

Е.А. Гончарук, Ю.А. Горчакова,  
Е.С. Швергина, Т.Н. Николаева,  
Л.В. Назаренко, Н.В. Загоскина

**Ответная реакция культивируемых  
в условиях *in vitro* клеток *Linum  
usitatissimum* на действие гербицида  
(на примере глифосата)**

В работе представлены результаты изучения ответных реакций каллусных культур льна-долгунца и льна масличного на действие гербицида — глифосата, влияющего на биосинтез фенольных соединений. Показаны изменения в накоплении фенольных соединений, уровне перекисного окисления липидов и морфологических характеристиках каллусов при его присутствии в питательной среде. Делается вывод о различной реакции клеток двух видов *Linum usitatissimum*, культивируемых в условиях *in vitro*, на действие глифосата.

*Ключевые слова:* лен; культура клеток; гербицид; глифосат; фенольные соединения.

**Введение**

**Л**ен обыкновенный (*Linum usitatissimum* L.) относится к семейству льновых (Linaceae) класса двудольных (Dicotyledoneae). Это одно из древнейших культурных растений, возделываемых уже в течение нескольких тысячелетий для получения различных продуктов — съедобных семян, волокна, пищевого и технического масла [21; 25; 30]. В настоящее время наиболее востребованными видами являются лен-долгунец и лен масличный [15; 19]. Лен-долгунец как ценная культура «на волокно», наряду с широким применением в текстильной промышленности используется и для получения продуктов переработки льняного волокна — льнотресты и льносоломы, а также технических нетканых полотен и ваты, используемых для герметизации и теплоизоляции [28; 36]. Лен масличный — ценная

техническая культура, семена которого широко востребованы в продовольственных, технических и медицинских направлениях. Уникальность льняного масла заключается в высоком содержании полиненасыщенной  $\alpha$ -линоленовой кислоты, которая входит в состав практически всех клеточных мембран и является незаменимой жирной кислотой в рационе питания человека. Высокое ее содержание способствует быстрому высыханию красок, антикоррозионных покрытий, линолеума, получаемых на основе льняного масла.

Одной из основных задач сельскохозяйственного производства является сохранение продуктивности культур и получение высокого урожая. К числу факторов, препятствующих этому процессу, относятся сорные растения. Посевы льна также подвержены их воздействию, что затрудняет сбор и обработку как льняного волокна, так и семян льна, а также усложняет проведение агротехнических мероприятий, требуемых при его возделывании [7]. Помимо традиционных агротехнических мероприятий (обработка почвы) для уничтожения сорных растений, широко применяются гербициды — химические препараты, способные тотально или избирательно подавлять их рост. Большой интерес вызывает послевсходовый, неселективный гербицид системного действия глифосат, который представляет собой *N*-(фосфометил)глицин [6]. Он используется на посевах многих полевых сельскохозяйственных культур для уничтожения глубоко укореняющихся однолетних, двулетних и многолетних сорняков. Основным способом поступления глифосата в растительный организм является проникновение через листья, а влага и поверхностно-активные вещества увеличивают скорость его диффузии через плазматические мембраны. Абсорбированный листьями гербицид легко поступает в другие органы растения, оказывая негативное влияние на их рост [35]. Непосредственная «мишень» действия глифосата — это фермент 5-енолпирувил-шкимаат-3-фосфат-синтаза (EPSPS), который кодируется ядерным геном и локализован в пластидах растений [20]. Этот фермент участвует в биосинтезе ароматических аминокислот, включая *L*-фенилаланин — основной предшественник фенольных соединений. Вследствие ингибирования EPSPS происходит нарушение биосинтеза этих наиболее распространенных вторичных метаболитов высших растений [35].

Фенольные соединения представляют собой одни из наиболее широко распространенных в растительных тканях вторичных метаболитов, существенно отличающихся между собой по структуре, химическим свойствам и биологической активности [11; 23; 31]. Этим веществам свойственна чрезвычайная широта функций — от разобщающего действия в электрон-транспортных цепях фотосинтеза и дыхания до участия в защите клеток от стрессовых воздействий. Фенольные соединения являются одними из важных низкомолекулярных компонентов антиоксидантной системы защиты клеток от активных форм кислорода [9; 17]. Важно и то, что виды растений отличаются по содержанию и составу этих вторичных метаболитов, которые представлены различными соединениями фенилпропаноидной и флавоноидной природы [24]. Что

касается растений льна, то в составе их фенольного комплекса присутствуют такие вещества, как *n*-кумаровая, феруловая, кофейная и *n*-оксибензойная кислоты, а также эскулетин [2]. Сообщалось и о наличии лигнанов — веществ с высокой антиоксидантной и биологической активностью [27;33].

