

Обзорные статьи

УДК 575.321:582:633.52 ≅ 677.1:633.521

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФИЛОГЕНЕЗЕ И ТАКСОНОМИИ РОДА *LINUM* L. И ЛЬНА ОБЫКНОВЕННОГО (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

С.В. Зеленцов,

доктор сельскохозяйственных наук

В.С. Зеленцов,

кандидат биологических наук

Е.В. Мошненко,

кандидат биологических наук

Л.Г. Рябенко,

кандидат сельскохозяйственных наук

ФГБНУ ВНИИМК

Россия. 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
vniimk-soy@yandex.ru

Для цитирования: Зеленцов С.В., Зеленцов В.С., Мошненко Е.В., Рябенко Л.Г. Современные представления о филогенезе и таксономии рода *Linum* L. и льна обыкновенного (*Linum usitatissimum* L.) // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2016. – Вып. 1 (165). – С. 106–121.

Ключевые слова: Linaceae, *Linum*, *Linum usitatissimum*, лён обыкновенный, филогенез льна, таксономия льна, внутривидовая классификация льна, лён-долгунец, лён-межеумок, масличный лён.

Семейство льновые (Linaceae DC. ex Perleb.) сформировалось 95–105 млн лет назад из семейства мальпигиевые (Malpighiaceae Juss.) и состоит из 300–330 видов, объединённых в два подсемейства – гугониевидные (Hugonioideae Arn.) и льновидные (Linoideae (DC. ex Perleb.) Arn.). Первые виды Linoideae обособились из подсемейства гугониевидные 46–51 млн лет назад в Юго-Восточной Азии. Виды рода *Linum* L. появились в Евразии 41–46 млн лет назад и имели желтую окраску венчика. Синцеветковые виды льна обособились 32–29 млн лет назад в Средней Азии в условиях похолодания и аридизации глобального климата. На основе анализа переходных по окраске венчика форм льна предложена авторская концепция выделения синцеветковых видов из красноветковых. Известные классификации рода *Linum* насчитывают от 100 до 230 видов и отличаются избыточной

синонимичностью из-за разных представлений о сущности биологического вида. Разные трактовки концепции вида привели к выделению новых видов льна, лишь незначительно различающихся морфологически или произрастающих в изолированных ареалах. Осознание несовершенства такого подхода вызвало активную ревизию таксономии рода *Linum* и вида *L. usitatissimum*. В настоящее время наиболее логичной является внутривидовая классификация вида *L. usitatissimum*, предложенная А. Diederrichsen и К. Richards (2003). Ранее описанные как самостоятельные виды лён-долгунец (*L. usitatissimum*), лён-прыгунец (*L. crepitans*), лён-кудряш (*L. humile*) и ряд других объединены в один полиморфный вид *L. usitatissimum*, который включает четыре группы разновидностей: дикорастущие и полукультурные льны (convar. *crepitans*); льны-долгунцы (convar. *elongatum*); крупносемянные льны (convar. *mediterraneum*); льны-межеумки (convar. *usitatissimum*). Эта классификация наиболее пригодна для использования в селекции льна. Выделение более мелких таксонов не имеет смысла из-за широкой вариативности морфотипов и экотипов существующих сортов.

UDC 575.321:582:633.52 ≅ 677.1:633.521

Modern understanding of the phylogeny and taxonomy of genus *Linum* L. and flax (*Linum usitatissimum* L.).

Zelentsov S.V., doctor of agriculture

Zelentsov V.S., candidate of biology

Moshnenko E.V., candidate of biology

Ryabenko L.G., candidate of agriculture

FGBNU VNIIMK

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia
vniimk-soy@yandex.ru

Key words: Linaceae, *Linum*, *Linum usitatissimum*, flax, flax phylogeny, flax taxonomy, intraspecific classification of flax, fiber flax, intermediate flax, oil flax.

The flax family (Linaceae DC. ex Perleb.) formed 95–105 million years ago from the family Malpighiaceae Juss. and includes 300–330 species, united in two subfamilies – Hugonioideae Arn. and Linoideae (DC. ex Perleb.) Arn. First species of Linoideae became isolated from the subfamily Hugonioideae 46–51 million years ago in Southeast Asia. The species of the genus *Linum* L. appeared in Eurasia 41–46 million years ago and had a yellow color of corolla. Blue flowering species became isolated 32–29 million years ago in Central Asia in the conditions of cold weather and global climate aridity. The author's concept of the separation blue flowering species from the red flowering ones based on the analysis of intermediate color corolla forms of flax is proposed. The known classifications of the genus

Linum with 100 to 230 different species are differed with excess synonymy because of different understanding of the species nature. Different interpretations of the species concepts led to identification of new flax types with a slightly different morphology or growing in isolated areas. Awareness of the imperfections of this approach has caused the active revision of the genus *Linum* taxonomy and species *L. usitatissimum*. Intraspecific classification of *L. usitatissimum*, proposed by A. Diederrichsen and K. Richards (2003), is currently the most logical. Previously described as a separate species: fiber flax (*L. usitatissimum*), crown flax (*L. crepitans*), common flax (*L. humile*) and several others are combined into one polymorphic species *L. usitatissimum*, which includes four varieties' groups: wild and semi-wild flax (convar. *crepitans*); long-fibred flax (convar. *elongatum*); large-seeded flax (convar. *mediterraneum*); intermediate flax (convar. *usitatissimum*). This classification is best suited for flax breeding. Selecting smaller taxa does not make sense because of the wide variability of morphotypes and ecotypes of existing varieties.

Лён обыкновенный – *Linum usitatissimum* L., входит в состав семейства льновые – Linaceae DC. ex Perleb. [12; 49; 64]. Именно его родовое имя послужило названием всему семейству, виды которого обладают, преимущественно, актиноморфными 5-членными цветками с синкарпным гинецеем, состоящим из 5 плодолистиков, верхней завязью и плодом – коробочкой. Поэтому типовая формула цветка льновых имеет вид: $*K_5 C_5 A_{10 \text{ or } 5+5st} G_{(5)}$ [12].

Семейство льновые – довольно древнее и по оценкам палеоботаников сформировалось около 95,5–105,0 млн лет назад в конце мезозойской эры в меловом периоде, когда первые льновые обособились из семейства мальпигиевые – Malpigiaceae Juss. [43; 56]. Семейство включает в себя 300–330 видов в 18 (по более ранним данным 8–12) родах, объединённых в три подсемейства: ктенолофоноидные (Ctenolophonoideae), иксонанхоидные (Ixonanthoideae) и собственно льновые (Linoideae). Однако при последней таксономической ревизии первые два подсемейства были выделены в самостоятельные семейства в порядке мальпигиецветные (Malpighiales), а оставшееся подсемейство собственно льновые было разделено на два новых

подсемейства: гугониевидные (Hugonioideae Arn.) и льновидные (Linoideae (DC. ex Perleb.) Arn.) [12; 47; 49; 56]. Большинство видов семейства льновые – одно-, двух- и многолетние травы, объединённые в составе подсемейства льновидные. Однако в тропических областях встречаются архаичные жёлтоцветковые виды льновых из подсемейства гугониевидные с жизненными формами в виде деревьев и кустарников, признаки которых сохранились ещё от их мальпигиевых предков. Некоторые тропические льновые подсемейства гугониевидные являются древовидными лианами (рис. 1).

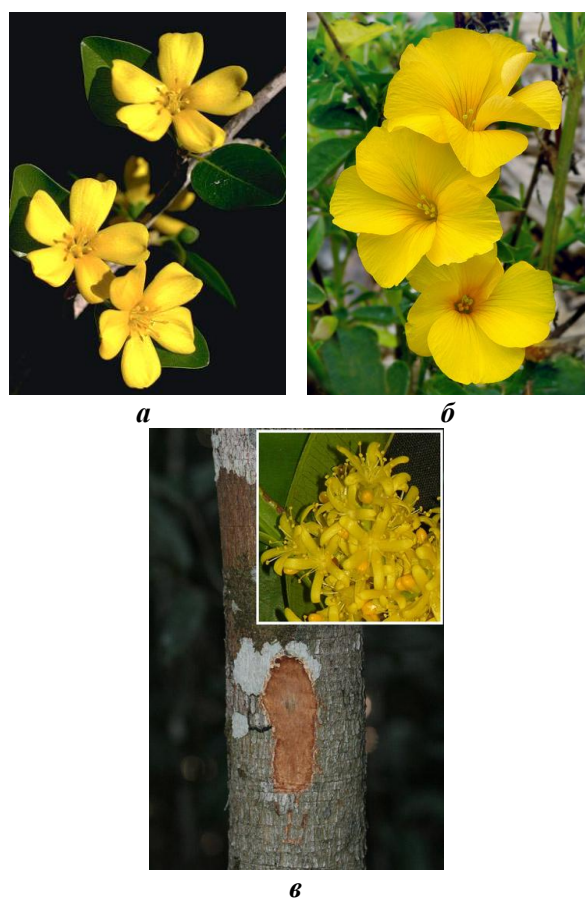


Рисунок 1 – Жизненные формы тропических видов подсемейства гугониевидные (Hugonioideae) семейства льновые (Linaceae):
a – гугония длинноногая (*Hugonia longipes*) – древовидная лиана [цит. по: 48];
б – рейнвардия индийская (*Reinwardtia indica*) – кустарник [цит. по: 59];
в – гебепеталум глинолистный (*Hebepetalum humiriifolium*) – дерево [цит. по: 46]

Согласно современной международной классификации подсемейство льновидные (собственно льновые) *Linoideae* (DC. ex Perleb.) Arn. включает в себя 12 родов, и является монофилетическим (восходящим к одному общему предку) [49; 59]. Первые полукустарничковые и травянистые виды этого подсемейства обособились из общего кустарникового предка подсемейства гугониевидные в эоценовую эпоху палеогенового периода около 46,05–51,23 млн лет назад [43; 56]. Предполагаемой географической областью, где появились первичные виды *Linoideae*, считается Юго-Восточная Азия. В отличие от видов подсемейства гугониевидные, произрастающих исключительно в тропических и субтропических областях, виды подсемейства льновидные преимущественно расселены в умеренном климатическом поясе [56].

