

Государственное научное учреждение
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В. С. ПУСТОВОЙТА
Российской академии сельскохозяйственных наук

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЛЬНА

Одобрено ученым советом института

Краснодар 2006

УДК 582.683.2+577.4:633.854.59

А в т о р: Александр Борисович Дьяков

Физиология и экология льна / А. Б. Дьяков

В книге рассмотрены основные аспекты биологии различных экотипов льна. Освещены вопросы роста и развития растений, формирования анатомической и морфологической структуры вегетативных и репродуктивных органов, изменения требований к условиям внешней среды при смене периодов онтогенеза. Описаны особенности важнейших физиологических функций растений льна: водного режима, минерального питания, фотосинтеза и дыхания. Отдельный раздел посвящен физиологии и биохимии формирования качества урожая масличного льна. Изложены сведения о качественных различиях адаптивности разных экотипов льна к почвенно-климатическим условиям. Особое внимание уделено описанию специфики конкуренции между растениями в агроценозах прядильного и масличного льнов, а также межвидовых взаимоотношений льна и других компонентов биоценозов.

Книга представляет интерес для физиологов, экологов, растениеводов, агрономов, преподавателей и студентов вузов соответствующей специализации.

© Государственное научное учреждение
Всероссийский научно-исследовательский институт
масличных культур имени В. С. Пустовойта (ВНИИМК)
Российской академии сельскохозяйственных наук (РАСХН), 2006 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Лён относится к числу древнейших культурных растений. В течение ряда тысячелетий он возделывался ради получения съедобных семян, волокна, пищевого и технического масла. Льняное семя применяется в медицине, жмых из семян льна особо ценен при кормлении животных. Вследствие такого разнообразного использования получаемых из этого растения продуктов Карл Линней дал ему название *Linum usitatissimum*, то есть лен полезнейший. Однако широкое распространение хлопчатника и других прядильных, ряда высокопродуктивных масличных культур, создание синтетических лаков и другие события привели к постепенному уменьшению хозяйственного значения льна и площадей его посевов во всем мире. Соответственно сокращался и объем научных исследований, проводимых с этим растением. Кроме того, для ряда направлений чисто физиологических исследований растения льна всегда были неудобным объектом.

Мало вероятно, что в перспективе лён станет опять важной мировой культурой, но он не будет полностью вытеснен из производства. Всегда будут востребованы в том или ином объеме получаемые из этого растения продукты, найдутся территории, на которых будет экономически выгодно возделывать какие-либо из разнообразных экотипов льна. Поэтому нельзя утрачивать сведения о биологии этого растения, накопленные в периоды его широкого возделывания. Более того, при изучении льна были сделаны некоторые важные для ряда областей биологии открытия. К их числу можно отнести выявление закономерностей географической средовой и генотипической изменчивости хозяйственных признаков растений, открыта наследственная изменчивость (генотрофы) под влиянием условий минерального питания растений, создана теория «ген на ген», объясняющая сопряженную эволюцию в системе «хозяин-патоген», получены приоритетные сведения о внутривидовой конкуренции и межвидовых взаимоотношениях в биоценозах и другие результаты. Поэтому анализ и обобщение накопленной за многие годы информации о биологии льна полезно не только для совершенствования технологий возделывания и селекции этой культуры, но и для исследователей, работающих в разных областях биологии. В предлагаемом обзоре литературы отражены результаты исследований, проводившихся не только с масличным льном, но и

со льном-долгунцом. Однако преимущественно описаны те процессы и структуры, которые связаны с формированием урожая семян и накоплением в них масла. Лишь частично изложены закономерности формирования лубоволокнистых пучков стебля, поскольку из стеблей масличного льна также можно получать волокно.

Часть 1. ФИЗИОЛОГИЯ ЛЬНА

1.1. РОСТ И РАЗВИТИЕ

1.1.1. Длительность онтогенеза и периодов вегетации. Для льна характерен короткий вегетационный период. А. И. Купцов (1933, с. 65) даже считает как яровые, так и озимые его формы растениями-эфемерами, приспособленными форсировать летнюю вегетацию для избежания летнего зноя и засухи на юге и ранних морозов в северной части ареала, используя при этом реакцию ускорения темпов развития при удлинении дня. Обширными фенологическими наблюдениями установлено, что растения льна проходят фазы вегетации и созревают синхронно с ячменем и яровой пшеницей, что свидетельствует об одинаковой в основном реакции этих видов на изменения метеорологических факторов (Шиголев, 1957).

Вегетационный период основных сортов масличного льна в большинстве случаев продолжительней, чем сортов долгунца (Купцов, 1933, с. 68; Руденко, 1950, с. 100; Минкевич, 1957, с. 48), хотя наиболее скороспелым карликовым абиссинскому и эритрейскому льнам для завершения вегетации в условиях юга России требуется не более 75 и даже 65 дней (Купцов, 1933, с. 72; Рыжеева, 1967). По продолжительности периода от всходов до созревания И. А. Минкевич (1957, с. 51) делит все формы масличного льна на пять групп: очень раннеспелые – не более 75 дней, раннеспелые – от 76 до 82 дней, среднеспелые – от 83 до 95 дней, средне-позднеспелые – от 96 до 105 дней, а у очень позднеспелых форм продолжительность вегетации может превышать 150 дней. На основе многолетних наблюдений в разных зонах огромного ареала распространения масличного льна М. Д. Сафонов (1952) пришел к выводу, что продолжительность вегетации создаваемых сортов должна находиться в пределах от 85 до 95 дней, хотя в отдельные годы вегетационный период таких сортов может удлиняться на 10-13 дней. Такие отклонения в значительной степени обусловлены температурными условиями периода вегетации. Например, по данным А. И. Руденко (1950, с. 100), в полевых опытах с межеумком Шатиловский К-39,

проведенных в течение ряда лет в разных зонах России, число дней от даты сева до созревания варьировало от 80 дней при средней температуре за вегетацию 21,4 °С до 96 дней при 16,7 °С.

В течение своего непродолжительного жизненного цикла растения льна претерпевают последовательный ряд изменений физиологических функций и органообразовательных процессов. По внешним морфологическим проявлениям эти изменения отмечаются как фазы развития и роста льна. Необходимость их учета обусловлена тем, что периоды онтогенеза льна существенно различаются как по отношению растений к факторам внешней среды, так и по степени влияния этих факторов на формирование урожаев. При фенологических наблюдениях за развитием и ростом льна кроме даты сева могут отмечаться следующие фазы: всходы; третья пара настоящих листьев; нижнее ветвление; начало, середина и конец «елочки»; бутонизация; цветение; зеленая спелость; ранняя желтая спелость; желтая спелость; полная спелость (Руденко, 1950, с. 100; Гродзинский А., Гродзинский Д., 1964, с. 330; Долгов и др., 1969; Карпунин, 1976). При детальном изучении отмечаются еще фазы максимального прироста стебля и дифференциации конуса нарастания (Синская, 1957).

Фаза всходов отмечается при появлении над поверхностью почвы разъединившихся семядолей. Отмечают также появление третьей пары настоящих листьев. В отличие от долгунцов для посевов масличного льна важной является фаза нижнего ветвления побега (кущения). Признаком ее наступления условно принято считать достижение 10-15 мм длины боковых побегов, развившихся у основания стебля в пазухах семядолей (Руденко, 1950., с. 102).

Менее четко определены признаки достижения фазы «елочка». Ю. П. Буряков с соавторами (1971, с. 12) считают, что у масличного льна она наступает при наличии у растений 8-10 пар настоящих листьев, а, по мнению А. Р. Рогаша (1976), в фазе «ёлочки» растения долгунцов имеют 5-6 пар листьев. По мнению О. И. Рыжеевой (1967), фаза «ёлочки» наступает при достижении растениями масличного льна высоты 8-12 см, а Ю. П. Буряков с соавторами (1971, с. 12) принимают за начало этой фазы высоту растений 5-7 см. Официальные методические указания по проведению полевых опытов со льном-долгунцом предписывают отмечать фазу «елочки» при высоте растений 5-10 см (Долгов и др., 1969), а Н. Г. Абрамов (1976^б) указывает для этой фазы еще более широкий

диапазон величин высоты растений долгунца от 5 до 15 см. С. М. Маштаков с соавторами (1967) расчлняют эту фазу на три этапа. По их мнению, к началу фазы «ёлочка» высота растений льна достигает 4-5 см, а к середине этой фазы 8-10 см и к ее концу 15-20 см. Однако Н. Г. Абрамов (1976^б) считает, что фаза «ёлочки» заканчивается при достижении растениями долгунца высоты 15 см, после чего начинается следующая фаза быстрого роста стебля.

В специальной литературе встречается мнение, что фаза «ёлочки» у растений льна-долгунца начинается с образования первой пары настоящих листьев. По этому поводу необходимо отметить следующее. Во-первых, очевидна неприемлемость такого подхода к описанию фенологии масличного льна, поскольку это требует признания, что фаза «елочки» начинается раньше важной для этой культуры фазы нижнего ветвления побега. Во-вторых, это требует уточнения логического содержания понятия «физиологическая фаза развития растения». В переводе с греческого *phasis* – появление. Это соответствует требованию достаточно точно определять при фенологических наблюдениях дату наступления той или иной фазы по появлению характерных внешних признаков растений (Руденко, 1950., с. 7). Поэтому по рекомендации отмечать начало всходов (10%) или начало цветения растений льна (Долгов и др., 1969, с. 4), следует записывать в журнале даты этих фенологических явлений. А «периоды между двумя последующими фазами называются межфазными» (Шульгин, 1968, с. 31). Те же авторы, которые началом очередной фазы считают день регистрации предыдущей фазы, понятие «фенологическая фаза» воспринимают как период развития, который большинством авторов описывается как межфазный период. Неприемлемость понимания фенологической фазы не как состояния растения, а как периода его развития очевидна для фазы всходов, а фазой цветения надо было бы считать период от бутонизации до начала зацветания растений. В связи с изложенным началом фазы «елочка» у растений льна, особенно льна масличного, не может быть образование одной или двух пар настоящих листьев.

По описаниям разных авторов различаются также внешние морфологические признаки наступления фазы бутонизации при развитии растений масличного льна. А. И. Руденко (1950, с. 102) рекомендует отмечать дату этой фазы в день появления в пазухах верхних листьев главного побега одного-двух маленьких бутонов,

для обнаружения которых необходимо раздвигать листья на верхушке стебля. О. И. Рыжеева (1967) считает, что регистрировать эту фазу следует позже, при появлении веточек соцветия с бутонами на них.

Признаком начала фазы цветения считается раскрытие лепестков первого цветка соцветия главного стебля. В связи с несовпадением сроков достижения технической спелости посевов льна, возделываемых на волокно и на семена, различают четыре градации фазы спелости: зеленую, раннюю желтую, желтую и полную, различающиеся по цвету коробочек, семян, стеблей и листьев, а также степени сформированности семян и волокна (Карпунин, 1976). В фазе зеленой спелости лишь 65-75% коробочек выполненные с семенами нормальной величины; стебли, все коробочки и семена зеленые. При ранней желтой спелости 65-75% коробочек желто-зеленые, семена в них бледно-зеленые с желтым носиком; остальные коробочки желтые, бурые или зеленые; стебли зеленовато-желтые, волокно в них достигает наилучшего качества. В фазе желтой спелости около 50% коробочек желтые с желтыми семенами, остальные бурые с коричневыми семенами или желто-зеленые с бледно-зелеными семенами, стебли желтые с более грубым и хрупким волокном. При полной спелости все коробочки бурые с твердыми коричневыми, с характерным блеском семенами. При встряхивании соцветий такие семена "гремят" в коробочках.

После даты сева всходы льна могут появляться через 6-7 дней по данным И. В. Якушкина (1953, с. 480) или в среднем через 11 дней (Рогаш, 1976). В разные по погодным условиям годы и при разных сроках сева масличного льна число дней этого периода варьирует от 5 до 18 (Буряков и др., 1971, с. 11), а в различных зонах страны его средняя продолжительность изменяется от 8 до 13 дней (Бессонова, 1957). При достаточной влажности почвы число дней до всходов последовательно возрастало от 4 при температуре воздуха 24,0 °C до 11 при температуре 10,3 °C (Руденко, 1950, с. 101). Прорастают же высеванные во влажную почву семена льна уже через 2 суток при температуре почвы на глубине 10 см 7-10 °C (Сизов, 1952), а в лаборатории при оптимальных условиях даже через 14 часов после замачивания (Токарев, 1974). Третья пара настоящих листьев появлялась у сеянцев масличного льна после даты всходов через 6-7 дней при температуре 16-18 °C и через 12 дней при

10,6 °С, а повышение средней температуры до 21 °С не сокращало продолжительность этого периода (Руденко, 1950, с. 101).

Использование разными авторами неодинаковых критериев регистрации наступления фазы «елочка» у растений льна, а также влияние разных экологических условий на скорость развития в течение межфазного периода всходы-«елочка» являются причиной различных оценок длительности этого периода, приведенных в разных публикациях. А. Р. Рогаш (1976) считает, что фаза «елочки» наступает через 15 и более дней от появления всходов, а по И. В. Якушкину (1953, с. 480) этот период в среднем равен 19 дням. В опытах Л. Д. Фоменко (1973) продолжительность периода всходы-массовая «елочка» варьировала от 13 до 20 дней в зависимости от срока высева льна-долгунца и типа почвы. Фенологические наблюдения в разных зонах возделывания льна показали, что среднее число дней от всходов до образования «елочки» варьирует от 6 до 13 дней (Бессонова, 1957).

Качественное изменение органообразовательных процессов в конусе нарастания побега, проявляющееся в прекращении образования зачатков листьев и начале заложения цветочных бугорков, отмечалось у таких сортов масличного льна, как Сафедак и Уджан на 36-38-й дни от фазы всходов и на 42-й день у более позднеспелого ВНИИМК 324 (Ильина, 1952; Синская, 1957). У сорта льна-долгунца Светоч такая же дифференциация конуса нарастания начинается через 20-25 дней после всходов (Сизова, 1958). Фаза бутонизации при благоприятных условиях наступает уже через 2-3 дня после начала дифференциации конуса нарастания, хотя при дефиците влаги бутоны могут появиться значительно позже (Синская, 1957). Продолжительность периода от фазы 3 пар листьев до бутонизации варьировала у межеумка К-39 в опытах на юге России от 23 дней при температуре 24,3 °С до 30 дней при 15,6 °С, а на севере - от 22 дней при 21,4 °С до 48 дней при 12,4 °С (Руденко, 1950, с. 102). В разных зонах страны среднее число дней межфазного периода «елочка»-бутонизация варьировало от 18 до 30 (Бессонова, 1957). У льна-долгунца начало бутонизации отмечали через 33-34 дня после даты сева (Якушкин, 1953, с. 480), а у масличного льна число дней этого периода изменялось от 40 при непрерывном освещении до 48 дней на естественном дне (Sairam et al., 1975).

Формирование цветков льна происходит очень быстро: уже через 9-15 дней после начала заложения на конусе нарастания по-

бега цветочных бугорков начинается фаза цветения (Ильина, 1951; Сизова, 1958). В благоприятных условиях от начала бутонизации до начала цветения проходит лишь 5-6 дней (Якушкин, 1953, с. 480; Бессонова, 1957), но неблагоприятные условия могут увеличить этот период до 9-13 дней (Бессонова, 1957; Буряков и др., 1971, с. 12). Продолжительность этого периода в значительной степени зависит от температуры: у межеумка К-39 он последовательно возрастал от 4 дней при температуре 26,4 °С до 16 дней при 14,5 °С (Руденко, 1950, с. 103). Общая продолжительность периода от всходов до цветения различных сортов масличного льна варьирует от 37 до 52 дней (Минкевич, 1957, с. 49; Рыжеева, 1967), а у льна-долгунца в среднем 44 дня (Рогаш, 1976).

От начала цветения до начала образования коробочек проходит 5-7 дней (Якушкин, 1953, с. 480). Формирование и налив семян в них при благоприятных условиях завершается у масличного льна через 26-28 дней после оплодотворения (Ильина, 1951). Процессы маслообразования в семенах льна полностью прекращаются к 23-му дню при температуре 25 °С, а после 24-го дня накапливается небольшое количество масла при 20 °С и значительное - при 15 °С; однако полная спелость одновозрастных коробочек достигалась при 20 °С лишь через 35 дней после цветения соответствующих цветков (Dybing, Zimmerman, 1966).

По мнению ряда авторов, отличия сортов льна по продолжительности вегетации обусловлены только разным числом дней от всходов до цветения при равной длительности периодов цветения-желтая спелость (Афонин, Прыгун, 1975) и цветение-полная спелость (Балюра, 1974). Однако О. И. Рыжеева (1967) показала, что по времени наступления фазы цветения нельзя оценивать продолжительность вегетации генотипов масличного льна, так как число дней от цветения до полной спелости у них может варьировать от 37 до 56. В условиях производства период формирования, налива и созревания масличного льна продолжается 50-55 дней (Буряков и др., 1971, с. 14), а по многолетним наблюдениям в Подмоскowie лен-долгунец созревает в среднем через 30 дней после цветения (Рогаш, 1976).

Одной из причин ненаследственной изменчивости продолжительности периода цветения-созревание льна является разная средняя температура воздуха. По данным А. И. Руденко (1950, с. 104), этот период у межеумка К-39 увеличивался с 30 дней при тем-

пературе 24,7 °С до 56 дней при 14,6 °С. Удлиняется этот период также при увеличении продолжительности цветения. М. А. Сизова (1958) показала, что по сравнению с верхними цветками соцветия льна переход к цветению пятого-восьмого цветков запаздывает на 4-5 дней. Разница между образованием первых и последних коробочек в соцветиях масличного льна достигает 15-30 дней (Рыжеева, 1967). В производственных посевах цветение льна длится 15-20 дней (Буряков и др., 1971, с. 12). Цветение соцветия главного побега растений разных сортов масличного льна может продолжаться от 15 до 22 суток (Dybing et al., 1988; Dybing, Lay, 1989). Еще более значительные различия сортов по этому показателю обнаружили Дж. Дэвисон, Д. М. Ерманос (J. Davidson, D. M. Yermanos, 1965): при полевом сортоиспытании самым коротким периодом цветения – 10 дней – был у сорта Imperial, самым длительным – 31 день – у сорта New River, а в условиях теплицы у сорта Imperial 11 дней, у сорта Argentine 61 день.

1.1.2. Изменения морфогенеза и требований к условиям среды в онтогенезе. У нормально созревших семян льна, заложенных на хранение с влажностью 5-6% всхожесть сохраняется на уровне 89-99% в течение 14 лет при условии поддержания влажности воздуха не выше 60% (Dillman, Toole, 1937; Гвоздева, 1970). При повышенной влажности воздуха содержание воды в хранящихся семенах льна может возрастать ежегодно на 1-2% (Heydel, 1966; Малышева, 1967; Andersen S., Andersen K., 1972), что приводит к значительному снижению всхожести уже после 3 лет хранения (Малышева, 1964). Сохранению всхожести хранящихся семян способствуют не только их низкая влажность, но и сниженные температуры и низкое содержание кислорода в газовой среде.

Требования к условиям внешней среды высевных семян резко изменяются. Если семена льна после уборки не теряют всхожести при нагревании до 50 °С (Буряков и др., 1971, с. 85), а оптимальная для их хранения температура близка к 0°, то для прорастающих семян масличного льна оптимальны 20-25 °С, а при 45 °С полностью подавляется их прорастание (Pandey, Ojha, 1981). Для превращения жира в сахар в прорастающие семена льна обязательно должен поступать кислород, минимальное содержание которого в газовой среде должно быть приблизительно в 100 раз выше, чем для прорастания содержащих крахмал зерновок злаков и семян го-

роха; при содержании кислорода в воздухе меньше 1% семена льна совсем не прорастают (Al-Ani et al., 1982).

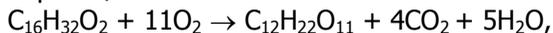
Значительную часть запасов семени, содержащуюся в эндосперме, зародыш льна должен поглотить в виде сахаров и аминокислот в течение очень короткого времени. Поэтому образование аминокислот путем гидролиза запасных белков и еще более сложные процессы превращения жира в сахара должны начинаться вскоре после высева семян и протекать в эндосперме особенно быстро. По этой причине крайне важно быстрое набухание высеянных семян, интенсивное поглощение ими влаги. У семян льна это обеспечивается содержанием в поверхностном слое семенной оболочки большого количества ослизняющихся веществ, быстро поглощающих воду (Гладкий, 1954⁶; Овчаров, 1969, с. 71; Broniewski et al., 1970, s. 95; Токарев, 1974). По данным Broniewski с соавторами (1970, s. 95), в благоприятных условиях семена льна уже через несколько десятков минут полностью насыщаются водой. В исследованиях П. В. Токарева (1974) семена льна, разложенные на фильтровальной бумаге, лежащей на насыщенном водой песке, поглотили через час 34,2%, через 3 часа – 65,7%, а к моменту наклеивания через 14 часов – от 110 до 196% влаги по отношению к их первоначальной воздушно-сухой массе. При непосредственном контакте с водой в опытах П. П. Гладкого (1954⁶) семена долгунца поглотили через 30 минут 47,5% влаги, разных сортов масличного льна от 82,0 до 142,0%, а максимальное насыщение достигалось через 210 минут у долгунца – 115,5%, у сортов масличного льна от 215,5 до 246,5% воды в семенах от их исходной воздушно-сухой массы. Значение ослизняющихся веществ для быстрого набухания семян подтверждается тем, что такой же эффект достигается при покрытии семян, не имеющих таких веществ на семенах, слоем желатинины или агара (Овчаров, 1969, с. 76). Однако при пересыхании верхних слоев почвы для достаточного набухания и прорастания семян льна их рекомендуется высевать на глубину до 6-7 см (Семихненко, Буряков, 1964).

С появлением свободной воды в клетках зародыша и эндосперма начинаются процессы дыхания за счет использования сахаров. Небольшое их количество, содержащееся в семенах, может обеспечить дыхание в течение лишь нескольких десятков минут. Поэтому для поддержания возрастающих процессов метаболизма требуется своевременное превращение высокомолекулярных запас-

ных отложений в сахара, аминокислоты и другие субстраты дыхания и биосинтезов. Особенно быстро должны превращаться жиры в сахара, а белки в аминокислоты в клетках эндосперма, поскольку эти запасы зародыш должен полностью использовать в течение короткого срока от набухания до появления всходов.

Вскоре после начала набухания семян начинается глубокое расщепление запасных белков гидролитическими ферментами – протеазами. При этом алейроновые зерна клеток как зародыша, так и эндосперма семени льна вначале расчленяются на фрагменты, а затем превращаются в вакуоли (Dhar, Vijayaraghavan, 1979). Образующиеся свободные аминокислоты путем переаминирования и дезаминирования трансформируются в фонд аминокислот, необходимый для биосинтеза структурных белков. Из клеток эндосперма аминокислоты транспортируются в зародыш. Если и у льна, как обнаружено у клещевины, продукты гидролиза белков в эндосперме могут поглощаться зародышем лишь в виде глутамина, то предварительно должны происходить соответствующие преобразования аминокислот. Распад белков алейроновых зерен в семенах льна происходит сначала в клетках гипокотилия, апекса побега и листовых примордиев, а в эндосперме начинается с клеток, расположенных вблизи корешка зародыша (Dhar, Vijayaraghavan, 1979).

При прорастании семени льна продукты распада запасного жира клеток зародыша могут непосредственно использоваться в процессах дыхания и биосинтезов разнообразных органических соединений (Sinha, Cossins, 1965). В клетках же эндосперма жир полностью превращается в сахарозу, которая транспортируется в зародыш (Desveaux, Kogane-Charles, 1952). На примере пальмитиновой кислоты такое превращение можно описать балансовым уравнением реакций:



$Q=4CO_2/11O_2=0,36$, где Q – дыхательный коэффициент.

Из этого уравнения следует, что из одной молекулы пальмитиновой кислоты синтезируется одна молекула сахарозы, при этом кислорода поглощается значительно больше, чем выделяется углекислоты.

В отличие от протеолиза белков превращение жиров в сахарозу является значительно более сложным, многостадийным процессом. Начинается он с гидролиза триглицеридов под действием фермента липазы с образованием свободных жирных кислот и глицерина непосредственно в запасующих жир органоидах клеток –

сферосомах. Глицерин поступает в цитоплазму, где восстанавливается до фосфодиоксиацетона и через цепь обращенных реакций гликолиза превращается в сахара.

Свободные жирные кислоты перемещаются в рядом расположенные органоиды клетки глиоксисомы. Там они вначале активируются присоединением коэнзима ацетилирования (КоА) через промежуточную реакцию с аденозинтрифосфатом и в виде ацил-КоА включаются в цикл реакций β -окисления. Эти реакции происходят с большой скоростью, поэтому даже при интенсивном распаде жиров в прорастающих семенах льна и других масличных культур не накапливаются свободные высшие жирные кислоты, а повышение кислотного числа до 3 единиц обусловлено накоплением других кислот (Kartha, Sethi, 1958). При β -окислении жирной кислоты в результате действия комплекса ферментов от нее в каждом цикле последовательно отщепляются двууглеродные ацетильные остатки в форме ацетил-КоА. Здесь же в глиоксисоме ацетил-КоА включается в реакции глиоксилатного цикла, два из пяти ферментов которого – изоцитратлиаза и малатсинтаза – играют ключевую роль в процессе превращения жира в сахар. В прорастающих семенах льна и других масличных культур малатсинтаза катализирует синтез яблочной кислоты из ацетил-КоА и гликолевой кислоты, а изоцитратлиаза расщепляет молекулу изолимонной кислоты на молекулы янтарной и глиоксилевой кислот. Образование глиоксисом и синтез этих ключевых ферментов происходит только в запасающих жир клетках в период превращения жира в сахарозу. По этой причине эти два фермента служат маркерами этого превращения и с окончанием этих процессов подвергаются протеолизу. В семенах льна активность изоцитратлиазы, а значит и скорость распада жира, максимальны на 4-ый день прорастания (Khan et al., 1973). Регуляция реакций глиоксилатного цикла в прорастающих семенах льна осуществляется путем подавления активности изоцитратлиазы при накоплении в глиоксисомах избыточных количеств продуктов катализируемых ею реакций – глиоксилевой и янтарной кислот (Khan, McFadden, 1982). Изоцитратлиаза начинает распадаться под действием протеиназ уже в 4-дневных проростках льна, а малатсинтаза в это время еще стабильна (McFadden, Hock, 1985).

Образующаяся в глиоксилатном цикле янтарная кислота перемещается из глиоксисом в митохондрии, где под действием ферментов цикла Кребса превращается в фумаровую, затем в яб-

лочную и наконец в щавелевоуксусную кислоты. Щавелевоуксусная кислота выходит из митохондрии в цитозоль, где в результате окислительного декарбоксилирования превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту. Эта кислота служит исходным материалом для синтеза глюкозы и фруктозы в цепи обращенных реакций гликолиза. На окончательном этапе сложных процессов использования запасов жира в прорастающих семенах из глюкозы и фруктозы синтезируется сахароза, которая является основной транспортной формой углеводов.

Интенсивный распад жира и белка в прорастающих семенах должен сопровождаться таким же быстрым использованием сахарозы и аминокислот зародышем, поскольку осмотически активные метаболиты не могут накапливаться в клетках в больших количествах. За счет обильного гетеротрофного питания скорость роста главного корня проростков льна до появления всходов превышает 3 см в сутки, что значительно больше, чем в последующие фазы (Давидян, 1958). В прорастающих семенах льна происходит также рост семядолей зародыша (Рогаш, 1976). Хотя в этот период прироста стебля невелики (Давидян, 1958), увеличивается размер конуса нарастания побега зародыша льна, а также число примордиальных листочков на нем: через сутки после замачивания семян обнаруживается их первая пара, а спустя трое суток заложен уже шестой примордий (Williams, 1975). Значительная часть запасов семени льна расходуется на дыхание: на 5-7-ой день проростки теряют до 25% от массы исходных семян (Ермаков и др., 1969).

В прорастающих семенах льна рост семядолей сопровождается изменениями их анатомического строения, которые необходимы для осуществления в них фотосинтеза при переходе сеянца от гетеротрофного к автотрофному питанию. Плотные сомкнутые клетки мезофилла как его палисадной, так и, особенно, губчатой тканей, разрастаются таким образом, что между ними образуется необходимая для газообмена сеть воздухоносных межклетников, соединенная с полостями формирующихся устьиц. В жилках семядолей завершается формирование клеток флоэмы и образуются сосуды ксилемы.

С разрастанием семядолей и развитием конуса нарастания коррелирует удлинение подсемядольного колена (гипокотилия) проростка льна (Кондратьева-Мельвиль, 1979, с. 48). Объясняется это поступлением ростовых веществ в гипокотиль из растущих семядо-

лей и почки, где происходит высвобождение ауксина из связанного (конъюгированного) состояния и частично дополнительного его биосинтеза в зародыше семени льна (Валынец, Ціхан, 1984). Ростовые вещества обуславливают также ориентацию проростка в пространстве: вследствие проявления отрицательного геотропизма гипокотиль растёт вертикально вверх, а положительный геотропизм ориентирует рост корешка вертикально вниз независимо от того, в каком положении находилось прорастающее семя. Если гипокотиль проростка расположен горизонтально или под углом менее 90° к горизонту, то в клетках его нижней стороны накапливается больше ауксина. Это приводит к ускорению роста нижней стороны и к изгибанию за счёт этого гипокотыля до тех пор, пока не будет достигнуто его вертикальное положение. Однако в зоне гипокотыля, расположенной непосредственно под семядолями и почечкой, концентрация ауксина при отсутствии света выше оптимума, поэтому дополнительное количество этого ростового вещества в нижней стороне этиолированного гипокотыля тормозит его рост, что приводит к положительному геотропизму, образованию изгиба (гипокотыльной петли) под семядолями. За счёт этого растущий гипокотиль раздвигает частицы почвы верхней частью петли, что предохраняет семядоли и почечку от механических повреждений. Концентрация ауксина в тканях корня также превышает оптимум как из-за более высокой чувствительности корня к ростовому веществу, так и по причине его базипетального оттока из гипокотыля. Поэтому дополнительное накопление ауксина в клетках нижней стороны отклонившегося от вертикали корня тормозит рост этой стороны до тех пор, пока корень не начнет расти вертикально вниз. Достижение такой ориентации корня ускоряется тем, что на той же его стороне накапливается и ингибитор роста – абсцизовая кислота, которая синтезируется в корневом чехлике.

После того как над поверхностью почвы появится гипокотыльная петля, а затем и семядоли, под влиянием солнечного света ускоряется окислительный распад ауксина, снижается его содержание в гипокотыле. Поэтому вскоре прекращается рост в большей части гипокотыля, а почти не растущая до этого зона гипокотыльной петли начинает расти, проявляя при этом уже отрицательный геотропизм вследствие снижения содержания ауксина ниже оптимального уровня. Это приводит к распрямлению петли, одно-

временно разворачиваются семядоли, занимая на следующий день горизонтальное положение.

После расхождения семядолей усиливается рост конуса нарастания побега. На нем не только продолжают закладываться все новые зачатки листьев (примордии), но и происходит рост сначала супротивных, а затем и листьев, расположенных на стебле по спирали. Скорость роста корня льна в это время несколько уменьшается, но еще медленней растет стебель (Давидян, 1958). Появление при этом через малые промежутки времени очередных листьев формирует специфичный морфотип, называемый "елочкой", характерной особенностью которого является наличие на коротком стебле большого числа узких листьев. Отмечается наступление этой фазы при образовании от 10-12 (Рогаш, 1976) до 16-20 листьев (Буряков и др., 1971, с. 12), а к началу быстрого роста стебля на нем уже имеется от 50 до 68 листьев в зависимости от сорта (Ильина, 1954^a).

Медленный рост стебля в начале вегетации льна связан с очень слабой его реакцией на ростовые вещества. Об этом свидетельствует, в частности, необычно высокая для двудольного растения устойчивость льна в этот период к обработке растворами синтетических аналогов ауксина 2М-4Х (2-метил-4-хлорфеноксиуксусная кислота) и даже 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота), что позволяет использовать их в качестве гербицидов для уничтожения двудольных сорняков в посевах льна (Гупало, Скрипчинский, 1971, с. 189). Устойчивость растений льна к этим гербицидам быстро нарастает по мере появления первых настоящих листьев и достигает наибольшей степени ко времени образования 5-6 листьев (Альгрен и др., 1953., с. 134). Резко снижается устойчивость льна к обработкам растворами аналогов ауксина с началом периода быстрого роста стебля (Абрамов, 1976). Поэтому при внесении 2М-4Х в дозе 1,5 кг/га с начала периода замедленного роста стебля при высоте 4-5 см и в середине периода (высота 8-10 см) урожаи семян льна повышаются, а при такой же обработке посевов в конце этого периода при высоте растений 15-20 см – снижаются (Маштаков и др., 1967).

Масличный лен значительно устойчивее прядильного к обработке синтетическими аналогами ауксина. Если на посевах долгунца рекомендуется использовать в качестве гербицида только 2М-4Х в невысоких дозах при высоте растений от 5 до 15 см, то ре-

комендуемая доза 2М-4Х для масличного льна в 2,5 раза выше, возможно ее применение в течение роста растений от 2,5 до 20-25 см, и допускается использование также и 2,4-Д (Краткий справочник по борьбе с сорняками химическими средствами.– М.: Сельхозгиз, 1959, с. 68-70). Если для обработки долгунцов гербицидом 2М-4Х оптимален срок от 5 до 10 дней после всходов при высоте растений 3-6 см (Mikaliuniene, 1984), то урожай семян масличного льна повышается даже при обработке препаратом 2,4-Д при высоте растений 16-20 см (Бородин, Щербиник, 1967). Обнаружены также наследственные различия по чувствительности к обработкам аналогами ауксина 2М-4Х и 2,4-Д среди сортов как прядильного (Маштаков и др., 1967), так и масличного льна (Tandon, 1949; Nalewaja, Bothun, 1969). Различаются сорта льна и по устойчивости к гербицидам других типов, например, к атразину (Andersen, Behrens, 1967), к хлорсульфурону (Чикризова и др., 1997). Однако хотя у толерантного к 2М-4Х сорта масличного льна Volley снижение урожая семян при обработке этим препаратом было на порядок меньше, чем у сорта Newbud, их различия по устойчивости к гербицидам дикамба, пиклорам, бромксинил и далапон были небольшими (Nalewaja, Bothun, 1969).

Хотя лен в начале вегетации слабо реагирует на обработку ростовыми веществами, он очень чувствителен к ингибиторам роста. В частности, Mayer и Poljakoff-Mayber (цит. по Кефели, 1974, с. 143) показали, что по сравнению с горчицей, свёклой и луком степень подавления проростков льна растворами кумарина была на порядок выше, а по сравнению с пшеницей – в 100 раз, и с рисом – в 200 раз выше.

Известно, что гиббереллин является специфическим ростовым веществом, усиливающим рост стебля за счет увеличения не числа, а размеров междоузлий, поэтому особенно чувствительны к нему растения с короткими междоузлиями (Кефели, 1974, с. 94). У льна в фазе “елочки” очень короткие междоузлия стебля. Однако в отличие от других видов растений лен не реагировал на обработку растений растворами гиббереллина, что было показано в опытах с сортами как масличного (Алексеев, Мелентьева, 1964), так и прядильного льнов (Городний, Вывалько, 1964). А. М. Гродзинский (1969) показал, что лен реагирует на гиббереллин только в том случае, если используются в 10 или в 100 раз более концентрированные растворы этого фитогормона, чем при обработке растений других видов. Н. И. Городний и И. Г. Вывалько (1964)

предположили, что причиной исключительно слабой реакции льна на экзогенный гиббереллин может быть достаточное содержание собственного гиббереллина в растениях. В таком случае остается непонятным, почему не растут междоузлия стебля льна во время фазы "елочки" и почему проводимые авторами обработки в этот период не стимулировали рост стебля. Известно также, что обработка растворами ретардантов, т. е. веществ, нарушающих биосинтез гиббереллина в растениях, укорачивает стебли льна в меньшей степени, чем при обработке растений зерновых культур (Жигарев, 1971). Для уменьшения высоты растений льна их посевы обрабатывают ретардантами после выхода из фазы "ёлочки", в период быстрого роста стебля (Gubbels, 1976; Gudelis, 1984).

Период медленного роста стебля, определяющий морфотип "елочки" растений льна, продолжается до тех пор, пока на конусе нарастания побега образуются зачатки листьев. Прекращается образование примордиев и начинается быстрый рост стебля только после индуцирования дифференциации конуса нарастания, образования зачатков цветков в пазухах листовых бугорков. Индуктивными внешними условиями для этого являются низкие положительные температуры для прохождения яровизации и длинный день в период световой стадии. Эти факторы среды изменяются в течение сезона, поэтому зависимость репродуктивных процессов от температуры и фотопериода обеспечивает адаптацию растений к сезонным климатическим изменениям.

Задержка цветения при отсутствии холодого стимула в начале вегетации особенно важна для форм льна из южных регионов для избежания опасности повреждения репродуктивных органов морозами. На родине таких льнов полуозимые сорта постоянно, а яровые нередко возделываются при осеннем сроке сева (Синская, 1954^б). Поэтому растениям полуозимых сортов льна из Закавказья и Малой Азии для прохождения яровизации требуется 12-18 дней при температуре 3-8 °С (Сизов, 1952; Шаров, 1958), а у отдельных генотипов из таких популяций длительность этого периода достигает 25-30 дней (Синская, 1952, 1954^а). Продолжительна также стадия яровизации у дикорастущего льна, семена которого тоже могут прорасти с осени (Синская, 1954^б). Минимальную реакцию на низкую температуру проявляют все сорта льна-долгунца северного происхождения (Сизов, 1952; Шаров, 1958). Сорта масличного льна очень разнородны по степени влияния низких температур на сроки

цветения, причем продолжительность яровизации зависит от географического происхождения сорта (Сизов, 1952). По данным Е. Н. Синской (1952, 1954^а), распространенные в стране сорта масличного льна не реагируют существенно в условиях Краснодара на яровизацию проростков, но у некоторых среднеазиатских и средиземноморских образцов, таких как алжирский полумежеумок, хивинский кудряш, кашгарские поздние кудряши, такое холодное воздействие заметно ускоряет цветение.

Оценки требуемой длительности яровизации проростков и растений обычных сортов масличного и прядильного льна, по данным разных авторов, в значительной мере не согласуются. Это объясняется нерешенностью задачи надежного определения срока завершения процессов яровизации (Синская, 1954^а), неодинаковой фоновой температурой при проведении опытов в разных климатических зонах (Сизов, 1952) и тем, что реакция льна на воздействие холодом не качественная, а количественная. Так все обычные сорта проходят яровизацию с небольшой задержкой цветения при температуре выше 10 °С, а северные сорта прядильного и масличного льна успешно завершают яровизацию даже при летнем севе при температурах около 20 °С, тогда как полуозимые льны не цветут или значительно задерживают цветение при температурах 10-15 °С (Сизов, 1952; Шаров, 1958).

Индукцированные пониженными температурами качественные изменения клеток сами по себе еще не вызывают цветения, но делают эти клетки восприимчивыми к действию длинного дня, индуцирующего цветение. В исследованиях со многими видами растений установлено, что такие изменения происходят в делящихся клетках конуса нарастания побега. В опытах же с проростками сорта льна Mahoba S. C. Chakravarti и V. R. G. Kurup (1974) обнаружили, что не делящиеся клетки эпидермиса декапитированных гипокотилей также могут воспринимать стимулирующее влияние яровизации независимо от апикальной меристемы.

К воздействию длинного дня семена северных сортов льна становятся восприимчивыми уже с фазы появления всходов (Синская, 1954^а). И. Я. Шаров (1958) объясняет это завершением ими яровизации еще в состоянии проростков. Некоторые сорта южного происхождения, по данным И. Я. Шарова (1958), начинают реагировать на фотопериод через 5-6 и даже через 10-12 дней после всходов.

В результате детального изучения реакции растений льна на фотопериодическое воздействие было установлено, что оптимальной для них является продолжительность дня 18 часов, обеспечивающая не только минимальный период вегетации, но и максимальный урожай семян, хотя общая биомасса растений и длина побегов была несколько больше при 24-часовом дне, т. е. непрерывном освещении (Singh et al., 1938). И. А. Сизов (1952) также показал, что цветение разных сортов льна-долгунца задерживается на 1-7 дней на 14-часовом дне, на 3-9 дней на 13-часовом, на 5-18 дней на 12-часовом и на 16-36 дней на 10-часовом дне по сравнению с числом дней от всходов до цветения на естественном дне (17-18 часов). В условиях тех же вариантов укороченного дня различные сорта масличного льна южного происхождения задерживали цветение на 2-20, 3-34, 11-44 дня и от 24 до 54 дней соответственно, а при непрерывном освещении цветение разных сортов льна ускорялось на 2- 9 дней.

Эффективность реакции льна на благоприятный фотопериод зависит и от температуры. При 7-10 °С растения задерживались в развитии, а некоторые сорта не зацветали, при среднесуточной температуре 12-15 °С оптимально сочетается рост стеблей долгунцов и сроки их цветения, при температуре выше 20 °С в большей мере ускоряется цветение, но снижается высота растений (Сизов, 1952). По данным И. Я. Шарова (1958), для фотопериодических реакций разных сортов льна температурный оптимум варьирует от 13-16 °С для северных и горных льнов до 17-23 °С для межеумков и кудряшей из южных стран.

Известно, что у любых видов растений содержание природных гиббереллинов на длинном 16-18-часовом дне всегда больше, чем на коротком, т. к. на свету они синтезируются, а в темноте разрушаются (Чайлахян, Ложникова, 1966). Вследствие дефицита гиббереллинов у розеточных и короткостебельных длиннодневных растений происходит накопление на длинном дне этого необходимого для роста стеблей и цветения гормона и в результате этого или при опрыскивании растений растворами гиббереллина индуцируется дифференциация конусов нарастания, заложение на них цветков (Чайлахян, 1964). Однако слабая реакция льна на опрыскивание растворами гиббереллина (Алексеев, Мелентьева, 1964; Городний, Вывалько, 1964; Гродзинский, 1969) дает основание полагать, что у этого растения более сложен механизм реализации фотопериодиче-

ской реакции. В пользу этого вывода свидетельствуют и результаты изучения генетического контроля сроков цветения льна. Этот признак контролируется как минимум двумя генами, значительны также эффекты эпистатического взаимодействия неаллельных генов и взаимодействия генотип-среда (Baker et al., 1972).

Хотя все сорта культурного льна относятся к растениям длинного дня, темпы развития разных генотипов в различной степени зависят от фотопериодического воздействия. Например, в условиях Краснодара некоторые сорта масличного льна из Аргентины, США и Канады не цвели на 10-часовом дне до конца июля, а образец из Испании зацвел почти одновременно на естественном и 10-часовом дне (Минкевич, 1957, с. 50). Лен-долгунец зацветает, хотя и с большой задержкой, на 9-10-часовом дне, а стелющиеся малоазиатские льны на таком фотопериоде не образуют соцветий (Разумов, 1961, с. 314). На 10-часовом дне максимальная задержка цветения составляла по сравнению с контролем у долгунцов 90%, а у южных кудряшей – 123% (Сизов, 1952). Бельгийские сорта льна при высеве в Индии в ноябре-декабре не задерживались в развитии, тогда как такая задержка наблюдалась у сортов льна из России (Basu, Bose, 1975).

Период восприимчивости растений льна к фотопериодическому воздействию ограничивается частью онтогенеза от завершения яровизации до прекращения закладки в конусе нарастания зачаточных листьев (Балюра, 1974). Период от даты всходов до начала дифференциации конуса нарастания у сорта долгунца Светоч равен 20-25 дням (Сизова, 1958), а у разных сортов масличного льна от 36 до 42 дней (Ильина, 1952). Период же восприимчивости к фотопериоду по оценкам Е. Н. Синской (1954а) оказался более коротким, равным у долгунца и скороспелого кудряша 15 дням, у возделываемых в стране сортов масличного льна 18-21 дню, у поздних южных масличных льнов – 27-30 дням. По результатам исследований И. Я. Шарова (1958) самый короткий период восприимчивости к длинному дню 18-20 дней у горных льнов и 20-24 дня у северных долгунцов, а наиболее длителен этот период 26-28 дней у долгунцов более южных зон России, а также у долгунцов и межеумков из Западной Европы. Еще более длительными сроками оценил длительность этого периода И. А. Сизов (1952). По его данным, световая стадия наиболее коротка у долгунцов 20-29 дней, у большинства сортов масличного льна 29-31 день, у арген-

тинского К-4250 35 дней, самая длинная световая стадия у полуозимых льнов до 36 дней.

Эти противоречия в оценках длительности периода восприимчивости растений льна к длине дня объясняются, по-видимому, разными методиками опытов, проводимых с этой целью. В частности, И. А. Сизов (1952) считал излишним испытывать фотопериодические реакции растений льна в течение всего периода от всходов до бутонизации. Он считал достаточным установить срок окончания этого периода, и тогда, зная сроки завершения яровизации, можно вычислить длину световой стадии. И. Я. Шаров (1958) определял начало световой стадии не по времени завершения яровизации, а экспериментально выявлял даты начала реакции на длину дня, и окончанием периода такой реакции он считал дату не начала дифференциации конуса нарастания, а завершения образования на нем нижних цветковых бугорков, до начала вступления растения в фазу быстрого роста. Е. Н. Синская (1954^а; 1963) таким же способом определяла начало реакции на длину дня, но считала, что период восприимчивости к фотопериоду завершается до начала дифференциации конуса нарастания и даты максимальных приростов побега, поэтому она проводила прямые определения прекращения реакции растений на длину дня. По ее мнению, такие оценки продолжительности периода восприимчивости к фотопериоду очень точны для ранних и среднеранних сортов с очень коротким периодом яровизации, а для позднеспелых и сильноветвистых сортов труднее получить четкие цифры. Установлено также, что для индукции образования всех цветков соцветия льна требуется на 6-8 дней более продолжительное действие оптимального фотопериода, чем для образования только самых верхних цветков побега (Сизов, 1952; Шаров, 1958).

Дифференциация конуса нарастания побега, как показатель перехода растения от вегетативного к генеративному развитию является важным переломным этапом в его онтогенезе, качественно изменяющим органообразовательные и физиологические процессы. Несмотря на то, что лен относится к числу самых скороспелых масличных культур, прекращение образования зачатков листьев и заложение цветочных бугорков происходит у него позднее, чем у ряда более позднеспелых культур. Так, по данным А. И. Ильиной (1952), у разных сортов масличного льна дифференциация конуса нарастания побега начинается через 36-42 дня после всходов, а в

тех же условиях у разных сортов подсолнечника такие изменения конуса происходили через 18-24 дня, кунжута – через 10 дней, кле-щевины – через 20-23 дня, яровой сурепицы – через 10 дней, индау – через 7 дней. Поэтому раннее созревание льна обеспечивается тем, что относительно длительный период вегетативного роста сочетается в его онтогенезе с ускоренным генеративным развитием.

С прекращением образования зачатков листьев конус нарастания вытягивается, из полукруглого становится конусовидным, прозрачным и через 3-4 дня в пазухах верхних листовых бугорков появляются 2-3 цветочных бугорка (Ильина, 1951; Шаров, 1958). В отличие от последовательности заложения листовых бугорков процесс появления и дифференциации очередных цветочных бугорков идет не снизу вверх, а сверху вниз, и восьмой зачаток цветка появляется через 4-5 дней после первого (Сизова, 1958^а, 1958^б). При появлении цветочных бугорков они очень сближены, но через 1-2 дня происходит быстрое удлинение как конуса нарастания, так и оснований цветочных бугорков, что в дальнейшем приводит к образованию ветвей соцветия (Ильина, 1954^а). Вследствие этого каждая веточка соцветия несет цветок, а затем коробочку, поэтому ветвистость метелки является показателем семенной продуктивности льна (Синская, 1954^а).

В связи с этим особенно важно знать причины, обуславливающие прекращение закладки цветочных бугорков, а следовательно, ограничивающие ветвление соцветия, число цветков и коробочек в нем. Прекращение закладки листовых бугорков обусловлено в основном генотипом растения льна, и только короткий день во время заложения примордиев приводит к продлению этого процесса, к увеличению числа листьев как на технической части стебля (Сизов, 1952^а), так и в целом на всем главном стебле (Сизов, 1963). В то же время размер соцветия, число коробочек в нем в очень большой степени зависит от условий выращивания растений льна (Сизов, 1952^а, 1952^б). Особенно резко уменьшается число коробочек в соцветии льна вследствие уменьшения площади питания растений в посевах как долгунцов (Сизов, 1952^б; Абрамов, 1976), так и масличных сортов (Молочаева, 1955; Novotny, 1979). При испытании шести сортов масличного и прядильного льна на градиенте густот полевых посевов с изменением площадей питания от 6,5 до 6600 см²/раст. было установлено, что несмотря на очень большие изменения продуктивности метелок, характер реакций растений на

изменение густоты стояния по числу коробочек на побег и другим признакам определяется генотипом сорта (Khan, Bradshaw, 1976). Наследственные различия по размерам соцветий льна в значительной степени зависят от того, в каких частях стебля в пазухах листьев закладываются цветки, а следовательно и ветви метелки. Если для долгунцов характерно ветвление только в самой верхней части стебля, у межеумков – в его верхней трети, то у кудряшей ветвление начинается обычно с нижней трети стебля (Сизов, 1952^б). Поэтому обычно по числу коробочек в соцветии растений сорта масличного льна превосходят сорта прядильного, хотя могут быть и исключения. Например, в одном из опытов при расстояниях между растениями в посевах 1 дюйм число коробочек в соцветиях составило у масличных сортов Redwing 3,6, Maroc 3,0, у прядильного Wiera 3,4, а с увеличением дистанции между растениями до 6 дюймов число коробочек на побег возросло у этих сортов соответственно в 5,1, в 3,6 и в 3,9 раз (Khan et al., 1976).

Важным критерием отличия прядильных льнов от масличных является значительно увеличенная у долгунцов доля технической части стебля от общей высоты растений и меньшая длина соцветия, причем между относительными размерами этих частей побега наблюдается отрицательная корреляция (Сизов, 1952^б; Минкевич, 1957. с. 38). Причиной этой зависимости являются наследственные различия по числу листьев, в пазухах которых могут закладываться цветочные бугорки, развиваться цветки и веточки метелки. Поэтому должны существовать и физиологические процессы, в разной мере ограничивающие образование зачатков цветков в пазухах листьев растений различных генотипов льна. О характере таких процессов можно судить по данным Е. Н. Синской (1954^а), которая показала, что стимуляция образования дополнительных побегов от основания стебля без улучшения питания растений приводит к подавлению ветвления соцветия льна. Еще более важные результаты получили в своих опытах J. Davidson и D. M. Yermanos (1965). Они установили, что при непрерывном ежедневном удалении бутонов растения льна вырастали более высокими, с большим числом ветвей, долго оставались зелеными и образовывали в 10 раз больше цветков, чем когда они были оставлены для оплодотворения и образования семян. Эти авторы показали также, что стерильные из-за дефектов пыльников цветки не подавляли образование новых цветков. Эти данные, а также изложенные выше факты, свидетельствуют о том,

что в растениях различных генотипов льна в разной мере проявляется взаимоугнетение органов вследствие внутренней конкуренции между ними, которая в большой степени обостряется по мере усиления как конкуренции между растениями в посевах, так и дефицита влаги и питательных веществ в почве.

Последовательность процессов формирования органов цветка льна детально описала М. А. Сизова (1958^a, 1958^b). Вначале из цветочного бугорка вычленяется чашечка, затем венчик, далее круг тычинок и последним формируется пестик. На первом этапе быстрее растут чашелистики и пыльники, а затем более интенсивным становится рост пестика и лепестков. Когда пыльники достигают величины 0,2-0,4 мм, в них закладывается археспориальная ткань – мате-ринские клетки пыльцы. В это время зачаточный пестик представляет собой еще недифференцированный бугорок, но в нем уже начинается внутренняя дифференциация: под слоем нуцеллюса обособляются крупные археспориальные клетки, одна из которых становится в дальнейшем материнской клеткой зародышевого мешка. В пыльниках, достигших длины 0,7-0,8 мм, уже распались сформировавшиеся ранее тетрады и образовалась одноядерная пыльца, а в завязи к этому времени происходит заложение семязпочек. На этом этапе становятся видными бутоны. За время дальнейшего увеличения пыльников до длины 0,9-1 мм в пыльце происходит деление ядра, и она становится двуядерной, в каждом пыльцевом зерне обособляются генеративная и вегетативная клетки. В этот период развития цветка в семязпочках идет образование мегаспор, и затем формирование зародышевого мешка. Когда пыльники в цветке достигают величины 1,5 мм, пыльца в них становится физиологически зрелой. В пыльцевом зерне льна генеративная клетка делится до его прорастания, и в результате образуются два спермия, пыльца становится трехядерной.

Завязь льна образуется из пяти плодолистиков и поэтому имеет пять гнезд. Каждое гнездо делится еще пополам неполной перегородкой, которая разделяет нижнюю часть гнезда, но не доходит до верхней его части, в результате чего завязь льна делится на десять гнезд. Внутри каждого гнезда развивается семязпочка. Закладывается она в виде бугорка, в котором сразу же начинается внутренняя дифференциация – обособление археспориальных клеток, одна из которых становится материнской клеткой зародышевого мешка. Развитие зародышевого мешка идет по моноспорическому

восьмиядерному типу. В результате трех последовательных делений мегаспоры образуются восемь ядер. Четыре из них образуют две синергиды, яйцеклетку и верхнее полярное ядро, а остальные четыре формируют в халазальной части три антиподиальные клетки и нижнее полярное ядро. Ко времени готовности к оплодотворению полярные ядра сближаются и сливаются друг с другом, образуя вторичное ядро зародышевого мешка, которое располагается рядом с яйцеклеткой. Антиподы глубоко заходят в халазальную часть, погружаются в нуклеарную ткань зародышевого мешка и превращаются в гаустории. В результате деления вторичного ядра после оплодотворения образуется эндосперм. От заложения цветочного бугорка до полного формирования всех частей цветка проходит от 9 до 15 дней и более в зависимости от условий внешней среды. Чем ниже апекса конуса нарастания закладывается цветочный бугорок, тем относительно позже происходят описанные процессы формирования органов цветка и цветение.

После перехода растений льна от вегетативного к генеративному развитию рост вегетативных органов не только не подавляется, а даже значительно усиливается. Если до бутонизации приросты растений в высоту составляли от 4 до 8 мм за сутки, то с начала дифференциации конуса нарастания побега начинается быстрый рост стебля и ветвей соцветия. К началу формирования генеративных органов в большинстве цветочных бугорков среднесуточные приросты высоты растений достигают максимальных величин 30-35 мм у сортов прядильного льна и 15-35 мм у масличного (Шаров, 1958). В меньшей степени усиливаются в это время приросты в высоту у позднеспелых и сильно кустистых льнов (Синская, 1963), а наиболее сильно выражен максимум приростов у долгунцов. По данным И. А. Сизова (1952⁶), растения сорта прядильного льна Светоч за 32 дня от всходов до бутонизации достигали высоты 24,8 см, или 25% от конечной величины, а за 19 дней от начала бутонизации до конца цветения прирост составил 75,8 см, или 75% от общей высоты. С фазы бутонизации усиливается также и рост корней, хотя и в меньшей степени, чем рост побегов. До бутонизации у всех форм льна корни растут быстрее, чем побеги, а после бутонизации у долгунцов среднесуточные приросты высоты побегов превышают приросты длины главного корня (Давидян, 1958). С окончанием цветения резко подавляется рост как

стеблей (Сизов, 1952^б; Шаров, 1958), так и корней льна (Давидян, 1958).

Период от дифференциации конуса нарастания до конца цветения является особенно важным в онтогенезе льна, т. к. в это время происходит не только быстрое увеличение вегетативных органов, но и наиболее интенсивное накопление биомассы, а также определяются размеры соцветий, число цветков в них (Сизов, 1952^б). Поэтому от обеспеченности растений в это время ресурсами внешней среды в значительной степени зависит реализация потенциала урожайности льна. В частности, использование части дозы минеральных удобрений в качестве подкормки перед началом быстрого роста льна в большей мере повышает урожай семян и волокна, чем внесение всей дозы перед севом (Шаров, 1958).

Продолжительность периода цветения льна в значительной мере определяется тем, какое число цветков заложилось на побегах. Если на побеге растения льна-долгунца образуется 5-8 цветков, что имеет место при густоте посевов 1600-2000 раст./м², разница в зацветании верхних и нижних цветков составляет 4-5 дней (Сизова, 1958). Для масличного льна характерно образование большего числа цветков в соцветии, тем более, что возделывается он при меньших густотах посевов, поэтому разница в зацветании первых и последних цветков достигает 15-30 дней (Рыжеева, 1967; Dybing et al., 1988; Dybing, Lay, 1989). Чем продолжительней период цветения, тем обычно образуется больше коробочек, тем в среднем выше потенциал урожайности масличного льна (Davidson, Yermanos, 1965; Буряков и др., 1971, с. 13; Dybing et al., 1988). Поэтому обработка его посевов при окончании цветения растворами регуляторов роста хлорфлуоренола или дихлорфлуоренола вызывает возобновление цветения, задержку на несколько дней старения растений, увеличение урожая семян в разные годы от 0,2 до 18,2% и сборов масла в среднем с 7,4 до 7,7 ц/га, повышение масличности семян с 41,0 до 43,4% (Dybing, Lay, 1982; Lay, Dybing, 1983). Возрастает продолжительность цветения масличного льна и в условиях неблагоприятного фотопериода (Туманов, Гареев, 1951; Dybing, Zimmerman, 1966). Рекордные урожаи семян масличного льна получают при благоприятных условиях возделывания и неограниченной длительности вегетации в Калифорнии за счет созревания коробочек не только основного, но и второго и третьего периодов цветения (Davidson, Yermanos, 1965).

Однако при возделывании масличного льна в России, особенно в Сибири и на Урале, не созревают коробочки, образовавшиеся в результате не только вторичного цветения, но и поздно зацветших цветков при недружном основном периоде цветения, что затрудняет уборку и увеличивает потери урожая (Минкевич, 1957, с. 61; Буряков и др., 1971, с. 13). Поэтому селекционеры ведут отборы на дружное цветение и созревание льна (Сафонов, 1952; Рыжеева, 1967). При ограничении длительности периода цветения урожайность сортов масличного льна тем выше, чем больше число ежедневно расцветающих цветков в расчете на единицу площади посева (Dybing, Lay, 1989). Во второй половине периода цветения зацветает меньше цветков, чем в первой половине периода (Буряков и др., 1971, с. 13). Поэтому различия сортов масличного льна по урожайности особенно тесно коррелируют с интенсивностью цветения в течение второй половины этого периода (Dybing et al., 1988). Общее число цветков, образовавшихся за период цветения на единице площади посева, варьирует в сравнимых условиях от 3260 шт./м² у прядильного льна до 6260 шт./м² у лучших сортов масличного льна, общее число коробочек от 2440 до 6000 шт./м² соответственно, доля опавших цветков 0-25% (Dybing, Lay, 1989).

Процесс образования семени льна от оплодотворения яйцеклетки до полной спелости продолжается в условиях повышенных температур 25-30 дней (Ильина, 1951, 1953; Кантор, 1964; Pretova, Vojtekova, 1985). При умеренных температурах длительность этого периода возрастает до 35-36 дней (Кантор, 1964), при поздних сроках сева – сокращается (Ziemnicki, 1989).

Оплодотворение происходит через 3-5 часов после попадания пыльцы на рыльце цветка льна (Сизова, 1958; Кантор, 1964). За это время пыльца прорастает, образовавшиеся пыльцевые трубки врастают в проводниковую ткань столбика пестика, проходят через него и входят в зародышевый мешок завязи через микропиле семязачатки, прорастая через одну из синергид, которая при этом разрушается. В зародышевом мешке пыльцевая трубка доходит до пространства между яйцеклеткой и вторичным ядром, где вскрывается, освобождая оба спермия (мужские гаметы). Вскоре ядро одного из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, образуя зиготу, а ядро второго спермия – со вторичным (центральным) ядром зародышевого мешка, образуя первичное ядро эндосперма. Через 2-

4 часа после слияния мужского и женского ядер в яйцеклетке обнаруживаются два ядрышка, что свидетельствует об окончании оплодотворения и образовании зиготы. Эти два ядрышка затем сливаются, но оплодотворенная яйцеклетка делится не сразу, а после периода созревания, завершающегося через 24-30 часов после опыления. Созревшая зигота делится на две клетки поперечной перегородкой. Более крупная базальная дочерняя клетка, обращенная к микропиле, при дальнейшем делении образует однорядную нить клеток – суспензор (подвесок). Вторая клетка двуклеточного зародыша, обращенная к халазальному полюсу, дважды делится в продольном направлении, образуя уже через двое суток после опыления 4-клеточный зародыш. На 3-4-й день сформирован уже многоклеточный, шарообразный (глобулярный) зародыш, висящий на длинном подвеске.