Поскольку применение традиционных агрономических методов для изучения реакции растений на действие различных факторов внешней среды является трудоемким и длительным процессом, то альтернативой ему может быть биотехнологический метод, а именно культивирование тканей в условиях *in vitro* [1; 15]. Его преимуществом является возможность проведения исследований на клетках с более простым уровнем внутритканевой и внутриклеточной организации, а также возможность точного контроля условий выращивания. Использование каллусных и суспензионных культур позволяет изучать метаболические процессы, включая и биосинтез фенольных соединений, а также ответную реакцию клеток на действие различных стрессовых факторов [9; 32; 34]. Такой подход был использован и для видов *Linum usitatissimum*, что позволило выяснить некоторые аспекты их устойчивости [4; 22; 32].

Целью исследования было изучение ответных реакций каллусных культур льна-долгунца и льна масличного на действие гербицида широкого спектра — глифосата, влияющего на биосинтез фенольных соединений.

### Материалы и методы

Объектом исследования являлись каллусные культуры *L. usitatissimum*, полученные из сегментов гипокотилей 14-дневных проростков льна-долгунца сорта «Ленок» и льна масличного сорта «Санлин». Каллусные культуры выращивали на питательной среде Мурасиге-Скуга, содержащей сахарозу (20 г/л) и 2,4-дихлорфеноксисукусную кислоту (1 мг/л). В опытных вариантах в среду стерильно вносили глифосат в концентрации 10 мкМ. Данная концентрация гербицида была подобрана в предварительных экспериментах и не вызывала гибели каллусных культур. Культивирование каллусов проводили в факторостатной камере ИФР РАН при температуре 25° С, относительной влажности воздуха 70 % и 16-часовом фотопериоде (интенсивностью освещения 5000 люкс). Длительность пассажа составляла 30 дней. Образцы каллусной ткани отбирали в конце пассажа, замораживали жидким азотом и хранили в морозильной камере при –70° С до проведения исследований.

Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли по накоплению малонового диальдегида (МДА) с использованием реакционной среды, содержащей 0,25 % тиобарбитуровой кислоты (ТБК) в 10 % ТХУ. Определяли оптическую плотность раствора при 532 нм и рассчитывали концентрацию МДА согласно методическим рекомендациям [16].

Фенольные соединения извлекали из каллусных тканей 96-процентным этанолом при 45° С в течение 45 мин [18]. Гомогенат центрифугировали (10 мин, 11 000 об/мин) и надосадочную жидкость использовали для спектрофотометрического определения различных классов полифенолов.

Содержание суммы фенольных соединений определяли с реактивом Фолина–Дениса при 725 нм [10], содержание флавоноидов — с 1-процентным водным раствором  $AlCl_3$  при 415 нм [29], а содержание фенилпропаноидов — методом прямого спектрофотометрирования экстрактов при 330 нм [14]. Содержание суммы фенольных соединений и содержание флавоноидов выражали в мг эквивалентов рутина / г сухой массы, а содержание фенилпропаноидов — в мг эквивалентов кофейной кислоты / г сухой массы.

Для изучения состава фенольных соединений, извлекаемых из растительного материала 96-процентным этанолом, использовали метод хроматографии в тонком слое (0,25 мм) порошкообразной микрокристаллической целлюлозы (Ferak, Германия) в системе растворителей *n*-бутанол-уксусная кислота-вода в соотношении 4 : 1 : 5 (верхняя фаза) [8; 10]. Предварительную идентификацию фенольных соединений проводили на ультрахемископе DESAGA UVIS (DESAGA, Голландия) по специфической ярко-голубой или синей флуоресценции в УФ-свете (длины волн 254 и 366 нм). Использовали также качественные реакции: смесь 1-процентных водных растворов  $FeCl_3$  и  $K_3[Fe(CN)_6]$  (на все классы фенольных соединений); диазотированный *n*-нитроанилин и 20-процентный раствор  $Na_2CO_3$  (на фенолкарбоновые кислоты) и 20-процентный раствор  $AlCl_3$  (на флавоноиды) [14].

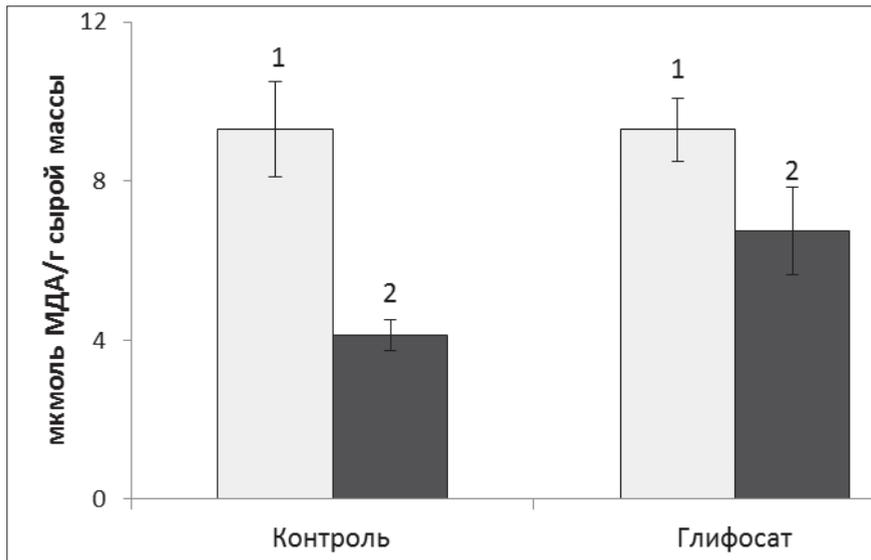
Эксперименты проводили в двух биологических и пяти аналитических повторностях. Все результаты обрабатывались статистически. В таблицах и на рисунках представлены средние арифметические значения определений и их стандартные отклонения.

