DOI: 10.30901/2227-8834-2017-3-97-109

УДК 633.521:631.52.581.167

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УТОЧНЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ КУЛЬТУРНОГО ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.) МЕТОДАМИ КЛАССИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ

С. Н. Кутузова,
И. Г. Чухина

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

Ключевые слова:
классификация вида Linum usitatissimum L., жизнеспособность F_1, виды, подвиды, разновидности льна

Поступление:
11.05.2017

Принято:
21.08.2017

Предлагаемая классификация вида *Linum usitatissimum* L. основана на изучении морфологических особенностей и результатах изучения гибридов от полного циклического скрещивания между 10 формами льна, представляющими все возможные таксономические единицы вида, включая примитивные формы и дикорастущий вид *L. angustifolium* Huds. О генетической близости таксонов судили по морфологическому сходству, способности скрещиваться между собой и с *L. angustifolium*, как предполагаемым предком культурного льна, и жизнеспособности F_1, изложенных ранее (Kutuzova, 2011). Установлено, что различия между долгунцами, межеумками и кудряшами недостаточны для присвоения им статуса подвидов. Предлагается считать их разновидностями в рамках типового подвида – *L. usitatissimum* subsp. *usitatissimum* var. *elongatum* (Sinsk.) Kutuz. comb. nov., *L. usitatissimum* var. *intermedium* (Czernom.) Kutuz. comb. nov. и *L. usitatissimum* var. *humile* (Czernom.) Kutuz. comb. nov., соответственно. Учитывая практически 100%-ное образование и гибель карликовых растений в F_1 от скрещивания льна из Эфиопии с *L. angustifolium*, несмотря на отсутствие существенных различий с кудряшами, предлагается выделить эту форму в качестве разновидности в рамках того же подвида: *L. usitatissimum* var. *nanum* Kutuz. var. nova. Колхидскому льну, довольно близкому к культурному, но существенно отличающемуся от него по морфологическим признакам, считаем правомерным присвоение статуса разновидности – *L. usitatissimum* subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. var. *colchicum* Kutuz. var. nova. Мы согласны с мнением А. А. Станкевич (Chernomorskaya, Stankevich, 1987), рассматривающей крупносемянные льны Средиземноморья и лен двулетний (полуозимый) в ранге подвидов – *L. usitatissimum* L. subsp. *latifolium* (L.) Stankev. и *L. usitatissimum* subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. Самостоятельными видами являются *L. crepitans* Dum. и *L. angustifolium* Huds.

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-3-97-109

ORIGINAL ARTICLE

UPDATING THE INTRASPECIFIC CLASSIFICATION OF CULTIVATED FLAX (*LINUM USITATISSIMUM* L) USING METHODS OF CLASSICAL GENETICS

S. N. Kutuzova,
I. G. Chukhina

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

Key words:
classification of the species Linum usitatissimum L., F_1 viability, species, subspecies, varieties of flax

Received:
11.05.2017

Accepted:
21.08.2017

The proposed classification system of the species *Linum usitatissimum* L. is based on the study of morphological features and the results of analyzing hybrids from full diallelic crossing among 10 flax forms representing all possible taxonomic units of the species including primitive forms, and the wild species *L. angustifolium* Huds. Genetic similarity between taxa was judged by their morphological affinity, crossability both among themselves and with *L. angustifolium* as a supposed ancestor of cultivated flax, and viability of F_1 reported earlier (Kutuzova, 2011). The differences between fiber, intermediate and crown flax forms were recognized as insufficient to confer the rank of subspecies upon them. They are suggested to be regarded as varieties within the confines of the type species: *L. usitatissimum* subsp. *usitatissimum* var. *elongatum* (Sinsk.) Kutuz. comb. nov., *L. usitatissimum* var. *intermedium* (Czernom.) Kutuz. comb. nov., and *L. usitatissimum* var. *humile* (Czer-nom.) Kutuz. comb. nov. respectively. Taking into account practically 100 percent emergence and death of dwarf plants in F_1 from the cross between the flax from Ethiopia and *L. angustifolium*, despite the absence of significant differences with crown flax forms, it is suggested that this form should be identified as a variety within the same subspecies: *L. usitatissimum* var. *nanum* Kutuz. var. nova. Colchian flax is fairly close to the cultivated one but differs considerably from the latter in its morphological traits, so it seems justified to bestow upon it the status of variety: *L. usitatissimum* subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. var. *colchicum* Kutuz. var. nova. We agree with the opinion of A. A. Stankevich (Chernomorskaya, Stankevich, 1987) who regards the large-seeded flaxes of the Mediterranean and the biennial (semi-winter) flax as having the rank of subspecies: *L. usitatissimum* subsp. *latifo-lium* (L.) Stankev. and *L. usitatissimum* subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. *L. crepitans* Dum. and *L. angustifolium* Huds. are independent species in their own right.

Культурный лен (*Linum usitatissimum* L.) – исключительно полиморфный вид, распространен только в культуре, возделывается во всем мире практически от северных границ земледелия до южных, что определяет появление множества форм под влиянием климатических условий и селекционной деятельности человека. В связи с наличием переходных форм систематика культурного льна затруднена и многочисленными авторами до и после К. Линнея представляется по-разному.

Попытки систематизации льна начались задолго до К. Линнея. В. Кульпа и С. Данерт (Kulpa, Danert, 1962) привели подробный исторический обзор принципов классификации льна от древних времен до их публикации. Наиболее ранняя дата, приведенная в этом обзоре, относится к 1552 г. – система H. Bock. Многочисленные авторы ранних исследований (Bauhin C., 1623; Bauhin J., 1652; Bobart, 1658; Miller, 1768; Hooker, 1875 и др., цит. по Kulpa und Danert, 1962) использовали для классификации небольшое число хорошо заметных морфологических признаков, которые пригодны для диагностики, благодаря малой модификационной изменчивости. Большая часть ранних классификаций льна была основана на изучении морфологических признаков у малого разнообразия льна, иногда только по гербарным листам.

Среди четырех разновидностей льна (α, β, γ, ζ), выделенных К. Линнеем в 1753 г., более поздние авторы безошибочно определили только var. ζ как крупносемянные средиземноморские льны (цит. по Kulpa and Danert, 1962).

Л. Ф. Алефельд (Alefeld, 1866) описал 11 разновидностей культурного льна, основываясь на окраске лепестков и семян, величине цветков и коробочек, а также высоте растений.

По классификации О. Геер (Heer, 1872) культурный лен разбит на следующие группы: однолетний культурный лен (нерастрескивающийся и растрескивающийся), озимый лен (*L. hyemale-romanum* Heer), дикорастущий (*L. ambiguum* Jordan) и узколистный лен (*L. angustifolium* Huds.).

Г. Л. Говард и А. Рахман (Howard, Rahman, 1924), описывая индийские культурные льны, выделили 123 родственные группы, которые объединили в 26 разновидностей на основании цвета семян, семядолей, тычиночных нитей и пыльников, степени раскрытия цветков и формы лепестков. Два последних признака особенно важны, так как среди индийских льнов часто встречаются формы с полураскрытыми и трубчатыми цветками и узкими лепестками.

Все приведенные выше классификации культурного льна являются сугубо искусственными. А. С. Диллман (Dillman, 1936, 1953) сделал попытку естественной классификации льна. Он выделял таксоны, которые представляют разнообразие форм из важнейших областей возделывания льна-долгунца. Кроме долгунцов он охарактеризовал группы масличного льна, которым не дал латинских названий: промежуточный лен, русский, аргентинский, индийский, абиссинский льны и «золотой» лен с узкими белыми лепестками. Еще две группы представляют растрескивающийся и дикорастущий лен. Однако с помощью такой классификации установить принадлежность сортов не удавалось.