Единственным хозяйственно значимым родом в подсемействе льновидные является род *Linum* L., куда входит широко возделываемый вид льна обыкновенного *L. usitatissimum*, а также некоторые другие виды, имеющие ограниченное декоративное значение – *L. grandiflorum* Desf., *L. perenne* L., *L. flavum* L. и некоторые другие [5; 13; 33; 39; 49]. Филогенетический возраст видов этого рода ненамного моложе подсемейства *Linoideae*. По данным С.С. Dawis et al. (2005) и J. McDill et al. (2009), на основе полиморфизма по количеству мутаций в геномных участках *rbc2* хлоропластов, появление первых видов рода *Linum* датируется периодом от 41,63 до 46,24 млн лет назад в Евразии. Пloidность важнейшего представителя этого рода – льна обыкновенного (*L. usitatissimum*) – составляет $2n = 30$. Размеры хромосом варьируют от 1,292 до 1,968 мкм (рис. 2) [42; 56; 57; 60].

Пloidность других видов, входящих в род *Linum*, составляет: $2n = 16, 18, 20, 26, 28, 30, 32, 36, 42, 72, 84$, что свидетельствует о высокой роли хромосомных мутаций в филогении и специализации этого таксона [42; 56].

108

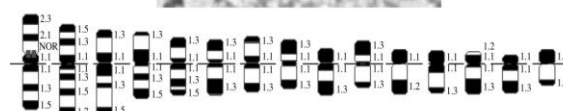
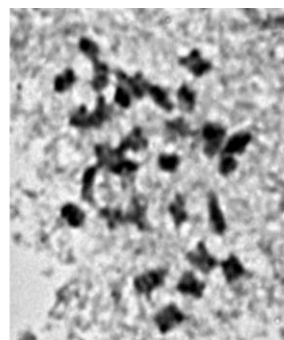


Рисунок 2 – Кариотип и гаплоидная кариограмма дифференцированно окрашенных (С-banding) метафазных хромосом льна обыкновенного (*L. usitatissimum* L.) [цит. по: 57]

Анализ ядерных и хлоропластных ДНК группы видов рода *Linum*, выполненный группой J. McDill et al. (2009), показал, что первые представители этого рода, предположительно, могли обособиться непосредственно из таких архаичных родов подсемейства гугониевидные семейства льновые, как *Reinwardtia* Dumort., *Anisadenia* Wall. ex Meisn. или *Tirpitzia* Hallier F. Первые травянистые виды льна, как и их кустарниковые тропические предки, изначально имели жёлтую окраску лепестков венчика (рис. 3).

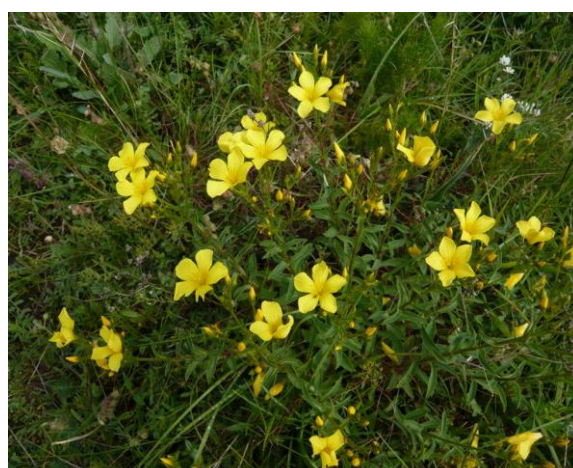


Рисунок 3 – Типичный вид рода *Linum* с унаследованной от гугониевидного предка жёлтой окраской венчика цветка – лён жёлтый (*L. flavum* L.) [цит. по: 52]

Все современные виды льна в пределах рода *Linum* по комплексам морфологических признаков и окраске венчика сгруппированы в восемь секций: *Syllinum*, *Dasylinum*, *Linum*, *Linopsis*, *Cathartolinum*, *Hespero-linon*, *Cliococca*, *Radiola* и *Sclerolinon*, из которых три последних являются монотипными и включают по одному виду льна. И только две секции: *Dasylinum* и *Linum*, включают виды с преимущественно синей и голубой окраской венчиков цветков. Все остальные секции в основном объединяют жёлтоцветковые виды льна [56].

По мнению J. McDill et al. (2009), синецветковые виды льна из рода *Linum*, включая культурный вид *L. usitatissimum*, обособились из жёлтоцветковых форм гораздо позднее – 32,46–29,10 млн лет назад, в условиях интенсивного похолодания и аридизации глобального климата (рис. 4). Наиболее вероятным первичным центром происхождения синецветковых видов льна принято считать Среднюю Азию олигоценовой эпохи палеогенового периода [43; 56].



Рисунок 4 – Типичный вид рода *Linum* с синей окраской венчика цветка – лён многолетний (*L. perenne* L.) [цит. по: 41]

Третий тип окраски венчика цветка в роде *Linum* – красный, наиболее выражен у вида льна крупноцветкового – *Linum grandiflorum* Desf. (син. *Adenolinum grandiflorum* (Desf.) W.A.Weber = *Linum rubrum* hort.). Центром происхождения этого типа окраски, как и вида *L. grandiflorum*, является Северо-Западная Африка (Алжир) (рис. 5) [51].



Рисунок 5 – Типичный вид рода *Linum* с красной окраской венчика цветка – лён крупноцветковый – *L. grandiflorum* Desf. (ориг.)

В эпоху К. Линнея (до середины XVIII века) этот вид льна не был известен в Европе и впервые был описан французским ботаником Рене Дефонтемом (René Desfontaines) для Атлантической флоры только в 1798 г. Затем лён крупноцветковый попал в Европу, где довольно быстро был введён в садовую культуру [51]. Историческая эпоха его обособления и предполагаемая исходная окраска его филогенетического предка в доступной литературе нами не обнаружена. Но на основании таксономической принадлежности льна крупноцветкового к роду *Linum* и секции *Linum*, можно сделать предположение о его происхождении одновременно с филогенетически близкими синецветковыми травянистыми видами льна не ранее 32,46 млн лет и не позднее 22,53 млн лет назад [56].

Кроме этого, у многих видов льна, независимо от базовой окраски венчика, встречаются формы со слабо окрашенными или бесцветными (белоцветковыми) лепестками, недостаток или полное отсутствие цветочных пигментов у которых вызваны рецессивными мутациями по локусам, кодирующим их синтез [45; 64].

Также в пределах рода *Linum* имеются непрерывные переходы окраски венчика цветка от жёлтой к красной и от красной к синей. Причём эти непрерывные переходы окраски наблюдаются при любой

интенсивности пигментации базовых цветов (рис. 6). Однако за всю историю ботанических и генетических исследований видового состава рода *Linum* не было выявлено ни одного факта межвидового или внутривидового перехода от жёлтой окраски венчика к синей.

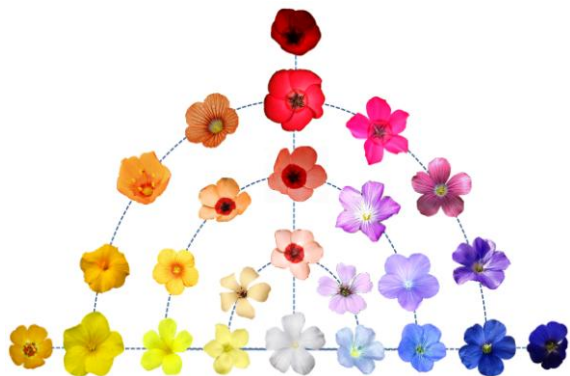


Рисунок 6 – Вариабельность признака окраски венчика цветка в пределах рода *Linum* (ориг.)