### Результаты и обсуждение

Культуры льна-долгунца и льна масличного представляли собой каллусы бежевого цвета, средней плотности, на поверхности которых формировались морфогенные структуры. При выращивании на средах с глифосатом отмечались изменения в их морфологии. В каллусной культуре льна-долгунца происходила активация процесса ризогенеза, тогда как в культуре льна масличного увеличивалось число некротических очагов на поверхности каллусной ткани. В условиях действия стрессора наблюдалось незначительное снижение прироста каллусных культур.

Следует также отметить, что содержание воды в каллусах всех исследованных видов в среднем составляло 80 %. Исключением являлась лишь культура льна масличного, выращиваемая на основной питательной среде, содержание воды в которой составляло 89 %.

Уровень ПОЛ является важным показателем состояния мембран растительных клеток [26]. В большинстве случаев он изменяется в ответ на действие стрессоров, к которым можно отнести и гербициды, проникающие в клетки растений при химической обработке посевов. Как следует из представленных на рисунке 1 данных, каллусные культуры отличались по уровню ПОЛ,



**Рис. 1.** Уровень ПОЛ в каллусных культурах льна масличного (1) и льна-долгунца (2), выращиваемых на основной питательной среде (контроль) или на среде с глифосатом (10 мкМ)

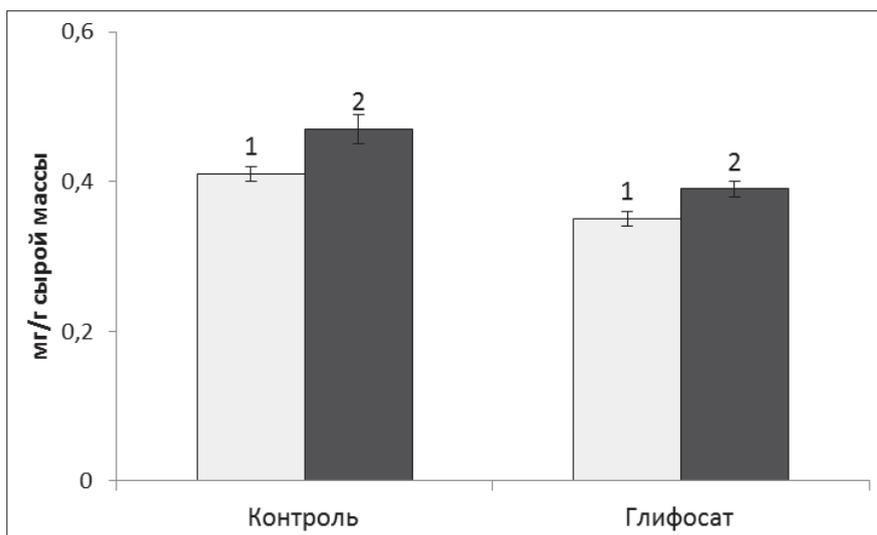
который у льна масличного был почти вдвое выше, чем у льна-долгунца. Следовательно, для культивируемых в условиях *in vitro* клеток двух видов льна *L. usitatissimum* характерны значительные отличия в содержании МДА, что, по-видимому, является следствием их видовых различий, как это отмечалось и другими авторами [3].

Важно было оценить уровень стрессовой реакции у культур двух разновидностей льна, выращиваемых на среде с глифосатом. У культуры льна масличного изменений в уровне ПОЛ относительно контроля не отмечалось, тогда как у культуры льна-долгунца он возрастал почти вдвое. По всей видимости, длительное воздействие данной концентрации глифосата не являлось стрессовым для культуры льна масличного, либо она уже адаптировалась к нему, в отличие от культуры льна-долгунца. О том, что длительное воздействие стрессоров на клетки высших растений приводит к их адаптации и «нормализации» метаболических процессов неоднократно сообщалось многими исследователями [5; 12].