Систематика культурного льна, впервые основанная на изучении огромного мирового разнообразия, собранного в коллекции ВИР благодаря многочисленным экспедициям Н. И. Вавилова (Vavilov, 1926, 1957) и его соратников, была предложена Е. В. Эллади (Elladi, 1940). По ее мнению, один сборный вид *Linum usitatissimum* (L.) Vav. consp. Представляет собой «систему родственно близких видов» (Elladi, 1940, p. 110) и объединяет *L. dehiscens* Vav. et Ell. (лен растрескивающийся) и *L. indehiscens* Vav. et Ell. (лен культурный). В основу классификации положены эколого-географический и морфологический принципы. Вид делится на подвиды (subspecies), представляющие собой крупные эколого-географические, морфологически хорошо отличимые группы, имеющие определенные ареалы распространения. Внутри подвидов выделены менее крупные географические группы – proles и subproles, характеризующиеся рядом признаков – высотой, ветвистостью, количеством коробочек, формой куста, степенью облиственности и образом жизни (яровые или озимые). Разновидности (varietas) выделены по качественным, не географическим признакам, мало зависящим от внешних условий – по окраске цветков, форме лепестков, наличию или отсутствию ресничек на внутрикоробочных перегородках, ширине перегородок и окраске семян. Разновидности разделяются на подразновидности (subvarietas) – мелкие экотипы, различающиеся по длине вегетационного периода и морфологическим особенностям,

главным образом количественного порядка (Elladi, 1940). В своей системе Эллади использует некоторые таксономические подразделения – proles, subproles, grex, которые в настоящее время не используются систематиками и не принимаются Международным кодексом номенклатуры для водорослей, грибов и растений – International code of nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 (McNeill et al., 2012).

Культурный лен (*L. indehiscens*) разделен Е. В. Эллади на 5 подвидов:

1. Индо-абиссинский подвид, (*L. indehiscens* subsp. *indo-abyssinicum* Vav. et Ell.), включающий 22 разновидности.

2. Евразиатский подвид (*L. indehiscens* subsp. *eurasiaticum* Vav. et Ell.), подразделеный «на четыре proles, или группы разновидностей» (Elladi, 1940, с. 153): proles elongata Vav. et Ell. (долгунцы), объединяющий 15 разновидностей; proles *intermedia* Vav. et Ell. (межеумки) – 13 разновидностей, proles *brevimulticaulia* Vav. et Ell (кудряши) – 22 разновидности и proles *prostrata* Vav. et Ell. (стелющиеся льны) – пять разновидностей.

3. Средиземноморский подвид (*L. indehiscens* subsp. *mediterraneum* Vav. et Ell.) – крупносемянный лен, насчитывает шесть разновидностей.

4. Индостанский подвид (*L. indehiscens* subsp. *hindustanicum* Ell.) включает 15 разновидностей.

5. Промежуточный подвид (*L. indehiscens* subsp. *transitorium* Ell.) разделен на три proles, включающих 18 разновидностей.

Вид *L. dehiscens* Vav. et Ell. разделен на два подвида: *L. dehiscens* subsp. *angustifolium* (Huds.) Vav. et Ell. – настоящий дикарь и *L. dehiscens* subsp. *crepitans* (Boenn.) Vav. et Ell. – растрескивающийся культурный лен.

Эта классификация была раскритикована последующими исследователями льна, как основанная на множестве градаций мелких признаков, не имеющих таксономического значения. Внутри подвидов выделено слишком много (119) мелких таксонов, многие из которых различить практически невозможно (Sinskaya, 1954; Chernomorskaya, Stankevich, 1987). Также вызвало возражения включение кудряша в три разных подвида – индо-абиссинский, индостанский и евразиатский, а также объединение в евразиатский подвид долгунцов, межеумков и кудряшей (Sizov, 1955; Khrzhanovsky et al., 1979).

Предложенное С. В. Юзепчуком (Yuzepczuk, 1949) разделение культурного льна на самостоятельные виды – *L. crepitans* Dumort. (прыгунец), *L. bienne* Mill. (озимый), *L. usitatissimum* L. (обыкновенный, долгунец) и *L. humile* Mill. (кудряши) небесспорно. Четкой границы между кудряшами и долгунцами провести невозможно, все культурные льны скрещиваются между собой и не имеют качественных различий, а истинно озимых форм льна не существует (Sizov, 1955).

Изучая физиологические особенности льна: продолжительность стадий яровизации и световой, особенности роста растений из различных регионов, а также их морфологические и биологические свойства, Е. Н. Синская (Sinskaya, 1954), оценив огромное мировое разнообразие культуры, предложила свою классификацию культурного льна (Sinskaya, 1954a). Учитывая наличие переходных форм, все культурные льны она объединяет в один вид – *L. usitatissimum* L. В разработке классификации Е. Н. Синская руководствовалась «характером конституции каждой формы» (Sinskya, 1954, с. 46), которая выражается совокупностью биологических и физиологических признаков, отражающих характер тех условий, при которых она исторически развивалась и сформировала морфологические признаки. Она выделяет три очага независимого вхождения льна в культуру: 1) Колхида, 2) Индия (средне- и юго-западная) и 3) юго-западная Азия – горные районы Афганистана, Таджикистана и северо-западной Индии, которые дали начало трем филогенетическим рядам льна. В каждом ряду выявлены более примитивные формы – исходные и более молодые – производные. Наиболее древними и близкими к *L. angustifolium* в каждом очаге она считает длинностадийные, медленно растущие и склонные к пространности формы, которые в разных очагах различаются длиной стадий развития, ксероморфностью, склонностью к поражению болезнями. Вид разделен на разновидности, региональные разновидности, из которых вычленены региональные подразновидности, занимающие часть ареала региональной разновидности и формы (Sinskaya, 1954).

Классификация Е. Н. Синской также не была принята последующими исследователями, так как она оперирует неутвержденными в систематике категориями таксонов – региональная разновидность и региональная

подразновидность. Категорию «региональная разновидность» (varietas regionalis, сокращенно – var. r.) она употребляет вместо термина «региональный экотип», региональная подразновидность занимает часть ареала региональной разновидности (Sinskaya, 1954). Большинство используемых Е. Н. Синской названий таксонов обнародованы недействительно (Chernomorsraya, Stankevich, 1987). Неправомерными признано включение в один подвид долгунцов, межеумков и кудряшей и целый ряд других особенностей этой классификации (Sisov, 1955; Khrzhanovsky et all., 1979). Таким образом, попытка создать естественную систему культурного льна и его ближайших родичей привела к еще большей невозможности выяснения принадлежности конкретных форм к определенным систематическим единицам.

Изучив около 4 тысяч сортов и форм льна, И. А. Сизов (Sisov, 1955) также отнес весь культурный лен к одному виду *L. usitatissimum* L. и выделил внутри него следующие 5 разновидностей: долгунцы, межеумки, кудряши (горные), крупносемянные и полуозимые. Лен-прыгунец (*L. crepitans*) И.А.Сизов понимает в ранге разновидности. Эта классификация, признанная наиболее рациональной селекционерами и практиками льноводства, не была официально оформлена.

Ф. Плонка (Plonka, 1956) на основании изучения 700 образцов льна различного происхождения разделил весь лен на 3 группы: средиземноморский, евроазиатский и индоабиссинский. В каждую группу включено широкое разнообразие приуроченных к определенным областям возделывания форм льна, в том числе культивируемые и дикорастущие, крупносемянные и мелкосемянные, яровые и озимые, стелющиеся и прямостоячие. Такое разделение не внесло ясность в классификацию вида.

W. Kulpa и S. Danert (1962), создавая свою систему заведомо искусственного разделения культурного льна, стремились к тому, чтобы каждый новый сорт можно было четко классифицировать, несмотря на гибридное происхождение, предопределяющее возможность широкого разнообразия морфологических признаков в результате смешения разных подвидов. Все возделываемые льны авторы отнесли к одному виду – *L. usitatissimum* L. и разделили его на 4 группы разновидностей: растрескивающийся лен – convar. *crepitans* (Boenn.) Kulpa et Danert, долгунец – convar. *elongatum* Vav. et Ell., промежуточный масличный лен – convar. *mediterraneum* (Vav. et Ell.) Kulpa et Danert и масличный лен – convar. *usitatissimum*, в который включены все остальные льны. Деление на разновидности осуществлялось на основании морфологических признаков, всего выделено 28 разновидностей. По каждому признаку были созданы шкалы разнообразия, а также предложены ключи для определения подвидов и разновидностей.

