

ДОБІР НА СТІЙКІСТЬ ДО ЗАСОЛЕННЯ В КАЛУСНІЙ КУЛЬТУРІ ЛЬОНУ ОЛІЙНОГО

Анатолій СОРОКА

Льон олійний (*Linum usitatissimum* L.) є важливою економічною культурою, продукція якої використовується в різних галузях. Він передусім цінується за насіння, багате на омега-3 жирні кислоти. Однак чутливість льону до засолення обмежує обсяги його вирощування. Одним із перспективних підходів зі створення солестійких генотипів є клітинна селекція. Мета роботи – оцінити можливість отримання в калусній культурі стійких до хлориду натрію генотипів льону олійного. Як матеріал використано два сорти льону різного походження – Запорізький богатир та Еврика. Шматочки калусу висаджували на середовища Мурашіге-Скуга (MS) і N_6 , до яких додавали хлорид натрію в концентраціях 0,3, 0,6, 0,9 та 1,2 %. Після закінчення культивування оцінювали частку калусів із некрозами та здатних до проліферації. Надалі оцінювали морфогенетичну здатність калусів на фоні сольового стресу, а регенеровані пагони оцінювали на солестійкість. Морфогенетичну здатність калусів визначали на фоні 0,3 % й 0,6 % NaCl, підраховуючи частку калусів із зонами регенерації. Для оцінювання ефективності добору на солестійкість регенеровані пагони з рештками калусу культивували на середовищі MS з додаванням 0,2 % та 0,4 % NaCl. Оцінювали частку пагонів, що вижили і продовжували ріст, а також наявність некротичних ділянок та етіоляцію пагонів. Установлено, що концентрація хлориду натрію 0,3 % була оптимальною для добору. У разі більш високої концентрації калуси відставали в рості, зупиняли розвиток і деградували. Добір у калусній культурі при 0,3 % NaCl сприяв збільшенню частки солестійких регенерантів, що виявлялося на фоні додавання хлориду натрію в концентрації 0,2 %. У сорту Запорізький богатир регенерованих пагонів, які вижили на фоні цього сольового стресу, виявилось 36,7 %, тоді як у варіанті, де добір не проводився, їх було 13,3 %. У сорту Еврика таких пагонів було 28,0 % та 4,0 % відповідно. У разі концентрації солі 0,4 % поодинокі пагони, що виживали, надалі не розвивалися й гинули. Добір при концентрації NaCl, яка перевищувала 0,3 %, призводив до суттєвого інгібування морфогенетичного потенціалу калусної тканини та неможливості отримання повноцінних пагонів. Оцінені генотипи льону значно різнилися за реакцією на сольовий стрес, при цьому кращі показники демонстрував сорт Запорізький богатир.

Ключові слова: *Linum usitatissimum*, калус, некроз, регенерант, солестійкість, хлорид натрію.

Інститут олійних культур НААН, вул. Інститутська 1, Запоріжжя, 69055, Україна; e-mail: bvryffy@hotmail.com

Selection for salt tolerance in callus culture of oil flax

Soroka A.

Flax (*Linum usitatissimum* L.) represents a crop of substantial agronomic and economic significance, with its derivatives utilized across multiple industrial sectors. It is predominantly esteemed for its seeds, which are abundant in alpha-linolenic acid, a type of omega-3 polyunsaturated fatty acid. However, the cultivation range of flax is constrained by its pronounced sensitivity to saline environments. Among the innovative strategies to develop salt-tolerant genotypes, in vitro cell selection stands out as a promising approach. This study was aimed to evaluate the feasibility of obtaining oilseed flax genotypes tolerant to sodium chloride (NaCl) through callus culture methodology. Two genetically distinct flax varieties, namely Zaporizkyi bohatyr and Evryka, served as the experimental material. Segments of callus tissue were cultured on Murashige and Skoog (MS) and N_6 media supplemented with NaCl at concentrations of 0.3 %, 0.6 %, 0.9 %, and 1.2 %. Following the cultivation period, the proportion of necrotic calli and the capacity for cellular proliferation were evaluated. Subsequently, the morphogenetic potential of callus tissue was evaluated under saline conditions, and the regenerants were evaluated for their ability to withstand salt-induced stress. The morphogenetic response of callus was assessed under sodium chloride concentrations of 0.3 % and 0.6 % by quantifying the proportion of callus samples exhibiting regeneration zones. To determine the efficacy of selection pressure, regenerated shoots with residual callus were transferred to MS medium containing 0.2 % and 0.4 % NaCl. Parameters such as the survival rate and continued growth of shoots, presence of necrotic lesions, and shoot etiolation were recorded. The results indicated that a sodium chloride concentration of 0.3 % was optimal for in vitro selection. Elevated salinity levels adversely affected callus viability, resulting in inhibited callus growth,