Первичное ядро эндосперма, образовавшееся в результате слияния второй мужской гаметы с вторичным ядром зародышевого мешка, созревает за более короткий срок. Его первое деление наблюдается в то время, когда в яйцеклетке еще видны два ядрышка (Сизова, 1958), а когда начинает делиться зигота, в зародышевом мешке уже насчитывается 8-10 ядер эндосперма (Кантор, 1964). Их дальнейшее деление формирует эндосперм нуклеарного (ядерного) типа вследствие того, что вначале между свободно располагающимися в цитоплазме зародышевого мешка ядрами не формируются клеточные перегородки. В результате образования в зародышевом мешке большой центральной вакуоли слой цитоплазмы с ядрами отодвигается к стенкам мешка, особенно в область микропиле. Через 5-6 дней после опыления, ко времени перехода от глобулярной к сердцевидной фазе развития зародыша между свободными ядрами эндосперма закладываются фрагмопласты, в них формируются клеточные перегородки, в результате чего нуклеарный эндосперм превращается в клеточный (Кантор, 1964; Erdelska, 1980).

Переход от глобулярной к сердцевидной фазе развития зародыша начинается с замедления деления клеток в его морфологически верхней части – зоне будущей точки роста побега. В результате этого верхушка уплощается, а по ее периферии интенсифицируется билатеральное деление клеток, приводящее к образованию двух симметрично расположенных примордиев семядолей. Происходит это в условиях умеренных температур на 6-ой или 7-ой день после опыления, а при жаркой погоде шестидневный

зародыш семени льна имеет уже довольно развитые семядоли (Кантор, 1964). К 10-му дню у зародыша сформированы первичный корешок, почечка, а семядоли превышают по размерам ось зародыша (Ильина, 1954^б; Кантор, 1964). Однако величина зародыша до этого времени увеличивается медленно и по размеру на 10-й день он близок к двухдневному зародышу семени подсолнечника (Ильина, 1952). Ускорение роста зародыша семени льна наблюдается в период с 12 по 14 дни после опыления и уже 15-дневный зародыш заполняет почти всю полость зародышевого мешка, занятую до этого центральной вакуолью, и вплотную примыкает к слою клеток эндосперма (Ильина, 1952; Кантор, 1964). Интенсивный рост зародыша в это время сопровождается дегенерацией суспензора (подвеска), поэтому зародыш переходит от суспензорного питания к поверхностному эндоспермальному питанию (Erdelska, 1980). В период от 15 до 20 дня после опыления размеры зародыша изменяются мало, а с 20-го дня рост его прекращается (Кантор, 1964).

Вскоре после оплодотворения начинается быстрый рост завязи, утолщаются ее стенки, и через несколько дней, когда зародыши растут еще медленно, образуется довольно крупная, внешне сформированная коробочка (Ильина, 1951, 1954^б). Одновременно настолько быстро растут семяпочки, что через 10-12 дней после опыления они приближаются по величине к размерам зрелого семени. В этот период формирующаяся семенная оболочка значительно превышает по толщине оболочку зрелого семени льна. Образуется семенная оболочка из внешнего и внутреннего интегументов (покровов) семяпочки. Уже через несколько дней после опыления из внешнего интегумента сформированы наружный эпидермис и два слоя клеток гиподермы, а во внутреннем интегументе развивается слой склеренхимных удлинённых клеток, вытянутых вдоль оси семени. Позже, в период быстрого роста зародыша, утолщаются и лигнифицируются стенки склеренхимных клеток, что обеспечивает прочность оболочек зрелых семян льна. В течение того же периода в клетках внутреннего слоя интегумента, прилегающего к эндосперму, накапливается пигмент, обуславливающий окраску созревших семян льна. Слои клеток внутреннего интегумента, расположенные между склеренхимными и пигментированными клетками, теряют содержимое и сильно облитерируются (сплющиваются). С этого же времени, которое А. И. Ильина (1951, 1952,

1954^б) обозначает как окончание молочной и начало восковой спелости, когда начинается пожелтение коробочек, в тканях плодовых и семенных оболочек происходят качественные изменения. Гидролизует крахмал, содержащийся до этого в клетках всех тканей покровов, освобождаются их клетки затем и от цитоплазмы. Это ведет к отмиранию клеток всех тканей как плодовых, так и семенных оболочек и выполнению только их защитных функций. Гидролиз крахмала в клетках эпидермиса семенной оболочки сопровождается образованием слизи. Состоит она из ксилозы, галактозы, арабинозы, рамнозы и галактуроновой кислоты; откладывается эта слизь последовательными слоями на внутренней поверхности наружных стенок клеток эпидермиса (Heinze, Amelunxen, 1984).

Перед началом интенсивного роста зародыша льна на 9-10-й дни после опыления в нем уже обнаруживается небольшое количество запасного жира, окрашиваемого красителем судан III (Кантор, 1964). В период интенсивного роста зародыша как в его тканях, так и в клетках эндосперма происходит быстрый гидролиз накопленного ранее крахмала и это сопровождается образованием алейроновых зерен и накоплением жира (Ильина, 1953, 1954^б). В наибольшей степени усиливается окраска клеток зародыша суданом III до 15-го дня, возрастает степень такой окраски еще до 20-25-го дня, после чего накопление жира прекращается (Кантор, 1964). Накопление запасного белка и отложение его в виде алейроновых зерен происходит с начала периода быстрого роста зародышей во всех клетках эндосперма и зародыша семени льна кроме корневого чехлика и корневого апекса, а в сосудистой ткани семядолей алейроновые зерна намного мельче, чем в клетках других тканей. Образуются алейроновые зерна в вакуолях и состоят из аморфного белка с кристаллоидными и глобоидными включениями (Dhar, Vijayaraghavan, 1979).

В отличие от многих других видов растений в клетках развивающихся зародышей семян льна образуются и функционируют хлоропласты. Уже во время перехода от глобулярной к сердцевидной фазе окраска 7-дневного зародыша становится желтовато-зеленой, а в его клетках обнаруживаются мелкие хлоропласты (Кантор, 1964). Одновременно с быстрым ростом зародыша к 15-20 дням от опыления усиливается их зеленая окраска и увеличиваются размеры хлоропластов. С 25-го до 30-го дня уменьшается степень зеленой окраски зародышей. Содержание фотосинтетически актив-

ных пигментов достигает максимума к окончанию быстрого роста зародыша на 16-й день после оплодотворения: в расчете на 1 кг сырой массы 69,3 мг хлорофилла *a* и 63,2 мг хлорофилла *b* (Pretova, Vojtekova, 1985). Количество каротиноидов лютеина и β -каротина также оказалось наибольшим на 16-й день, а виолаксантина – на 18-й день. К 24-26 дням эмбриогенеза зародыш теряет все фотосинтетические пигменты. Исследования Т. С. Кантор (1955, 1964) показали, что функционирование хлоропластов в зародышах льна имеет большое значение для их эмбриогенеза. Качественным методом установлено, что хлоропласты зародыша осуществляют фотосинтез, а при затенении завязи на 2-3 дня хлоропласты теряют хлорофилл, уменьшаются в размерах, и это сопровождается нарушением развития зародышей.

О качественных изменениях физиологического состояния зародышей семян льна в течение эмбриогенеза свидетельствуют и другие показатели. Например, установлено (Vizarova et al., 1987), что в период интенсивного роста в 14-дневных зародышах содержатся два свободных эндогенных цитокинина, а в период налива семян – 4 компонента этого гормона. Обнаруженное И. Н. Свешниковой и В. А. Хохловой (1969) резкое повышение реакции семядолей 22-дневных зародышей льна на обработку растворами экзогенных цитокининов авторы объясняют снижением содержания эндогенных цитокининов на этом этапе эмбриогенеза.

Д. П. Умен с соавторами (1965) установили возможность уборки семеноводческих посевов масличного льна на 15-20 дней раньше, чем их убирают для товарных целей. При уборке масличного льна на 12-й день после начала цветения несформированных семян оказалось 47,4% от всей массы урожая, а всхожесть сформированных семян уже составила 98%, хотя масса 1000 таких семян была в 3 раза меньше, чем при их полной спелости (Архангельский, Сучкина, 1930-1931). При раннем сроке сева льна-долгунца всхожими были семена, убранные через 13 дней после даты отцветания, а при позднем сроке сева всхожесть убранных через 9 дней семян составила 2-10,5% (Ziemnicki, 1989). У изолированных через 9-14 дней после оплодотворения зародышей льна, культивируемых *in vitro* на среде Уайта, в течение 5 дней уменьшалось число делящихся клеток, было подавлено образование алейроновых зерен, наступал период покоя с последующим прорастанием через несколько дней (Erdelska, 1978).

Важнейшим признаком, по величине которого растения масличного льна отличаются от прядильного, является значительно более высокая доля семян в общей надземной биомассе масличных льнов. У льна-долгунца этот показатель находится на уровне 13,5-16,7%, у масличного – 33,3-35,7% (Купцов, 1933, с. 63; Векк, 1958; А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский, 1964, с. 147). В некоторой степени у льна-долгунца доля семян от убираемой тереблением биомассы занижена вследствие увеличения биомассы за счет массы корней. Однако этим объясняется лишь небольшая доля различий по уборочному индексу между масличными и прядильными льнами, так как А. И. Пьянков (1956) установил, что при уборке льна тереблением масса корней составляет только 4% от всей биомассы. Произведенные по данным этого автора вычисления показали, что при пересчете на абсолютно сухую массу доля семян от надземной биомассы без корней составила у кудряша Уджан 45,5%, у межулка ВНИИМК 5237 – 32,7%, а от сухой биомассы с корнями – 43,7 и 31,4% соответственно. Доля семян от массы сухих коробочек возрастает от 40% в фазе зеленой спелости до 60-69% при полной спелости (Пьянков, 1956; Ермаков, 1960). Дальнейшее увеличение доли семян в общей биомассе является важным условием повышения урожайности в процессе селекции масличного льна (Chawla, Singh, 1983).

Процессы формирования генеративных органов, особенно биосинтеза жира и белка в течение короткого периода налива семян, должны обеспечиваться большим количеством пластических веществ, в первую очередь продуктов фотосинтеза. Эти потребности частично удовлетворяются фотосинтезом самих коробочек льна (Кошелева и др., 1983⁶), а вероятно и зародышей семян (Кантор, 1955, 1964). Р. S. Deshmunkh с соавторами (1976) установили, что существенный вклад в накопление сухих веществ в семенах масличного льна вносит фотосинтез чашелистиков, которые остаются зелеными и после отмирания листьев. Они обнаружили также положительную корреляцию между площадью чашелистиков и массой семян. Однако для формирующихся семян, являющихся наиболее емким акцептором пластических веществ, основным донором этих веществ являются вегетативные органы.

У растений масличного льна каждая единица биомассы вегетативных органов обеспечивает образование намного большей массы семян, чем у долгунцов. Это обуславливает значительно

большую напряженность донорно-акцепторных отношений у растений масличного льна в период формирования генеративных органов. Частично более высокий урожай семян масличного льна обусловлен меньшим расходом пластических веществ на образование вегетативных органов (Туманов, Гареев, 1951). Это подтверждают результаты опытов по изучению влияния на лён ретарданта хлорхолинхлорида. Опрыскивание посевов растворами этого препарата в фазе "ёлочки" сдерживает рост стебля, хотя и в меньшей степени, чем у зерновых культур, и повышает урожай семян как масличного (Lahola, 1971), так и прядильного льна (Жигарев, 1971; Бахтина, 1978). Такая обработка может существенно повышать урожай семян масличного (Trnka, 1975) и прядильного льна (Викторова, Лепешкина, 1980) и без снижения урожая соломки. При изучении 30 сортов масличного льна установлена отрицательная генотипическая корреляция между высотой растений и урожаем семян (Chandra, 1978).

И. И. Туманов и Э. З. Гареев (1951) показали, что для обеспечения органов плодоношения масличного льна необходимым количеством пластических веществ формирующиеся генеративные органы не только подавляют рост вегетативных органов. Они оказывают такое гормональное действие на материнский организм, которое обеспечивает направление тока пластических веществ из вегетативных органов в семязачатки за счет высокой их аттрагирующей (мобилизующей) способности, а также усиливают работоспособность имеющихся вегетативных органов настолько, что в конце концов приводят последние к полному отмиранию. Даже у льна-долгунца в период плодообразования происходит гидролиз белков и полисахаридов стебля с использованием высвобождающихся продуктов на формирование генеративной сферы, причем интенсивность этих процессов тем выше, чем больше число коробочек на растениях (Милькевич и др., 1981). Л. Л. Кошелева с соавторами (1983^а) установили, что усиление плодообразования стимулирует мобилизацию белковых веществ как из ксилемы, так и из флоэмы стебля льна-долгунца. Гидролиз полисахаридов стебля резко возрастает в течение 10 дней от зеленой до ранней желтой спелости, причем как в ксилеме, так и во флоэме деполимеризуется сначала крахмал, а при увеличенной потребности формирующихся семян происходит также гидролиз структурных полисахаридов клеточных стенок в ксилеме (Кошелева и др., 1983^б). Отток азота из

листьев льна наблюдается с начала цветения, а из корней – после начала пожелтения коробочек (Самохвалов, 1955, с. 105). Даже при выдерживании в снопах убранным тереблением льна продолжается отток пластических веществ из вегетативных органов в семена (Щепетильников, Пейве, 1930).

Проведенное И. И. Тумановым и Э. З. Гареевым (1951) детальное исследование воздействия репродуктивных органов на материнское растение показало, что в отличие от ряда других однолетних аттрагирующему воздействию коробочки льна подвержены в основном органы одного соцветия. При этом степень этого воздействия сравнительно слаба в течение периода увеличения размеров коробочки, резко возрастает с начала налива семян и прекращается с их созреванием. Оказалось также, что для подавления образования новых бутонов достаточно наличия в соцветии небольшого числа коробочек. Эти особенности льна важны для регуляции его плодоношения, а также определяют дружность созревания коробочек и возможность вторичного цветения. Вследствие того, что достаточная для предотвращения образования новых бутонов степень воздействия ранее сформировавшихся коробочек достигается только с начала налива семян, растение масличного льна успевает до этого момента образовать достаточное количество бутонов, что обеспечивает повышенный урожай семян. И. И. Туманов и Э. З. Гареев (1951) установили, что при равных условиях у прядильного льна систематическое удаление цветков в значительно меньшей степени стимулирует образование новых бутонов, чем у масличного льна, растения которого становятся при этом многолетними, непрерывно образующими множество цветков. Без таких операций дружность созревания коробочек льна обуславливается прекращением образования бутонов со времени начала налива семян в первых коробочках. Вторичное цветение в результате образования новых бутонов после окончания налива семян возможно вследствие сохранения пазушных меристем потому, что сильное аттрагирующее воздействие отдельных коробочек распространяется только локально на ближние к ним части соцветия.

Конкуренция за ограниченные ресурсы материнского растения влияет не только на количество образовавшихся коробочек, но и на крупность семян и их число в коробочке. Масса 1000 семян льна в основном определяется генотипом растения, поэтому характеризуется высоким коэффициентом наследуемости, в отличие от

сильно подверженного модификационной изменчивости числа коробочек, наследуемость которого низка (Chandra, 1977^б). Наряду с высотой растений крупность семян является основным признаком, по которому отличаются масличные формы льна от прядильных (Chandra, 1977^а). Варьирует масса 1000 семян от 3,5-5 г у долгунцов до 11-13 г у сортов средиземноморского крупносемянного типа (Сизов, 1952). Среднее число семян в коробочке также в основном определяется генотипом растения и у разных сортов варьирует от 5-6 до 8-10 (Рыжеева, 1967). И хотя крупность семян положительно коррелирует с величиной коробочек (Сизов, 1952), наследственно обусловленное увеличение средней массы одного семени обеспечивается в основном усилением его питания за счет ослабления конкуренции за доступные ресурсы вследствие абортирования части семязачатков. Поэтому крупность семян и их число в коробочке связаны отрицательной корреляцией (Форд, 1969). В результате изучения 20 наиболее урожайных сортов масличного льна, отобранных из мировой коллекции, S. Chandra (1977^б) установил, что низкорослость и многостебельность положительно коррелируют с числом коробочек и отрицательно – с числом семян в коробочке. О том, насколько жестко детерминированы обусловленные конкуренцией за внутренние ресурсы взаимосвязи величин компонентов урожая и о значении этих отрицательных корреляций для селекции льна можно судить по выводам, к которым пришел F. Schwanitz (1960): "... оказалось невозможным объединить в новом селекционном номере большое число семян в коробочке у прядильного льна с высоким весом 1000 семян и большим числом плодов на растение у масличного льна. Еще менее возможным было скомбинировать высокий урожай масла с образованием большого количества волокна и особенно с качеством волокна". В то же время у растений льна одного генотипа за счет разной доступности для них внешних ресурсов может быть положительной средовая корреляция между массой 1000 семян и их числом в коробочке (Pospisil, 1974).

К окончанию периода налива доля зародыша от сухой массы семени достигает у разных сортов льна от 53 до 70% (Рыжеева, Буданова, 1956; Голдовский, 1958, с. 24-25; Рыжеева, 1967). По данным института жиров (цит. по Рыжеева, 1967), доля семенной оболочки от сухой массы зрелого семени льна колеблется от 15,85 до 19,65%, доля эндосперма – от 13,9% у желтосемянного сорта до 24,8-25,4% у сортов с коричневыми семенами. К этому же времени

завершается формирование и анатомической структуры семени. Для клеток эпидермиса семенной кожуры характерны очень утолщенные наружные стенки оболочек. Под эпидермисом расположены два слоя клеток гиподермы, затем последовательно слой одревесневших склеренхимных клеток, еще ниже – пленчатый слой, состоящий из нескольких рядов остатков дегенерировавших, сильнооблитерированных клеток, и прилегающий к эндосперму слой хорошо сохранившихся клеток, содержащих пигмент (Александров, 1966, с. 365-366). Алейроновая ткань эндосперма прочно соединена с семенной оболочкой. Толщина эндосперма различна в разных частях семени льна от двух до шести рядов клеток вокруг семядолей до десяти рядов клеток около почечки и корешка (Голдовский, 1958, с. 19). В семени льна зародыш прямой с крупными толстыми листовидными семядолями и коротким первичным корешком (Кантор, 1964). Для семядолей характерна высокая степень дифференциации мезофилла, состоящего из плотно сомкнутых клеток губчатой и палисадной ткани и пронизанного сетью анастомозирующих жилок, состоящих в основном из формирующейся флоэмы (Голдовский, 1958, с. 21; Карташева, 1968; Кондратьева-Мельвил, 1979, с. 45).

Определяемое по достижению максимальной массы 1000 семян окончание их налива наблюдается через 40-50 дней после цветения масличного льна при созревании 50-75% коробочек и влажности семян 25-35%, а до полной спелости проходит еще 10-15 дней в условиях Сибири и 7-10 дней на европейской территории России (Буряков и др., 1971, с. 71-73). После окончания налива должно произойти высыхание семян до такой степени, чтобы в них до минимума сократились процессы метаболизма. Достигается это при снижении влажности ниже критического уровня, при котором в клетках семян остается только связанная гидрофильными коллоидами влага и нет свободной воды. Такая критическая влажность, ниже которой достигает минимума интенсивность дыхания, у семян зерновых культур равна 14%. По данным В. Л. Кретовича (цит. по Трисвятский, 1985, с. 81), семена льна и при влажности 13% поглощали около 5 мл O_2 , при 9% влаги – около 1 мл O_2 на 100 г сухой массы за 24 часа, и практически отсутствовало у них дыхание при влажности 7%. Для семян льна критическая влажность равна 8,5% вследствие того, что из-за гидрофобности жира вся влага сосредоточена в гидрофильных нежировых веществах, содержание воды в

которых при такой критической влажности также равно 14,2% (Строна, 1966, с. 231).

При комбайновой уборке излишне сухие семена в значительной мере травмируются, поэтому для обеспечения наиболее высокой всхожести семян льна рекомендуется убирать их при влажности от 8 до 12% (Котова, 1986). При естественном высыхании на растениях влажность семян масличного льна снижается только до уровня около 14% при созревании всех коробочек, а до 12% опускается лишь при перестое посевов, когда теряется часть урожая из-за растрескивания и обламывания коробочек (Буряков и др., 1971, с. 72, 74). Выбор оптимального срока уборки осложняется еще и высокой влажностью стеблей, составляющей 49-58% к окончанию налива семян и 37-40% к полной спелости коробочек, а также тем, что при созревании всех коробочек прекращается гормональное подавление пазушных меристем, поэтому при влажной погоде может наступить вторичное цветение льна. Поэтому для избежания потерь урожая и обеспечения его высокого качества рекомендуются раздельный способ уборки масличного льна с высушиванием всей биомассы до обмолота валка или обработка посевов десикантами с проведением этих операций в фазе окончания налива семян. В частности, положительные результаты получены при опрыскивании посевов масличного льна растворами десикантов хлорат магния, реглон, пуривел, дикват и тракефон (Буряков и др., 1971, с. 73; Trnka, 1979; Gubbels, Kenaschuk, 1981). В опытах с обработкой льна глифосатом установлено, что полная десикация растений достигается при нанесении 6 мкг препарата на нижнюю часть стебля, тогда как для достижения такого же эффекта при обработке верхней части стебля дозу надо было увеличить до 64 мкг на растение, а нанесение глифосата на коробочки не вызывало десикацию стебля (Harvey, Crothers, 1988).

У убранных при полной спелости семян льна снижена всхожесть и для ее восстановления требуется период послеуборочного дозревания (Архангельский, Сучкина, 1930-1931). Продолжительность этого периода может быть небольшой, и через 1-4 недели такие семена достигают полной всхожести (Ziemnicki, 1989). В опытах В. N. Pandey и J. Ojha (1981) семена масличного льна сорта Gaya local после 6 месяцев хранения прорастали на 1-2 дня быстрее свежубранных, и всхожесть прошедших послеуборочное дозревание

семян была выше, особенно при проращивании на фоне температур 10-15 °С.

При полной спелости льна и при перестое посевов, особенно в условиях низкой влажности воздуха, высыхание стенок коробочек льна может приводить к их растрескиванию и осыпанию семян. Это происходит всегда у дикорастущих льнов и сорного льна-прыгунца, а также в значительной мере проявляется у древних примитивных форм культурного льна (Синская, 1954^б). Селекция льна на неосыпаемость снизила до минимума склонность коробочек к растрескиванию, однако в неблагоприятных условиях потери семян вследствие вскрытия коробочек могут иметь место и у современных сортов как прядильного (Lahola, Horejes, 1982), так и масличного льна (Буряков и др., 1971, с. 75; Trnka, 1979). Растрескиваемость коробочек льна при их высыхании обусловлена особенностями анатомического строения стенок перикарпа (Александров, 1966, с. 135, 386; Эсау, 1969, с. 509). В процессе развития плода стенки завязи превращаются в перикарп коробочки. При его дифференциации внутренние и средние слои клеток (эндокарп и мезокарп) остаются паренхимными, тонкостенными, а клетки экзокарпа – наружных слоев под эпидермисом в основном склерифицируются и лигнифицируются. Однако в таком слое толстостенных клеток в центрах ребер коробочки остаются тяжи ткани из толстостенных клеток. При высыхании коробочки клетки толстостенной ткани сжимаются, разрывают полосу тонкостенной ткани и по ребру коробочки образуется щель.

1.1.3. Рост и дифференциация вегетативных органов.

1.1.3.1. Стебель. Хозяйственно полезной частью растений масличного льна являются не только семена, но и стебель, содержащий ценное, хотя часто не используемое волокно. Некоторые сорта масличного льна в условиях северных регионов ареала его возделывания могут не уступать прядильным по общему урожаю волокна, в том числе длинного (Сизов, Гращенко, 1958). Поэтому И. А. Сизов (1952) подчеркивал относительность деления форм льна на прядильные и масличные, так как это приводит к недоиспользованию возможностей льняного растения. И хотя по анатомическому строению стебля масличные и прядильные сорта различаются только количественно (Ильина, 1954^б), такие различия важны с точки

зрения как хозяйственного использования, так и экологической приспособленности льна.

Важным признаком сорта, определяющим величину и качество урожая волокна, является высота растения, которая у долгунцов в благоприятных условиях может достигать 115 и даже 125 см (Сизов, 1952). Высота растений пригодных для комбайновой уборки сортов масличного льна должна быть не менее 40-45 см, в том числе не более трети высоты должно приходиться на компактное соцветие (Сафонов, 1952; Рыжеева, 1967). У возделываемых в производстве сортов техническая длина стебля от семядолей до нижней ветви соцветия составляет в процентах к общей высоте от 80-90% у долгунцов до 52-68% у масличных льнов (Сизов, 1952; Пьянков, 1956). При соответствующих технологиях возделывания диаметр стебля у растений прядильного льна варьирует от 0,8 до 1,5 мм, а у растений масличного льна этот показатель в зависимости от числа коробочек в соцветии изменяется от 1,1 мм при 4-6 коробочках до 2,9 мм при 28 коробочках (Пьянков, 1956).

Кроме осуществления основных функций проводящей и опорной (механической), стебель льна в существенной мере выполняет функцию временного запасаания резервных углеводов и белков, а также вносит вклад в образование продуктов фотосинтеза. Запасные пластические вещества мобилизуются из клеток ксилемы, флоэмы и, особенно, из сердцевинной паренхимы, клетки которой при этом полностью опорожняются и разрушаются, в результате чего в стебле льна образуется полость (Александров, 1966, с. 173). Активно функционирующие хлоропласты содержатся в клетках тканей наружной части стебля, фотосинтезирующая поверхность которого к периоду налива семян может превосходить суммарную площадь сохранившихся к этому времени листьев. Происходящее передвижение по стеблю больших количеств веществ между органами растения состоит из двух качественно различных потоков. Транспирационный ток воды с растворенными в ней питательными веществами из корня в органы побега происходит по сосудам ксилемы. Передвижение продуктов фотосинтеза из мезофилла листьев и других ассимилирующих тканей в потребляющие органы осуществляют ситовидные трубки флоэмы. Механические функции стебля, его устойчивость к полеганию выполняют две ткани: ксилема и лубяные волокна. Клетки ксилемы, имеющие толстые, одревесневшие стенки, придают стеблю жесткость, а лубяные во-

локна с эластичными целлюлозными оболочками обеспечивают сопротивление стебля растяжению и излому. Увеличение концентрации лигнина в тканях и доли ксилемы в стебле повышает устойчивость льна к полеганию, но ухудшает качество лубяного волокна (Барцева, Евдокимов, 1979; Миронов, Афонин, 1983). Важными показателями устойчивости сортов льна к полеганию являются также короткие нижние междоузлия и низкое отношение длины лубяных волокон к их диаметру (Menoux et al., 1982; Тихомирова, Александрова, 1986). Хотя по сравнению с долгунцами стебли растений масличного льна короче и прочней, однако для предотвращения полегания и его посева рекомендуется обрабатывать ретардантами (Gubbels, 1976; Novotny, 1978; Friedt, Bickert, 1992).

После появления всходов и до созревания льна процессы роста и дифференциации стебля по качественным изменениям подразделяются на три этапа. Первый этап продолжается на протяжении всего периода образования на конусе нарастания стебля зачатков листьев – примордиев и заканчивается с образованием цветочных бугорков. В течение этого периода приросты обеспечиваются в значительной мере за счет деятельности верхушечной меристемы, но вследствие малой скорости роста стебля в это время лен долго задерживается в фазе “елочки”. Однако на этом этапе закладывается основа дальнейшего быстрого роста стебля и формирования в нем лубяных волокон. Одновременно с образованием каждого примордия в верхушечной меристеме формируется примыкающий к нему тяж прокамбия, в котором затем дифференцируется сосудисто-проводящий пучок (Esau, 1943^a). В формирующейся при этом первичной флоэме такого пучка образуются лубяные волокна (Esau, 1943^b). Вначале тяжи прокамбия выделяются в верхушечной меристеме как ткань, состоящая из узких клеток с густым содержимым, вытянутых параллельно оси побега. Окружающие эту ткань клетки верхушечной меристемы рано подвергаются вакуолизации, хотя остаются потенциально меристематической тканью, в которой на последующем этапе быстрого роста стебля возобновляется меристематическая активность.

Рост стебля льна в период после начала дифференциации цветочных бугорков не может осуществляться за счет деятельности верхушечной меристемы конуса нарастания, так как она к этому времени становится детерминированной, поэтому аккреационный рост прекращается. В это время начинается качественно иной тип

роста, обусловленный возобновлением ростовой активности ранее образованных клеток стебля. Этот рост индуцируется действием фитогормонов, образуемых формирующимися генеративными органами. Этот второй тип роста стебля льна отличается от предыдущего и количественно. Если в период медленного роста среднесуточные приросты стебля растений разных сортов варьировали от 0,3 до 0,8 см, то во время наиболее быстрого роста они возрастают до 3-6 см у долгунцов, 2-3,5 см у межеумков и 1-2,5 см у кудряшей (Сизов, 1952^б; Синская, 1954а; Давидян, 1958; Шаров, 1958).

Стебель льна не расчленен на узлы и междоузлия, поэтому его удлинение в период быстрого роста происходит не за счет нескольких зон интеркалярного роста, а обусловлено одной волной роста и дифференциации тканей. Расположена эта зона роста у верхушки побега. В ее верхней части происходит деление клеток. Образовавшиеся в тяжах прокамбия лубяные волокна по сравнению с окружающими их клетками раньше прекращают деление и более длительное время растут, что обеспечивает значительное увеличение их длины. Завершается их рост в зоне, расположенной на 5-7 см ниже верхушки побега. После этого начинается утолщение их оболочек за счет формирования вторичной клеточной стенки каждого лубяного волокна. Тяжи возникшего ранее прокамбия не полностью дифференцируются в протофлоэму и протоксилему. Оставшиеся между ними меристематические клетки формируют пучковый камбий, тяжи которого образуют сплошной цилиндр камбия путем превращения клеток межпучковой паренхимы в межпучковый камбий. В результате деления клеток камбия образуются ткани вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. После этого ситовидные трубки и клетки-спутники протофлоэмы разрушаются, и от нее остается только один тип клеток – лубяные волокна.

Дифференциация и удлинение клеток лубяных волокон полностью завершается с окончанием периода быстрого роста стебля. К этому времени длина клеток луба может превышать их ширину в 1000 раз и составляет около 40 мм, а у лучших сортов прядильного льна может достигать 120 мм (Александров, 1966, с. 128). С фазы цветения наступает третий этап формирования стебля льна. В этот период продолжается утолщение клеточных стенок лубяных волокон, происходит созревание, формирование и уплотнение волокнистых пучков (Сизов, 1952^б; Сизова, 1952; Ярош, 1963). Фор-

мирующиеся коробочки стимулируют работу камбия, в результате деятельности которого возрастает количество элементов ксилемы и флоэмы. Вследствие этого за период от цветения до полной спелости сухая масса стебля льна возрастает в 1,7-2 раза (Ярош, 1963).

Слой клеток камбия разделяет стебель на коровую его часть и центральный цилиндр. Наружная покровная ткань – эпидермис состоит из одного ряда клеток. Под эпидермисом находится коровая паренхима, состоящая из тонкостенных клеток. Глубже расположены пучки лубяных волокон, разделенные радиальными прослойками паренхимы. К камбию прилегает слой элементов вторичной флоэмы. Основную часть центрального цилиндра составляют элементы вторичной ксилемы – сосуды, древесинная паренхима, либриформ, для которых характерны утолщенные, лигнифицированные клеточные стенки. Внутреннюю часть центрального цилиндра заполняет сердцевина – ткань из тонкостенных клеток, отмирающих во время формирования семян с образованием полости в центре стебля льна. У разных сортов масличного льна в условиях Краснодара площадь сечения ксилемы превышает площадь коры в 1,5-2 раза (Ильина, 1954в). Степень развития вторичной ксилемы увеличена в нижней трети стебля льна по сравнению со средней его частью и во всем стебле – при выращивании растений в южных регионах по сравнению с северными (Сизова, 1952).

Для быстрого роста стебля льна оптимальна температура в пределах 18-20 °С (Шаров, 1958). Значительно уменьшается скорость роста при температурах ниже 10 °С по сравнению с более благоприятными температурами 15-20 °С (Сизов, 1952^б). Суточная динамика ростовых процессов у льна также обусловлена в первую очередь снижением температуры в ночные часы и повышением – в дневные. При ее изменении в течение суток от 9 до 20 °С скорость роста стебля изменялась от 0,6 до 1,5 мм в час с минимумом в 4-5 часов и максимумом в 14-15 часов, а при постоянной температуре ниже 10 °С скорость роста была несколько меньше днем из-за его слабого угнетения под действием света (Шевелуха, 1977, с. 152). Высокие суточные приросты стеблей льна в период быстрого роста возможны только при достаточной обеспеченности растений влагой и питательными веществами (Шаров, 1958). Снижение же относительной влажности воздуха со 100 до 50% в таких условиях не оказывало сильного угнетающего действия на рост льна и почти не влияло на его суточную динамику (Шевелуха, 1977, с. 156).

Условия влагообеспеченности неодинаково влияют на продуктивность прядильного и масличного льна. Поддержание влажности почвы на уровне не ниже 80% от полной влагоемкости обеспечивает максимальное содержание волокна в стеблях, и оно на треть снижается при влажности почвы 30%, а для обеспечения наибольшего урожая семян и выхода масла для масличных сортов оптимальна влажность почвы 60% (Соколов и др., 1938, с. 185). Погодные условия оказывают сильное влияние на содержание волокна и в соломке масличного льна, причем в годы высоких урожаев масла заметно уменьшается количество волокна (Ильина, 1954^в).

В условиях дефицита влаги в стеблях льна усиливается формирование элементов ксилемы, а образование волокна подавляется, ухудшается его качество (Сизов, 1968). Такие изменения структуры стебля и уменьшение его длины могут быть следствием не только онтогенетической адаптации растений льна к дефициту влаги. Такие же различия в строении и длине стебля характерны для сортов льна, в разной степени приспособленных к перенесению засухи. Усиление образования вторичной ксилемы вследствие как адаптивных модификаций, так и наследственных различий приводит к ослаблению развития коровой части стебля и к уменьшению содержания волокна в стеблях льна (Сизова, 1952; Ильина, 1954^в). Чем южнее регион происхождения сорта льна и чем в среднем он более адаптивен к дефициту влаги, тем меньше также и высота растений вплоть до 20 см у самых южных форм (Сизов, 1952^б). В связи с этим обращает на себя внимание то обстоятельство, что по сравнению с долгунцами у масличных сортов, особенно у кудряшей, в период быстрого роста в меньшей степени удлиняется стебель, хотя в их соцветиях образуется больше генеративных органов, развитие которых стимулирует рост стебля. Это может объясняться или меньшим образованием фитогормонов генеративными органами, или более слабой реакцией растущего стебля на эти фитогормоны.

Как для масличного, так и для прядильного льнов важным признаком является степень ветвления стебля. Однако если для долгунцов желательно минимальное количество ветвей, то у масличного льна от степени ветвления стебля зависит число коробочек на растении, а следовательно, и количество семян (Синская, 1954^а).

Экспериментально показано (Синская, 1954^а), что потенциально веточка может появиться из каждой пазушной почки на стебле любого сорта льна, даже долгунца. Е. Н. Синская (1952^а,

1954^а) выделяет у льна ветвление стебля трех типов: ветви, отходящие от основания главного стебля в зоне укороченных междоузлий, короткие ветви по всему главному стеблю и ветви, образующие метелку соцветия. Появление мелких веточек в пазухах листьев по всей длине стебля в обычных полевых условиях наблюдается редко, только в незагущенных посевах при избыточном увлажнении, а в экспериментах их образование можно вызвать удалением верхушки главного стебля и нижних ветвей (Синская, 1952^б, 1954^а). Коробочки с семенами на таких веточках не образуются, но они отвлекают питательные вещества от главного стебля, что ведет к снижению продуктивности. На величину урожая семян положительно влияет ветвление стебля как у его основания, так и в области соцветия. Зависимость образования веточек соцветия от дифференциации генеративных органов описана выше. Ниже рассматриваются закономерности образования базальных ветвей льна, которые Е. Н. Синская (1954а) предлагает называть побегами кущения.

Растения всех форм культурного льна потенциально способны к образованию дополнительных побегов из базальных пазушных почек, однако реализуются эти возможности в разной степени у масличных и прядильных льнов (Сизов, 1952^а). По проявлению способности к образованию дополнительных побегов выделяются два крайних типа льна: наибольшей кустистостью характеризуются полуозимые малоазиатские льны и поздние азиатские кудряши, а преимущественно одностебельны при обычных густотах посевов долгунцы и льны двойного использования (Синская, 1954^а). Растения наиболее склонных к базальному ветвлению стебля сортов могут формировать до 30 побегов (Сизов, 1952^б).

Значительные различия между сортами разных типов льна по склонности к образованию дополнительных побегов свидетельствуют о существовании наследственно обусловленного механизма регулирования активности пазушных почек в базальной части стебля. Этот механизм имеет приспособительное значение, обеспечивая изменение числа образуемых боковых побегов в соответствии с условиями внешней среды. Число таких побегов может варьировать в большей степени в зависимости от густоты посевов, метеорологических, почвенных и других условий, чем от генотипа растения (Минкевич, 1957, с. 42). Поэтому различия между растениями масличных и прядильных сортов льна по степени базального ветвления

в значительной мере обусловлены разными уровнями оптимальных густот их посевов. В разреженных же посевах при 100-200 особей на 1 м² растения льна-долгунца образуют по 1-2 дополнительных побега, а растения наиболее кустистых сортов полуозимого льна такое же число базальных побегов могут иметь при густотах посевов не менее 10000 на 1 м² (Сизов, 1952^а). Растения масличных сортов льна крупносемянного средиземноморского экотипа, как и долгунцы, в обычных условиях одностебельны, а в разреженных посевах образуют 1-2 побега кущения (Сизов, 1952^б). В опытах с такими сортами льна М. А. Khan с соавторами (1976) установили, что с увеличением расстояния между растениями в посевах с 2,54 до 15,24 см число стеблей на растение возрастало в одинаковой мере у сорта средиземноморского экотипа Maroc с 1,0 до 3,2, а у долгунца Wiera – с 1,0 до 3,0. Однако у семей F₃ от скрещивания таких сортов льна с одинаковой кустистостью авторы обнаружили значимые генотипическую дисперсию и коэффициенты наследуемости до $h^2=0,68$ этого признака при условии размещения особей в посевах этих семей на расстояниях 15,24 см.

Даже у склонных к наиболее сильному кущению генотипов льна пробуждается и образует дополнительные побеги лишь небольшая доля от всего числа почек. Обусловлено это тем, что рост большинства пазушных почек подавлен вследствие апикального доминирования – коррелятивного торможения роста боковых побегов под воздействием верхней части главного побега. Удаление верхушки главного побега льна приводит к пробуждению пазушных почек и образованию боковых побегов (Синская, 1954^а; McIntyre, 1968; Raju et al., 1978). В то же время А. Леопольд (1968, с. 189) высказал мнение, что у растений льна практически отсутствует апикальное доминирование. Такую характеристику нельзя распространять на все экологические типы льна, растения которых в большой степени различаются по степени выраженности апикального доминирования. У полуозимых малоазиатских льнов настолько слабо проявляется угнетение базальных пазушных почек верхушкой побега, что ее удаление не усиливает ветвление, тогда как такая же операция в значительной степени стимулирует пробуждение пазушных почек и образование базальных побегов у растений льна-долгунца (Синская, 1952^а). Такие же наследственные различия по выраженности апикального доминирования у растений разных экотипов льна проявляются не только по пробуждению пазушных почек при уда-

лении верхушки побега, но и у растений без такой операции по соотношению роста и развития главного и боковых побегов. Исследованиями Е. Н. Синской (1954^а) была показана сильно выраженная биологическая разнокачественность таких побегов у льна-долгунца и их незначительные различия у полуозимого малоазиатского льна. У растений долгунцов главный побег в значительной степени подавляет боковые побеги, которые обычно остаются недоразвитыми, непродуктивными, рано отмирающими в густом посеве (Синская 1952^а, 1954^а). У сильнокустистых полуозимых льнов не выделяется главный побег, все побеги по размерам и темпам развития практически равноценны (Сизов, 1952^б; Синская, 1952^б).

Из всех внешних воздействий на число дополнительных побегов наибольшее влияние оказывает увеличение площади питания растений в посевах льна (Сизов, 1952^а; Синская, 1954^а). В значительной степени это обусловлено улучшением корневого питания, поскольку увеличение дозы азота также стимулирует пробуждение базальных почек (Bekk, 1958; McIntyre, 1975). Усиливается кущение при задержке роста и развития главного побега на неблагоприятном фотопериоде и в подзимних посевах льна (Сизов, 1952^а, 1952^б, 1963; Синская, 1954^а). В условиях южных регионов растения одного и того же сорта льна образуют больше дополнительных побегов, чем на севере ареала его возделывания (Синская, 1954^а). Это может быть связано и с тем, что почки в пазухах семядолей льна не пробуждаются при низких температурах от 4 до 12 °С, наблюдалось нижнее ветвление при температурах 16-20 °С (Трифонов, 1969). При равных условиях питания растений увеличение числа базальных побегов ослабляет рост главного побега, уменьшает число ветвей метелки льна (Сизов, 1952^а; Синская, 1954^а; McIntyre, 1975).

Способность растений льна-кудряша к образованию дополнительных продуктивных побегов позволяет им адаптироваться к разреженным и неравномерным по густоте посевам, а образование дополнительных, обычно неполноценных побегов у прядильного льна ведет к уменьшению урожая соломки, снижению как содержания в ней волокна, так и его качества (Сизов, 1952^а). Поэтому понимание физиологических механизмов подавления роста пазушных почек вследствие апикального доминирования важно для обоснования как селекции, так и технологий возделывания льна.

К. V. Thimann и F. Skood (1936) установили, что у растений бобов снятие торможения пазушных почек, вызванного удалением

верхушки побега, можно предотвратить, если на место среза нанести ауксин индолилуксусную кислоту. На основе этого факта Тиманн предложил гормональную теорию прямого ингибирования пазушных почек избытком ауксина, поступающего из верхушки побега. В опытах с растениями льна также нанесение индолилуксусной кислоты вместо удаленной верхушки предотвращало пробуждение пазушных почек (Gregory, Veale, 1957; Уоринг, Филлипс, 1984, с. 207-208). В пользу гормональной теории свидетельствуют результаты и других опытов со льном. Возобновление придаточных почек на гипокотильных отрезках проростков льна стимулировалось только очень низкой концентрацией индолилуксусной кислоты (0,00045% в ланолине), а более высокие концентрации тормозили или полностью прекращали этот процесс (Hoang et al., 1979). Обработка посевов льна через 6-8 недель после сева растворами 100 и 300 мг/л 2,3,5-трийодбензойной кислоты, тормозящей передвижение ауксина из верхушек побегов, стимулировала развитие пазушных почек, повышала урожай масла (Vetter et al., 1970). При цинковом голодании подавляется биосинтез ауксина в растениях, и это приводит к усилению базального ветвления стеблей льна (McIntyre, 1975).

Однако накопились факты, противоречащие представлению о прямом подавлении роста пазушных почек избытком ауксина. Оказалось, что в подавленных почках содержится очень мало ауксина. Более того, добавление ауксина вызывает распускание почек. У проростков льна семядоля стимулирует рост своей пазушной почки (Досталь, 1956; Hoang et al., 1979), хотя такая семядоля выделяет ауксин в количестве, соответствующем 0,12% индолилуксусной кислоты в ланолине (Rahman et al., 1977). Для индукции клеточных делений в спящей почке необходимо совместное действие ауксина и цитокинина. Поэтому рост пазушных почек сеянцев льна стимулируется нанесением синтетического цитокинина – бензиладенина (Sebanek, 1977). Известно, что положительное действие фитогормонов, особенно цитокинина, на растительные объекты не проявляется в условиях дефицита минерального или углеводного питания. Это делает понятным, почему в опытах со льном F. G. Gregory и J. A. Veale (1957) обнаружили, что пазушные почки не угнетаются верхушкой побега при хорошей обеспеченности растений азотом и только при его недостатке проявляется апикальное доминирование. Авторы пришли к выводу, что полученные ими результаты подтверждают старую гипотезу Ж. Леба о конкуренции за

питательные вещества как основной причине угнетающего действия верхушки побега на рост пазушных почек. Эту трофическую теорию поддержал также G. J. McIntyre (1964). В частности, он показал, что у сеянцев льна с удаленным эпикотилем при достаточном питании одинаково интенсивно растут оба побега, образовавшихся из семядольных пазушных почек, а при дефиците азота или фосфора растет лишь один из этих побегов, а рост второго подавлен, и в нем уменьшается абсолютное количество азота (McIntyre, 1968). Если после этого удаляется более сильный побег, то в слабом начинает накапливаться азот и затем он начинает быстро расти.

F. G. Gregory и J. A. Veale (1957) установили, что в тех случаях, когда рост пазушных почек льна подавлен, не развита сосудисто-проводящая система, связывающая такую почку со стеблем. Оказалось, что задержка дифференциации этой сосудистой ткани наблюдается при угнетении роста пазушных почек не только верхушкой побега, но и при ее удалении, если на место среза наносится индолилуксусная кислота. На этом основании авторы сделали вывод, что при базипетальном передвижении ауксина из верхушки побега подавляется формирование сосудов, ведущих к почкам, что затрудняет обеспечение их питательными веществами. Однако G. J. McIntyre и Sh. Larmour (1974) установили, что после внесения достаточной азотной подкормки вначале пробуждаются пазушные почки и значительно позже формируется проводящая система, связывающая пазушный побег с главной осью стебля. Поэтому они заключили, что формирование такой проводящей системы не является непосредственной причиной освобождения почки от апикального доминирования.

Сопоставляя факты влияния на рост пазушных побегов как условий питания растений, так и гормонов, G. J. McIntyre (1977) поддержал концепцию о внутренней конкуренции за питательные вещества, как главного фактора в механизме апикального доминирования, с учетом того, что потоки веществ между органами растения регулируются фитогормонами. В настоящее время общепризнано, что вследствие образования ауксина в верхушке побега, она становится мощным мобилизующим центром, куда преимущественно направляется не только ток питательных веществ, но и синтезируемого в корнях цитокинина. При обильном снабжении растений азотом и другими ресурсами количества цитокининов и питательных веществ в растении хватает не только для верхушки

главного побега, но и для пробуждения пазушных почек и роста боковых побегов.

G. J. McIntyre и Sh. Larmour (1974) провели анатомическое изучение пазушных почек льна в состоянии их покоя и в процессе пробуждения в течение пяти суток после снятия ингибирования путем внесения высокой дозы азота. На продольных разрезах апексов спящих почек они обнаружили покоящийся центр из 6 клеток одноклеточного слоя туники и 12 расположенных под ней клеток. Клетки этого центра не делятся, от окружающей ткани они отличаются также существенно более крупными, менее интенсивно окрашивающимися ядрами. После внесения азота в пазушных почках начинается деление клеток, интенсивность которого возрастала в течение наблюдения от 45 митозов на почку через сутки до 244 митозов через 5 суток. Уже через двое суток после внесения азота в результате деления клеток в покоящемся центре он совсем исчезал или был едва различим. Длина почки начинает увеличиваться через двое суток, после чего происходит экспоненциальный рост зачатка пазушного побега. Только через трое суток в почке возрастает число ксилемных тяжей, но полное оформление проводящей системы почки происходит значительно позже. У растений льна с удаленным эпикотилем рост одного из семядольных пазушных побегов усиливался уже через 12 часов после удаления второго (McIntyre, 1968).

M. V. S. Raju с соавторами (1978) и W. N. Marchuk и M. V. S. Raju (1978) изучили влияние степени апикального доминирования на формирование семядольных побегов льна. Основание стеблей медленно растущих пазушных побегов имело слабо развитые укороченные пучки первичной ксилемы, частично связанные с проводящими путями семядоли или с осевыми сосудистыми пучками гипокотилия. У растений с удаленным над первой парой настоящих листьев главным побегом усиливался рост пазушных побегов, в основаниях их стеблей возрастала камбиальная активность, в дополнение к первичной ксилеме, состоящей из трахеид, формировалась вторичная ксилема из коротких перфорированных трахей, связанных с сосудистой системой гипокотилия. С развитием сосудов и их связей с сосудами главного стебля ускорялся рост пазушных побегов.

Растения льна способны к образованию дополнительных побегов не только из пазушных почек. D. M. Crooks (1933) показал, что некоторые клетки эпидермиса гипокотилия льна могут приступить к

делению, и иногда в образовавшейся из одной такой клетки группе клеток формируется адвентивная почка. Если же главный побег удален ниже семядолей, то это с большей вероятностью, особенно у молодых сеянцев, стимулирует деление одиночных клеток эпидермиса и развитие в образовавшихся группах клеток почек. Одна из нескольких таких почек становится доминантной, она начинает расти, в ее основании происходят ориентированные деления клеток коры гипокотилия, которые дифференцируются в сосуды, связывающие образующийся побег с основным сосудистым цилиндром гипокотилия. J. Sebanek с соавторами (1980) показали, что после удаления под семядолями побегов 11-дневных растений льна в верхней части гипокотилия через 3 дня повышается содержание цитокинина, а через 5-6 дней на срезе гипокотилия появляются адвентивные почки. В лабораторных условиях при культивировании отрезков гипокотилей льна *in vitro* делится 0,4% клеток эпидермиса, первые деления обнаруживались через 4-8 часов, а к 48 часам число делений достигало 110, возникало 22 центра клеточных делений на отрезке гипокотилия, но лишь 7 из них формировали почки (Soalli, Chlyah, 1985).

Возможности растений льна адаптироваться к различной доступности ресурсов внешней среды, в том числе к разной площади питания в полевых посевах, обеспечиваются не только способностью к образованию дополнительных побегов, но также и наличием механизма регуляции их числа в соответствии с конкретными условиями местообитания. В основе этого механизма лежит строгая соподчиненность в пробуждении базальных пазушных почек и росте побегов кущения, поскольку одновременное пробуждение многих почек тоже делает растение неадаптивным к внешней среде. При возникновении благоприятных условий в первую очередь пробуждаются почки в пазухах семядолей, а образовавшиеся из них побеги по степени подавления других почек уступают только точке роста главного побега. При увеличении количества ресурсов сверх потребностей семядольных побегов начинается рост побегов из выше расположенных пазушных почек. Например, по данным G. J. McIntyre (1975) у растений льна, растущих на песке, поливаемом раствором Хогланда, при уровне азота 2,1 мг/л совсем не пробуждались почки, при дозе 21 мг/л побеги первого (семядольного) узла достигли к концу опыта 30,2 см, второго узла – 11,1 см, а при повышении дозы азота до 420 мг/л не усилился рост побегов первого

узла, но побеги второго узла достигли 19,6 см, третьего – 7,4 см, четвертого – 6,7 см. Рост почек третьего узла полностью подавлен верхушкой главного побега и нижними побегами кущения при содержании азота в растворе Хогланда 5,25 мг/л, но быстро начинается их пробуждение и рост побегов после увеличения количества азота до 420 мг/л (McIntyre и Larmour, 1974). При удалении зачатков нижних боковых побегов ресурсы растения используются для пробуждения почек из выше расположенных узлов (Синская, 1954^а; McIntyre, 1975).

На стебле льна супротивно располагаются не только семядоли, но и нижние листья. Поэтому часто образуются 2 супротивных или 4 крестообразно расположенных дополнительных побегов, хотя возможно образование только одного побега кущения (Сизов, 1952^а). Образование нечетного числа таких побегов может быть обусловлено не только гибелью одной из почек, но и конкуренцией между двумя побегами одного узла за внутренние ресурсы растения (McIntyre, 1968). Это обеспечивает дополнительные возможности для более эффективной адаптации растений льна-кудряша к конкретным условиям внешней среды.

В опытах F. G. Gregory и J. A. Veale (1957) при удалении верхушки главного побега лишь у молодых растений льна пробуждались почки нижних узлов стебля; с возрастом у растений утрачивалась способность этих почек к росту, поэтому декапитация вызывала рост лишь верхушечных пазушных почек. Образование боковых побегов от нижних узлов стебля льна в ответ на удаление верхушки главного побега наблюдалось как у сеянцев при размерах эпикотилия 1,5-2,0 см (McIntyre, 1968), так и у растений в возрасте 18 дней (Raju et al., 1978). Даже у 28-дневных растений льна азотная подкормка снимает подавление роста базальных почек и вызывает рост побегов кущения (McIntyre, Larmour, 1974). После цветения удаление завязей не вызывало образование пазушных побегов на нижних узлах стебля масличного льна, но стимулировало обильное ветвление метелки (Туманов, Гареев, 1951).

Обобщая результаты изучения физиологии коррелятивного воздействия верхушки побега на развитие пазушных почек, G. J. McIntyre (1977) пришел к выводу, что главным фактором в механизме апикального доминирования является внутренняя конкуренция между органами растения за питательные вещества и воду. Эта внутренняя конкуренция обостряется внешней конкуренцией между

растениями в полевых посевах в первую очередь за азот и воду. При улучшении условий питания и влагообеспеченности растений реализуется созданный в процессе эволюции механизм высокочувствительной реакции ослабления апикального доминирования в соответствии с увеличением ресурсов местообитания или площади питания растения. Это позволяет ему повышать урожай за счет лучшей утилизации внешних ресурсов. Различия генотипов масличного льна по степени подавления базальных почек следует учитывать в рекомендациях по сортовой агротехнике. Например, Е. Н. Синская (1954^а) пишет, что чем дальше лен отстоит от кудряшовой формы и приближается к межеумку, тем гуще должно быть стояние растений в полевых посевах.

1.1.3.2. *Листья.* Среди других видов возделываемых растений лен выделяется по таким признакам листьев, как их размеры, число и ориентация на стебле, анатомическое строение. Листья льна ланцетовидны, цельнокрайны, не имеют черешков и опушения. Их длина варьирует от 20–40 мм у долгунцов до 48 мм у крупносемянного (средиземноморского) льна, ширина – от 2–4 мм у долгунцов до 7 мм у крупносемянного (Синская, 1954^б). Число листьев на главном стебле тем больше, чем позже завершается процесс образования примордиев на конусе нарастания стебля, поэтому варьирует у масличного льна от 60 до 85 листьев в зависимости от длительности вегетации сорта. Между числом листьев на главном стебле и числом дней периода всходы-цветение разных сортов льна найдена тесная положительная генотипическая корреляция с коэффициентом $r_g=0,877$ (Балюра, 1974). Задержка дифференциации элементов цветков на апексах побегов в условиях неблагоприятных фотопериодов также приводит к увеличению числа листьев. Например, в опытах И. А. Сизова (1963) при обычных для долгунца Л-1120 75–77 листьев на главном стебле их число возрастало до 110, 120 и даже до 135 при выдерживании растений на 12-часовом дне 15, 20 или 25 суток соответственно. У растений масличного льна ВИР 1650 также в условиях естественного дня на главном стебле было 60 листьев, а при коротком дне – 115 (Сизов, 1952^а). Максимально на главном стебле льна может быть до 250 листьев (Williams, 1975).

Большинство листьев на стебле льна расположены по спирали и только самые нижние – накрест-супротивно с поворотом

каждой следующей пары на 90° . Густота расположения листьев на стебле не только в фазе "ёлочки", но и к цветению настолько велика, что стебель не может расчленяться на узлы и междоузлия. Снижение интенсивности роста стебля вследствие наследственных особенностей и неблагоприятных внешних условий приводит к увеличению густоты листьев на нем. Например, в условиях северо-запада страны (г. Пушкин) на 10 см стебля приходилось 9 листьев у долгунца Светоч и 13 листьев у межеумка ВИР 1650 (Сизов, 1952^а), а при дефиците влаги в условиях Краснодара 22,1 листьев у ВИР 1650 и 29,8 листьев у кудряшей Сафедак 5288 и Уджан 5296 (Ильина, 1954^б). Расположение листьев на нижней части стебля более густое, чем на верхней. Так, по данным А. И. Ильиной (1954^б), от семядолей до 30-го листа на 10 см стебля приходилось 26,5 листьев у растений ВИР 1650 и 36,6 листьев у растений Уджан 5296, а на участке от 30-го до 50-го листьев на 10 см стебля соответственно 17,7 и 23,3 листьев. Длина окончивших рост листьев разных ярусов побега сорта льна, который изучал R. F. Williams (1975), последовательно возрастала от 8 мм у первого до 40 мм у сорокового и последующих листьев. При этом взаимозатенение листьев уменьшено за счет особенности спирального листорасположения на стебле льна. На конусе нарастания его побега центр каждого последующего закладывающегося зачатка листа смещен относительно центра предыдущего на угол дивергенции $137^\circ 8'$ (Васильев и др., 1978, с. 200). Поэтому формула спирального расположения листьев льна выражается дробью $8/21$, где числитель – число оборотов спирали, на которой распределяются листья одного цикла, а знаменатель – число листьев в одном листовом цикле и соответственно – число ортостих. Поэтому в той части побега льна, где листья расположены по спирали, над первым листом цикла через 8 оборотов спирали непосредственно по одной ортостихе расположен двадцать второй лист (первый лист следующего цикла), то есть практически большинство листьев направлено в разные стороны и не затеняет друг друга.

Способность листьев льна располагаться под острым углом к стеблю обуславливает особенность их анатомического строения – изолатеральность мезофилла, то есть одинаковую его структуру как на морфологически верхней, так и на нижней сторонах листа (Александров, 1966, с. 251). Клетки мезофилла листьев льна содержат по 20-23 хлоропласта (Порохневич, 1970). По своим размерам хлоро-

пласты практически одинаковы в листьях разных ярусов побега льна (Stalfelt, 1954). Размеры же клеток верхних листьев меньше, чем нижних. Об этом можно судить по данным G. L. Farkas и T. Rajhathy (1955), которые показали, что число устьиц на единице площади эпидермиса листа в условиях засухи вдвое больше у верхних листьев, чем у нижних, а при оптимальной влагообеспеченности различия между ними по этому показателю значительно меньше. В этих опытах установлено, что при разной обеспеченности растений влагой длина устьиц варьировала у нижних листьев побегов льна от 170 мкм при засухе до 250 мкм при орошении, а у верхних – от 115 до 185 мкм соответственно. Эти данные согласуются с результатами опытов П. П. Гладкого (1954), который установил, что у 43-дневных растений льна чем выше расположен лист на побеге, тем ниже устьичная проводимость, особенно в условиях дефицита влаги. Снижение устьичной проводимости уменьшает потерю влаги тканями льна, но при этом задерживается рост побегов (Menoux-Boyer, 1980). При обезвоживании листьев льна с максимального уровня 1000% до 600% в расчете на сухую массу ширина щелей устьиц уменьшалась с $3,0 \pm 0,3$ до $2,4 \pm 0,2$ мкм, однако при этом не снижалась интенсивность фотосинтеза по поглощению меченой углекислоты (Menoux, Ferron, 1982).

Формирование листьев разных ярусов побегов льна детально изучил R. F. Williams (1975). Он установил, что уже через сутки после замачивания семян на еще маленьком конусе нарастания обнаруживается первая пара зачаточных листочков – примордиев, расположенных под углом 90° к семядолям, а через трое суток на конусе видна третья пара примордиев. После четырех суток размещение на конусе нарастания вновь образуемых примордиев быстро приобретает характер спирального, и уже на 26-дневных конусах зачатки листьев четко расположены по простой спирали. С момента, когда можно распознать группу образующих примордий клеток, до окончания роста листа проходит около трех недель, и за это время масса листа льна увеличивается в 1000000 раз. G. J. McIntyre и Sh. Larmour (1974) установили, что интенсивность клеточных делений в примордиях может в значительной степени зависеть от условий питания растений льна: после освобождения пазушной почки от апикального доминирования внесением высокой дозы азота число митозов в ее зачаточных листочках последовательно возрастало с $27,0 \pm 3,6$ через сутки до $203,0 \pm 64,6$ через 5 суток, а у

контрольных растений - снижалось за тот же период с $9,4 \pm 2,8$ до $1,0 \pm 0,58$.