Более поздние авторы Н. М. Черноморская и А. К. Станкевич (Chernomorskaya, Stankevich, 1987), поддерживая в основном классификацию И. А. Сизова (Sisov, 1955), однако выделенные им разновидности считают подвидами, поскольку каждая из них занимает вполне определенную часть ареала вида. Таким образом, по их классификации вид *L. usitatissimum* L. включает 5 подвидов: *L. usitatissimum* subsp. *usitatissimum* – долгунец, *L. usitatissimum* subsp. *humile* (L.) Czernom. – приземистый (кудряш), *L. usitatissimum* subsp. *latifolium* (L.) Stankev. – широколистный (крупносемянный), *L. usitatissimum* subsp. *intermedium* Czernom. – межеумок, *L. usitatissimum* subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. – полуозимый лен. Последний подвид – наиболее примитивный тип культурного льна, стоящий ближе других к дикорастущему *L. angustifolium* Huds., но имеющий нерастрескивающиеся коробочки. Растрескивающийся лен *L. crepitans* они считают формой культурного льна. Однако и в этой классификации допущены некоторые неточности. Например, средиземноморский крупносемянный лен они считают «особой группой кудряшей» (Chernomorskaya, Stankevich, 1987, p. 59), хотя по типу растения он приближается к межеумкам – растения чаще одностебельные высотой 60-70 см, имеют компактное соцветие, занимающее верхнюю треть стебля (Sisov, 1955; Kutuzova, Porokhovinova, 2011). Колхидскому льну авторы (Chernomorskaya, Stankevich, 1987) приписывают раскрывающиеся коробочки. На самом деле коробочки колхидского льна слегка растрескиваются, но не раскрываются, и семена не выпадают.

Современные ботаники A. Diederrichsen и K. Richards (2003) поддержали классификацию, предложенную W. Kulpa и S. Danert (1962). *L. bienne* Mill. и *L. angustifolium* Huds. они относят к одному подвиду – *L. usitatissimum* subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell. Эту

же классификацию считают наиболее удачной и естественной С. В. Зеленцов с соавторами. (Zelentsov et al., 2016).

Таким образом, все описанные классификации льна основаны в основном на морфологических и географических аспектах, в систематике Е. Н. Синской кроме этого учтены физиологические особенности (продолжительность стадий яровизации и световой, а также особенности роста растений). Мы попытались с помощью полного циклического скрещивания между всеми известными и предполагаемыми таксонами культивируемого льна и дикорастущим видом *L. angustifolium* по жизнеспособности гибридов определить степень родства между разными культурными льнами, а также установить их степень удаленности от дикаря. Результаты гибридизации и изучения жизнеспособности гибридов цитируем по предыдущей публикации (Kutuzova, 2011).

В изучение были включены по одному типичному представителю от всех пяти подвидов по классификации Н. М. Черноморской и А. К. Станкевич (Chernomorskaya, Stankevich, 1987) и *L. angustifolium*, а также растрескивающийся лен, колхидский лен и образец карликого льна из Абиссинии (Эфиопии), таксономический ранг которых хотелось уточнить. Морфологические признаки всех образцов изучены в условиях Пушкинского филиала ВИР при загущенном и разреженном посевах (Kutuzova, Porokhovinova, 2011). Гибридизация различных образцов льна проводилась с использованием стандартного метода скрещивания, модифицированного в зависимости от индивидуальных особенностей биологии и динамики цветения каждого из родителей (Brutch, Figueiredo, 2004).

L. angustifolium Huds. – наиболее близкий к культурному дикорастущий лен, который большинство исследователей считает предком культурного льна. В результате многочисленных попыток скрестить культурный лен с дикорастущими видами, скрещивания удались только с *L. angustifolium* (Seetharam, 1972). Он имеет многочисленные очень тонкие пространные, сильно ветвящиеся стебли, слегка приподнимающиеся ко времени цветения, и очень мелкие репродуктивные органы. Цветки, в отличие от других дикорастущих видов льна, гомостильные. Оба вида имеют одинаковое число хромосом (2n=30) и гомологичные геномы. *L. angustifolium* одни авторы считают самостоятельным видом (Ascherson, Grauber, 1914; Yuzepczuk, 1949; Sinskaya, 1954; Sizov, 1955; Kulpa и Danert, 1962; Khrzhanovsky et all., 1979), другие причисляют к формам культурного льна в ранге подвида (Heer, 1872; Schilling, 1942; Elladi, 1940; Plonka, 1956; Yermanos, 1969 и др.). Результаты гибридизации с разнообразными формами культурного льна, полученные нами, свидетельствуют о значительных генетических различиях со многими из них, что предполагает считать его самостоятельным дикорастущим видом.

Выяснилось, что долгунец, межеумок, кудряш, крупносемянный лен и карлик из Эфиопии хорошо скрещиваются между собой и дают продуктивное потомство в следующих поколениях (Kutuzova, 2011). Однако при скрещивании с *L. angustifolium* среди гибридов F_1 у этих образцов выщеплялось разное число карликовых растений, похожих на гаплоиды, но имеющих по 30 хромосом (Kutuzova, Porokhovinova, Pendinen, 2015). Эти растения быстро погибали, или доживали до бутонизации. Так все гибриды *L. angustifolium* с кудряшом и крупносемянным льном в прямых и обратных комбинациях были жизнеспособными. Среди гибридов с межеумком в качестве отцовской формы карликовые растения обнаружены не были, в обратной комбинации они насчитывали 10%. В скрещивании с долгунцом, когда *L. angustifolium* использовался в качестве отцовской формы, выщепилось 30% карликовых растений, в обратном скрещивании все растения дали семена. Результаты этого опыта подтверждают предположение Е. Н. Синской (Sinskaya, 1954) о том, что наиболее близок к дикорастущему предку лен кудряш, от которого произошел межеумок, а долгунец – наиболее прогрессивная форма льна, продукт постепенной акклиматизации межеумка в условиях длинного дня.

При гибридизации карликового льна из Эфиопии в качестве материнского компонента с *L. angustifolium* все растения F_1 погибли во время бутонизации, в обратной комбинации погибало 90% всходов в стадии проростков. Это свидетельствует о том, что указанная форма более других генетически удалена от дикорастущего льна и существенно отличается от других культурных льнов-кудряшей. Не случайно карликовые льны Эфиопии В. Е. Писарев (Pisarev, 1937) считал обособленной группой. Возможно, права Е. В. Эллади (Elladi, 1940), которая высказала предположение, что абиссинские кудряши, отличающиеся карликовостью,

тонкостебельностью, мелкой облиственностью, свернутостью цветков и интенсивной антоциановой окраской всех органов, свойственными также индийским льнам, были занесены из Индии в предыдущие геологические периоды и в условиях горной изоляции образовали эндемичные формы. Е. В. Эллади отнесла их к *L. usitatissimum* subsp. *indo-abissinicum* Vav. et Ell. var. *aethiopicum* Vav. et Ell. (Elladi, 1940). Е. Н. Синская считала их региональной разновидностью var. r. *aethiopicum* Sinsk. (Sinskaya, 1954). По нашему мнению, карликовые льны Эфиопии заслуживают присвоения самостоятельного ранга того же уровня, что и другие кудряши. Другими современными исследователями этот вопрос не обсуждается.

Между кудряшами и межеумками, межеумками и долгунцами существует непрерывный ряд переходных форм. Между этими формами нет существенных генетических различий. Не обнаружено и физиологических различий, так как И. А. Сизов (Sizov, 1955) с помощью «короткого» дня получал из долгунца ветвистые растения, а из кудряша на «длинном» дне – одностебельные. Выбранный нами образец карлика из Эфиопии в условиях Кубани при недостатке влаги имел высоту 15-17 см, тогда как при влажной погоде в Ленинградской области вырос до 74 см. Все перечисленные формы льна в сильной степени зависят от биотических факторов. Считаем, что правы И. А. Сизов (Sizov, 1955) и другие систематики льна, относящие долгунцы, межеумки и кудряши к разновидностям культурного льна, а не к подвидам, как предложили Н. М. Черноморская и А. К. Станкевич (Chernomorskaya, Stankevich, 1987), несмотря на возделывание каждого из них в определенных частях ареала культуры, соответствующих их требованиям к абиотическим факторам.