В этой связи предположения J. McDill et al. (2009) о филогенетическом происхождении синецветковых видов льна из жёлтоцветковых не совсем убедительны. Между исходным предковым и обособившимся из него новым видом, как правило, сохраняется хорошо заметная филогенетическая связь, выражающаяся в наличии общих для обоих видов признаков, а также в периодическом возврате отдельных признаков к предковой форме [9; 14; 19]. Такие факты, например, известны для вида риса посевного (*Oryza sativa* L.), в котором периодически выщепляются рудиментарные бурозёрные формы, аналогичные таковым у предкового дикорастущего вида риса *Oryza rufipogon* Griffiths [55].

Для вида льна обыкновенного (*L. usitatissimum*) также известны факты периодического выщепления в синецветковых культурных сортах и межсортных гибридных популяциях отдельных особей, в лепестках которых, помимо синих пигментов, также присутствуют и красные. При этом различные сочетания обоих пигментов дают переходы окраски венчиков от фиолетовой до пурпурной,

сиреневой и розовой. Во внутривидовых отечественных классификаторах светло-пурпурная, сиреневая и розовая окраска венчика традиционно объединены под общим названием «розовая» [2; 25; 38]. Растения льна со светло-сиреневой окраской венчика обнаруживались и нами в расщепляющихся гибридных популяциях, полученных от скрещивания между синей и белоцветковыми родительскими формами (рис. 7).



Рисунок 7 – Цветущее растение льна обыкновенного (*L. usitatissimum*) с редкой светло-сиреневой окраской венчика (ориг.)

Кроме этого, в роде *Linum* имеется ряд евразийских видов с базовой розовой окраской венчиков, например, у льна опушённого (*L. pubescens* Banks & Sol.) или льна стеллеровидного (*L. stelleroides* Planch.) (рис. 8).



Рисунок 8 – Евразийские виды льна из рода *Linum* с розовой окраской венчика: *a* – лён опушённый (*L. pubescens*) [цит. по: 61]; *б* – лён стеллеровидный (*L. stelleroides*) [цит. по: 17]

Таким образом, многочисленные факты периодического выщепления из синецветковых популяций культурного льна форм, в лепестках которых, помимо синих, также присутствуют и красные пигменты, а также наличие других видов льна с пурпурными и сиреневыми венчиками, позволяет нам предложить иную концепцию эволюционной изменчивости окраски венчика у видов в роде *Linum* (рис. 9).

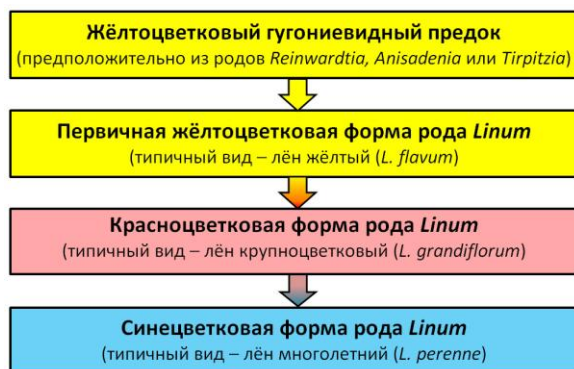


Рисунок 9 – Схема эволюционного изменения окраски венчика цветка в роде *Linum* L. (ориг.)

Подтверждением предложенной схемы филогенеза признака окраски венчика может служить наличие непрерывного вариационного ряда изменчивости пигментации лепестков между синецветковыми и красноцветковыми видами. Более того, в окраске базальной части лепестков у цветков льна опушённого часто присутствуют пигменты синего цвета (см. рис. 8).

Род *Linum* по количеству входящих в него видов является самым крупным в семействе льновые. Ещё в XVIII веке Карл Линней в его состав включал не менее 20 видов льна [50]. В последующие столетия в результате интенсивных флористических поисков количество таксонов в составе рода непрерывно увеличивалось. К началу XX века в роде *Linum* насчитывалось около 100 видов [33]. К середине XX века только на территории СССР было описано не менее 45 видов льна [39]. В последние десятилетия

разные систематики в состав этого рода включали от 100 до 180, и даже до 230 видов льна [7; 13; 33; 43; 45; 47; 49; 56; 62; 63]. А всего для рода *Linum*, начиная с классификации К. Линнея, разными авторами было описано не менее 839 видов, подавляющая часть названий которых является синонимами [53].

Наличие избыточной синонимичности во внутривидовых классификациях рода *Linum*, предложенных разными авторами с начала XIX по вторую половину XX века, существенно ограничивало возможности их использования и затрудняло корректное и однозначное определение видов льна. Не до конца решённой проблема естественного таксономического построения и окончательного видового состава этого рода остаётся и в настоящее время. Причина заметных различий в классификациях льна (так же как и многих других родов и семейств растений) кроется в расплывчатости трактовки биологической сущности понятия «ботанический вид», особенно в XIX–XX столетиях, когда создавалось большинство классификаций льна.

Изначально в основе биологической сущности вида, как таксономической единицы, лежала наиболее распространённая среди систематиков типологическая концепция К. Линнея, подразумевающая некоторый неизменный набор качеств и свойств, присущих виду. При этом описание вида льна производилось на основе эталонного гербарного образца. Однако типологическая концепция не учитывала эколого-географическую изменчивость и внутривидовой полиморфизм по большинству визуально фиксируемых признаков. При этом изменение, например, окраски венчика или семян, типа куста, соцветия, формы лепестка и т.д., предполагало явные типологические отклонения от эталонного гербарного образца вида и давало право любому систематику на основе новой совокупности морфологических признаков описать новый вид льна. При этом наличие или отсутствие барьера

скрещиваемости между новыми и морфологически близкими, но уже известными видами не принималось во внимание, поскольку генетическая обособленность перестала быть обязательным атрибутом таксономически самостоятельного вида. Также специально не проводилось изучение реакции вновь выделенных видов на изменение условий среды и их сравнение с известными видами в одинаковых условиях произрастания [9; 14; 19].

В результате, на основе использования типологической концепции вида, к самостоятельным видам были отнесены биотипы льна обыкновенного с вскрывающимися и не вскрывающимися коробочками; высокорослые неветвистые и низкорослые ветвистые; с высокой и низкой долей лубяных волокон в стеблях, с высоким и низким содержанием масла и т.п. При этом гибридизация между этими видами позволяла получать полностью фертильные межвидовые гибриды с широкой непрерывной вариационной изменчивостью морфологических признаков между родительскими формами [22; 38; 39; 44; 45].

Усугубила ситуацию с избыточной синонимичностью рода *Linum* биологическая (изоляция) концепция вида Майра Р. и Виллмана Р., предлагающая трактовку биологического вида как репродуктивно изолированной от сестринских групп естественной популяции. Такой подход подразумевал фиксацию новых видов, пусть даже не имеющих существенных морфологических отличий от исходного эталонного вида, но произрастающих в обособленных эколого-географических регионах и областях [9; 14; 19]. Это давало возможность любому систематику, обнаружившему популяции растений, морфологически близкие к тому же льну многолетнему (*L. perenne*), но ранее не описанные для таких регионов или зон, как Сибирь, Байкал, Алтай, Урал, Таймыр и т.д., выделять их в таксономически самостоятельные новые виды (*species nova*).

Новая трактовка концепции биологического вида вызвала большой энтузиазм в среде ботаников, и в первой половине XX века зарубежные и советские ботанические журналы оказались заполнены описаниями десятков и сотен вновь открытых видов растений. Например, только в одном сборнике трудов ботанического института АН СССР, опубликованном в 1933 г., на основании результатов экспедиционных и гербарных флористических находок было описано два новых рода и 87 новых видов высших растений из различных семейств. И все эти таксоны полностью удовлетворяли требованиям видовой идентификации, как в рамках типологической, так и в рамках биологической концепции вида [35].

Этот же период характеризуется массовым открытием и описанием новых видов льна, в т.ч. и на территории СССР. Например, во внутривидовых классификациях середины XX века в качестве самостоятельных был описан целый ряд видов, родственных линнеевскому льну многолетнему, но произрастающих в бореальных и горных условиях Евразии и Северной Америки. Среди них: лён сибирский (*L. sibiricum* DC); лён альпийский (*L. alpinum* Jacq.); лён алтайский (*L. altaicum* Ledeb. ex Juz.); лён таймырский (*L. taymirensis* Peschkova); лён Льюиса (*L. lewissii* Pursh.) и ещё целый ряд других [1; 23; 36; 38; 39; 40; 49; 58].

Из отечественных ботаников наиболее активным открывателем новых видов льна был С.В. Юзепчук, описавший под своим именем (Juz.) 15 новых видов, среди которых были такие родственные льну многолетнему (*L. perenne* L.) виды, как: лён северный (*L. boreale* Juz.), лён байкальский (*L. baicalense* Juz.), лён Комарова (*L. komarovii* Juz.), лён эвксинский (*L. euxinum* Juz.) [39]. Однако Е.Н. Синская в монографии «Динамика вида» (1948) убедительно показала, что закономерным следствием приспособляемости вида к разнообразным эколого-географическим условиям является формирование экоти-

пов с отличающимися от эталона морфологическими признаками [28]. При этом наличие широкого внутривидового экологического полиморфизма не оправдывает дробления известных видов на новые, добываясь максимально сходных совокупностей особей, по сути представляющих генетические аллеломорфные линии, различающиеся между собой только экологически и географически [16]. Таким образом, постепенно возникло понимание, что принятая большинством систематиков биологическая концепция вида не универсальна, имеет ряд ограничений и неприменима в случаях, когда, например, популяции одного вида разобщены географически [9; 19].