Как уже отмечалось выше, фенольные соединения являются обязательными компонентами всех клеток и тканей высших растений [11]. По данным тонкослойной хроматографии, в фенольном комплексе каллусных культур льна-долгунца и льна масличного присутствовало 8 и 10 соединений соответственно (данные не приводятся). Состав фенолкарбоновых кислот (или их производных), судя по качественной реакции с диазотированным *n*-нитроанилином, был у них идентичен и включал конъюгаты *n*-оксибензойной, кофейной

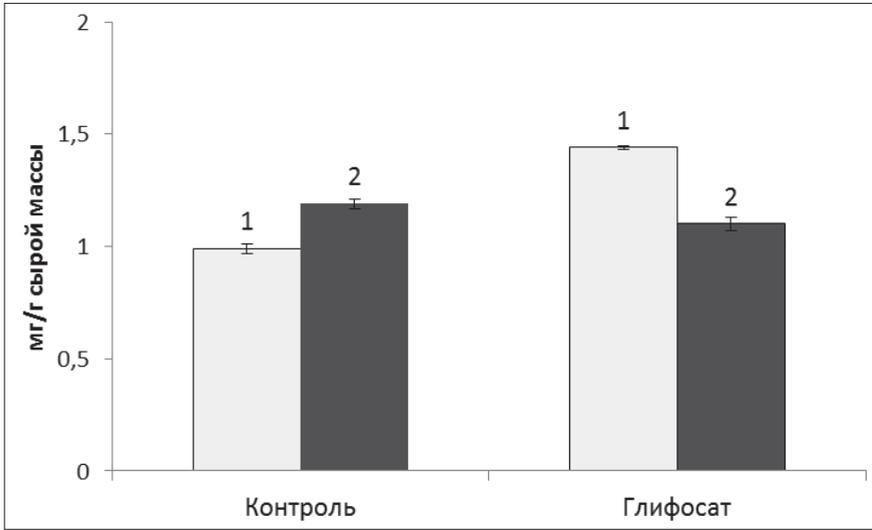
и феруловой кислот. Что касается флавонолов (реакция с  $AlCl_3$ ), то у обоих видов они присутствовали в следовых количествах, что не предоставило возможности провести их оценку. Можно предположить, что различия в фенольном комплексе каллусных культур двух видов льна, вероятно, обусловлены наличием в их составе флавонов и лигнанов, о которых неоднократно сообщалось в литературе [27; 31; 33]. Следует также подчеркнуть отличия в составе фенольных соединений каллусных культур льна от такового листьев интактного растения [2]. Это еще раз подтверждает, что снижение уровня дифференциации клеток и тканей в условиях *in vitro* приводит к изменениям в их метаболизме, включая и биосинтез фенольных соединений [1].

Следующей нашей задачей являлось определение суммарного содержания фенольных соединений, что позволяет судить о способности высших растений к образованию этих вторичных метаболитов, которым отводится важная роль в защите клеток от стрессовых воздействий [10; 11]. Каллусные культуры двух разновидностей льна незначительно отличались по уровню их накопления (рис. 2). При действии глифосата, характерной особенностью которого является способность к ингибированию одного из ранних ферментов фенольного метаболизма, содержание суммы фенольных соединений в каллусных культурах льна масличного и льна-долгунца уменьшалось по сравнению с контролем на 15 % и 17 % соответственно. Следовательно, присутствие этого гербицида в питательной среде снижало биосинтетическую способность культур льна в отношении образования фенольных соединений.



**Рис. 2.** Содержание суммы фенольных соединений в каллусных культурах льна масличного (1) и льна-долгунца (2), выращиваемых на основной питательной среде (контроль) или на среде с глифосатом (10 мкМ)

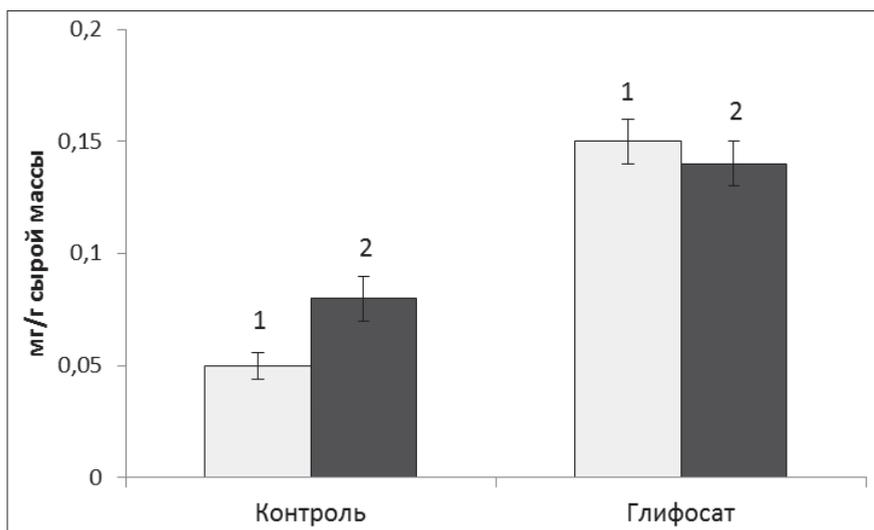
Фенилпропаноиды представляют собой биогенетически ранние фенольные соединения, которые могут как накапливаться в клетках и тканях растений, так и служить предшественниками в биосинтезе флавоноидов [11]. Определение их содержания показало, что в каллусных культурах льна-долгунца их уровень был на 20 % выше, чем в каллусных культурах льна масличного (рис. 3).



