchenko A. A., Rozhmina T. A., Ponazhov V. P., Pavlova L. N. et all. Ecological and genetic principles of fibre flax breeding. Tver. 2009. 271 p. [in Russian] (Жученко А. А., Рожмина Т. А., Понахев В. П., Павлова Л. Н. и др. Эколого-генетические основы селекции льна-долгунца. Тверь, 2009. 271 с.).
- Kutuzova S. N., Pitko G. G. The study of the flax collection (*L. usitatissimum* L.). Methodological guidelines. Leningrad: VIR, 1988. 29 p. [in Russian] (Кутузова С. Н., Питъко Г. Г. Изучение коллекции льна (*L. usitatissimum* L.): Методические указания. Л.: ВИР. 1988. 29 с.).
- Komarov V. L. The origin of cultivated plants. Leningrad, 1938. 238 p. [in Russian] (Комаров В. Л. Происхождение культурных растений. Л., 1938. 238 с.).
- Kutuzova S. N. The inheritance of boll dehiscence degree in the subspecies of cultivated flax *Linum usitatissimum* L. // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2009. Vol. 166. P. 156–162. [in Russian] (Кутузова С. Н. Наследование степени растрескивания коробочек у подвидов культурного льна *Linum usitatissimum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 156–162).
- Kutuzova S. N. Clarifying the issues of intraspecific classification of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.) // Proceedings on applied botany, genetics and breeding 2011. Vol. 167. P. 5–22. (in Russian) (Кутузова С. Н. Уточнение вопросов внутривидовой классификации культурного льна (*Linum usitatissimum* L.) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С. 5–22)

- Lakin F. G. Biometrics. Moscow: Vysshaya shkola, 1990. 352 p. [in Russian] (Лакин Ф. Г. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.).
- Kutuzova S. N., Porokhovina E.A. Intraspecific variability of morphological and economic characters in *L. usitatissimum* L. // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2011. Vol. 167. P. 41–57. [in Russian] (Кутузова С. Н., Пороховина Е. А. Внутривидовая изменчивость *L. usitatissimum* L. по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С. 41–57).
- Muravenko O. V., Lemesh V. A., Samatadze T. E. et all. The comparison of the genomes of three closely related species of flax and their hybrids using chromosomal and molecular markers // Genetika. 2003. Vol. 39. N 4. P. 510–518. [in Russian] (Муравенко О. В., Лемеш В. А., Саматадзе Т. Е., Амосова А. В. и др. Сравнение геномов трех близкородственных видов льна и их гибридов с использованием хромосомных и молекулярных маркеров. // Генетика. 2003. Т. 39. № 4. С. 510–518).
- Rachinskaya O. A., Bolsheva N. L., Yurkevich O. Yu. et all. Intervarietal chromosome polymorphism of flax by molecular and cytological markers // Kariol. and molecular. system. St. Petersburg, 2009. P. 24–28 [in Russian] (Рачинская О. А., Больщева Н. Л., Юркевич О. Ю. и др. Межсортовой хромосомный полиморфизм льна по молекулярно-цитологическим маркерам // Кариол. и молекуляр. систем. СПб., 2009. С. 24–28).
- Rachinskaya O. A., Lemesh V. A., Muravenko O. V., Yurkevich O. Yu. et all. Polymorphism of the genome of cultivated flax by molecular and cytological markers. // Genetika. 2011. Vol. 47. N 1. P. 65–77 [in Russian] (Рачинская О. А., Лемеш В. А., Муравенко О. В., Юркевич О. Ю. и др. Полиморфизм генома льна посевного по молекулярно-цитологическим маркерам. // Генетика. 2011. Т. 47. № 1. С. 65–77).