disrupted development, and tissue degradation. Selection pressure applied at 0.3 % NaCl enhanced the frequency of salt-tolerant regenerants, as evidenced under subsequent exposure to 0.2 % NaCl. In Zaporizkyi bohatyr variety, the survival rate of regenerated shoots that successfully survived under salt stress conditions was 36.7 %, compared to 13.3 % in the control group where selection was not performed. For Evryka variety, the respective figures were 28.0 % and 4.0 %. At a sodium chloride concentration of 0.4 %, the few surviving shoots exhibited no further development and ultimately perished. Selection at NaCl concentrations exceeding 0.3 % resulted in pronounced suppression of the morphogenetic capacity of callus tissue, rendering it incapable of producing viable shoots. The tested flax genotypes demonstrated considerable variability in their physiological response to salt-induced stress, with Zaporizkyi bohatyr variety displaying superior adaptability.

Key words: *Linum usitatissimum*, callus, necrosis, regenerant, salt resistance, sodium chloride.

Institute of Oilseed Crops NAAS, 1, Instytut'ska Str., Zaporizhzhia, 69055, Ukraine; e-mail: bvryffy@hotmail.com

Вступ

Засолення є одним із найважливіших абіотичних стресів, що впливають на продуктивність сільськогосподарських культур у всьому світі, особливо в посушливих і напівпосушливих регіонах (Munns, Tester 2008). Засолення ґрунтів є серйозною екологічною проблемою, яка становить загрозу для стабільного сільського господарства та продовольчої безпеки. Висока солоність ґрунту негативно впливає на ріст і розвиток рослин, викликаючи осмотичний стрес, токсичну дію іонів і порушення живлення (Parihar et al. 2015). Ці ефекти зрештою призводять до зниження врожайності культур і якості врожаю. Тому створення сортів культур, стійких до засолення, є надзвичайно важливим завданням для підтримання сталої продуктивності сільського господарства в умовах вирощування рослин на засолених ґрунтах.

Льон (*Linum usitatissimum* L.) – це економічно важлива культура, що цінується за насіння, багате на олію та омега-3 жирні кислоти, а також за волокно, яке використовується в текстильній промисловості (Green 1986). Однак льон є чутливим до засолення, що обмежує його вирощування на засолених територіях (Ashraf 2004). Для вирішення цієї проблеми необхідно створювати генотипи льону, стійкі до такого стресу. Одним із перспективних підходів для досягнення цієї мети є використання калусної культури *in vitro*.

Калусна культура досить широко використовується в біотехнології рослин для добору й регенерації генотипів із бажаними властивостями. Цей метод передбачає індукцію недиференційованих клітинних культур (калусу) з експлантів, а потім відбір тих ліній, які демонструють стійкість до певних стресових умов, зокрема до підвищеної концентрації солей (George et al. 2008). Відібрані калусні лінії можуть бути застосовані для регенерації повноцінних рослин, які потім оцінюють за їх продуктивністю в умовах засоленості (Dixit, Dubey 1986).

Процес відбору генотипів, стійких до засолення, за допомогою калусної культури включає

кілька етапів, зокрема індукцію калусу з диференційованих тканин, застосування селективного тиску (сольового стресу) до популяції калусних клітин та ідентифікацію й регенерацію стійких ліній. На успішність цього процесу можуть впливати різноманітні фактори, такі як тип експланта, склад поживного середовища, тривалість і інтенсивність селективного тиску тощо (Kumar et al. 2004).