**Рис. 3.** Содержание фенилпропаноидов в каллусных культурах льна масличного (1) и льна-долгунца (2), выращиваемых на основной питательной среде (контроль) или на среде с глифосатом (10 мкМ)

В присутствии глифосата изменений в содержании фенилпропаноидов в каллусах льна-долгунца, относительно контрольного варианта, практически не отмечено, в отличие от каллусов льна масличного, у которых уровень этих веществ был почти на 40 % выше. Исходя из этих данных, можно предположить наличие видоспецифичной реакции клеток двух видов льна на действие глифосата в отношении накопления в них фенилпропаноидов — наиболее простых форм фенольных соединений, преобладающих в фенольном комплексе растений льна и присущих клеткам с низкой степенью дифференциации.

Еще одним классом фенольных соединений, которые практически всегда присутствуют в высших растениях, являются флавоноиды [2; 23]. В каллусных культурах льна их содержание было невысоким (рис. 4). При этом в каллусах льна-долгунца оно было почти в 1,5 раза выше, чем в каллусах льна масличного. При действии глифосата отмечалось значительное увеличение накопления флавоноидов в каллусных культурах. При этом в каллусах льна масличного оно возрастало в три раза, а у каллуса льна-долгунца — в два раза.



**Рис. 4.** Содержание флавоноидов в каллусных культурах льна масличного (1) и льна-долгунца (2), выращиваемых на основной питательной среде (контроль) или на среде с глифосатом (10 мкМ)

Таким образом, реакция на действие гербицида у культивируемых *in vitro* клеток *L. usitatissimum*, для которых характерна более низкая способность к образованию флавоноидов (лен масличный), была выражена в значительно большей степени, чем в культурах с более высокой способностью (лен-долгунец). Об отличиях в ответной реакции культур *in vitro* с различным уровнем эндогенных полифенолов сообщалось в литературе [4; 22; 32].

Следует также подчеркнуть, что действие глифосата проявлялось как на морфологическом уровне, так и на уровне биохимических процессов, присущих каллусным клеткам данных культур. Однако видовая принадлежность растений обуславливала различные тенденции как в изменениях морфологических характеристик, так и в изменениях уровня ПОЛ и способности к накоплению соединений фенольной природы.

### Литература

1. Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе. М.: ФБК–Пресс, 1999. 152 с.
2. Вольнец А. Фенольные соединения в жизнедеятельности растений. Минск: Беларус. навука, 2014. 283 с.
3. Высочина Г.И. Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира // Сибирский экологический журнал. 1999. Т. 3. С. 207–211.
4. Гончарук Е.А., Калашикова Е.А., Шевелуха В.С. Воздействие кадмия на морфофизиологические реакции различных генотипов льна-долгунца в условиях *in vitro* и *in vivo* // Известия ТСХА. 2000. Т. 2. С. 108–118.
5. Гончарук Е.А., Загоскина Н.В. Тяжелые металлы: поступление, токсичность и защитные механизмы растений (на примере ионов кадмия) // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія. 2017. № 1. С. 35–49.