Крупносемянный лен, будучи среди возделываемых льнов в мировом генофонде ВИР наиболее позднеспелым, менее успешно скрещивается со всеми другими культурными формами – завязывается малое число продуктивных гибридных коробочек и малое число гибридных семян в коробочке. Эта форма имеет наиболее крупные вегетативные и генеративные органы. С *L. angustifolium* скрещивался труднее, чем другие формы. На основании результатов факторного анализа по 20 признакам, включающим морфологические особенности и длину периодов вегетации, показавших значительную обособленность крупносемянного льна от всех других форм (Kutuzova, Porokhovinova, 2011), считаем крупносемянный лен подвидом, как предлагали Н. М. Черноморская и А. К. Станкевич (Chernomorskaya, Stankevich, 1987).

Колхидский лен – наиболее древняя, исключительно позднеспелая полуозимая форма, встречающаяся в Колхиде, имеет большое число пространных до начала бутонизации, густо облиственных стеблей, которые затем поднимаются и образуют «кондилябр», отличается мелкими репродуктивными органами. Коробочки склонны к растрескиванию, но не растрескиваются. Использованный нами образец, история акклиматизации которого в условиях Ленинградской области описана ранее (Kutuzova, 2011), при скрещивании с другими культурными формами льна был более продуктивен в качестве отцовского родителя, довольно трудно скрещивался с *L. crepitans*, *L. bienne* и *L. angustifolium*, однако карликовые гибридные растения в F_1 не выщеплялись. По морфологическим признакам и способности скрещиваться с *L. bienne* он близок к *L. bienne*, но гораздо больше последнего сходен с культурными льнами. По мнению Е. Н. Синской (Sinskaya, 1954), на основании археологических раскопок можно утверждать, что эта разновидность культурного льна широко возделывалась в Колхиде на волокно за 5-6 тыс. лет до нашей эры и была предметом экспорта. Современными исследователями не обсуждается таксономическая принадлежность колхидского льна. Считаем, что он должен относиться к подвиду *bienne* (Mill.) Stankev. и иметь статус разновидности в рамках культурного льна.

L. bienne по морфологическим признакам близок к *L. angustifolium,* но коробочки не растрескиваются, а пространные стебли ко времени цветения поднимаются вертикально. Этот вид гораздо ближе к *L usitatissimum*, чем дикорастущий лен, поэтому многие авторы считают его полуозимой формой культурного льна. В нашем исследовании (Kutuzova, 2011) *L. bienne* хорошо скрещивался с культурными льнами в качестве отцовского компонента, менее продуктивно – в обратном скрещивании. Однако у гибрида *L. bienne* × *L. angustifolium* 100% растений F_1 были карликовыми и погибли в возрасте проростков. В обратном скрещивании все растения нормально развивались и дали пол-

ноценное потомство. Тем не менее, результаты исследования свидетельствуют о генетических различиях с *L. angustifolium*, несвойственных другим культивируемым льнам. Ранее при цитологическом изучении гибридов было показано, что *L. angustifolium* отличается от *L. bienne* двумя транслокациями, причем каждая вовлекает по две негомологичные хромосомы (Gill, Yermanos, 1967). Многие исследователи определяют *L. bienne* как озимую форму культурного льна (Ascherson, Grauber, 1914, Tobler, 1931; Yuzepczuk, 1949), другие считают ее подвидом культурного льна (Hammer, 1986; Chernomorskaya, Stankevich, 1987; Lemesh, Xoty'leva, 2004), третьи – объединяют с *L. angustifolium* (Kulpa и Danert, 1962; Diederichsen, Hammer, 1995, 2003), а четвертые считают самостоятельным видом (Khrzhanovsky et all., 1979). На основании наших исследований считаем, что отличия от *L. usitatissimum* недостаточны для того, чтобы выделить *L. bienne* в отдельный вид. Присоединяемся к мнению авторов, которые присваивают *L. bienne* ранг подвида *L. usitatissimum*.

Совершенно другая картина наблюдается при скрещивании между *L.crepitans* и *L. angustifolium*. В прямой и обратной комбинациях завязалось порядка 20% продуктивных гибридных коробочек. Однако в F_1 в обоих случаях появилось 100% карликовых всходов, которые погибли в стадии проростков, что полностью исключает возможность получения гибридного потомства и свидетельствует о генетической удаленности как от *L.angustifolium*, так и от всех форм культурного льна. По морфологическим признакам *L. crepitans* схож с межеумками, однако обладает энергичным ростом – быстро всходит, период быстрого роста у него начинается и заканчивается раньше других форм, коробочки быстро созревают и широко растрескиваются (Kutuzova, Porokhovinova, 2011). Установлено, что в отличие от растрескивающегося дикаря *L. angustifolium*, имеющего один доминантный ген растрескиваемости, у *L. crepitans* этот признак контролируют два доминантных гена с высокой экспрессивностью (Kutuzova, 2009). Одни исследователи относят *L. crepitans* к культурному льну в ранге подвида или разновидности (Alefeld, 1866; Ascherson, Grauber, 1914; Elladi, 1928; Sizov, 1955; Kulpa и Danert, 1962), другие считают самостоятельным видом (Yuzepczuk, 1949; Khrzhanovsky et all., 1979), третьи – формой культурного льна (Tobler, 1931; Sinskaya, 1954, 1954a; Chernomorskaya, Stankevich, 1987).

Учитывая неспособность *L. crepitans* давать жизнеспособное потомство при скрещивании с *L. angustifolium*, считаем его отличия от других форм льна достаточными для сохранения за ним ранга самостоятельного вида. Вероятно, *L. crepitans* возник в результате мутации какой-то формы культурного льна. В настоящее время в культуре не встречается.

***L. crepitans* (Boenn.) Dumort.** 1827, Fl. Belg.: 111; Юзепчук, 1949, во Фл. СССР 14: 96, Т. В. Егорова, 1996 во Фл. Вост. Евр. 9: 357. – *L. usitatissimum* β *crepitans* Boenn. 1824, Prodr. Fl. Monast. Westphal.: 94. – *L. dehiscens* Vav. et Ell. subsp. *crepitans* (Boenn.) Vav. et Ell. 1940, Культ. фл. СССР, 5: 113, nom. illeg. – *L. usitatissimum* convar. *crepitans* (Boenn.) Kulpa et Dannert, 1962 in Kulturpfl.: 374. – *L. usitatissimum* subsp. *crepitans* (Boenn.) Ell. apud Rothm., 1976, Exkursionsfl.: 358, comb. invalid. – *L. usitatissimum* auct. non L.: Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2: 209, p. p., Черноморская и Станкевич, 1987, Сборн. научн. тр. по прикл. бот. ген. сел. 113: 56, p.p. – Лен прыгунец.

Все проведенные исследования позволяют нам рассматривать *L. angustifolium* в качестве самостоятельного вида, а не гетеротипного синонима *L. bienne* Mill., как это делают отечественные систематики (Egorova, 1996; Svetlova, 2009).

***L. angustifolium* Huds.** 1778, Fl. Angl. ed. 2: 134; Юзепчук, 1949, во Фл. СССР 14: 95. – *L. usitatissimum* subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell. 1912. Fl. adv. Montr., 361. – *L. dehiscens* Vav. et Ell. subsp. *angustifolium* (Huds.) Vav. et Ell. 1940. Культ. фл. СССР, 5: 111, nom. illeg. – Лен узколистный.

Подводя итоги нашего изучения представителей различных таксономических групп и анализа литературных данных, мы считаем, что все разнообразие культурного льна относится к различным внутривидовым таксонам одного вида – *L usitatissimum* L.

***L. usitatissimum* L.** 1753, Sp. Pl.: 277; Юзепчук, 1949, во Фл. СССР 14: 100; Seegeler, 1989, Taxon 38, 2: 227–279. – *L. usitatissimum* var. *indehiscens* Neilr., 1859, Fl. Nieder-Oesterr.: 864. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Elladi ssp. *eurasiaticum* (Boenn.) Vav. et Elladi proles *elongata* Vav. et Elladi, 1940, Культ. фл. СССР 5, 1: 153, nom. illeg. – *L. usitatissimum* Kulpa et Danert, 1962, in Kulturpfl. 3: 365 p.p. – *L. usitatissimum* L. sensu Czernom. 1987,

Сборн. научн. тр. по прикл. бот. ген. сел. 113: 56, p.p.