Анатомическую картину развития листа льна описал G. Girolami (1954). Примордий каждого листа появляется в виде бугорка в периферической меристеме конуса нарастания побега в результате деления инициальной клетки, расположенной под однослойной туникой. Плоскость делений этой и образованных ею клеток периклиналина, то есть параллельна поверхности конуса, вследствие чего возникает бугорок примордия. Клетки туники над образовавшейся группой клеток делятся антиклинально, что обеспечивает увеличение поверхности примордия. Одновременно с образованием бугорка в его основании дифференцируется тяж прокамбия, формирование которого продолжается в самом примордии по мере увеличения его размеров за счет продолжения периклиналильных делений клеток его верхней части. Позднее в тяж прокамбия образуется центральная жилка листа и с такой же скоростью формируется его пластинка. После окончания верхушечного роста увеличение размеров листа обеспечивается меристематической активностью в его основании.

В результате гормонального воздействия развивающихся листьев в тяжах прокамбия жилок и в их продолжениях в стебле формируются элементы сосудисто-проводящих пучков. При этом сосудистые пучки листьев как бы внедряются в виде листовых следов в центральный цилиндр стебля. Вследствие того, что листья у льна мелкие, только одна жилка листа продолжается в стебле в виде листового следа (Александров, 1966, с. 203, 208). Через листовые следы в стебле льна устанавливается взаимосвязь между листьями, значительно различающимися возрастом: на протяжении семи междоузлий листовой след связан только со своим листом, а в следующих пяти междоузлиях – со следами других листьев (Girolami, 1953).

Вследствие характерного для льна сочетания короткого периода вегетации растений и большого числа листьев на их главном стебле промежутки времени между появлением очередных листьев (пластохроны) очень коротки. По данным В. И. Балюры (1974), у сорта льна Светоч пластохрон составляет в среднем 0,5 суток на лист; для сравнения – в тех же условиях у подсолнечника он достигал 1,6, а у клещевины – 6,1 суток на лист. На величину пластохрона большое влияние могут оказывать условия внешней

среды. Например, G. J. McIntyre (1975) установил, что с повышением дозы азота в питательном растворе с 2,1 мг/г до 21,0 и 420 мг/л число дней до появления 84-го листа на главном побеге льна сокращалось с 60 до 47 и до 38, то есть величина пластохрона уменьшалась с 0,71 до 0,56 и до 0,45 дней на лист соответственно.

В первой половине вегетации, особенно в период быстрого роста растений льна, возрастает суммарная площадь листьев за счет увеличения их числа и размеров. Максимальной величины листовая поверхность достигает к фазе бутонизации-начала цветения. После этого под влиянием аттрагирующего воздействия органов плодоношения листья начинают быстро отмирать (Туманов, Гареев, 1951). К фазе желтой спелости лен практически полностью лишается зеленых листьев. В опытах со льном В. N. Singh и N. H. Lal (1935) обнаружили постепенное снижение оводненности листьев с начала вегетации и до фазы цветения с 92,4 до 83,9%, а уже через 2 недели после цветения содержание влаги в листьях упало до 42,4%, что также свидетельствует о сильном воздействии формирующихся корбочек на состояние листьев.

1.1.3.3. *Корни.* Для льна характерна корневая система стержневого типа с хорошо выраженным главным корнем, развивающимся из зародышевого корешка семени. Морфологию корней разных сортов масличного и прядильного льна детально изучила И. В. Красовская (1929). По ее данным, боковые корни первого порядка располагаются по всей длине главного корня с густотой 2-3 корня на 1 см кроме верхнего 5-сантиметрового участка, на котором образуется от 3 до 7 корней на 1 см. Из всего числа боковых корней первого порядка, которое может достигать 370, только от 3 до 60 корней в зависимости от сорта и внешних условий усиленно растут и достигают длины 30-150 см. Располагаются они на главном корне не глубже 50-60 см, а ниже образуются лишь короткие боковые корни не длиннее 20 см. На боковых корнях первого порядка образуются ветвления второго порядка в среднем по 1-3 корня на 1 см. Длина таких корешков не превышает 10-15 см, но у некоторых сортов, а также при повреждении корня первого порядка, корни второго порядка могут достигать 50-100 см. Ветвление корней льна доходит в зависимости от сорта до 4-го, 5-го, редко до 6-го порядка. Корни льна очень тонкие, хрупкие. С возрастом утолщаются у своего осно-

вания только небольшое число длинных корней. В слоях почвы глубже 20-30 см корни более толстые, до 1 мм в диаметре.

Обычно лен относят к группе полевых культур с наименее глубокой корневой системой (Модестов, 1932, с. 18; Станков, 1964, с. 24). По В. Ротмистрову (1939), у льна и других растений этой группы корни проникают на глубину 60-80 см, хотя по его же данным корни льна к концу роста достигали глубины 105 см (Ротмистров, 1907). По данным А. П. Модестова (1932, с. 39-40), корневая система растения льна распространяется в глубину на 115 см и в ширину на 71 см. Н. З. Станков (1964, с. 46) приводит мнения Н. А. Качинского (1925) и Н. В. Орловского (1929), считавших неправильным сложившееся представление о слабости корневой системы льна, которая по их данным достигает глубины 160-170 см. В исследованиях И. В. Красовской (1929) максимальная глубина проникновения корней льна варьировала в зависимости от сорта и плотности почвы от 90 до 150 см.

Изучая развитие корней разных сортов кудряшей и долгунцов, А. П. Модестов (1915) установил, что корни льна масличных сортов проникают на большую глубину в полевых условиях. По его данным в еще большей степени кудряши отличаются более толстыми и длинными боковыми корнями, тогда как у долгунцов корни более тонкие, нитчатые. Наблюдения И. В. Красовской (1929) подтвердили вывод о проникновении корней кудряшей, межеумков и, особенно, крупносемянных и стелющихся льнов на большую глубину по сравнению с долгунцами, но, по ее мнению, эти различия связаны в основном с разной длительностью вегетации масличных и прядильных льнов. В то же время она установила, что на главном корне масличного льна образуется меньшее число, но более крупных боковых корней, проникающих в более глубокие слои почвы и охватывающих больший ее объем, тогда как боковые корни прядильного льна расположены ближе к поверхности почвы и в глубокие ее слои проникает только главный корень. Поэтому по сравнению с долгунцами преимущество кудряшей обусловлено не только увеличенной поглощающей поверхностью корневых систем, но в еще большей мере равномерным распространением корней на большую рабочую глубину, охватом большого объема почвы. Кроме того, по данным И. В. Красовской (1929), в корнях кудряшей более развиты проводящие системы, в которых не только больше сосудов, но и крупнее их размеры. Сорта масличного льна межеумочного ти-

па по анатомии корней и морфологии корневых систем более близки к кудряшам, чем к долгунцам.

В своих исследованиях И. В. Красовская сравнивала корневые системы льна разных сортов, выращенных при одинаковой густоте стояния растений в наполненных землей ящиках. При возделывании же масличного льна в полевых посевах площади питания растений и соответственно размеры их органов значительно больше, чем в загущенных посевах прядильного льна. Поэтому в значительно большей степени различаются и их корневые системы. Косвенно об этом свидетельствует прямолинейная зависимость величин усилия теребления растений масличного льна от числа коробочек на них. По данным А. И. Пьянкова (1956), это усилие возрастало от 1 кг при 5 коробочках до 10 кг при 43 коробочках на растении. Для такого же нарушения связи с почвой при тереблении растения долгунца в среднем достаточно приложить в 1,5-1,7 раза меньшее усилие, чем при тереблении масличного льна.

Формирование корневых систем льна в значительной степени зависит от содержания воды в почве, хотя это не единственный фактор внешней среды, влияющий на рост его корней (Newman, 1966). Корни льна не растут как в переувлажненной (Красовская, 1955), так и в сухой почве (Newman, 1966). Во временно затопленной почве при летних температурах уже через двое суток начинает отмирать зона растяжения корешков, а после четырех суток затопления отмирание охватывает всю зону дифференциации тканей, что затрудняет восстановление корней после спада воды (Красовская, 1955). Корни льна не только не могут расти в слоях почвы ниже уровня грунтовых вод, но даже их рост прекращается на несколько сантиметров выше этого уровня (Красовская, 1955). Однако в некоторой степени лен способен использовать влагу грунтовых вод. В своих опытах М. А. Barakat с соавторами (1971) получили наибольший урожай семян льна при глубине поверхности грунтовых вод 70 см, а соломки – при 130 см; причем урожай семян и соломки был почти на 40% выше при глубине грунтовых вод 40 см, чем при глубине 160 см.

Е. I. Newman (1966) установил, что при понижении влажности почвы с 20 до 10% интенсивность роста корней льна уменьшалась на 80-90%. По мере снижения потенциала почвенного раствора до -5 бар интенсивность роста корней сохранялась на уровне контроля, при дальнейшем снижении от -5 бар до -15 бар

скорость роста корней резко сокращалась, а при водном потенциале -28 бар их рост полностью прекращался. По данным И. В. Красовской (1955), суммарная длина всех корней льна при влажности почвы 40% от ее капиллярной влагоемкости составляла 885 см, при 50% – 3449 см, при влажности 60% – 4695 см на растение, а число всех корней – 541, 1909 и 2019 соответственно. П. П. Гладкий (1954) обнаружил неодинаковую реакцию 10-дневных растений разных сортов масличного льна на снижение влажности почвы до 40% от полной влагоемкости по сравнению с контрольными растениями при 80% от ПВ. У кудряша Дагана-Киик при дефиците влаги несколько возросла длина самого большого бокового корня и значительно увеличилось число боковых корней, а у межеумков ВНИИМК 5237 и ВИР 1650 величины этих показателей уменьшились.

Характер распределения корневых систем льна по слоям почвы меняется в течение вегетации и зависит от сорта и условий влагообеспеченности. По наблюдениям С. Vasilica (1974), на 35-й день после всходов в слое почвы 0-20 см находилось в зависимости от сорта льна и погодных условий от 68 до 94% от всей массы корней, а к 50-му дню увеличилась масса корней в слое 20-40 см. В сухие годы корни льна интенсивнее растут в глубину, чем во влажные, при этом уменьшается распространение корней в верхних слоях почвы (Минкевич, Борковский, 1955, с. 77). Н. Hamdi с соавторами (1973) установил, что по сравнению с оптимальным увлажнением при недостатке влаги не только главный корень льна проникает на большую глубину, но также образуется больше боковых корней, увеличивается их длина при меньшей толщине. По их данным, при орошении 65,5% массы корней льна Гиза 4 находится в слое почвы 0-10 см и 23,7% – в слое 10-20 см. В зоне достаточного увлажнения около 82% массы корней льна располагается в пахотном слое почвы, а в засушливой зоне в этом слое находится только 34% их массы, в подпахотном слое почвы – 17%, в материнской породе – 49% (Станков, 1964, с. 23). Д. А. Сабинин с соавторами (1936) установили, что даже небольшое количество корней льна, проникающих в подпахотные горизонты почвы, вносит большой вклад в питание растений, так как охват этими корнями большого объема почвы компенсирует меньшее содержание ресурсов в этих слоях почвы.

Различия растений масличных и прядильных сортов льна по особенностям формирования корневых систем проявляются уже в

начале вегетации. По данным И. В. Красовской (1929), масличные льны, особенно кудряши, вначале отличаются замедленным увеличением общей длины корней. На их главном корне в этот период образуется меньшее число боковых корней, чем у долгунцов, поэтому меньше и общая масса корней. Однако более интенсивный рост крупных боковых корней 1-го порядка приводит к тому, что меньшее их число компенсируется увеличенными их размерами, поэтому уже к возрасту 18-23 дней кудряши по суммарной длине боковых корней не уступают долгунцам, а позже – превосходят их.

Главный корень льна особенно быстро растет в первые дни после прорастания семян. Его длина достигает 8-10 см уже ко времени появления всходов, а приросты за эти дни составляют свыше 30 мм в сутки (Минкевич, 1957, с. 47; Давидян, 1958). В период медленного роста побегов происходит интенсивный рост корневых систем растений льна (Сизов, 1952). К 10-дневному возрасту длина главного корня превосходила длину стебля растений разных сортов масличного льна в 2,5-3 раза (Гладкий, 1954). В течение периода от всходов до начала быстрого роста среднесуточные приросты длины главного корня растений долгунца Светоч составляли 13 мм, а приросты стебля – 8 мм (Давидян, 1958). По данным В. Ротмистрова (1907), главный корень льна-кудряша достигал к 24-дневному возрасту 30 см глубины, на 48-й день – 74 см, а к цветению на 68-й день – 95 см. В период быстрого роста побегов скорость роста главного корня долгунца также возрастала до 22 мм в сутки, хотя и уступала по этому показателю стеблю, среднесуточные приросты которого достигали за тот же период 40 мм (Давидян, 1958). За период от фазы цветения до начала созревания В. Ротмистров (1907) наблюдал увеличение на 10 см глубины проникновения главного корня растений кудряша. А. И. Купцов (1933, с. 65) подчеркивает, что прирост главного корня масличного льна после цветения составляет около 25% от его конечной длины, что позволяет льну, в отличие от подсолнечника и ряда других культур, использовать дополнительные ресурсы почвенной влаги во время формирования урожая семян. Г. К. Самохвалов (1955, с. 104) обнаружил, что темпы увеличения сухой массы корневых систем льна снижены в течение 9 дней от начала цветения до начала образования коробочек и снова восстанавливаются в период 6 дней от начала образования коробочек до начала желтой спелости.

Максимальную скорость роста корня льна 32 мм в сутки за период от прорастания семени до появления всходов Г. Г. Давидян (1958) объясняет достаточной обеспеченностью проростка питательными веществами за счет запасов семени. В стерильной культуре *in vitro* максимальная скорость роста изолированных корней масличного льна ВНИИМК 324 оказалась большей, чем у многих других видов растений, достигала 38,6 мм в сутки (Смирнов, 1970, с. 137). При этом для обеспечения интенсивного роста изолированных корней льна в опытах А. М. Смирнова (1970, с. 129) оказалась достаточной питательная среда, в которую включался набор солей макро- и микроэлементов, а в качестве источника углерода – только сахароза. Это означает, что почти все необходимые для роста корня органические вещества способны синтезировать сами ткани корня. Корни растений не могут синтезировать только некоторые витамины, поступление которых из побегов обеспечивает регуляцию соотношения между размерами надземной части и корневой системы растения. Исследования J. Bonner и H. Bonner (1948) показали, что такая регуляция роста корней подсолнечника обеспечивается количествами поступающих из побегов витаминов тиамина, никотиновой кислоты и пиридоксина, для корней гороха, редиса, хлопчатника достаточны только тиамин и никотиновая кислота, а корни льна способны сами синтезировать никотиновую кислоту и пиридоксин, регуляция их роста обеспечивается лишь поступлением из побегов тиамина (витамина B₁). Более того, оказалось, что пиримидиновую часть молекулы тиамина они также могут синтезировать, поэтому могут расти при добавлении в среду второй части молекулы тиамина – тиазола, самостоятельно синтезируя из этих компонентов тиамин. Установлена также способность корней льна к синтезу биотина.

По данным А. М. Смирнова (1970, с. 93, 244, 246) изолированные корни масличного льна способны эффективно использовать для своего роста питательную среду с 4%-ной концентрацией сахарозы, что превышает оптимумы для культуры корней томатов в 2 раза, а гороха – в 4 раза. При стерильной культуре неотделенных от семядолей и эпикотилия корней льна они росли лучше в среде с 6%-ной концентрацией сахарозы, причем ее содержание в тканях было выше у изолированных корней. Это позволяет предполагать, что из семядолей и побегов в корни поступают вещества, способствующие более интенсивному включению сахарозы в процессы обмена ве-

ществ в клетках корней льна. Не исключено также, что рост неизолированных корней не подавляется избытком синтезирующихся в них цитокининов вследствие их оттока в побеги, так как экспериментально показано, что рост корней льна сильно ингибируется природными и синтетическими цитокининами (Stenlid, 1982). Отток цитокинина из корней льна стимулирует биосинтез гиббереллинов в надземных органах (Sebanek, Hoang, 1980), из которых эндогенные гиббереллины поступают в корни льна (Janas, Sebanek, 1982).

1.2. ВОДОПОТРЕБЛЕНИЕ И РЕАКЦИЯ НА ДЕФИЦИТ ВЛАГИ

Одним из критериев требовательности культуры к уровню влагообеспеченности растений часто используется величина транспирационного коэффициента, т. е. отношения количества испаренной за вегетационный период воды к сухому весу растений. По данным вегетационных опытов многих исследователей, для льна характерны повышенные величины этого коэффициента, варьирующие от 400 до 905 г воды на создание 1 г органического вещества. По данным, полученным в тех же условиях, для проса оценки этого коэффициента варьировали от 200 до 300, кукурузы – 250-400, подсолнечника – 500-600, яровой пшеницы – 340-510. На основе сравнения этих данных лен характеризуют как растение, потребляющее особенно много воды и неэкономно ее расходующее (Демолон, 1961, с. 95-96). Однако Э. Рассел (1955, с. 359-360) пришел к выводу, что величина транспирационного коэффициента льна 905 была обусловлена тем, что опыты проводились в засушливой зоне штата Колорадо и что количество испаренной воды определяется главным образом не особенностями растений, а метеорологическими условиями.

Эти выводы были подтверждены А. М. Алпатьевым (1954), который в разные по погодным условиям годы изучал водопотребление и накопление биомассы посевами масличного льна, подсолнечника и других полевых культур на Кубанской опытной станции ВИР и в Ленинградской области. В частности, по его данным, величины полевых транспирационных коэффициентов 411 у льна ВИР 1650 и 290 у подсолнечника Саратовский 169 различались в основном вследствие разного урожая биомассы при небольшом превышении водопотребления у подсолнечника (Алпатьев, 1954, с. 54). По сравнению с культурами, для которых характерны низкие

транспирационные коэффициенты, посевы льна также потребляли за период вегетации меньше влаги. Например, в условиях благоприятного по осадкам 1951 года валовые расходы воды за вегетационные периоды составили для посевов льна 276 мм, проса – 291 мм, ячменя – 303 мм, чумизы – 394 мм, кукурузы – 476 мм, хотя в среднем за сут-ки посеы льна расходовали 3,1 мм воды, а посеы кукурузы, подсолнечника, ячменя – от 2,8 до 2,9 мм (Алпатьев, 1954, с. 189, 190).

На основе сопоставления результатов большого числа таких опытов А. М. Алпатьев (1954) доказал, что в лесной зоне (Ленинградская область) величины водопотребления посевов льна и других культур определяются интенсивностью испарения с открытой водной поверхности, вычисляемой по суммам среднесуточных дефицитов влажности воздуха. В степной же зоне (Северный Кавказ), где испаряемость превышает сумму осадков, водопотребление посевов в основном зависит от количества доступной для эвапотранспирации воды. Поэтому величины коэффициента K , вычисляемого как отношение фактического расхода влаги посевами к величине испарения с открытой водной поверхности, в лесной зоне близки к единице, а в обычные годы в степной зоне – значительно более низкие. В частности, для посевов льна ВИР 1650 в условиях Ленинградской области $K=0,95$, в степной зоне в среднем за 1947-1951 гг. $K=0,78$, а в условиях влажного 1952 г. на Кубанской опытной станции ВИР было обнаружено, что $K=1,16$, т. е. эвапотранспирация посевов льна превысила испаряемость (Алпатьев, 1954, с. 56, 65, 188).

В опытах на Майкопской опытной станции ВИР А. М. Алпатьев (1965) установил, что средняя за 4 года величина отношения $K=q/\Sigma d$ общего водопотребления (q) посевов льна к сумме среднесуточных дефицитов влажности воздуха (Σd) за вегетационный период оказалась равной $K=0,73$. Однако в течение вегетации льна средние за 4 года значения этого коэффициента существенно закономерно меняются в соответствии с изменением транспирирующей поверхности посевов. В первой декаде после всходов $K=0,35$, в фазе «ёлочки» – $K=0,87$, от фазы бутонизации до начала побурения коробочек величины K варьируют от 1,00 до 1,05, в фазе побурения коробочек $K=0,84$, а к созреванию снижается до $K=0,26$ (Алпатьев, 1965).

По данным разных авторов, интенсивность суммарной транспирации в онтогенезе льна изменяется так же, как меняется в течение вегетации отношение эвапотранспирации его посевов к испаряемости (коэффициент К). Например, А. Сакс (1935) показал, что интенсивность суммарной транспирации растений как долгунца, так и кудряша достигает максимума в фазе цветения, причем растения долгунца расходуют больше воды, а в урожае семян кудряша накапливается на 50-60% больше масла в расчете на 1 л израсходованной воды. Однако нельзя согласиться с автором, определяющим критический период в отношении льна к недостатку влаги как период максимальной транспирации. Критический период должен выявляться по степени влияния дефицита влаги в течение разных этапов онтогенеза растений на формирование их хозяйственных признаков. К таким признакам у льна может относиться как урожай семян, так и характеристики стебля.

Достаточная влагообеспеченность важна для льна уже в период от высева до появления всходов, т. к. вследствие неглубокой заделки семян от этого в значительной мере зависит их полевая всхожесть, обеспечение необходимой густоты посевов (Савченко, 1977). М. Mingeau и А. Vernede (1977) пришли к выводу, что критический период, в течение которого водный дефицит приводит к резкому снижению урожая семян масличного льна, начинается за 2 недели до бутонизации и заканчивается через 2 недели после цветения, причем максимальный ущерб урожаю причиняет засуха в период цветения. По другим данным (Hussein et al., 1983), критическими являются периоды перед цветением и во время налива семян.

Более детально реакцию разных сортов льна на засуху в разные периоды онтогенеза изучил П. П. Гладкий (1954) в отделе физиологии растений ВНИИМК. Он показал, что сниженная влажность почвы отрицательно влияет на те или иные признаки растений льна в любой период их развития. Даже в период от всходов до начала быстрого роста стебля дефицит влаги подавляет ростовые процессы, поэтому к созреванию побеги у таких растений оказывались короче по сравнению с контрольными на величину от 5% у долгунца Прядильщик до 12 % у кудряша Уджан 5296. Однако при оптимальной влажности почвы в последующие периоды онтогенеза засуха до периода интенсивного роста стеблей вызывает усиление таких характерных для кудряшей признаков как увеличение числа ветвей и коробочек в соцветии и повышение урожая

семян по сравнению с контролем у большинства сортов на 10-13% в основном за счет увеличения продуктивности главных стеблей и массы 1000 семян с боковых побегов.

Наиболее отрицательное влияние на длину технической части стебля оказывает дефицит влаги во время интенсивного роста стеблей, поэтому этот период в онтогенезе льна является критическим с точки зрения формирования урожая волокна (Гладкий, 1954; Шевелуха, 1977, с. 150). При засухе в этот период снижается также урожай семян в разной степени у различных сортов. Даже кратковременная засуха во время цветения и тем более в период формирования коробочек и семян до начала их созревания в наибольшей степени снижает урожай семян, особенно во время их формирования. При этом на массу 1000 семян засуха оказывала небольшое влияние, а урожай уменьшался вследствие абортирования завязей и уменьшения числа коробочек. В то же время засуха в разные периоды с фазы цветения не оказывала существенного влияния на длину технической части стебля. По мнению А. Р. Рогаша (1976), урожай волокна льна-долгунца наиболее сильно снижается при недостатке влаги в почве не только в период быстрого роста побегов, но и во время цветения.

Н. Г. Грибкова (1969) и в полевых опытах на Кубанской опытной станции ВИР выявила неодинаковое влияние осадков разных периодов вегетации на величины урожаев семян льна: при исключении попадания в почву майских осадков урожай снижался на 37%, а июньских – на 58%. Показатель влагообеспеченности K_{Σ} Н. Г. Грибкова (1969) вычисляла как отношение суммы влагозапасов метрового слоя почвы перед севом и осадков за период вегетации к умноженной на 0,65 сумме среднесуточных дефицитов влажности воздуха. При варьировании в разные годы величины этого показателя от $K_{\Sigma}=0,52$ до $K_{\Sigma}=1,56$ урожай семян льна в условиях той же станции изменялся от 5,5 до 20,9 ц/га.

Выращивание при низкой влажности как почвы, так и воздуха вызывает фенотипическую адаптацию растений льна к водному дефициту. Еще В. Заленский (1904) показал, что длина сосудистых пучков на 1 см² листа может уменьшиться до 506 мм при повышенной влажности атмосферы и увеличиться до 946 мм под действием сухого воздуха. Дефицит влаги в почве вызывает уменьшение числа и размеров боковых побегов, подавление роста главного стебля, а у засухоустойчивых сортов и усиление роста корней (Гладкий, 1954).

В то же время Е. Н. Синская (1946) и П. П. Гладкий (1954) пришли к выводу, что воздействие на растение предварительной засухой не приводит к "закалке" льна, т. е. к модификационному повышению засухоустойчивости; последующая засуха наносила еще больший ущерб таким растениям. Однако в опытах Y. Boyer (1975) неоднократно достигалось повышение засухоустойчивости льна путем фенотипической адаптации растений к дефициту влаги. По данным автора, для достижения такого эффекта важно, чтобы во время адаптации водный дефицит листьев льна не превышал 50% и действовать он должен в течение фазы интенсивного роста при высоте растений более 13 см. У адаптированных растений на 30% была уменьшена площадь листьев, увеличен размер корневых систем, проявились другие признаки ксероморфности.

Для льна характерна широкая экологическая дифференциация, в том числе и значительный полиморфизм по реакции на дефицит влаги. Наиболее требовательны к условиям влагообеспеченности долгунцы и полуозимые многостебельные льны, более устойчивы к дефициту влаги межеумки лесостепной зоны и в еще большей степени – межеумки степной зоны, высокоустойчивые к засухе сорта имеются среди льнов-кудряшей, а абиссинские и крупносемянные льны возделываются без полива до пустынных границ земледелия (Сизов, 1952; Колосков, 1971, с. 128).

Более высокая засухоустойчивость масличных льнов, особенно кудряшей по сравнению с долгунцами, по И. А. Минкевичу (1957, с. 48), объясняется их способностью использовать влагу глубоких слоев почвы за счет лучше развитой корневой системы. Однако специальные исследования (Красовская, 1929) показали, что различия между сортами льна по глубине проникновения корней в почву обусловлены разной продолжительностью вегетационного периода. Поэтому у сортов масличного льна главный корень проникает на большую глубину лишь постольку, поскольку они позднеспелее долгунцов. В то же время главный корень кудряша имеет хотя и меньшее число, но более крупные ответвления 1-го порядка, которые охватывают большие объемы почвы, в том числе в глубоких слоях. Кроме того, корни кудряшей имеют большее число более крупных сосудов ксилемы. Важным показателем ксероморфности структуры масличных льнов является относительно увеличенная масса корней на единицу надземной биомассы, а к

концу вегетации и абсолютно больше масса корней кудряша по сравнению с долгунцом (Красовская, 1929).

Использование влагозапасов почвы зависит не только от объема охваченной корнями почвы, но и от способности корней поглощать труднодоступную воду. По данным Д. В. Федоровского (1948), по этой способности лен значительно уступает пшенице и некоторым другим растениям. По его данным, сосущая сила проростков семян льна оказалась равной лишь 1 атм, проростков огурцов – 6 атм, разных сортов пшеницы – от 12 до 16 атм. Стебли растений льна, выросших при осмотическом давлении питательного раствора 4,5 атм и адаптировавшихся к таким условиям, имели более мелкоячеистую ксилему, меньшее число более мелких волокон луба, чем у растений, выросших при осмотическом давлении 0,5 атм (Ричардс, Вадлей, 1955). По способности выносить высокую концентрацию почвенного раствора лен приблизительно в 3 раза уступает сахарной свекле, картофелю, овсу и другим растениям (Соколов и др., 1938, с. 184). При определении стандартным вегетационным методом коэффициента завядания почв с использованием разных видов растений было установлено, что по иссушающей способности корней лен значительно уступал пшенице, оставляя в почве количество воды, равное от 1,69 до 1,92 величин ее максимальной гигроскопичности, а у пшеницы этот показатель варьировал от 1,30 до 1,60 (Федоровский, 1948).

Если учесть, что В. Ротмистров (1939) отнес лён к группе растений с короткими корневыми системами длиной 60-80 см, в сочетании с их сниженной способностью поглощать труднодоступную воду, это должно обуславливать очень неэффективное использование его посевами влагозапасов почвы. Однако для агроценозов разных культур количество недоступной воды существенно больше коэффициента завядания вследствие значительно меньшей густоты корней в почве полевых посевов по сравнению с почвой вегетационных сосудов. Поэтому доступность влагозапасов корнеобитаемых слоев почвы для разных полевых культур мало отличается. По данным А. Моленара (цитируется по Гарюгин, 1939, с. 111), посеvy льна используют влагозапасы полутораметрового слоя почвы. Прямые определения А. М. Алпатьяева (1954, с. 187) показали, что влагозапасы слоя почвы 0-150 см посеvy масличного льна используют не хуже ячменя и кукурузы, уступают по этому показателю подсолнечнику и превосходят картофель. С точки зрения обеспече-

ния формирования семян важно то, что в отличие от многих других полевых культур корни льна продолжают расти и после цветения растений, осваивая при этом влагозапасы дополнительных объемов почвы (Ротмистров, 1907; Купцов, 1933, с. 65).

Характеристика льна-долгунца как влаголюбивого растения (Рогаш, 1976), а масличного льна как сравнительно засухоустойчивого (Синская, 1946) объясняется не только разной экологической адаптивностью этих форм льна, но и целями их возделывания. Растения льна-долгунца должны конкурировать в посевах не за воду, а за свет, поскольку конкуренция за воду особенно отрицательно влияет на длину технической части стебля и его анатомическое строение. Е. Н. Синская (1946) отнесла лен-кудряш к числу масличных культур, которые перспективны для селекции на засухоустойчивость.

При селекции масличного льна на повышение засухоустойчивости оказались ненадежными такие признаки отбора, как масса 1000 семян и их масличность (Рыжеева, Бойцова, 1966), высота растений, число коробочек и масса семян с растения (Лялюшкин, 1962), крупность клеток листьев и число устьиц в поле зрения микроскопа (Феофанова, 1963), степень открытости устьиц (Гладкий, 1954). Устойчивые и неустойчивые к засухе формы льна более четко дифференцируются по соотношению между длиной корней (l) и высотой побегов (h). В опытах Н. Д. Феофановой (1963) отношение l/h равнялось у крупносемянных льнов 0,287 и 0,278, у кудряшей 0,236 и 0,294, у межеумка 0,166, у долгунцов от 0,160 до 0,166, у полуозимого 0,158. Чем выше было это отношение, тем интенсивней транспирировали растения соответствующих сортов льна (Феофанова, 1963) и выше было содержание воды в побегах в часы наименьшего тургора (Гладкий, 1954). Наиболее же ценным показателем засухоустойчивости генотипов льна является величина уборочного индекса (процента семян от сухой биомассы) растений, выращенных на фоне дефицита влаги (Лялюшкин, 1962; Рыжеева, Бойцова, 1966).

1.3. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

При описании особенностей минерального питания растений льна обычно отмечается их повышенная требовательность к содержанию в почве легкоусвояемых питательных веществ в связи с

относительно слабой корневой системой как у долгунцов (Петрова, 1976; Гулякин, 1977, с. 142), так и у масличного льна (Минкевич, 1957, с. 80-83; Буряков и др., 1971, с. 35). Для обеспечения высоких урожаев особенно важно с первых фаз вегетации в достаточной мере обеспечить растения льна питательными веществами, так как потребности в них в это время велики, а корневые системы еще недостаточно развиты. В частности, половина технической длины стеблей формируется в период интенсивного роста всего лишь за 10-16 дней, поэтому дефицит питания в это время наносит невосполнимый урон урожаю долгунца (Шевелуха, 1977, с. 150).

Подкормки посевов льна-долгунца минеральными удобрениями позднее 15-20 дней после всходов почти бесполезны (Сизов, 1968). Обусловлено это тем, что стебель, являющийся целью его возделывания, формируется в первой половине вегетации. Соответственно также рано наступают критические периоды питания растений льна-долгунца: по отношению к фосфору первые дни роста до фазы 5-6 пар листьев, азоту – от фазы "ёлочки" до бутонизации, дефицит калия в первые три недели отрицательно сказывается на урожае соломы, а достаточное калийное питание во время бутонизации необходимо для развития лубяных пучков и получения качественного волокна (Петрова, 1976; Гулякин, 1977, с. 143; Панников, Минеев, 1977, с. 369). Поскольку масличный лён возделывается ради получения семян, формирующихся во второй половине вегетации, критические периоды питания его растений приурочены к другим фазам вегетации. Урожай семян снижается при дефиците фосфора не только в начале вегетации, но и в последующие периоды онтогенеза (Минкевич, 1957, с. 81). Условия калийного питания влияют на урожай семян не только в течение первых недель роста, но и в значительной степени с фазы бутонизации (Минкевич, 1957, с. 81; Гулякин, 1977, с. 143; Церлинг, 1990, с. 62).

Поскольку обычно основное количество азота лён поглощает с фазы "ёлочки" до цветения, И. А. Минкевич (1957, с. 81-82) пишет, что этот период в онтогенезе льна является критическим в отношении к этому элементу, а в первый период жизни он не предъявляет больших требований к азотному питанию. Однако динамика поступления азота в растения льна может быть настолько различной, что к полному цветению они могут усвоить в разных условиях от 45 до 87% азота от суммы его поглощения за всю вегетацию (Тихомирова,

1971). В то же время установлена тесная зависимость между содержанием азота в надземной части растения льна к фазе "ёлочка" и массой коробочек, образованных к концу вегетации (Церлинг и др., 1975). Поэтому азотом растения льна должны быть обеспечены в достаточном количестве с фазы всходов (Церлинг, 1990, с. 61-62). А. Гро (1966) также рекомендует вносить азотные удобрения под масличный лён как можно раньше, чтобы обеспечить образование ветвей от основания главного стебля. Таких ветвей у растения льна образуется тем больше, чем меньше степень подавления роста боковых почек апикальным доминированием, обусловленным конкуренцией за питательные вещества между верхушечной и боковыми почками (Gregory, Veale, 1957). Такие взаимоотношения между почками растения льна в основном обусловлены конкуренцией за азотсодержащие вещества (McIntyre, 1964). Экспериментально показано, (McIntyre, 1975), что для образования побегов из почек семядольного узла льна достаточно добавления в питательный раствор 21 мг/л азота, а побеги из почек 2-4-го узлов образовывались при содержании в питательном растворе 420 мг/л азота, причем чем выше по стеблю расположены пазушные почки, тем большее количество азота требуется для их пробуждения и роста соответствующих боковых побегов.

Семена льна превосходят его надземные вегетативные органы по процентному содержанию азота в 6,5 раз, фосфора – в 3,2 раза (Ратнер, 1965, с. 105). В связи с этим при практически одинаковой динамике накопления общей сухой надземной биомассы долгунцов и масличных льнов, но более высоком урожае семян масличных сортов содержание азота и фосфора в их надземной биомассе выше, чем у долгунцов (Seehuber et al., 1987). Поэтому требования масличного льна к азотному и фосфорному питанию выше, чем долгунцов, которые требовательней к калийному питанию. В частности, для урожая волокна оптимально содержание азота в листьях растений льна к фазе цветения 3,5-4,0% в сухом веществе, а для урожая семян – 4,8% (Церлинг, 1970).

Из парных сочетаний наибольшее повышение урожаев льносоломы обеспечивает азотно-калийное удобрение, добавление фосфорного удобрения обычно не дает эффекта в разных регионах России, однако для повышения качества волокна и предотвращения полегания растений дозы фосфора и калия должны преобладать над дозой азота (Громыко, Карпова, 1975). При возделывании льна в

условиях Карпат рекомендуются под масличные сорта повышенные дозы азота, а количества вносимых под прядильный лен фосфора и калия должны превышать в 2-3 раза дозу азота (Bondarev et al., 1981). Л. Л. Кошелева (1973) также установила, что для льна-долгунца оптимально соотношение N:P:K 1:2:3. Проведенные в Египте опыты показали, что при орошении оптимальные дозы азота составили для урожая волокна 36 кг/га, для урожая семян и масла – 72 кг/га (Hamdi et al., 1971). Во Франции также обычной для прядильного льна является доза азота $N_{30}P_{90}K_{150}$, для масличного – $N_{80}P_{120}K_{150}$ (Гро, 1966, с. 249), а в Германии – для долгунца $N_{40}P_{54}K_{160}$, для масличного льна – $N_{60}P_{54}K_{120}$ (Рюбензам, Рауэ, 1969, с. 363).

Улучшение азотного питания льна приводит не только к повышению урожая семян, но и к снижению их масличности (Янушковская, 1936; Horodyski, Pietron, 1962; Schmalfuss, 1963, с. 161; Dybing, 1964; Filipescu, Poparlan, 1976). Обусловлено это тем, что по мере повышения доступности азота вследствие выращивания льна на более плодородных почвах или внесения азотных удобрений возрастает содержание белка в семенах (Ермаков, 1958; Schmalfuss, 1963, с. 161;), а между белковостью и масличностью семян льна наблюдается отрицательная зависимость (Иванов, 1926; Архангельский, Сучкина, 1930-1931; Ермаков, 1958; Canvin, 1965). На основании этих фактов возникло представление о том, что усиление синтеза белков подавляет процесс биосинтеза жира в семенах льна и других масличных растений. В частности, К. Mengel (1965, с. 162-163) и D. T. Canvin (1965) объясняют отрицательную корреляцию между процентным содержанием жира и белка в семенах льна тем, что при усилении азотного питания растений на синтез аминокислот расходуется больше образующегося в процессе гликолиза ацетил-КоА и соответственно меньшее его количество включается в цикл синтеза жирных кислот. На основании этой гипотезы Э. Богуславский (1958, с. 366) рекомендует ограничивать дозы вносимых под масличный лён азотных удобрений, чтобы не подавлять маслообразование вследствие усиления синтеза белка.

На ошибочность такого представления о влиянии азотного питания на биосинтез жира еще раньше указал А. И. Ермаков (1933), который показал, что при отрицательной зависимости между относительным содержанием жира и белка корреляция между абсолютным их накоплением как в отдельных семенах льна, так и в

целом в урожае его семян положительна. Поэтому он писал: "... следует сделать упрек тем авторам, которые рассматривают масличность и влияние на нее различных условий, не связывая с абсолютным количеством масла, которое получается с единицы площади". При внесении оптимальных доз азота с увеличением урожая почти в равной мере возрастают сборы белка и масла, поэтому наблюдается лишь небольшое снижение масличности семян льна; при избыточных же дозах азота, не повышающих урожай семян, усиливается в основном накопление в них белка, поэтому масличность значительно снижается и без уменьшения сборов масла (Янушковская, 1936; Horodyski, Pietron, 1962). Если же улучшается обеспеченность растений льна фосфором и влагой, то повышаются урожаи и усиливается маслообразование и при более высоких уровнях азотного питания, поэтому масличность семян не снижается (Ермаков, 1958; Filipescu, Poparlan, 1976). В опытах М. Д. Сафонова (1949) разные сорта льна отзывались на внесение $N_{15}P_{25}K_{15}Mg_5$ повышением масличности семян на 1,7-4,3%, причем в наибольшей мере это наблюдалось у тех сортов, у которых значительно повышался процент масла при увеличенной площади питания растений в посевах. При равенстве условий минерального питания, обеспечиваемого в сортоиспытаниях, различия сортов льна по урожайности не сопровождаются изменениями сборов белка, поэтому наблюдается положительная генотипическая корреляция между оценками урожайности и масличности семян (Янушковская, 1936; Ярош и др., 1984).

Повышение сборов масла при оптимизации азотного питания льна обусловлено увеличением размера соцветия и числа стеблей за счет усиления ветвистости, что приводит к увеличению числа семян при небольших изменениях их крупности, если не образуются дополнительные поздносозревающие коробочки с мелкими семенами (Horodyski, Pietron, 1962; Dybing, 1964). Поэтому повышенное содержание азота в надземных органах льна в период образования ветвей в пазухах листьев является важным условием увеличенных урожаев семян. Например, в опытах В. В. Церлинг, А. С. Зинкевич и В. Я. Тихомировой (1975) общая масса коробочек с семенами возрастала в 7 раз при повышении содержания азота в воздушно-сухой массе побегов с 2,5 до 4,5% в фазе "ёлочки" и с 1,5 до 3,5% в фазе бутонизации, а в последующие фазы такой зависимости не было.

Максимальные дозы азотных удобрений, которые положительно влияют на урожаи семян масличного льна, в значительной степени зависят от условий внешней среды и варьируют от 30 кг/га (Гудинова, 1973) и 40 кг/га (Horodyski, Pietron, 1962; Singh, Kaushal, 1972) до 60-90 кг/га (Гро, 1966, с. 249; Novotny, 1980; Hussein et al, 1983; Kumar, 1989; Long, 1989) и даже до 200 кг/га (Sheppard, Bates, 1988), хотя наилучшая окупаемость 1 кг внесенного азота достигается при его дозе не более 30 кг/га (Sheppard, Bates, 1988).

Оптимальная для физиологических процессов в растениях льна доза азотного удобрения может изменяться в 2-3 раза в зависимости от уровня плодородия почвы (Афонин, Михайлова, 1975; Петрова, 1976). Важным фактором, ограничивающим повышение доз азота при возделывании льна, особенно долгунца, является опасность полегания посевов (Векк, 1958; Громыко, Карпова, 1975). По мнению Э. Богуславского (1958, с. 366), в связи с большей устойчивостью стеблей масличного льна нет основания опасаться полегания его посевов при внесении высоких доз азота, но другие авторы (Рюбензам, Рауэ, 1969, с. 364; Zundorf, 1988) считают и для него реальной такую опасность. При повышении доз удобрений, особенно азотных, усиливается конкуренция за свет между растениями в посевах, взаимозатенением лимитируются продукционные процессы. Этим объясняется обнаруженный В. Я. Тихомировой (1986) факт положительной зависимости между степенью теневыносливости сортов льна-долгунца и их отзывчивостью на высокие дозы удобрений. Повышенное апикальное доминирование у растений долгунца ограничивает ветвление, поэтому при избытке азота усиливается рост главного стебля, который становится толстым, рыхлым, с неоднородным плохого качества волокном и низким его выходом, а некоторое усиление ветвления стебля уменьшает количество длинного волокна (Векк, 1958; Громыко, Карпова, 1975; Петрова, 1976). Эти эффекты не имеют значения для масличного льна, у которого дополнительный азот при благоприятных прочих условиях используется на усиление ветвления стебля, образование большего числа коробочек. В зонах возделывания масличного льна повышение доступности азота ведет к увеличению транспирирующей поверхности побегов, усиливает конкуренцию в посевах за воду, поэтому дозы вносимых азотных удобрений ограничиваются уровнем влагообеспеченности посевов (Hussein et al., 1983; Sheppard, Bates, 1988). На фоне хорошего увлажнения с усилением

азотного питания возрастает продолжительность цветения, приводящая к неравномерности созревания коробочек (Dybing, 1964; Гулякин, 1977, с. 144).

Анализируя результаты большого числа географических опытов с минеральными удобрениями, Д. Н. Бородич (1933) показал, что при внесении $N_{45}P_{45}K_{45}$ прибавки урожаев семян и соломы льна в сумме составили на подзолах 28%, серых лесных почвах 59%, деградированном черноземе 44%, обыкновенном черноземе 14%, предкавказском черноземе 6%. При этом на всех почвенных разностях сохранялись ранги полевых культур по степени отзывчивости на удобрения в убывающем порядке: ячмень, конопля, сахарная свекла, овес, картофель, лен, яровая пшеница, подсолнечник (Бородич, 1933). В условиях Канады при внесении одинаковой дозы азота повышение урожаев семян составило у льна 16%, яровой пшеницы 8%, ярового рапса 73% при проведении опыта на вспаханной почве и 10, 6 и 56% соответственно тех же культур при их выращивании на неспаханной почве (Racz et al., 1965). В опытах, проведенных в Воронежской и Омской областях, Алтайском, Ставропольском и Краснодарском краях, при внесении минеральных удобрений в дозах $N_{40-45}P_{45-60}K_{45-60}$ прибавки урожая семян масличного льна не превышали 120 кг/га, а в ряде случаев были незначительными (Минкевич, 1957, с. 81-84; Буряков и др., 1971, с. 35). В США, в штате Северная Дакота внесение N_{22} обеспечивало прибавку урожая льна 40-60 кг/га, а фосфорные удобрения оказывали незначительное влияние на урожай (Hammond, 1973). В условиях Индии при внесении под лён 60 кг/га азота была получена прибавка урожая семян 220 кг/га (Singh, Kaushal, 1972). Таким образом, хотя при некоторых условиях оптимизация минерального питания может значительно повысить продуктивность масличного льна, в основном он относится к числу культур, слабо отзывающихся на внесение удобрений.

В качестве причины слабой отзывчивости льна на внесение удобрений различные авторы предлагают разные объяснения. Распространено мнение, что повышение урожаев ограничивается недостаточно полным поглощением питательных веществ вследствие малых размеров корневой системы льна (Чириков, 1956, с. 269; Буряков и др., 1971, с. 35; Петрова, 1976; Гулякин, 1977, с. 142). Было установлено, что при внесении под лен-долгунец удобрений в дозе $N_{40}P_{50}K_{80-100}$ повышают урожаи только сорта с хорошо

развитой корневой системой и прочным, устойчивым к полеганию стеблем, а под сорта со слабыми корневыми системами и тонким, полегающим стеблем оптимальна доза $N_{20}P_{50}K_{80-100}$ (Lahola, 1971). Такие различия сортов долгунца В. Я. Тихомирова (1986) объясняет их разной чувствительностью к взаимозатенению растений в посевах, возрастающему вследствие увеличения площади листьев при внесении удобрений. Однако, по мнению И. А. Минкевича (1957, с. 47), масличный лён к периоду интенсивного роста побегов "... имеет уже хорошо развитую корневую систему, способную обеспечить его водой и питательными веществами". В то же время он пишет, что корневая система льна сравнительно слабо усваивает питательные вещества (Минкевич, 1957, с. 80). Так характеризуют корни льна и другие авторы (Якушкин, 1953, с. 486; Церлинг, Зинкевич, 1970; Strong, Soper, 1973; Гулякин, 1977, с. 143; Панников, Минеев, 1977, с. 369). По этой причине обычно рекомендуется вносить под лён легкорастворимые формы удобрений, однако возможности увеличения их доз ограничиваются отрицательной реакцией льна на повышенную концентрацию питательных веществ в почвенном растворе (Соколов и др., 1938, с. 184; Якушкин, 1953, с. 486; Strong, Soper, 1973; Гулякин, 1977, с. 142-144).

По мнению ряда исследователей, причиной сниженной отзывчивости льна на внесение удобрений может быть его меньшая по сравнению с другими полевыми культурами потребность в питательных элементах вследствие скороспелости и образования меньшей биомассы. Например, В. В. Церлинг и А. С. Зинкевич (1970) установили, что при равных дозах азота в листьях льна было много недоиспользованных нитратов и аминокислот, которых не было в листьях гречихи. Поскольку гречиха накапливала биомассу интенсивней и более длительное время, авторы заключили, что вдвое меньшая отзывчивость льна на внесение азота в этом опыте объясняется его меньшей потребностью в этом элементе. G. J. Rasz, M. D. Webber, R. J. Soper (1965) обнаружили, что в полевых посевах по скорости поглощения фосфора масличный лен уступает в небольшой мере яровой пшенице и в значительной степени – яровому рапсу и образует соответственно в 1,4 и в 2,2 раза меньше биомассы; частично это было связано с разной продолжительностью вегетации этих культур. На этом основании авторы предположили, что для обеспечения низкой интенсивности потребления растениям льна достаточно почвенных запасов растворимого фосфора, а пше-

ница и, особенно, рапс нуждаются во внесении удобрений. По данным той же статьи, лён и пшеница существенно не различались по общему поглощению фосфора, но обе эти культуры значительно уступали рапсу по этому показателю.

По скорости поглощения меченого фосфора из питательного раствора Гельригеля в условиях песчаных культур 10-дневные проростки льна практически не уступали пшенице и горчице и значительно превосходили подсолнечник, кукурузу, конские бобы (Дмитренко и др., 1963). По данным Ф. В. Чирикова (1956, с. 269, 271), из почвы лён поглощает значительно меньшее количество водорастворимой P_2O_5 , чем овес и гречиха. Автор объясняет это тем, что у льна намного слабее развита корневая система, поэтому он оставляет к концу вегетации больше доступного фосфора в почве, чем овес и гречиха, обладающие более развитой корневой системой (Чириков, 1956, с. 269, 272).

W. M. Strong, R. J. Soper (1973) показали, что в почве густота корней льна не меньше, чем у пшеницы, но значительно меньше, чем у рапса и гречихи; соответственно лён и пшеница поглощали из неудобренной карбонатной почвы с pH 7,6 за 50 дней практически одинаковые количества фосфора, а его выносы рапсом и гречихой в тех же условиях были почти вдвое больше. Зависимость поглощения фосфора и калия от густоты корней обусловлена особенностями передвижения этих питательных веществ в почве. В отличие от подвижных в почве ионов NO_3^- , Ca^{++} , Mg^{++} , SO_4^- , которые в основном усваиваются корнями из поглощаемой ими воды, поглощение ионов калия и, особенно, фосфатов лимитируется скоростью их диффузии в почве, поэтому генотипические различия по выносам этих элементов определяются не поглотительной способностью корней, а их суммарной длиной в почве (Barber, 1962, 1964; Bielecki, 1973).

По данным В. Ф. Чирикова (1956, с. 256), содержащегося в почве количества водорастворимой P_2O_5 недостаточно для обеспечения потребностей растений в фосфоре, поэтому они должны усваивать также его соединения, не растворимые в воде. Было установлено (Коссович, 1916; Чириков, 1956, с. 43), что лён и злаки совсем не способны поглощать P_2O_5 из обыкновенных фосфоритов, в то время как это удобрение эффективно используется люпином, гречихой, горчицей, горохом и некоторыми другими видами растений. Однако по использованию других форм труднорастворимых

фосфатов, содержащихся в оподзоленных суглинках, лён превосходит овес, горчицу и, особенно, просо, хотя и уступает гороху и гречихе (Чириков, 1956, с. 272). В этих опытах было установлено, что лён поглощал особенно много P_2O_5 труднорастворимых фосфатов после зацветания, когда у других видов растений с этой фазы снижалась эффективность использования таких фосфатов (Чириков, 1956, с. 267). На кислых почвах лён-долгунец усваивает фосфор из фосфоритной муки почти в такой же степени, как и из суперфосфата (Панников, Минеев, 1977, с. 373).

Ограничение интенсивности поглощения фосфора вследствие малых размеров корневых систем в наибольшей степени проявляется в начале вегетации льна. Поскольку недостаток фосфора в первые дни его роста особенно сильно ослабляет дальнейшее развитие растений и уменьшает урожай (Минкевич, 1957, с. 81; Гулякин, 1977, с. 143), разрабатывались способы оптимизации фосфорного питания молодых растений льна. Внесение суперфосфата в дозе P_{33} при перемешивании тука с верхним 5-сантиметровым слоем почвы снижало урожаи семян льна (Pandey, Sinha, 1969). Гранулированный суперфосфат, внесенный в рядки с семенами льна, в одних условиях повышал урожаи при дозах P_{30} (Коломникова, 1976) и P_{5-10} (Панников, Минеев, 1977, с. 373), в других – снижал полевую всхожесть и урожайность льна в отличие от пшеницы, ячменя, рапса (Панченко, 1946; Racz et al., 1965; Ridley, Tayakepisuthe, 1974; Bailey, Grant, 1989). Однако после предварительной нейтрализации рН суперфосфата его внесение с семенами в дозах P_{10-15} повышало урожаи семян льна в большей степени, чем при внесении тука разбросным способом в дозе P_{45} (Панченко, 1946). При нейтрализации суперфосфата не должно быть избытка щелочи, к которой лён чувствительней злаков, по данным Гедройца (цит. по Чириков, 1956, с. 120).

Кроме того, лён, особенно его молодые растения, сильней повреждается при повышенной концентрации почвенного раствора, чем злаки (Гулякин, 1977, с. 10). Растения льна погибают при такой концентрации питательных веществ в почвенном растворе, которая оптимальна для сахарной свеклы, картофеля, овса, конопли и других культур, поэтому для льна оптимальное количество вносимых легкорастворимых удобрений в 3 раза меньше (Соколов и др., 1938, с. 184). В связи с этим при локальном внесении нитрофоски это удобрение рекомендуется размещать на 3 см глубже семян (Панни-

ков, Минеев, 1977, с. 373). Хотя и при внесении с семенами нитрофоска может не снижать полевую всхожесть и повышать урожай семян и волокна льна (Юржис, Афонин, 1985). Локальное внесение фосфорного удобрения на 2,5 см ниже семенного ложа существенно повышало урожай семян льна по сравнению с внесением тука вразброс (Bailey, Grant, 1989). Такой же результат получили S. L. Pandey, M. N. Sinha (1969), в опытах которых внесение суперфосфата на 7,5 см ниже семенного ложа повысило урожай масличного льна в несколько большей степени, чем внесение тука на 2,5 см ниже семян. На основании данных 5 лет опытов L. D. Bailey, C. A. Grant (1989) заключили, что при локальном внесении фосфорного удобрения на 2,5 см ниже ложа семян и на 2,5 см в сторону от рядка урожай семян масличного льна повышается в меньшей степени, чем при расположении ленты на 2,5 см ниже семян. Детальные исследования, которые провел J. M. Sadler (1980), показали, что в начале вегетации корни льна медленно растут в горизонтальном направлении, распространяясь за 4 недели в стороны от главного корня не более чем на 2 см. Поэтому в его опытах оптимальным оказалось размещение ленты фосфорного удобрения на глубину 1,5-3,0 см ниже семян и не более 1,5 см в сторону от рядка.

W. M. Strong, R. J. Soper (1973) обнаружили различную реакцию разных полевых культур на локальное внесение в карбонатную почву гранул K_2HPO_4 или K_2HPO_4 , меченых изотопом ^{32}P . При этом общее поглощение фосфора пшеницей существенно не изменилось, у льна оно увеличилось на 14-29%, у рапса – на 20-44%, у гречихи – на 25-65%. Способность же использовать фосфор гранул удобрения самой низкой оказалась у льна – 3,8-8,1% от общего выноса P_2O_5 , тогда как эта доля составила у пшеницы 12,5-19,7%, у рапса – 40,8-57,6%, у гречихи – 33,1-55,5%. Авторы установили, что эффективное использование внесенного локально фосфора рапсом обусловлено большой массой его корней и их способностью интенсивно ветвиться в зоне гранул фосфатов, а преимущество гречихи объясняется тонкой разветвленной корневой системой и способностью поглощать фосфор из растворов высоких концентраций. Корни льна не ветвились в зоне гранул K_2HPO_4 и K_2HPO_4 и в 4-6 раз менее интенсивно поглощали фосфор из концентрированных растворов. Дальнейшими исследованиями авторы показали (Strong, Soper, 1973, 1974), что ветвление корней льна у гранул удобрения подавляется лишь при внесении водорастворимых фосфатов, а при

локальном внесении дикальцийфосфата корни льна в достаточной степени ветвятся в зоне гранул. Изучая влияние внесения с семенами гранулированного суперфосфата на увеличение выносов фосфора 20-дневными растениями 9-ти масличных культур, В. В. Киселева (1951) обнаружила, что поглощение фосфора льном повысилось лишь на 7%, арахисом – на 24%, горчицей сизой – на 29%, кунжутом – на 31%, лямлеманцией – на 41%, периллой – на 42%, подсолнечником – на 47%, клещевиной – на 52%, а рыжиком – на 123%. При внесении же с семенами такого же количества суперфосфата в виде органо-минеральных гранул вынос фосфора растениями льна повысился на 77%, и по этому показателю он поднялся на второе место среди изученных масличных культур.

По данным А. И. Ермакова (1968), содержание фосфора (P_2O_5) в семенах льна варьирует от 1,50 до 1,88%, в том числе в семенах долгунцов 1,65-1,88%, кудряшей – 1,50-1,62%, межеумков – 1,59-1,71%, причем выявляется тенденция снижения масличности семян по мере повышения содержания в них фосфора. Эта тенденция обусловлена наследственными различиями по продуктивности: чем выше урожай семян, тем ниже относительное, но не абсолютное содержание в них фосфора, как и белка, что и является причиной повышения относительного содержания масла в семенах. По выносам же фосфора из почвы долгунцы, межеумки и кудряши не различаются (Seehuber et al., 1987). При улучшении же фосфорного питания растений льна урожай масла не снижаются, а повышаются (Шемпель и др., 1970).

При дефиците фосфора могут замедляться темпы развития растений льна (Кошелева, 1970). Это связано со снижением содержания нуклеиновых кислот во всех вегетативных органах (Пандей, 1966), подавлением биосинтеза белка в них, что приводит к накоплению в тканях недоиспользованных нитратов, амидов и свободных аминокислот, особенно аргинина (Pandey, Ranjan, 1964; Pandey, 1975; Церлинг и др., 1975). При оптимальных условиях фосфорного питания отношение процентного содержания азота в надземной части растений льна к проценту P_2O_5 варьирует в течение вегетации от 3,7 до 3,1, а при резком фосфорном голодании может достигать величины 8,1 (Церлинг, Зинкевич, 1970). Оптимум такого соотношения для гречихи и овса оказался равным 2,0-2,5, т. е. в норме на единицу количества азота льну требуется меньше фосфора. По данным D. Nicholas (цит. по Магницкий, 1965), в сухой надземной

биомассе не голодающих растений овса и пшеницы процент P_2O_5 в 4 раза выше, чем у льна. На основе анализа данных большого числа опытов В. В. Церлинг (1990) установила, что содержание P_2O_5 в процентах на сухую надземную биомассу льна в течение вегетации снижается от фазы "ёлочки" до цветения при оптимальном обеспечении фосфором с 0,36 до 0,26%, при его дефиците с 0,30 до 0,20% и ниже, при избытке – с 0,40 до 0,35% и ниже. По ее оценкам, содержание P_2O_5 в средних листьях в фазе бутонизации варьировало от 0,40% и ниже при дефиците фосфора до 0,80% и выше при его избытке. Количество P_2O_5 в листьях повышено главным образом за счет неорганического фосфора, содержание которого в листьях льна почти в 5 раз выше, чем в стеблях (Кошелева, 1970). Значительная часть метаболического пула неорганического фосфора листьев содержится в хлоропластах, где он обеспечивает темновые реакции фотосинтеза (Bielecki, 1973).

Общее количество поглощаемого растениями льна калия (K_2O) приблизительно равно выносу азота и в 4-5 раз больше, чем фосфора (P_2O_5), причем в отличие от азота и фосфора к концу вегетации большая часть калия остается в вегетативных органах, в основном в стеблях, и лишь небольшая его доля поступает в семена (Самохвалов, 1955, с. 105). Калий не входит в состав ни одного органического соединения, синтезируемого растениями, и находится в их тканях в ионной форме. Некоторая его часть адсорбирована коллоидами цитоплазмы клеток, не менее 80% содержится в клеточном соке. Ионы калия являются необходимым фактором активации многих ферментных систем. В частности, при его дефиците нарушен синтез аминокислот и белков (Pandey, 1975). Это приводит к накоплению в тканях токсичного количества аммиака, вызывающего пожелтение и отмирание листьев, вначале нижних, а затем и верхних (Магницкий, 1972). Коулмен и Ричардс обнаружили, что при дефиците калия лён накапливает много свободного аргинина, а Смит установил, что при этом в отличие от многих других растений в клетках льна не происходит ферментативное декарбоксилирование аргинина, поэтому не накапливаются путресцин и агматин (цит. по Блэк, 1973, с. 483). При недостатке калия специфично подавляется формирование механических тканей и сосудисто-проводящих пучков, стенки клеток оказываются тонкими, междоузлия стеблей укороченными. Внесение калийных удобрений на таком фоне приводит к увеличению выхода длинного волокна и улучше-

нию его качества, в частности, за счет повышенного содержания воскообразных веществ в волокне (Гулякин, 1977, с. 144).