6. Жантасов М.К., Жантасова Д.М., Кочеров Е.Н. Современное состояние и перспективы производства глифосата // *Modern high technologies*. 2014. № 12. С. 156–159.
7. Живетин В.В., Гинзбург Л.Н. Лен и его комплексное использование. М.: Информ-Знание, 2002. 400 с.
8. Загоскина Н.В., Николаева Т.Н., Лапишин П.В., Заварзин А.А., Заварзина А.Г. Водорастворимые фенольные соединения у лишайников // *Микробиология*. 2013. Т. 82. № 4. С. 434–434.
9. Загоскина Н.В., Назаренко Л.В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // *Вестник МГПУ*. 2016. № 2 (22). С. 9–23.
10. Запрометов М.Н. Фенольные соединения и методы их исследования // *Биохимические методы в физиологии растений* / ред. О.А. Павлинова. М.: Наука, 1971. С. 185–197.
11. Запрометов М.Н. Фенольные соединения. М.: Наука, 1993. 271 с.
12. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев: Основа, 2010. 352 с.
13. Кузнецова Е.М., Чмиль В.Д. Глифосат: поведение в окружающей среде и уровни остатков // *Современные проблемы токсикологии*. 2010. № 1. С. 87–95.
14. Куркин В.А., Вельмайкина Е.И. Разработка методик анализа сиропа эхинацеи пурпурной // *Фармация*. 2011. № 7. С. 10–12.
15. Лемеш В.А., Богданова М.В., Кубрак С.В., Никитинская Т.В., Титок В.В., Хотылева Л.В. Молекулярно-генетический анализ полиморфизма подвидов льна культурного для идентификации генотипов с редкими ДНК-локусами // *Генетические основы селекции растений. Т. 4: Биотехнология в селекции растений. Геномика и генетическая инженерия*. Минск: Беларус. навука, 2014. С. 206–242.
16. Лукаткин А.С., Голованова В.С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений // *Физиология растений*. 1988. Т. 35. № 4. С. 773–780.
17. Меньщикова Е.Б., Ланкин В.З., Зенков Н.К., Бондарь И.А., Круговых Н.Ф., Труфакин В.А. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М.: Фирма «Слово», 2006. 553 с.
18. Олениченко Н.А., Загоскина Н.В. Ответная реакция озимой пшеницы на действие низких температур: образование фенольных соединений и активность L-фенилаланин-аммиак-лиазы // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2005. Т. 41. № 6. С. 681–685.
19. Ордина Н.А. Структура лубоволокнистых растений и ее изменение в процессе переработки. М.: Легкая индустрия, 1978. С. 70–74.
20. Прадедова Е.В., Нимаева О.Д., Кривенко Д.А. Субклеточные механизмы детоксикации гербицидов у культурных растений. Система глутатиона вакуолей и пластид и ее возможный вклад в процессы детоксикации у клеток корнеплодов столовой свеклы // *Актуальные проблемы науки Прибайкалья*. 2015. Вып. 1. 189 с.
21. Сизов И.А. Лен. М.–Л.: Сельхозгиз, 1955. 256 с.
22. Староверов В.В., Степанова А.Ю., Терешонок Д.В., Литвинова И.И. Клеточная селекция в культуре *in vitro* льна многолетнего (*Linum perenne* L.) на устойчивость к окислительному стрессу // *Плодоводство и ягодоводство России*. 2011. Т. 26. С. 230–236.
23. Тараховский Ю.С., Ким Ю.А., Абдрасилов Б.С., Музафаров Е.Н. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. М.: Synchronobook Пушкино, 2013. 308 с.
24. Теслов Л.С. Сравнительное изучение флавоноидного состава видов рода *Campanula* L. ряда *Rapunculoides* Charadze из секции *Campanula* // *Растительные ресурсы*. 2000. Т. 36. Вып. 1. С. 3–17.

25. Труш М.М. Лён-долгунец. М.: Колос, 1976. С. 20–23.
26. Чеснокова Н.П., Понукалина Е.В., Бизенкова М.Н. Молекулярно-клеточные механизмы инактивации свободных радикалов в биологических системах // Успехи современного естествознания. 2006. № 7. С. 29–36.
27. Apers S., Vlietinck A., Pieters L. Lignans and neolignans as lead compounds // *Phytochemistry Reviews*. 2003. P. 201–217.
28. Diederichsen Axel, Alvin Ulrich. Variability in stem fiber content and its association with other characteristics in 1177 flax (*Linum usitatissimum* L.) genebank accessions // *Industrial Crops and Products*. 2009. P. 33–39.
29. Gage T.B., Wendei S.H. Quantitative determination of certain flavonolglycosides // *Anal. Chem.* 1950. V. 22. P. 708–711.
30. Karg S. New research on the cultural history of the useful plant *Linum usitatissimum* L. (flax), a resource for food and textiles for 8,000 years // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2011. V. 20. P. 507–508.
31. Lattanzio V., Kroon P.A., Quideau S., Treutter D. Plant phenolics — secondary metabolites with diverse functions // *Recent Advances in Polyphenols Research*. V. 1. Oxford: Wiley–Blackwell, 2008. P. 1–35.
32. Millam S., Obert B., Pretova A. Plant cell and biotechnology studies in *Linum usitatissimum* // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2005. V. 82. P. 93–103.
33. Newairy Al-Sayeda A., Heba M. Abdou. Protective role of flax lignans against lead acetate induced oxidative damage and hyperlipidemia in rats // *Food and Chemical Toxicology*. 2009. P. 813–818.
34. Verma P., Mathur A.K., Masood N., Luqman S., Shanker K. Tryptophan over-producing cell suspensions of *Catharanthus roseus* (L) G. Don and their up-scaling in stirred tank bioreactor: detection of a phenolic compound with antioxidant potential // *Protoplasma*. 2013. V. 50. P. 371–380.
35. Wyrill III J.B., Burnside O.C. Absorption, translocation, and metabolism of 2, 4-D and glyphosate in common milkweed and hemp dogbane // *Weed science*. 1976. P. 557–566.
36. Zuk Magdalena, et al. Engineering flax plants to increase their antioxidant capacity and improve oil composition and stability // *Journal of agricultural and food chemistry*. 2012. P. 5003–5012.