Lectotypus (Seegeler, 1989): «Hort. Sicc. Cliff. 114.1 ….in hodie inter segetes Europae australis» (BM).

В литературе в качестве лектотипа *L. usitatissimum* L. цитируются два образца: LINN 396.1 (Kulpa and Danert, 1962) и Hortus Siccus Cliffortianus 114.1. (Rechinger, 1974). Мы согласны с аргументами К. Дж. Сигелера (Seegeler, 1989), который считает, что «согласно статьям 7.5, 8.1 и 9.1 Кодекса, лепкотипификация Кульпы и Данерта должна быть отвергнута, и лектотипификация Речингера должна быть принята как правильная» (Seegeler, 1989, p. 279). Выбор того или другого экземпляра в качестве номенклатурного типа не влияет на интерпретацию *L. usitatissimum* как вида, объединяющего только культивируемые льны. Проведенная лектотипификация влияет на внутривидовую таксономию этого вида, особенно на понимание объема и характеристики *L. usitatissimum* var. *usitatissimum*. Под названием *L. usitatissimum* в гербарии Линнея хранится экземпляр (LINN 396.1), представляющий собой две боковые ветви растения льна кудряша. Экземпляр Hort. Sicc. Cliff. 114.1 – это апикальная часть льна долгунца. Таким образом, *L. usitatissimum* var. *usitatissimum* sensu Kulpa et Danert (1962) не является таким же таксоном, как *L. usitatissimum* var. *usitatissimum* sensu Rechinger (1974).

L. usitatissimum* var. *usitatissimum

– *L. usitatissimum* var. *indehiscens* Neilr., 1859, Fl. Nieder-Oesterr.: 864. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. subsp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. proles *elongata* Vav.et Ell. 1940. Культ. фл. СССР, 5: 153. nom. illeg. – *L. usitatissimum* var. r. *elongatum* Sinsk. 1954. Сб. работ по биол. развития и физиол. льна: 76. nom. inlleg. – *L. usitatissimum* convar. *elongatum* (Vav. et Ell.) Kulpa et Dannert, 1962, Kulturpflanze, 3: 374. – *L. usitatissimum* subsp. *usitatissimum* sensu Czernom. 1987, Сборн. научн. тр. по прикл. бот. ген. сел. 113: 56, p.p. – Лен долгунец.

Typus: Lectotypus species.

Однолетнее растение, 70–120 (140) см выс.; стебли одиночные, диаметр. 2,3–2,6 мм, ветвящиеся только в области соцветия, цилиндрические, характеризуется сильными пучками лубяных волокон, расположенных по периферии центрального цилиндра. Листья сизовато-зеленые, большей частью без воскового налета, спирально расположенные, 2–3 см длиной, 3–4 мм шир., линейные и линейно-ланцетные, заостренные на верхушке, суженные у основания, сидячие, цельнокрайние, с 3 жилками. Соцветие рыхлое, занимает ¼ часть высоты растения или меньше. Прицветники ланцетные. Цветки немногочисленные, 5-мерные, 15–24 мм в диам., колокольчато-открытые; чашелистики яйцевидные наверху с острым килем, с 3-мя жилками; лепестки клиновидно обратнояйцевидные, гладкие, иногда слегка гофрированные, голубые, синие, иногда белые, редко розовые или красновато-фиолетовые, книзу суженные в белый, при основании желтый ноготок, рано опадающие; тычиночные нити у основания не окрашены, вверху синие, голубые или белые, пыльники голубые, синие, иногда серые, изредка желтые или оранжевые. Коробочки немного длиннее чашечки, шаровидно-яйцевидные, 6,1–8,3 мм дл., 5,7–6,8 мм в диам., с коротким носиком, слегка ребристые, нерастрескивающиеся, ложные перегородки голые или с ресничками. Семена яйцевидные или удлиненно-эллиптические, сильно сплюснутые, 3,3-5,0 мм дл., округлые у основания, с клювиком наверху, блестящие, буро-коричневые, иногда желтоватые или зеленоватые, 10 или меньше, масса 1000 семян 4,7–5,0 г. 2n = 30.

Возделывается как яровая прядильная и масличная культура от 63° с. ш. до 50° с. ш., от Беларуси до Тихого океана. В Западной Европе: от Скандинавии до Средиземного моря и Атлантического океана. Длина вегетационного периода – 75–90 дней.

***L. usitatissimum* L. var. *intermedium* (Czernom.) Kutuz. com. nov.** – *L. usitatissimum* L. subsp. *intermedium* Czernom. 1987, Сборн. научн. тр. по прикл. бот. ген. сел. 113: 60. – *L. indehiscens* subsp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. proles *intermedia* Vav. et Ell. 1940, Культ. фл. СССР, 5: 159, nom. illeg. – *L. usitatissimum* var. r. *substepposo-intermedium* Sinsk. 1954, Сб. работ по биол. развития и физиол. льна: 73, nom. illeg. – Лен промежуточный (межеумок).

Typus: «Сорт Воронежский 1308, Воронежская опыт. ст. Репродукция Пушкинских лабраторий ВИР, 27 VIII 1987, к-5579. Н. М. Черноморская» (WIR!).

***L. usitatissimum* var. *humile* (Mill.) Pers.**, 1805, Syn. Pl. 1: 334. – *L. humile* Mill., 1768,

Gard. Dict., ed 8, N 2; Юзепчук, 1949, во Фл. СССР 14: 102; Т. В. Егорова, 1996 во Фл. Вост. Евр. 9: 358. – *L. usitatissimum* subsp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. grex *brevimulticaulium* Vav. et Ell. 1933, Льны Анатолии в Жуковский П. М. Земледельческая Турция: 447. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. subsp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. proles *brevimulticaulia* Vav. et Ell., 1940, Культ. фл. СССР, 5:162, nom. illeg. – *L. usitatissimum* subsp. *humile* (L.) Czernom. 1987, Сборн. научн. тр. по прикл. бот. ген. сел. 113: 58, comb. illeg. – *L. usitatissimum* var. *usitatissimum* sensu Kulpa et Dannert, 1962, Kulturpflanze, 3: 382; Rothm., 1976, Exkursionsfl.: 358. – Лен приземистый (кудряш).

Typus: Herb. Miller, *Linum humile* n° 2. «Linum sativum humilius, flore majore. Bobart.» (BM, фото WIR!).

***L. usitatissimum* var. *nanum* Kutuz.** var. nov. – *L. usitatissimum* L. subsp. *indo-abissinicum* Vav. et Ell. 1933, Льны Анатолии в Жуковский П. М. Земледельческая Турция: 442, p. p. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. subsp. *indo-abissinicum* Vav. et Ell. var. *aethiopicum* Vav. et Ell. subvar. *praecox* Vav. et Ell. 1940. Культ. фл. СССР, 5: 148, nom. illeg. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. subsp. *indo-abissinicum* Vav. et Ell. var. *eritreum* Vav. et Ell. subvar. *praecox* Vav. et Ell. 1940. Культ. фл. СССР, 5: 148, nom. illeg. – *L. usitatissimum* L. var. r. *aethiopicum* Sinsk. 1954. Сборник работ по биол. развития и физиол. льна: 55, nom. illeg. – *L. usitatissimum* L. subvar. *nanoerectum* f. *aethiopicum* Sinsk. 1954. Сборник работ по биол. развития и физиол. льна: 57, nom. illeg. – Лен карликовый (карликовый кудряш).

Typus: «Абиссиния, Херрар, к-2168. Репр. С. К. ст., д. 440, 6 VI 1927, leg., det. K. Elladi, WIR-90881» (WIR!) (рис. 1).

Стебель тонкий, 15–30 (70) см, маловетвящийся у основания, ветви тонкие, гипокотиль с сильной антоциановой окраской. Листья 29–37 мм длиной и 3,0–3,8 мм шириной. Цветки мелкие, трубчато-колокольчатые, полусвернутые, лепестки разнообразной окраски (от сине-фиолетовых до бледно-голубых, почти белые), рано облетающие. Пыльники синие. Коробочки длиной 6,1–8,3 мм, шириной 5,7–6,8 мм; перегородки коробочек очень узкие или отсутствуют, без ресничек; семена светло-бурые, буровато-желтые, желтые, масса 1000 семян 2,5–5,7 г. Разновидность обладает высокой экологической пластичностью. В засушливых условиях, соответствующих ее исходному ареалу, высота стебля 15–30 см, во влажных – до 70 см.