Достаточное количество калия в тканях растений необходимо и для обеспечения их устойчивости к засухе. Ионы калия участвуют в регуляции вязкости цитоплазмы, гидратации ее коллоидов, обеспечивают необходимый уровень тургора растущих клеток. Активный транспорт калия через мембраны в результате функционирования ионных насосов регулирует осмос растворов как сосудов ксилемы клеток корней, так и вакуолей замыкающих клеток устьиц, обеспечивая тем самым и активное поглощение влаги из почвы, и устьичную регуляцию транспирации.

Для льна долгунца более важно влияние калия не только на урожай, но и на качество волокна. Поэтому при его возделывании дозы вносимых калийных удобрений должны быть более высокими, чем требуется для повышения урожая, в отличие от фосфора, оптимальные количества которого для обеспечения качества волокна ниже доз, необходимых для получения максимального урожая. При возделывании масличного льна важнее влияние калия на водный режим растений, обеспечение их повышенной засухоустойчивости. Однако разная отзывчивость прядильного и масличного льна на внесение калийных удобрений в большей мере определяется особенностями формирования их урожаев, а спецификой почв зон их возделывания. Серые лесные земли и подзолистые почвы (особенно болотные и песчаные их разновидности), на которых преимущественно выращивается лен-долгунец, в наименьшей степени обеспечены калием, поэтому калийные удобрения более эффективны на этих почвах, чем на лучше обеспеченных доступным калием черноземах, на которых в основном возделывается масличный лён (Бородич, 1933; Мосолов, 1979, с. 46). Например, по усредненным результатам сети географических опытов с удобрениями 1926- 1930 гг. прибавки урожая льна при внесении калия в дозе K_{45} составили на подзолистых суглинках 8,0%, на серых лесных землях 5,4%, на обыкновенном черноземе 3,1%, на предкавказском черноземе 1,3% (Бородич, 1933). В зависимости от обеспеченности почвы доступным калием содержание K_2O в процентах на сухую надземную биомассу льна может меняться от 1,9 до 3,9% и выше в фазе 3-4 листьев, от 1,1 до 2,5% и выше перед бутонизацией, от 0,1 до 2,2% и выше в цветение, а оптимальное содержание K_2O в эти

фазы 3,1-3,8% 2,1-2,4 и 1,7-2,1% соответственно (Церлинг, 1990, с. 126-127).

По способности поглощать калий из малорастворимых его соединений лён не отличается от других полевых культур, в том числе и от гречихи, превосходящей лён по поглощению P_2O_5 из фосфоритов, и от проса, уступающего льну по использованию других труднорастворимых фосфатов (Чириков, 1956, с. 44). Не может быть также и различий между сортами льна по поглощению калия из почвенного раствора в расчете на единицу длины корня по той причине, что скорость диффузии ионов калия в почве обычно меньше потенциальной скорости его поглощения корнем (Кларксон, 1978, с. 337-341).

Поглощение калия льном может быть подавлено при избытке кальция в почвенном растворе и повышенном поступлении его в растения (Гулякин, 1977, с. 147). Это обусловлено антагонизмом ионов, в наибольшей степени проявляющемся во взаимодействии ионов калия и кальция (Прево, Олландье, 1964). По данным Бауэра и Пьера (цит. по Рассел, 1955, с. 78), влияние избытка кальция на условия калийного питания разных видов растений тем сильнее, чем больше в норме содержание в их листьях калия на единицу количества кальция; эти показатели возрастают в ряду донник < гречиха < лён < овес < соя < сорго < кукуруза. Исследования Э. Богуславского (1958) показали, что отрицательная реакция на известь у масличного льна проявляется в меньшей степени, чем у прядильного льна; внесение извести на почвах с pH 6,0 и более низкой повышает урожай семян и выход масла, но требует дополнительных количеств не только калийных, но и магниевых удобрений.

Обусловлено это тем, что вследствие антагонизма ионов не только Ca и K, но и Ca и Mg внесение извести может приводить к снижению урожая семян льна из-за нарушения магниевого питания (Щербаков, 1936). Хотя в вегетативных органах льна содержание магния невысокое, по данным М. Сарича и Б. Кристича (Saric, Kristic, 1981), в 3,6 раза ниже, чем у капусты, но в семенах льна накапливается много магния (Магницкий, 1952, с. 13, 101). Однако на карбонатных черноземах Канады, содержащих мало доступного цинка, обнаружена отрицательная корреляция между содержанием в почве магния и урожаями масличного льна вследствие снижения доступности цинка по мере увеличения количества магния и повышения pH (Grant, Bailey, 1989).

Во влиянии на урожайность льна ионы калия и натрия проявляют не антагонизм, а положительное взаимодействие. При высоком содержании натрия в листьях значительно снижается потребность льна в калии: оптимальное содержание калия в листьях снижается вдвое при высокой концентрации в них натрия (Магницкий, 1965, 1972, с. 111).

Особое значение калийных удобрений при возделывании льна-долгунца общепризнанно (Якушкин, 1953, с. 488; Векк, 1958; Громыко, Карпова, 1975). Л. И. Петрова (1976) подчеркивает: "Необходимость применения калийных удобрений не только на слабо, но и на хорошо обеспеченных калием почвах вызывается тем, что почвенный калий малодоступен растениям льна-долгунца". При возделывании же масличного льна положительное действие калийных удобрений проявляется не всегда и зависит от сочетания многих факторов. В Западной Европе при выращивании масличного льна обычно используют калийные удобрения, внося их в дозах до K_{150} (Богуславский, 1958; Гро, 1966, с. 249). В условиях Англии урожай семян льна повышался при дозе калия 32 кг K_2O на гектар на фоне $N_{65}P_{30}$ (Long, 1989). В условиях орошения в Индии рекомендуются дозы K_{20-30} на фонах $N_{60-90}P_{30-40}$ (Kumar, 1989), в Египте – K_{48} на фоне $N_{72}P_{15}$ (Hamdi et al., 1971). Анализируя результаты опытов, проведенных в разных зонах России, И. А. Минкевич (1949, с. 49-50) заключил, что на выщелоченном и слабо выщелоченном черноземе внесение калийной соли в дозе K_{45} на фоне $N_{45}P_{60}$ не повышает урожай семян масличного льна; наблюдается лишь тенденция положительного влияния калия в условиях засухи. Очень слабо отзывался масличный лён на калийное удобрение и в опытах на обыкновенном черноземе Поволжья (Шибраев, Тюрин, 1969). Более того, в условиях Краснодара и Ново-Кубанского района Краснодарского края внесение калийной соли в дозе K_{45} на фонах $N_{45}P_{60}$ и P_{45} , а также K_{90} на фоне P_{90} приводило к снижению урожая семян льна (Минкевич, 1957, с. 82).

Одной из причин снижения урожая льна при внесении калийной соли может быть отрицательное влияние иона хлора при использовании хлористого калия, поскольку его замена на K_2SO_4 позволяет повышать урожайность льна при внесении калийных удобрений (Opitz, Tamm, 1939; Богуславский, 1958; Woszczek, Polski, 1976). Если калий вносится в виде KCl , то повышается иодное число масла семян льна, а если применяется K_2SO_4 , особенно в сочетании

с сульфатом аммония, сильно снижается иодное число масла льна (Schmalfuss, 1936; Opitz, Tamm 1939; Богуславский, 1958). При равных концентрациях растворов NaCl и Na₂SO₄ 15 г/л сульфат натрия не влиял на всхожесть семян льна, а в растворе хлористого натрия она снижалась в большей степени, чем всхожесть семян подсолнечника, в 2,7-6,0 раз в зависимости от температуры проращивания (El Nakhlawy, El Fawal, 1989).

В тканях растений льна содержатся очень малые количества бора, железа, меди, цинка, марганца, молибдена. Однако для нормальной жизнедеятельности растений эти микроэлементы безусловно необходимы. Обусловлено это их важнейшей ролью в осуществлении фотосинтеза, дыхания, биосинтеза структурных и запасных веществ и других процессов, в которых микроэлементы участвуют в составе простетических групп ферментов, являются также кофакторами-активаторами многих ферментов. В частности, свойство ионов железа и меди изменять валентность обуславливает их способность служить донорами и акцепторами электронов в электронтранспортных цепях в виде цитохромов, ферредоксина, пластоцианина, а также в составе ряда оксидаз, таких как цитохром-оксидазы, каталазы, пероксидазы, полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, тирозиназа. Такое же свойство марганца, входящего в состав фермента супероксиддисмутазы, обуславливает его способность играть такую же роль во многих окислительных реакциях. В фотосистеме II хлоропластов марганец играет важную роль в связывании и разложении молекул воды на водород и кислород. Молибден важен для ассимиляции азота, так как входит в состав активного центра нитратредуктазы, а также является кофактором реакций аминирования. В составе фермента карбоангидразы цинк обеспечивает равновесие между H₂CO₃ и CO₂, поддерживая запасы углекислоты для фотосинтеза. Цинк является также активатором ряда ферментов начальных этапов окисления углеводов. Кроме того, он активирует синтез триптофана – предшественника ауксина индолилуксусной кислоты, поэтому оказывает большое влияние на регуляцию роста растений. Бор необходим для синтеза и передвижения углеводов, формирования репродуктивных органов.

Лён относится к числу растений, наиболее сильно реагирующих на недостаток бора (Ратнер, 1965, с. 80; Магницкий, 1972, с. 85). При дефиците бора отмирают точки роста побегов льна уже во время появления второй пары настоящих листьев (Школьник, Маев-

ская, 1977; Школьник и др., 1981). По мнению К. А. Дзиковича (1970), лён можно использовать в качестве индикатора недостатка бора в почве в полевых условиях. В результате борного голодания угнетается также рост корней льна, особенно образование боковых корешков (Ратнер, 1965, с. 76-77; Школьник, Маевская, 1977), урожай его семян снижается в большей степени, чем урожай соломы (Ратнер, 1965, с. 216; Каталымов, 1965, с. 48; Магницкий, 1972, с. 86). Описанные симптомы обусловлены накоплением в тканях льна при дефиците бора токсичных количеств полифенолов и хинонов в связи с высокой активностью полифенолоксидазы (Школьник, Маевская, 1977; Школьник и др., 1981).

Наиболее часто дефицит бора проявляется при выращивании льна-долгунца на кислых почвах после их избыточного известкования (Ратнер, 1965, с. 80; Магницкий, 1972, с. 85; Новожилова, 1976). Внесением борного удобрения можно устранять отрицательное действие извести на лён (Каталымов, 1965, с. 44). Недостаток бора может испытывать и масличный лён, возделываемый на слабощелочных карбонатных почвах, так как в диапазоне pH от 7,5 до 8,5 особенно низка его доступность. Борное голодание усиливается в периоды жаркой, сухой погоды в связи с тем, что этот элемент должен поступать в растения в течение всего вегетационного периода. При значениях pH выше 8,5 резко возрастает растворимость бора, поэтому в засушливых районах на засоленных почвах может наблюдаться токсичность избыточных концентраций этого микроэлемента.

При недостатке в почве меди лён в меньшей степени снижает урожай, чем хлебные злаки (кроме ржи) и зернобобовые культуры (Каталымов, 1965, с. 111; Рюбензам, Рауэ, 1969, с. 344). В полевых опытах на почвах канадской провинции Саскачеван критическим оказался уровень содержания доступной меди в почве 0,35 мг/кг для льна и рапса и 0,40 мг/кг для пшеницы (Karamanos et al., 1986). При низких значениях pH питательного раствора оптимальная для льна концентрация в нем меди вдвое меньше оптимального содержания цинка (Порохневич, Калишевич, 1967). При выращивании на разных типах почв растения льна и горчицы мало различались по выносам меди (Каталымов, 1965, с. 95). На фоне резко выраженного недостатка меди снижено содержание хлорофилла в листьях льна, побеги в фазе "елочки" образуют розетку листьев вследствие подавления роста междоузлий стебля, не фор-

мируются репродуктивные органы (Магницкий, 1972, с. 90). Хотя по мере повышения значений pH снижается растворимость меди вследствие ее адсорбции коллоидами и осаждения в виде труднорастворимых солей, дефицит меди обычно встречается не при возделывании масличного льна на черноземах, а при выращивании льна-долгунца на осушенных торфяных почвах (Петрова, 1976).

Наряду с соей, клещевиной, фасолью лён характеризуется повышенной чувствительностью к недостаточной доступности цинка, проявляя симптомы цинкового голодания в условиях, на фоне которых горчица, сафлор, пшеница и ряд других культур не испытывают дефицита этого микроэлемента (Каталымов, 1965, с. 251; Рюбензам, Рауэ, 1969, с. 345; Магницкий, 1972, с. 92). Симптомы цинкового голодания растений льна обусловлены уменьшением содержания ауксина в тканях при недостатке цинка, что приводит к подавлению роста, а затем и к отмиранию верхушечных меристем, усыханию главного стебля, а снятие при этом апикального доминирования вызывает пробуждение пазушных почек и образование боковых побегов (McIntyre, 1957; Moraghan, 1978). Вследствие низкого содержания ауксина подавляется как деление, так и растяжение клеток, особенно в продольном направлении. В результате остаются короткими столбчатые клетки мезофилла листьев, лубяные волокна и другие клетки стебля, резко уменьшена длина междоузлий побега (Порохневич, 1975). При дефиците цинка в тканях растений масличного льна повышено содержание свободных аминокислот, особенно пролина, снижено количество белкового азота (Ghildiyal et al., 1986).

Растворимость цинка повышена при низких значениях pH, поэтому его дефицит на кислых почвах может иметь место лишь при очень низком его валовом содержании, например в сильно опесчаненных почвах, но и при высокой концентрации цинка его недостаточность может встречаться при любом pH выше 6,0 из-за низкой растворимости его соединений (Томпсон, Троу, 1982, с. 314-315). На карбонатных почвах и после известкования кислых почв доступность цинка снижена как вследствие малой его растворимости в щелочных растворах, так и в результате образования нерастворимых цинкатов кальция, а также подавления кальцием поглощения цинка в силу антагонизма ионов Ca^{++} и Zn^{++} (Каталымов, 1965, с. 225-227; Панников, Минеев, 1977, с. 80-81).

Исследования М. В. Каталымова (1965, с. 225) показали, что из дерново-подзолистых неизвесткованных почв лён поглощает почти в 3 раза больше цинка, чем из чернозема и серозема. Из этого следует, что в зонах возделывания масличного льна дефицит цинка встречается чаще, чем в почвах, на которых выращивается прядильный лён. E. D. Spratt, A. E. Smid (1978) считают необходимым следить за возможным дефицитом цинка для масличного льна на черноземах канадской провинции Манитоба, причем по их данным наиболее вероятно цинковое голодание при содержании в почве остаточного фосфора более 20 мг/кг. Эти авторы показали, что вследствие антагонизма между фосфором и цинком, низкой растворимости фосфата цинка внесение повышенных доз фосфорных удобрений приводило к снижению содержания цинка в растениях льна вплоть до критического уровня. внесение цинксодержащих удобрений на почвах Северной Дакоты в США обеспечивало прибавку урожая семян льна 2 ц/га при урожаях без удобрения от 3,9 до 6,2 ц/га, в то время как под влиянием азотного удобрения урожай семян повышался лишь на 10%, а фосфорные туки были вовсе неэффективны (Hammond, 1973). Во Франции также рекомендуется вносить под лён сульфат цинка при дефиците этого микроэлемента (Anonim, 1985). С. А. Grant, L. D. Bailey (1989) установили, что на различных черноземах Манитобы по мере увеличения рН от 7,33 до 8,49 и повышения содержания в почве и в растениях не только фосфора, но и магния, усиливается антагонизм фосфора и цинка, возрастает потребность льна в цинке и эффективность внесения цинксодержащих удобрений. Они показали, что при дефиците цинка высокие дозы фосфорных удобрений снижают урожаи масличного льна, если содержание в растениях фосфора превышает 0,46%, а содержание цинка меньше 15 мг на 1 кг воздушно-сухого вещества. Накопление цинка в надземных органах льна последовательно уменьшается при снижении температуры почвы с 24 до 7 °С, и в диапазоне от 7° до 16 °С наблюдается усыхание главного стебля и развитие боковых побегов вследствие цинкового голодания (Moraghan, 1978).

Повышенная чувствительность льна к дефициту цинка связана со сравнительно низкой его способностью поглощать этот элемент не только из черноземов, но и из дерново-подзолистых почв: выносы цинка с урожаями семян и соломы льна в несколько раз меньше, чем с урожаями горчицы (Каталымов, 1965, с. 224-225). Установлены также наследственные различия сортов льна по реак-

ции как на дефицит, так и на токсичные дозы цинка (Ghildiyal et al., 1986).

На почвах с высоким содержанием доступного цинка подавляется поглощение железа, что приводит к проявлениям хлороза листьев (Рассел, 1955, с. 60-61). Для устранения возникающей под влиянием избытка цинка хлоротичности листьев льна следует вносить железосодержащие удобрения (Moraghan, 1978). Сбалансированное поглощение этих элементов растениями льна достигалось при условии, если содержание железа в питательном растворе было в 5 раз больше концентрации доступного цинка (Lee et al., 1969).

В еще большей степени проявляется антагонизм между ионами железа и марганца в питании льна. Основная часть поглощенного льном железа остается в корнях, в которых концентрация этого элемента в 25 раз выше, чем в надземных органах, тогда как относительное содержание марганца вдвое выше в побегах, чем в корнях (Spratt, Smid, 1978). Растения нормально развиваются при оптимальном соотношении Mn/Fe в надземных органах от 1/2 до 1/3. Если же усиливается поглощение марганца корнями льна из переувлажненной почвы, а транслокация железа из корней в побеги в таких условиях подавляется, соотношение Mn/Fe возрастает до 4 и более, что приводит к проявлению хлороза и снижению урожая (Olomu, Racz, 1974). При выращивании льна на карбонатной почве с pH 8,1 и высоким содержанием подвижного кальция доступность железа снижалась в большей степени, чем накопление марганца в надземной части, поэтому проявлялись такие симптомы марганцевого отравления как образование на листьях коричневых пятен, развивающихся в некрозы (Moraghan, Freeman, 1978). Эти симптомы устранялись внесением в почву 2 мг/кг железа в виде хелата, при этом на 90% снижалось содержание марганца в надземных частях растений льна и мало менялось – в корнях. На карбонатных глинистых почвах Северной Дакоты (США) слабый рост, хлороз, некрозы и даже гибель льна вследствие дефицита доступного железа и марганцевой токсичности предотвращались внесением хелата железа, при этом содержание железа возрастало в листьях в 3,7, в корнях – в 2,8 раза, а содержание марганца снижалось в листьях в 17,3, в корнях – в 1,2 раза (Moraghan, 1980).

В тех случаях, когда токсичность марганца обнаруживается на карбонатных почвах, она обусловлена низкой доступностью железа. Обычно же токсичное содержание марганца встречается на

кислых переувлажненных почвах, а при pH 5,8 и больше, особенно при недостаточном увлажнении, на легких и карбонатных почвах может наблюдаться дефицит марганца (Панников, Минеев, 1977, с. 75). В результате известкования кислых почв поглощение марганца льном уменьшается в 3-5 раз, снижаясь до такого уровня его доступности, какой обнаруживается на черноземе (Катальмов, 1965, с. 143; Сорокина, 1982). Внесение сульфата марганца может положительно влиять на развитие растений льна и урожаи семян при выращивании этой культуры на легкой кислой почве не только при ее известковании, но и без внесения извести (Сорокина, 1982). При возделывании масличного льна в Дании рекомендуется опрыскивать посевы растворами марганецсодержащих препаратов в случае проявления симптомов недостатка этого микроэлемента (Анопунт, 1986).

W. Anderson (1982) относит лён к числу культур, у которых часто на щелочных и карбонатных и редко на кислых почвах проявляются признаки хлороза вследствие недостатка железа, который эффективно устраняется двукратным опрыскиванием 3%-ным раствором FeSO_4 . Использование хелатов железа также предотвращает хлороз льна, повышает как урожай семян, так и их масличность (Germanos et al., 1964). Установлено, что путем отбора генотипов льна, способных к эффективному поглощению железа и транслокации его из корней в побеги, можно снизить ущерб от хлороза (Kannan, Ramani, 1988). Были обнаружены также различия между сортами и селекционными линиями масличного льна по устойчивости к токсичному избытку марганца в почве и на основании этого сделан вывод о перспективности селекции этой культуры на устойчивость к марганцевой токсичности (Marco, Randall, 1988).

Различия в условиях минерального питания обуславливают не только модификационную изменчивость растений льна, но могут вызывать изменения их генетического материала, передаваемые из поколения в поколение как яйцеклеткой, так и пыльцой. В результате выращивания в течение 15 поколений растений сорта льна Stormont Cirrus на фонах высоких доз разных сочетаний удобрений A. Durrant установил возможность индуцирования генотрофов, обусловленных одной из форм эпигеномной изменчивости, закрепляющейся в условиях длительного действия индуцирующих факторов. На фоне азотно-калийного удобрения индуцируются S-генотрофы льна с тонким, неветвящимся, волокнистым стеблем, а

на фоне азотно-фосфорно-калийного удобрения – L-генотрофы с обильно ветвящимся стеблем и высоким урожаем семян (Durrant, 1962; Tyson, Fieldes, 1982; Patwary, 1983). Позже генотрофы льна таких типов были получены и в опытах с сортом льна Lyrall Prince (Durrant, 1971). По сравнению с S-генотрофами масса зрелых растений L-генотрофов больше на 70%, а корни проростков при учете за первые 5 дней росли на 75% быстрее (Ghogain et al., 1982). По морфотипу L-генотрофы соответствуют формам масличного льна, а S-генотрофы – прядильного. При изучении активности ферментов в стеблях и листьях S- и L-генотрофов были выявлены такие же различия между их растениями, какие обнаруживаются между растениями обычных сортов долгунца и масличного льна (Fieldes, Tyson, 1973; Fieldes et al., 1982; Fieldes, 1988). Было установлено также, что индуцирование S- и L-генотрофов непосредственно связано с влиянием условий минерального питания на генетический материал льна, с изменением содержания ДНК (Evans, 1968). У L-генотрофов оказалось существенно увеличенным количество ядерной ДНК (Durrant, Nicholas, 1970), по сравнению с S-формами L-генотрофы имеют на 70-100% больше последовательностей азотистых оснований ДНК, кодирующих рибосомные РНК (Timmis, Ingle, 1974; Ghogain et al., 1982). Повышенное содержание ДНК у L-генотрофов обусловлено не увеличением количества уникальных последовательностей нуклеотидов, а большим числом их повторов, модифицирующих структуру хромосом и активность генов в определенных локусах, в связи с этим уникальные последовательности составляют лишь 40% общего количества ДНК L-генотрофов, тогда как у S-генотрофов эта доля составляет 95% ДНК (Cullis, 1973; Durrant, 1974). Добавочная ДНК L-генотрофов обуславливает широкий спектр изменений их генома, а не только увеличение повторов рибосомных генов, количество которых составляет лишь 0,23% различий по ДНК между L- и S-формами (Timmis, Ingle, 1974).

Возникновение генотрофов под влиянием условий внешней среды позже было обнаружено и у других видов растений (Zeven, 1975; Мазер, Джинкс, 1985, с. 79). На этой основе была предложена теория, объясняющая возникновение в процессе доместики масличного льна, табака и других культурных растений наследственными изменениями их дикорастущих предков в результате длительного произрастания на плодородной почве в местах стоянок первобытного человека (Zeven, 1975). В Индии установлены

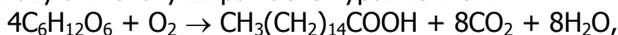
также взаимные превращения индогангского и пенинсуларского типов льна, различающихся по строению корневой системы, агрономическим признакам и адаптивности к разным экологическим условиям (Seetharam, Srinivasachar, 1970).

1.4. ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ

Биомасса растений формируется преимущественно за счет продуктов фотосинтеза, причем на приросты сухого вещества и накопление запасных отложений используется та часть ассимилированного углерода, который не израсходован на биологическое окисление. Однако повышение продуктивности растений обычно не связано с ослаблением дыхания, которое необходимо для синтеза разнообразных соединений из неспецифических ассимилятов, а также превращения заключенной в них потенциальной энергии в движущую силу процессов жизнедеятельности.

В частности, повышение интенсивности маслообразования в наливающихся семенах льна невысказимо без усиления дыхания, в первую очередь его анаэробной фазы (гликолиза), в итоге которой образуется вначале пировиноградная, а затем активированная уксусная кислота (ацетил-КоА). Кроме того, при анаэробном окислении молекулы сахара высвобождается кислород и запасается энергия. Все это необходимо для синтеза пальмитиновой и стеариновой жирных кислот, который происходит в результате наращивания углеродной цепи путем последовательного присоединения ацетильных радикалов, активированных коэнзимом А, и восстановления продуктов конденсации.

Суммарная реакция процессов превращения глюкозы в пальмитиновую кислоту выражается уравнением:



т. е. реакции почти полностью анаэробные с дыхательным коэффициентом (отношением объема выделенной углекислоты к объему поглощенного кислорода) равным 8, поскольку для восстановления промежуточных продуктов (кетокилот) требуется почти столько же атомов водорода, сколько его высвобождается в процессе превращения сахара в ацетил-КоА. А если еще учесть, что при синтезе другой составной части молекулы жира – глицерина – также необходим водород для восстановления триозофосфата в α -глицеро-

фосфат, то величина дыхательного коэффициента (ДК) оказывается еще более высокой. Например, для случая одновременного синтеза молекулы стеариновой кислоты и молекулы глицерина $ДК=18$, судя по уравнению суммарной реакции:



Прямыми исследованиями, действительно, были определены дыхательные коэффициенты созревающих семян льна, превышающие единицу. Но, например, М. Thomas (1949) при изучении льна получил сравнительно невысокую величину $ДК=1,22$. Это означает, что одновременно с биосинтезом насыщенных жирных кислот в созревающих семенах льна интенсивно протекают процессы, связанные с поглощением кислорода. В частности, характерной особенностью льняного масла является высокое содержание ненасыщенных жирных кислот: в среднем около половины от их суммы – линоленовой, около трети – линолевой, приблизительно 10% олеиновой кислоты. Образование этих кислот является примером типичного процесса биологического окисления, при котором от полностью насыщенной стеариновой кислоты отнимается водород и передается по многоступенчатой дыхательной цепи на кислород с образованием воды. Особенно интенсивное по сравнению с другими масличными культурами протекание этого процесса в созревающих семенах льна существенно снижает величину их дыхательного коэффициента, поскольку для превращения стеариновой кислоты в линолевою в расчете на одну молекулу жира требуется 9 атомов кислорода, а углекислота при этом не выделяется.

Вышеизложенное делает понятным экспериментально установленный факт, что в анаэробных условиях в клетках синтезируются только насыщенные жирные кислоты, а их превращение в ненасыщенные происходит лишь при наличии кислорода. При повышенных температурах уменьшается растворимость кислорода, а расходование его на дыхание возрастает. Когда такие условия совпадают с периодом налива семян льна, степень ненасыщенности и иодное число масла снижаются.

Прорастающие семена льна по характеру дыхания качественно отличаются от наливающих. Если в период налива их дыхательный коэффициент был выше единицы, то у проростков М. Thomas (1949) обнаружил $ДК=0,64$. Объясняется это тем, что основным субстратом дыхания прорастающих семян льна является

запасной жир. В этих же условиях ДК проростков пшеницы был равен 0,95, т. е. близким к теоретическому $DK=1$ при окислении углеводов.

Более детальные исследования Бонье и Манжена (Джеймс, 1956) показали, что в первый день прорастания семян не только пшеницы, но и льна, их дыхательные коэффициенты близки к 1. Затем этот показатель у проростков пшеницы несколько снижается, но с 5-го дня и до конца опыта скорости поглощения O_2 и выделения CO_2 оставались приблизительно равными. В то же время у проростков льна наблюдалось более быстрое снижение уровня дыхательного коэффициента. Его величина колебалась в пределах от 0,3 до 0,4 в течение 4-8 дней после начала прорастания, а затем постепенно возрастала до $DK=0,7$ на 17-ый день опыта. По данным Хальворсона, выделение CO_2 семенами льна, прорастающими при температуре $20\text{ }^\circ\text{C}$, возрастало 48 часов, после этого варьировало на уровне 10-15 мкл на семя за час до конца опыта (8 суток). Еще быстрее усиливалось в течение первых двух суток поглощение O_2 , после чего трое суток его интенсивность колебалась на уровне 20-25 мкл O_2 на семя за час и снижалась на 8-е сутки до 12 мкл/час. Поэтому дыхательный коэффициент с величины 0,95 в первый день упал до 0,56-0,60 в период со 2-го по 6-й день и поднялся до 0,73-0,76 на 7-8-й день.

Описанные изменения газообмена теснейшим образом связаны с особенностями обмена веществ в прорастающих семенах льна. В первые сутки прорастания дыхательным субстратом служат углеводы. Начинаясь затем интенсивный распад жира не сопровождается накоплением в проростках жирных кислот и глицерина, поскольку они сразу подвергаются таким изменениям, которые позволяют им присоединяться к пути биологического окисления углеводов. Достигается это за счет отнятия водорода от фосфорилированного глицерина с превращением его в сахар (триозофосфат), а также многократного отщепления водорода от активированной молекулы жирной кислоты и присоединения к ней воды с образованием в результате такого β -окисления нескольких молекул ацетил-КоА. Эти специфические стадии окисления жира не сопровождаются выделением CO_2 , но требуют интенсивного поглощения O_2 . И только после включения образующегося триозофосфата в анаэробное дыхание, а ацетил-КоА – в аэробное окисление (цикл Кребса), поглощение кислорода сопровождается выделением

углекислоты. При этом кислоты цикла Кребса необходимы для окисления жира, поскольку к ним присоединяются остатки уксусной кислоты от ацетил-КоА (Stumpf, 1959).

Теоретически при полном окислении молекулы жира трилинолена ДК=0,74 (Джеймс, 1956), но фактически в течение нескольких суток этот показатель у прорастающих семян льна держится на значительно более низком уровне. Это означает, что в этот период в эндосперме и семядолях интенсивно синтезируются из масла более окисленные вещества, главным образом сахара, которые затем используются на рост корешка и почечки проростка, поскольку жир не транспортируется из запасающих тканей в растущие. Образуются сахара из ацетил-КоА с помощью видоизмененного цикла Кребса – глиоксилатного цикла, который также требует поглощения кислорода. Все это свидетельствует о том, что для льна необходима особенно хорошая аэрация почвы в период от посева до появления всходов.

Интенсивность дыхания зависит от оводненности клеток, причем в отличие, например, от зерновок пшеницы резкое увеличение скорости поглощения O_2 и выделения CO_2 у семян льна наблюдается при превышении критического уровня их влажности не 14%, а 8,5% (Кретович, 1945). Объясняется это тем, что вода поглощается только нежировыми веществами, а при влажности 8,5% в расчете на все семя содержание воды в нежировой фракции составляет 14,2%. Оводненность выше этого уровня сопровождается появлением в семенах свободной воды, необходимой для работы ферментов. Поэтому при определении безопасного уровня влажности хранящихся семян льна необходимо учитывать их масличность.

По характеру изменения в онтогенезе интенсивности дыхания вегетативных органов лен качественно не отличается от других растений. Так, по данным Е. Базириной и В. Чеснокова (1934), в течение месяца перед бутонизацией дыхание целых растений (с корнями) льна-долгунца в мг CO_2 на 1 г органического вещества (пересчитанного на CO_2) снижалось почти в 5 раз: 4/VIII – 113,4 мг/г; 16/VIII – 87,0; 22/VIII – 73,8; 28/VIII – 58,2; 3/IX – 23,4 мг/г за сутки. Однако в пересчете на 1 растение выделение углекислоты в этом опыте с возрастом увеличивалось в 2 раза с 27,6 до 54,0 мг CO_2 на растение за сутки. В опытах Н. Д. Феофановой (1963) побеги льна (без бутонов) от фазы “елочки” до цветения выделяли от 1 до 4,5 мг CO_2 на 1 г сухого вещества за час, причем

интенсивность дыхания у масличных льнов оказалась в среднем значительно ниже, чем у долгунцов.

На дыхание льна большое влияние оказывает поступление ассимилятов: в опытах В. Чеснокова и Е. Базыриной (1934) через двое суток после удаления побегов скорость выделения CO_2 корнями уменьшилась в 2 раза, а у неповрежденных растений днем корни дышат значительно интенсивней, чем ночью.

На накопление биомассы растения льна используют, по данным Е. Базыриной и В. Чеснокова (1934), лишь около половины продуктов фотосинтеза, а остальное их количество расходуется на дыхание. Однако эти авторы обнаружили не сниженную, а повышенную интенсивность дыхания льна в условиях, способствующих формированию высоких урожаев, что они связывают с усилением роста всех органов, особенно листьев.

Листья масличного льна мелкие, средняя их площадь варьирует от 0,3 до 0,8 cm^2 в зависимости от фазы и условий роста, но появляются они со скоростью от 2-3 листьев в день на неветвящихся растениях густых посевов до 10-13 листьев в день на ветвящихся растениях и к началу цветения образуется 130-400 листьев на растение, а индексы листовой поверхности в благоприятных условиях достигают величин 6 и более m^2 на 1 m^2 посева (Bazzaz, Harper, 1977). В полевых условиях у льна-долгунца отмечены индексы до 8 m^2/m^2 (Молоканова, Молоканов, 1973), но масличный лён в условиях Куйбышевской области в благоприятные по количеству осадков годы к фазе цветения формировал на 1 m^2 посева 2,7 m^2 листьев без удобрения и 4 m^2/m^2 на удобренных участках (Щибраев, Тюрин, 1970).

Эффективное использование солнечной энергии растениями льна при индексах листовой поверхности посевов 3 и более m^2 на m^2 может достигаться лишь при такой ориентации листьев, при которой световой поток распределяется на всю их площадь, а не перехватывается преимущественно верхними листьями. Соответствующие генотипы с косо направленными вверх листьями чаще встречаются среди льнов-долгунцов, а многие формы кудряшей и межеумков имеют горизонтально расположенные листья (Синская, 1954^б). Однако и в этом случае большое число ярусов мелких листьев создает пространственную структуру растений льна, обеспечивающую проникновение света в глубину посева.

Анатомически листья льна не приспособлены для работы в условиях высокой освещенности при горизонтальной их ориентации: их мезофилл изолатерален имеет одинаковое строение на морфологически верхней и нижней сторонах пластинки листа, причем столбчатые клетки сравнительно слабо вытянуты, их длина превышает ширину лишь в 1,5-3,5 раза (Порохневич, 1976). Устьица на листьях льна имеют длину в среднем 44 микрона (Украинский, 1933). На 1 мм² площади листа приходится 5000-6000 столбчатых клеток мезофилла и 1800-2100 губчатых клеток. В каждой из столбчатых клеток содержится по 20-27, а в губчатых – по 17-19 пластид, общая фотоактивная поверхность хлоропластов превосходит площадь листа в 18-28 раз (Порохневич и др., 1969).

Начало образования пигментов в хлоропластах льна отмечается уже в зародышах семян на 7-й день после оплодотворения, хлорофилл быстро накапливается во время интенсивного роста зародышей и распадается в период налива семян (Кантор, 1964), а каротин и ксантофилл сохраняются в семядолях до полного созревания семян (Beck, 1937). После появления всходов льна хлорофилл в пластидах синтезируется вновь (Pretova, 1978). Содержание его в листьях взрослых растений варьирует в зависимости от условий внешней среды от 0,4 до 1,8% на сухую массу (Баранов, 1966; Порохневич и др., 1969). На 1 дм² листьев приходится 1,9-2,4 мг хлорофилла *a*, 0,7-1,0 мг хлорофилла *b* и 0,8-0,9 мг каротиноидов (Порохневич и др., 1969), а на 1 дм² коробочек в фазе зеленой спелости – 8,8 мг суммы хлорофиллов (Барцева, 1973^a).

В связи с особенностями анатомии листьям льна для максимальной интенсивности фотосинтеза достаточна на 25% меньшая освещенность, чем листьям пшеницы (Singh, Lal, 1935^a). При 6000 люкс, температуре 25 °С и концентрации CO₂ 0,32% скорость выделения кислорода листьями льна в процессе фотосинтеза варьировала от 48 до 53 см³/дм² за час, а при тех же условиях она составила у подсолнечника 29 см³/дм² за час, у клевера лугового – 19-34, у земляники – 24, липы – 16-17, тополя пирамидального – 11-13 и у псевдоакации – 7-8 см³/дм² за час (Salageanu, 1965). По вычислениям Е. Базыриной и В. Чеснокова (1934), средняя продуктивность фотосинтеза льна составила 100-120 мг CO₂ на дм² листьев за сутки, а у подсолнечника этот показатель достигал 150-200 мг/дм² в сутки. Чистая продуктивность фотосинтеза масличного льна варьировала в зависимости от возраста и удобрений от 2,5 до

10,5 г/м² за сутки (Щибраев, Тюрин, 1970), а у льнов-долгунцов – от 4 до 11,7 г/м² в сутки (Барцева, 1973б; Молоканова, Молоканов, 1973). Н. Д. Феофанова (1963) также не нашла больших различий между долгунцами, межеумками и кудряшами по интенсивности ассимиляции меченой углекислоты.

При равной освещенности, температуре и концентрации CO₂ фотосинтез выше у молодых листьев масличного льна, а в течение вегетации его интенсивность повышается до фазы цветения, а затем падает (Singh, Lal, 1935b). Чистая продуктивность фотосинтеза листьев льна также повышается от 5-6 г/м² за сутки в начале вегетации до 8,6-10,5 г/м² в период цветения и снижается к концу вегетации до 2,5-4,3 г/м² в сутки (Щибраев, Тюрин, 1970), а по данным F. A. Bazzaz и J. L. Harper (1977), в период налива семян она может становиться даже отрицательной. Связано это с тем, что на 100 г продуктов фотосинтеза лён образует 46 г семян, а хлебные злаки – 70-75 г семян (Sinclair, de Wit, 1975). Превращение значительной части углеводов в жир является также причиной повышенной калорийности биомассы льна, составившей 6552 калории на 1 кг органического вещества, в то время как для злаков этот показатель варьировал от 4357 до 4879 (Дояренко, 1963).

Скорость ассимиляции CO₂ листьями масличного льна возрастала с повышением температуры от 22 до 27 °С и была одинаковой при 27 и 30 °С, в то время как у сахарного тростника максимальным фотосинтез был при 34 °С (Singh, Lal, 1935^a). В этих же опытах установлено, что фотосинтез у льна в большей степени, чем у пшеницы и сахарного тростника, зависит от доступности углекислоты: при повышении ее содержания в воздухе с 0,05% до 0,172% скорость ассимиляции возрастала в 2,8 раза, но дальнейшее увеличение концентрации CO₂ не стимулировало фотосинтез. Удобрения, особенно азотные, в одних случаях повышали чистую продуктивность фотосинтеза (Щибраев, Тюрин, 1970), в других – не влияли на этот показатель (Молоканова, Молоканов, 1973).

Изменения интенсивности фотосинтеза только в тех случаях обусловят соответствующие колебания уровня урожая семян и масла, если листовой аппарат растений способен создавать меньше ассимилятов, чем могут использовать семена на биосинтез масла и других запасных веществ. Исходя из такого представления, К. Mempel (1965) считает, что причиной снижения масличности семян льна по мере повышения их белковости вследствие увеличения дозы азо-

та является конкуренция между процессами биосинтеза жира и белка за поступающие в семена ассимиляты: при недостатке азота большее количество ацетил-КоА используется на синтез жирных кислот, а по мере усиления азотного питания растений больше ацетил-КоА отвлекается в цикл Кребса на синтез аминокислот, и соответственно сокращается маслообразование. Однако по данным многочисленных опытов под влиянием внесения под лен избыточных доз азотных удобрений снижение процентного содержания масла не сопровождалось подавлением маслообразования, но приводило даже к существенному увеличению урожая масла (Gupta et al., 1961; Horodyski, Pietron, 1962; Schmalfluss, 1963; Dybing, Carsrud, 1966). Процент масла при этом снижается только потому, что с усилением азотного питания еще в большей степени повышается урожай белка. В опытах со сроками посева льна также при отрицательной корреляции между масличностью и белковостью семян накопление абсолютных количеств белка и жира находится в прямой зависимости (Ермаков, 1933). Следовательно, листовой аппарат растений льна способен обеспечить ассимилятами одновременное усиление биосинтеза в семенах и жира, и белков. Даже при полном удалении листьев льна в фазе цветения не снизились существенно по сравнению с контролем крупность и урожай семян к полной спелости, поскольку фотосинтез коробочек и стеблей оказался достаточно для обеспечения налива семян ассимилятами (Барцева, 1973^а).

Уменьшение индекса листовой поверхности посевов льна за счет неодинаковой облиственности растений разных сортов или снижения густоты посева компенсируется повышением чистой продуктивности фотосинтеза (Барцева, 1973^б; Bazzaz, Harper, 1977). Однако не всегда это можно объяснить взаимозатенением растений, поскольку в опытах F. A. Bazzaz и J. L. Harper (1977) затенение растений полиэтиленовой сетью на 50% не понизило чистую продуктивность фотосинтеза. Очевидно, загущение посевов в этих опытах угнетало фотосинтез не непосредственно, а через подавление ростовых процессов и изменение потребности в ассимилятах.

И. И. Туманов и Э. З. Гареев (1951) показали, что у масличного льна аттрагирующее воздействие формирующихся семян не распространяется за пределы своего побега, в который поэтому не поступают ассимиляты из листьев других побегов растения. Такое воздействие повышает работоспособность листьев в тем большей

степени, чем больше семян завязывается на растении, поэтому можно усиливать образование запасных веществ путем форсирования темпа формообразования при плодоношении. В таком направлении идет селекция масличного льна, сорта которого более чем в 2 раза превышают льны-долгунцы по показателю доли семян в урожае надземной биомассы. Это подчеркивает значение процессов роста для продуктивности, отмеченное еще Е. Базыриной и В. Чесноковым (1934), которые по результатам опытов со льном и другими культурами заключили: "не фотосинтез создает урожай, а само растение с помощью фотосинтеза, в зависимости от внешних условий".

1.5. МАСЛИЧНОСТЬ СЕМЯН И БИОСИНТЕЗ ЖИРА

Латинское название культурного льна *Linum usitatissimum* L. отражает возможность многостороннего комплексного использования урожая этого растения. Из его семян получают не только жирное масло для технических и пищевых целей, но и ценные для кормления животных жмых и шрот с содержанием белка около 33% и безазотистых экстрактивных веществ до 32%, а из стеблей можно получать волокно, а также целлюлозу. Если лен-долгунец выращивается ради получения волокна, то основной целью возделывания масличного льна является получение максимально возможных сборов масла с гектара. Поэтому для этой культуры важно знать причины, определяющие варьирование масличности семян. В настоящее время особенно актуальным стало также понимание механизмов биосинтеза жира в семенах льна. Обусловлено это резким снижением потребности в техническом высушающем масле в связи с широким использованием синтетических заменителей для изготовления масляных красок, лаков, типографской краски. В связи с этим А. G. Green (1986^a) считает, что масличный лён как широко адаптированная к различным агроэкологическим условиям, скороспелая культура может сохраниться в производстве в том случае, если будут созданы сорта, дающие пищевое масло. Для этого необходимо изменить жирно-кислотный состав льняного масла.

Генотипы льна в значительной степени различаются по содержанию масла в семенах. Средние показатели масличности семян составляют по И. А. Минкевичу (1957, с. 55) у долгунцов 39,3%, ме-

жеумков 42,3%, кудряшей 44,5%, а по С. В. Рушковскому (1946) 36,6%, 39,5% и 42,1% соответственно. По данным О. И. Рыжеевой (1967), масличность семян сортов масличного льна варьирует от 39 до 49%, а прядильного – от 35 до 36%. Н. В. Кузнецова и Р. П. Рыкова (1975) обнаружили у разных сортов льна-долгунца изменчивость содержания масла в семенах от 37 до 42%, а в исследованиях Н. П. Ярош с сотрудниками (1980) диапазоны варьирования этого показателя составили у сортов прядильного льна 35-36%, а у масличного – 48-52%. Масличность семян отдельных генотипов масличного льна достигает 54% (Ермаков и др., 1969), а у сортов льна-долгунца может быть сниженной до 32% (Векк, 1958) и даже до 28,9% (Ермаков, 1938).

Такая большая наследственная изменчивость масличности в значительной степени обусловлена разным соотношением тканей в семенах разных генотипов льна и неодинаковым содержанием масла в этих тканях. В частности, С. В. Рушковский (1946) обнаружил отрицательную зависимость между масличностью семян и содержанием в них клетчатки, что связано с разной долей семенных оболочек в семенах разных сортов льна. Поскольку эндосперм семени льна прочно срастается с семенной оболочкой, при "сухом" шелушении не удастся расчленить эти две ткани (Голдовский, 1958, с. 28). Доля эндосперма с оболочкой в семенах разных сортов льна варьирует по данным С. В. Рушковского (1946) от 36,0 до 44,8%, О. И. Рыжеевой и Е. П. Будановой (1956) от 32,7 до 42,9%, И. А. Минкевича (1957, с. 127) от 32,0 до 43,4%, А. М. Голдовского (1958, с. 24) от 43,3 до 45,4%, и соответственно этим данным доля зародыша ("ядра") в семени варьирует от 54,6 до 68,0%. Проведенное в институте жиров более детальное изучение тканей семян показало, что у изученных сортов доля зародыша варьировала от 56,12 до 69,66% массы семени, эндосперма – от 11,04 до 25,41 % и собственно семенной оболочки от 15,85 до 19,65% (цит. по Рыжеева, 1967). В среднем для ряда сортов и линий льна из общей массы содержащегося в семени льна масла 74,0% находится в семядолях, 4,4% - в оси зародыша и 21,6% - в эндосперме с оболочкой, а масличность этих частей семени составила 51,0, 44,9 и 22,9% соответственно (Dorrel, 1970). Наибольшая масличность тканей зародышей семян льна подтверждается данными других исследователей: от 51,99 до 59,95% по А. М. Голдовскому (1958, с. 24) и от 51,2 до 59,2% по О. И. Рыжеевой (1967). Значительно ниже маслич-

ность остальной части семени, состоящей из эндосперма и семенной оболочки. Усредненная масличность этих тканей варьирует в разных поступающих на переработку партиях семян льна от 19,61 до 22,25% (Голдовский, 1958, с. 24). В значительной мере такие низкие показатели обусловлены малым содержанием сырого жира в семенной оболочке, которое по данным института жиров составляет от 3,2 до 8,2%, а масличность собственно эндосперма семени варьировала у разных сортов масличного льна от 38,6 до 40,4% (цит. по Рыжеева, 1967).

При анализе материалов сортоиспытаний масличного льна было установлено, что повышенной в среднем масличностью отличаются те сорта, в семенах которых снижена доля "лузги", то есть семенной оболочки с эндоспермом (Рушковский, 1946; Рыжеева, Буданова, 1956; Минкевич, 1957, с. 127-128). Поэтому было предложено повышать масличность семян льна в процессе селекции путем отборов на сниженную "лузжистость" (Рушковский, 1946; Рыжеева, Буданова, 1956). Фактически такие отборы являются селекцией не на снижение доли семенной оболочки, а на увеличение доли зародыша в семенах, которое может происходить и за счет редукции эндосперма. Позже О. И. Рыжеева (1967) констатировала неэффективность такой селекции. Анализ экспериментальных данных О. И. Рыжеевой и Е. П. Будановой (1956) показал, что процент масла в семенах льна возрастает по мере увеличения в них доли зародыша ("ядра") с 57 до 63%, а дальнейшее ее повышение не сопровождается ростом масличности семян.

Генотипическая изменчивость масличности семян льна может быть связана с такими их признаками как крупность и окраска оболочки. Для генотипов с желтоокрашенными семенами характерна в среднем более высокая масличность, чем для коричневосемянных (Рыжеева, 1967; Ермаков, Мегорская, 1976). О. И. Рыжеева (1967) связывает это с тем, что семена со светлыми оболочками всегда характеризуются пониженным количеством эндосперма. Например, у желтосемянного сорта ВНИИМК 172 доля эндосперма в семенах составляла около 14%, а у сортов с коричневыми семенами Крупносемянный 3 и ВИР 1650 – около 25%. Соответственно доли зародыша варьировали от 70 до 56%, а их масличность была в 1,46 и 1,52 раза выше, чем эндосперма. Однако по данным О. И. Рыжеевой (1967) из 28 изученных желтосемянных

образцов коллекции ВИР только 21 образец превосходил по уровню маслячности семян коричневосемянные образцы.

G. L. C. Howard и A. R. Khan (1924) при изучении 17 сортов масличного льна установили, что в среднем маслячность семян возрастала с увеличением их крупности от 37,5% у мелкосемянных до 39,2% у среднесемянных и до 43,2% у крупносемянных сортов. W. C. McGregor (1937) также обнаружил такую зависимость при сравнении сортов льна, но не нашел ее при изучении гибридов. По Н. Н. Иванову (1926) такая зависимость объясняется тем, что по мере уменьшения размеров семян увеличивается поверхность по отношению к их массе, соответственно возрастает доля семенных оболочек, поэтому различия по крупности семян он считал причиной наследственной изменчивости их маслячности. Однако А. И. Ермаков (1958) показал, что сниженная маслячность мелкосемянных генотипов обнаруживается лишь при сравнении долгунцов с крупносемянными кудряшами, а среди сортов масличного льна такой зависимости нет, поэтому повышать маслячность в процессе селекции можно независимо от крупности семян. В опытах О. И. Рыжеевой (1967) обнаружилась даже отрицательная генотипическая корреляция между массой 1000 семян льна и их маслячностью, величины ее коэффициента варьировали по данным испытаний генотипов в разные годы от незначительного $r=-0,066$ до сравнительно высокого $r=-0,711$. Поэтому нельзя считать обоснованными предложения некоторых авторов (Howard, Khan, 1924; Иванов, 1926) вести селекцию льна на повышение маслячности путем отборов на крупность семян. R. S. Albrechtsen и C. D. Dybing (1973) пришли к выводу, что селекция льна на повышение урожая масла с гектара должна быть направлена на увеличение числа коробочек на единице площади посева, хотя отборы в этом направлении могут приводить к уменьшению крупности семян.

На основании своего опыта по селекции масличного льна М. Д. Сафонов (1949) заключает: "... выведение высокомасличных форм не представляет особенно больших затруднений, но в то же время создание высокопродуктивных форм по валовому выходу масла сопряжено с огромнейшими трудностями ..." Общее количество накапливаемого в семенах жира может даже снижаться, если маслячность семян при селекции льна возрастает за счет уменьшения содержания в них эндосперма без соответствующей компенсации усилением жиροобразования в зародышах.

С. В. Рушковский (1946) установил, что зависимость масличности семян льна от их "лузжистости", то есть от доли эндосперма с семенной оболочкой, не полная. Она нарушается вследствие наследственной изменчивости содержания масла в "ядрах" (зародышах). Чем выше относительное содержание масла в запасающих тканях семян льна, тем ниже процент белка в них. Такая отрицательная корреляция обнаружена и в целом для масличности и белковости семян льна (Иванов, 1926; Иванов и др., 1930-1931; Ермаков, 1933, 1958), хотя в отдельных случаях она может быть и не значимой (Schuster et al., 1978⁶). Даже в тех случаях, когда проявляется отрицательная зависимость между процентным содержанием масла и белка, между абсолютными количествами этих веществ в граммах на 1000 семян льна корреляция положительна (Ермаков, 1933). Сумма процентов масла и белка ($N \times 5,5$) в семенах разных сортов льна изменяется от 62,3 до 67,9%, а более 30% приходится на вещества углеводного характера, в том числе 14,4-17,1% слизистых и пектиновых веществ, 4-7% гемицеллюлозы, 5,5-9,1% клетчатки, 2-3% сахаров (Ермаков, 1958). Изменчивость содержания этих веществ также влияет на относительное содержание масла в семенах.

Отдельные факторы внешней среды в разной степени влияют на накопление в семенах жира, белка и других веществ, что приводит к ненаследственным изменениям соотношения между этими фракциями и вследствие этого – к варьированию масличности семян. Например, опытами Л. П. Ждановой (1969) установлено, что при типичных для южных зон высоких температурах 25-35° в большей степени уменьшается накопление масла в семенах льна, чем нежировых веществ, поэтому к созреванию масличность снизилась до 32% при ее уровне около 35% при температурах 13-18°, характерных для северных районов возделывания льна. Если же в этом опыте температуры в камере поддерживались на уровнях 25-35° в области соцветий и 13-18° в области вегетативных органов, то масличность льна снизилась до 27,4%. Автор считает это свидетельством относительной независимости процессов накопления жира и белка. На соотношение этих веществ в семенах льна влияют также условия влагообеспеченности растений. При поливах полевых посевов и при поддержании повышенной влажности почвы в вегетационных опытах повышается масличность семян льна и снижается содержание в них белка (Иванов и др., 1930-1931; Ива-

нов, Арасимович, 1934). Даже при высоких температурах в условиях Ташкента орошение снижало белковость семян льна на 1,8-4,6% и повышало как относительное, так и абсолютное содержание в них жира, а также массу 1000 семян по сравнению с показателями посевов на богаре (Ермаков, 1958). По данным А. И. Ермакова (1958), ритм накопления белка в семенах льна, напротив, возрастает в большей степени, чем жира, по мере повышения уровня плодородия почвы и при внесении азотных удобрений, что ведет к снижению масличности семян.

По данным И. А. Сизова (1958), в период формирования и созревания семян льна наиболее благоприятны повышенные среднесуточные температуры 20-25°. Более высокие температуры в сочетании с дефицитом влаги подавляют накопление масла в семенах, поэтому при такой погоде после цветения масличность семян оказывается ниже на 2,7-3,3%, масса 1000 семян – на 1,0-1,5 г по сравнению с показателями, получаемыми при прохладной влажной погоде в этот период. В. Н. Степанов (1957) приводит более низкие величины оптимальных диапазонов температур в течение этого периода: для прядильного льна 16-18°, для масличного – 16-22°. Эти оценки лучше согласуются с результатами опытов, проведенных в камерах искусственного климата. С. D. Dybing и D. C. Zimmerman (1965) установили, что максимальные показатели масличности семян и урожая масла и семян льна достигаются при температуре после цветения 16°. А. G. Green (1986^a) также обнаружил у сорта масличного льна Glenelg и рекомбинанта Zero наибольшие величины масличности и массы 1000 семян при дневной температуре 15° и ночной 10°, а у двух мутантов масличность была максимальна при температурах днем 18° и ночью 13° (термопериоды – 8 часов день и 16 часов ночь). В этом опыте при повышении температур до 27° днем и 22° ночью масличность семян сорта Glenelg снизилась с 44,1 до 39,5% и масса 1000 семян – с 9,27 г до 6,30 г, а при 30° днем и 22° ночью урожай семян был так низок, что не удалось точно определить их масличность. D. T. Canvin (1965), выращивая масличный лён при температурах после цветения 10, 16, 21, или 26,5°, обнаружил закономерное снижение масличности семян с 46,6 до 35,1%, при этом процент белка последовательно возрастал с 22,4 до 29,8%. В этом опыте и у рапса масличность семян была максимальной при 10°, а у других культур – при более высоких температурах: у сафлора – при 16°, у подсолнечника и клещевины – при 21°.

C. D. Dybing и D. C. Zimmerman (1966) установили, что высокие температуры повышают интенсивность маслообразования в семенах льна только в начале периода синтеза запасного жира. Выращивая лён при одинаковой ночной температуре 20° и вариантах дневной 15, 20, 25 и 30°, они обнаружили последовательное снижение массы растений с 2,24 до 1,38 г, массы 1000 семян с 6,11 до 4,36 г, масличности с 38,2 до 31,4%. Интенсивность же синтеза жирных кислот при 30° была почти вдвое выше, чем при 15° до 16-дневного возраста семян, но в возрасте от 17 до 23 дней в 3 раза выше при 15°, чем при 30°. Всего же после 16 дней в расчете на 1000 семян накопилось в 4 раза больше масла при 15°, чем при 30° за счет большей продолжительности маслообразования при низких температурах.

D. T. Canvin (1965) также констатировал сокращение периода до созревания семян льна при повышенной и его удлинение при низких температурах. Этим может объясняться снижение масличности семян льна при поздних сроках сева. Например, по данным А. И. Ермакова (1933), при высеве 20 апреля лён вегетировал 132 дня и масличность составила 39,28%, а при высеве 30 мая вегетация сократилась до 92 дней и масличность снизилась до 33,71%. Н. Тулайков (1929) также сообщал, что при раннем высеве льна масличность его семян повышается на 2% и более. В зонах с коротким климатически возможным периодом вегетации масличность может снижаться вследствие незавершенности периода налива семян, затянувшегося под действием низких температур. В таких условиях поздние сроки высева льна также приводят к снижению масличности на 2-3% (Буряков и др., 1971, с. 14). Минимальные температуры, при которых очень медленно созревают семена льна, находятся в диапазоне 10-12° (Степанов, 1957; Dybing, Zimmerman, 1965; Буряков и др., 1971, с. 14).

Разные зоны возделывания льна различаются по тепло- и влагообеспеченности, плодородию почвы. Поэтому почвенно-климатические условия оказывают значительное влияние на масличность семян, хотя диапазон изменчивости их химического состава при выращивании льна в разных зонах СССР оказался меньше, чем семян других масличных культур (Иванов, 1926). По данным государственного сортоиспытания льна, разнообразие природных условий на территории СССР обуславливало большую вариабельность масличности семян льна, чем сортовые различия (Смирнова, 1965). Напротив, А. И. Ермаков (1958) отмечает, что сортовые различия

вливают на масличность семян льна в большей степени, чем разнообразие почвенно-климатических условий от северо-запада России до Причерноморья, Закавказья и Средней Азии. Однако по его данным, средняя за 3 года масличность семян варьировала у самого низкомасличного из изученных сортов долгунца Светоч от 35,4% на поливе в Нижнем Поволжье до 39,1% в Ленинградской области, а у наиболее высокомасличных межеумка ВИР 1650 – от 38,3% на поливе в Нижнем Поволжье до 42,9% на поливе в Дагестане и кудряша Крупносемянный 3 – от 38,9% в районе Одессы до 43,9% в Армении. W. Schuster с соавторами (1978^a) при изучении реакций набора сортов масличного льна на контрастные экологические условия разных стран Европы, Азии и Африки установили, что наибольшие генотипические различия по содержанию сырого жира в семенах составили 2,7% (от 41,6% у сорта Raulinus до 44,3% у сорта Foster), а максимальные региональные различия – 4,1% (от 41,4% в Германии до 45,5% в Марокко). Хотя экологические условия в значительной степени определяют уровень масличности семян льна, оказалось невозможным точно прогнозировать их качество на основе учета внешних условий без знания особенностей выращиваемого сорта (Schuster et al., 1978^b).

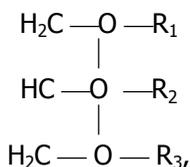
В целом выявляется тенденция повышения масличности семян льна по мере продвижения его возделывания от южных степных регионов к северной лесной зоне и в горные районы (Ермаков, 1958), в среднем более высокое содержание масла в семенах льна отмечено в странах с умеренным климатом (Schuster et al., 1978a). По Н. Н. Иванову с соавторами (1930-1931) обусловлено это только уменьшением количества осадков по мере продвижения к югу, что приводит к сокращению длительности процесса маслообразования и усилению поглощения азота вследствие повышения концентрации почвенного раствора. Для подтверждения этой гипотезы Н. Н. Иванов и В. В. Арасимович (1934) приводят такие данные: в Приладогге получены семена льна с масличностью 39,8%, на юге в Аскании-Нова – 33,1%, а еще южнее в Сочи при достаточном количестве влаги масличность оказалась 38%. Однако географическую изменчивость этого показателя нельзя объяснить только разной влагообеспеченностью. В частности, в полевых и вегетационных опытах этих авторов при улучшении влагообеспеченности льна масличность семян повышалась лишь на 1-2% (Иванов, Арасимович, 1934). Факты высокого содержания масла в семенах льна при его

выращивании в отдельных пунктах южных регионов трудно объяснить и с учетом результатов опытов в контролируемых условиях, свидетельствующих об отрицательном влиянии на масличность семян повышенных температур, при которых в основном возделывается масличный лён. По П. И. Колоскову (1933) граница между ареалами возделывания долгунцов и межеумков проходит по июльской изотерме 20°, между ареалами межеумков и кудряшей – по июльской изотерме 25°, а между ареалами кудряшей и стелющихся льнов – 28-30°. При обычных условиях возделывания масличного льна дневная температура во время созревания семян не превышает 27 °С, а ночная 20 °С (Green, 1986^a).