### Literatura

1. Butenko R.G. *Biologiya kletok vy'sshix rastenij in vitro i bioteknologiya na ix osnove*. M.: FBK–Press, 1999. 152 s.
2. Voly'nezh A. *Fenol'ny'e soedineniya v zhiznedeyatel'nosti rastenij*. Minsk: Belarus. navuka, 2014. 283 s.
3. Vy'sochina G.I. *Bioximicheskie podxody' k poznaniyu bioraznoobraziya rastitel'nogo mira* // *Sibirskij e'kologicheskij zhurnal*. 1999. T. 3. S. 207–211.
4. Goncharuk E.A., Kalashnikova E.A., Sheveluxa V.S. *Vozdejstvie kadmiya na morfologicheskije reakcii razlichny'x genotipov l'na-dolgunca v usloviyax in vitro i in vivo* // *Izvestiya TSXA*. 2000. T. 2. S. 108–118.
5. Goncharuk E.A., Zagorskina N.V. *Tyazhely'e metally': postuplenie, toksichnost' i zashhitny'e mexanizmy' rastenij (na primere ionov kadmiya)* // *Visnik Xarkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya: Biologiya*. 2017. № 1. S. 35–49.
6. Zhantasov M.K., Zhantasova D.M., Kocherov E.N. *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy' proizvodstva glifosata* // *Modern high technologies*. 2014. № 12. S. 156–159.

7. Zhivetin V.V., Ginzburg L.N. Len i ego kompleksnoe ispol'zovanie. M.: Inform-Znanie, 2002. 400 s.
8. Zagoskina N.V., Nikolaeva T.N., Lapshin P.V., Zavarzin A.A., Zavarzina A.G. Vodorastvorimy'e fenol'ny'e soedineniya u lishajnikov // Mikrobiologiya. 2013. T. 82. № 4. S. 434–434.
9. Zagoskina N.V., Nazarenko L.V. Aktivny'e formy' kisloroda i antioksidantnaya sistema rastenij // Vestnik MGPU. 2016. № 2 (22). S. 9–23.
10. Zaprometov M.N. Fenol'ny'e soedineniya i metody' ix issledovaniya // Bioximicheskie metody' v fiziologii rastenij / red. O.A. Pavlinova. M.: Nauka, 1971. S. 185–197.
11. Zaprometov M.N. Fenol'ny'e soedineniya. M.: Nauka, 1993. 271 s.
12. Kolupaev Yu.E., Karpez Yu.V. Formirovanie adaptivny'x reakcij rastenij na dejstvie abioticheskix stressorov. Kiev: Osnova, 2010. 352 s.
13. Kuzneczova E.M., Chmil' V.D. Glifosat: povedenie v okruzhayushhej srede i urovni ostatkov // Sovremenny'e problemy' toksikologii. 2010. № 1. S. 87–95.
14. Kurkin V.A., Vel'myajkina E.I. Razrabotka metodik analiza siropa e'xinacei purpurnoj // Farmaciya. 2011. № 7. S. 10–12.
15. Lemesh V.A., Bogdanova M.V., Kubrak S.V., Nikitinskaya T.V., Titok V.V., Xoty'leva L.V. Molekulyarno-geneticheskij analiz polimorfizma podvidov l'na kul'turnogo dlya identifikacii genotipov s redkimi DNK-lokusami // Geneticheskie osnovy' selekcii rastenij. T. 4: Biotexnologiya v selekcii rastenij. Genomika i geneticheskaya inzheneriya. Minsk: Belarus. navuka, 2014. S. 206–242.
16. Lukatkin A.S., Golovanova V.S. Intensivnost' perekisnogo okisleniya lipidov v oxlazhdenny'x list'yax teplolyubivy'x rastenij // Fiziologiya rastenij. 1988. T. 35. № 4. S. 773–780.
17. Men'shchikova E.B., Lankin V.Z., Zenkov N.K., Bondar' I.A., Krugovy'x N.F., Trufakin V.A. Okislitel'ny'j stress. Prooksidanty' i antioksidanty'. M.: Firma «Slovo», 2006. 553 s.
18. Olenichenko N.A., Zagoskina N.V. Otvetnaya reakciya ozimoj psheniczy' na dejstvie nizkix temperatur: obrazovanie fenol'ny'x soedinenij i aktivnost' L-fenilalanin-ammia-k-liazy' // Prikladnaya bioximiya i mikrobiologiya. 2005. T. 41. № 6. S. 681–685.
19. Ordina N.A. Struktura lubovoloknisty'x rastenij i ee izmenenie v processe pererabotki. M.: Legkaya industriya, 1978. S. 70–74.
20. Pradedova E.V., Nimaeva O.D., Krivenko D.A. Subkletochny'e mexanizmy' detoksikacii gerbicidov u kul'turny'x rastenij. Sistema glutationa vakuolej i plastid i ee vozmozhny'j vklad v processy' detoksikacii u kletok korneplodov stolovoj svekly' // Aktual'ny'e problemy' nauki Pribajkal'ya. 2015. Vy'p. 1. 189 s.
21. Sizov I.A. Len. M.–L.: Sel'hozgiz, 1955. 256 s.
22. Staroverov V.V., Stepanova A.Yu., Tereshonok D.V., Litvinova I.I. Kletochnaya selekciya v kul'ture in vitro l'na mnogoletnego (*Linum perenne* L.) na ustojchivost' k okislitel'nomu stressu // Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii. 2011. T. 26. S. 230–236.
23. Taraxovskij Yu.S., Kim Yu.A., Abdrasilov B.S., Muzafarov E.N. Flavonoidy': bioximiya, biofizika, medicina. M.: Synchronbook Pushhino, 2013. 308 s.
24. Teslov L.S. Sravnitel'noe izuchenie flavonoidnogo sostava vidov roda *Campanula* L. ryada *Rapunculoides* Charadze iz sekcii *Campanula* // Rastitel'ny'e resursy'. 2000. T. 36. Vy'p. 1. S. 3–17.
25. Trush M.M. Lyon-dolguncz. M.: Kolos, 1976. S. 20–23.