В результате в современной международной классификации льна, с учётом влияния разных эколого-географических условий произрастания на морфологические признаки большинства родственных *L. perenne* евразийских и североамериканских видов, а также на основании ДНК-анализов, их таксономический ранг был понижен до подвидов (subsp.) и разновидностей (var.), а их видовые названия считаются синонимами чрезвычайно полиморфного линнеевского вида-космополита – льна многолетнего [49].

Аналогичная ситуация с избыточной синонимичностью сложилась с таксономией льна обыкновенного (*L. usitatissimum*), которая также во многом была вызвана излишне строгими требованиями соответствия с эталонными гербарными образцами различных экотипов без учёта модифицирующего влияния на них различных условий произрастания. Проблема усложнялась тем, что вид льна обыкновенного активно возделывался человеком на протяжении тысячелетий, в результате чего появилось огромное количество морфологически отличающихся от предковых форм специализированных сортов. В результате культурные формы льна обыкновенного были отнесены к виду *L. usitatissimum*, а их дикорастущие и полукультурные предковые формы были отнесены к другим видам.

В классификациях XIX–XX веков, как родственные культурному льну, но в качестве самостоятельных, были описаны такие виды, как: лён типичный – *L. typicum* (Pospich.) Schilling; лён трещащий (лён-прыгунец) – *L. crepitans* (Boenn.) Dumort.; лён низкий (лён-кудряш) – *L. humile* Mill.; лён проходной – *L. transitorium* Vav. & Ell.; лён растрескивающийся – *L. dehiscens* Vav. et Ell. [38; 39; 44; 45].

Однако полное отсутствие барьера скрещиваемости между ними и культурным льном, постепенные переходы между всеми морфологическими формами, делающие невозможным морфологическое обособление ранее выделявшихся в качестве самостоятельных видов, а также ДНК-тесты показали, что все эти виды также представляют собой дикорастущие или полукультурные эколого-географические разновидности одного и того же линнеевского вида – льна обыкновенного. Поэтому названия всех этих видов с полным основанием признаны синонимами *L. usitatissimum* [29; 44; 45; 54]. Дополнительным аргументом в пользу объединения этих видов в один полиморфный вид послужило сформировавшееся в отечественной и мировой систематике культурных растений в 70-е годы XX века понимание того, что введение растения в культуру, как правило, не приводит к исчезновению его дикорастущей предковой формы. Поэтому отсутствует необходимость выделять культурные формы из дикорастущих в самостоятельные виды [34].

Пожалуй, единственным исключением из общемировой тенденции уточнения и оптимизации таксономии культурного льна является современная украинская классификация рода *Linum*, в которой продолжают сохраняться в качестве самостоятельных таксономических единиц и лён-долгунец (*L. usitatissimum*), и лён низкий (*L. humile*) [10].

Начиная с XIX века целым рядом исследователей отмечались многочисленные факты наличия полностью фертильных межвидовых гибридов с

промежуточными фенотипами между, как тогда считалось, самостоятельными видами льна – возделываемым на волокно льном-долгунцом (*L. usitatissimum*) и выращиваемым на масло льном-кудряшом (*L. humile*), получившими название «лен-межеумок» [12; 13; 22; 30; 37; 39]. А уже к середине XX века, вследствие более высокой урожайности и высокой масличности семян, межеумочный лён почти полностью вытеснил с полей СССР низкорослые популяции и сорта льна-кудряша [21; 22].

В русскоязычной льноводческой литературе этого периода высокомасличные формы льнов-межеумков, равно как и льнов-кудряшей, обозначались термином «масличный лён», как это предписывали общие правила синтаксиса русского языка, в предложении помещающие признаки и свойства объекта перед его названием [33; 37; 38]. Но в 1936 г. Мутулем И.Ф. впервые в СССР была опубликована монография под не совсем обычным названием «Лён масличный» [цит. по: 21]. В этой работе высокомасличные льны-межеумки и льны-кудряши вдруг стали именоваться уже не по правилам русского языка, а по правилам ботанической номенклатуры, как «лён масличный». Спустя четыре года, в феврале 1940 г., вышла в свет монография Минкевича И.А. «Лён масличный в СССР» [21], а в августе этого же года под его же редакцией был издан сборник научных работ под названием «Масличные культуры (Результаты работ за 1939 г.)», где в ряде статей сотрудников ВНИИМК и его опытной сети также был использован термин «лён масличный» [20]. Позже, в 1957 г., И.А. Минкевич опубликовал обновлённую версию своей монографии под тем же названием «Лён масличный» [22]. Хотя анализ всех перечисленных работ показывает, что переход на новый термин даже их авторам давался с трудом, и в своих текстах они периодически возвращались к традиционному написанию термина – «масличный лён».

Причины и мотивы, побудившие Минкевича И.А. и его коллег использовать термин «лён масличный» взамен общепринятого – «масличный лён», в их работах не отражены. Возможно, было решено ввести это название для объединённой по признаку повышенной масличности группы льнов-межеумков и льнов-кудряшей, по аналогии с их народными названиями в виде сложных составных слов. В монографии И.А. Минкевича издания 1957 г. действительно встречается такое написание этого термина – «лён-масличный» [22, с. 3]. А, возможно, предполагалось выделить группу высокомасличных межеумков и кудряшей в новый обособленный вид – лён масличный (*Linum olearius?*) по примеру ленинградского систематика Юзепчука С.В., выделившего целый ряд новых видов льна [40]. Во всяком случае особенностью синтаксиса биологической номенклатуры [11] как раз является то, что в бинарном названии вида на первом месте упоминается родовое имя растения, например, «лён», а на втором – его видовой эпитет, например, «многолетний», «обыкновенный» или «масличный».

Однако ни таксономическое объединение льнов-межеумков и льнов-кудряшей в общую группу «льнов масличных», ни выделение высокомасличных форм льна в самостоятельный ботанический вид, так и не состоялись. Тем не менее термин «лён масличный» не только остался в употреблении, но в работах ряда авторов даже приобрёл статус единственно правильного научного термина [6; 27; 31]. Периодически встречается он в научных публикациях и номенклатурных документах и в настоящее время [7; 8]. При этом в льноводческой литературе ведущих отечественных научных школ (прежде всего, ВИР и ВНИИ льна) в отношении масличных форм льна обыкновенного всегда употреблялся и продолжает широко использоваться в настоящее время, не претендующий на таксономическую обособленность и, на наш взгляд, более кор-

ректный термин – «масличный лён» [2; 3; 4; 15; 18; 24; 25; 26; 32].

На всём протяжении XX века разными авторами в разных странах было создано большое количество внутривидовых классификаций льна обыкновенного (*L. usitatissimum*). В 40–50-е годы в СССР наиболее детально разработанной и известной считалась отечественная классификация Эллады [38]. Однако в 1954 г. она была подвергнута конструктивной критике со стороны Синской Е.Н. и впоследствии практически перестала применяться, за исключением Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений [8; 29].

Из современных внутривидовых классификаций льна обыкновенного наиболее удачной и естественной, на наш взгляд, является канадская классификация Diederichsen A. и Richards K. (2003). Она подразделяет полиморфный вид *L. usitatissimum* на четыре морфологические группы разновидностей (convar.) [45]:

1. *L. usitatissimum* convar. *crepitans*;
2. *L. usitatissimum* convar. *elongatum*;
3. *L. usitatissimum* convar. *mediterraneum*;
4. *L. usitatissimum* convar. *usitatissimum*.

Растения морфотипа *L. usitatissimum* convar. *crepitans* (Boenningh.) Kulpa et Daneg. раскидистые или стелющиеся, ниже или выше 70 см; коробочки на растениях вскрываются в процессе созревания; семена легко высыпаются из коробочек; зрелые пустые коробочки быстро опадают. Ранее применявшиеся синонимы: *L. usitatissimum* var. *crepitans* Boenningh.; *L. crepitans* (Boenningh.) Dum.; *L. humile* Planch., *L. usitatissimum* ζ *dehiscens* Neilr.; *L. dehiscens* Vav. et Ell., *L. usitatissimum* ssp. *usitatissimum* Czernom. et Stankev.

Лён обыкновенный разновидности convar. *crepitans* в прошлом возделывался в Центральной и Юго-Восточной Европе как волокнистое растение. Однако неравномерное созревание коробочек, их быстрое вскрытие и лёгкое высыпание

семян, затрудняли уборку (рис. 10). Поэтому этот тип льна уже давно не возделывается и сохраняется только в генетических коллекциях. Внутригрупповой полиморфизм очень ограничен. За исключением растрескивания коробочек, тип convar. *crepitans* фенотипически подобен типу convar. *usitatissimum* [45].