Мета роботи – оцінити ефективність добору на стійкість до засолення NaCl на клітинному рівні в льону олійного.

Матеріал та методики

Як матеріал використовували калус, отриманий із гіпокотилів двох сортів льону олійного різного походження – Запорізький богатыр та Еврика. Шматочки калусу масою 20–40 мг висаджували в чашки Петрі в п'яти повтореннях на середовища N₆ (Chu 1978) і MS (Murashige, Skoog 1962), до яких додавали хлорид натрію NaCl у концентраціях 0,3, 0,6, 0,9 та 1,2 %. Контролем слугували ті самі середовища без додавання солі. Культивування проводили в термостаті при температурі 25 ± 1 °C протягом 4 тижнів без освітлення. По закінченню культивування оцінювали частку калусів з некрозами й частку калусів, здатних до проліферації.

У подальшому одну частину калусів використовували для оцінювання морфогенетичного потенціалу в умовах сольового стресу, а іншу – для регенерації пагонів і подальшого аналізу їх солестійкості.

Для встановлення морфогенетичної здатності калусів в умовах сольового стресу шматочки калусів масою до 50 мг, отримані в контролі й на фоні 0,3 й 0,6 % NaCl, висаджували на середовище N₆ із концентрацією NaCl 0,3 %, доповнене 1 мг/л 6-бензиламінопурину (БАП) та 0,2 мг/л альфа-нафтилоцтової кислоти (НОК). Через 4 тижні підраховували кількість калусів із зонами регенерації.

Для визначення ефективності добору на солестійкість калуси, отримані як в умовах сольового

стресу (0,3 % NaCl), так і без нього, переносили на модифіковане середовище N_6 без додавання хлориду натрію, збагачене фітогормонами 1 мг/л БАП та 0,2 мг/л НОК для індукції гемогенезу. Культивування проводили при кімнатній температурі в перші 3 дні в темряві, а надалі при фотоперіоді 16/8 годин (день/ніч). Через 3 тижні калуси, на яких почали формуватися пагони, пасажували на середовище МС з додаванням 300 мг/л гідролізату лактоальбуміну, 0,5 мг/л БАП, 0,05 мг/л НОК та 0,1 мг/л гіберелової кислоти для елонгації та подальшого росту пагонів. Дорощування проводили за стандартними методиками при освітленні.

Надалі калуси з видовженими пагонами високою пагонами заввишки до 30 мм розрізали на частини фрагменти з одним сформованим пагоном. Для визначення стійкості до засолення пагони з рештками калусу біля їх основи з рештками калусу уточнювали, що значить рештки калусу висаджували на середовища на базі середовища МС із додаванням 0,2 та 0,4 % хлориду натрію. Оцінювали частку пагонів, що вижили і продовжували ріст, а також наявність некротичних ділянок та етіюляцію пагонів, що зберігали здатність до росту, а також виявляли наявність некротичних ділянок і прояви етіюляції.

Отримані дані обробляли методами статистичного аналізу. Суттєвість відхилень визначали за допомогою *t*-критерію на трьох стандартних рівнях суттєвості.

Результати та обговорення

Для визначення здатності калусів виживати й розвиватися на фоні сольового стресу їх куль-

тивували на середовищі з додаванням хлориду натрію (перший етап). Для цього калус, отриманий із гіпокотилів 2 сортів льону олійного, а саме Запорізький богатир та Еврика, культивували впродовж 4 тижнів на двох середовищах – N_6 та MS, з додаванням NaCl в концентраціях 0,3, 0,6, 0,9 та 1,2 %. Після цього оцінювали загальний стан калусу, наявність некротичних ділянок і здатність клітин до проліферації.