От *L. usitatissimum* var. *humile* отличается очень низким ростом, свернутыми цветками, отсутствием ресничек на перегородках коробочек, более коротким вегетационным периодом. Эндемик Абиссинии и Эритрее. Возделывается для получения масла.

Stem is thin 15–30 (70) cm, slightly branched in the base, branches is thin, hypocotyl with strong anthocyanin color. Leaves are 29–37 mm long and 3.0–3.8 mm wide. Flowers are small, tubular-campanulate, half-convolute, petals are various colors (from blue-violet to pale blue, almost white), early flying. Anthers are blue. Pod is 6.1–8.3 mm long, width 5.7–6.8 mm wide; pod septa are very narrow or absent, without cilia; seeds are light brown, brownish yellow, yellow; mass of 1000 seeds is 2.5–5.7 gr. The species has a high ecological plasticity. In arid conditions, corresponding to its initial area, stem is 15-30 cm, in the humid – up to 70 cm.

From *L. usitatissimum* var. *humile* it differs very low growth, convoluted flowers, shorter vegetation period. Distributed in Abyssinia and Eritrea (endemic). It is cultivated for oil.

***L. usitatissimum* L. subsp. *latifolium* (L.) Stankev**. 1987, Сборн. научн. тр. по прикл. бот. ген. сел. 113: 59. – *L. usitatissimum* ζ *latifolium* L., 1753, Sp. Pl.: 277. – *L. usitatissimum* L. subsp. *mediterraneum* Vav. et Ell. 1933, Льны Анатолии в Жуковский П. М. Земледельческая Турция: 442. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. subsp. *mediterraneum* Vav. et Ell. 1940, Культ. фл. СССР, 5: 174. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. subsp. *hindustanicum* Ell. 1940, Культ. фл. СССР, 5: 179, nom. illeg. – *L. usitatissimum* var. r. *mediterraneum* Sinsk. 1954, Сб. работ по биол. развития и физиол. льна: 58, nom. illeg. – *L. usitatissimum* L. convar. *mediterraneum* (Vav. et Ell.) Kulpa et Dannert, 1962, Kulturpflanze, 3: 376. – Лен широколистный (крупносемянный).

Typus: Herb. Linn. 396-3, «Linum sativum latifolium africanum, fructu majore, Tournef. inst. 339» (фото WIR!).

***L. usitatissimum* subsp. *bienne* (Mill.) Stankev.** 1987, Генетика и селекция технических культур, 113: 61. – *L. bienne* Mill. 1768. Gard. Dict. ed., 8: n°8.; Юзепчук, 1949, во Фл.

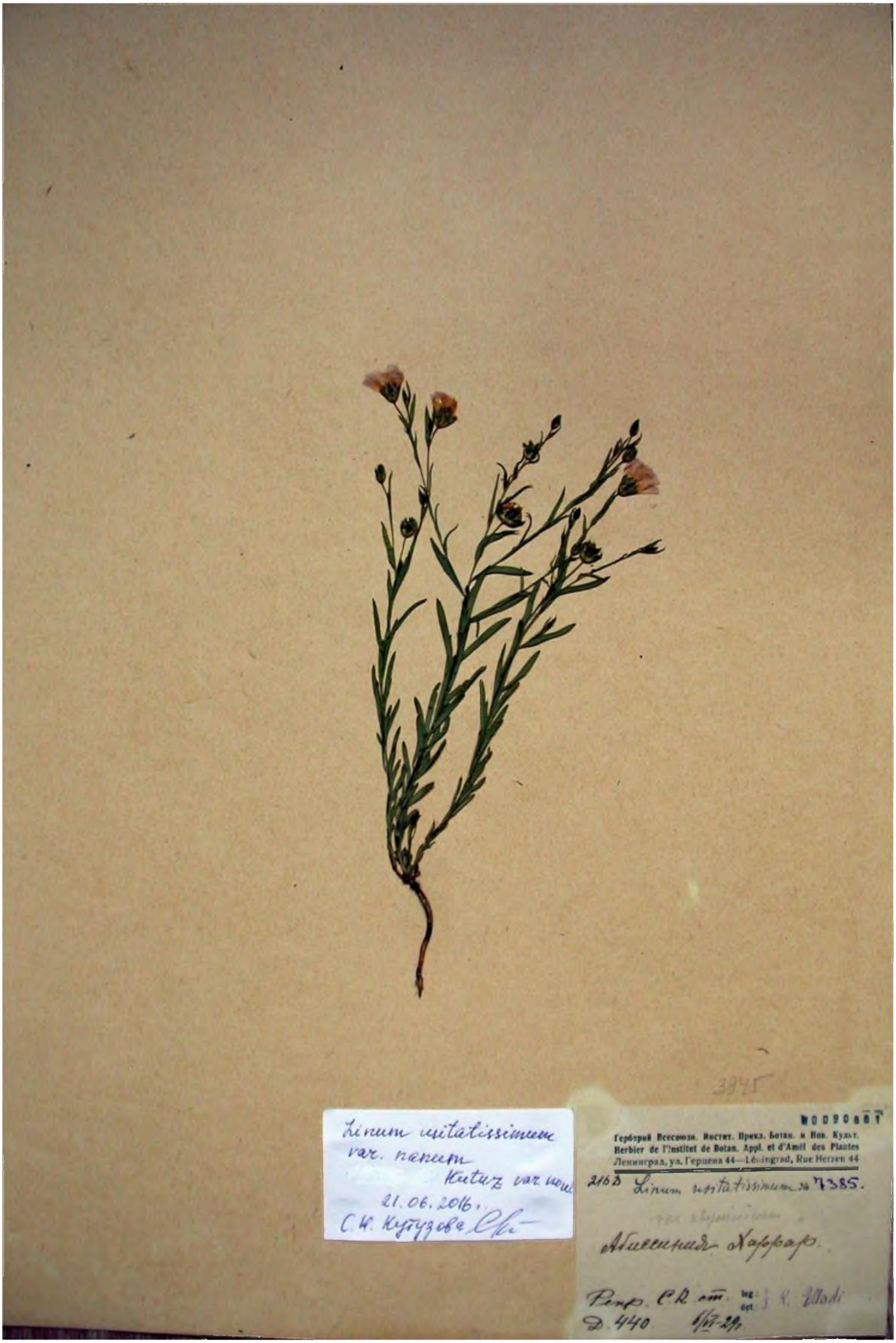

Рис. 1. *Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum* var. *nanum* Kutuz. var. nova. (typus, WIR).
Fig. 1. *Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum* var. *nanum* Kutuz. var. nova. (typus, WIR).