Рисунок 10 – Вегетирующие растения и вскрывшиеся созревшие коробочки полукультурной разновидности льна обыкновенного – *L. usitatissimum* convar. *crepitans* (ориг.)

Растения разновидности *L. usitatissimum* convar. *elongatum* Vav. et Ell. имеют высоту более 70 см, и только верхняя 1/3 или меньшая часть высоты стебля имеет боковые цветоносные побеги; коробочки на растениях не вскрываются при созревании или слегка разделяются на сегменты; семена высыпаются из коробочек с трудом; созревшие коробочки не опадают. Устаревшие синонимы: pro prole sub *L. indehiscens* Vav. et Ell. ssp. *eurasiaticum*. – *L. usitatissimum* L. ssp. *vulgare* (Boenningh.) Ell.; *L. usitatissimum* ssp. *eurasiaticum* Vav. et Ell.; *L. usitatissimum* ssp. *usitatissimum* apud Czernom. et Stankev.

Разновидность льна обыкновенного convar. *elongatum* описывает типичный волокнистый лён-долгунец. Имеет длинный стебель, который формирует боковые цветоносные побеги только в верхней части (рис. 11). Имеет важнейшее значение в умеренных и северных областях За-

падной и, частично, Восточной Европы. К центрам распространения волокнистого льна также можно отнести Китай. Этот тип льна имеет более короткий вегетационный период по сравнению с крупносемянным типом [45].

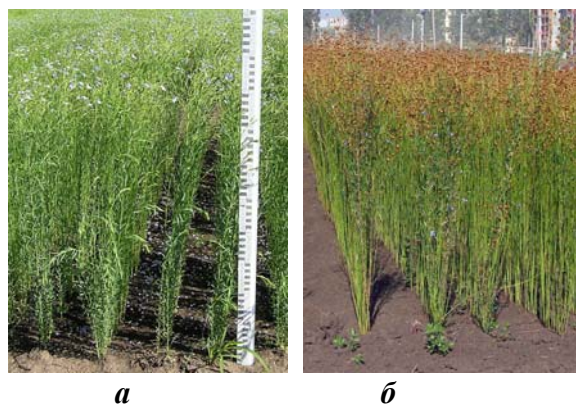


Рисунок 11 – Вегетирующие (а) и созревающие (б) растения долгунцовой разновидности льна обыкновенного – *L. usitatissimum* convar. *elongatum* (ориг.)

Высота растений *L. usitatissimum* convar. *mediterraneum* (Vav. et Ell.) Kulpa et Danert. обычно менее чем 70 см; более чем 1/5 длины стебля в верхней части имеет боковые цветоносные побеги; масса 1000 семян более 9 г; растения обычно без нижних ветвей. Синонимы: *L. usitatissimum* var. ζ L.; *L. usitatissimum* ssp. *mediterraneum* Vav. ex Ell.; *L. usitatissimum* ssp. *bienne* (Mill.) Rothm.; *L. usitatissimum* ssp. *latifolium* (L.) Stankev.

Разновидность льна обыкновенного convar. *mediterraneum* представлена крупносемянными льнами (рис. 12) с ветвистыми стеблями. Используется только для выращивания семян. Лён такого типа происходит из зоны Средиземноморья и имеет продолжительный вегетационный период [45].

Высота растений *L. usitatissimum* convar. *usitatissimum* более или менее 70 см, только верхняя 1/3 или меньшая часть высоты стебля имеет цветоносные побеги 2-го и больших порядков; масса 1000 семян менее 9 г; растения часто с нижними боковыми ветвями. Устаревшие синонимы: *L.*

humile Mill. ssp. *transiens* (Ell.) Rothm.; *L. usitatissimum* ssp. *bienne* (Mill.) Rothm.; *L. usitatissimum* ssp. *humile* (L.) Czernom., ssp. *intermedium* Czernom., et ssp. *bienne* (Mill.) Stankev. Морфотип льна обыкновенного convar. *usitatissimum* представляет собой типичный лён-межеумок, или лён двойного использования, и наиболее распространён в мире (рис. 13).



Рисунок 12 – Сравнительные размеры семян крупносемянного и межеумочного морфотипов льна обыкновенного (ориг.): а – крупносемянный лён – *L. usitatissimum* convar. *mediterraneum*; б – лён-межеумок – *L. usitatissimum* convar. *usitatissimum*



Рисунок 13 – Созревающие растения и коробочки межеумочной разновидности льна обыкновенного – *L. usitatissimum* convar. *usitatissimum* (ориг.)

Межеумочный морфотип льна обыкновенного хорошо адаптирован к широкому спектру климатов. В пределах этой

группы разновидностей возможно дальнейшее формирование различных морфотипов. Группа *convar. usitatissimum* включает яровой и зимующий лён, а также ранее выделяемые в отдельные группы индийский и эфиопский (абиссинский) лён [45].

В целом, предложенная А. Diederrichsen и К. Richards (2003) внутривидовая классификация групп разновидностей льна обыкновенного вполне пригодна для её практического использования при идентификации морфотипов как долгунцовых, так и масличных форм на всех этапах селекционного процесса. Дальнейшее дробление этой классификации на более мелкие внутривидовые таксоны не имеет практического смысла из-за широкой вариабельности морфо- и экотипов уже существующих сортов, а также в связи с активно продолжающейся селекцией этой культуры во всём мире.

Список литературы

1. Арктическая Флора СССР: Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Семейства Geraniaceae-Scrophulariaceae / Под ред. А.И. Толмачёва и Б.А. Юрцева – Л.: Наука, Ленинградское отд., 1980. – Вып. VIII. – С. 14–16.
2. Брач Н.Б. Внутривидовое разнообразие льна (*Linum usitatissimum* L.) и его использование в генетических исследованиях и селекции: дис. ... д-ра биол. наук. – Санкт-Петербург, 2007. – 382 с.
3. Буряков Ю.П., Ивановский В.К., Осипов П.Ф. Масличный лён. – М.: Россельхозиздат, 1971. – 110 с.
4. Вехов В.Н., Губанов И.А., Лебедева Г.Ф. Семейство Льновые – Linaceae // В кн.: Культурные растения СССР. – М.: Мысль, 1978. – С. 194–195.
5. Вульф Е.В. Сем. Linaceae (DC.) Dumort. – Льновые // В сб.: Культурная флора СССР. Т. V Прядильные / Под ред. Е.В. Вульфа. – М.-Л.: Гос. изд. колх. и совхозн. лит.-ры, 1940. – С. 97–108.
6. Галкин Ф.М. Использование химических мутагенов в селекции льна масличного // В сб.: Селекция и семеноводство масличных культур. – Краснодар, 1980. – С. 144–148.
7. Галкин Ф.М. Лён масличный: селекция, семеноводство, технология возделывания и уборки / Под ред. Н.И. Бочкарёва. – Краснодар, 2008. – С. 7–65.
8. Государственный Реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, том 1. Сорты растений. – [Электронный ресурс]. – ФГБУ «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений». – М., 2015. – С. 79. – URL: <http://www.gossort.com/docs/rus/REESTR2015.pdf> (дата обращения: 20.12.2015 г.)
9. Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепции вида и симпатрическое видообразование / Под ред. А.С. Северцова. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 192 с.
10. Державний реєстр сортів рослин придатних для поширення в Україні у 2015 році [Электронный ресурс]. – Державна ветеринарна та фітосанітарна служба України – Київ, 2015. – С. 164, 167. – URL: http://www.vet.gov.ua/sites/default/files/reestr_12.11.15.pdf (дата обращения: 12.12.2015 г.)
11. Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. – М.: Мир, 1980. – С. 26–27.
12. Егорова Т.В. Семейство льновые (Linaceae) // В кн.: Жизнь растений: в 6-ти томах / Под ред. А.Л. Тахтаджяна; Т. 5. – Ч. 2. – М.: Просвещение, 1974. – С. 270–274.
13. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. – Л.: Колос, 1964. – С. 451–456.
14. Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Изд-во «Наука», Ленинградское отд., 1968. – 404 с.
15. Зеленцов С.В., Рябенко Л.Г., Овчарова Л.Р., Зеленцов В.С., Галкина Г.Г., Скляр С.В. К вопросу о типе соцветия льна обыкновенного *Linum usitatissimum* L. // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2012. – Вып. 2 (151–152). – С. 78–91.
16. Кожевников Ю.П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и её отражение в систематике растений // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – № 7. – С. 874–886.
17. Лён стеллеровидный (*Linum stelleroides*, Linaceae). – Herba, МГУ, 2007. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=183299> (дата обращения: 20.12.2015 г.)
18. Лукомец В.М., Зеленцов С.В. Перспективы селекции сортов масличного льна и рыжика по северному для приарктических и высокогорных областей России // Селекция, семеноводство и генетика. – 2015. – № 3. – С. 41–48.
19. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Изд-во Мир, 1974. – 460 с.
20. Масличные культуры (Результаты работ за 1939 г.) / Под ред. И.А. Минкевича и др. – Краснодар, ВНИИМК, 1940. – 432 с.
21. Минкевич И.А. Лён масличный в СССР. – Краснодар, 1940. – 188 с.
22. Минкевич И.А. Лён масличный. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 180 с.
23. Определитель высших растений Якутии / Под ред. А.И. Толмачёва. – Новосибирск, Сибирское отд. «Наука», 1974. – С. 362.
24. Питько Г. А. Изучение коллекционных образцов масличного льна в условиях Кубани с целью выделения исходного материала // Науч.-тех. бюл. ВИР. – 1989. – Вып. 189. – С. 55–58.
25. Рогаш А.Р. Селекция льна-долгунца // В кн.: Льноводство / Под ред. А.Р. Рогаш. – М.: Изд-во Колос, 1967. – С. 85–147.