В связи с тем, что процентное содержание масла в семенах определяется не характером реакций биосинтеза жира, а соотношением процессов накопления в семенах масла и нежировых фракций, особенно белков, уровень масличности семян обусловлен особенностями обмена веществ в органах материнского растения. В частности, повышение доступности азота для растений льна приводит к усилению накопления белка в семенах и к соответствующему снижению их масличности (Ермаков, 1958). Различиям сортов льна по белковости и масличности семян также соответствуют уровни содержания белка в листьях их растений в период цветения (Ермаков, 1952). Качество же масла, его жирно-кислотный состав определяется особенностями реакций биосинтеза жирных кислот, протекающих в запасающих клетках самих семян. Это делает понятными выводы, к которым пришли D. M. Yermanos и P. F. Knowles (1962) при анализе гибридных семян от скрещиваний сортов льна, различающихся по масличности семян и жирно-кислотному составу масла. Оказалось, что процентное содержание масла в семенах определяется генотипом материнского растения, на котором сформировались семена, а качество синтезированного масла контролируется в основном генотипом самого семени и лишь в небольшой степени генотипом материнского растения. Последнее может объясняться тем, что синтезирующие жир клетки эндосперма триплоидны, их ядра содержат два гаплоидных набора материнских хромосом и один – отцовских. Поскольку качество жира определяется особенностями реакций его биосинтеза, описание этих реакций необходимо для понимания специфики и причин варьирования жирно-кислотного состава масла льна.

По сравнению с семенами подсолнечника период маслообразования в семенах льна менее длителен при высоких суточных приростах количества жира (Прокофьев, Новицкая, 1957). При обычных температурах в течение первых 9-10 дней после оплодотворения наблюдаются очень низкие среднесуточные приросты сырого жира в семенах льна (Dybing, Zimmerman, 1966; Cherif, Mazliak, 1979). К 9-10-му дням методом микроскопической гистохимии в клетках зародышей семян выявляется слабая реакция на жир, до 25-го дня она усиливается, а позже не меняется (Кантор, 1964; Свешникова, Асикритова, 1967). Самые высокие среднесуточные приросты количества жира в семенах льна наблюдаются с 10-го до 25-го дня от оплодотворения, а после этого маслообразование прекращается при высоких температурах 25-30°, или накапливается еще значительное количество масла при температурах 15° и ниже (Dybing, Zimmerman, 1966; Dorrell, 1975; Cherif, Mazliak, 1979).

Молекулы жира образуются в результате присоединения трех остатков жирных кислот к трехуглеродному спирту глицерина, с которым они соединяются эфирными связями по типу



где R_1 , R_2 и R_3 – радикалы жирных кислот.

Качество масла семян льна определяют 5 жирных кислот, входящих в его состав. Они характеризуются следующими структурными формулами и числовыми символами:

пальмитиновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{14} - \text{COOH}$, 16:0;

стеариновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{16} - \text{COOH}$, 18:0;

олеиновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_7 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$, 18:1(9);

линолевая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_4 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$, 18:2(9,12);

линоленовая $\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$, 18:3(9,12,15).

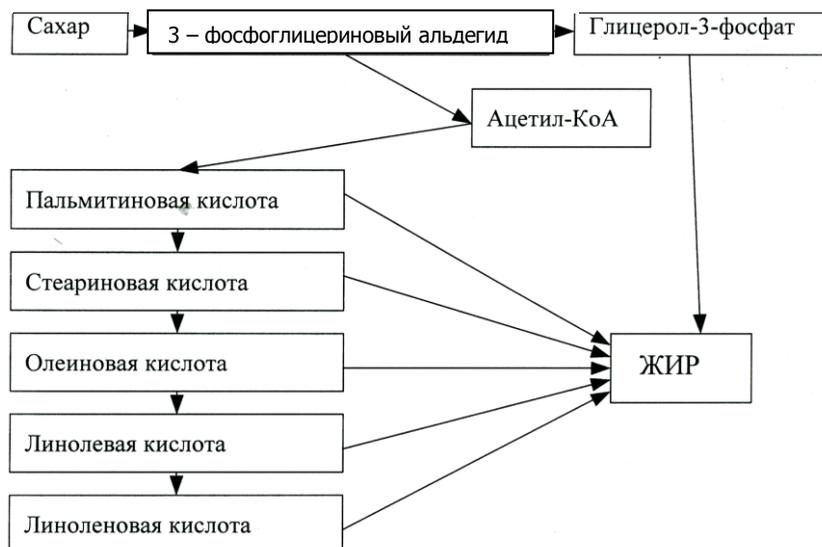
Первое число символа обозначает количество углеродных атомов в молекуле жирной кислоты, второе – число двойных связей, в скобках указан порядковый номер углеродного атома, у которого находится двойная связь.

В классификации масличных культур в соответствии со спецификой жирно-кислотного состава их масла лён выделен в особый линум-тип (Thies, 1968). Для этого типа характерно наличие в составе масла 1-10% стеариновой кислоты, по 10-20% олеиновой и линолевой кислот и свыше 50% линоленовой. По состоянию на середину 20-го века диапазоны варьирования содержания жирных кислот в льняном масле составляли пальмитиновой 5,4-7,0%, стеариновой 3,5-8,0%, олеиновой 13-29%, линолевой 1-31%, линоленовой 44-61% (Hilditch, 1947). Еще раньше, изучая коллекцию образцов масличного и прядильного льнов института растениеводства, А. И. Купцов (1932) пришел к выводу, что в пределах этого вида почти не наблюдается наследственных различий по жирно-кислотному составу масла, изменчивость которого обусловлена в основном условиями среды, особенно температурой. Однако в результате селекции льна на улучшение качества масла, используемого в технических целях, происходило повышение содержания линоленовой кислоты. В противоположном направлении велась селекция на создание сортов льна, дающих пищевое масло. Вследствие этого диапазоны генотипической изменчивости содержания жирных кислот в масле семян селекционных линий и образцов генетической коллекции льна расширились до 4-28% пальмитиновой, 2-10% стеариновой, 8-44% олеиновой, 5-75% линолевой и 2-70% линоленовой кислот (Fridt, Ordon, 1995). Например, в масле семян сорта Sawnpore доля олеиновой кислоты повышена до 39%, а линоленовой – снижена до 35% (Yermanos, Knowles, 1962). В масле семян сорта льна С.И. 1303 при температуре 20° содержалось 35,7% олеиновой и 43,7% линоленовой кислот, а при температуре 30° 47,4% олеиновой и 30,9% линоленовой (Dybing, Zimmerman, 1966). А. G. Green и D. R. Marshall (1984) получили индуцированные мутанты М 1589 и М 1722 с пониженным содержанием линоленовой кислоты. Оказалось, что мутации произошли в различных несцепленных генах. В результате рекомбинации этих мутантных аллелей содержание линоленовой кислоты в масле льна снизилось до 2%, а линолевой – повысилось до 48% (Green, 1986б, 1986в).

Накапливающееся в корешке и почечке зародыша масло содержит больше пальмитиновой и линолевой кислот и меньше

олеиновой и линоленовой, чем в масле семядолей, а в масле из эндосперма с семенной оболочкой повышено содержание пальмитиновой и очень мало стеариновой кислот (Dorrell, 1970). Однако в эндосперме с оболочкой содержится только 21,6% общего количества масла семени, поэтому по жирно-кислотному составу масло целого семени наиболее сходно с маслом семядолей за исключением содержания пальмитиновой кислоты.

Основные этапы биосинтеза жира в семенах льна можно представить в виде схемы:



В этой схеме отражены следующие особенности биосинтеза триглицеридов (жира). Во-первых, исходным материалом для синтеза жира служит сахар. Во-вторых, промежуточным субстратом для синтезов как глицерина, так и жирных кислот является 3-фосфоглицериновый альдегид. В-третьих, непосредственным исходным соединением для синтеза жирных кислот служит уксусная кислота, активированная тиоэфирной связью с коферментом А. В-четвертых, синтез жирных кислот происходит не параллельно, а последовательно, поэтому жирно-кислотный состав масла обусловлен соотношениями скоростей реакций и условиями превращения паль-

митиновой кислоты в стеариновую, стеариновой в олеиновую, олеиновой в линолевую и далее – в линоленовую.

Активированная уксусная кислота (ацетил-КоА) и фосфорилированный глицерин образуются в митохондриях из поступающей в семена сахарозы в процессе анаэробной стадии дыхания (гликолиза). Вначале сахароза ферментативным путем превращается во фруктозо-1,6-дифосфат. Молекула этой фосфорилированной фруктозы расщепляется с образованием двух молекул 3-фосфоглицеринового альдегида, небольшая часть которого восстанавливается в глицерофосфат, а основное количество в последующих реакциях гликолиза превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту. Фосфоэнолпировиноградная кислота подвергается затем комплексу реакций окислительного декарбоксилирования с присоединением кофермента А, в результате чего образуется ацетил-КоА.

В запасающих жир клетках семян льна и других масличных растений все процессы превращения уксусной кислоты в пальмитиновую, стеариновую и олеиновую кислоты происходят в пропластидах (Stumpf, 1982; Pollard, Singh, 1987). В них содержится такая же система ферментов синтеза жирных кислот, какая имеется в клетках таких прокариотов, как цианобактерия *Anabaena variabilis*, которая считается эндосимбиотическим предшественником хлоропластов (Kekwick, 1986). Поэтому этап происходящего в пластидах синтеза жирных кислот от уксусной до олеиновой называется прокариотическим, а дальнейшее превращение олеиновой кислоты в другие жирные кислоты, происходящее вне пластиды на эндоплазматическом ретикулуме клетки, обозначается как эукариотический этап (Browse et al., 1986; Pollard, Singh, 1986). Быстрый биосинтез пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот путем многократной β -конденсации уксусной кислоты в длинные цепи жирных кислот наблюдался в опытах с зародышами развивающихся семян льна (Stumpf, 1959). При использовании в таких опытах уксусной кислоты, меченой изотопом C^{14} в положении 1, жирные кислоты в льняном масле оказывались мечеными по нечетным углеродным атомам, что убедительно доказывает наличие β -конденсации ацетата при биосинтезе жирных кислот (Дэвис, Джованелли, 1966, с. 327).

При синтезе жирной кислоты с каждым циклом наращивания углеродной цепи она увеличивается на 2 атома углерода. Однако такая конденсация возможна только в том случае, если исходным

продуктом служит малоновая кислота, которая образуется из уксусной в результате присоединения молекулы CO_2 . В пластидах уксусная и малоновая кислоты могут использоваться для синтеза жирных кислот только будучи соединенными тиоэфирными связями с ацилпереносящим белком (АПБ). Реакции образования ацетил-АПБ и малонил-АПБ определяют как интенсивность жиροобразования, так и жирно-кислотный состав масла по двум причинам. Во-первых, субстратами ферментов АПБ-трансацилаз могут быть только ацетил-КоА и малонил-КоА, поэтому АПБ-производные всех остальных жирных кислот образуются только в процессе их синтеза из ацетил-АПБ и малонил-АПБ. Во-вторых, специфические активности обоих АПБ-трансацилаз являются самыми низкими из всех ферментов системы синтеза жирных кислот, поэтому сдвиги их активности сильно влияют как на интенсивность всего процесса, так и на тип синтезируемых жирных кислот.

В первом цикле синтеза жирных кислот малонил-АПБ, теряя углекислоту, присоединяет к молекуле ацетил-АПБ двууглеродный фрагмент. Образовавшаяся молекула β -кетобутирил-АПБ восстанавливается до бутирил-АПБ. В следующем цикле малонил-АПБ реагирует с бутирил-АПБ, образуя β -капронил-АПБ, имеющий углеродную цепь из 6 атомов. После реакции его восстановления малонил-АПБ присоединяет двууглеродный фрагмент к капронил-АПБ. Такие циклы повторяются еще 4 раза, в результате чего образуется пальмитил-АПБ.

Удлинение углеродной цепи жирных кислот на этом прекращается, так как фермент синтетазы 1, катализирующий конденсацию малонил-АПБ с ацил-АПБ, не может использовать в качестве субстрата пальмитил-АПБ. Накапливающийся пальмитил-АПБ частично подвергается тиолитическому расщеплению с образованием свободной пальмитиновой кислоты, которая используется для синтеза жира. Свободные жирные кислоты с более короткими цепями не образуются вследствие того, что активность синтетазы 1 выше, чем АПБ-трансацилаз, поэтому не происходит накопления промежуточных продуктов реакций синтеза жирных кислот с углеродными цепями меньше 16 атомов.

Реакция передачи двууглеродного фрагмента от малонил-АПБ молекуле пальмитил-АПБ, приводящая к образованию стеарил-АПБ, катализируется синтетазой 2, поэтому соотношение активностей синтетаз 1 и 2 определяет содержание пальмитиновой кислоты

в масле семян льна. Обычное ее содержание не выше 7% свидетельствует о том, что вследствие высокой активности синтетазы 2 основная часть пальмитил-АПБ превращается в стеарил-АПБ. Однако у некоторых генотипов льна скорость этой реакции снижена, о чем свидетельствует повышенное до 28% содержание пальмитиновой кислоты в масле семян (Fridt, Ordon, 1995).

Насыщенная стеариновая кислота превращается в ненасыщенную олеиновую путем реакции отнятия двух атомов водорода от 9-го и 10-го атомов углерода ферментом стеарол-АПБ-десатураза, высокоспецифичным к субстрату стеарил-АПБ. Чем выше скорость этой реакции, тем меньше стеариновой кислоты освободится из стеарил-АПБ, тем меньше этой жирной кислоты включится в состав масла. Свободные пальмитиновая и стеариновая кислоты уже не подвергаются дальнейшим изменениям. Обусловлено это тем, что они могут служить субстратами ферментов пластид только в виде тиоэфиров АПБ, а субстратами АПБ-трансацилаз являются только ацетил-КоА и малонил-КоА (James, 1968).

Образовавшийся в пластиде олеил-АПБ быстро гидролизуетсся специфичным ферментом олеил-АПБ-гидролаза с образованием свободной олеиновой кислоты и регенерированного АПБ. АПБ включается в новый цикл синтеза жирных кислот, а олеиновая кислота диффундирует из пластиды в цитозоль. Частично она используется при синтезе жира (триацилглицерина), а в обычных условиях основное ее количество подвергается дальнейшим реакциям десатурации с образованием линолевой и линоленовой кислот в процессе эукариотического этапа преобразования жирных кислот в развивающихся семенах льна (Huber, Zalik, 1963; Dydning, Zimmerman, 1966).

Процессы превращения олеиновой кислоты в линолевую, а линолевой – в линоленовую также являются реакциями аэробного дегидрогенирования (десатурации), требующими в качестве кофакторов молекулярного кислорода редуцированных форм никотинаденин-динуклеотида или никотинаденин-динуклеотидфосфата, флавопротеина и ферредоксина как составных частей электронтранспортных цепей (James, 1968; Штумпф, 1968; Малер, Кордес, 1970, с. 405). Однако реакции десатурации олеиновой и линолевой кислот по ряду характеристик существенно отличаются от действия ферментной системы, катализирующей превращение стеариновой кислоты в олеиновую. Во-первых, полиненасыщенные

жирные кислоты линолевая и линоленовая образуются не в пластидах, а в цитозоле. Во-вторых, катализирующие десатурацию олеиновой и линолевой кислот ферменты прочно связаны с эндоплазматическим ретикулулом, а не находятся в растворе. В-третьих, реактивность подвергающихся десатурации олеиновой и линолевой кислот не требуется повышать тиоэфирной связью с АПБ, поэтому катализируют эти реакции другие ферменты. В четвертых, скорость реакции десатурации стеарил-АПБ более высокая и менее зависима от условий внешней среды, чем скорости десатурации олеиновой и линолевой кислот. Поэтому отношение сумм ненасыщенных кислот к насыщенным выше, чем отношения количеств полиненасыщенных кислот к олеиновой или линоленовой к линолевой, а для содержания отдельных ненасыщенных кислот характерна значительная степень экологической нестабильности.

Поскольку качество льняного масла, его пригодность для использования в технических целях определяется особенностями соотношений между жирными кислотами, в первую очередь ненасыщенными, важно понимать закономерности и причины изменчивости процессов десатурации олеиновой и линолевой кислот в развивающихся семенах льна. Широкие диапазоны наследственной и средовой вариации содержания жирных кислот позволяют удовлетворять противоположные требования к льняному маслу, предъявляемые лакокрасочной и пищевой промышленностями. Для получения высококачественной натуральной олифы желательное высокое иодное число масла за счет максимального содержания в нем линоленовой кислоты. Промышленность, производящая полиненасыщенные маргарины, требует масло с минимальным количеством линоленовой и повышением содержания линолевой кислоты, как минимум до 62% (Green, 1986^a; Simpson et al., 1989).

Многие исследователи при изучении влияния разнообразия генотипов льна и условий внешней среды на характеристики масла использовали в качестве критерия качества величины иодного числа масел. При этом предполагалось, что чем выше эта величина, тем больше линоленовой кислоты содержится в масле. Например, по мнению А. И. Ермакова с соавторами (1972, с. 248), для вычисления жирно-кислотного состава льняного масла достаточно определить его иодное число. Однако еще раньше D. M. Yermanos и P. F. Knowels (1962) показали, что по величинам иодного числа нельзя установить не только наличие и соотношение насыщенных

жирных кислот, но и пропорции каждой ненасыщенной кислоты в масле льна. По их данным, например, при одинаковом содержании линоленовой кислоты 58% в масле сортов Пенджаб 47 и Абиссинский иодные числа их масел составляли 168 и 189 соответственно. И хотя иодное число характеризует только усредненную степень ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав масла, по величине этого показателя можно судить о суммарной активности десатураз в развивающихся семенах льна.

Н. Н. Иванов и В. В. Арасимович (1934) обратили внимание на то, что чем благоприятней агроэкологические условия для повышения масличности семян льна, тем выше иодное число льняного масла. Этот вывод подтверждают результаты опытов по изучению влияния на эти характеристики разных температур (Sosluski, Gore, 1964; Dybing, Carsrud, 1966), сроков сева (Ford, Zimmerman, 1964), орошения (Иванов, Арасимович, 1934), доз азотного удобрения (Dybing, Carsrud, 1966), различий между сортами (Рыжеева, 1967). Между величинами масличности семян льна и процента линоленовой кислоты в льняном масле также наблюдается тесная положительная зависимость (Canvin, 1965; Dorrell, 1975; Малышева, Сорочинская, 1981; Green, 1986^a). Наиболее вероятно, что эта зависимость объясняется не прямым действием изменения соотношения в накоплении запасных веществ в семенах на интенсивность десатурации жирных кислот, а одинаковым характером влияния условий среды на эти процессы.

Значительное влияние на соотношение жирных кислот в масле семян льна оказывает температура. По мере ее повышения от уровня 12-15° до 27-30 °С в опытах ряда авторов отмечено закономерное снижение иодного числа масла в основном за счет уменьшения доли линоленовой кислоты и увеличения процента олеиновой (Canvin, 1965; Yermanos, Goodin, 1965; Dybing, Zimmerman, 1965, 1966; Dybing, Carsrud, 1966; Green, 1986a). В равных условиях такая реакция на температуру у льна выражена в значительно большей степени, чем у сафлора, но в несколько меньшей мере, чем у подсолнечника (Canvin, 1965). Если вследствие подавления десатурации олеиновой кислоты ее содержание в масле зрелых семян льна повысилось с 11% при 10° до 41% при 26,5 °С, то в том же диапазоне температур в подсолнечном масле содержание олеиновой кислоты возросло с 21 до 65%.

На жирно-кислотный состав льняного масла не влияет температура в период вегетативного роста растений (Yermanos, Goodin, 1965). Такое ее влияние наблюдается после цветения (Giesecke et al., 1937; Huber, Zalik, 1963). J. H. Ford и D. C. Zimmerman (1964), а также С. D. Dybing и D. C. Zimmerman (1965) считают, что на качество масла семян льна влияют температурные условия в течение трех недель после цветения растений. Иначе выделяет критический период в онтогенезе масличного льна D. G. Dorrell (1975). По его данным, содержание линоленовой кислоты в масле и масличность семян повышают низкие температуры в период от 10-го до 25-го дней после цветения. В это время в семенах льна происходит интенсивное маслообразование (Cherif, Mazliak, 1979).

Сравнивая результаты выращивания льна при разных температурах в теплице и камерах искусственного климата, D. M. Yermanos и J. R. Goodin (1965) пришли к выводу, что жирно-кислотный состав масла определяют не максимальные дневные, а минимальные ночные температуры. Однако было установлено, что и при одинаковой во всех вариантах ночной температуре повышение дневной приводит к значительному снижению доли линоленовой кислоты в масле и увеличению процента олеиновой (Dybing, Zimmerman, 1966; Beringer, Saxena, 1968). С. D. Dybing и D. C. Zimmerman (1965) показали, что высокие температуры как днем, так и ночью, вызывают снижение степени ненасыщенности льняного масла.

Иодное число масла и содержание в нем линоленовой кислоты повышаются также при улучшении влагообеспеченности растений льна (Иванов и др., 1930-1931; Giesecke et al., 1937; Ермаков, 1952, 1958) и при продвижении его посевов в северные районы (Купцов, 1932; Иванов и др., 1930-1931; Ермаков, 1958). Увеличенные дозы азотных удобрений снижают величины этих показателей (Giesecke et al., 1937; Dybing, Carsrud, 1966). Различия по времени цветения при разных сроках сева и неоптимальных фотопериодах в разных направлениях изменяют показатели степени ненасыщенности льняного масла в зависимости от метеорологических условий в периоды накопления жира в семенах (Ермаков, 1933, 1952; Ford, Zimmerman, 1964; Sosulski, Gore, 1964; Sairam, Srivastava, 1977).

Твердо установлено, что для превращения олеиновой кислоты в линолевую, а линолевой в линоленовую реакции десатурации могут осуществляться только при наличии молекулярного кислорода

(James, 1968; Малер, Кордес, 1970, с. 405). Известно также, что растворимость кислорода в воде и скорость его поступления в клетки снижаются по мере повышения температуры. Поэтому была предложена гипотеза, объясняющая подавление десатураций олеиновой и линолевой кислот в развивающихся семенах льна и других растений высокими температурами и недостатком кислорода в запасающих клетках во время интенсивного маслообразования. Одно из доказательств справедливости этого объяснения получили Р. Harris и А. Т. James (1969). Они установили, что снижение десатурной активности в семенах подсолнечника при повышении температуры можно предотвратить, если соответственно повышать концентрацию кислорода. Однако когда объектом в их опытах были семена льна, дополнительный кислород не предотвращал отрицательное влияние высоких температур на скорость реакций десатурации. На этом основании авторы заключили, что в семенах льна лимитирует десатурацию другой зависимый от температуры фактор. Они предположили также, что фотосинтетически активные хлоропласты в клетках семян льна обеспечивают процессы десатурации кислородом и делают независимыми эти процессы от поступления наружного кислорода.

Влияние других факторов внешней среды на степень насыщенности льняного масла F. Giesecke, K. Schmalfluss и G. Gerdum (1937) объясняют их действием на температуру растений льна, которая повышается при дефиците воды, а усиление азотного питания отрицательно влияет на водный режим растений. Другое объяснение предложили Н. Н. Иванов, М. Н. Лаврова и М. П. Гапченко (1930-1931). По их мнению, высокие температуры и дефицит влаги сокращают длительность процессов маслообразования вследствие преждевременного созревания семян льна, а полиненасыщенные кислоты в большей мере накапливаются к концу периода налива. В течение периода накопления запасных веществ в семенах льна увеличивается доля линоленовой кислоты в масле и его иодное число, особенно у высоколиноленовых сортов (Dybing, Zimmerman, 1966).

Селекция льна на повышение содержания в масле линолевой кислоты за счет подавления синтеза линоленовой возможна только в том случае, если десатурация олеиновой и линолевой кислот осуществляется различными ферментами и поэтому контролируется разными генами. Процессы превращения олеиновой кислоты в линолевую и линолевой в линоленовую не различаются в

такой степени, в какой они отличаются от десатурации олеиновой кислоты. Однако различия между реакциями десатурации олеиновой и линолевой кислот проявляются в их откликах на изменение температуры, что дает основание полагать, что эти реакции катализируются разными ферментами. D. M. Yermanos и J. R. Goodin (1965) получили результаты, свидетельствующие о том, что повышение температуры после цветения разных сортов масличного льна снижает интенсивность десатурации олеиновой кислоты в большей мере, чем линолевой. В частности, у сорта Дакота 48-94 содержание олеиновой кислоты повысилось с 18% при 10 °С до 34% при 26,7 °С и также на 16% снизилась доля линоленовой, а содержание линолевой практически не изменилось. В аналогичных опытах с сортами масличного льна Redwood (Canvin, 1965), С.И. 1303 (Dybing, Zimmerman, 1966) и Glenelg (Green, 1986^a) также повышение температуры приводило к значительному увеличению доли в масле олеиновой, уменьшению линоленовой и в меньшей степени – линолевой кислот. При испытаниях в разных странах сортов масличного льна изменялось под влиянием различных климатических условий также в основном содержание в масле олеиновой и линоленовой кислот. На основании данных о влиянии температуры на изменение жирно-кислотного состава масла за время созревания семян льна A. G. Green (1986a) заключил, что минимальной температурной чувствительностью характеризуется начальная ступень десатурации – превращение стеариновой кислоты в олеиновую, максимальной – вторая ступень – десатурация олеиновой кислоты, скорость же превращения линолевой кислоты в линоленовую менее зависима от температуры.

Наличие линолевой кислоты в составе масла льна свидетельствует о разной скорости десатураций олеиновой и линолевой кислот, а следовательно и о различиях катализирующих эти реакции ферментов. Это подтверждают и опыты с использованием меченых субстратов: в пластидах листьев происходит быстрое превращение олеиновой кислоты в линоленовую и медленное – линолевой в линоленовую (Штумпф, 1968).

Обязательность существования специфических десатурирующих ферментов для осуществления каждого этапа десатурации следует из рассмотрения способа действия таких ферментов (James, 1968). Молекулы каждого из этих ферментов кроме активного (каталитического) центра, производящего отнятие атомов водорода,

имеют субстратсвязывающий (адсорбционный) участок белковой молекулы. Все десатуразы связываются с субстратом, присоединяясь к карбоксильной группе жирной кислоты. Для отнятия атомов водорода от определенных атомов углерода интервал между адсорбционным и каталитическим участками молекулы фермента должен соответствовать дистанции между карбоксилем жирной кислоты и теми атомами в ее углеродной цепи, от которых должен отниматься водород. Дистанции от 9-го до 12-го и от 9-го до 15-го атомов углерода жирной кислоты соответствуют увеличению интервала между адсорбционными и каталитическими участками молекулы фермента на одну и на две молекулы альфа-аминокислот, то есть могут соответствовать одной или двум мутациям генов, контролирующих десатуразы, специфичные для разных этапов синтеза полиненасыщенных жирных кислот (James, 1968).

В пользу вывода о генотипических различиях по активности десатураз олеиновой и линолевой кислот свидетельствуют опубликованные данные о неодинаковых уровнях ковариаций содержания трех ненасыщенных кислот в масле разных сортов льна. Проведенный А. Г. Малышевой и М. А. Сорочинской (1981) анализ результатов испытаний 13 сортов масличного льна показал, что отрицательная генотипическая корреляция между содержанием олеиновой и линоленовой кислот оказалась более высокой ($r=-0,84$), чем между линолевой и линоленовой ($r=-0,62$). По данным испытания 30 сортов льна-долгунца, Н. Кузнецова (1976) нашла значительно менее тесную связь между генотипической вариацией содержания олеиновой и линоленовой кислот ($r=-0,56$), но высокую негативную корреляцию между процентом олеиновой и линолевой кислот ($r=-0,81$).

При изучении расщепляющихся популяций от скрещивания различающихся по составу масла сортов льна D. M. Yermanos и P. F. Knowles (1962) получили результаты, еще более убедительно свидетельствующие о разном генетическом контроле десатураций олеиновой и линолевой кислот. Если родители (сорта Дакота 48-94 и Канпур) значительно различались по уровням олеиновой и линоленовой кислот при одинаковом проценте линолевой, то и потомки в популяции F_2 не различались по количеству линолевой кислоты, но у них наблюдалась высокая отрицательная ковариация между долями олеиновой и линоленовой кислот в масле. Если же у родителей (сорта Пенджаб 47 и Абиссинский) был одинаковым процент в

масле линоленовой, но разные уровни олеиновой и линолевой кислот, то и среди потомков в популяции F_2 не было вариации содержания линоленовой кислоты, а генотипическим различиям по проценту линолевой кислоты соответствовали такие же различия по величине, но противоположные по знаку сдвиги олеиновой кислоты. А. G. Green (1986^б, 1986^в) также при скрещивании двух мутантных линий с пониженным содержанием линоленовой кислоты обнаружил в F_2 трансгрессивное расщепление по содержанию линоленовой кислоты от 1,2 до 36,6% и линолевой – от 14,7 до 55,2% при неизменном проценте олеиновой. Вследствие этого очень высокой (до $r=-0,98$) оказалась отрицательная корреляция между процентами линолевой и линоленовой кислот.

В результате обработки семян сорта льна Glenelg растворами ЭМС А. G. Green и D. R. Marshall (1984) получили мутантные линии М 1589 и М 1722 со сниженным уровнем линоленовой кислоты в масле. Генетическим анализом гибридов, полученных от скрещиваний между этими мутантами и исходным сортом, было установлено (Green, 1986^б, 1986^в), что мутации произошли в различных несцепленных генах и для них характерно аддитивное (кодоминантное) действие. Для этих генов предложены символы Ln 1 (мутант М 1589) и Ln 2 (мутант М 1722). У рекомбинантного генотипа Zero, гомозиготного по мутантным аллелям в обоих локусах, почти полностью блокирована десатурация линолевой кислоты. Биохимическое изучение этой реакции в развивающихся семенах линий М 1589, М 1722, Zero и сорта Glenelg показало, что она катализируется двумя различными ферментами линолеолфосфатидхолиндесатуразами, один из которых, контролируемый геном Ln 2, действует на линолевую кислоту, связанную со вторым углеродным атомом глицерина (позиция sn-2), а другой фермент действует на линолевую кислоту в позициях как sn-1, так и sn-2 (Stimne et al., 1989). Действие обоих ферментов оказалось одинаково важным для биосинтеза линоленовой кислоты из линолевой.

Линоленовая кислота является, безусловно, необходимым структурным компонентом липидов, входящих в состав мембран хлоропластов и содержится в них в большом количестве (Stumpf, 1975). Поэтому мутации, блокирующие десатурацию линолевой кислоты, должны приводить к летальному исходу, если в хлоропласты не будет поступать линоленовая кислота. Поскольку рекомбинант

Zero жизнеспособен, в фотосинтезирующих органах растений этого генотипа образуется достаточное количество этой кислоты.

Объясняется это существенными различиями регуляции биосинтеза жирных кислот в разных органах и тканях растения. Наблюдается сходство между соотношениями жирных кислот липидов плодовых оболочек и листьев, семена же отличаются не только количеством накопленного жира, но и его жирно-кислотным составом вплоть до того, что в них могут встречаться такие кислоты, которых нет в листьях тех же растений (Hilditch, 1956). В то же время в семенах сафлора и ряда других растений запасной жир не содержит линоленовой кислоты, которая преобладает в липидах листьев (Stumpf, 1975). Отсутствие корреляции между жирно-кислотным составом липидов разных органов растения показано на других объектах (Donaire, Lopez-Gorge, 1978; Верещагин, 1985). При изучении разных вегетативных органов восьми культурных растений выявлены существенные различия по соотношениям жирных кислот в липидах листьев и корней (Mitchell et al., 1974). По жирно-кислотному составу масло из семядолей и эндосперма семян льна отличается не только от липидов из листьев, но и от масла из корешка и почечки зародыша семени (Dorrell, 1970; Верещагин, 1985). Изменяется также соотношение жирных кислот в липидах клеток каллусной ткани, образующейся из зародышей семян льна (Загоскина и др., 1978).

Независимость механизмов регуляции биосинтеза жирных кислот в семенах и вегетативных органах обуславливает возможность генетического блокирования реакций десатурации при синтезе ненасыщенных кислот в семенах без нарушения обмена липидов в листьях и других органах. Например, у высокоолеиновых мутантов сафлора (Stumpf, 1975) и подсолнечника (Garces et al., 1989) подавление десатурации олеиновой кислоты в семенах не оказало существенного влияния на жирно-кислотный состав липидов не только листьев, но и стебля, корней, пыльцы, плодовых оболочек. У льна также генотипические различия по интенсивности десатурации линолевой кислоты в семенах не сказываются на обмене липидов в листьях. У сортов Croxton и Glenelg, мутанта M 1722 и рекомбинанта Zero в масле семян содержалось линоленовой кислоты 50,5%, 39,1%, 17,2% и 1,9% соответственно, но, несмотря на эти различия, жирно-кислотный состав липидов листьев этих генотипов был одинаковым (Tonnet, Green, 1987).

Скорости десатураций олеиновой и линолевой кислот в листьях льна также возрастают при пониженных температурах. F. Moutot с сотрудниками (Moutot et al., 1980; Moutot et al., 1983) выявили некоторые особенности биосинтеза ненасыщенных жирных кислот в листьях льна. Температурные условия в большей мере влияли на десатурацию олеиновой, чем линолевой кислот. При подкормке листьев на свету меченой углекислотой вначале метка обнаруживается в олеиновой и линолевой кислотах, а через 24 часа значительное ее количество содержалось в линоленовой кислоте. При температурах 22°/12° (день/ночь) и 27°/17° у прядильного сорта льна Prekulı 665 меченый углерод включался в жирные кислоты с почти одинаковой интенсивностью, а у масличного сорта Ocean этот процесс был в 4 раза интенсивней при низкой температуре.

На основе изучения мутационной изменчивости жирно-кислотного состава масел льна, подсолнечника, рапса, сафлора А. Г. Верещагин (1985) предложил гипотезу, согласно которой при таких мутациях элиминируются генетические факторы, контролирующие специфические процессы биосинтеза запасного жира, а вместо них в семядолях и эндосперме начинают функционировать ферментные системы синтеза жира с характерным для других органов жирно-кислотным составом. Р. К. Stumpf (1975) считает, что в случаях, когда синтезируемая в листьях жирная кислота не накапливается в семенах, в них на время интенсивного маслообразования репрессируется соответствующий ген, а затем происходит его дерепрессия. В качестве примера он показал, что через 3 недели после прорастания семян в семядолях высокоолеинового мутанта сафлора происходит резкое усиление десатурации олеиновой кислоты, ее доля в липидах снизилась в 7,5 раз, а концентрация линолевой и линоленовой кислот достигла обычного для листьев уровня. В пользу того, что подавление десатурации у высокоолеинового мутанта подсолнечника может быть связано с репрессией соответствующего гена, свидетельствует следующий факт. В 10-дневных зародышах семян обычного и высокоолеинового генотипов скорость десатурации олеиновой кислоты была одинаковой, а в период синтеза запасного жира мутант терял эту способность (Garces et al., 1989).

При биосинтезе запасного жира (триацилглицеринов) жирные кислоты соединяются не со свободным глицерином, а с его фосфорилированным производным – глицерол-3-фосфатом, который

образуется путем восстановления 3-фосфоглицеринового альдегида. На первом этапе к двум свободным гидроксильным группам глицерол-3-фосфата присоединяются две молекулы жирных кислот, активированных коферментом А (ацил-КоА). При этом образуются фосфатидные кислоты. Эти кислоты являются важным промежуточным продуктом для синтеза как триглицеринов, так и фосфатидилхолина (лецитина). На втором этапе синтеза жира фосфатидные кислоты дефосфорилируются специфическими фосфатазами с образованием диацилглицеринов, которые на завершающем этапе взаимодействуют с третьей молекулой ацил-КоА. При этом жирная кислота присоединяется к освободившемуся гидроксилу, в результате чего образуется триацилглицерин и регенерируется КоА. На всех этапах биосинтеза жира в семенах льна жирные кислоты связаны с ацилпереносящим белком, коферментом А или глицерином, поэтому в свободном состоянии не обнаруживаются, а если и наблюдается повышенная кислотность, то она не является следствием наличия свободных жирных кислот (McKillican, Sims, 1963).

При изучении биосинтеза триацилглицеринов в семядолях 3-недельных семян льна было установлено, что все реакции осуществляются ферментами мембран микросом клеток, запасующих масло (Stymne, Stobart, 1985). В исследованиях с развивающимися семенами льна выявлена также важная роль фосфатидилхолина как в десатурации линолевой кислоты (Stymne et al., 1988), так и в переносе радикалов жирных кислот (Stymne, Stobart, 1985). Кроме того, фосфатидилхолин (лецитин) служит донором триацилглицерина при синтезе триацилглицерина в развивающихся семенах льна (Slack, Roughan, 1978). При синтезе фосфатидилхолина в его состав более эффективно включаются радикалы олеиновой и линолевой кислот, чем стеариновой и линоленовой (Stymne, Stobart, 1985). Участие фосфатидилхолина в трансформации жирных кислот и биосинтезе триацилглицерина свидетельствует о том, что эти реакции идут по пути Кеннеди, объединяющем процессы синтеза жира и фосфоглицеридов (Griffiths et al., 1988). В специальных органоидах клеток семядолей льна – олеосомах, в которых происходит накопление жира, содержание фосфатидилхолина почти в 6 раз меньше, чем диацилглицерина, и в 232 раза меньше, чем триацилглицерина (Slack et al., 1980).

Запасной жир семян является смесью триацилглицеринов с разным сочетанием насыщенных (S) и ненасыщенных (U) жирных

кислот. Для льняного масла с концентрацией насыщенных кислот 13% характерно отсутствие молекул жира типа S_3 , содержащих только насыщенные кислоты, 77% молекул типа U_3 , не содержащих насыщенных кислот, 1% молекул типа S_2U и 22% – SU_2 (Верещагин, 1972, с. 161). При этом как в триацилглицеринах, так и в фосфатидилхолине липидов семян льна у второго углеродного атома глицерина (позиция 2-sn) уровень насыщенных кислот снижен до 1-2%, концентрация же линоленовой также может быть несколько уменьшена, а количество олеиновой и линолевой кислот повышено на 2-5 и 7-8% соответственно (Верещагин, 1972, с. 189; Stymne, Stobart, 1985).

При изучении реакций биосинтеза жирных кислот ставилась задача выявить механизм регуляции интенсивности маслообразования в семенах масличных растений. В частности, V. McMahon и P. K. Stumpf (1966) обращали внимание на необходимость понимания причин и способов регуляции резкого возрастания на короткий период активности ферментов, осуществляющих биосинтез жира в семенах. Позже P. K. Stumpf (1975, 1984) констатировал, что в результате этих исследований изучено более 30 ферментов, непосредственно участвующих в синтезе жира, точно установлены процессы биосинтеза каждой жирной кислоты, однако остаются непонятными механизмы регуляции интенсивности жиροобразования в семенах. В частности, не ясно, почему в семенах гороха или сорго накапливается намного меньше масла, чем в семенах льна и других масличных растений, хотя в них функционируют такие же ферментные системы биосинтеза жира. Поэтому P. K. Stumpf (1984) считает, что лимитирующими факторами уровня маслонакпления могут быть особенности строения семян.

Поскольку жирные кислоты синтезируются в пластидах и лишь модифицируются в цитоплазме, важно, чтобы за короткое время до периода интенсивного маслообразования в запасующих жир клетках семян образовалось достаточное количество пластид. В яйцеклетке и первичной клетке эндосперма имеются пропластиды, передаваемые с цитоплазмой материнского растения. При делении клеток в процессе роста зародыша и эндосперма в цитоплазме дочерних клеток происходит деление пропластид, скорость которого должна обеспечить достаточное число пластид в каждой клетке. На других объектах показано, что очередные деления пластид происходят через 6-20 часов. В делящихся клетках их число

поддерживается на уровне около 10 пластид на клетку, а после окончания клеточных делений возрастает до 50 и более. В запасящих клетках как семян масличных растений, так и в осевых органах тополя обнаружено, что усиление биосинтеза жира проявляется в образовании в цитоплазме большого числа пластид, расположенных рядом с олеосомами (сферосомами) – местами запасного жира (Стам-порова, 1985). Сравнительным изучением запасящих жир тканей зерновок кукурузы и семян масличных растений установлено, что чем выше содержание масла, тем крупнее олеосомы (Ratkovic et al., 1978). В накапливающих жир семенах диаметр олеосом обычно составляет около 0,5 мкм, в семенах же льна, подсолнечника и мака они значительно крупнее, их диаметр варьирует от 1,3 до 1,95 мкм (Menge, Seehuber, 1988). При этом олеосомы клеток зародыша и эндосперма семени льна имеют разное строение. При сравнительном изучении олеосом льна и сафлора выявлено значительное их сходство по размерам (1,4 мкм), химическому составу и структуре наружных мембран (Slack et al., 1980).

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов Н. Г. Семена льна-долгунца и посев // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 161-173.

Абрамов Н. Г. Меры борьбы с сорняками // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 173-195.

Александров В. Г. Анатомия растений, 4-е изд. – М.: Высш. школа, 1966. – 431 с.

Алексеев А. П., Мелентьева К. М. Влияние гиббереллина на рост, развитие и некоторые физиологические показатели подсолнечника, яллеманции и других масличных культур // Кр. отчет о науч.-исслед. работе (ВНИИМЭМК) за 1961-1962 гг. – Краснодар: Изво «Советская Кубань», 1964. – С. 104-107.

Алпатьев А. М. Влагодоборот культурных растений. – Л.: Гидрометеиздат, 1954.

Алпатьев А. М. Водопотребление культурных растений и климат // Режим орошения сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1965. – С. 55-68.

Альгрэн Дж., Клингмэн Г., Вольф Д. Борьба с сорными растениями. – М.: ИЛ, 1953. – 315 с.

Архангельский М. П., Сучкина В. Н. Ход накопления масла и других главнейших питательных веществ в семенах льна-долгунца и рогача // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1930-1931. – Т. 25. – Вып. 1. – С. 199-222.

Афонин М. И., Михайлова А. М. Влияние уровня азотного питания на образование органических веществ в растениях льна // Сб. науч. тр. Белорусского НИИ земледелия. – 1975. – Вып. 19. – С. 47-54.

Афонин М. И., Прыгун В. С. Влияние длины вегетационного периода на урожай льна-долгунца // Сб. науч. тр. Белорусского НИИ земледелия. – 1975. – Вып. 19. – С. 117-123.

Базырина Е., Чесноков В. Углеродный баланс как метод изучения воздушного питания растений // Тр. Ленинградск. общества естествоиспытателей, отд. Ботаники. – 1934. – Т. 63. – № 1. – С. 3-54.

Балюра В. И. Теоретические основы селекции на скороспелость яровых культур // Науч. тр. НИИСХ ЦРНЗ. – 1974. – Вып. 31. – С. 43-71.

Баранов Д. В. О световом питании льна-долгунца в посевах // Сб.: Говорят молодые ученые. – М.: Из-во «Моск. Рабочий», 1966. – Т. 1. – С. 63-70.

Барцева А. А. Структура фотосинтетического потенциала у льна-долгунца // Тр. ВНИИ льна. – 1973^а. – № 11. – С. 99-103.

Барцева А. А. Некоторые особенности фотосинтетической деятельности районированных и перспективных сортов льна-долгунца // Тр. ВНИИ льна. – 1973^б. – № 11. – С. 206-210.

Барцева А. А., Евдокимов А. М. Анатомическое строение стебля у сортов льна-долгунца с различной устойчивостью к полеганию // Доклады ВАСХНИЛ. – 1979. – № 2. – С. 21-23.

Бахтина Н. К. Изучение новых гербицидов и ретардантов на культуре льна-долгунца // Науч. тр. Ленинградского СХИ. – 1978. – Т. 349. – С. 73-75.

Бессонова Е. В. Наступление фаз развития основных сельскохозяйственных культур на территории СССР // Географический сб. Вопросы фенологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – Вып. 9. – С. 34-65.

Блэк К. А. Растение и почва. – М.: Колос, 1973. – 503 с.

Богуславский Э. Масличные культуры // Растениеводство. – М.: ИЛ, 1958. – С. 327-392.

Бородин И. В., Щербиник Н. П. Предшественники и эффективность химической прополки льна масличного // Вестник с.-х. науки. – 1967. – № 5. – С. 18-21.

Бородич Д. Н. Потребность основных почвенных типов Союза в удобрениях // Географические опыты с минеральными удобрениями. – Л.: Госхимтехиздат, 1933. – С. 12-257.

Буряков Ю. П., Ивановский В. К., Осипов П. Ф. Масличный лен. – М.: Россельхозиздат, 1971. – 110 с.

Валынец А. П., Ціхан Ж. К. Дынаміка аўксінау пры прарастанні насення // Весці АН БССР, Сер. біял. н. – 1984. – № 6. – С. 27-29.

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. Анатомия и морфология растений. – М.: Просвещение, 1978. – 478 с.

Векк Р. Лен-долгунец // Растениеводство. – М.: ИЛ, 1958. – С. 393-407.

Верещагин А. Г. Биохимия триглицеридов. – М.: Наука, 1972. – С. 308.

Верещагин А. Г. Исследование нейтральных и полярных липидов растений // Сб.: Новые направления в физиологии растений. – М.: Наука, 1985. – С. 163-174.

Викторова А. В., Лепешкина Н. Тур и семенная продуктивность льна-долгунца // Науч. тр. Ленинградского СХИ. – 1980. – Т. 394. – С. 95-99.

Гарюгин Г. А. Режим орошения сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1979. – 269 с.

Гвоздева З. В. Продолжительность жизни семян масличных и технических культур при разных условиях хранения // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. ВНИИ растениеводства – 1970. – Т. 42. – № 1. – С. 204-216.

Гладкий П. П. О водном режиме сортов льна масличного // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^а. – С. 127-146.

Гладкий П. П. Об определении способности набухающих семян льна масличного поглощать и удерживать воду // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^б. – С. 160-164.

Голдовский А. М. Теоретические основы производства растительных масел. – М.: Пищепромиздат, 1958. – 446 с.

Городний Н. Г., Вывалько И. Г. Влияние гиббереллина на рост и продуктивность льна-долгунца // Физиология растений. – 1964. – Т. 11. – Вып. 6. – С. 1078-1080.

Грибкова Н. Г. Повышение урожайности путем эффективного использования осадков. – Л.: Гидрометеоздат, 1969. – 95 с.

Гро А. Практическое руководство по применению удобрений. – М.: Колос, 1966. – С. 249.

Гродзинский А. М. Использование аллелопатических свойств культурных растений // Физиология и биохимия сорта. – Иркутск, Сиб. ин-т физиол. и биохим. раст. СО АН СССР. – 1969. – С. 158-162.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Фазы роста льна // Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова Думка, 1964. – С. 330.

Громыко О. И., Карпова Э. С. Влияние минеральных удобрений на урожай льносолумы // Географические закономерности действия удобрений. – М.: Колос, 1975. – С. 288-299.

Гудинова Е. Н. Влияние минеральных удобрений на урожай льна в лесостепи Омской области // Науч. тр. Омского СХИ. – 1973. – Т. 112. – С. 106-108.

Гулякин И. В. Система применения удобрений, 2-е изд. – М.: Колос, 1977. – 240 с.

Гупало П. И., Скрипчинский В. В. Физиология индивидуального развития растений. – М.: Колос, 1971.

Давидян Г. Г. Рост корневой системы льна в зависимости от продолжительности дня // Тр. по пр. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 112-121.

Демолон А. Рост и развитие культурных растений. – М.: Сельхозгиз, 1961. – 400 с.

Джеймс В. Дыхание растений. – М.: ИЛ, 1956.

Дзикович К. А. Диагностика борного питания подсолнечника и сахарной свеклы // Сб.: Диагностика потребности растений в удобрениях. – М.: Колос, 1970. – С. 307-314.

Дмитренко П. А., Томашеская Е. Г., Штурмова В. С. Особенности питания фосфором злаковых и бобовых культур в начале их роста // Физиология растений. – 1963. – Т. 10. – Вып. 2. – С. 142-147.

Долгов Б. С., Семенова З. М., Королева Ф. С., Абрамов Н. Г., Дударев Е. И., Петрова Л. И. Методические указания по проведению полевых опытов со льном-долгунцом. – М.: Колос, 1969. – 40 с.

Досталь Р. Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений // Физиология растений. – 1956. – Т. 3. – Вып. 4. – С. 355-367.

Дояренко А. Г. Использование солнечной энергии полевыми культурами. Избр. соч. – М.: Сельхозиздат, 1963.

Дэвис Д., Джованелли Дж., Рис Т. Биохимия растений. – М.: Мир, 1966. – 512 с.

Ермаков А. И. Влияние сроков посева на количество и качество масла семян масличных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1933. – Сер. 3. – Вып. 1. – С. 31-72.

Ермаков А. И. Биохимия льна // Биохимия культурных растений. – М.-Л., 1938. – Т. 3. – С. 67-132.

Ермаков А. И. Значение яровизации и продолжительности дня в изменчивости химических показателей масличных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 124-137.

Ермаков А. И. Зависимость химического состава семян льна от условий выращивания в различных почвенно-климатических зонах // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 36-60.

Ермаков А. И. Образование и количественное изменение цианогенных гликозидов при прорастании и созревании льна // Физиология растений. – 1960. – Т. 7. – Вып. 4. – С. 447-452.

Ермаков А. И. Изменчивость содержания белковых и фосфорных соединений в семенах // С.-х. биология. – 1968. – Т. 3. – № 1. – С. 72-83.

Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Ярош Н. П., Луковникова Г. А. Методы биохимического исследования растений, 2-е изд. – Л.: Колос, 1972. – 456 с.

Ермаков А. И., Иконникова М. И., Луковникова Г. А., Ярош Н. П. Итоги и перспективы биохимических исследований культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – Л., 1969. – Т. 41. – Вып. 1. – С. 326-363.

Ермаков А. И., Мегорская О. М. Характеристика высокомасличных гибридных форм льна по содержанию жирных кислот в

масле семян // Бюл. ВНИИ растениеводства. – 1976. – Вып. 59. – С. 24-30.

Жданова Л. П. Влияние температуры на синтез жира в семенах масличных растений // Физиология растений. – 1969. – Т. 16. – Вып. 3. – С. 488-497.

Жигарев В. М. Влияние хлорхолинхлорида (ТУР) на продуктивность и устойчивость льна-долгунца против полегания // Науч. тр. Сев. Зап. НИИСХ. – 1971. – Вып. 20. – С. 127-131.

Загоскина Н. В., Давыдова И. М., Бутенко Р. Г. Липиды и жирные кислоты зародыша льна и культуры его тканей // Сб.: Влияние физико-химических факторов среды на растения. – Пермь, 1978. – С. 70-81.

Заленский В. Матерьялы къ количественной анатомии различныхъ листьевъ однихъ и техъ же растений. – Киев: тип. Кульженко, 1904.

Иванов Н. Н. Изменчивость в химическом составе семян масличных растений в зависимости от географических факторов // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – Л., 1926. – Т. 16. – Вып. 3. – С. 3-59.

Иванов Н. Н., Арасимович В. В. Орошение и качество урожая масличных // Социалистическое растениеводство. – (Л., ВИР), 1934. – № 11. – С. 81-94.

Иванов Н. Н., Лаврова М. Н., Гапочко М. П. О химическом составе семян масличных растений географического посева // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1930-1931. – Т. 25. – Вып. 1. – С. 3-102.

Ильина А. И. Влияние внешних условий на прохождение световой стадии масличного льна и формирование генеративных органов // Кратк. отч. (ВНИИМК) о НИР за 1950 год. – Краснодар, 1951. – С. 163-168.

Ильина А. И. Некоторые биологические особенности ранних фаз роста масличных культур // Кратк. отч. (ВНИИМК) о НИР за 1951 год. – Краснодар, 1952^а. – С. 205-209.

Ильина А. И. Формирование зародыша в семени подсолнечника и масличного льна // Кратк. отч. (ВНИИМК) о НИР за 195 год. – Краснодар, 1952^б. – С. 214-217.

Ильина А. И. Особенности процесса формирования семени подсолнечника и масличного льна // Кратк. отч. о науч.-иссл. работе ВНИИМК за 1952 год. – Краснодар, 1953. – С. 128-136.

Ильина А. И. Влияние интенсивности света и продолжительности дня на рост, развитие и плодообразование льна // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^а. – С. 103-126.

Ильина А. И. Особенности процесса формирования семени масличного льна // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^б. – С. 147-159.

Ильина А. И. Соломка масличного льна – дополнительный источник растительного волокна // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^в. – С. 179-190.

Кантор Т. С. Об активности хлоропластов зародыша льна // Бюл. Главного бот. сада. – 1955. – Т. 23. – С. 61-67.

Кантор Т. Особенности эмбриогенеза прядильного льна и влияние на него внешних условий // Проблемы современной эмбриологии. – М.: МГУ, 1964. – С. 131-136.

Карпунин Ф. М. Сроки уборки // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 240-244.

Карташева З. П. Строение зародыша и проростков культурной и дикой гречихи // Вестник Ленингр. ун-та. – 1968. – № 15. – С. 66-76.

Каталымов М. В. Микроэлементы и микроудобрения. – М.-Л.: Химия, 1965.

Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. – М.: Наука, 1974. – 253 с.

Киселева В. В. Поступление фосфорной кислоты гранулированных удобрений в масличные растения // Кратк. отч. (ВНИИМК) о НИР за 1950 год. – Краснодар, 1951. – С. 53-55.

Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. – М.: Мир, 1978. – 368 с.

Коломникова Г. Д. Пищевой режим почвы и поступление питательных веществ в растения льна масличного при выращивании его по разным предшественникам в условиях Омской области // Агрехимия. – 1976. – № 11. – С. 71-78.

Колосков П. И. Климат льна и климатически возможные районы его возделывания в Дальневосточном крае. – М.-Хабаровск: ОГИЗ-Дальгиз, 1933.

Колосков П. И. Климатический фактор сельского хозяйства и агроклиматическое районирование. – Л.: Гидрометеиздат, 1971. – 328 с.

Кондратьева-Мельвилль Е. А. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. – 116 с.

Коссович П. О растворяющей роли корневых выделений и об участии в этом процессе выделяемой ими углекислоты // Сборник посвященный К. А.Тимирязеву его учениками. – М., 1916. – С. 150-166.

Котова С. А. Влажность и всхожесть семян льна // Сб. науч. тр. ВНИИ льна. – 1986. – № 23. – С. 81-85.

Кошелева Л. Л. О влиянии условий фосфорного питания на поглощение и усвоение фосфорной кислоты молодыми растениями льна // Сб.: Физиол. и биохим. исслед. раст. – Минск: Наука и техника, 1970. – С. 106-112.

Кошелева Л. Л. Физиологическое обоснование оптимальных соотношений между основными элементами минерального питания для продуктивности растений льна-долгунца // Тр. ВНИИ льна. – 1973. – Вып. 11. – С. 239-250.

Кошелева Л. Л., Бахнова К. В., Семенова Т. А., Милькевич Ж. А. Влияние азотного питания на реутилизацию белковых веществ стебля льна-долгунца в репродуктивной фазе развития // Физиология и биохимия культурных растений. – 1983^а. – Т. 15. – № 3. – С. 233-239.

Кошелева Л. Л., Бахнова К. В., Милькевич Ж. А., Семенова Т. А. Распределение углеводов при различных дозах азота в растениях льна-долгунца в репродуктивный период развития // Физиология и биохимия культурных растений. – 1983^б. – Т. 15. – № 5. – С. 427-432.

Красовская И. В. Корневая система различных сортов льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1929. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 43-105.

Красовская И. В. Корневая система сельскохозяйственных растений при орошении // Проблемы Ботаники. – 1955. – Вып. 2. – С. 283-316.

Краткий справочник по борьбе с сроньяками химическими средствами. – М.: Сельхозгиз, 1959. – 176 с.

Кретович В. Л. Физиолого-биохимические основы хранения зерна. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945. – С. 73.

Кузнецова Н. В. Изменчивость содержания жирных кислот в масле сортов льна-долгунца различного происхождения // Бюл. ВНИИ растениеводства. – 1976. – Вып. 59. – С. 30-36.

Кузнецова Н. В., Рыкова Р. П. О содержании масла в семенах сортов льна-долгунца // Бюл. ВНИИ растениеводства. – 1975. – Вып. 47. – С. 40-42.

Купцов А. И. Важнейшие итоги и перспективы в области сортоизучения масличных полевых культур // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1932. – Сер. 9. – № 1. – С. 3-49.

Купцов А. И. Основы полевой культуры масличных растений. – М.-Л.: ОГИЗ, 1933. – 220 с.

Ленинджер А. Биохимия. Молекулярные основы структуры и функции клетки. – М.: Мир, 1974. – 957 с.

Леопольд А. Рост и развитие растений. – М.: Мир, 1968. – 494 с.

Лялюшкин В. И. Отбор в селекции льна масличного на засухоустойчивость // Тр. Киргизского НИИ земледелия. – 1962. – Вып. 4. – С. 95-104.

Магницкий К. П. Магниевые удобрения. – М.: Сельхозгиз, 1952.

Магницкий К. П. Диагностика минерального питания растений по их химическому составу // Агрохимия. – 1965. – № 9. – С. 132-147.

Магницкий К. Диагностика потребности растений в удобрениях. – М.: Изд-во «Московский рабочий», 1972. – С. 90-93.

Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. – М.: Мир, 1985. – 463 с.

Малер Г., Кордес Ю. Основы биологической химии. – М.: Мир, 1970. – 567 с.

Мальшева А. Г. Изменение биохимических свойств и всхожести семян масличных культур в процессе их хранения // Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. – М.: Наука, 1964. – С. 259-266.

Мальшева А. Г. Изменение биохимических свойств семян масличных культур в процессе их хранения // Сб.: Биохимия и физиология масличных растений. – Майкоп, 1967. – Вып. 2. – С. 345-354.

Мальшева А. Г., Сорочинская М. А. Биохимические особенности семян сортов льна масличного // Науч.-техн. бюл. ВНИИМК. – 1981. – № 78. – С. 31-33.

Маштаков С. М., Волинец А. П., Гуз А. Ф. Повышение эффективности гербицидов при использовании их в посевах устойчивых сортов льна-долгунца // Физиология растений. – 1967. – Т. 14. – Вып. 1. – С. 158-171.

Милькевич Ж. А., Бахнова К. В., Семенова Т. А. Влияние азотного питания на распределение ассимилятов между органами и тканями растений льна-долгунца // Биологические аспекты изучения и рационального использования животного и растительного мира. – Рига, 1981. – С. 274-275.

Минкевич И. А. Культура льна-кудряша и лямлеманции. – Краснодар, 1949. – 107 с.

Минкевич И. А. Лен масличный. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 179 с.

Минкевич И. А., Борковский В. Е. Масличные культуры. 3-е изд. – М.: Сельхозгиз, 1955. С. 77.

Миронова Е. Д., Афонин М. И. Особенности биохимического состава древесины стебля льна-долгунца в связи с диагностикой устойчивости к полеганию // С.-х. биология. – 1983. – № 12. – С. 40-44.

Модестов А. П. Корневая система травянистых растений. – М., 1915. – Вып. 1. – Сообщ. 3. – С. 101-120.

Модестов А. П. Правда о корнях. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1932.

Молоканова Л. И., Молоканов Л. Н. Характер зависимости чистой продуктивности фотосинтеза от площади листьев в посевах льна-долгунца // Тр. ВНИИ льна. – 1973. – № 11. – С. 93-99.

Молочаева Е. А. Нормы высева и способы посева льна масличного при возделывании его на семена и волокно // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. к. с.-х. н. – Краснодар, 1955. – 14 с.

Мосолов И. В. Физиологические основы применения удобрений. 2-е изд. – М.: Колос, 1979. – 255 с.

Новожилова М. В. Известкование кислых почв // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 141-147.

Овчаров К. Е. Физиологические основы всхожести семян. – М.: Наука, 1969. – 280 с.

Пандей Р. М. Влияние недостатка фосфора и калия на обмен нуклеиновых кислот в различных органах льна // *Узбекский биологический журнал.* – 1966. – № 1. – С. 35-38.

Панников В. Д., Минеев В. Г. Почва, климат, удобрение и урожай. – М.: Колос, 1977. – 416 с.

Панченко А. Я. Эффективность гранулированного суперфосфата при внесении его с семенами льна, лямлеманции и кунжута // *Сб.: Масличные культуры, 1945 год.* – Краснодар, 1946. – Вып. 2. – С. 22-29.