На рисунку 1 показана реакція калусу на сольовий стрес на середовищі N_6 двох сортів льону – Запорізький богатир та Еврика, яка виявилася генотипоспецифічною сортоспецифічною бажано уточнити, що означає генотипоспецифічною: стосовно сорту, чи окремих особин. У контролі переважна більшість калусів використаних досліджуваних сортів виживала та продовжувала активний ріст, тоді як в умовах сольового стресу спостерігали погіршення стану калусів, яке поступово закономірно збільшувалося посилювалося зі збільшенням концентрації солі. За мінімальної концентрації NaCl в середовищі всі калуси сорту Запорізький богатир і більше ніж 80 % калусів ($p < 0,05$) сорту Еврика характеризувались високим ступенем виявляли високий ступінь проліферації (рис. 1, а). Нові клітини активно утворювалися на всій поверхні експлантів. У разі збільшення концентрації солі до 0,9 % лише калуси сорту Запорізький богатир продовжували активний розвиток, тоді як у сорту Еврика росту калусів майже не спостерігали, вони або залишались такого ж розміру або збільшувались незначною мірою. Їх розміри залишалися сталими, або зростали несуттєво. При

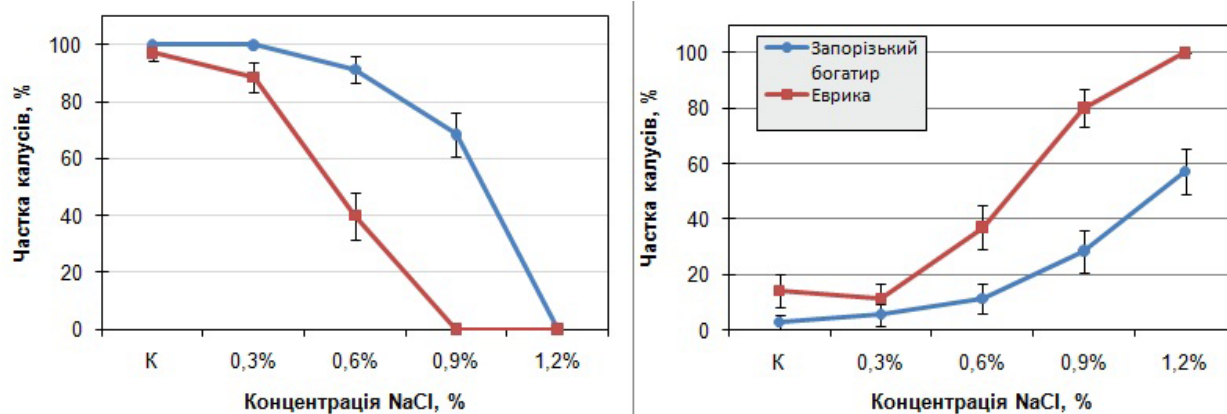


Рис. 1. Вплив хлориду натрію на стан і розвиток калусу льону олійного в сортів Запорізький богатир та Еврика при культивуванні на середовищі N_6 : частка калусів, які продовжували розвиток, – зліва (а), частка калусів з некротичними ділянками – справа (б)

Fig. 1. Effect of sodium chloride on the condition and development of flax callus in the Zaporizkyi Bohatyr and Evryka varieties when cultured on N_6 medium: proportion of callus samples that continued to develop – left, proportion of callus samples with necrotic areas – right

концентрації NaCl 1,2 % калуси обох генотипів зупиняли припиняли ріст і деградували.

Подібні закономірності спостерігали й відносно стосовно появи некрозів (рис. 1, б). В обох сортів утворення некротичних ділянок було незначним і не відрізнялося від такого в контролю (без додавання солі) уточнити що тут вважається контролем, без додавання солі, чи мінімальна концентрація при найменшій концентрації NaCl (0,3 %). Зі збільшенням концентрації NaCl дія стресу набувала все значнішого летального характеру, летальний ефект стресу ставав більш вираженим, у сорту Еврика на закінчення періоду культивування при концентрації солі 1,2 % усі калуси мали некротичні ділянки. Сольовий стрес виявився менш шкідливим відносно вираженим у калусів сорту Запорізький богатир, де навіть при найвищій концентрації NaCl на половині калусів даного генотипу некротичні ділянки були відсутні, половини калусів цього генотипу не спостерігалося некротичних ділянок.