26. Рожмина Т.А. Генетическое разнообразие льна (*Linum usitatissimum* L.) и его комплексное использование в селекции: дис. ... д-ра биол. наук. – Торжок: ВНИИ льна, 2004. – С. 163–167.
27. Рыжеева О.И. Лен масляный // В сб.: Руководство по селекции и семеноводству масличных культур. – М.: Колос, 1967. – С. 121–172.
28. Синская Е.Н. Динамика вида. – М.-Л.: Гиз-Сельхозгиз, 1948. – 528 с.
29. Синская Е.Н. Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954. – С. 45–102.
30. Совьетовъ А. Ленъ. Энциклопедический словарь // Под ред. Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефронъ. – С-Петербургъ, 1896. – Т. XVII^a (34) – С. 541–554.
31. Сорочинская М.А., Галкин Ф.М. Селекция льна масличного // Бюл. НТИ по масл. культурам. – Краснодар, 1972. – Вып. IV. – С. 3–10.
32. Стамм Я.М. Селекция масличного льна на Кубанской опытной станции ВИР // В сб.: Науч. труды Куб. оп. ст. ВИР. – Краснодар, 1961. – Вып. 1. – С. 99–119.
33. Тоблер Ф. Происхождение и ботаническое описание льна // В кн.: Лен как прядильное и масличное растение. – М.-Л.: Гос. изд. колх. и совхозн. лит-ры, 1931. – С. 9–24.
34. Филов А.И. О принципах систематики культурных растений // В сб.: Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Л.: ВИР, 1972. – Т. 47. – Вып. 2. – С. 203–209.
35. Флора и систематика высших растений. Серия I / Под ред. Б.К. Шишкина. – Л.: Изд-во АН СССР, 1933. – Вып. 1. – 376 с.
36. Флора Сибири в 10 томах. Geraniaceae–Cognaceae / Под ред. Г.А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, Сибирская изд. фирма РАН, 1996. – Т. 10. – С. 23–29.
37. Хохлов В.Н. Масляный лен. – М.: Гос. техн. изд-во, 1930. – С. 5–6.
38. Эллади Е.В. *Linum usitatissimum* (L.) consp. nov. Лен / В сб.: Культурная флора СССР. Прядильные / Под ред. Е.В. Вульфа. – М.-Л.: Гос. изд. колх. и совхозн. лит-ры, 1940. – Т. V. – С. 109–207.
39. Юзепчук С.В. Род 836. Лен – *Linum*. Флора СССР в 30 томах / Под ред. Б.К. Шишкина и Е.Г. Боброва. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. XIV. – С. 86–146.
40. Aiken S.G., Dallwitz M.J., Consaul L.L., [et al.]. Flora of the Canadian Arctic Archipelago. – [Электронный ресурс] – URL: <http://nature.ca/aflora/data/www/lnlile.htm> (дата обращения: 10.01.2015 г.).
41. Ausdauernder Lein / *Linum perenne*. – Übersicht aller Pflanzenseiten auf Naturspaziergang, 2015. – [Электронный ресурс]. – URL: http://www.naturspaziergang.de/Pflanzen/Linum_perenne.htm (дата обращения: 12.12.2015 г.).
42. Bolsheva N.L., Zelenin A.V., Nosova I.V., Amosova A.V., Samatadze N.T., Yurkevich O.Yu., Melnikova N.V., Zelenina D.A., Volkov A.A., Muravenko O.V. The Diversity of Karyotypes and Genomes within Section *Syllinum* of the Genus *Linum* (Linaceae) Revealed by Molecular Cytogenetic Markers and RAPD Analysis // PLoS ONE, 2015. – № 2. – Т. 10 (4). – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: e0122015. doi:10.1371/journal.pone.0122015 (дата обращения: 11.12.2015 г.).
43. Davis C.C., Webb C.O., Wurdack K.J., Jaramillo C.A., Donoghue M.J. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. – American Naturalist. – 2005. – No 165. – P. E36–E65.
44. Diederichsen A., Hammer K. Variation of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its wild progenitor pale flax (subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell.) // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1995. – V. 42. – Is. 3. – P. 263–272.
45. Diederichsen A., Richards K. Taxonomy and germplasm conservation // In: Flax: The genus *Linum* / Ed. by A.D. Muir and N.D. Westcott. – Boca Raton, USA: CRC Press, 2003. – P. 39–42. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://books.google.ru/books?id=j0zDO165tHcC&printsec=frontcover&hl=ru#v=onepage&q&f=false> (дата обращения: 20.12.2015 г.).
46. *Hebepetalum humirifolium* (Planch.) Benth. – Atrium. – Biodiversity information system; The Botanical Research Institute of Texas, USA. – 2013. – [Электронный ресурс]. – URL: http://atrium.andesamazon.org/image_info.php?img=imaes/collections/jehouseholder_003213_04_p.jpg&id=92149#image92149 (дата обращения: 12.12.2015 г.).
47. Heywood V.H. Flowering Plants of the World. – Oxford Univ. Press, Oxford, UK, 1993. – P. 67–69.
48. *Hugonia longipes* H. Perries. Linaceae – Conspectus of the vascular plants of Madagascar. – 2015. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/conspectus/linac.shtml> (дата обращения: 12.12.2015 г.).
49. Linaceae DC. ex Perleb, nom. cons. – National Plant Germplasm System. GRIN-Global, USA. – 2009. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyfamily.aspx?id=658> (дата обращения: 10.12.2015 г.).
50. *Linnaei* C. Species Plantarum, Exhibentes plantas rite cognitatas, ag genera relatas cum differentis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus [цифровая копия с оригинала, хранящ. в библиотеке Гарвардского ун-та] // Holmiae, 1753. – Т. I. – P. 277–282. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://books.google.ru/books?id=PtYnAAAAYAAJ&printsec=frontcover#v=onepage&q&f=false> (дата обращения: 10.12.2015 г.).
51. *Linum grandiflorum* Desf. – National Plant Germplasm System. GRIN-Global, USA. – 2009. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyde-tail.aspx?22335> (дата обращения: 20.12.2015 г.).
52. *Linum flavum* (s. str.) / Gelb-Lein. – Bilder von Österreichs Flora. – 2011. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.botanische-spaziergaenge>

at/viewtopic.php?f=390&t=1042&sid=40f3fe988726281310b61e8a2b37b092 (дата обращения – 09.12.2015 г.).

53. *Linum* L., Linaceae – The International Plant Names Index (IPNI), Kew, UK, 2005. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.ipni.org/ipni/advPlantNameSearch.do;jsessionid=98164F0962> (дата обращения: 15.12.2015 г.).

54. *Linum usitatissimum* L. – National Plant Germplasm System. GRIN-Global, USA. – 2009. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyde-tail.aspx?id=22361> (дата обращения: 10.12.2015 г.).

55. Londo J.P., Chiang Yu-C., Hung K-H., Chiang T-Y., Schaal B.A. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa* // Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS), 2006. – Vol. 103. – No 25. – P. 9578–9583. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.pnas.org/content/103/25/9578.long> (дата обращения: 20.12.2015 г.).

56. McDill J., Reppinger M., Simpson B.B., Kadereit J.W. The Phylogeny of *Linum* and Linaceae Subfamily Linoideae, with Implications for Their Systematics, Biogeography, and Evolution of Heterostyly // Systematic Botany. – 2009. – No 34 (2). – P. 386–405. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://dx.doi.org/10.1600/036364409788606244> (дата обращения: 09.12.2015 г.).

57. Muranenko O.V., Lemesh V.A., Samatadze T.E., Amosova A.V., Grushetskaya Z.E., Popov K.V., Semenova O.Yu., Khotyuleva L.V., Zelenin A.V. Genome Comparisons with Chromosomal and Molecular Markers for Three Closely Related Flax Species and Their Hybrids // Russian Journal of Genetics. – 2003. – Vol. 39. – No 4. – P. 414–421.

58. Panarctic Flora. 56. Linaceae. – Natural History Museum, University of Oslo. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://nhm2.uio.no/paf/56> (дата обращения: 10.01.2015 г.).

59. *Reinwardtia indica* Dumort. – National Plant Germplasm System GRIN-Global, USA, 2011. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyde-tail.aspx?id=450532> (дата обращения: 12.12.2015 г.).

60. Samadi A., Mahmudzadeh A., Gottapeh A.H., Torkamani M.R. Cytogenetic studies in four species of flax (*Linum* spp.) // Journal of Applied Sciences. – 2007. – No 7 (19). – P. 2832–2839.