Петрова Л. И. Удобрение // *Лен-долгунец.* – М.: Колос, 1976. – С. 124-141.

Порохневич Н. В. Влияние взаимодействия цинка и меди в питании растений на морфогенез и фотосинтетический аппарат льна // *Физиология растений.* – 1970. – Т. 17. – Вып. 1. – С. 96-102.

Порохневич Н. В. Изменение формы листьев льна при остром дефиците цинка // *Проблемы онкологии и тератологии растений.* – Л.: Наука, 1975. – С. 215-217.

Порохневич Н. В. О взаимодействии цинка и меди в клетках листьев льна // *Физиология и биохимия культурных растений.* – 1976. – Т. 8. – № 6. – С. 619-625.

Порохневич Н. В., Калишевич С. В. Влияние соотношений различных концентраций цинка и меди на накопление хлорофилла в листьях льна // *Доклады АН БССР.* – 1967. – Т. 11. – № 7. – С. 634-637.

Порохневич Н. В., Калишевич С. В., Антипова А. И, Толлар Г. В. Действие цинка и меди при отдельном и совместном внесении на формирование фотосинтетического аппарата и урожайность льна в условиях полевого опыта // *Вестник Белорусского гос. ун-та им. В. И. Ленина.* – 1969. – Сер. II. – № 3. – С. 55-59.

Прево П., Олландье М. Закон минимума и сбалансированное минеральное питание // *Анализ растений и проблемы удобрения.* – М.: Колос, 1964. – С. 247-270.

Прокофьев А. А., Новицкая Г. В. Активность липазы и накопление жира в семенах льна и мака // *Докл. АН СССР.* – 1957. – Т. 116. – № 2. – С. 273-276.

Пьянков А. И. Лен масличный // *Физико-механические свойства сельскохозяйственных растений.* – М.: Сельхозгиз, 1956. – С. 169-186.

Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. – М.: Изд-во Иностран. лит., 1955. – 624 с.

Ратнер Е. И. Питание растений и применение удобрений. – М.: Наука, 1965. – 2-е изд.

Ричардс Л. А., Вадлей Ч. Почвенная влага и развитие растений // Физические условия почвы и растение. – М.: Изд-во Иностран. лит., 1955. – С. 91-286.

Рогаш А. Р. Ботаническая, хозяйственная характеристика и биологические особенности льна-долгунца // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С 21-39.

Ротмистров В. Районы распространения корней однолетних культурных растений // Журнал опытно. агрономии. – 1907. – № 8. – С. 667-705.

Ротмистров В. Корневая система сельскохозяйственных растений и урожай // Советская агрономия. – 1939. – № 8. – С. 61-74.

Руденко А. И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. – М.: Изд-во МОИП, 1950. – 151 с.

Рушковский С. В. Отбор низколузжистых форм льна как одно из направлений селекции // Масличные культуры, 1945 год. – Краснодар, 1946. – Вып. 2. – С. 43-50.

Рыжеева О. И. Лен масличный // Руководство по селекции и семеноводству масличных культур. – М.: Колос, 1967. – С. 121-172.

Рыжеева О. И., Бойцова В. П. Оценка коллекции льна масличного на засухоустойчивость в условиях Целинного края // Сб. работ по масл. и эфиромасл. культурам. – Краснодар, 1966. – Вып. 1. – С. 19-23.

Рыжеева О. И., Буданова Е. П. Селекция льна масличного // Кратк. отчет (ВНИИМЭМК) о НИР за 1955 год. – Краснодар, 1956. – С. 37-40.

Рюбензам Э., Рауз К. Земледелие. – М.: Колос, 1969. – 520 с.
Сабинин Д. А., Баславская С. С., Прозоровская А. А. О методах оценки значения подпахотных горизонтов почвенного профиля в питании растений // Исследования в области минерального питания растений. – Л.: ОНТИ-Химтеорет, 1936. – С. 57-63.

Савченко М. П. Полнота всходов у некоторых полевых культур при различном увлажнении почвы // Тр. Омского СХИ. – 1977. – Т. 164. – С. 10-12.

Сакс А. Влияние степени увлажнения почвы на масличность и развитие некоторых масличных растений // Социалистическое

растениеводство. – Л.: Изд.-во ВАСХНИЛ, Ленингр. филиал, 1935 (1934). – Сер. А. – № 14. – С. 123-131.

Самохвалов Г. К. Минеральное питание как фактор индивидуального развития растений. – Харьков: Изд.-во Харьковского ун-та, 1955. – 187 с.

Сафонов М. Д. К селекции льна на масличность // Зап. Воронежского СХИ. – 1949. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 205-215.

Сафонов М. Д. Селекция и семеноводство льна масличного // Науч. отчет Воронежской оп. ст. масличных культур. – Воронеж, 1952. – С. 116-145.

Свешникова И. Н., Асикритова М. А. Локализация и накопление запасных веществ в плодах и семенах масличных растений // Биохимия и физиология масличных растений. – Майкоп, 1967. – С. 140-157.

Свешникова И. Н., Хохлова В. А. Цитологическое изучение действия 6-бензиламинопурина и кинетина на изолированные семядоли льна // Физиология растений. – 1969. – Т. 16. – Вып. 4. – С. 687-691.

Семихненко П. Г., Буряков Ю. П. Некоторые приемы возделывания льна масличного в Кустанайской области Целинного края // Масличные и эфиромасличные культуры (Тр. за 1912-1962 гг.). – М.: Колос, 1964. – С. 435-439.

Сизов И. А. Особенности прохождения стадийных изменений различными сортами и формами льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952^а. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 69-123.

Сизов И. А. Биологические особенности сортов и форм льна и использование их в селекции // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952^б. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 5-51.

Сизов И. А. Роль факторов внешней среды в развитии признаков и свойств льна // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д. с.-х. н. – Л.: ВИР. – 1952^в. – 37 с.

Сизов И. А. Воздействие метеорологических факторов и географических условий на рост и развитие льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 3-25.

Сизов И. А. Закономерности развития и роста льна под влиянием внешних факторов // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1963. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 5-20.

Сизов И. А. Итоги исследований по лубяным культурам // Вестник с.-х. науки. – 1968. – № 1. – С. 18-24.

Сизов И. А., Гращенко М. Г. Использование льна-межеумка на волокно // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 135-142.

Сизова М. А. Динамика образования лубоволокнистых пучков в стебле различных сортов льна в зависимости от условий выращивания // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 52-61.

Сизова М. А. Исследование процесса оплодотворения у растений льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958^а. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 61-81.

Сизова М. А. Процесс оплодотворения у льна – *L. usitatissimum* // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – Л., 1958^б. – Т. 33. – Вып. 1. – С. 155-172.

Синская Е. Н. Направления и исходный материал в селекции масличных растений // Тр. Всес. науч.-методич. совещания по масличным культурам. – Краснодар, 1946. – С. 89-111.

Синская Е. Н. Вопросы биологии развития и физиологии масличных культур как теоретическая база селекции и агротехники // Тр. Всесоюзн. науч.-произв. совещ. по масличным культурам, 25-29/VI-1951 г. – Краснодар, 1952^а. – С. 248-256.

Синская Е. Н. Особенности стадийного развития у сильно кустистых позднеспелых льнов // Кр. отч. о НИР (ВНИИМК) за 1951 год. – Краснодар, 1952^б. – С. 200-204.

Синская Е. Н. Вопросы развития и роста льна в связи с органообразованием и накоплением урожая // Сб. работ по биол. развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^а. – С. 5-44.

Синская Е. Н. Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция // Сб. работ по биол. развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^б. – С. 45-102.

Синская Е. Н. Фенология прежде и теперь // Географический сборник. Вопросы фенологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – Вып. 9. – С. 130-143.

Синская Е. Н. Исследования по биологии развития и физиологии масличных и эфиромасличных культур // Масличные и эфиромасличные культуры (Тр. за 1912-1962 гг.). – М.: Сельхозгиз, 1963. – С. 225-247.

Сказкин Ф. Д. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению (21 Тимирязевское чтение). – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 51 с.

Смирнов А. М. Рост и метаболизм изолированных корней в стерильной культуре. – М.: Наука, 1970. – 455 с.

Смирнова В. А. Размещение в СССР подсолнечника и масличного льна в соответствии с природно-климатическими и экономическими условиями их производства // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. географических наук. – М.: МГУ, 1965. – 24 с.

Соколов А. В., Ахромейко А. И., Панфилов В. Н. Вегетационный метод. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 292 с.

Сорокина О. Поступление марганца в растения льна-долгунца // Пути повышения плодородия почв Нечерноземной зоны РСФСР. – Л., 1982. – С. 57-59.

Станков Н. З. Корневая система полевых культур. – М.: Колос, 1964. – С. 24.

Степанов В. Н. Биологическая классификация сельскохозяйственных растений полевой культуры // Изв. ТСХА. – 1957. – Вып. 2. – С. 5-29.

Строна И. Г. Общее семеноведение полевых культур. – М.: Колос, 1966. – 464 с.

Тихомирова В. Я. Об азотном питании льна // Тр. ВНИИ льна. – 1971. – Вып. 9. – С. 170-178.

Тихомирова В. Я. Физиологическое обоснование отзывчивости сортов льна-долгунца на удобрения // Вестник с.-х. науки. – 1986. – № 9. – С. 83-88.

Тихомирова В. Я., Александрова Т. А. Оценка устойчивости сортов льна-долгунца к полеганию // Вестник с.-х. науки. – 1986. – № 1. – С. 92-94.

Токарев П. В. Динамика водопоглощения семенами масличных культур при прорастании // Бюл. науч.-техн. информ. по масличным культурам. – 1974. – Вып. 2. – С. 3-6.

Томпсон Л., Трору Ф. Почвы и их плодородие. – М.: Колос, 1982. – 462 с.

Трисвятский Л. А. Хранение зерна. 5-е изд. – М.: Агропромиздат. – 1985. – 351 с.

Трифонов Н. П. Последствие пониженных температур на рост растений льна-долгунца // Записки Ленинградского СХИ. – 1969. – Т. 139. – № 3. – С. 129-133.

Тулайков Н. Лабораторное изучение масличных растений // Журн. опытной агрономии Юго-Востока. – Саратов, 1929. – Т. 7. – № 1. – С. 3-16.

Туманов И. И., Гареев Э. З. Влияние органов плодоношения на материнское растение // Тр. ИФР им. К. А. Тимирязева. – 1951. – Т. 7. – Вып. 2. – С. 22-108.

Украинский В. Т. Подсолнечник в ЦЧО. – Воронеж: Коммуна, 1933.

Умен Д. П., Чалый И. И., Щербакова Л. М. Влияние зрелости семян на урожай отдельных масличных и эфиромасличных культур // Агробиология. – 1965. – № 5. – С. 664-670.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. – М.: Мир, 1984. – 512 с.

Федоровский Д. В. Зависимость коэффициента завядания от вида растений и осмотического давления почвенного раствора // Почвоведение. – 1948. – № 10. – С. 612-621.

Феофанова Н. Д. Процессы фотосинтеза и дыхания у растений льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1963^а. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 173-179.

Феофанова Н. Д. К вопросу изучения засухоустойчивости льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1963. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 180-187.

Фоменко Л. Д. Влияние температуры почвы и силы роста семян на густоту всходов и формирование урожая льна-долгунца // Тр. ВНИИ льна. – 1973. – Вып. 11. – С. 211-227.

Форд Д. Зависимость между массой семян льна и их количеством в коробочках // Лен и конопля. – 1969. – № 9. – С. 30-31.

Церлинг В. В. Итоги и дальнейшие задачи исследований по растительной диагностике // Сб.: Диагностика потребности растений в удобрениях. – М.: Колос, 1970. – С. 11-20.

Церлинг В. В. Диагностика питания сельскохозяйственных культур // Справочник. – М.: Агропромиздат, 1990. – 235 с.

Церлинг В. В., Зинкевич А. С. Биологические различия растений и диагностические показатели их питания // Сб.: Диагностика потребности растений в удобрениях. – М.: Колос, 1970. – С. 251-256.

Церлинг В. В., Зинкевич А. С., Тихомирова В. Я. Химическая диагностика питания льна-долгунца // Вестник с.-х. науки. – 1975. – № 5. – С. 115-124.

Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений // XXV Тимирязевское чтение. – М.: Наука, 1964.

Чайлахян М. Х., Ложникова В. Н. Реакция прерывания темноты светом и гиббереллины растений // Физиология растений. – 1966. – Т. 13. – Вып. 5. – С. 833-841.

Чесноков В. Базырина Е. Участие корней высших растений в питании почвенных микроорганизмов // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей, отд. бот. – 1934. – Т. 63. – № 1. – С. 55-68.

Чикризова О. Ф., Поляков А. В., Кудрявцев Н. А. Оценка устойчивости к хлорсульфурону на селективных фонах, получение геноисточников по этому признаку // Агрехимия. – 1997. – № 1. – С. 66-69.

Чирков Ф. В. Агрехимия калия и фосфора. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 464 с.

Шаров И. Я. Влияние факторов внешней среды на проходные стадии яровизации и световой различными сортами и формами льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 82-97.

Швелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования. – Минск: Ураджай, 1977. – 424 с.

Шемпель В. И., Безлюдный Н. Н., Снопов Н. Г. Поглощение и распределение элементов минерального питания в растениях льна в связи с ростом и условиями фосфорного питания // Сб. науч. тр. Белорусского НИИ земледелия. – 1970. – Т. 14. – С. 21-28.

Шибраев Н. С., Тюрин А. С. Влияние минеральных удобрений на урожай семян льна масличного // Изв. Куйбышевского СХИ. – 1969. – Т. 23. – С. 334-340.

Шибраев Н. С., Тюрин А. С. Влияние минеральных удобрений на продуктивность льна масличного // Изв. Куйбышевского СХИ. – 1970. – Т. 26. – № 1. – С. 141-145.

Шиголев А. А. Исследование темпов развития растений // Географический сборник. Вопросы фенологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – Вып. 9. – С. 160-172.

Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Смирнов Ю. С. Активность полифенолоксидазы и чувствительность к недостатку бора у однодольных и двудольных растений // Физиология растений. – 1981. – Т. 28. – Вып. 2. – С. 391-397.

Школьник М. Я., Маевская А. Н. Различия в чувствительности к борному дефициту разных таксонов и их причины // Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62. – № 10. – С. 1528-1540.

Штумпф П. Обмен липидов // Биохимия растений. – М.: Мир, 1968. – С. 178-193.

Шульгин А. М. Агрометеорология и агроклиматология. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 200 с.

Щепетильникова А., Пейве Я. Изменение масличности и свойств семян льна в связи с послеуборочным дозреванием // Маслостройно-жировое дело. – 1930. – № 11-12. – С. 64-65.

Щербаков А. П. К вопросу о влиянии различных соотношений кальция и магния на развитие растений // Исследования в области минерального питания растений. – Л.: ОНТИ-Химтеорет, 1936. – С. 64-78.

Эсау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.

Юршис И. А., Афонин М. И. Эффективность локального внесения нитрофоски с семенами льна // Селекция, семеноводство и технологии возделывания лубяных культур. – М., 1985. – С. 109-112.

Якушкин И. В. Растениеводство. Растения полевой культуры. 2-е изд. – М.: Сельхозгиз, 1953. – 716 с.

Янушковская К. А. Селекционные сорта льна и удобрения // Сорт и удобрение (Тр. ВИУА. Вып. 1). – М.-Л., 1936. – С. 122-139.

Ярош Н. П. Динамика накопления химических веществ в стеблях льна и конопли // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1963. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 152-160.

Ярош Н. П., Артемьева А. Е., Марченков А. Н. Продуктивность районированных сортов льна-долгунца // Вестник с.-х. науки. – 1984. – № 11. – С. 62-68.

Ярош Н. П., Мегорская О. М., Иванова О. Н. Динамика жирных кислот свободных и связанных липидов в созревающих семенах льна масличного и долгунца // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции ВИР. – 1980. – Т. 66. – Вып. 3. – С. 28-36.

Albrechtsen R. S., Dybing C. D. Influence of seeding rate upon seed and oil yield and their components in flax // Crop Sci. – 1973. – Vol. 13. – № 2. – P. 277-280.

Al-Ani A., Leblanc J.-M., Raymond P., Pradet A. Effect de la pression d'oxygene sur la vitesse de germination des semences a reserves lipidiques et amylocees: role du metabolisme fermentaire // Comptes Rendus des Seances des l'Academie des Sciences. – 1982. – Ser. 3. – Vol. 295. – № 3. – P. 271-274.

Andersen R. N., Behrens R. A search for atrazine resistance in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Weeds. – 1967. – Vol. 15. – № 1. – P. 85-87.

Andersen S., Andersen K. Longevity of seeds of cereals and flax // Acta Agriculturae Scandinavica. – 1972. – Vol. 22. – № 1. – P. 3-10.

Anderson W. Diagnosis and correction of iron deficiency in field crops: An overview // J. Plant Nutrition. – 1982. – Vol. 5. – № 4-7. – P. 785-795.

Anonym. Lin: avoir la fibre // Jeunes agricole. – 1985. – Vol. 389. – P. 58-60.

Anonym. Dyrkning af olihor // Tidsskrift for Froavl. – 1986. – Vol. 75. – № 893. – P. 115-117.

Bailey L. D., Grant C. A. Fertilizer phosphorus placement studies on calcareous and non-calcareous chernozemic soils: growth, P-uptake and yield of flax // Communic. in Soil Sci. Plant Analysis. – 1989. – Vol. 20. – № 5/6. – P. 635-654.

Baker R. J., McKenzie R. I. H. A genetic study of flowering time in flax // Crop Sci. – 1972. – Vol. 12. – № 1. – P. 84-86.

Barakat M. A., El-Ghamry W. M., Ghowail S. I. The effect of water table on field crops. II. On flax, alfalfa and maize // Agricultural Res. Rev. – 1971. – Vol. 49. – № 2. – P. 213-218.

Barber S. A. A diffusion and mass flow concept of soil nutrient availability // Soil Sci. – 1962. – Vol. 93. – № 1. – P. 39-40.

Barber S. A. Water essential to nutrient uptake // Plant Food Review. – 1964. – Vol. 10. – № 2. – P. 5-7.

Basu N. C., Bose S. Preliminary studies on some botanical, anatomical, and agronomical aspects of flax (*Linum usitatissimum* L.) // Science and Culture. – 1975. – Vol. 41. – № 7. – P. 323-325.

Bazzaz F. A., Harper J. L. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum* // New Phytologist. – 1977. – Vol. 78. – № 1. – P. 193-208.

Bieleski R. L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability // Annual review of plant physiology. – Palo Alto (Cflif.). – 1973. – Vol. 24. – P. 225-252.

Beck W. A. Pigments formed in etiolated sunflower seedlings // Protoplasma. – 1937. – Vol. 28. – № 2. – P. 273-282.

Beringer H., Saxena N. P. The influence of temperature on the tocopherol content of seed oils // Zeitschrift fur Pflanzenernahrung und Bodenkunde. – 1968. – Vol. 120. – № 2. – P. 71-78.

Bondarev I., Sin Gh., Nicolae H., Mihaila V., Sarpe N., Popescu A., Ciurdarescu Gh., Tanase V. Elemente noi in tehnologia de cultura a inului // Prod. veg. cereale si plante tehn. – 1981. – Vol. 33. – № 2. – P. 19-25.

Bonner J., Bonner H. The B vitamins as a plant hormones // Vitamins and Hormones. - N. Y., Acad. Press Inc. – 1948. – Vol. 6. – P. 225-275.

Boyer Y. Premieres etudes sur les mecanismes de l'acceleration de croissance induite par une secheresse temporaire // Comptes Rendus des Seances de l'Academie des Sciences. – 1975. – Ser. D. – Vol. 280. – № 3. – P. 283-286.

Broniewski S., Duczmal K., Korohoda J., Kowalski S., Litynski M. Biologia nasion i nasiennictwo. – Warszawa, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe. – 1970. – 463 p.

Browse J., Warwick N., Somerville Ch. R., Slack C. R. Fluxes through the prokaryotic and eukaryotic pathways of lipid synthesis in the "16:3" plant *Arabidopsis thaliana* // Biochemical J. – 1986. – Vol. 235. – № 1. – P. 25-31.

Canvin D. T. The effect of temperature on the oil content and fatty acid composition of the oils from several oil seed crops // Canadian J. Bot. – 1965. – Vol. 43. – № 1. – P. 63-69.

Ciamporova M. Electron microcopy of reserve lipids in stem root primordia of poplar // Acta Universitatis Agriculturae. – 1985. – Vol. A 33. – № 3. – P. 595-598.

Chakravarti S. C., Kurup V. R. G. Vernalisation of epidermal cells in linseed // Current Sci. (India). – 1974. – Vol. 43. – № 14. – P. 463.

Chandra S. Comparison of Mahalanobiss method and metroglyph technique in the study of genetic divergence in *Linum usitatissimum* L. germ plasm collection // Euphytica. – 1977^a. – Vol. 26. – № 1. – P. 141-148.

Chandra S. Use of index selection method in improvement of yield of linseed (*Linum usitatissimum* L.) // Genetica Agraria. – 1977^b. – Vol. 31. – № 1-2. – P. 87-98.

Chandra S. Studies on interrelationships between seed yield and its components in some exotic strains of linseed (*Linum usitatissimum* L.) // Acta Agron. Acad. Scientiarum Hungaricae. – 1978. – Vol. 27. – № 1-2 – P. 74-80.

Chawla B. K., Singh P. Association among agronomical and quality traits in linseed (*Linum usitatissimum* L.) // Madras Agric. J. – 1983. – Vol. 70. – № 4. – P. 228-232.

Cherif A., Mazliak P. Formation des acides gras insaturés dans la graine de lin (*Linum usitatissimum* L.) / Oleagineux. – 1979. – Vol. 34. – № 6. – P. 301-307.

Crooks D. M. Histological and regenerative studies on the flax seedling // Botanical Gazette. – 1933. – Vol. 95. – № 2. – P. 209-239.

Cullis C. A. DNA differences between flax genotypes // Nature. – 1973. – Vol. 243. – № 5409. – P. 515-516.

Davidson J., Yermanos D. M. Flowering pattern of flax (*Linum usitatissimum* L.) // Crop Sci. – 1965. – Vol. 5. – № 1. – P. 23-28.

Deshmukh P. S., Tomar D. P. S., Sinha S. K. Contribution of sepals to seed weight per boll in linseed *Linum usitatissimum* L. // Photosynthetica. – 1976. – Vol. 10. – № 2. – P. 136-139.

Desveaux R., Kogane-Charles M. Germination of oleaginous seeds // Annales de INRA, ser. A. Annales Agronomiques. – 1952. – Vol. 3. – P. 385-416.

Dhar U., Vijayaraghavan M. R. Ontogeny, structure and breakdown of protein bodies in *Linum usitatissimum* // Annals of Botany. – 1979. – Vol. 43. – № 1. – P. 107-111.

Dillman A. C., Toole E. Effect of age, condition and temperature on the germination of flax seed // J. Amer. Soc. Agron. – 1937. – Vol. 29. – № 1. – P. 23-24.

Donaire J. P., Lopez-Gorge J. Lipid biosynthesis in leaf and fruit of olive // J. Exp. Botany. – 1978. – Vol. 29. – № 108. – P. 49-54.

Dorrell D. G. Distribution of fatty acids within the seed of flax // Can. J. Plant Sci. – 1970. – Vol. 50. – № 1. – P. 71-75.

Dorrell D. G. Flax seed research in Canada // Fette, Seifen, Anstrichmittel. – 1975. – Vol. 77. – № 7. – P. 258-260.

Durrant A. The environmental induction of heritable change in *Linum* // Heredity. – 1962. – Vol. 17. – № 1. – P. 27-61.

Durrant Alan. Induction and growth of flax genotypes // Heredity. – 1971. – Vol. 27. – № 2. – P. 277-298.

Durrant A. The association of induced changes in flax // Heredity. – 1974. – Vol. 32. – № 2. – P. 133-143.

Durrant A., Nicholas D. B. An unstable gene in flax // Heredity. – 1970. – Vol. 25. – № 4. – P. 513-527.

Dybing C. D. Influence of nitrogen level on flax growth and oil production in varied environment // *Crop Sci.* – 1964. – Vol. 4. – № 5. – P. 491-494.

Dybing C. D., Carsrud R. A. Artificial environments to study yield maturity oil quality // *South Dakota Farm and Home Res.* – 1966. – Vol. 17. – № 1. – P. 8-11.

Dybing C. A., Evenson P. D., Lay C. Relationships among daily flower production, length of the flowering period, and seed yield of flax // *Crop Sci.* – 1988. – Vol. 28. – № 2. – P. 287-292.

Dybing C. D., Lay C. Oil and protein in field crops treated with morphactis and other growth regulators for senescence delay // *Crop Sci.* – 1982. – Vol. 22. – № 5. – P. 1054-1058.

Dybing C. D., Lay C. Daily flower production, rate of seed, and fiber flax cultivars as related to seed yield // *Crop Sci.* – 1989. – Vol. 29. – № 4. – P. 1062-1066.

Dybing C. D., Zimmerman D. C. Temperature effects on flax (*Linum usitatissimum* L.) growth, seed production and oil quality in controlled environments // *Crop Sci.* – 1965. – Vol. 5. – № 2. – P. 184-187.

Dybing C. D., Zimmerman D. C. Fatty acid accumulation in maturing flax seeds as influenced by environment // *Plant Physiology.* – 1966. – Vol. 41. – № 9. – P. 1465-1470.

El Nakhlawy F. S., El Fawal M. A. Tolerance of five oil crops to salinity and temperature stresses during germination // *Acta Agronomica Hungaricae.* – 1989. – Vol. 38. – № 1-2. – P. 59-65.

Erdelska O. Reaction of immature flax embryos to excision // *Biologia (CSSR).* – 1978. – Vol. 33. – № 1. – P. 17-24.

Erdelska O. Some structural aspects of flax embryo nutrition // *Bioiologia (CSSR).* – 1980. – Vol. 35. – № 4. – P. 243-249.

Esau K. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum* II. The first phloeme and xylem // *Amer. J. Botany.* – 1943^a. – Vol. 30. – № 8. – P. 248-255.

Esau K. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants // *Botanical Review.* – 1943^b. – Vol. 9. – № 3. – P. 123-206.

Evans G. M. Nuclear changes in flax // *Heredity.* – 1968. – Vol. 23. – № 1. – P. 25-28.

Farkas G. L., Rajhathy T. Untersuchungen uber die xeromorphischen Gradienten einiger Kulturpflanzen // *Planta (Berlin).* – 1955. – Vol. 45. – № 6. – P. 535-548.

Fieldes M. A. Relative mobility and activity of leaf malate dehydrogenase in flax (*Linum usitatissimum*). Genotrophs and genotypes // Biochemical Genetics. – 1988. – Vol. 26. – № 3-4. – P. 261-275.

Fieldes M. A., Deal C. L., Tyson H. Indoleacetic acid oxidase activity in main stem homogenates of flax genotrophs and genotypes // Phytochemistry. – 1982. – Vol. 21. – № 8. – P. 1875-1880.

Fieldes M. A., Tyson H. Activity and relative mobility of peroxidase and esterase isozymes of flax (*Linum usitatissimum*) genotrophs. I. Developing main stems // Can. J. Gen. Cytol. – 1973. – Vol. 15. – № 4. – P. 731-744.

Filipescu H., Poparlan G.-G. Variabilitatea calitatii semintelor de in in functie de soi, regiune, an de cultura si agrotehnica // Analele Institutului de cercetari pentru cereale si plante tehnice, Fundulea. – 1976. – Vol. 41. – P. 593-600.

Ford J. H., Zimmerman D. C. Influence of time flowering on oil content and oil quality of flax seed // Crop Sci. – 1964. – Vol. 4. – № 6. – P. 653-656.

Friedt W., von, Bickert C. Wie Sie jetzt Ollein rentabel anbauen // Mitteilungen der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft. – 1992. – Vol. 107. – № 3. – P. 42-45.

Friedt W., Ordon F. Bewahrte und moderne Zuchtungsverfahren - eine vergleichende Betrachtung // Gießener Beiträge aus Pflanzenbau und Zuchtung. Gießen, Wissenschaftlicher Fachverlag. – 1955. – P. 39-61.

Garces R., Garcia J. M., Mancha M. Biochemical characterization of a high oleic mutant from sunflower. - Biol. Role Plant Lipids : Proc. 8th Int. Symp., Budapest, July 25-28, 1988. – Budapest, 1989. – P. 79-80.

Ghildiyal M. C., Pandey M., Sirohi G. S. Proline content in linseed varieties as influenced by zink nutrition // Indian J. Plant Physiology. – 1986. – Vol. 29. – № 4. – P. 368-374.

Giesecke F., Schmalfluss K., Gerdum E. Experimentelle Studien zur Physiologie und Ernährung des Leins im Hinblick auf die Ausbildung von Faser und Öl // Bodenkunde und Pflanzenernahrung. – 1937. – Vol. 4 (49). – № 5/6. – P. 340-357.

Girolamy G. Relation between phyllotaxis and primary vascular organization in *Linum* // Amer. J. Botany. – 1953. – Vol. 40. – № 8. – P. 618-625.

Girolamy G. Leaf histogenesis in *Linum usitatissimum* // Amer. J. Botany. – 1954. – Vol. 41. – № 3. – P. 264-273.

Ghogain N. N., Byrne H., Timmis J. The genetic control of ribosomal RNA accumulation in flax genotrophs // Heredity. – 1982. – Vol. 48. – № 2. – P. 211-226.

Grant C. A., Bailey L. D. The influence of Zn and P fertilizer on the dry matter yield and nutrient content of flax (*Linum usitatissimum* L.) on soils varying in Ca and Mg level // Can. J. Soil Sci. – 1989^a. – Vol. 69. – № 3. – P. 461-472.

Grant C. A., Bailey L. D. The influence of soil levels of Ca, Mg, P and Zn on the dry matter yield and chemical composition of flax (*Linum usitatissimum* L.) // Communications in Soil Sci. and Plant Analysis. – 1989^b. – Vol. 20. – № 11-12. – P. 1163-1179.

Green A. G. Effect of temperature during seed maturation on the oil composition of low-linolenic genotypes of flax // Crop Sci. – 1986^a. – Vol. 26. – № 5. – P. 961-965.

Green A. G. A mutant genotype of flax (*Linum usitatissimum* L.) containing very low levels of linolenic acid in its seed oil // Can. J. Plant Sci. – 1986^b. – Vol. 66. – № 3. – P. 499-503.

Green A. G. Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum*) seed oil // Theoretical and applied Genetics. – 1986^b. – Vol. 72. – № 5. – P. 654-661.

Green A. G., Marshall D. R. Isolation of induced mutants in linseed (*Linum usitatissimum*) having reduced linolenic acid content // Euphytica. – 1984. – Vol. 33. – № 2. – P. 321-326.

Gregory F. G., Veale J. A. A reassessment of the problem of apical dominance // 11st Symposia of the Society for Experimental Biology. – 1957. – P. 1-20.

Griffiths G., Stymme S., Stobart A. K. The utilisation of fatty acid substrates in triacylglycerol biosynthesis by tissue-slices of developing safflower (*Carthamus tinctorius* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.) cotyledons // Planta. – 1988. – Vol. 173. – № 3. – P. 309-316.

Gubbels G. H. Growth retardants for control of lodging in flax // Can. J. Plant Sci. – 1976. – Vol. 56. – № 4. – P. 799-803.

Gubbels G., Kenaschuk E. Desiccation of flax with diquat // Can. J. Plant Sci. – 1981. – Vol. 61. – № 3. – P. 575-581.

Gudelis P. Retardantu vartojimas linuose // Сб. науч. ст. Лит. НИИ земледелия. – 1984. – № 48. – С. 41-46.

Gupta G. P., Mehta R. P., Khan A. R. Effect of time of application of nitrogen on the yield and quality of linseed // *Indian Oilseed J.* – 1961. – Vol. 5. – № 1. – P. 63-68.

Hamdi H., Ibrahim M. E., Foda S. A. Fertilization of flax for oil and fibre production // *J. of Soil Sci. of UAR.* – 1971. – Vol. 11. – № 2. – P. 285-286.

Hamdi H., Youssif S., Abdel-Samie A. G., Ghazy A. Root distribution patterns of flax plant under different soil moisture stress // *Egyptian J. Soil Sci.* – 1973. – Vol. 13. – № 1. – P. 1-16.

Hammond J. A flax production systems analysis // *North Dakota Farm Res.* – 1973. – Vol. 30. – № 4. – P. 17-22.

Harris P., James A. T. Effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in seeds // *Biochimica et Biophysica Acta.* – 1969. – Vol. 187. – № 1. – P. 13-18.

Harvey B. M. R., Crothers S. H. Causes of uneven desiccation of flax by glyphosate: poor penetration of the canopy and variable spray deposition // *Annals of Applied Biology.* – 1988. – Vol. 112. – № 1. – P. 195-200.

Heinze U., Amelunxen F. Zur Schleimbildung in Linum-Samen elektronenmikroskopische und chemische Analysen // *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft.* – 1984. – Vol. 97. – № 3-4. – P. 451-464.

Heydel H. R. Der Einfluß der Feuchtigkeit auf die Keimfähigkeit von Lein- und Kruziferensaatgut // *Saat- und Pflanzgut.* – 1966. – Vol. 7. – № 7. – P. 137-139.

Hilditch T. R. The chemical constitution of natural fats. 3 Edition. – London, 1956.

Hoang M. T., Sebanek J., Klicova S. Prispěvek k experimentální morfogenezi na klicních rostlinách lnu (*Linum usitatissimum* L.) // *Acta Universitatis Agriculturae.* – 1979. – Vol. A 27. – № 1. – P. 3-16.

Horodyski A., Pietron J. Dawki i pora stosowania azotu pod len oleisty // *Pamiętnik Pulawski-Prace IUNG.* – 1962. – № 8. – P. 343-352.

Howard G. L. C., Khan A. R. Studies in indian oil seeds. № 2. Linseed // *Memoirs of the Department of Agriculture in India.* – 1924. – Vol. 12. – № 4. – P. 135-144.

Huber R. E., Zalik S. Lipids and protein in germinating and developing flax seed *Linum usitatissimum* L. // *Can. J. Biochemistry and Physiology.* – 1963. – Vol. 41. – № 3. – P. 745-754.

Hussein M. M., El-Hariri D. M., El-Zeiny H. A. Response of flax yield to nitrogen and shortage of water // Egyptian J. Agron. – 1983. – Vol. 8. – № 1-2. – P. 83-92.

James A. T. Biosynthesis of unsaturated acids by plants // Chemistry Britain. – 1968. – Vol. 4. – № 11. – P. 484-488.

Janas K., Sebanek J. Effect of cotyledons and epicotyle upon the activity of endogenous gibberellins in roots of flax (*Linum usitatissimum* L.) seedlings // Acta agrobotanica. Warszawa, 1982. – Vol. 34. – № 2. – P. 231-233.

Kannan S., Ramani S. Iron deficiency stress response in crop plants: An examination in linseed cultivars // J. Plant Nutrition. – 1988. – Vol. 11. – № 6-11. – P. 755-762.

Karamanos R. E., Kruger G. A., Stewart J. W. B. Copper deficiency in cereal and oilseed crops in Northern Canadian prairie soils // Agron. J. – 1986. – Vol. 78. – № 2. – P. 317-323.

Kartha A. R. S., Sethi A. S. Occurrence of free higher acids in germinating seeds // J. Scientific and Industrial Res. – 1958. – Vol. BC 17. – № 11. – P. 182-185.

Kekwick R.G.O. The components of the plant fatty acid synthetase system // Biochemical Soc. Transactions. – 1986. – Vol. 14. – № 3. – P. 570-572.

Khan F. N., Saleemuddin M., Madil S. Correlation between isocitrate lyase, lipids and carbohydrate content of germinating seeds of flax (*Linum usitatissimum*) and mustard (*Brassica campestris*). - Symp.Contr. Mech. Cell. Process. – Bombay, 1973. – Vol. 1. – P. 73.

Khan M. A., Antonovics J., Bradshaw A. D. Adaptation to heterogeneous environments. III. The inheritance of response to spacing in flax and linseed (*Linum usitatissimum*) // Austral. J. Agric. Res. – 1976. – Vol. 27. – № 5. – P. 649-659.

Khan M. A., Bradshaw A. D. Adaptation to heterogeneous environments. II. Phenotypic plasticity in response to spacing in *Linum* // Austral. J. Agric. Res. – 1976. – Vol. 27. – № 4. – P. 519-531.

Khan F. R., McFadden B. A. Isocitrate lyase from flax. Terminal residues, composition, active site, and catalysis // Plant Physiol. – 1982. – Vol. 70. – № 4. – P. 943-948.

Kumar A. Agro-technology for linseed production // Indian Farmer's Digest. – 1989. – Vol. 22. – № 9. – P. 7-9.

Lahola J. Príspevek k odrudovému hnojeniu ľnu // Len a konopi. – 1971^a. – № 9. – P. 11-25.

Lahola J. Overeni vlivu CCC na len // Len a konopi. – 1971⁶. – № 9. – P. 39-50.

Lahola J., Horejs J. Nove smery v technologii dosouseni semene lnu // Uroda. – 1982. – Vol. 30. – № 4. – P. 181-182.

Lay Ch., Dybing C. D. Effects of plant growth regulators which delay senescence on seed and oil yields in oilseed. - Proc. Tenth Annual Meeting Plant Growth Regulator Soc. of America Michigan, 1983. – P. 270-276.

Lee C. R., Craddock G. R., Hammar H. E. Factors affecting plant growth in highzinc medium. I. Influence of iron on growth of flax at various zinc levels // Agron. J. – 1969. – Vol. 61. – № 4. – P. 562-565.

Long E. In the linseed picture // Farmers Weekly. – 1989. – Vol. 110. – № 8. – P. 30-31.

Marchuk W. N., Raju V. S. Some anatomical changes in the cotyledonary node in relation to correlative inhibition of the lateral shoot growth in flax // Botanical Gazette. – 1978. – Vol. 139. – № 1. – P. 69-80.

Marco D. G., De; Randall P. J. Tolerance of linseed cultivars to manganese toxicity. - Intern. symp. on manganese in soils and plants, Adelaide 22-26.08, 1988. Contributed papers. – 1988. – P. 117-118.

McFadden B. A., Hock B. Proteinases and instability of isocitrate lyase in extracts of developing flax seedlings // Phytochemistry. – 1985. – Vol. 24. – № 12. – P. 2847-2850.

McGregor W.C. Inheritance of quality and quantity of oil in flax in relation to other plant characters // Can. J. Res. – 1937. – Vol. 15. – № 8. – P. 326-379.

McIntyre G. I. Mechanism of apical dominance in plants // Nature (Engl). – 1964. – Vol. 203. – № 4950. – P. 1190-1191.

McIntyre G. I. Nutritional control of the correlative inhibition between lateral shoots in the flax seedling (*Linum usitatissimum*) // Can. J. Botany. – 1968. – Vol. 46. – № 2. – P. 147-155.

McIntyre G. I. The correlative inhibition of bud and shoot growth in flax (*Linum usitatissimum*). Some factors affecting the pattern and degree of inhibition // Can. J. Botany. – 1975. – Vol. 53. – № 4. – P. 390-402.

McIntyre G. I. The role of nutrition in apical dominance. - Integration of activity in the higher plant, 31st Symp. of the Soc. for exp. Biology, Durham, 1976. – Cambridge e. a., 1977. – P. 251-273.

McIntyre G. I., Larmour Sh. The correlative inhibition of bud and shoot growth in flax. Anatomical changes associated with the release of lateral buds from inhibition // *Can. J. Botany*. – 1974. – Vol. 52. – № 11. – P. 2269-2275.

McKillican M. E., Sims R. P. A. Lipid changes in maturing oil bearing plants. III. Changes in lipid classes in flax and safflower oils // *J. Amer. Oil Chemists Soc.* – 1963. – Vol. 40. – № 3. – P. 108-113.

McMahon V., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. XXVI. Biosynthesis of fatty acids in tissues of developing seeds and germinating seedlings of safflower // *Plant Physiology*. – 1966. – Vol. 41. – № 1. – P. 148-156.

Menge U., Seehuber R. Mikroskopische Untersuchungen zur Einlagerung von fetten Ölen in die Samen heimischer Ölpflanzen // *Landbauforschung Volkenrode*. – 1988. – Vol. 38. – № 4. – P. 315-328.

Mengel K. Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. – Jena, VEB G. Fischer Verlag, 1965. – 378 p.

Menoux-Boyer. Effets et post-effets d'une secheresse edaphique temporaire moderee sur la croissance du lin: influence des conditions energetiques du milieu // *Acta oecologica. Oecologia plantarum*. – 1980. – Vol. 1. – № 1. – P. 55-69.

Menoux Y., Ferron F. Effets d'une deshydratation sur l'ouverture stomatique et le metabolisme carbone a la lumiere des feuilles de lin (*Linum usitatissimum* L. cv. Hera) // *Photosynthetica*. – 1982. – Vol. 16. – № 4. – P. 526-532.

Menoux Y., Katz E., Eyssautier A., Parcevaux S. de. Resistance a la verse du lin textile: influence du milieu et criteres de selection proposes // *Agronomie*. – 1982. – Vol. 2. – № 2. – P. 103-106.

Mikaliuniene V. Herbicido 2M-4Ch vartojimo trukme // *Сб. науч. статей Литовского НИИ земледелия*. – 1984. – № 48. – P. 37-40.

Mingeau M., Verne de A. Action de la secheresse sur la croissance et la production du lin oleagineux // *Inform. tech. CETIOM*. – 1977. – № 57. – P. 10-12.

Mitchell R., McLanahan J., Hurt D., Dalgarn D., Newman D. W. Fatty acids of roots of selected species // *Ohio J. Sci.* – 1974. – Vol. 74. – № 3. – P. 150-154.

Moraghan J. T. Chlorotic dieback in flax // *Agr. J.* – 1978. – Vol. 70. – № 3. – P. 501-505.

Moraghan J. T. Distribution of selected elements within flax plant as affected by FeEDDHA // *Plant and Soil*. – 1980. – Vol. 54. – № 1. – P. 153-158.

Moraghan J. T., Freeman T. J. Influence of FeEDDHA on growth and manganese accumulation in flax // *Soil Sci. Soc. Amer. J.* – 1978. – Vol. 42. – № 3. – P. 455-460.

Moutot F., Jolivet E., Mazliak P. Effet de la temperature sur la synthese des acides gras divers cultivars de lin, textiles et oleagineux // *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, ser. D.* – 1980. – Vol. D 290. – № 23. – P. 1505-1508.

Moutot F., Justin A.-M., Mazliak P., Jolivet E. Effets de la temperature la desaturation des acides gras foliaires de lins textiles et oleagineux // *Physiologie vegetale*. – 1983. – Vol. 21. – № 1. – P. 29-38.

Nalewaja J. D., Bothun R. E. Responce of flax to postemergence herbicides // *Crop Sci.* – 1969. – Vol. 9. – № 2. – P. 160-162.

Novotny V. Moznosti vyuziti morforegulatoru pri zvysovani vykonnosti olejneho lnu // *Len a konopi*. – 1978. – Vol. 16. – P. 41-45.

Novotny V. Vliv vysevni normy a hnojeni dusikem na vynosove vysledky olejneho lnu // *Len a konopi, Sumperek-Temenice*. – 1979. – Vol. 17. – P. 17-27.

Novotny V. Vliv mineralni vyzivy na vynosolvorne faktory olejneho lnu // *Len a konopi*. – 1980. – Vol. 18. – P. 19-28.

Newman E. I. Relationship between root growth of flax (*Linum usitatissimum*) and soil water potential // *New Phytologist*. – 1966. – Vol. 65. – № 3. – P. 273-283.

Olomu M. O., Racz G. J. Effect of soil water and aeration on Fe and Mn utilization by flax // *Agron. J.* – 1974. – Vol. 66. – № 4. – P. 523-526.

Opitz K., Tamm E. Untersuchungen uber die Wirkung der Kalisalze auf den Ertrag und die wertbildenden Eigenschaften des Faser- und Olleins // *Zeitschrift fur Bodenkunde und Pflanzenernahrung*. – 1939. – Vol. 12. – № 2. – P. 257-280.

Pandey B. N., Ojha J. Germination of freshly harvested and stored seeds of linseed at constant temperatures // *Geobios*. – 1981. – Vol. 8. – № 5. – P. 229-230.

Pandey R. M. Changes in nitrogenous fractions as affected by phosphorus and potassium deficiencies in various parts of *Linum usitatissimum* L. // *Indian J. Plant Physiol.* – 1975. – Vol. 18. – № 1. – P. 71-79.

Pandey R. M., Ranjan S. Behaviour of arginine as affected by phosphorus and potassium deficiencies in various parts of *Linum usitatissimum* L. // *Acta Botanica Acad. Scientiarum Hungaricae.* – 1964. – Vol. 10. – № 3-4. – P. 343-350.

Pandey S. L., Sinha M. N. Studies on the effect of phosphorus fertilization of linseed by different methods of its application // *Indian J. Agron.* – 1969. – Vol. 14. – № 3. – P. 222-223.

Patwary A. K. Crosses and backcrosses with flax genotrophs // *Zeitschrift fur Pflanzenzuchtung.* – 1983. – Vol. 90. – № 3. – P. 229-235.

Pollard M. R., Singh S. Fatty acid synthesis in developing oilseeds // *Metab., Struct. and Funct. Plant Lipids.* - Proc. 7th Int. Symp. Plant Lipids, Davis, Calif., July 17-Aug. 1, 1986. – New York, London, 1987. – P. 455-463.

Pospisil B. Korelace mezi vahou semene a poctem semen v tobolce u lnu // *Len a konopi.* – 1974. – № 12. – P. 83-90.

Pretova A. Embryogenesis of the flax: changes in the contents of pigments and fats in vitro and in situ // *Biologia (CSSR).* – 1978. – Vol. 33. – № 1. – P. 29-34

Pretova A., Vojtekova M. Chlorophylls and carotenoids in flax embryos during embryogenesis // *Photosynthetica.* – 1985. – Vol. 19. – № 2. – P. 194-197.

Racz G. J., Webber M. D., Soper R. J. Phosphorus and nitrogen utilization by rape, flax, and wheat // *Agron. J.* – 1965. – Vol. 57. – № 4. – P. 335-338.

Rahman M.M., Sebanek J., Hradilik J. Cotylar dominance in pea and flax seedlings with regard to growth regulations // *Biochemie und Physiologie der Pflanzen.* – 1977. – Vol. 171. – № 3. – P. 165-169.

Raju M. V. S., Marchuk W. N., Polowick P. L. Surgical studies on growth and xylem differentiation in the cotyledonary shoots of flax // *Can. J. Botany.* – 1978. – Vol. 56. – № 5. – P. 478-482.

Ratkovic S., Nikolic D., Filder D. Size distribution of oil bodies in maize kernel and some oil bearing seeds. I. A combined electron microscopy and nuclear magnetic relaxation study // *Maydica.* – 1978. – Vol. 23. – № 3. – P. 137-144.

Ridley A. O., Tayakepisuthe S. Residual effects of fertilizer phosphorus as measured by crop yields, phosphorus uptake, and soil analysis // *Can. J. Soil Soc.* – 1974. – Vol. 54. – № 3. – P. 265-272.

Sadler J. M. Effects of placement location for phosphorus banded away from the seed on growth and uptake of soil and fertilizer phosphorus by flax // *Can J. Soil Sci.* – 1980. – Vol. 60. – № 2. – P. 251-262.

Sairam R. K., Sirohi G. S., Srivastava G. C. Glutamic acid dehydrogenase activity in linseed as influenced by plant age and photoperiod // *Physiologia Plantarum.* – 1975. – Vol. 35. – № 1. – P. 126-128.

Sairam R. K., Srivastava G. C. Changes in oil and fatty acid composition of liness (*Linum usitatissimum* L.) under varying photoperiods // *Current Sci. (India).* – 1977. – Vol. 46. – № 4. – P. 115.

Salageanu N. On light absorbed, reflected and passing through leaves and on photosynthesis efficiency in some species // *Revue Roumaine de Biologie, Ser. de Botanique.* – 1965. – Vol. 10. – № 5. – P. 393-402.

Saric M., Kristic B. Uticaj razlicnih koncentracija hranljivog rastvorana masu sure materije i zastupljenost N,P,K,Ca i Mg u nekih biljnih vrsta // *Arhiv za poljoprivredne Nauke.* – 1981. – Vol. 42. – № 147. – P. 319-330.

Schmalfluss K. Experimentelle Studien zur Physiologie und Ernährung des Leins in Hinblick auf die Ausbildung von Faser und Öl. I Teil. Gefassversuche // *Bodenkunde und Pflanzenernahrung.* – 1936. – Vol. 1 (46). – № 1-2. – P. 1-39.

Schmalfluss K. *Pflanzenernahrung und Bodenkunde*, 9 Auflage. – Leipzig, 1963.

Schuster W., Iran-Nejad H., Marquard R. Ertragsleistungen und einige Qualitätsmerkmale von verschiedenen Olleinsorten (*Linum usitatissimum* L.) auf ökologisch stark unterschiedlichen Standorten // *Fette, Seifen, Anstrichmittel.* – 1978^a. – Vol. 80. – № 4. – P. 133-143.

Schuster W., Marquard R., Iran-Nejad H. Über die Veränderung einiger Qualitätsmerkmale in verschiedenen Olleinsorten unter kontrollierten Klimabedingungen // *Fette, Seifen, Anstrichmittel.* – 1978^b. – Vol. 80. – № 5. – P. 173-180.

Schwanitz F. Das Ertragsproblem in entwicklungsphysiologischer Sicht // *Der Züchter.* – 1960. – Vol. 30. – № 2. – P. 45-56.

Scurtu D. Cercetari privind actiunea etrelului asupra inului pentru fibra // *Analele Institutului de cercetari pentru cereale si plante tehnice, Fundulea.* – 1983. – Vol. 49. – P. 329-332.

Sebanek J. Prispěvek ke studiu celstivosti hrachu (*Pisum sativum* L.) a lnu (*Linum usitatissimum* L.) // *Rostlinna Vyroba.* – 1977. – Vol. 23. – № 7. – P. 753-763.

Sebanek Hri, Hoang M. T. Vliv exogenního cytokininu na aktivaci endogenních giberelinů v delohách klíčnic rostlin lnu // *Acta Universitatis Agriculturae*. – 1980. – Vol. A 28. – No 2. – P. 35-38.

Sebanek J., Hoang M. T., Blazkova J. The role of endogenous cytokinins in correlation between cotyledon and its axillary bud and in hypocotyl regeneration of flax // *Biol. Plantarum*. – 1980. – Vol. 22. – No 6. – P. 434-437.

Seehuber R., Dambroth M., Hoppe D. Untersuchungen zur Trockenmassebildung und Nährstoffaufnahme von Öl- und Faserlein // *Landbauforschung Volkenrode*. – 1987. – Vol. 37. – No 4. – P. 224-230.

Seetharam A., Srinivasachar D. Mutational evidence for the origin of Indo-Cangetic and peninsular types of Indian linseed // *Current Sci. (India)*. – 1970. – Vol. 39. – No 21. – P. 492-493.

Sheppard S. C., Bates T. E. Probability of response of flax to nitrogen fertilizer dependent upon planting date and weather // *Can. J. Soil Sci.* – 1988. – Vol. 68. – No 2. – P. 271-286.

Simpson B. W., McLeod C. M., George D. L. Selection for high linoleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Australian J. Exp. Agric.* – 1989. – Vol. 29. – No 2. – P. 233-239.

Sinclair T. R., de Wit C. T. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops // *Science*. – 1975. – Vol. 189. – No 4202. – P. 565-567.

Singh P. P., Kaushal P. K. Studies on the effect of varying levels of nitrogen and time of sowing on the yield of linseed // *Food, Farming and Agriculture*. – 1972. – Vol. 5. – No 2. – P. 12-13.

Singh B. N., Koppoor G. P., Choudhri R. S. The light factor in crop production // *Proc. of the Indian Academy of Sci., sect. B*. – 1938. – Vol. 7. – No 3. – P. 143-160.

Singh B. N., Lal K. N. Limitations of Blackman's law of limiting factor's and Harder's concept of relative minimum as applied to photosynthesis // *Plant Physiol.* – 1935⁵. – Vol. 10. – No 2. – P. 245-268.

Singh B. N., Lal K. N. Investigation of the effect of age on assimilation of leaves // *Annals of Botany*. – 1935⁶. – Vol. 49. – 194. – P. 291-307.

Sinha S. K., Cossins E. A. Pathways for the metabolism of glyoxylate and acetate in germinating fatty seeds // *Can. J. Biochemistry*. – 1965. – Vol. 43. – No 9. – P. 1531-1541.

Slack C. R., Bertand W. S., Shaw B. D., Holland R., Browse J., Wright H. Some studies on the composition and surface properties of oil

bodes from the seed cotyledons of safflower (*Carthamus tinctorius*) and linseed (*Linum usitatissimum*) // *Biochemical J.* – 1980. – Vol. 190. – № 3. – P. 551-561.

Slack C. R., Roughan G. P. Rapid temperature-induced changes in the fatty acid composition of certain lipids in developing linseed and soybean cotyledons // *Biochemical J.* – 1978. – Vol. 170. – № 2. – P. 437-439.

Soalli M., Chlyah H. Divisions cellulaires au niveau de l'épiderme de l'hypocotyle du lin (*Linum usitatissimum*) cultivé in vitro // *Can. J. Botany.* – 1985. – Vol. 63. – № 10. – P. 1691-1695.

Sosulski F. W., Gore R. F. The effect of photoperiod and temperature on the characteristics of flax seed oil // *Can. J. Plant Sci.* – 1964. – Vol. 44. – № 4. – P. 381-382.

Spratt E. D., Smid A. E. Yield and elemental composition of flax as affected by P and micronutrients // *Agr. J.* – 1978. – Vol. 70. – № 4. – P. 633-638.

Stalfelt M. G. The relation between the fluidity of the protoplasm and the insertion and function of the leaves // *Physiologia Plantarum.* – 1954. – Vol. 7. – № 4. – P. 354-374.

Stenlid G. Cytokinins as inhibitors of root growth // *Physiologia Plantarum.* – 1982. – Vol. 56. – № 4. – P. 500-506.

Strong W. M., Soper R. J. Utilization of pelleted phosphorus by flax, wheat, rape, and buckwheat from a calcareous soil // *Agron. J.* – 1973. – Vol. 65. – № 1. – P. 18-21.

Strong W. M., Soper R. J. Phosphorus utilization by flax, wheat, rape, and buckwheat from a band or pellet-like application. 1. Reaction zone root proliferation // *Agron. J.* – 1974. – Vol. 66. – № 5. – P. 597-601.

Stumpf P. K. Biosynthetic and degradative pathways of fatty acids in higher plants // *Proc. 4th Int. Congr. Biochem., Vienna, 1958.* – 1959. – Vol. 13. – P. 354-361.

Stumpf P. K. Biosynthesis of saturated and unsaturated fatty acids by maturing *Carthamus tinctorius* L. seeds // *J. Amer. Oil Chem. Soc.* – 1975. – Vol. 52. – № 9. – P. A484-A490.

Stumpf P. Synthesis of fatty acids in plant systems // *Membranes and Transport.* - New York, London, 1982. – Vol. 2. – P. 663-666.

Stumpf P. K. Structure and function of plant fatty acid synthesizing systems // *Fette, Seifen, Anstrichmittel.* – 1984. – Vol. 86. – № 9. – P. 361-363.

Stymne S., Green A., Tonnet M. L. Lipid synthesis in developing cotyledons of linolenic acid deficient mutants of linseed. *Biol. Role Plant Lipids // Proc. 8th Int. Symp., Budapest, July 25-28, 1988.* – Budapest, 1989. – P. 147-150.

Stymne S., Stobart A. K. Oil synthesis in vitro in microsomal membranes from developing cotyledons of *Linum usitatissimum* // *Planta.* – 1985. – Vol. 164. – № 1. – P. 101-104.

Tandon R. K. The response of flax to rates and formulations of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid // *Agr. J.* – 1949. – Vol. 41. – № 2. – P. 213-218.

Thies W. Die Biogenese von Linol- und Linolensäure in den Samen höherer Pflanzen, insbesondere Raps und Rubsen, als Problem der Ölpflanzenzüchtung // *Angewandte Botanik.* – 1968. – Vol. 42. – № 3. – P. 140-154.

Thimann K. V., Skood F. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba* // *Proc. Royal Soc. of London.* – 1934. – Vol. B114. – P. 317-339.

Timmis J. N., Ingle J. The nature of the variable DNA associated with environmental induction in flax // *Heredity.* – 1974. – Vol. 33. – № 3. – P. 339-346.

Thomas M. Physiological studies on acid metabolism // *New Phytologist.* – 1949. – Vol. 48. – № 3. – P. 391-420.

Tonnet M. L., Green A. G. Characterization of the seed and leaf lipids of high and low linolenic acid flax genotypes // *Archives of Biochemistry and Biophysics.* – 1987. – Vol. 252. – № 2. – P. 646-654.

Trnka M. Vliv morforegulatoru na vykonnost odrud olejneho lnu a kvalitu oleje // *Len a Konopi.* – 1975. – № 13. – P. 139-146.

Trnka M. Zkousky tri sikantu v olejnym lnu pestovanem v podminkach CSSR // *Len a Konopi.* – 1979. – № 17. – P. 63-75.

Tyson H., Fieldes M. A. Analysis of the relationship between flower color and degree of side branching in crosses between flax genotypes and genotrophs // *Can. J. Genet. and Cytol.* – 1982. – Vol. 24. – № 4. – P. 376-373.

Vasilica C. Contributii la studiul sistemului radicular al unor soiuri de in pentru fibre // *Lucrari stiintifice Institutul agronomic Iasi.* – 1974. – P. 39-40.

Vetter R. J., Holden D. J., Albrechtsen R. S. Effect of 2,3,5-triiodobenzoic acid on flax // *Crop Sci.* – 1970. – Vol. 10. – № 3. – P. 228-232.

Vizarova G., Petrova A., Vozar I. Free endogenous cytokinins in development of flax embryos // *Biologia (CSSR)*. – 1987. – Vol. 42. – № 1. – P. 39-44.

Williams R. F. The shoot apex, leaf growth and crop production // *J. Austral. Institute Agric. Sci.* – 1975. – Vol. 41. – № 2. – P. 18-26.

Woszczek P., Rolski S. Wplyw anionow SO_4 i Cl i ich wzajemnego stosunku na wzrost, rozwoj i plonowanie lnu // *Prace Instytutu Krajowych Wlokien naturalnych, Warszawa*, 1976. – Vol. 23. – P. 25-38.

Yermanos D. M., Goodin J. R. Effect of temperatures during plant development on the fatty acid composition of linseed oil // *Agron. J.* – 1965. – Vol. 57. – № 5. – P. 453-454.

Yermanos D. M., Hall B. J., Burge W. Effect of iron chelates and nitrogen on safflower and flax seed production and oil content and quality // *Agron. J.* – 1964. – Vol. 56. – № 6. – P. 582-584.

Yermanos D. M., Knowles P. F. Fatty acid composition of the oil in crossed seed of flax // *Crop Sci.* – 1962. – Vol. 2. – № 2. – P. 109-111.

Zeven A. C. A possible contribution of environmentally induced changes to the domestication plants // *Euphytica*. – 1975. – Vol. 24. – № 2. – P. 369-370.

Ziennicki Z. Ocena przydatnosci nasion lnu przeznaczonych do siemu o zroznicowanym stopniu dojrzalosci, pochodzacych z odmiennych warunkow uprawy // *Prace Instytutu Krajowych Wlokien naturalnych, Warszawa*, 1989. – Vol. 32-33. – P. 7-18.

Zundorf K. Hat der olleinanbau bei uns Chancen // *Top agrar*. – 1988. – Vol. 6. – P. 36-37.

2.1. ОТНОШЕНИЕ К КЛИМАТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Лён является растением с очень широкой экологической потенцией в отношении климатических факторов, поэтому относится к числу культур-космополитов. Ареал его возделывания охватывает различные климатические зоны от юга Индии, Эфиопии и Кении до Северного полярного круга на северо-западе России (Сизов, 1963; Купцов, 1975, с. 110). За несколько тысячелетий эволюции льна как культурного растения в разнообразных агроэкологических условиях сформировались экотипы, резко различающиеся как по морфологическим признакам, так и по биологическим особенностям (Сизов, 1952б, 1963; Синская, 1954^б).