- Semyenova O. Yu., Amosova L. V., Samatadze T. E. et all. Cytogenetic study of flax from the section *Linum* // Genetics in the 21st century: modern state and prospects of development. Moscow, 2004. P. 301. [in Russian] (Семенова О. Ю., Амосова Л. В., Саматадзе Т. Е. и др. Цитогенетическое исследование видов льна из секции *Linum* // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. М., 2004. С. 301).
- Sizov I. A. The evolution of cultivated flax // Problems of botany. 1955a. Iss. II. P. 113–166. [in Russian] (Сизов И. А. Эволюция культурного льна // Проблемы ботаники. 1955а. Вып. II. С. 113–166.).
- Sizov I. A. Flax. Moscow, 1955b. 253 p. [in Russian] (Сизов И. А. Лен. М., 1955б. 253 с.)
- Sizov I. A. The impact of meteorological factors and geographical conditions on the growth and development of flax // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 1958. Vol. 31, Iss. 3. P. 3–25. [in Russian] (Сизов И. А. Воздействие метеорологических факторов и географических условий на рост и развитие льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1958. Т. 31. Вып. 3. С. 3–25).
- Sizov I. A. On the evolution and genetics of the species *Linum usitatissimum* L. // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 1970. Vol. 42. Iss. 1.

- P. 3–19. [in Russian] (Сизов И. А. Об эволюции и генетике вида *Linum usitatissimum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1970. Т. 42. Вып. 1. С. 3–19).
- Sinskaya E. N. Biological and physiological principles of the classification of cultivated flax // Dokl. AN SSSR. 1953. Vol. 92. N 4. P. 855–858. [in Russian] (Синская Е. Н. Биологические и физиологические основы классификации культурного льна // Докл. АН СССР. 1953. Т. 92. № 4. С. 855–858).
- Sinskaya E. N. The issues of flax development and growth in connection with organogenesis and accumulation of yield / Collection of works on flax biology and physiology. Moscow, 1954a. P. 5–44. [in Russian] (Синская Е. Н. Вопросы развития и роста льна в связи с органообразованием и накоплением урожая / Сб. работ по биол. развития и физиол. льна. М., 1954б. С. 5–44).
- Sinskaya E. N. Classification of flax as source material for breeding and its evolution / Collection of works on flax biology and physiology. Moscow, 1954б. P. 45–102. [in Russian] (Синская Е. Н. Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция / Сб. работ по биол. развития и физиол. льна. М., 1954а. С. 45–102).
- Titok V. V., Lemesh V. A., Yurenkova S. I., Khotyleva L. V. Genetics, physiology and biochemistry of flax. Minsk, 2010. 220 p. [in Belarussian] (Титок В. В., Лемеш В. А., Юрекова С. И., Хотылева Л. В. Генетика, физиология и биохимия льна. Минск, 2010. 220 с.).
- Tobler F. Flax as a fibre and oil plant. Leningrad, 1931. 239 p. [in Russian] (Тоблер Ф. Лен как прядильное и масличное растение. Л., 1931 239 с.).
- Khrzhanovsky V. G., Ponomarenko S. F., Dogusashvili V. A. Concerning the question of the origin and evolution of the genus *L. angustifolium*, family Linaceae // Izvestiya AN SSSR. Ser. biologicheskaya. 1979. № 5. P. 696–713. [in Russian] (Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Догузашвили В. А. К вопросу о происхождении и эволюции рода *L. angustifolium* сем. Linaceae // Известия АН СССР. Сер. биологическая. 1979. № 5. С. 696–713).
- Chernomorskaya N. M., Stankevich A. K. Concerning the question of intraspecific classification of common flax (*Linum usitatissimum* L.) // Breeding and genetics of industrial crops. // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 1987. Vol. 113. P. 53–63. [in Russian] (Черноморская Н. М., Станкевич А. К. К вопросу о внутривидовой классификации льна обыкновенного (*Linum usitatissimum* L.) // Селекция и генетика технических культур // Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1987. Т. 113. С. 53–63).