Варто відмітити, що реакція калусної культури на додавання NaCl була схожою при вирощуванні на середовищі як N₆, так і MS. На обох середовищах калус розвивався досить ефективно. Дещо кращий візуальний стан калусу (за щільністю) в окремих випадках відмічали на середовищі N₆, однак за проаналізованими показниками різниця між середовищами виявилася статистично несуттєвою. Це дає можливість використовувати обидва середовища для культивування калусів льону.

У подальшому калуси, які культивували на середовищі як із додаванням NaCl в концентраціях 0,3 та 0,6 %, так і без нього, застосовували для визначення здатності до регенерації в умовах сольового стресу. При цьому селективний вплив хлориду натрію на клітинну популяцію тривав. У цьому випадку найбільш розвинені калуси ділили на частини однакової маси (до 50 мг) і висаджували на модифіковане середовище N₆ зі зміненим гормональним складом, який сприяє процесам гемогенезу. Сольовий стрес створювали додаванням до середовища хлориду натрію в концентрації 0,3 %.

Дані, представлені в таблиці 1, відображають вплив попереднього сольового стресу різної інтенсивності на рівень регенерації в калусній культурі на фоні 0,3 % NaCl, отриманій із двох сортів льону. У контрольному варіанті, де хлорид натрію був відсутній на першому етапі, в обох сортів зафіксовано досить високий регенераційний потенціал. Так, сорт Запорізький богатир мав 32,5 % калусів із зонами регенерації, а сорт Еврика – 27,1 %. Добір на стійкість до засолення при концентрації солі NaCl 0,3 % у першого сорту викликав незначне зниження відсотка регенерації (27,9 %), тоді як у другого спостерігали більш помітне, але несуттєве зниження до 18,8 %. Культивування калусів, що попередньо зростали на середовищі з 0,6 % NaCl, показало більш істотні наслідки для обох сортів, оскільки частота регенерації виявилася значно нижчою за 10 %, а в сорту Еврика цей показник становив 4,2 %. Виявлені відмінності були статистично достовірними ($p < 0,05$) порівняно з контролем, що підтверджує негативний вплив підвищеної концентрації солі NaCl на процеси морфогенезу в культурі недиференційованих клітин.

Загалом результати дослідження свідчать, що сольовий стрес негативно впливає на регенераційну здатність калусної культури льону. Обидва сорти демонстрували значне зниження частоти регенерації за концентрації 0,6 % NaCl у поживному середовищі. Це вказує на те, що рівні засолення, наближені до 0,6 %, можуть перешкоджати процесам відновлення, тоді як концентрації солі менші за 0,3 % суттєво не впливають на регенераційний потенціал. Отримані дані також підкреслюють важливість контролю рівнів концентрації іонів різних елементів у протоколах тканинної культури для ефективної регенерації в селекційних програмах льону.

Для оцінювання ефективності добору на солестійкість регеноеровані пагони льону з рештками калусу біля основи культивували на модифікованому середовищі MS із додаванням хлориду натрію в концентраціях 0,2 та 0,4 %. Як впливає

Таблиця 1. Частота калусів з морфогенними зонами в умовах сольового стресу 0,3 % NaCl у льону олійного
Table 1. Frequency of calli with morphogenic zones under salt stress conditions (0.3 % NaCl) in oil flax

Генотип	Варіант	Кількість калусів, шт.	Калуси з морфогенними зонами, шт.	Калуси з морфогенними зонами, %	Похибка
Запорізький богатир	Контроль	40	13	32,5	6,41
	0,3 % NaCl	104	29	27,9	5,63
	0,6 % NaCl	48	3	6,3	2,88*
Еврика	Контроль	48	13	27,1	6,41
	0,3 % NaCl	48	9	18,8	5,63
	0,6 % NaCl	48	2	4,2	2,88*

Примітка: * – відмінності від контролю суттєві при $p < 0,05$.