Специфические наследственные адаптации таких экотипов расширяют экологическую валентность вида *Linum usitatissimum* L., увеличивают его географический ареал, хотя ареалы возделывания некоторых экотипов могут быть ограниченными. Например, ареал льна-долгунца ограничивается на севере суммой температур за вегетационный период 1400° (Купцов, 1933, с. 65; Карпова, 1976), а скороспелых сортов – от 1150 до 1300° (Шашко, 1967, с. 296), южная же граница – отношением осадков к уменьшенной в 10 раз сумме температур (ГТК) по Г. Т. Селянинову не менее 1,3 (цит. по Купцов, 1933, с. 65) и даже не менее 1,0 (Карпова, 1976). Другим экотипом прядильного льна с ограниченным ареалом является полуозимый стелющийся лён, приспособленный к районам субтропической зоны Закавказья и Малой Азии с мягкими зимами, с морозами не ниже -11 °С (Купцов, 1933, с. 72; Воскресенская, 1954).

По сравнению с ареалом долгунцов ареал масличных льнов занимает намного большую площадь. Обусловлено это их более широкой экологической потенцией в отношении тепло- и влагообеспеченности территорий, чем у льна-долгунца, а также у ряда масличных культур. Об этом свидетельствует нормальное развитие растений масличного льна при испытаниях одних и тех же генотипов в разных географических зонах. В таких опытах было установлено (Кузнецова, 1928/1929), что с продвижением с юга

(40°-45° с. ш.) на север (до 60°-65° с. ш.) длительность периода от всходов до цветения у льна сократилась в среднем на 5 суток с 43 до 38 дней, у белой и сизой горчиц – на 9 и 11 дней, а у подсолнечника, мака и сои этот период увеличился на 15, 21 и 22 дня соответственно. Значительно удлиняется вегетационный период льна только в условиях подзимних посевов, при которых он возделывается в странах, расположенных южнее 35° с. ш. При этом вегетация льна растягивается на 5 месяцев и больше у сортов, созревающих при весенних посевах за 75-90 дней (Сизов, 1952^б). Обусловлено это модификационной адаптацией льна к неблагоприятному для него сочетанию 10-11-часового дня и низких зимних среднемесячных температур в этих странах от 13 до 19 °С.

Способность масличного льна произрастать на территориях, в большой степени различающихся по тепло- и влагообеспеченности, в значительной мере обусловлена его относительно коротким вегетационным периодом. А. И. Купцов (1933, с. 64) даже относит масличный лен к числу яровых эфемеров, способных использовать короткие периоды летней вегетации северных широт и давать урожай за счет весенних запасов влаги в сухих степях и полупустынях на юге. Однако вследствие скороспелости лён уступает по потенциалу продуктивности подсолнечнику и ряду других культур. Поэтому на территории России экономически оправдано возделывание масличного льна не в тех зонах, где он способен давать максимальные урожаи, а на окраинах своего ареала, где неэффективно возделывание подсолнечника (Смирнова, 1969). Такими регионами являются зона между южной границей возделывания льна-долгунца и северной – подсолнечника, а также неблагоприятные для подсолнечника зоны степи и лесостепи Сибири, Приуралья, Нижнего Поволжья. Для основных зон возделывания масличного льна в России характерна недостаточная влагообеспеченность (Минкевич, 1957, с. 47; Буряков и др., 1971, с. 4). В США также культура льна сосредоточена в засушливой зоне (Купцов, 1933, с. 66). В Западной Европе возделывание масличного и маслично-пряжильного льна перспективнее в местностях с сухим, переходным к континентальному климатом, хотя лучшие результаты получаются при его выращивании в зонах с количеством осадков в мае-июне не менее 100 мм (Zundorf, 1988).

По сравнению с долгунцами масличный лён менее требователен к влаге, засуху первой половины вегетации до начала

цветения переносит почти без ущерба для урожая семян (Минкевич, 1957, с. 48). По устойчивости к засухе он превосходит также такие масличные культуры, как рапс, сурепицу, белую горчицу, клецевину, сою, кунжут, арахис (Гильтебрант, 1937; Синская, 1946). По оценкам Е. Н. Синской (1946) масличный лён уступает по засухоустойчивости подсолнечнику. Однако возможность более раннего высева и скороспелость позволяют получать урожаи семян льна за счет весенних влагозапасов в сухих зонах вплоть до богары Средней Азии, где невозможна культура подсолнечника (Ковалев, 1956). В условиях дефицита влаги корни растений масличного льна используют влагозапасы более глубоких слоев почвы, чем при достаточной влагообеспеченности (Alessi, Power, 1970).

Долгунцы настолько менее устойчивы к засухе, чем масличные льны, что даже во влажном климате Нечерноземной зоны России основным экологическим фактором, определяющим урожаи прядильного льна, является водный режим (Струнников, Барцева, 1981). От условий увлажнения в значительной степени зависят урожаи не только соломки и волокна, но и семян долгунца (Рогов, 1981; Барцева, 1984). Неодинаковая реакция на дефицит влаги прядильных и масличных льнов объясняется не только биологическими особенностями растений, но и различиями технологий и целей их возделывания. Вследствие высокой густоты стояния растений в посевах прядильного льна быстрее расходуются влагозапасы почвы в первые периоды вегетации, у растений слабее развиваются корневые системы. Важной целью выращивания долгунцов является обеспечение максимальной длины стебля, а этот показатель в очень большой степени зависит от влагообеспеченности территорий. Анализируя результаты географических опытов, О. К. Фортунатова (1928) выявила тесную зависимость высоты растений от суммы осадков за период вегетации. Усредненные по данным из многих географических пунктов испытаний оценки высоты растений закономерно возрастали по мере увеличения сумм осадков за вегетацию со 100 мм и менее до 250 мм и больше у льна-кудряша № 19 от 29,6 до 42,8 см, у межеумка Альтгаузена 249 от 44,4 до 61,4 см, у долгунца А-776 от 62,3 до 78,2 см. У масличных льнов уменьшение высоты растений является одним из показателей адаптации растений к недостаточной влагообеспеченности.

Разные генотипы масличного льна существенно различаются по засухоустойчивости. В целом кудряши устойчивей к засухе, чем

межеумки (Минкевич, 1957, с. 48). В соответствии с требованиями к влагообеспеченности разные экотипы масличного льна возделываются в различных зонах. По И. А. Сизову (1952^б) южнее границы второй (менее требовательной) разновидности льна-долгунца расположена зона сортов первой (лесостепной) разновидности масличного льна-межеумка. Еще южнее, в степной части европейской и азиатской частей России, Украины и северо-восточных областях Казахстана возделываются сорта межеумков второй разновидности. Кудряши выращиваются в более южных регионах, в том числе в республиках Средней Азии. В соответствии с биоклиматической классификацией сельскохозяйственных культур П. И. Колоскова (1971, с. 128) влаголюбие долгунцов характеризуется транспирационным коэффициентом (ТК) от 500 до 600 и климатическими показателями увлажнения (ПУ) не менее 6 (ПУ по автору равен отношению годовой суммы осадков в мм к сумме среднемесячных дефицитов влажности воздуха в мб). Межеумки по П. И. Колоскову возделываются в зоне с ПУ от 4 до 6, их ТК от 400 до 500; кудряши – в зоне с ПУ от 2 до 4, их ТК от 300 до 400, скороспелые (менее 85 дней) сорта абиссинского и крупносемянного типов относятся к культурам крайней сухости, доходящим без полива до пустынных границ земледелия, с величинами ПУ 2 и менее.

П. П. Гладкий (1954) выявил три экологические группы сортов масличного льна, различающиеся по отношению к уровням влагообеспеченности. Для таких наиболее засухоустойчивых кудряшей, как Дагана-Киик и Бухарский 32, выведенных из местных популяций среднеазиатской богары, оптимальной была влажность почвы 60% от ПВ, эти сорта слабо отзывались на обильное водоснабжение. Во вторую группу П. П. Гладкий включил такие межеумки, как ВИР 1650 и Карабалыкский 3, выведенные из образцов казахстанских степей. Для сортов этого типа оптимальной была влажность почвы 70% от ПВ, они отзывчивы на повышенное увлажнение. Сорта третьей группы эффективно отзываются на улучшенное водоснабжение и неустойчивы даже к временной засухе. Оказалось, что в эту группу входят не только такие межеумки, как ВНИИМК 5237, но и такие кудряши, как Хивинский 878, причем сорта этой группы по реакции на уровни влагообеспеченности были близки к долгунцу Прядильщик. И. А. Сизов (1952^б) также показал, что высокоустойчивые к засухе сорта льна есть не только среди среднеазиатских кудряшей, но и среди степных межеумков. По дан-

ным Е. Н. Синской (1954^b), среди таджикских среднеспелых кудряшей имеются и такие высоко засухоустойчивые формы как Дагана-Киик, и такие требовательные к влаге как Сафедак, а полумежеумки из Афганистана устойчивей к засухе, чем кудряши из этой страны. Эти факты свидетельствуют об относительности биоклиматической классификации П. И. Колоскова, основанной не на изучении экологических особенностей генотипов, а на климатических характеристиках зон их возделывания.

**Оценки величин урожаяв семян (ц/га)
разных по скороспелости (в суммах температур) групп сортов льна
в зависимости от показателя увлажнения территорий**

Группа скороспелости (сумма температур за вегетацию)	Показатель увлажнения зоны			
	>0,45	0,35-0,45	0,25-0,35	0,15-0,25
	Лён-догунец			
950-1100	6,0	5,0	2,5	0,0
1100-1300	7,2	6,2	3,8	0,0
	Лён масличный			
1450-1700	10,0	9,2	7,7	5,4
1700-2000	12,8	11,8	10,2	7,8
2000	14,5	13,5	12,0	9,4

Степени влаго- и теплообеспеченности разных климатических зон возделывания льна влияют на его урожайность не только непосредственно, но и вследствие необходимости выращивать скороспелые сорта в зонах с ограниченной продолжительностью вегетационных периодов с благоприятными метеорологическими условиями. На основе сопоставления климатических показателей разных зон с данными географической сети государственного сортоиспытания Д. И. Шашко (1967, с. 296-298) оценил, в какой мере возрастают урожаи семян льна при повышении показателя увлажненности климатической зоны и биологических сумм температур, необходимых для сортов разной скороспелости. Полученные оценки, представленные в таблице, свидетельствуют о том, что наследственные различия по продолжительности вегетации влияют на оценки урожайности льна почти в такой же степени, как и различия территорий по влагообеспеченности, а также о том, что лён-догунец не дает урожая семян при таких низких значениях показа-

теля увлажнения, при которых еще можно получать урожаи масличного льна. При этом следует отметить, что величины показателя увлажнения Д. И. Шашко вычислял как отношение годовой суммы осадков (мм) к годовой сумме среднесуточных дефицитов влажности воздуха (мб), а не к сумме среднемесячных дефицитов влажности воздуха, как это делал П. И. Колосков.

Урожайность масличного льна положительно коррелирует с показателями влагообеспеченности не только агроклиматическими, но и с агрометеорологическими. В частности, Н. Г. Грибкова (1969, с. 27) установила, что в разные по количеству осадков годы оценки урожайности масличного льна на Кубанской опытной станции ВИР колебались от 5,5 ц/га до 20,9 ц/га при изменении показателя влагообеспеченности от 0,52 до 1,56. Вычисляла она этот показатель как отношение суммы весеннего влагозапаса почвы и осадков за период вегетации к умноженной на 0,65 сумме среднесуточных дефицитов влажности воздуха. Н. Г. Грибкова (1969, с. 28) показала также, что отсутствие июньских осадков снижает урожай семян льна в значительно большей степени, чем отсутствие дождей в мае.

Теплообеспеченность территорий, оцениваемая биоклиматическими суммами температур, лимитирует возделывание масличного льна только в отдельных зонах его ареала. Кроме этого показателя для характеристики адаптивности льна к тому или иному климату надо знать также значения минимальных, оптимальных и повреждающих температур по периодам вегетации.

Методами проращивания семян в лаборатории и прямыми наблюдениями за развитием растений при разных температурах в полевых условиях В. Н. Степанов (1957) установил, что как у долгунцов, так и у масличных льнов семена прорастают при температурах не ниже 3-5°, а 5-6° являются минимальной температурой (t_{\min}°) появления всходов. По оценкам этого автора такой же температурный минимум 5-6° сохраняется и во время фазы "ёлочки", но с начала формирования генеративных органов и до окончания налива семян t_{\min}° повышена до 10-12°. По этим показателям не были обнаружены различия между долгунцами и масличными льнами. По оценке же И. Я. Шарова (1958) для прохождения световой стадии в фазе "ёлочки" минимальной является одинаковая для разных генотипов льна температура 8-10°.

Иные результаты получают при оценках t_{\min}° величинами коэффициента регрессии сумм среднесуточных температур за меж-

фазные периоды на число дней этих периодов. При анализе таким методом данных наблюдений за развитием растений полевых посевов льна в разных климатических зонах, различавшихся по средним температурам за период цветения-созревание от 13,2° (Усть-Горельник) до 20,8° (Алма-Ата), А. А. Шиголев (1957) установил, что t_{\min}° развития льна в это время равна 5°, а необходимая сумма эффективных температур ($\Sigma t_{\text{эф}}^{\circ}$) за этот период – от 403 до 412°. По данным этого автора, $\Sigma t_{\text{эф}}^{\circ}$ составляют для льна за период посев-всходы около 60°, за период всходы-начало цветения от 418 до 441°. При этом он исходит из того, что для всех периодов вегетации льна $t_{\min}^{\circ}=5^{\circ}$.

Также по коэффициентам регрессии сумм температур на число дней Н. П. Трифонов (1969) установил, что в период от начала формирования зачаточных пыльников до образования первых тетрад пыльцы в верхнем цветке растений льна t_{\min}° равна для долгунцов Л-1120 и Светоч 2,5°, для масличных льнов Сибиряк 0,0°, Воронежский 1308 4,5°, Бухарский 32 4,7°. Однако эти данные менее надежны, так как опыты проводились в камерах искусственного климата, где велики температурные градиенты, а также потому, что автор использовал неравномерную шкалу вариантов температур 6, 8, 10 и 20°, поэтому погрешности в варианте 20° должны сильно менять наклон регрессий. Очевидно поэтому наблюдается отрицательная корреляция между полученными автором оценками t_{\min}° (от 0,0 у сорта из Турции № 2746 до 4,7° у Бухарского 32) и $\Sigma t_{\text{эф}}^{\circ}$ за изученный период (от 220° до 67° у тех же генотипов).

Максимальная температура для роста льна по оценке С. О. Гребинского (1961, с. 259) близка к 40°. А. С. Dillman и E. Toole (1937) установили, что семена масличного льна нормально прорастают и всходы хорошо растут при температурах не выше 30°, при 35° прорастание угнеталось, а при 40° семена совсем не проросли. По другим данным прорастание семян льна подавлялось уже при 30°, в еще большей степени оно угнеталось при 35 и 40°, полное подавление наступало при 45° (Pandey, Ojha, 1981). В условиях фитотрона при дневной температуре 35° и ночной 30° рост растений льна был угнетен с первых дней вегетации, при этом наблюдалась массовая гибель сеянцев, а у оставшихся в живых растений не наступала фаза бутонизации и цветения, практически к нулю сводилась продуктивность (Клюка, 1990). В полевых условиях может наблюдаться подгорание побегов льна при высокой температуре

воздуха в фазе быстрого роста (Фоменко, 1973). При дневном нагревании поверхности почвы до 54° стебли молодых растений льна могут поражаться "тепловой язвой" (Reddy, Brentzel, 1922). У растений высотой менее 7,5 см при этом образуется сплошное кольцо омертвевшей ткани у основания стебля, и он переламывается, если вследствие недостаточной влажности почвы не образуются своевременно придаточные корни.

По вопросу о том, какую температуру можно считать оптимальной для льна, разные авторы предлагают различные оценки. Объясняется это не только трудностями определения этого показателя. Оптимум температуры может изменяться в зависимости от особенностей изучаемых генотипов и конкретных экологических условий. Например, при недостаточной влагообеспеченности полевых посевов оптимальная температура для формирования урожая тем ниже, чем значительней дефицит влаги. Важно также учитывать, что является критерием оптимальности. В качестве примера можно привести результаты исследований Н. П. Трифонова (1973). В опытах с разными сортами масличного и прядильного льна он установил, что в диапазоне температур от 4 до 12° в течение периода от прорастания семени до цветения растений даже у льновкудряшей подавляется кущение, а длина стебля оказывается максимальной у всех сортов. При температурах же выше 12° кустились даже долгунцы, у всех изученных сортов возрастали урожаи семян. Если же во время формирования пыльцы температура повышалась до 25-30°, то рано подавлялся рост главного стебля, пробуждались пазушные почки по всей его длине, уменьшалось число коробочек, формировались щуплые семена.

У. Вoyer (1975) считает, что для выращивания льна в фитотроне оптимальным является температурный режим 18° днем и 10° ночью в течение всей вегетации. На основании долгосрочных наблюдений в Чехословакии было установлено, что как для льна, так и для рапса оптимальны среднемесячные температуры 8° в апреле, 13° в мае, 16° в июне и 18° в июле в сочетании с повышением количества осадков с 45 мм в апреле до 75 мм в июне и их уменьшением до 65 мм в июле (Голы, 1977, с. 15).

По критерию скорости появления проростков 20-25° являются оптимальными температурами при прорастании семян масличного льна (Pandey, Ojha, 1981). С точки же зрения влияния на продуктивность посевов В. Н. Степанов (1957) считает оптималь-

ными для фазы всходов диапазоны температур от 9 до 12° для долгунцов и от 6 до 12° для масличных льнов. По А. И. Руденко (1950, с. 101) в эту фазу для льна наиболее благоприятны температуры от 8 до 12°, а, по мнению В. И. Софинской (1963), в период посев-всходы для льна оптимальна температура выше 14°, что позволяет получать всходы на 8-й день.

По вопросу о благоприятных температурах для льна в фазе "ёлочки" в литературе также высказаны различные мнения. Для долгунцов разными авторами предложены следующие оценки диапазона оптимальных температур в эту фазу: 14-16° (Степанов, 1957), 13-15° (Шаров, 1958), 12-15° (Сизов, 1952^a), 10-14° (Сизов, 1968) и 8-12° (Софинская, 1963). Для масличных льнов в фазе "ёлочки" оптимальны температуры 14-16° по В. Н. Степанову (1957), а по оценкам И. Я. Шарова (1958) для межеумков – от 16 до 18°, для кудряшей – от 19 до 22°.

В период формирования генеративных органов и быстрого роста стебля для льнов-долгунцов оптимальны по оценкам ряда авторов температуры 12-15° (Сизов, 1958; Софинская, 1963), 15-16° (Сизов, 1968), 15-17° (Руденко, 1950, с. 102), 16-19° (Степанов, 1957), 18-22° (Шаров, 1958; Шевелуха, 1977, с. 152). Для масличных льнов в этот период наиболее благоприятны, по данным В. Н. Степанова (1957), температуры от 17 до 21°. Ю. П. Буряков с соавторами (1971, с. 13) считают оптимальными температурами для прохождения фазы цветения масличным льном 20-22°. Для проведения скрещиваний льна наиболее благоприятны среднесуточные температуры воздуха 13-21° (Пашина, 1986). Прорастает пыльца льна и растут пыльцевые трубки быстрее при температуре 28°, чем при 22°, но с повышением ее до 28° и, особенно, до 35° увеличивается процент ненормально прорастающей пыльцы (Ghai, Kalia, 1977).

И. А. Сизов (1952^b) считает, что среднесуточные температуры 15-20° с фазы цветения оптимальны для уплотнения волокнистых пучков в стебле льна. Для формирования семян и их созревания более благоприятными, по его мнению, являются повышенные до 20-25° среднесуточные температуры (Сизов, 1958). Однако по оценкам В. Н. Степанова (1957), оптимальны в этот период температуры 16-18° для долгунцов и 16-22° для масличных льнов.

При проведении опытов в камерах искусственного климата получаются результаты, трудно согласуемые с результатами исследований, проводимых с целью изучения влияния уровней температур с фазы цветения на продуктивность полевых посевов льна. И. А. Минкевич (1951) считал, что особенности расположения ареала возделывания масличного льна обусловлены его повышенными требованиями к теплу, особенно в период созревания. Это подтверждает П. И. Колосков (1933), показавший, что зона возделывания льнов-межеумков лежит между июльскими изотермами 20 и 25°, а кудряшей – между июльскими изотермами 25 и 28-30°. Однако в камерах искусственного климата наиболее благоприятной для роста масличного льна была температура от всходов до цветения 15,5°, а ее повышение в этот период с 21 до 26,6° сильно угнетало лён (Yermanos, Goodin, 1965). При переводе растений масличного льна в условия разных вариантов температур с фазы цветения также оказалось, что наибольшие урожаи семян и масла были получены при температурах 15-16° (Dybing, Zimmerman, 1965, 1966), а также при режимах 15/10° (день/ночь) и 18/13° (Green, 1986^a). Максимально крупные семена также формировались при температурах после цветения 15° (Dybing, Carsrud, 1966; Dybing, Zimmerman, 1966; Green, 1986a) и 13-18° (Жданова, 1969). У растений масличного льна, помещенных с фазы цветения в условия дневных температур 21-25° при ночных 16-20°, быстро прекращались цветение, рост и накопление биомассы, а затем угнетался и налив семян (Dybing, Zimmerman, 1966; Green, 1986a). Поскольку при таких температурных условиях в полевых посевах масличный лён плодоносит нормально, полученные в камерах искусственного климата результаты трудно объяснить. В некоторой степени это может быть связано с разной адаптацией генотипов. В частности, D. M. Yermanos и J. R. Goodin (1965) установили, что при температурах с фазы цветения 21 и 26,6° растения сорта льна Дакота 48-94 плодоносили, а сорта Канпур 1150 не дали урожая семян, хотя до цветения этот сорт лучше рос при таких температурах, чем при 10°.

О том, что реакция на температурные условия разных генотипов льна может быть различной, свидетельствует также существование озимых стелющихся льнов, возделывавшихся при осеннем севе в Закавказье и Турции (Сизов, 1952^b). Исследованиями Г. С. Воскресенской (1954) было установлено, что в условиях Краснодара при отсутствии снежного покрова озимый лён

Малоазиатский 3/310 перенес без повреждений мороз $-11,3^{\circ}$. Менее устойчивым оказался образец Малоазиатский 49/200, а при высева под зиму мегрельского озимого льна к весне перезимовало 33,1% растений при обычном способе сева, а при посеве в неглубокие борозды – 92,0%. Лучшая перезимовка растений при посеве в борозды объясняется тем, что корни озимого льна в меньшей степени устойчивы к морозу, чем побеги. При испытании 16 сортов озимого льна в Польше близ Пулав зимостойкость оказалась выше у тех генотипов, растения которых в большей мере имели простратный габитус, то есть стелющиеся по почве побеги; у наиболее устойчивых сортов количество перезимовавших растений достигало 85%, а урожай семян – до 18,5 ц/га при урожайности ярового масличного сорта LCSD 200 13,8 ц/га (Piech, 1971). Гибель части растений в течение зимы может компенсироваться увеличением у выживших растений количества побегов кущения, число которых у озимого льна варьирует от 4-6 до 20 (Синская, 1954⁶). G. Piquemal (1986, 1987) считает перспективным возделывание озимого льна на юге Франции после создания адаптированных к местному климату сортов.

Наследственные различия по устойчивости к отрицательным температурам выявлены и среди сортов льна, высеваемых весной. Обычные сорта переносят заморозки до -4° или -5° как после всходов, так и в фазе “елочки” (Сизов, 1952⁶; Steinrisser, 1988). Некоторые сорта выдерживают временное понижение температуры до -6° (Руденко, 1950, с. 101), а алтайские льны могут переносить кратковременные весенние заморозки до -6° или -7° (Сизов, 1952^a). Сорт прядильного льна Светоч оказался значительно устойчивее к заморозкам, чем сорт ВНИИЛ-17, но растения всех сортов погибали при температуре -8° (Давидян, Рыкова, 1980). При заморозке $-5,2^{\circ}$ на поверхности почвы гибель растений на делянках сортоиспытания масличного льна составила от 26,6% у сорта ВНИИМК 58 до 55,8% у сортов Гибрид 30 и Воронежский 1308 (Рыжеева, 1967).

Изменяется устойчивость растений к отрицательным температурам и в течение онтогенеза льна. По данным И. Я. Шарова (1963), сухие семена льна сохраняют всхожесть при температурах до -50° , влажные теряют ее при -15° , у наклюнувшихся семян всхожесть частично теряется при воздействии на них температуры от -3° до -5° в течение 15 суток, всходы выдерживают 6-часовой заморозок на поверхности почвы -2° , -4° , но гибнут при -5° , -6° , а сеянцы в фазе 2-3 пар листьев выдерживали -2° , -3° , а гибли при -4° , -5° . По

оценкам В. Н. Степанова (1948) начало повреждения и частичная гибель растений льна наблюдается при отрицательных температурах в фазе всходов от -5° до -7° , в период цветения – от -1° до -2° , во время налива семян – от -2° до -4° , а гибнет большинство растений при температурах в те же фазы -7° , -2° и -4° соответственно.

Устойчивость льна к отрицательным температурам может меняться в зависимости от состояния растений. Например, Е. И. Павлов (1986) установил, что при выдерживании проростков длиной 5 мм в холодильнике при -7° с экспозицией до 25 минут гибнут самые слаборазвитые особи. В опытах Г. С. Воскресенской (1954) в результате закалки низкими температурами высеянного осенью долгунца Прядильщик растения выдержали в декабре мороз $-7,4^{\circ}$ и погибли только при морозе $-11,3^{\circ}$. Устойчивость льна к морозу тем выше, чем ниже содержание воды в побегах растений к моменту температурного воздействия, а зависимости между содержанием сахаров или пролина и морозоустойчивостью льна не обнаружены (Menoux, 1986). При оценках действия заморозков на лён следует учитывать, что температура органов растений в вечерние и ночные часы на $2-3^{\circ}$ ниже показаний термометра в метеорологической будке (Степанов, 1948).

По оценке Д. И. Шашко (1967, с. 324), вегетация масличного льна должна начинаться при среднесуточных температурах $6-7^{\circ}$. Л. В. Комоцкая (1977) пришла к выводу, что вероятность повреждения всходов долгунца заморозками и блошками в Нечерноземной зоне минимальна в том случае, если сев приходится на дату весеннего перехода среднесуточной температуры через 8° . В Германии установлено (Dietzsch, 1989), что полевая всхожесть семян прядильного льна максимальна при высеве их в почву, прогретую до $7-11^{\circ}$, а масличный лён рекомендуют сеять при $3-4^{\circ}$ (Friedt, Bickert, 1992). В Румынии рекомендуют сеять прядильный лён с 15 апреля, а масличный с 25 марта, когда в среднем почва на глубине 5 см прогревается до $4-6^{\circ}$ (Bondarev et al., 1981; Anonymous, 1989). По мнению И. А. Сизова (1958), сеять лён нужно одновременно с ранними зерновыми культурами, когда температура почвы на глубине 5-10 см поднимется до $7-8^{\circ}$. Л. Д. Фоменко (1973) считает такую рекомендацию неверной. Он установил, что высеянные на глубину 1-1,5 см в непрогретую почву семена льна в течение месяца не теряют всхожесть даже при отрицательных температурах, а при прогревании почвы до $6-8^{\circ}$ дают нормальные всходы и продуктивные растения.

О влиянии температуры корневой зоны на продуктивность льна опубликованы противоречивые данные. Как С. И. Радченко (1975), так и С. D. Dybing (1969) выращивали лён в водной культуре. С. D. Dybing обнаружил, что по мере повышения температуры в зоне корней от 15° до 25° возрастал урожай семян льна, а в опытах С. И Радченко сырая масса надземных органов снизилась с 6,9 г на 10 растений при 10° до 0,8 г на 10 растений при 34° в зоне корней. Если же лён выращивался в почве, то чем ниже была ее температура в диапазоне от 24° до 7°, тем меньше цинка поступало в надземные органы, поэтому у растений на холодной почве усыхал главный побег, усиливалось ветвление стебля, возникал хлороз листьев (Moraghan, 1978).

2.2. ОТНОШЕНИЕ К ЭДАФИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

На территории ареала произрастания льна расположены почвы таких климатических зон, как таежно-лесная, лесная, лесостепная, степная, сухостепная, пустынно-степная, зон сухих и влажных субтропиков. Широкая экологическая потенция льна обеспечивает возможность его возделывания на разнообразных типах почв перечисленных зон. Посевы льна-долгунца размещены в России в основном в Нечерноземной зоне, поэтому выращивается он преимущественно на дерново-подзолистых и серых лесных почвах (Карпова, 1976). Масличный лён может успешно культивироваться как на этих почвах, так и на почвах большинства остальных типов. Однако наиболее благоприятны для него черноземы и темно-каштановые почвы (Минкевич, 1957, с. 73; Буряков и др., 1971, с. 14). На бурой почве формируются корневые системы растений льна с меньшей общей и активной поверхностью, чем на черноземе, но при достаточной влагообеспеченности урожаяи семян на этих почвах оказываются одинаковыми, более низок он на бурой почве лишь при дефиците влаги (Vrzalova, 1969). Продуктивность масличного льна существенно не различалась при его выращивании на карбонатных и бескарбонатных почвах (Bailey, Grant, 1989). Высокие урожаи семян масличного льна можно получать на кислых и бедных гумусом почвах при условии правильной их обработки и внесении удобрений (Минкевич, 1957, с. 73; Hermant, 1973).

Лён может расти на почвах разного механического состава. Однако при его возделывании на наиболее легких и наиболее тяже-

лых почвах, характеризующихся низкой полезной влагоемкостью, повышено отрицательное влияние засух на продуктивность льна (Богуславский, 1958; Буряков и др., 1971, с. 14). Кроме того, тяжелые заплывающие почвы мало пригодны под масличный лён вследствие образования корки на их поверхности (Минкевич, 1957, с. 73, 98). Поэтому наиболее пригодны для льна суглинки среднего механического состава (Буряков и др., 1971, с. 14; Steinrisser, 1988; Kumar, 1989). В условиях достаточной влагообеспеченности для льна благоприятней более легкие почвы, при выращивании на которых повышен коэффициент использования азота удобрений, увеличена продуктивность растений (Lahola, 1978). Обеспечение оптимальной структуры почвы более тяжелого механического состава повышает эффективность использования осадков и урожаи семян масличного льна (Грибкова, 1969, с. 81). Лён слабо реагирует на увеличение глубины пахотного слоя и может не снижать урожай семян при поверхностной обработке почвы (Митчерлих, 1957, с. 250; Акиндинов, 1961; Гриценко, 1977; Catargiu, 1988).

Классифицируя культурные растения по их отношению к кислотности почв, А. Демолон (1961, с. 235) отнес лён к числу ацидофильных растений. Н. П. Ремезов и С. В. Щерба (1938, с. 316), И. В. Гулякин (1977, с. 147) и другие авторы также считают, что для льна оптимальна слабокислая реакция почвенного раствора. Существует также мнение, что лён страдает от повышенного содержания кальция в почве, является кальциефобным растением (Авдонин, Ампилогов, 1974; Панников, Минеев, 1977, с. 368; Масленникова, 1979). Однако такие характеристики, относящиеся преимущественно к прядильному льну, не согласуются с фактом успешного возделывания масличного льна на почвах с нейтральной или слабощелочной реакцией, содержащих соответственно достаточное или избыточное количество кальция. Более того, L. D. Bailey и С. А. Grant (1989) не нашли значимых различий в урожайности масличного льна при его выращивании на карбонатных и бескарбонатных почвах. По данным И. А. Сизова (1952^b), масличные льны южного происхождения хуже долгунцов переносят повышенную кислотность почвы. E. Boguslawski (1938) экспериментально показал, что масличный лён не только выносливее прядильного к известкованию почв до нейтральной и слабощелочной реакции, но и положительно реагирует на такую мелиорацию почвы. У прядильного же льна при этом снижался урожай соломы, но не семян.

Прядильный лён возделывается преимущественно на кислых почвах, поэтому изучение зависимости его продуктивности от показателя реакции почвенного раствора (рН), безусловно, необходимо. Однако оптимальные для льна значения рН по оценкам разных авторов не совпадают, варьируя от 5,0-6,0 (А. М. и Д. М.Гродзинские, 1973, с. 520) и 5,5-6,5 (Авдонин, 1972, с. 23; Авдонин, Ампилогов, 1974; Панников, Минеев, 1977, с. 368), 5,9-6,5 (Авдонин, 1965; Новожилова, 1976) до 6,8 и выше (Щербаков, 1936), 5,5-7,2 (Steinrisser, 1988) и 6,5-8,0 (Митчерлих, 1957, с. 238).

Если концентрация ионов водорода в почвенном растворе отклоняется от оптимального диапазона рН в сторону более кислой реакции среды, то даже лён-долгунец в большей степени снижает продуктивность, чем при подщелачивании почвы до рН 8,5 (Авдонин, Ампилогов, 1974). При усилении кислотности почвенного раствора ниже рН 5 из кристаллических решеток глинистых минералов высвобождаются ионы алюминия, которые перемещаются в обменные позиции и поступают в раствор (Томпсон, Трой, 1982, с. 160). Содержание подвижного алюминия до 2 мг на 100 г почвы и более токсично для льна (Голубев, 1954; Гулякин, 1977, с. 147; Панников, Минеев, 1977, с. 368). Если в среде нет подвижного алюминия, то при рН 4 раствора по сравнению с рН 6 снижение урожая у льна было меньше, чем у свеклы, овса, белой горчицы, картофеля, пшеницы, подсолнечника, а при рН 4 в сочетании с содержанием алюминия от 2 до 6 мг/л продуктивность льна и белой горчицы снижалась в значительно большей степени, чем у подсолнечника, овса, гороха и ряда других культур (Мещеряков, 1937). М. В. Новожилова (1976) считает, что на кислой почве лён-долгунец страдает в первую очередь от наличия в почве подвижного алюминия, оказывающего отрицательное действие на растения в большей степени, чем ионы водорода. Высокая степень токсичности для льна подвижного алюминия обусловлена тем, что по интенсивности поглощения его ионов лён превосходит подсолнечник, горох, овес, пшеницу и другие растения (Мещеряков, 1937; Голубев, 1954).

Узкие диапазоны оптимальных значений рН обусловлены не только токсичностью подвижного алюминия (и марганца) в кислых почвах, но и снижением доступности элементов минерального питания при неоптимальных уровнях рН. Поэтому в некоторой степени отрицательное влияние на лён низких значений рН почвенного раствора может устраняться повышенным содержанием доступного

фосфора в среде (Мещеряков, 1937; Голубев, 1954). При хорошей обеспеченности элементами минерального питания и отсутствии в среде алюминия лён хорошо развивается на растворах Кнопа даже при pH 4,09 (Щербаков, 1936). На основании результатов подобных исследований Э. А. Митчерлих (1957, с. 237) сделал вывод: "... если растения имеют достаточно питательных веществ для получения наивысшего урожая, то на высоту урожая могут влиять лишь крайние значения pH почвы (pH ниже 4,5 и выше 8,5)". В частности, он показал (с. 238), что при оптимальном диапазоне pH 6,5-8,0 для льна он может расти и давать урожай в интервале pH 5,5-9,0.

При устранении излишней кислотности почвы внесением извести также нарушаются условия минерального питания льна. При этом усиливается поглощение кальция и подавляется усвоение калия, бора. Поэтому под лён вносят умеренные дозы извести, сочетая это с внесением калийных, магниевых и борных удобрений (Авдонин, Ампилогов, 1974; Гулякин, 1977; Масленникова, 1979).

В отличие от льна-долгунца для масличного льна более важна способность произрастать на почвах с повышенным содержанием солей, чем на кислых почвах. Обычно лён относят к группе растений с низкой солеустойчивостью (Соколов и др., 1938, с. 184; А. М. и Д. М. Гродзинские, 1973, с. 521; Fowler, Hamm, 1980; El Nakhlawy, El Fawal, 1989). Растения льна-долгунца погибают от повышенной концентрации почвенного раствора при внесении таких доз минеральных удобрений, которые оптимальны для овса, сахарной свеклы, картофеля, конопли и других культур, для нормального роста льна доза одновременно вносимых туков должна быть в 3 раза меньше (Соколов и др. 1938, с. 184). Однако на основе американского опыта возделывания полевых культур на засоленных землях Э. Рассел (1955, с. 543) отнес масличный лён к группе растений со средней солеустойчивостью, в которую включил также овес, ячмень, подсолнечник и ряд других культур.

А. М. и Д. М. Гродзинские (1973, с. 521) и I. Abo-Elsaod с соавторами (1974) считают, что содержание солей от 0,1 до 0,4% в сухой массе почвы лён выносит без значительного снижения урожая семян и стеблей. При содержании в почве 0,6% растворимых солей урожай всей биомассы и семян льна снижается на 50% по сравнению с показателями на незасоленной почве (Mitkees et al., 1972). С. Tesu с соавторами (1978) иначе оценили степень толерантности масличного льна к засоленным черноземам. По их данным, урожай

семян льна снижается на 50% при засоленности почвы 0,059%, а при содержании солей 0,126% растения льна засыхают.

Причинами изменчивости уровня солеустойчивости льна могут быть разный состав солей, неодинаковые метеорологические условия, генотипические различия. Как лабораторными, так и полевыми опытами установлена значительно более высокая степень токсичности хлоридов, чем сульфатов при прорастании семян масличного льна, росте его проростков и формировании урожая полевыми посевами (Tesu et al., 1978; El Nakhlawy, El Fawal, 1989). При внесении в питательный раствор по 120 м-экв/л NaCl или CaCl₂ засоление хлористым натрием снизило урожай семян в 3,8 раза, а хлористым кальцием – в 16,7 раз (Соколов, 1937). Масличный лён устойчив к высокому содержанию натрия в поглощающем комплексе Na-засоленных почв: с увеличением доли этого катиона в 4,8 раза с 7,7 до 37,0% урожай семян льна снижался в 2,2 раза с 16,0 до 7,4 ц/га, а урожай семян сафлора – в 6,4 раза с 7,1 до 1,1 ц/га при увеличении доли натрия в поглощающем комплексе в 5,8 раза с 7,6 до 44,2% (Singh et al., 1981). При содержании в поливной воде 3,5 мг/л бора наблюдалось пожелтение, а затем побурение окончивших рост листьев льна, а при 12 мг/л бора сильно подавлялся рост растений, резко снижался урожай семян на незасоленной почве и в меньшей мере на засоленной (Chauhan et al., 1984). В годы с умеренными летними температурами и увеличенным количеством осадков солеустойчивость льна выше, чем в условиях летней жары и засухи (Fower, Hamm, 1980).

В результате изучения большого числа сортов и коллекционных образцов льна на делянках с разным уровнем солей в почве M. Rai и T. S. Sinha (1980) выявили наследственную изменчивость по реакции растений на засоление и отобрали наиболее солеустойчивые сорта. При испытаниях разных генотипов масличного льна на нормальных и засоленных почвах было установлено (Singh, 1979), что в результате фенотипического проявления наследственных различий по солеустойчивости на натриевых почвах увеличена генотипическая вариация признаков кустистости и массы 1000 семян. Методом культивирования каллусов из гипокотилей проростков сорта льна McGregor на селективной среде с содержанием солей 2,5-3% была получена высоко солеустойчивая линия STS II, не уступающая обычным сортам масличного льна по урожаям и масличности

семян на незасоленных почвах (McHughen, 1987; Rowland et al., 1988).

2.3. ОТНОШЕНИЕ К БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

На растение льна оказывают влияние не только климатические, эдафические и другие абиогенные факторы неорганической среды, действие которых изучает аутоэкология (экология особей). Произрастая в полевом посеве, растение испытывает не менее, а часто более действенное влияние соседних растений льна и организмов нескольких десятков других видов флоры, фауны и микрофлоры полевого сообщества – агроценоза. Сумма воздействий, которое оказывает живое окружение организма, является его биоценотической средой. Биотические факторы этой среды изучаются синэкологией (экологией сообществ).

2.3.1. *Внутривидовая конкуренция.* Внутривидовые взаимодействия в агроценозе льна определяются в первую очередь конкуренцией между соседними растениями за ресурсы среды. Для демонстрации того, насколько сильно она влияет на жизнедеятельность как прядильного, так и масличного льна достаточно сопоставить ряд фактов. Например, М. А. Khan с соавторами (1976) показали, что при увеличении расстояний между растениями в полевых посевах льна с 2,54 см до 15,24 см число коробочек на растении возросло в среднем у прядильного сорта Wiera с 3,4 до 39,8, у масличного сорта Redwing с 3,6 до 58,5, а среднее число стеблей на растение – с 1,0 до 3,0 и с 1,0 до 3,2 соответственно. При свободном стоянии растений льна-долгунца значительно увеличивается ветвление от основания стебля (Синская, 1954^а). При достаточной площади питания в посевах масличного льна растения образуют по 100-150 коробочек (Сизов, 1952^б; Рогаш, 1976). Однако в производственных посевах масличного льна в среднем на одном растении имеется 11-12 полноценных коробочек (Пьянков, 1956; Минкевич, 1957, с. 43), а в оптимальных по густоте полевых посевах льна-долгунца растения неветвисты, на единственном стебле имеют от 1 до 3 коробочек (Рогаш, 1976).

У растений льна-долгунца, образовавших одну коробочку, максимальны показатели крепости волокна и его содержания в

стебле, при двух и трех коробочках на стебле наиболее высок выход длинного волокна, а растения с четырьмя и большим числом коробочек получают сниженные оценки по всем этим показателям (Абрамов, 1976). К оптимальному фенотипу долгунца предъявляются также требования толщины стебля 1-1,5 мм и его длины 70-85 см (Рогаш, 1976), максимальной длины технической части стебля за счет короткого соцветия и отсутствия образования неполноценных дополнительных стеблей вследствие подавления кущения (Сизов, 1952^б).

Перечисленные требования к оптимальному фенотипу долгунца в некоторой степени достигаются за счет селекции на увеличение выхода полезной продукции и повышение ее качества, но главным образом обеспечиваются конкурентным взаимоугнетением растений в густых посевах. При этом подавляется базальное ветвление стебля (Синская, 1954^а), обеспечивается его максимальная длина (Рогаш, 1976), минимальные величины толщины стебля и длины соцветия (Сизов, 1952^б), наибольшие показатели технической длины стебля, выравненности стеблестоя и количества однокоробочных растений (Воронкова, 1982). Необходимая для этого интенсивность конкуренции достигается при густотах стеблестоя от 1800 раст./м² (Dachler, 1988) до 2000 раст./м² (Сизов, 1952^б) и даже 2200-2500 раст./м² (Рогаш, 1976).

К оптимальному фенотипу масличного льна предъявляются иные требования. Растение должно формировать большее число коробочек, эффективно использовать доступные ему ресурсы среды для создания наивысшего урожая семян относительно освоенной им площади питания в посевах. При одинаковой длительности вегетации урожай всей биомассы определяется ресурсами местообитания (Дьяков, 2002), поэтому по накоплению сухой массы сорта долгунцов, межеумков и кудряшей практически не различаются (Seehuber et al., 1987). Более высокие урожаи семян масличных сортов обусловлены увеличенными значениями уборочных индексов (доли семян в общей биомассе). На примере ряда полевых культур показано (Дьяков, 2002), что формирующиеся в оптимально загущенных посевах фенотипы растений также характеризуются более высокими величинами уборочных индексов, чем растения тех же сортов в избыточно загущенных или разреженных агроценозах. В опытах с сортами масличного льна при разных густотах посевов также наблюдается закономерное изменение доли семян в биомассе (Мо-

лочаева, 1955^а). Вычисления по данным Дж. Альгрена и соавторов (1953, с. 124) показывают, что доля семян в надземной биомассе льна составила при максимальной в опыте густоте 31,9%, последовательно возрастала по мере ее уменьшения, достигнув 37,5% при густоте в 3,7 раза меньшей, и затем опять снизилась при дальнейшем уменьшении густоты посева льна.

По данным И. В. Бородина (1956), и редко стоящие растения льна способны эффективно использовать большую площадь питания. За счет интенсивного ветвления стебля и образования на растениях большого числа коробочек посевы масличного льна могут в благоприятных условиях давать высокий урожай даже при густоте 50 раст./м². В опытах этого автора в условиях Новосибирской области средняя урожайность посевов сорта Сибиряк составляла при густотах менее 100 раст./м² 23,0 ц/га, 200-300 раст./м² 23,4 ц/га, 400-500 раст./м² 23,5 ц/га, более 600 раст./м² 22,5 ц/га, а средние урожаи семян с одного растения 5,05 г, 0,96, 0,52 и 0,32 г соответственно. Исследованиями других авторов также было установлено, что урожайность агроценозов масличного льна в небольшой степени варьирует в широком диапазоне густот стояния растений в полевых посевах (Молочаева, 1952, 1955^б; Выдрин, 1956). Из этого следует, что в отличие от прядильного растения масличного льна способны адаптироваться к площадям питания различной величины, формируя при этом оптимальные фенотипы, эффективно использующие ресурсы внешней среды на создание полезной продукции. Однако при слишком малых густотах посевов возможен избыточный вегетативный рост растений, возрастает продолжительность цветения и затягивается созревание, увеличивается засоренность посевов, повышается риск снижения урожая вследствие повреждения всходов льянными блошками. При избыточных густотах многие растения в условиях засухи могут быть неплодоносными, а в благоприятных условиях возможно полегание посевов.

Для разных климатических зон рекомендованы различные нормы высева семян и оптимальные густоты посевов масличного льна. Его норма высева во Франции 10-12 млн./га всхожих семян (Hermant, 1973). В Англии высевается в среднем 66 кг/га, а наибольшие урожаи получены при высева 8,25 млн. семян на 1 га и густоте стояния не менее 700 раст./м² (Long, 1989). В Бельгии оптимальной была норма высева 8,5 млн. жизнеспособных семян на 1 га (Delhayе, 1974). Оптимальными нормами высева масличного льна в

Чехословакии оказались во влажной зоне 7,5-8,0, а в более сухой зоне – 12,5 млн. всхожих семян на 1 га (Novotny, 1979). В условиях Румынии были выявлены различия между сортами льна по оптимальной норме высева: для сорта двойного использования Истру 9-11 млн./га всхожих семян, а для масличных сортов Дета – 8-10 млн./га и Азур – 6-8 млн./га всхожих семян (Bondarev et al., 1979). Для Западной Сибири и Урала Ю. П. Буряков с соавторами (1971) рекомендуют норму высева масличного льна 40-60 кг/га (6-8 млн. всхожих семян) с тем, чтобы перед уборкой было не менее 400-500 раст./м², а для засушливой зоны Самарской области – около 30 кг/га (4 млн. всхожих семян). В Алтайском крае В. И. Выдрин (1956) получил максимальные урожаи масличного льна Сибиряк при нормах высева в засушливый год 50 кг/га (595 раст./м² к уборке), в условиях влажного сезона – 80 кг/га (860 раст./м² к уборке). По И. А. Минкевичу (1957, с. 96-98) наивысшие урожаи масличный лён дает при нормах высева на Северном Кавказе и в Ростовской области 50 кг/га, а в Средней Азии на богаре 25-40 кг/га, на поливных землях – 20-30 кг/га. Для масличного льна в Индии при его севе в октябре рекомендована норма высева 25 кг/га (Kumar, 1989). При обследовании производственных посевов масличного льна в разных зонах России выявлено закономерное уменьшение густоты стеблестоя при продвижении с севера на юг с 520 шт./м² в Орловской области до 210 шт./м² в Астраханской области (Пьянков, 1956).

При возделывании межеумка на семена и волокно рекомендуется увеличивать норму высева в условиях России на 20-25 кг/га (Минкевич, 1957, с. 98), в Германии – на 25-40 кг/га (Богуславский, 1958). В исследованиях с сортами ВНИИМК 5237 и Донской 166 Е. А. Молочаева (1955^а, 1955^б) установила, что оптимальные фенотипы растений льна для двустороннего использования формируются при нормах высева 60-80 кг/га. При таких нормах число растений на 1 м² посева варьировало в начале вегетации от 586 до 789, а к уборке – от 450 до 625 (Молочаева, 1952). Взаимоугнетение растений в таких посевах подавляет образование боковых побегов от основания стебля, уменьшает толщину стебля до 1,3-1,4 мм. Вследствие конкуренции за влагу между растениями в таких посевах уменьшена общая длина стебля, но не его технической части, поскольку более коротким и менее продуктивным становится каждое соцветие, однако за счет увеличения числа растений урожай семян с гектара изменяется незначительно (Молочаева, 1955^а, 1955^б).

Взаимоугнетение растений льна в полевых посевах обусловлено как конкуренцией за свет между побегами соседних растений, так и конкуренцией между их корневыми системами за почвенные запасы влаги и питательных веществ. Разный характер влияния конкуренции между надземными и подземными органами на рост стеблей льна позволяет судить о факторах среды, лимитирующих рост растений. Затенение побегов льна приводит к удлинению стеблей (Ильина, 1954; Афонин, Миронова, 1983), а при недостатке как влаги (Фортулатова, 1928), так и питательных веществ, особенно азота, в почве (Петрова, 1976) рост стеблей угнетается. Оптимальный фенотип прядильного льна формируется в том случае, если растения получают достаточные количества влаги, азота, фосфора, поэтому конкурируют преимущественно за свет. Выполнить эти условия в полной мере трудно, поэтому даже в самой благоприятной для прядильного льна зоне на северо-западе России при увеличении густоты посевов с 400 раст./м² до 800 и до 1600 раст./м² длина стеблей растений разных сортов долгунца не увеличивалась, а сокращалась (Сизов, 1952⁶). Это означает, что с усилением взаимозатенения побегов в еще большей степени влияло на рост льна усиление конкуренции между корневыми системами. В опытах А. А. Плотникова (1949) высота растений льна-долгунца была максимальной при густоте посева 1000 раст./м², в более редких посевах она уменьшалась вследствие ослабления конкуренции за свет, а при густотах стояния 2000-4000 раст./м² растения были низкорослыми вследствие преобладающего влияния на рост стеблей конкуренции между корневыми системами.

В течение вегетации обычно происходит смена конкурентных ситуаций. На рост растений вначале преимущественное влияние оказывает конкуренция между побегами за свет, а по мере истощения почвенных запасов влаги и питательных веществ на ростовые процессы начинает оказывать большее влияние конкуренция между корнями. В опытах с масличным льном во влажные годы в Краснодаре Е. А. Молочаева (1952) обнаружила, что при достаточных влагозапасах почвы в первые периоды вегетации рост стеблей в высоту у растений густых посевов происходил быстрее, чем в разреженных посевах, а с истощением запасов влаги замедляется рост стеблей в тем большей степени, чем больше густота стояния растений. При малом количестве осадков в той же зоне отставание роста льна в густых посевах начиналось на 15-18 дней раньше, чем во

влажные годы, а в еще более засушливых условиях в Ростовской области подавление роста стеблей льна в густых посевах наблюдалось с первых дней вегетации (Молочаева, 1955^б). К концу вегетации высота растений масличного льна оказывалась тем меньше, чем выше была норма высева семян от 20 до 100 кг/га при испытаниях не только в засушливой зоне Самарской области, но и Ростовской и Воронежской областях, в Краснодаре (Молочаева, 1955^а).

Такие важные зависимые от конкуренции характеристики посева, как степень нижнего ветвления, рост стебля, образование бутонов и цветков, ветвление соцветия, формирование коробочек и семян, изреживание стеблестоя определяются в разные периоды вегетации льна. Поэтому важно знать общие закономерности развития конкурентных взаимосвязей в агроценозах. По А. Б. Дьякову (2002), в становлении агроценоза как целостной системы выделяются три основных этапа. В начале вегетации, пока суммарная биомасса сообщества растений и его суммарные потребности в ресурсах среды невелики, конкуренция отсутствует, поэтому фенотипическая реализация генетически обусловленного потенциала растений не ограничивается их взаимоугнетением. С ростом растений увеличиваются общая биомасса и потребности сообщества тем быстрее, чем больше растений на единице площади посева. Когда их суммарные потребности в лимитирующих рост факторах среды превысят количества имеющихся в наличии ресурсов этих факторов в агроценозе, в посеве начинается конкуренция тем раньше, чем больше растений на единице площади посева. Это вынуждает растения адаптироваться к дефициту тех факторов, которые находятся в минимуме. В течение этого второго периода развития агроценоза продолжается увеличение биомассы растений и суммарных потребностей сообщества до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие продукционных процессов с условиями местообитания. Такое состояние ценоза называется компенсационным, поскольку в пределах этой области густот двукратное увеличение числа растений на единице площади приводит к уменьшению биомассы одной особи в среднем в два раза.

О том, что посевы масличного льна во время бутонизации и цветения находятся в компенсационном состоянии, свидетельствуют результаты опытов многих авторов, изучавших влияние густоты посевов на число репродуктивных органов и урожаи семян с единицы

посевной площади. В опытах Е. А. Молочаевой (1952) нормы высева варьировали от 20 до 140 кг/га, однако количество цветков на 1 м² посевов было приблизительно одинаковым на всех вариантах за счет усиления ветвления побегов по мере уменьшения густоты стояния растений. V. Novotny (1979) изучал пять градаций густот посевов масличного льна от 700 до 1660 раст./м² и также установил, что число коробочек на 1 м² посева было почти одинаковым при всех густотах. При изменении норм высева семян льна в диапазоне от 20 до 100 кг/га также незначительно колебались урожаи семян (Иванов, Игнатъев, 1945; Молочаева 1955^а). Урожайность масличного льна не снижалась даже при уменьшении норм высева до 14,5 кг/га (Albrechtsen, Dybing, 1973), а также понижении густоты стояния растений в посевах до 100 раст./м² (Gubbels, 1978) и даже 50 раст./м² (Бородин, 1956). Это означает, что к периоду бутонизации и цветения растение масличного льна способно освоить и эффективно использовать ресурсы среды на площади питания в посевах до 100-200 см²/раст., а в посевах с густотами более 100 раст./м² к этому времени интенсивность конкуренции более высока. Она приводит к значительной дифференциации растений масличного льна по размерам (Максимчук, 1969), в результате чего гибнут слабые растения в количестве тем большем, чем гуще посев. При этом изреживание посева происходит не с фазы появления всходов, а во время ужесточения конкуренции в период цветения (Молочаева, 1952). Кроме того, при засухе в критический период наиболее угнетенные конкуренцией растения могут оказаться неплодоносными, причем доля таких растений в посевах сорта Сибиряк в опыте И. В. Выдрина (1956) возрастала с 5,3% при норме высева 30 кг/га до 35% при высева 100 кг семян на 1 га.

Для получения одностебельных растений льна-долгунца, а также межуемка, возделываемого на семена и волокно, конкуренция в полевом посевах должна начинаться так рано, чтобы был подавлен рост пазушных почек семядолей и нижних листьев. Е. А. Молочаева (1955а) обнаружила проявления конкуренции в посевах масличного льна уже в конце апреля-начале мая. По ее данным (Молочаева 1952, 1955^б), при норме высева 40 кг/га (после всходов 470 раст./м², к уборке 370 раст./м²) в период образования боковых побегов из базальных почек интенсивность конкуренции еще недостаточна для полного подавления кущения, а при норме высева 60 кг/га (после всходов 586 раст./м², к уборке не менее 450 раст./м²) конкуренция в

этот период настолько сильна, что практически все растения в посевах однострельны.

Поскольку маслический лён выращивается обычно при увеличенных густотах посевов, можно было бы ожидать, что урожаи семян должны быть тем выше, чем равномернее размещены растения на площади посева. Однако в большинстве исследований не выявлено существенного влияния различий по ширине междурядий на урожаи семян льна при сравнении расстояний между рядами 7,5 и 15 см (Молочаева, 1952, 1955^b) и от 7,6 до 35 см (Hammond, 1973; Elsanookie, 1978). Ю. П. Буряков с соавторами (1971, с. 49-51) также пишут, что для льна способы посева не имеют такого большого значения, как для других культур, хотя в ряде опытов выявлялось преимущество посевов с междурядьями 7,5 см, особенно при большом количестве сорняков. В опытах же Сибирской опытной станции ВНИИМК наибольший урожай был получен в посевах с расстоянием между рядами 45 см при использовании междурядных культиваций. Недостатками таких посевов являются увеличенные затраты на уход за ними, недружное цветение и более позднее созревание.

J. Alessi и J. F. Power (1970) изучили реакцию маслического льна на ширину междурядий 7,5, 15 и 30 см в зависимости от влагообеспеченности посевов и наличия в них сорняков. Оказалось, что на засоренных полях во всех случаях более высокие урожаи дали посевы льна с междурядьями 7,5 см по сравнению с более широкими междурядьями при одинаковых условиях обеспеченности влагой. При удалении сорняков максимальными были урожаи семян во влажный год с орошением и без него на делянках с междурядьями 7,5 см, в сухой год без орошения – при расстояниях между рядами 30 см, с орошением после цветения – при 15 см. На примере других полевых культур было показано, что расширение междурядий позволяет более рационально использовать влагозапасы почвы в условиях засух.

2.3.2. Межвидовые взаимоотношения в биоценозе льняного поля. Лён относится к числу возделываемых растений, на продуктивность которых особенно большое влияние оказывают сорняковые растения (Буряков и др., 1971, с. 24; Hermant, 1973; Stryckers, 1983; Friedt, Bickert, 1992). При обычных уровнях засорения посевов льна потери урожаев его семян варьируют по разным данным от 14 до 66% (Bell, Nalewaja, 1966; Alessi, Power, 1970; Михайлина, 1986; Friesen, 1986; Сорочинский, Валькевич, 1987).

Z. Cseresnyes с соавторами (1987) выявили 111 видов сорных растений в посевах льна на территории Румынии по наличию семян сорняков в посевном материале. Наряду с общераспространенными сорняками существуют специальные засорители – спутники льна, такие, как плевел льняной (*Lolium remotum*), торица льняная (*Spergula linicola*), горец льняной (*Polygonum linicola*), рыжик посевной (*Camelina sativa*), повилика льняная (*Cuscuta epilinum*), семена которых трудно отделяются от семян льна (Котт, 1953, с. 8; Якушкин, 1953, с. 493-494; Туганаев, 1984, с. 69; Михайлина, 1986). Семена сорняков василька синего (*Centaurea cyanus*) и горца развесистого (*Polygonum lapathifolia*) также трудно отделяются от семян льна. Семена щетинников (*Setaria glauca*, *S. verticillata*) и горчицы полевой могут содержаться в больших количествах в посевном материале масличного льна (Якушкин, 1953, с. 494; Cseresnyes et al., 1987).

Рыжик посевной настолько специализирован к произрастанию в посевах льна, что в процессе эволюции возникли его экотипы (ценотипы), семена которых близки по размерам к семенам определенных сортов и экотипов льна, посевы которых эти ценотипы засоряют (Горышина, 1979, с. 333). Такие специализированные сорняки, как плевел льняной и повилика льняная, настолько приспособились к произрастанию в посевах льна, что вне их не могут существовать, так как при созревании их семена не осыпаются, убираются вместе с семенами льна, а при случайном попадании в почву за зиму гибнут (Котт, 1953, с. 8, 152). Такая узкая экологическая специализация плевела льняного и повилики льняной, а также рыжика *Camelina alissum* привели к тому, что в результате усовершенствования способов очистки семенного материала льна эти сорняки практически исчезли из агрофитоценозов льна в районе польских Западных Карпат за период с 1952 по 1985 г. (Kornas, 1988).

G. Grummer (1961) экспериментально установил, что в смешанных посевах с рыжиком *Camelina alissum* снижение продуктивности льна было в 3-4 раза большим, чем под влиянием любого из других изученных им сорняков. Полученный результат он объяснил тем, что из листьев рыжика дождем вымываются вещества фенольной природы и производные тиомочевины, оказывающие токсичное аллелопатическое действие на лён, снижающее его урожай даже при исключении конкуренции с сорняком. Однако при

проверке этой теории разными исследователями не было обнаружено аллелопатическое влияние рыжиков (*Camelina sativa*, *C. alissum*) на лён, но оказалось, что депрессия роста льна обусловлена сильной межвидовой конкуренцией за эдафические и климатические факторы (Balschun, Jacob, 1972, 1973; Kranz, Jacob, 1977^a, 1977^b). Более того, обнаружено стимулирующее действие на проростки льна смывов с листьев рыжика (Lovett, Sagar, 1978; Lovett, Jackson, 1980).