- Shekhovtseva O. S. Comparative anatomical study of *Linum usitatissimum* L. and *L. angustifolium* Huds. // Genetic diversity of cultivated plants for breeding purposes. St. Petersburg, 1995. Iss. 234. P. 30–31 [in Russian] (Шеховцева О. С. Сравнительное анатомическое изучение *Linum usitatissimum* L. и *L. angustifolium* Huds. // Генофонд культурных растений для целей селекции. СПб., 1995. Вып. 234. С. 30–31).
- Elladi E. V. Flax. Leningrad, 1928. P. 14–48 [in Russian] (Эллади Е. В. Лен. Л., 1928. С. 14–48).

- Elladi E. V.* Ecological typification of flax // World plant resources. VASKHNIL. 1935. Vol. VI. P. 41–53. [in Russian] (Эллади Е. В. Экологическая типизация льна // Мировые растительные ресурсы. ВАСХНИЛ. 1935. Т. VI. С. 41–53).
- Elladi E. V.* *Linum usitatissimum* (L.) Vav. consp. nov – Flax // In: Flora of cultivated plants. Moscow– Leningrad, 1940. Vol. VI. P. 109–208. [in Russian] (Эллади Е. В. *Linum usitatissimum* (L.) Vav. consp. nov – Лен // В кн.: Культурная Флора СССР. М.–Л., 1940. Т. VI. С. 109–208).
- Yuzepchuk S. V.* Flax – Linaceae // In: Flora of the USSR. Moscow – Leningrad, 1949. Vol. XIV. P. 86–103. [in Russian] (Юзепчук С. В. Льновые – Linaceae // Флора СССР. М.–Л., 1949. Т. XIV С. 86–103).
- Yurkevich O. Yu.* Comparative study of the genomes of flax species from the sections *Linum*, *Adenolinum*, *Stellerolinum* of the genus *Linum* using C/DAPI-banding and fluorescent *in situ* hybridization (FISH) // Synopsis of the Ph. D. thesis in biol. sc. Moscow, 2008. 23 p. [in Russian] (Юркевич О. Ю. Сравнительное изучение геномов видов льна секций *Linum*, *Adenolinum*, *Stellerolinum* рода *Linum* с использованием C/DAPI-бэндинга и флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) // Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.).
- Ascherson P.*, *Grauber P.* Synopsis der mitteleuropäischen // Flora. Bd. 7. Leipzig und Berlin, 1914. P. 81–240.
- Gill K. S.*, *Yermanos D. M.* Cytogenetic studies of the genus *Linum* L. Hybrids among taxa with 15 as the haploid chromosome number // Crop Sci. 1967. Vol. 7. N 6. P. 623–631.
- Kulpa W.*, *Dannert S.* Zur Systematic von *Linum usitatissimum* L. // In: Die Kulturpflance. 1962. B. 3. P. 341–388.
- Lemesh V. A.*, *Khotyljova L. V.* Phylogenetic relationships among varieties of cultivated flax and its wild relatives // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Europa. 2000. Vol. 1. P. 70–72.
- Plessers A. G.* The variation in fatty acid composition of the seed of *Linum* species // Canad. journ. of gen. and cytol. 1966. Vol. 8. N 2. P. 328–335.
- Plonka F.* Les varietes de Lin // In: Les varietes de Lin et leur malades. Paris: Institut National de la recherche Agronomique, 1956. P. 8–139.
- Singh K.*, *Gill K. S.* Evolutionary relationships among *Linum* species // Diss. Abstr. 1967. Vol. 27. N 11. P. 3727.
- Tammes T.* The Geneticsorthe Genus *Linum* // Bibliographa Genetica. Vol. IV. 1928. P. 1–36.
- Yermanos D. M.*, *Gill K. S.* Cytology of autotetraploids of *Linum usitatissimum* L. and *L. angustifolium* Huds. and their amphidiploid hybrids // Crop. Sci. 1969. Vol. 9. N 2. P. 249–250.