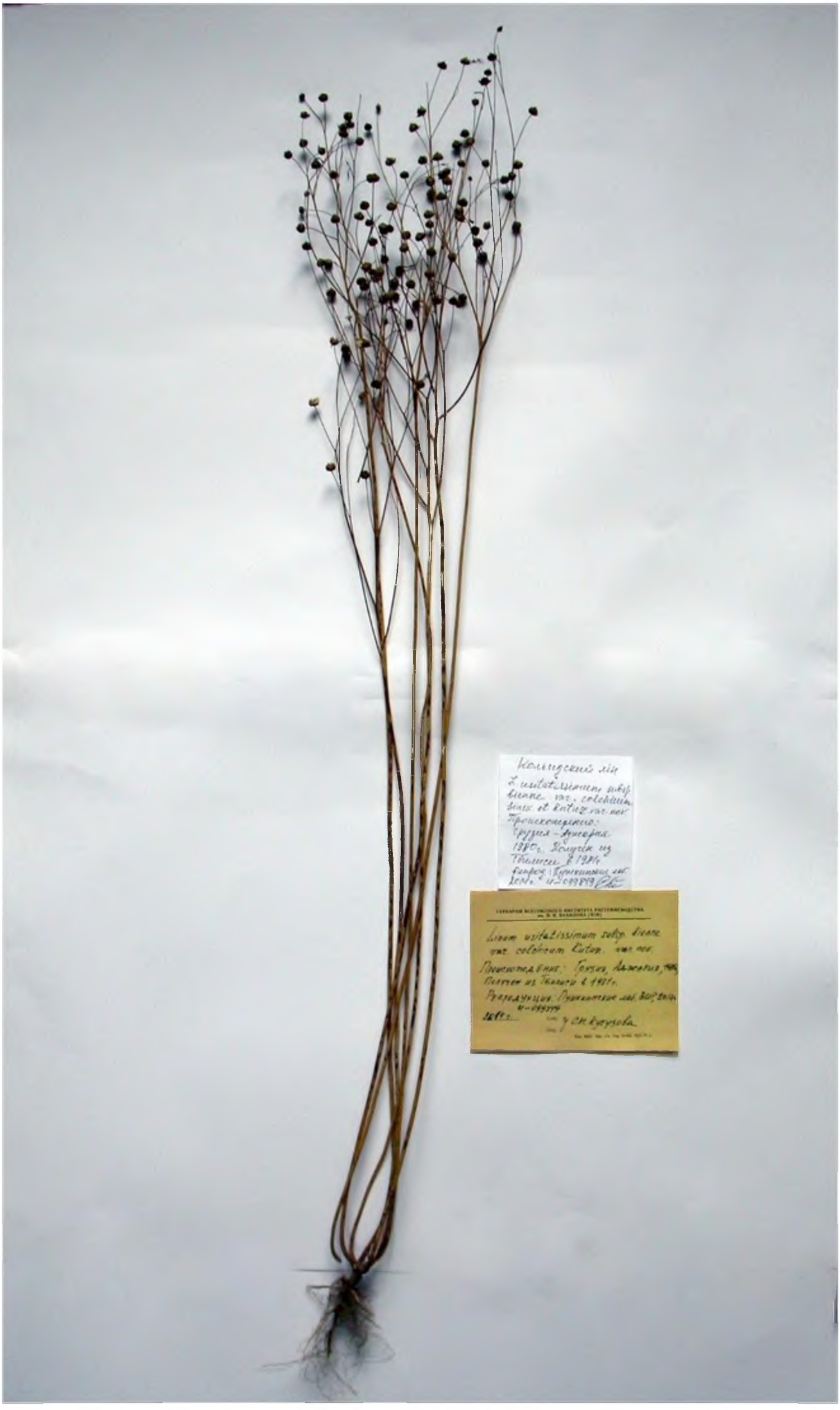

Рис. 2. *Linum usitatissimum* L. subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. var. *colchicum* Kutuz. var. nova (typus, WIR).
Fig. 2. *Linum usitatissimum* L. subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. var. *colchicum* Kutuz. var. nova (typus, WIR).

СССР, 14: 99. – *L. usitatissimum* L. ssp. *bienne* (Mill.) Rothm. 1944, in Agron. Lusitana, 6: 259. – *L. africanum* hort. non L. – Лен двулетний (полуозимый).

Typus: «Herb. Miller, n°8, *Linum bienne* Mill., 1768» (BM, фото WIR!).

***L. usitatissimum* subsp. *bienne* var. *colchicum* Kutuz.** var. nova – *L. usitatissimum* subsp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. grex. *prostratum* Vav. et Ell. 1933, Льны Анатолии в Жуковский П. М. Земледельческая Турция: 446. – *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. ssp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. grex. *prostratum* Vav. et Ell. 1940, Культ. фл. СССР, 5: 171, nom. illeg. – *L. usitatissimum* var. r. *colchicum* Sinsk. 1954, Сб. работ по биол. развития и физиол. льна: 83. – Лен колхидский.

Typus: «Происхождение: Грузия, Аджария, 1980 г. Получен из Тбилиси в 1981 г. Репродукция: Пушкинские лаборатории ВИР, 2014, Кутузова С. Н.» (WIR!) (рис. 2).

Всходы мелкие, рост замедленный, высота стебля 65–69 см, количество побегов, отходящих от основания главного стебля очень большое (6–20), до бутонизации стелющиеся, позднее поднимающиеся, образуя кондилябр. Боковые побеги равны или выше главного стебля, иногда расцветают раньше него. Стебли очень густо облиственные (100–115 шт.). Цветки средние или мелкие (диаметр 5,0–21 мм), широко раскрытые, лепестки голубые. Коробочки шаровидные, мелкие (6,0–6,1 мм длиной, 5,7–5,8 мм шириной), с малоразвитым носиком, слегка растрескивающиеся, но не раскрывающиеся при созревании. Семена мелкие, масса 1000 семян 3,4 г.

Растения высеваются под зиму или весной.

Отличается от *L. usitatissimum* var. *humile* очень мелкими цветками, коробочками и семенами, густой облиственностью, продолжительным вегетационным периодом и простратностью в начале роста. Встречается в Абхазии в Ленкарани (эндемик).

Seedlings are small, growth is slow, stem height is 65–69 cm, number of shoots extending from the base of the main stem is very large (6-20), before budding decumbent, later ascending, forming candelabra. Lateral shoots are equal or higher than the main stem, sometimes bloom before him. Stems are very densely leafy (100-115). Flowers are medium or small (diameter 5.0– 21 mm), wide open, petals are blue. Pods are spherical, small (6.0–6.1 mm long, 5.7–5.8 mm wide), with a slightly developed spout, slightly cracked, but not opening when ripe. Seeds are small, mass of 1000 seeds is 3.4 gr.

Plants are sown before winter or in spring. It differs from *L. usitatissimum* var. *humile* very small flowers, capsules and seeds, thick lining, a long vegetation period and a prostration at the beginning of growth. Found in Abkhazia in Lenkarani (endemic).

References/Литература

Alefeld F. Landwirtschaftliche Flora. Berlin, 1866.

Ascherson P., Grauber P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 7. Leipzig und Berlin, 1914, s. 81–240.

Brutch N. B., Figueiredo N. Evaluation of flax flowering biology in conditions of south Portugal // Melhoramento. 2004, vol. 39, pp. 61-70.

Chernomorsraya N. M.., Stankevich A. K. Concerning the question of intraspecific classification of common flax (*Linum usitatissimum* L.) / Breeding and genetics of industrial crops // Bulletin on applied botany, genetics and breeding. 1987, vol. 113, pp. 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 // Сборник трудов по прикл. бот., ген., сел. Л. 1987. Т. 113. С. 53–63).

Diederichsen A., Richards K. Cultivated flax and the genus *Linum* L. // Flax. The genus *Linum*. 2003, pp. 32–64.

Diederichsen P., Hammer K. Variation of cultivared flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its wild progenitor pale flax (subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell. // Genetic Resources and Crop Evolution. 1995, vol. 42, pp. 263–272.

Dillman A. C. Classification of flax varieties // U.S. Dep. Agric. Techn. Bull., 1953, p. 1064.

Dillman A. C. Improvement in Flax // Yerb. Agricult. Washington. 1936, pp. 745–784.

Egorova T. V Flax – *Linum* L. // In: Flora Europae Orientalis. St. Petersburg, 1996, vol. IX, pp. 347–360 [in Russian]. (Егорова Т. В. Лен – *Linum* L. // В кн.: Флора Восточной Европы. 1996. Т. IX. С. 347–360).

Elladi E. V. Flax. Leningrad, 1928, pp. 14–48 [in Russian] (*Эллади Е. В.* Лен. Л, 1928. С. 14–48).

Elladi E. V. Linum usitatissimum L. consp. nov. – Flax // In: Flora of cultivated plants (L'on. Kul'turnaya flora SSSR.). Moscov – Leningrad, 1940, vol. 5, pp. 109–208 [in Russian]. (*Эллади Е. В. Linum usitatissimum* L. var. consp. nov. –

Лен // В кн.: Культурная флора СССР. 1940. Т. 5. С. 109–208).

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, no. 6, pp. 623–631.

Hammer K. J. Linaceae. Verzeichnis landwirtschaft und gärtnerischer Kulturpflanzen. // Berlin, 1986. Bd. 2.

Heer O. Über den Flachs und die Flachskultur im Alterthum. // Neujahrsbl. naturforsch. Ges. Zurich. 1872. V. 74. S. 1-26.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. 1925. Bd. V. 1. München.