з даних таблиці 2, культивування пагонів із залишками калусів на оцінному сольовому фоні в усіх варіантах дослідів призводило до появи некротичних зон (підсихання, почорніння) на пагонах. Однак на середовищі з 0,4 % хлориду натрію, незалежно від того чи проводився попередній добір на сольовий стрес, частка таких пагонів досягала майже 100 %. Частота некрозів на середовищі з 0,2 % NaCl була істотно нижчою, ніж при 0,4 % NaCl, проте між варіантами з попереднім добром і без нього різниця за цим показником була несуттєвою. Так, у сорту Запорізький богатир на фоні 0,2 % NaCl частка пагонів із некрозами, отриманими після сольового стресу, становила $43,3 \pm 9,05$ %, тоді як частка пагонів із некрозами, отриманими без сольового стресу, хоч і була дещо вищою, однак статистично не суттєвою.

Також у всіх варіантах дослідів спостерігали етіюляцію пагонів, які розвивалися на сольовому фоні. Частота таких етіюльованих пагонів в окремих випадках досягала 20 %. У сорту Запорізький богатир вони зустрічалися частіше, ніж у сорту Еврика. Пагони з порушеним синтезом хлорофілу відмічали як у варіанті, де проводили попередній добір, так і у варіанті, де селективний тиск не застосовували.

Результати експерименту свідчать, що в разі культивування на сольовому фоні з концентрацією 0,4 % NaCl, виживали тільки поодинокі пагони. У сорту Запорізький богатир частка таких пагонів

становила 13,3 %, а в сорту Еврика – 6,7 %. Однак вони не росли, точка росту відмирала, у подальшому ці пагони гинули.

Під час оцінювання на сольовому фоні з 0,2 % NaCl частина пагонів, отриманих як у результаті попереднього добору, так і без нього, виживала й продовжувала ріст. Серед тих, що вижили, були такі, які продовжували ріст і збільшувалися у розмірах, і такі, які візуально залишалися без змін. У варіанті, де проводився попередній добір, частка таких пагонів була значно більшою. Зокрема, у сорту Запорізький богатир пагонів, що вижили і продовжували ріст, виявилось 36,7 % і 26,7 % відповідно, тоді як у варіанті, де добір не проводився, їх було 13,3 % і 6,7 %. У сорту Еврика показник становив 28,0 % і 20,0 %, 4,0 % і 4,0 %, відповідно.

Стійкість до засолення на клітинному рівні є складною ознакою, що включає взаємопов'язану мережу фізіологічних, біохімічних і молекулярних механізмів, які дають змогу рослинним клітинам виживати й функціонувати за високих концентрацій іонів. Зокрема, регуляція концентрації іонів Na^+ , K^+ та Cl^- дає можливість підтримувати іонний гомеостаз. Наприклад, щоб запобігти токсичному накопиченню натрію, рослинні клітини використовують мембранні транспортні білки (Na^+/H^+ антипорти), які секвеструють Na^+ у вакуолі, знижуючи його цитозольну концентрацію (Blumwald 2000). Іншим механізмом може бути осмотична корек-

Таблиця 2. Оцінювання регенерантів льону олійного на стійкість до засолення

Table 2. Evaluation of oil flax regenerants for salt tolerance

Варіант	Регенеровані пагони				
	висаджено, шт.	із зонами некрозу на пагонах, %	з етіюляцією, %	що продовжували ріст, %	що вижили, %
<i>Сорт Еврика</i>					
Без сольового стресу на 0,2 % NaCl	25	$72,0 \pm 8,98$	$12,0 \pm 6,50$	$4,0 \pm 3,92$	$4,0 \pm 3,92$
Без сольового стресу на 0,4 % NaCl	15	100	$13,3 \pm 8,78$	0	0
Після сольового стресу на 0,2 % NaCl	25	$48,0 \pm 9,99$	$16,0 \pm 7,33$	$20,0 \pm 8,00$	$28,0 \pm 8,98^*$
Після сольового стресу на 0,4 % NaCl	15	$93,3 \pm 6,44$	$13,3 \pm 8,78$	0	$6,7 \pm 6,44$
<i>Сорт Запорізький богатир</i>					
Без сольового стресу на 0,2 % NaCl	30	$63,3 \pm 8,80$	$16,7 \pm 6,80$	$6,7 \pm 4,55$	$13,3 \pm 6,21$
Без сольового стресу на 0,4 % NaCl	15	$93,3 \pm 6,44$	$20,0 \pm 10,33$	0	0
Після сольового стресу на 0,2 % NaCl	30	$43,3 \pm 9,05$	$13,3 \pm 6,21$	$26,7 \pm 8,07^*$	$36,7 \pm 8,80^*$
Після сольового стресу на 0,4 % NaCl	15	$86,7 \pm 8,78$	$20,0 \pm 10,33$	0	$13,3 \pm 8,78$