61. Sözen M. *Linum pubescens* ssp. *pubescens* – Dogalhayat.org, Turkey, 2013. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://dogalhayat.org/property/linum/> (дата обращения: 20.12.2015 г.).

62. Sveinsson S., McDill J., Wong G.K.S., Li J., Li X., Michael K., Deyholos M.K., Cronk Q.C.B. Phylogenetic pinpointing of a paleopolyploidy event within the flax genus (*Linum*) using transcriptomics // Annals of Botany, Oxford Univ. Press, UK. – 2013. – P. 1–9.

63. Talebi S.M., Sheidai M., Atri M., Sharifnia F., Noormohammadi Z. Palynological study of the genus

Linum in Iran (a taxonomic review) // Phytologia Balcanica, 2012. – No 18 (3). – P. 293–303.

64. Ushijima K., Ikeda K., Nakano R., Matsubara M., Tsuda Y., Kubo Y. Genetic Control of Floral Morph and Petal Pigmentation in *Linum grandiflorum* Desf., a Heterostylous Flax // The Horticulture Journal, 2015. – No 84 (3). – P. 261–268. – [Электронный ресурс]. – URL: https://www.jstage.jst.go.jp/article/hortj/84/3/84_MI-045/_html (дата обращения: 13.12.2015 г.).

References

1. Arkticheskaya Flora SSSR: Kriticheskii obzor sosudistyykh rastenii, vstrechayushchikhsya v arkticheskikh raionakh SSSR. Semeistva Geraniaceae-Scrophulariaceae / Pod. red. A.I. Tolmacheva i B.A. Yurtseva – L.: Nauka, Leningradskoe otd., 1980. – Vyp. VIII. – S. 14–16.

2. Brach N.B. Vnutrividovoe raznoobrazie l'na (*Linum usitatissimum* L.) i ego ispol'zovanie v geneticheskikh issledovaniyakh i selektsii: dis. ... d-ra biol. nauk. – Sankt-Peterburg, 2007. – 382 s.

3. Buryakov Yu.P., Ivanovskii V.K., Osipov P.F. Maslichnyi len. – M.: Rossel'khozizdat, 1971. – 110 s.

4. Vekhov V.N., Gubanov I.A., Lebedeva G.F. Semeistvo L'novye – Linaceae // V kn.: Kul'turnye rasteniya SSSR. – M.: Mysl', 1978. – S. 194–195.

5. Vul'f E.V. Sem. Linaceae (DC.) Dumort. – L'novye // V sb.: Kul'turnaya flora SSSR. T. V Pryadil'nye / Pod red. E.V. Vul'f. – M.-L.: Gos. izd. kol'kh. i sovkhozn. lit-ry, 1940. – S. 97–108.

6. Galkin F.M. Ispol'zovanie khimicheskikh mutagenov v selektsii l'na maslichnogo // V sb.: Seleksiya i semenovodstvo maslichnykh kul'tur. – Krasnodar, 1980. – S. 144–148.

7. Galkin F.M. Len maslichnyi: selektsiya, semenovodstvo, tekhnologiya vozdeleyvaniya i uborki / Pod red. N.I. Bochkareva. – Krasnodar, 2008. – S. 7–65.

8. Gosudarstvennyi Reestr selektsionnykh dostizhenii, dopushchennykh k ispol'zovaniyu, tom 1. Sorta rastenii. – [Elektronnyi resurs]. – FGBU «Gosudarstvennaya komissiya Rossiiskoi Federatsii po ispytaniyu i okhrane selektsionnykh dostizhenii». – M., 2015. – S. 79. – URL: <http://www.gosort.com/docs/rus/REESTR2015.pdf> (data obrashcheniya: 20.12.2015 g.)

9. Gritsenko V.V., Kreslavskii A.G., Mikheev A.V., Severtsov A.S., Solomatin V.M. Kontseptsii vida i simpatricheskoe vidoobrazovanie / Pod. red. A.S. Severtsova. – M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1983. – 192 s.

10. Derzhavnii reestr sortiv roslin pridatnikh dlya poshirennya v Ukraïni u 2015 rotsi [Elektronnyi resurs]. – Derzhavna veterinarna ta fitosanitarna sluzhba Ukraïni – Kiïv, 2015. – S. 164, 167. – URL: http://www.vet.gov.ua/sites/default/files/reestr_12.11.15.pdf (data obrashcheniya: 12.12.2015 g.).

11. Dzheffri Ch. Biologicheskaya nomenklatura. – M.: Mir, 1980. – S. 26–27.

12. Egorova T.V. Semeistvo l'novye (Linaceae) // V kn.: Zhizn' rastenii: v 6-ti tomakh / Pod red. A.L.

Takhtadzhiana; T. 5. – Ch. 2. – M.: Prosveshchenie, 1974. – S. 270–274.

13. Zhukovskii P.M. Kul'turnye rasteniya i ikh sorodichi. – L.: Kolos, 1964. – S. 451–456.

14. Zavadskii K.M. Vid i vidoobrazovanie. – L.: Izd-vo «Nauka», Leningradskoe otd., 1968. – 404 s.

15. Zelentsov S.V., Ryabenko L.G., Ovcharova L.R., Zelentsov V.S., Galkina G.G., Sklyarov S.V. K voprosu o tipe sotsvetiya l'na obyknovennogo *Linum usitatissimum* L. // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2012. – Vyp. 2 (151–152). – S. 78–91.

16. Kozhevnikov Yu.P. Populyatsionno-geneticheskaya izmenchivost' vidov i ee otrazhenie v sistematike rastenii // Botanicheskii zhurnal. – 1987. – T. 72. – № 7. – S. 874–886.

17. Len stellerovidnyi (*Linum stelleroides*, Linaceae). – Herba, MGU, 2007. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=183299> (data obrashcheniya: 20.12.2015 g.).

18. Lukomets V.M., Zelentsov S.V. Perspektivy seleksii sortov maslichnogo l'na i ryzhika posevnogo dlya priarkticheskikh i vysokogornyykh oblastei Rossii // Seleksiya, semenovodstvo i genetika. – 2015. – № 3. – S. 41–48.

19. Mair E. Populyatsii, vidy i evolyutsiya. – M.: Izd-vo Mir, 1974. – 460 s.

20. Maslichnye kul'tury (Rezultaty rabot za 1939 g.) / Pod red. I.A. Minkevicha i dr. – Krasnodar, VNIIMK, 1940. – 432 s.

21. Minkevich I.A. Len maslichnyi v SSSR. – Krasnodar, 1940. – 188 s.

22. Minkevich I.A. Len maslichnyi. – M.: Sel'khozgiz, 1957. – 180 s.

23. Opredelitel' vysshikh rastenii Yakutii / Pod red. A.I. Tolmacheva. – Novosibirsk, Sibirskoe otd. «Nauka», 1974. – S. 362.

24. Pit'ko G. A. Izuchenie kolleksiionnykh obraztsov maslichnogo l'na v usloviyakh Kubani s tsel'yu vydeleniya iskhodnogo materiala // Nauch.-tekhn. byul. VIR. – 1989. – Vyp. 189. – S. 55–58.

25. Rogash A.R. Seleksiya l'na-dolguntsa // V kn.: L'novodstvo / Pod red. A.R. Rogash. – M.: Izd-vo Kolos, 1967. – S. 85–147.

26. Rozhmina T.A. Geneticheskoe raznoobrazie l'na (*Linum usitatissimum* L.) i ego kompleksnoe ispol'zovanie v seleksii: dis. ... d-ra biol. nauk. – Torzhok: VNI l'na, 2004. – S. 163–167.

27. Ryzheeva O.I. Len maslichnyi // V sb.: Rukovodstvo po seleksii i semenovodstvu maslichnykh kul'tur. – M.: Kolos, 1967. – S. 121–172.

28. Sinskaya E.N. Dinamika vida. – M.-L.: Ogiz-Sel'khozgiz, 1948. – 528 s.

29. Sinskaya E.N. Klassifikatsiya l'na kak iskhodnogo materiala dlya seleksii i ego evolyutsiya // Sb. rabot po biologii razvitiya i fiziologii l'na. – M.: Sel'khozgiz, 1954. – S. 45–102.

30. Sovbetov A. Len". Entsiklopedicheskii slovar' // Pod red. F.A. Brokgauz i I.A. Efron". – S.-Peterburg", 1896. – T. XVIIa (34) – S. 541–554.

31. Sorochinskaya M.A., Galkin F.M. Seleksiya l'na maslichnogo // Byul. NTI po masl. kul'turam. – Krasnodar, 1972. – Vyp. IV. – S. 3–10.

32. Stamm Ya.M. Seleksiya maslichnogo l'na na Kubanskoi opytnoi stantsii VIR // V sb.: Nauch. trudy Kub. op. st. VIR. – Krasnodar, 1961. – Vyp. 1. – S. 99–119.