Howard G. L. C., Rahman A. K. Studies in Indian oil seeds No Linseed. // Mem. Dep. Agric. India. 1924. Bot. ser. 12. P. 135-182.

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 FN SSSR. Ser. biologicheskaya. 1979. № 5. P. 696-713. [in Russian]. *Khrzhanovsky V. G., Ponomarenko S. F., Dogusashvili V. A.* K voprosu o proisxozhdenii i e'volyucii roda *L. angustifolium* sem. Linaceae // Izvestiya AN SSSR. Ser. biologicheskaya. № 5. M. 1979. S. 696-713). (*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. № 5. М. 1979. С. 696-713).

Kulpa W., Danert S. Zur Systematic von *Linum usitatissimum* L. Die Kulturpflance. 1962. B. 3. S. 341-388.

Kutuzova S. N. Reconsideration of some intraspecific taxonomy aspects for cultivated flax (*Linum usitatissimum* L). // Bulletin of applied botany, genetics and plant 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).

Kutuzova S. N. The inheritance of boll dehiscence degree in the subspecies of cultivated flax *Linum usitatissimum* L. // Bulletin of applied botany, genetics and breeding. 2009, vol. 166, pp. 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., Porokhovinova E. A. Intraspecific variability of morphological and economic characters in *Linum usitatissimum* L. // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding. 2011, vol. 167, pp. 41-57 [in Russian]. (*Кутузова С. Н., Пороховинова Е. А.* Внутривидовая изменчивость *Linum usitatissimum* L. по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С. 41-57).

Kutuzova S. N., Porokhovinova E. A., Pendinen G. I. Origin and evolution of *Linum usitatissimum* L. // Proceedings applied botany, genetics and plant breeding. 2015. V. 176. Iss. 4. P. 436-455. [in Russian]. (*Кутузова С. Н., Пороховинова Е. А., Пендинен Г. И.* Происхождение и эволюция *Linum usitatissimum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2015. Т. 176. В. 4. С. 436-455).

Lemesh V. A., Xoty'leva L.V. The study of genetic relationship of flax cultural and its closest relatives using RAPD markers //Genetics in XX1 century: current state and prospects of development. M. 2004. S. 108 [in Russian]. *Lemesh V. A., Xoty'leva L.V.* Izuchenie geneticheskogo rodstva l'na i ego blizhajshix rodstvennirov s ispol'zovaniem RAPD-markyorov // Genetika v XX1 veke: sovremennoe sostoyanie i perspektivy' razvitiya. M. 2004. S. 108. (*Лемеш В. А., Хотылева Л. В.* Изучение генетического родства льна культурного и его ближайших родственников с использованием RAPD-маркеров // Генетика в XX1 веке: современное состояние и перспективы развития. М. 2004. С. 108.)

McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W.F., Smith G.F., Wiersema J.H., and Turland N.J. International code of nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the eighteenth International Botani-cal Congress Melbourne, Australia, July 2011. Kögnigstein, *Pisarev V*2012, 232 p.. *E.* The main points in breeding of flax //Theoretic. the basics sat. Rast. L. 1937. S. 503- 544 [in Russian]. *Pisarev V.E.*Osnovny'e momenty' v selekcii l'na // Teorenich. osnovy' sel. rast. L. 1937. S. 503-544. (*Писарев В. Е.* Основные моменты в селекции льна. // Теоретич. основы сел. раст. Л. 1937. С. 503-544).

Planchon J. E. Sur la Famille des Linees. London J. Botany. 1848. P. 165-186; 473-501; 507-528.

Plonka F. Les varietes de Lin. // In: Les varietes de Lin et leur maladies. Paris: Inst. National de la recherché Agronomique. 1956, pp. 8-139.

Plonka F. Les varietes de Lin. // In: Les varietes de Lin et leur maladies. Paris: Inst. National de la recherché Agronomique. 1956, pp. 8-139.

Seetharam A. Interspecific hybridization in Linum. Euphytica. 1972, vol. 21(3), pp. 489-495.

Sinskaya E. N. Classification of flax as source material for breeding and ins evolution // Collection of works on flax biology and physiology. Moscow, 1954a. P. 45-102. [in Russian]. *Sinskaya E. N.* Klassifikaciya l'na kak isxodnogo materiala dlya selekcii i ego e'volyucia // Sb. rabot po boil. i fiziol. l'na. M. 1954a. S. 45-102. (*Синская Е. Н.* Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция // Сб. работ по биол. и физиол. льна. М. 1954а. С. 45-102).

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. Moskow, 1954, pp. 5-44. [in Russian]. *Sinskaya E. N.* Voprosy' rasvitiya i rosta l'na v svyazi s organoobrazovaniem i nakopleniem urozhaya // Sb. pabot po fiziol. l'na. M. 1954. S. 5-44. (*Синская Е. Н.* Вопросы развития и роста льна в связи с органообразованием и накоплением урожая // Сб. работ по биол. *развития* и физиол. льна. М. 1954. С. 5-44).

Sizov I. A. Flax. Moscov, 1955. 253 p. [in Russian] *Sizov I. A.* Lyon. M.-L. 1955. 253 s. (*Сизов И. А.* Лен. М.-Л. 1955. 253 с.).

Svetlova A. A. Taxonomic review of the genus Linum L. (Linaceae) of the flora of Russia and neighboring countries // News of systematics of higher plants 2009, number 41, pp. 99-145 [in Russian]. Taksonomicheskiy obzor roda Linum L. (Linaceae) flory Rossii i sopredel'nykh gosudarstv // Novosti sistematiki vysshikh rasteniy, 2009, № 41. S. 99-145. (*Светлова А. А.* Таксономический обзор рода *Linum* L. (Linaceae) флоры России и сопредельных государств // Новости систематики высших растений, 2009, № 41. С. 99-145).

Tobler F. Flax as a fibre and oil plant. Leningrad, 1931. 239 p. [in Russian]. *Tobler F. K.* Lyon kak pryadil'noe I maslichnoe rastenie. L. 1931. 239 s. (*Тоблер Ф. К.* Лен как прядильное и масличное растение. Л. 1931. 239 с.).

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] Vavilov N. I. Centry' proisxozhdeniya kulturny'x rastenij // Tr. po prikl. bot., gen. i sel. 1926. T. 16. vy'p. 2. S. 54-71. (*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. World resources of cereals and flax // Moskau-Leningrad: Isd.AN SSSR. 1957. 464 p. [in Russian] Mirovy'e resursy' zernovy'x kul'tur i l'na // Moskva-Leningrad: Izd. AN SSSR. 1957. 464 s. (Мировые ресурсы зерновых культур и льна // М.-Л.: Изв. АН СССР. 1957. 464 с.).

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, № 2. P. 249-250.

Yuzepczuk S.V. Flax – Linaceae // In: Flora of the USSR. Moscov – Leningrad, 1949, vol. 14, pp. 86-103. [in Russian]. *Yuzepchuk S.V. L'novy'e* - Linaceae // Flora SSSR. M.-L. 1949. T. 14. S. 86-103. (*Юзепчук С. В.* Льновые – Linaceae // Флора СССР. М.-Л. 1949. Т. 14. С. 86-103).

Zelentsov S. V., *Zelentsov V. S.*, *Moshnenko E. V.*, *Ryabenko L. G.* Modern understanding of the phylogeny and taxonomy of genus *Linum* L. and flax (*Linum usitatissimum* L.) // Oily culture. FGBNU VNIIMK. 2016. V. 1 (165). P. 106-121 [in Russian]. *Zelentsov S. V.*, *Zelentsov V. S.*, *Moshnenko E. V.*, *Ryabenko L. G.* Sovremenny'e predstavleniya o filogenese i taksonomii roda *Linum* L. i l'na oby'knovennogo (*Linum usitatissimum* L.) // Maslichny'e kultury'. n-t. byull. VNIIMK. 2016, vol. 1 (165), pp. 106-121. (Зеленцов С. В., Зеленцов И. С., Мошненко Е. В., Рябенко Л. Г. Современные представления о филогенезе и таксономии рода Linum L. и льна обыкновенного (Linum usitatissimum L.) // Масличные культуры. н.-т. бюлл. ВНИИМК. 2016. В. 1 (165). С. 106-121).