Изучая конкуренцию льна с рыжиком и индау (*Eruca sativa*), И. В. Красовская (1931) пришла к выводу, что основным фактором соревнования является борьба корневых систем растений разных видов за питательные вещества почвы. В то же время она допускает, что при избытке питательных веществ конкуренция может происходить и между побегами соседних растений. R. D. Gruenhagen и J. D. Nalewaja (1969) показали, что гречишка вьюнковая подавляет рост льна практически только за счет конкуренции между корневыми системами за воду и питательные вещества.

В одном из опытов Д. Н. Прянишникова (1952) внесение 60 кг/га азота привело к увеличению урожая семян льна на 64%, а "урожай" сорняков возрос при этом на 242%. В чистых посевах лён и гречишка вьюнковая поглощали почти одинаковые количества азота, но в смешанном посеве гречишка поглощала на 60% больше азота, чем лён (Gruenhagen, Nalewaja, 1969). При внесении под масличный лён возрастающих доз фосфора резко увеличивалась биомасса сорняков (Idnani et al., 1989). Поглощение фосфора льном при конкуренции с рыжиком посевным уменьшалось, а поглощение рыжиком – увеличивалось по сравнению с их одновидовыми посевами (Kranz, Jacob, 1977^b). Однако интенсивность поглощения фосфора растениями льна и гречишки вьюнковой при конкуренции между ними снижалась в одинаковой степени, хотя и оставалась более высокой у гречишки, как и в чистых посевах (Gruenhagen, Nalewaja, 1969). В смешанных посевах рыжик более интенсивно, чем лён поглощал серу внесенного сульфата (Kranz, Jacob, 1977^a), а судя по усвоению меченого рубидия, – и калий (Kranz, Jacob, 1977^b).

В результате большого числа исследований наиболее детально изучено подавление льна растущими в его посевах растениями рыжика (Красовская, 1931; Синская, 1932; Grumter, 1961; Balschun, Jacob, 1972, 1973; Kranz, Jacob, 1977^a, 1977^b; Горышина, 1979, с. 333). Однако имеются сорняки, в еще большей

степени угнетающие лён. Н. Balschun и F. Jacob (1973) провели сравнительное изучение конкурентоспособности семи сорняков по отношению ко льну в двухвидовых смешанных посевах и установили, что степень этого свойства уменьшается в такой последовательности: *Sinapis arvensis* > *Brassica nigra* > *Lepidium sativum* > *Camelina alyssum* > *Neslia paniculata* > *Polygonum lapathifolium* > *Galium parisiense*. Уравнения регрессии, построенные по данным этих опытов, свидетельствуют о том, что с увеличением сухой биомассы конкурирующего со льном сорняка в среднем на 1 г сухая биомасса льна уменьшается на 0,42 г, а с увеличением сухой биомассы льна на 1 г масса сорняков снижается на 1,73 г. В другом наборе сорняков конкурентоспособность по отношению ко льну снижалась в последовательности: *Calendula officinalis* > *Lepidium sativum* > *Camelina alyssum* > *Conringia orientalis*, то есть и в этом случае агрессивность рыжика оказалась не самой высокой (Balschun, Jacob, 1973).

Конкурентоспособность масличного льна по отношению к разным сорнякам значительно ниже, чем у других полевых культур. Существенно снижалась урожайность льна уже при произрастании в его посевах 12 раст./м² овсюга, а такое же снижение урожайности пшеницы наблюдалось при засорении ее посевов овсюгом не менее 48 раст./м² (Bowden, 1971). При одинаковых условиях засорения посевов щетинником зеленым этот сорняк подавлялся ячменем в 3,4 раза сильнее, чем масличным льном (Rahman, Ashford, 1972). При конкуренции с марью белой потери урожая составили у горчицы сизой 2-12%, у пшеницы 12-28%, у масличного льна 40-62%, у нута 46-73% (Kolar et al., 1979). Увеличение потерь урожая с каждым днем засорения посевов гречихой татарской (*Fagopyrum tataricum*) составило для ячменя, пшеницы и рапса 0,4%, для овса 0,5%, для масличного льна 1,1% (Remy, O'Sullivan, 1986). По данным Саскачеванского университета (цит. по Васильев, 1972, с. 4), при наличии 10-20 растений овсюга на 1 м² посевов урожай ячменя уменьшается на 15%, пшеницы – на 33%, овса – на 49%, масличного льна – на 84%. Величины коэффициента регрессии *b* потерь урожая на корень квадратный из числа растений овсюга на 1 м² посевов составил для ячменя 4,39, пшеницы 6,79, льна масличного 7,63, а отношения величин этого коэффициента к оценкам урожайности в чистых от сорняков посевах оказались равными соответственно 0,0230, 0,0339 и 0,0601 (Dew, 1972).

Вследствие пониженной конкурентоспособности масличного льна его продуктивность снижается и при засорении посевов падалицей других культурных растений. На основе регрессионного анализа данных полевых опытов было показано (Friesen et al., 1990), что при 30 раст./м² падалицы пшеницы в посевах льна урожай его семян снижался в разные годы на 49-53%, а при таком же засорении ячменем – на 56-67%. По снижению степени конкурентоспособности Т. К. Pavlychenko и J. В. Harrington (1934) расположили полевые культуры в такой ряд: ячмень > пшеница > овес > лён масличный. А. И. Купцов (1933, с. 77-78) сообщает о практиковавшихся в США смешанных посевах масличного льна и пшеницы. Однако приведенные им данные Brooking в Южной Дакоте свидетельствуют о том, что по сравнению с чистыми посевами в таких смесях урожай семян льна в среднем снижаются почти в 3 раза и в 1,58 раза снижается суммарный урожай смешанного посева льна и пшеницы. Низкая конкурентоспособность льна позволяет использовать его в качестве лучшего покровного растения для подсева под него многолетних трав, которые сильно угнетаются покровными колосовыми хлебами, а подсеянные под лён люцерна и, особенно, эспарцет меньше изреживаются даже в неблагоприятные годы (Игнатъев, 1940; Иванов, Игнатъев, 1945). При изучении разных сортосмесей масличного льна было установлено (Gubbels, Kenaschuk, 1987), что урожаи семян смешанных посевов были чаще близкими к усредненным показателям чистых посевов соответствующих сортов, однако, если один из сортов не обеспечивал достаточной густоты стеблестоя, то урожай компенсировался другим компонентом смеси.

В обзоре о природе конкуренции между растениями J. L. Harper (1965) обратил внимание как на желательность, так и на трудность объяснения наследственных различий по конкурентоспособности морфологическими и физиологическими особенностями растений. Он пришел к выводу, что определенные доказательства имеются только в пользу вывода о том, что в смешанных посевах успешнее те генотипы, которые способны интенсивнее расти в начале вегетации, быстрее осваивать надземное пространство и объемы почвы. Это подтверждается и результатами изучения динамики конкурентных взаимоотношений льна и рожьки в совместных посевах. Рожька отличается более интенсивным ростом с первых дней вегетации (Быстриков, 1933; Balschun, Jacob, 1972). Эта его

особенность обеспечивает быстрое освоение большего объема почвы за счет медленно растущего льна (Красовская, 1931). Поэтому уже в 20-дневном возрасте растения рыжика поглощают из почвы значительно больше питательных веществ, чем растущие рядом с ним растения льна (Kranz, Jacob, 1977^a, 1977^b). Гречишка вьюнковая в посевах льна масличного также быстрее растет с первых дней вегетации, более эффективно использует почвенные ресурсы азота, фосфора и воды (Gruenhagen, Nalewaja, 1969). Разную конкурентоспособность полевых культур по отношению к засорению посевов марью белой J. S. Kolar с соавторами (1979) связывают с различиями по высоте растений. По их данным у горчицы сизой высота растений достигала 206 см, поэтому потери ее урожая были минимальными, вследствие меньшей высоты растений пшеницы потери ее урожая были почти втрое больше, чем у горчицы, а в связи с низкорослостью масличного льна снижение его урожайности было наибольшим вследствие конкурентного угнетения высокими растениями мари белой.

Хотя конкурентное воздействие на лён растущим в его посевах рыжиком начинается рано, наибольшее его влияние на депрессию формирования урожая льном проявляется позднее. В посевах льна-долгунца решающее влияние засорения на величину урожая наблюдается в период быстрого роста стеблей (Balschun, Jacob, 1972). На урожайность масличного льна конкурентное воздействие сорняков сказывается в наибольшей степени во время формирования коробочек (Gruenhagen, Nalewaja, 1969).

Степень конкурентоспособности масличного льна может меняться с изменением внешних условий. При изучении взаимовлияния разных сортов льна, выращиваемых попарно в разных комбинациях сортосмесей, J. L. Harper (1965) обнаружил, что при загущенном стоянии растений (566 особей в пересчете на 1 м²) более конкурентоспособными оказались сорта прядильного льна Stormant Gossamer и Valuta, а при невысокой густоте (113 растений в пересчете на 1 м²) прибавки урожая в смешанных посевах получали сорта масличного льна Redwing и Morosso. Такое разное проявление агрессивности при различной густоте посевов может быть связано с большей устойчивостью к затенению растений прядильных льнов (Ильина, 1954; Синская, 1954^a) и с большей длиной ветвлений главного корня и охватом ими больших объемов почвы у масличных льнов (Красовская, 1929). Было установлено (Синская,

1932), что при выращивании льна на Кавказе по мере продвижения посевов выше в горы возрастает конкурентное угнетение растений льна рыжиком. Н. Balschun и F. Jacob (1972) обнаружили, что при низком и среднем уровнях минерального питания более конкурентоспособным видом оказывается рыжик, а при обильном питании, особенно при внесении нитрата аммония, повышена конкурентоспособность льна. Эти же авторы установили, что подавление льна рыжиком усиливается при резких изменениях температуры и жаркой погоде в период быстрого роста стеблей льна. Под влиянием сорняков урожаи семян масличного льна снижались в меньшей степени в условиях засухи, чем при достаточном количестве осадков (Alessi, Power, 1970).

Несмотря на невысокую конкурентоспособность, лён в определенной степени подавляет растущие в его посевах сорняки. А. Rahman и R. Ashford (1972) показали, что в посевах льна погибло около 8% особей щетинника зеленого, а у оставшихся растений этого сорняка были снижены на 58% накопление сухой массы, на 77% – массы семян, на 47% – образование соцветий по сравнению с чистым травостоем щетинника. Увеличение нормы высева льна усиливает его угнетающее действие на сорняки (Иванов, Игнатьев, 1945; Альгрэн и др., 1953, с. 125; Якушкин, 1953, с. 497; Бородин, 1956; Gruenhagen, Nalewaja, 1969). Лучше противостоит сорнякам лён в посевах с узкими междурядьями, чем с широкими (Alessi, Power, 1970). Изменять соотношение между конкурентоспособностями льна и сорняков можно также применением до- и послепосевных обработок почвы, оптимальных сроков сева с учетом типа засорения, а также использованием гербицидов.

N. T. Yaduraju и M. M. Hosmani (1979) сообщили, что посевами льна более чем на треть уменьшают почвенные запасы семян сорняка-паразита *Striga asiatica*, который в значительной степени снижает урожаи сорго, но почти не паразитирует на льне. Выделения корней льна после образования боковых корешков главного корня эффективнее, чем корни салата стимулируют прорастание семян сорняка-паразита заразики (*Orobanche crenata*), тогда как выделения корней пшеницы, кукурузы, хлопка, кормовых бобов, капусты, редиса не обладают таким свойством (Ibrahim et al., 1973).

В зависимости от предшествующей культуры в севообороте засоренность посевов льна может изменяться в 2-3 раза (Бородин, Щербинин, 1967). Слабо подавляя сорняки, лён оставляет после се-

бя намного более засоренные поля, чем рапс (Рюбензам, Рауэ, 1969). Особенно большое количество специфичных сорняков накапливается на полях при бессменных посевах льна (Объедков, Золотарев, 1987).

Среди других полевых культур лён выделяется настолько сильным снижением урожаев при его возделывании в бессменных посевах, что возник даже специальный термин "льноутомление почвы" (Купцов, 1933, с. 72; Стам, 1952; Фоменко, 1971; Богдан, Таранич, 1981). В бессменных посевах урожаи семян льна почти в 2 раза ниже, чем при выращивании его в севооборотах (Купцов, 1933, с. 73; Манылова, Макаров, 1978; Цветков и др., 1989), тогда как у пшеницы, ячменя, овса урожаи в севооборотах были только на 14-31% выше, чем при монокультуре (Манылова, Макаров, 1978).

После разных предшественников для посевов льна в почве остается различное количество питательных веществ (Коломникова, 1979; Perug, 1980). Однако льноутомление вызывается не недостатком элементов питания, и оно не устраняется внесением удобрений (Купцов, 1933, с. 72-73; Объедков, Золотарев, 1987). Из всех приемов обработки почвы только ее дезинфекция хлорпикрином существенно уменьшала отрицательное влияние бессменного возделывания льна (Купцов, 1933, с. 72).

"Утомление почвы" раньше объясняли накоплением в ней корневых выделений, но теперь собрано достаточно доказательств того, что причиной его является нарушение микробиологического равновесия в почве, в том числе накопление патогенных микроорганизмов (Векк, 1958; Воронов, 1973, с. 168). Некоторые авторы продолжают считать аллелопатический фактор главной причиной "льноутомления почвы" (Богдан, Таранич, 1981), однако В. Г. Сысоенко (1972) показал, что накапливающиеся в такой почве токсичные для льна вещества продуцируются не его корнями, а возбудителем фузариозного увядания. Прямыми определениями показано, что в почве под бессменными посевами льна снижается численность бактерий и возрастает численность грибов (Zmeskal, 1970), почвенная паразитная микрофлора под такими посевами составляла 20,3% общей микрофлоры, а в севообороте со льном лишь 8-13,5% (Цветков и др., 1989). Особенно много в льноутомленной почве патогенных грибов-возбудителей фузариоза льна, главным из которых является *Fusarium oxysporum* f. *lini* (Фоменко, 1971). Поэтому при селекции льна на фузариозоустойчивость оценки образцов на

льноутомленной почве полностью воспроизводят результаты испытаний тех же образцов на специальных инфицированных фузариумом фонах (Стам, 1952). Было установлено (Корнеева, Корнеев, 1975; Лучина, 1977), что растения льна, клевера, кормовых бобов, гороха создают в почве благоприятную среду для стимуляции прорастания конидий грибов рода *Fusarium*, а корневые выделения кукурузы, сахарной свеклы, картофеля, пшеницы, ячменя, ржи и, особенно, овса задерживают прорастание конидий *Fusarium oxysporum* f. *lini*. Эти данные согласуются с оценками степени поражения льна фузариозом в условиях полевых севооборотов. В то же время лён как предшественник озимой пшеницы снижает степень ее поражения корневой гнилью (Колодїйчук, 1974).

Оптимальной температурой для роста гриба *Fusarium oxysporum* f. *lini* является температура 25° (Khalil et al., 1970). Поэтому восприимчивость всех сортов льна к фузариозному увяданию возрастает при поздних посевах и находится в тесной зависимости от повышения температуры (Младенов, 1973). Вредоносность фузариоза также выше в тех зонах возделывания масличного льна, в которых повышены летние температуры (Стам, 1952). Устойчивость льна к фузариозному увяданию снижается также при дефиците бора (Keane, Sakston, 1970).

Растения специфически воздействуют на численность и соотношение видов микроорганизмов в почве вследствие особенностей корневых выделений, а также разлагающихся пожнивных остатков. По данным Зубовской (цит. по Пошон, Баржак, 1960, с. 359-360), в ризосфере льна находится в 100 раз больше микробов, чем в окружающей почве. Влияют выделения корней льна и на соотношение групп микробов, обладающих различной способностью к биосинтезам. Rouatt и Lochhead (цит. по Пошон, Баржак, 1960, с. 363) показали, что по сравнению с контрольной почвой в ризосфере льна доля микробов, способных развиваться на минеральной среде, увеличена в 2,2 раза, а численность микробов, нуждающихся в аминокислотах, увеличена в 3,3 раза с 10,9% в контрольной почве до 35,8% в ризосфере льна. P. M. West и A. G. Lochhead (цит. по Пошон, Баржак, 1960, с. 364) экспериментально доказали, что изменение соотношения групп микробов в ризосфере связано с развитием растений льна и выделением их корнями аминокислот, а проростками льна – также и биотина и тиамин. При внесении в почву хитина снижается поражение льна фузариозом

вследствие ограничения развития гриба *Fusarium oxysporum* f. *lini* (Jouan et al., 1975). В опыте бессменного в течение 15 лет выращивания льна в варианте с удалением сорняков J. Rintelен (1973) наблюдал сильное поражение растений льна фузариозом, при этом из ризосферы выделялись вирулентные штаммы *Fusarium oxysporum* f. *lini*, а в варианте с оставлением сорняков *Chenopodium album*, *Stellaria media* и *Capsella bursa pastoris* лён почти не поражался фузариозом, а выделенные из его ризосферы штаммы возбудителя были менее вирулентны. По мнению автора, продукты разложения корней сорняков стимулировали развитие сапрофитных грибов – антагонистов фузариумов. На пожнивных остатках льна обнаружено 90 видов грибов, актиномицетов и бактерий, но в процессе разложения целлюлозы при температуре 5-18° преобладают грибы рода *Alternaria*, а при 15-30° – рода *Mucor* (Lahola, 1984).

Обсуждая результаты проведенных в Канаде исследований, Э. Рассел (1955, с. 217) пишет, что видовой состав микрофлоры ризосферы различен у растений не только разных видов, но и разных сортов, особенно при сравнении восприимчивых и устойчивых к грибным поражениям корней генотипов. В частности, восприимчивые к фузариозу сорта льна имеют большее и более специфичное население ризосферы, даже когда растения здоровы, чем иммунные сорта. М. I. Timonin (цит. по Пошон, Баржак, 1960, с. 368) обнаружил, что численность актиномицетов в ризосфере растений восприимчивого и устойчивого сортов была практически одинаковой, но численность грибов была на 40% меньше, а бактерий – на 77% меньше в ризосфере растений устойчивого сорта. Эти различия объясняются выделением в почву корнями устойчивых сортов больших количеств глюкозида линамарина, при разложении которого образуется синильная кислота, подавляющая развитие патогенных почвенных грибов *Fusarium*, *Helminthosporium* и *Verticillium*, но не препятствующая развитию непатогенных *Trichoderma*, *Penicillium* (Рассел, 1955, с. 217; Пошон, Баржак, 1960, с. 367; Lacicowa, 1972). По содержанию линамарина в семенах и вегетативных органах сорта льна различаются в 1,5-2 раза, причем обычно большие его количества накапливают долгунцы, а наиболее интенсивное новообразование линамарина происходит в проростках, достигая на 7-12-й дни 3-4,5 % на сухую массу (Ермаков, 1960). При изучении коллекции образцов льна Я. М. Стам (1952) установил, что устойчивых к фузариозу генотипов также больше среди образцов

прядильного льна, чем масличного. М. А. Abdel-Rehim с соавторами (1970) обнаружили, что корни восприимчивых сортов льна выделяют глюкозу, стимулирующую прорастание спор и удлинение ростовых трубок *Fusarium oxysporum* f. *lini*, а в экссудатах из корней устойчивых сортов нет сахара, но они содержат гистидин, который в концентрации 170 мг/л полностью подавляет прорастание спор этого гриба. Л. В. Караджова (1971) сообщает о более высокой фитонцидной активности растений устойчивого сорта по сравнению с восприимчивым. Фузариозоустойчивые сорта льна способны давать более высокие урожаи при повторном и даже 10-13-летнем бессменном возделывании, не обнаруживая эффекта "льноутомления почвы" (Доспехов и др., 1971; Васильева и др., 1977; Обьедков, Золотарев, 1987).

В полевом посеве растения льна взаимодействуют не только с микробами ризосферы и возбудителями фузариоза. Поражается лён и рядом других болезней. В. Г. Воронова (1976) ставит ржавчину льна на второе место по степени вредоносности после фузариозного увядания. Изучая взаимодействие между растениями льна и возбудителем ржавчины *Melampsora lini*, Н. Н. Flor (1956) создал теорию ген-на-ген. По этой теории взаимодействие между хозяином и патогеном (в данном случае между льном и возбудителем ржавчины) определяется не целыми геномами, а аллелью хозяина и аллелью паразита. Устойчивость у культурного льна доминантна, а вирулентность ржавчины рецессивна. Всего Н. Н. Flor нашел у льна 25 генов устойчивости к ржавчине, а в популяциях возбудителя найдено соответственно 25 генов вирулентности. Хотя отторжение этого паразита тканями иммунного растения льна происходит вследствие реакции сверхчувствительности (El-Gewely et al., 1972), осуществляется эта реакция неодинаково при наличии у растений льна разных генов устойчивости к ржавчине (Littlefield, 1973).

Важной составной частью сообщества организмов биоценоза льняного поля является его энтомофауна. Среди обитающих в посевах льна насекомых только фитофагов, повреждающих растения льна, насчитывается до 40 видов (Минкевич, 1957, с. 108). Наибольший вред посевам льна наносят льняные блохи. Наиболее вредоносны они в тех случаях, когда их массовое пробуждение весной при температуре +10° совпадает с появлением всходов льна, особенно при сухой теплой погоде. Выедание тканей семядолей и повреждение точек роста молодых сеянцев приводит к их гибели

или угнетению роста и развития. Ранние сроки сева и увеличение норм высева льна уменьшают ущерб от повреждения всходов блохами (Богуславский, 1958; Буряков и др., 1971, с. 40). Более устойчивы всходы сортов льна, характеризующихся крупносемянностью, быстрым темпом роста сеянцев и высокой их регенерационной способностью (Сафонов, 1952; Богуславский, 1958). Личинки льяных блох повреждают корни льна, а в конце вегетации жуки второй генерации – верхушки побегов и коробочки. Однако взрослые растения переносят это с меньшим ущербом для продуктивности.

Проволочники – личинки жуков-щелкунов (Elateridae) также повреждают проростки и всходы льна (Минкевич, 1957, с. 108). Однако D. C. Griffiths (1974) установил, что проростки льна обладают способностью избегать поражения проволочниками. В его опытах при равной численности проволочников поражалось 50% проростков пшеницы и только 8% – льна. Хотя проволочники питаются корнями большинства сельскохозяйственных растений, корни масличного льна для них несъедобны (Рассел, 1955, с. 477, 479). Под посевами льна на почвах, зараженных проволочником, снижается численность популяций этого вредителя (Griffiths, 1974). Причина невысокой повреждаемости проволочником проростков льна не установлена. D. C. Griffiths (1974) считает возможной причиной этого диффузию отпугивающего вещества из растений. А. И. Ермаков (1960) также предполагает, что предохраняют всходы льна от уничтожения насекомыми накапливающиеся в больших количествах в проростках цианогенный глюкозид линамарин и образующая из него синильная кислота.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов Н. Г. Семена льна-долгунца и посев // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 161-173.

Абрамов Н. Г. Меры борьбы с сорняками // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 173-195.

Авдонин Н. С. Свойства почвы и урожай. – М.: Колос, 1965.

Авдонин Н. С. Научные основы применения удобрений. – М.: Колос, 1972.

Авдонини Н. С., Ампилогов Н. Е. О дозах извести в севооборотах со льном // Вестник с.-х. науки. – 1974. – № 1. – С. 9-16.

Акиндинов И. С. Зяблевая обработка почвы под лён масличный в зоне недостаточного увлажнения // Кр. отч. (ВНИИМЭМК) о НИР за 1958 год. – Краснодар: Книгоиздательство, 1961. – С. 191-195.

Альгрэн Дж., Клингмэн Г., Вольф Д. Борьба с сорными растениями. – М.: ИЛ, 1953. – 315 с.

Афонин М., Миронова Е. Об отборе устойчивых к полеганию форм льна-долгунца по изменению морфологических показателей при затенении // Применение физиологических методов при оценке селекционного материала и моделировании новых сортов сельскохозяйственных культур. – М., 1983. – С. 244-248.

Барцева А. А. Влияние влагообеспеченности на урожайные свойства семян льна-долгунца // Сб. науч. тр. ВНИИ льна. – 1984. – Т. 21. – С. 175-177.

Богдан Г. П., Таранич Г. А. Влияние аллелопатического фактора на рост и продуктивность льна // Материалы 8-го совещания по проблеме фитонцидов, Киев, 16-18 окт. 1979. – Киев, 1981. – С. 166-169.

Богуславский Э. Масличные культуры // Растениеводство. – М.: ИЛ, 1958. – С. 327-392.

Бородин И. В. Некоторые вопросы агротехники льна масличного в Западной Сибири // Масличные культуры в восточных районах СССР. – Краснодар, 1956. – С. 134-147.

Бородин И. В., Щербинин Н. П. Влияние предшественников на эффективность гербицидов в посевах масличного льна // Химия в сельском хоз-ве. – 1967. – № 1. – С. 44-46.

Буряков Ю. П. Основные приемы возделывания льна масличного в условиях северного Казахстана // Сб. н.-и. работ по масличным и эфиромасличным культурам. – Краснодар, 1961. – С. 20-32.

Буряков Ю. П., Ивановский В. К., Осипов П. Ф. Масличный лён. – М.: Россельхозиздат, 1971. – 110 с.

Быстриков Ф. В. Лён и рыжик в борьбе за влагу, свет и удобрение // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1933. – Сер. III. – № 3. – С. 115-129.

Васильев Д. С. Гербициды на посевах масличных культур. М.: Россельхозиздат, 1972.

Васильева Д. В., Кирюшин Б. Д., Золотарев М. А. Урожайность и качество льна в условиях севооборота и бессменного возделывания // Доклады Московской сельхозакадемии. – 1977. – Вып. 229. – С. 31-34.

Векк Р. Лен-долгунец // Растениеводство. – М.: ИЛ, 1958. – С. 393-407.

Воронкова В. Я. Густота посевов льна-долгунца как фактор, определяющий параметры продуктивности растений // Сб. науч. тр. Белорусской сельхозакадемии. – 1982. – № 83. – С. 81-84.

Воронов А. Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.

Воронова В. Г. Меры борьбы с болезнями // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 195-220.

Воскресенская Г. С. Перспективы создания зимостойкого озимого льна на Северном Кавказе // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954. – С. 165-178.

Выдрин В. И. Изучение некоторых вопросов агротехники масличных культур // Масличные культуры в восточных районах СССР. – Краснодар: Советская Кубань, 1956. – С. 90-101.

Гильтебрандт В. М. Селекция масличных культур // Теоретические основы селекции растений. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1937. – Т. 3. – С. 395-424.

Гладкий П. П. О водном режиме сортов льна масличного // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954. – С. 127-146.

Голубев Б. А. Кислые почвы и их улучшение. – М.: Сельхозгиз, 1954.

Голы М. Оросительные мелиорации. – М.: Колос, 1977. – 192 с.

Горышина Т. К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 368 с.

Гребинский С. О. Рост растений. – Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1961. – 296 с.

Грибкова Н. Г. Повышение урожайности путем эффективного использования осадков. – Л.: Гидрометеиздат, 1969. – 95 с.

Гриценко В. В. Реакция сельскохозяйственных культур на способы обработки почвы // Некоторые вопросы интенсификации земледелия СССР и ЧССР. – М., 1977. – С. 116-124.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова Думка, 1964.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. – 2-е изд. – Киев: Наукова Думка, 1973. – 591 с.

Гулякин И. В. Система применения удобрений. – 2-е изд. – М.: Колос, 1977. – 240 с.

Давидян Г. Г., Рыкова Р. П. Устойчивость льна-долгунца к весенним заморозкам // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1980. – Т. 66. – Вып. 1. – С. 61-66.

Демолон А. Рост и развитие культурных растений. – М.: Сельхозгиз, 1961. – 400 с.

Доспехов Б. А., Васильева Д. В., Куренкова И. К. Плодородие почвы и урожайность льна-долгунца при длительной монокультуре // Известия ТСХА. – 1971. – № 3. – С. 31-39.

Дьяков А. Б. Принципы оптимизации архитектоники посевов в условиях дефицита влаги и азота // Аграрная Россия. – 2002. – № 1. – С. 6-18.

Ермаков А. И. Образование и количественное изменение цианогенных гликозидов при прорастании и созревании льна // Физиология растений. – 1960. – Т. 7. – Вып. 4. – С. 447-452.

Жданова Л. П. Влияние температуры на синтез жира в семенах масличных растений // Физиология растений. – 1969. – Т. 16. – Вып. 3. – С. 488-497.

Иванов В. К., Игнатъев Б. К. Масличный лён на Северном Кавказе // Сб.: Масличные культуры, 1945 год. – Краснодар, 1945. – Вып. 1. – С. 40-45.

Игнатъев Б. К. Лён масличный как покровная культура // Масличные культуры. Результаты работ за 1939 г. – Краснодар, 1940. – С. 21-23.

Ильина А. И. Влияние интенсивности света и продолжительности дня на рост, развитие и плодообразование льна // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954. – С. 103-126.

Караджова Л. В. О фитонцидности льна // Труды ВНИИ льна. – 1971. – Вып. 9. – С. 306-323.

Карпова Э. С. Краткая характеристика почвенно-климатических условий зоны льноводства // Лён-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 11-20.

Клюка В. И. Оптимизация температурного фактора для выращивания масличных растений в условиях фитотрона // Науч.-техн. бюл. ВНИИМК. – 1990. – Вып. 110. – С. 35-40.

Ковалев А. И. Новые сорта льна масличного для богары Узбекистана // Бюл. науч.-тех. информ. масл. и эфиромасл. культ. – Краснодар, 1956. – № 2. – С. 26-27.

Колодійчук В. Д. Попередники і коренева гниль озимої пшениці // Науч. тр. Украинской сельхозакадемии. – 1974. – Вып. 123. – Т. 1. – С. 205-209.

Коломникова Г. Д. Влияние предшественников на вынос элементов питания (NPK) масличным льном // Науч. тр. Сибниисхоза. – 1979. – Т. 29. – С. 46-51.

Колосков П. И. Климат льна и климатические возможные районы его возделывания в Дальневосточном крае. – М.-Хабаровск: Огиз-Дальгиз, 1933.

Колосков П. И. Климатический фактор сельского хозяйства и агроклиматическое районирование. – Л.: Гидрометеиздат, 1971. – 328 с.

Комоцкая Л. В. Агроклиматическое обоснование сроков сева льна в Нечерноземной зоне // Тр. гидрометеорол. н.-и. центра СССР. – 1977. – Вып. 174. – С. 125-130.

Корнеева Е. М., Корнеев В. Ф. Растительные остатки, выделения корней предшественников льна в биологии его паразитарных грибов и уточнение мер борьбы с ними // Тр. ВНИИ льна. – 1975. – Вып. 13. – С. 204-211.

Котт С. А. Карантинные сорные растения и борьба с ними. – М.: Сельхозгиз, 1953. – 224 с.

Красовская И. В. Корневая система различных сортов льна // Тр. по прикл. бот. ген. и селекции. – 1929. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 43-105.

Красовская И. В. К вопросу о соревновании первичных и вторичных культур в совместных посевах // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1931. – Т. 25. – Вып. 3. – С. 273-323.

Кузнецова Е. С. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1928/1929. – Т. 21. – Вып. 1. – С. 321-446.

Кулцов А. И. Основы полевой культуры масличных растений. – М.-Л.: ОГИЗ, 1933. – 220 с.

Купцов А. И. Введение в географию культурных растений. – М.: Наука, 1975. – 295 с.

Лучина Н. Н. Влияние полевых культур на подавление почвенной инфекции *Fusarium oxysporum f. lini* (F. lini Boll) Snyder et Hans. // Сб. Ботаника. Исследования. – Минск: Наука и техника, 1977. – В. 19. – С. 175-178.

Максимчук Г. П. Сплошные посеы озимой пшеницы как растительное сообщество // Материалы науч. конф. по агрономии. – Одесса, 1969. – С. 100-111.

Манылова Л. П., Макаров И. П. Влияние некоторых приемов окультуривания дерново-подзолистых почв на их свойства и урожайность сельскохозяйственных культур // Тр. Пермского СХИ. – 1978. – Т. 60. – С. 58-69.

Масленникова Ф. М. Влияние борных, магниевых и калийных удобрений на понижение кальциефобности льна // Науч. тр. Ленинградского СХИ. – 1979. – Т. 375. – С. 64-70.

Мещеряков А. М. Опыты по изучению влияния алюминия на рост растений // Химизация социалистического земледелия. – 1937. – № 9. – С. 92-99.

Минкевич И. А. Лен масличный // Кр. отчет (ВНИИМК) о науч.-иссл. работе за 1950 год. – Краснодар, 1951. – С 116-120.

Минкевич И. А. Лен масличный. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 179 с.

Митчерлих Э. А. Почвоведение. – М.: ИЛ, 1957. – 416 с.

Михайлина С. А. Борьба с плевелом льняным // Лен и конопля. – 1986. – № 3. – С. 29-30.

Молочаева Е. А. Нормы высева и способы посева льна масличного // Кр. отч. о НИР (ВНИИМК) за 1951 год. – Краснодар, 1952. – С. 53-56.

Молочаева Е. А. О нормах высева и способах посева льна масличного при возделывании его на семена и волокно // Кр. отч. о НИР (ВНИИМЭМК) за 1954 год. – Краснодар, 1955^а. – С. 231-234.

Молочаева Е. А. Нормы высева и способы посева льна масличного при возделывании его на семена и волокно // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. с.-х. н. – Краснодар, 1955^б. – 14 с.

Новожилова М. В. Известкование кислых почв // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 141-147.

Объедков М. Г., Золотарев М. А. Севооборот и бессменные посеы // Лен и конопля. – 1987. – № 3. – С. 31-32.

Павлов Е. И. Отбор маточных растений при воздействии низкотемпературного стресса на наклюнувшиеся семена льна-долгунца // Сб. науч. тр. ВНИИ льна. – 1986. – № 23. – С. 77-80.

Панников В. Д., Минеев В. Г. Почва, климат, удобрение и урожай. – М.: Колос, 1977. – 416 с.

Пашина Л. В. Влияние погодных факторов на процесс оплодотворения при скрещивании льна-долгунца // Технология возделывания, уборки и первичной обработки лубяных культур. – Глухов, 1986. – С. 17-20.

Петрова Л. И. Удобрение // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 124-141.

Плотников А. А. К вопросу о взаимоотношениях растений в посевах // Бот. журнал. – 1949. – Т. 34. – Вып. 6. – С. 631-634.

Пошон Ж., Баржак Г. де. Почвенная микробиология. – М.: ИЛ, 1960. – 560 с.

Прянишников Д. Н. Избранные сочинения, т. 1. Агрохимия. – М.: Сельхозгиз. – 1952. С. 317-318.

Пьянков А. И. Лён масличный // Физико-механические свойства сельскохозяйственных растений. – М.: Сельхозгиз, 1956. – С. 169-186.

Радченко С. И. Современные представления о температурных градиентах среды и растения и применение их в сельском хозяйстве // С.-х. биология. – 1975. – Т. 10. – № 4. – С. 497-504.

Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. – М.: ИЛ, 1955. – 623 с.

Ремезов Н. П., Щерба С. В. Теория и практика известкования почв. – М.: Сельхозгиз, 1938.

Речич В. Н. Эффективность азотных удобрений при возделывании льна-долгунца после разных предшественников // Науч. тр. Украинской сельхозакадемии. – 1980. – № 245. – С. 112-114.

Рогаш А. Р. Ботаническая, хозяйственная характеристика и биологические особенности льна-долгунца // Лен-долгунец. – М.: Колос, 1976. – С. 21-39.

Рогов М. К вопросу программирования урожая льна-долгунца // Тр. Латвийской сельхозакадемии. – 1981. – № 183. – С. 30-37.

Руденко А. И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. – М.: МОИП, 1950. – 151 с.

Рыжеева О. И. Лён масличный // Руководство по селекции и семеноводству масличных культур. – М.: Колос, 1967. – С. 121-172.

Рюбензам Э., Рауэ К. Земледелие. – М.: Колос, 1969.

Сафонов М. Д. Селекция и семеноводство льна масличного // Науч. отч. Воронежской оп. ст. масличных культур. – Воронеж, 1952. – С. 116-145.

Сизов И. А. Особенности прохождения стадийных изменений различными сортами и формами льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952^а. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 69-123.

Сизов И. А. Биологические особенности сортов и форм льна и использование их в селекции // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952^б. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 5-51.

Сизов И. А. Воздействие метеорологических факторов и географических условий на рост и развитие льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 3-25.

Сизов И. А. Закономерности развития и роста льна под влиянием внешних факторов // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1963. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 5-20.

Сизов И. А. Итоги исследований по лубяным культурам // Вестник с.-х. науки. – 1968. – № 1. – С. 18-24.

Синская Е. Н. О задачах прикладной фитоэкологии // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1932. – Сер. 9. – № 1. – С. 255-275.

Синская Е. Н. Направления и исходный материал в селекции масличных растений // Тр. Всес. науч.-методич. совещания по масличным культурам. – Краснодар, 1946. – С. 89-111.

Синская Е. Н. Вопросы развития и роста льна в связи с органомообразованием и накоплением урожая // Сб. работ по биол. развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^а. – С. 5-44.

Синская Е. Н. Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция // Сб. работ по биол. развития и физиологии льна. – М.: Сельхозгиз, 1954^б. – С. 45-102.

Смирнова В. А. Экономическая эффективность производства и ареалы размещения технических культур // Размещение и специализация сельского хозяйства СССР. – М.: Колос, 1969. – С. 109-142.

Соколов А. В. Чувствительность растений к хлоридам и к извести // Совр. достижения и задачи физиол. раст. (Тр. Моск. Дома Ученых). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Вып. 1. – С. 125-139.

Соколов А. В., Ахромейко А. И., Панфилов В. Н. Вегетационный метод. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 292 с.

Сорочинский Л. В., Валькевич Т. И. Вредоносность сорняков в посевах льна-долгунца // Защита растений. – 1987. – № 12. – С. 128-130.

Софинская В. И. Изменчивость количественных признаков льна-долгунца под влиянием метеорологических факторов и географических условий // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1963. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 75-82.

Стам Я. М. Некоторые вопросы устойчивости масличных льнов к фузариозу // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1952. – Т. 29. – Вып. 2. – С. 138-148.

Степанов В. Н. Характеристика сельскохозяйственных культур по устойчивости их к заморозкам // Сов. агрономия. – 1948. – № 4. – С. 82-87.

Степанов В. Н. Биологическая классификация сельскохозяйственных растений полевой культуры // Изв. ТСХА. – 1957. – Вып. 2. – С. 5-29.

Струнников Э. А., Барцева А. А. Проблема стабилизации и роста урожайности льна-долгунца // Тр. ВНИИ с.-х. метеорологии. – 1981. – № 7. – С. 83-87.

Сысоенко В. Г. Общеплазматическое действие токсинов возбудителя фузариозного вилта льна // Изв. ТСХА. – 1972. – № 4. – С. 143-149

Томпсон Л. М., Трой Ф. Р. Почвы и их плодородие. – М.: Колос, 1982. – 462 с.

Трифонов Н. П. Влияние температуры на прохождение третьей стадии развития у льна // Записки Ленинградского СХИ. – 1969. – Т. 139. – № 3. – С. 111-118.

Трифонов Н. П. Температурные условия онтогенеза льна // Тр. ВНИИ льна. – 1973. – Вып. 11. – С. 197-206.

Туганаев В. В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. – М.: Наука, 1984. – 88 с.

Уляков И. Токсические действия алюминия на рост растений // Химизация социалистического земледелия. – 1934. – № 10. – С. 42-49.

Фоменко Л. Д. О "льноутомлении" почвы и насыщении севооборотов льном // Вестник с.-х. науки. – 1971. – № 11. – С. 79-87.

Фоменко Л. Д. Влияние температуры почвы и силы роста семян на густоту всходов и формирование урожая льна-долгунца // Тр. ВНИИ льна. – 1973. – Вып. 11. – С. 211-227.

Фортунова О. К. Зависимость высоты растений от географических факторов произрастания // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1928. – Т. 19. – Вып. 1. – С. 385-466.

Цветков О. Г., Лукуть Т. Ф., Гутковская Н. С. Влияние степени насыщения севооборота льном и предшественника на развитие болезней и урожайность льна-долгунца // Защита растений. – 1989. – № 14. – С. 70-72.

Шаров И. Я. Влияние факторов внешней среды на прохождения стадий яровизации и световой различными сортами и формами льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – 1958. – Т. 31. – Вып. 3. – С. 82-97.

Шаров И. Я. Влияние температуры на рост и развитие сортов и форм льна // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. – М.-Л., 1963. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 83-89.

Шашко Д. И. Агроклиматическое районирование СССР. – М.: Колос, 1967. – 335 с.

Шевелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования. – Минск: Ураджай, 1977. – 424 с.

Шиголев А. А. Исследование темпов развития растений // Географический сб. Вопросы фенологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – вып. 9. – С. 160-172.

Щербаков А. П. К вопросу о влиянии различных соотношений кальция и магния на развитие растений // Исследования в области минерального питания растений. – Л.: ОНТИ-Химтеорет, 1936. – С. 64-78.

Якушкин И. В. Растениеводство. Растения полевой культуры. 2-е изд. – М.: Сельхозгиз, 1953. – 716 с.

Abdel-Rehim M. A., Michail S. M., Hashem M. The resistance of *Linum usitatissimum* to infection with *Fusarium oxysporum* f. s. p. lini. // Biochemie und Physiologie der Pflanzen. – 1970. – Vol. 161. – № 6. – P. 537-541.

Abo-Elsaod I., Momtaz A., Lashin H., Mansor M. The response of flax crop to different levels of salinity // Zeitschrift fur Acker- und Pflanzenbau. – 1974. – Vol. 140. – № 4. – P. – 255-260.

Ahmed A. M., Heikal M. M., Shaddad M. A. Changes in some plant-water relation parameters of some oil producing plants over a range of salinity stresses // Biol. Plantarum. – 1979. – Vol. 21. – № 4. – P. 259-265.

Albrechtsen R. S., Dybing C. D. Influence of seeding rate upon seed and oil yield and their components in flax // *Crop Sci.* – 1973. – Vol. 13. – № 2. – P. 277-280.

Alessi J., Power J. F. Influence of row spacing, irrigation, and weeds on dryland flax yield, quality, and water use // *Agronomy J.* – 1970. – Vol. 62. – № 5. – P. 635-637.

Anonymous. Tehnologii, ameliorare producere de seminte // *Productia vegetala cereale si plante tehnice.* – 1989. – Vol. 41. – № 1. – P. 5-7.

Bailey L. D., Grant C. A. Fertilizer phosphorus placement studies on calcareous and non-calcareous chernozemic soils: growth, P-uptake and yield of flax // *Communic. in Soil Sc. Plant Analysis.* – 1989. – Vol. 20. – № 5/6. – P. 635-654.

Balschun H., Jacob F. Uber die zwischenartliche Konkurrenz von *Linum usitatissimum* L. und *Camelina*-Azten // *Flora.* – 1972. – Vol. 161. – № 1-2. – P. 129-172.

Balschun H., Jacob F. Studien uber die Konkurrenz zwisghen Lein (*Linum usitatissimum* L.) und einigen Leinunkrauten // *Wissenschaftliche Beitrage der Martin-Luther-Universitat Halle-Wittenberg.* – 1973. – № 11 [2]. – P. 124-130.

Bell A. R., Nalewaja I. D. Wild oats cause severe crop loss // *North Dakota Farm Res.* – 1966. – Vol. 24. – № 4. – P. 26-29.

Boguslawski E. Der Einfluss des Reaktions – und Kalkzustandes des Bodens auf die Ertragsleistung von Lein // *Bodenkunde und Pflanzenernahrung.* – 1938. – Vol. 6 (51). – № 3/4. – P. 209-231.

Bondarev I., Popirlan G., Nicolae H., Sin Gh. Efectul unor masuri agrofitehnice asupra productiei de seminte, ulei si fibre la inul pentru ulei si mixt // *Analele Institutului de cercetari pentru cereale si plante tehnice. Fundulea.* – 1979. – Vol. 44. – P. 269-276.

Bondarev I., Sin Gh., Nicolae H., Mihaila V., Sarpe N., Popescu A., Ciurdarescu Gh., Tanase V. Elemente noi in tehnologia de cultura a Inului // *Prod. veg. cereale si plante tehn.* – 1981. – Vol. 33. – № 2. – P. 19-25.

Bowden B. A. Wild oat: menace of the Canadian prairies // *Span.* – 1971. – Vol. 14. – № 3. – P. 139-141, 181-185.

Boyer Y. Premieres etudes sur les mecanismes de l'acceleration de croissance induite par une secheresse temporaire // *Comptes Rendus des Seances de l'Academie des Sci., Serie D.* – 1975. – Vol. 280. – № 3. – P. 283-286.

Catargui D. Modul de lucrare a solului brun molic argilo-iluvial pseudogleizat drenat din zona Calinesti-Suceava // Cecretari agronomice in Moldova, Iasi. – 1988. – Vol. 21. – № 2. – P. 67-73.

Chauhan R. P. S., Chauhan C. P. S., Chauhan S. K. Effect of boronated saline irrigation water on linseed // J. agricultural Sci. – 1984. – Vol. 102. – № 1. – P. 237-240.

Cseresnyes Z., Baleanu M., Doucet M. Studiul raspindirii buruienilor in culturile de in pe baza determinarii continutului de seminte de buruieni din seminta de in // Buletinul informativ al Academiei de Stiinte agricole si silvice. – 1987. – Vol. 17. – P. 103-125.

Dachler M. Erfahrungen mit dem Faserflachsban in Osterreich // Forderungsdienst. – 1988. – Vol. 36. – № 4. – P. 21-28.

Delhaye R. J. Etude de la culture du lin oleagineux a Gembloux // Revue de l'Agriculture (Belg.). – 1974. – Vol. 27. – № 1. – P. 75-106.

Dew D. A. An index of competition for estimating crop loss due to weeds // Can. J. Plant Sci. – 1972. – Vol. 52. – № 6. – P. 921-927.

Dietzsch H. Faserlein spurte die Trockenheit // Landwirtschaftliche Wochenblatt Westfalen-Lippe. – 1989. – Vol. 146. – № 33. – P. 25-26.

Dillman A. C., Toole E. Effect of age, condition and temperature on the germination of flax seed // J. American Soc. Agronomy. – 1937. – Vol. 29. – № 1. – P. 23-29.

Dybing C. D. Maturity and yield of seed flax in controlled environments: effects of root environment // Crop Sci. – 1969. – Vol. 9. – № 5. – P. 572-575.

Dybing C. D., Carsrud R. A. Artificial environments to study yield maturity oil quality // South Dakota Farm and Home Research. – 1966. – Vol. 17. – № 1. – P. 8-11.

Dybing C. D., Zimmerman D. C. Temperature effects on flax (*Linum usitatissimum* L.) growth, seed production and oil quality in controlled environments // Crop Sci. – 1965. – Vol. 5. – № 2. – P. 184-187.

Dyding C. D., Zimmermam D. C. Fatty acid accumulation in maturing flaxseeds as influenced by environment // Plant Physiol. – 1966. – Vol. 41. – № 9. – P. 1465-1470.

El-Gewely M. R., Smith W. E., Colotelo N. The reaction of near-isogenic lines of flax to the rust - fungus *Melampsora lini*. 1. Host-parasite interface // Can. J. Genetics and Cytology. – 1972. – Vol. 14. – № 4. – P. 743-751.

El Nakhlawy F. S., El Fawal M. A. Tolerance of five oil crops to salinity and temperature stresses during germination // Acta agronomica Hungaricae. – 1989 – Vol. 38. – № 1-2. – P. 59-65.

Elsanookie M. M. Effects of varying row spacing on linseed yield and quality // Can. J. Plant Sci. – 1978. – Vol. 58. – № 4. – P. 935-937.

Flor H. H. The complementary genic systems in flax and flax rust // Advances in Genetics. – 1956. – Vol. 8. – P. 29-54.

Fowler D. B., Hamm J. W. Crop response to saline soil conditions in the parkland area of Saskatchewan // Can. J. Soil Sci. – 1980. – Vol. 60. – № 3. – P. 439-449.

Friedt W. von, Bickert C. Wie Sie jetzt Ollein rentabel anbauen // DLG-Mitt. – 1992. – Vol. 107. – № 3. – P. 42-45.

Friesen G. H. Effect of weed interference on yield and quality of flax seed oil // Can. J. Plant Sci. – 1986. – Vol. 66. – № 4. – P. 1037-1040.

Friesen L., Morrison I. N., Marshall G., Rother W. Effects of volunteer wheat and barley on the growth and yield of flax // Can. J. Plant Sci. – 1990. – Vol. 70. – № 4. – P. 1115-1122.

Ghai B. S., Kalia H. R. Effect of temperature on pollen germination and pollentube growth in *Linum usitatissimum* L. // Indian J. Ecology. – 1977. – Vol. 4. – № 2. – P. 339-340.

Green A. G. Effect of temperature during seed maturation on the oil composition of low-linolenic genotypes of flax // Crop Sci. – 1986. – Vol. 26. – № 5. – P. 961-965.

Griffiths D. C. Susceptibility of plants to attack by wireworms (*Agriotes* spp.) // Annals of Applied Biology. – 1974. – Vol. 78. – № 1. – P. 7-13.

Gruenhagen R. D., Nalewaja J. D. Competition between flax and wild buckwheat // Weed Sci. – 1969. – Vol. 17. – № 3. – P. 380-384.

Grummer G. The role of toxic substances in the interrelationships between higher plants // Mechanisms in biological competition. Symposia of the Soc. for Experimental Biology. – Cambridge, University Press. – 1961. – № 15. – P. 218-228.

Gubbels G. H. Interaction of cultivar and seeding rate on various agronomic characteristics of flax // Can. J. Plant Sci. – 1978. – Vol. 58. – № 2. – P. 303-309.

Gubbels G. H., Kenaschuk E. O. Performance of pure and mixed stands of flax cultivars // Can. J. Plant Sci. – 1987. – Vol. 67. – № 3. – P. 797-802.

Hammond J. A flax production systems analysis // *Norht Dakota Farm Res.* – 1973. – Vol. 30. – № 4. – P. 17-22.

Harper J. L. The nature and consequence of interference amongst plants // *Genet. Today.* – Pergamon Press, Oxford-London-Edinburgh-New-York-Paris-Frankfurt. – 1965. – Vol. 2. – P. 465-482.

Hermant P. La culture du lin oleagineux // *Producteur agricole francais.* – 1973. – Vol. 49. – № 124. – P. 23.

Ibrahim I. A., Arosi El. H., Hassouna M. G., Al-Menoufi O. A. Studies on the parasitism of broomrapes in Egypt. Series 1 // *Egyptian J. Phytopathology.* – 1973. – Vol. 5. – № 1. – P. 43-54.

Idnani L. K., Sinha M. N., Rai R. K. Phosphorus utilization by linseed (*Linum usitatissimum* L.) as influenced by weed management // *J. Nuclear Agr. Biol.* – 1989. – Vol. 18. – № 1. – P. 36-39.

Jouan B., Lemaire J. M., Brun H. Lutte biologique par modification des biocenoses // *Annales de Phytopathologie.* – 1975. – Vol. 7. – № 3. – P. 208-210.

Keane E., Sackston W. E. Effects of boron and calcium nutrition of flax on *Fusarium* wilt // *Can. J. Plant Sci.* – 1970. – Vol. 50. – № 4. – P. 415-422.

Khalil M. S., Rizk R. H., Kahiry E. A., Bakry M. A. Studies on wilt disease of flax caused by *Fusarium oxysporum* f. *lini* // *Agr. Res. Review.* – 1970. – Vol. 48. – № 3. – P. 132-140.

Khan M. A., Antonovics J., Bradshaw A. D. Adaptation to heterogeneous environments. III. The inheritance of response to spacing in flax and linseed (*Linum usitatissimum*) // *Australian J. Agr. Res.* – 1976. – Vol. 27. – № 5. – P. 649-659.

Kolar J. S., Kang P. S., Sandhu K. S. Studies on competition between some rabi crops and *Chenopodium album* L. // *Indian J. Ecology.* – 1979. – Vol. 6. – № 2. – P. 61-67.

Kornas J. Speirochore Ackerwildkrauter: von ökologischer Spezialisierung zum Aussterben // *Flora.* – 1988. – Vol. 180. – № 1-2. – P. 83-91.

Kranz E., Jacob F. Zur Mineralstoff-Konkurrenz zwischen *Linum* und *Camelina*. I. Aufnahme von ³⁵S-Sulfat // *Flora.* – 1977^a. – Vol. 166. – № 6. – P. 491-503.

Kranz E., Jacob F. Zur Mineralstoff-Konkurrenz zwischen *Linum* und *Camelina*. II. Aufnahme von ³²P-Phosphat und ⁸⁶Rb-Rubidium // *Flora.* – 1977^b. – Vol. 166. – № 6. – P. 505-516.

Kumar A. Agro-technology for linseed production // Indian Farmer's Digest. – 1989. – Vol. 22. – № 9. – P. 7-9.

Lacicowa B. Znaczenie plodozmianu w ochronie roślin przed chorobami // Ochrona roślin. – 1972. – Vol. 16. – № 10. – P. 9-10.

Lahola J. Vliv rozdílných půdních podmínek na využití dusíku lnem // Len a Konopí. – 1978. – № 16. – P. 29-39.

Lahola J. Restování lnu v herských oblastech // Uroda. – 1984. – Vol. 32. – № 12. – P. 12.

Littlefield L. J. Histological evidence for diverse mechanisms of resistance to flax rust, *Melampsora lini* (Ehrenb.) Lev. // Physiological Plant Pathology. – 1973. – Vol. 3. – № 2. – P. 241-247.

Long E. In the linseed picture // Farmers Weekly. – 1989. – Vol. 110. – № 8. – P. 30-31.

Lovett J. V., Jackson H. F. Allelopathic activity of *Camelina sativa* (L) Crantz in relation to its phyllosphere bacteria // New Phytologist. – 1980. – Vol. 86. – № 3. – P. 273-277.

Lovett J. V., Sagar G. R. Influence of bacteria in the phyllosphere of *Camelina sativa* (L) Crantz on germination of *Linum usitatissimum* L. // New Phytologist. – 1978. – Vol. 81. – № 3. – P. 617-625.

McHughen A. Salt tolerance through increased vigor in a flax line (STS II) selected for salt tolerance in vitro // Theoretical and applied Genetics. – 1987. – Vol. 74. – № 6. – P. 727-732.

Menoux Y. Recherche de critères de résistance à l'hiver pour le lin // Agronomie. – 1986. – Vol. 6. – № 9. – P. 789-796.

Mitkees A. I., Selim M. H., Tohami Sh. D. F., El Abaseri M. A. Effects of soil salinity on flax crop // Agr. Res. Review. – 1972. – Vol. 50. – № 2. – P. 43-60.

Младенов М. Чувствителност на някои сортове лен към фузариено увяхване // Растениевъдни Науки. – 1973. – Vol. 10. – № 9. – P. 161-165.

Moraghan J. T. Chlorotic dieback in flax // Agron. J. – 1978. – Vol. 70. – № 3. – P. 501-505.

Novotný V. Vliv výživní normy a hnojení dusíkem na výnosové výsledky olejného lnu // Len a Konopí. Šumperk-Temenice. – 1979. – № 17. – P. 17-27.

Pandey B. N., Ojha J. Germination of freshly harvested and stored seeds of linseed at constant temperatures // Geobios. – 1981. – Vol. 8. – № 5. – P. 229-230.

Pavlychenko T. K., Harrington J. B. Competitive efficiency of weeds and cereal crops // Can. J. Res. – 1934. – Vol. 10. – № 1. – P. 77-94.

Piech J. Badania nad zimotrwaloscia i plonowaniem lnu ozimego // Pamietnik Pulawski (Prace IUNG). – 1971. – № 40. – P. 5-28.

Piquemal G. Des oleagineux mal connus en France: le lin, le carthame et le ricin // Cultivar. – 1986. – № 193. – P. 69-71.

Piquemal G. Des oleagineux mal connus en France: le lin, le carthame et le ricin // Cultivar. – 1987. – № 219. – P. 8-11.

Rahman A., Ashford R. Trifluralin for green foxtail control in barley and flax // Weed Sci. – 1972. – Vol. 20. – № 2. – P. 160-163.

Rai M., Sinha T. S. Genetic adaptation to sak line soil condition in linseed // Annals of Arid Zone. – 1980. – Vol. 19. – № 3. – P. 271-275.

Reddy C. S., Brentzel W. E. Investigations of heat canker of flax // U.S. Dept. Agr. Bull. – 1922. – Vol. 1120. – P. 1-18.

Remy E. A., O'Sullivan A. Duration of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) interference in several crops // Weed Sci. – 1986. – Vol. 34. – № 2. – P. 281-286.

Rintelen J. Einfluß der Verunkrautung auf die Infection von Erbsen und Lein durch bodenburtige Fusarien. 1 // Zeitschrift fur Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. – 1973. – Vol. 80. – № 5. – P. 265-283.

Rowland G. G., McHughen A., McOnie C. Field evaluation on non-saline soils of a somaclonal variant of McGregor flax selected for salt tolerance in vitro // Can. J. Plant Sci. – 1988. – Vol. 68. – № 2. – P. 345-349.

Seehuber R., Dambroth M., Hoppe D. Untersuchungen zur Trockenmassebildung und Nahrstoffaufnahme von Öl- und Faserlein // Landbauforsch. Volkenrode. – 1987. – Vol. 37. – № 4. – P. 224-230.

Singh K. N. Genetic variability and interrelationships in linseed grown on sodic soils // Indnan J. Agricultural Sci. – 1979. – Vol. 49. – № 6. – P. 397-400.

Singh S. B., Chhabra R., Abrol I. P. Effect of exchangeable sodium on the yield, chemical composition and oil content of safflower and linseed // Indian J. Agricultural Sci. – 1981. – Vol. 51. – № 12. – P. 885-891.

Steinrisser H. Moglichkeiten und Grenzen des Flachsenbaues in Osterreich // Forderungsdienst. – 1988. – Vol. 36. – № 3. – P. 70, 72-76.

Stryckers J. Le desherbage dans le lin textile // Revue de l'Agriculture (Belg.). – 1983. – Vol. 36. – № 3. – P. 941-943.

Tesu C., Merlescu E., Avarvarei I., Tesu V., Simionescu Gh. Toleranta la salinitate a cinepii siainului // Lucrari stiintifice Institutul agronomic. Iasi, Ser. Agronomie. – 1978. – P. 97-98.

Tesu V., Ifteni L., Toma D., Merlescu E. Cercetari fiziologice si anatomice la inul cultivat pe soluri salinizate // Cercetari agronomice in Moldova. – 1979. – Vol. 1. – P. 67-72.

Vrzalova J. Study of yield signs of to spinning flax varieties in relation to their root development // Acta Universitatis Agriculturae. – 1969. – Vol. A 17. – № 4. – P. 665-671.

Yaduraju N. T., Hosmani M. M. Striga asiatica control in sorghum // PANS. – 1979. – Vol. 25. – № 2. – P. 163-167.

Yermanos D. M., Goodin J. R. Effect of temperatures during plant development on the fatty acid composition of linseed oil // Agr. J. – 1965. – Vol. 57. – № 5. – P. 453-454.

Zmeskal O. Prispevek ke Inove unave // Len a Konopi. – 1970. – № 8. – P. 95-102.

Zundorf K. Hat der Olleinanbau bei uns Chancen // Top agrar. – 1988. – № 6. – P. 36-37.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Часть 1. ФИЗИОЛОГИЯ ЛЬНА	5
1.1. Рост и развитие	5
1.1.1. Длительность онтогенеза и периодов вегета- ции	5
1.1.2. Изменения морфогенеза и требований к условиям среды в онтогенезе	11
1.1.3. Рост и дифференциация вегетативных ор- ганов	40
1.1.3.1. Стебель	40
1.1.3.2. Листья	54
1.1.3.3. Корни	58
1.2. Водопотребление и реакция на дефицит влаги	64
1.3. Минеральное питание	70
1.4. Фотосинтез и дыхание	93
1.5. Масличность семян и биосинтез жира	101
ЛИТЕРАТУРА	127
Часть 2. ЭКОЛОГИЯ ЛЬНА	162
2.1. Отношение к климатическим факторам	162
2.2. Отношение к эдафическим факторам	174
2.3. Отношение к биотическим факторам	179
2.3.1. Внутривидовая конкуренция	179
2.3.2. Межвидовые взаимоотношения в биоценозе льняного поля	186
ЛИТЕРАТУРА	197
ОГЛАВЛЕНИЕ	214