33. Tobler F. Proiskhozhdenie i botanicheskoe opisanie l'na // V kn.: Len kak pryadil'noe i maslichnoe rastenie. – M.-L.: Gos. izd. kolkh. i sovkhozn. lit-ry, 1931. – S. 9–24.

34. Filov A.I. O printsipakh sistematiki kul'turnykh rastenii // V sb.: Trudy po prikl. botanike, genetike i seleksii. – L.: VIR, 1972. – T. 47. – Vyp. 2. – S. 203–209.

35. Flora i sistematika vysshikh rastenii. Seriya I / Pod red. B.K. Shishkina. – L.: Izd-vo AN SSSR, 1933. – Vyp. 1. – 376 s.

36. Flora Sibiri v 10 tomakh. Geraniaceae–Cornaceae / Pod red. G.A. Peshkovoi. – Novosibirsk: Nauka, Sibirskaya izd. firma RAN, 1996. – T. 10. – S. 23–29.

37. Khokhlov V.N. Maslichnyi len. – M.: Gos. tekhn. izd-vo, 1930. – S. 5–6.

38. Elladi E.V. *Linum usitatissimum* (L.) consp. nov. – Len / V sb.: Kul'turnaya flora SSSR. Pryadil'nye / Pod red. E.V. Vul'fa. – M.-L.: Gos. izd. kolkh. i sovkhozn. lit-ry, 1940. – T. V. – S. 109–207.

39. Yuzepchuk S.V. Rod 836. Len – *Linum*. Flora SSSR v 30 tomakh / Pod red. B.K. Shishkina i E.G. Bobrova. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1949. – T. XIV. – S. 86–146.

40. Aiken S.G., Dallwitz M.J., Consaul L.L., [et al.]. Flora of the Canadian Arctic Archipelago. – [Elektronnyi resurs] – URL: <http://nature.ca/aafloora/data/www/lnlile.htm> (data obrashcheniya: 10.01.2015 g.).

41. Ausdauernder Lein / *Linum perenne*. – Übersicht aller Pflanzenseiten auf Naturspaziergang, 2015. – [Elektronnyi resurs]. – URL: http://www.naturspaziergang.de/Pflanzen/Linum_perenne.htm (data obrashcheniya: 12.12.2015 g.).

42. Bolsheva N.L., Zelenin A.V., Nosova I.V., Amosova A.V., Samatadze N.T., Yurkevich O.Yu., Melnikova N.V., Zelenina D.A., Volkov A.A., Muravenko O.V. The Diversity of Karyotypes and Genomes within Section Syllinum of the Genus *Linum* (Linaceae) Revealed by Molecular Cytogenetic Markers and RAPD Analysis // PLoS ONE, 2015. – № 2. – T. 10 (4). – [Elektronnyi resurs]. – Rezhim dostupa: e0122015. doi:10.1371/journal.pone.0122015 (data obrashcheniya: 11.12.2015 g.).

43. Davis C.C., Webb C.O., Wurdack K.J., Jaramillo C.A., Donoghue M.J. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. – American Naturalist. – 2005. – No 165. – R. E36–E65.

44. Diederichsen A., Hammer K. Variation of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its wild progenitor pale flax

(subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell.) // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1995. – V. 42. – Is. 3. – P. 263–272.

45. Diederrichsen A., Richards K. Taxonomy and germplasm conservation // In: Flax: The genus *Linum* / Ed. by A.D. Muir and N.D. Westcott. – Boca Raton, USA: CRC Press, 2003. – P. 39–42. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <https://books.google.ru/books?id=j0zDO165tHcC&printsec=frontcover&hl=ru#v=onepage&q&f=false> (data obrashcheniya: 20.12.2015 g.).

46. *Hebepetalum humiriifolium* (Planch.) Benth. – Atrium. – Biodiversity information system; The Botanical Research Institute of Texas, USA. – 2013. – [Elektronnyi resurs]. – URL: http://atrium.andesamazon.org/image_info.php?img=imaes/collecti ons/jehouseholder_003213_04_p.jpg&id=92149#image92149 (data obrashcheniya: 12.12.2015 g.).

47. Heywood V.H. Flowering Plants of the World. – Oxford Univ. Press, Oxford, UK, 1993. – P. 67–69.

48. *Hugonia longipes* H. Perries. Linaceae – Conspectus of the vascular plants of Madagascar. – 2015. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/conspectus/linac.shtml> (data obrashcheniya: 12.12.2015 g.).

49. Linaceae DC. ex Perleb, nom. cons. – National Plant Germplasm System. GRIN-Global, USA. – 2009. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyfamily.aspx?id=658> (data obrashcheniya: 10.12.2015 g.).

50. Linnaei C. Species Plantarum, Exhibentes plantas rite cognitatas, ag genera relatas cum differentis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus [tsifrovaya kopiya s originala, khraryashch. v biblioteke Garvardskogo un-ta] // Holmiae, 1753. – T. I. – P. 277–282. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <https://books.google.ru/books?id=PtYnAAAAYAAJ&printsec=frontcover#v=onepage&q&f=false> (data obrashcheniya: 10.12.2015 g.).

51. *Linum grandiflorum* Desf. – National Plant Germplasm System. GRIN-Global, USA. – 2009. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyde-tail.aspx?22335> (data obrashcheniya: 20.12.2015 g.).

52. *Linum flavum* (s. str.) / Gelb-Lein. – Bilder von Österreichs Flora. – 2011. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://www.botanische-spaziergaenge.at/viewtopic.php?f=390&t=1042&sid=40f3fe988726281310b61e8a2b37b092> (data obrashcheniya – 09.12.2015 g.).

53. *Linum* L., Linaceae – The International Plant Names Index (IPNI), Kew, UK, 2005. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://www.ipni.org/ipni/advPlantNameSearch.do;jsessionid=98164F0962> (data obrashcheniya: 15.12.2015 g.).

54. *Linum usitatissimum* L. – National Plant Germplasm System. GRIN-Global, USA. – 2009. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyde-tail.aspx?id=22361> (data obrashcheniya: 10.12.2015 g.).

55. Londo J.P., Chiang Yu-C., Hung K-H., Chiang T-Y., Schaal B.A. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa* // Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS), 2006. – Vol. 103. – No 25. – P. 9578–9583. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://www.pnas.org/content/103/25/9578.long> (data obrashcheniya: 20.12.2015 g.).

56. McDill J., Repplinger M., Simpson B.B., Kadereit J.W. The Phylogeny of *Linum* and Linaceae Subfamily Linoideae, with Implications for Their Systematics, Biogeography, and Evolution of Heterostyly // Systematic Botany. – 2009. – No 34 (2). – P. 386–405. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://dx.doi.org/10.1600/036364409788606244> (data obrashcheniya: 09.12.2015 g.).

57. Muranenko O.V., Lemesh V.A., Samatadze T.E., Amosova A.V., Grushetskaya Z.E., Popov K.V., Semenova O.Yu., Khotyuleva L.V., Zelenin A.V. Genome Comparisons with Chromosomal and Molecular Markers for Three Closely Related Flax Species and Their Hybrids // Russian Journal of Genetics. – 2003. – Vol. 39. – No 4. – P. 414–421.

58. Panarctic Flora. 56. Linaceae. – Natural History Museum, University of Oslo. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://nhm2.uio.no/paf/56> (data obrashcheniya: 10.01.2015 g.).

59. *Reinwardtia indica* Dumort. – National Plant Germplasm System GRIN-Global, USA, 2011. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomyde-tail.aspx?id=450532> (data obrashcheniya: 12.12.2015 g.).

60. Samadi A., Mahmoodzadeh A., Gottapeh A.H., Torkamani M.R. Cytogenetic studies in four species of flax (*Linum* spp.) // Journal of Applied Sciences. – 2007. – No 7 (19). – P. 2832–2839.

61. Sözen M. *Linum pubescens* ssp. *pubescens* – Dogalhayat.org, Turkey, 2013. – [Elektronnyi resurs]. – URL: <http://dogalhayat.org/property/linum/> (data obrashcheniya: 20.12.2015 g.).

62. Sveinsson S., McDill J., Wong G.K.S., Li J., Li X., Michael K., Deyholos M.K., C.B. Cronk Q.C.B. Phylogenetic pinpointing of a paleopolyploidy event within the flax genus (*Linum*) using transcriptomics // Annals of Botany, Oxford Univ. Press, UK. – 2013. – P. 1–9.

63. Talebi S.M., Sheidai M., Atri M., Sharifnia F., Noormohammadi Z. Palynological study of the genus *Linum* in Iran (a taxonomic review) // Phytologia Balcanica, 2012. – No 18 (3). – P. 293–303.

64. Ushijima K., Ikeda K., Nakano R., Matsubara M., Tsuda Y., Kubo Y. Genetic Control of Floral Morph and Petal Pigmentation in *Linum grandiflorum* Desf., a Heterostylous Flax // The Horticulture Journal, 2015. – No 84 (3). – P. 261–268. – [Elektronnyi resurs]. – URL: https://www.jstage.jst.go.jp/article/hortj/84/3/84_MI-045/_html (data obrashcheniya: 13.12.2015 g.).