26. Chesnokova N.P., Ponukalina E.V., Bizenkova M.N. Molekulyarno-kletochny'e mexanizmy' inaktivacii svobodny'x radikalov v biologicheskix sistemax // Uspexi sovremennogo estestvoznaniya. 2006. № 7. S. 29–36.
27. Apers S., Vlietinck A., Pieters L. Lignans and neolignans as lead compounds // Phytochemistry Reviews. 2003. P. 201–217.
28. Diederichsen Axel, Alvin Ulrich. Variability in stem fiber content and its association with other characteristics in 1177 flax (*Linum usitatissimum* L.) genebank accessions // Industrial Crops and Products. 2009. P. 33–39.
29. Gage T.B., Wendei S.H. Quantitative determination of certain flavonolglycosides // Anal. Chem. 1950. V. 22. P. 708–711.
30. Karg S. New research on the cultural history of the useful plant *Linum usitatissimum* L. (flax), a resource for food and textiles for 8,000 years // Veget. Hist. Archaeobot. 2011. V. 20. P. 507–508.
31. Lattanzio V., Kroon P.A., Quideau S., Treutter D. Plant phenolics — secondary metabolites with diverse functions // Recent Advances in Polyphenols Research. V. 1. Oxford: Wiley–Blackwell, 2008. P. 1–35.
32. Millam S., Obert B., Pretova A. Plant cell and biotechnology studies in *Linum usitatissimum* // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2005. V. 82. P. 93–103.
33. Newairy Al-Sayeda A., Heba M. Abdou. Protective role of flax lignans against lead acetate induced oxidative damage and hyperlipidemia in rats // Food and Chemical Toxicology. 2009. P. 813–818.
34. Verma P., Mathur A.K., Masood N., Luqman S., Shanker K. Tryptophan over-producing cell suspensions of *Catharanthus roseus* (L) G. Don and their up-scaling in stirred tank bioreactor: detection of a phenolic compound with antioxidant potential // Protoplasma. 2013. V. 50. P. 371–380.
35. Wyrill III J.B., Burnside O.C. Absorption, translocation, and metabolism of 2, 4-D and glyphosate in common milkweed and hemp dogbane // Weed science. 1976. P. 557–566.
36. Zuk Magdalena, et al. Engineering flax plants to increase their antioxidant capacity and improve oil composition and stability // Journal of agricultural and food chemistry. 2012. P. 5003–5012.

**E.A. Goncharuk, Yu.A. Gorchakova, E.S. Shevergina,  
T.N. Nikolaeva, L.V. Nazarenko, N.V. Zagorskina**

### **Responsiveness of Cells *Linum Usitatissimum* Cultivated *in vitro* to the Action of the Herbicide (for Example, Glyphosate)**

The paper presents the results of studying the responses of callus cultures of flax fiber and linseed flax on the action of a herbicide - glyphosate, which affects the biosynthesis of phenolic compounds. Changes in the accumulation of phenolic compounds, the level of lipid peroxidation and the morphological characteristics of calli in its presence in the nutrient medium are shown. The authors make a conclusion that the cells of the two species of *Linum usitatissimum*, cultured under *in vitro* conditions, react differently to glyphosate.

*Keywords:* flax; cell culture; herbicide; glyphosate; phenolic compounds.