Примітка: * – відмінності від варіанта без сольового стресу на фоні 0,2 % NaCl суттєві при $p < 0,05$.

ція, яка досягається шляхом накопичення сумісних розчинних речовин, таких як пролін, гліцин-бетаїн і цукри, що не заважають клітинному метаболізму, але допомагають стабілізувати білки й мембрани (Ashraf, Foolad 2007). Окислювальний стрес, викликаний надлишком солей, може бути подоланим антиоксидантними системами, що включають такі ферменти, як супероксиддисмутаза, каталаза та пероксидази (Apel, Hirt 2004). Добір у калусній культурі дає клітинам, де розвинені подібні механізми, можливість функціонувати й регенерувати окремі тканини та органи, що загалом узгоджується з отриманими нами результатами.

Варто зазначити, що на всіх етапах дослідження спостерігали суттєвий вплив генотипу на досліджувані показники. Так, у сорту Запорізький богатир порівняно із сортом Еврика виявляли меншу кількість некрозів і кращий ріст калусної культури на фоні засолення.

Таким чином, з огляду на результати дослідження, добір на клітинному рівні на стійкість до сольового стресу виявився ефективним, оскільки частка регенерантів, що вижили в умовах сольового стресу, була більшою в разі попереднього добору на фоні хлориду натрію. Оптимальним для виявлення ефекту добору виявився сольовий фон із концентрацією 0,2 % хлориду натрію. На фоні 0,4 % NaCl різниця між варіантами з попереднім добром на першому етапі й без нього не була сут-

тєвою, оскільки поодинокі регенеранти, що вижили в цих умовах, надалі не розвивалися.

Висновки

У результаті експерименту з добору калусних клітин льону олійного на стійкість до засолення встановлено, що оптимальною концентрацією селективного агента є 0,3 % NaCl. У разі вищого вмісту хлориду натрію, частка калусів із некрозами перевищувала 90 %, спостерігалися пригнічення й зупинка їх росту та розвитку.

Показано, що добір у калусній культурі за 0,3 % NaCl сприяв підвищенню частки солестійких регенерантів. Для виявлення регенерантів із підвищеною стійкістю до засолення ефективним був фон із концентрацією хлориду натрію 0,2 %, оскільки в умовах вищого сольового навантаження поодинокі пагони, які виживали, згодом припиняли ріст і відмирили.

Установлено, що концентрації NaCl, які перевищували 0,3 %, істотно інгібували морфогенетичний потенціал калусної тканини, тоді як нижча концентрація не мала суттєвого впливу на цей показник.

Продemonстровано вагомий вплив генотипу на стан і розвиток калусної культури льону олійного: сорт Запорізький богатир характеризувався вищим потенціалом до регенерації та більшою часткою солестійких регенерантів, порівняно з сортом Еврика.

-
- APEL, K., HIRT, H. (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701
- ASHRAF, M. (2004) Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199 (5), 361–376. DOI: 10.1078/0367-2530-00165
- ASHRAF, M., FOOLAD, M. R. (2007) Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59(2), 206–216. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006
- BLUMWALD, E. (2000) Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*, 12(4), 431–434. DOI: 10.1016/S0955-0674(00)00117-7
- CHU, C. C. (1978) The N₆ medium and its applications to anther culture of cereal crops. *Proceedings of Symposium on Plant Tissue Culture*. Science Press, Beijing, China, May 25–30, 1978, pp. 43–50.
- DIXIT, V. K., DUBEY, R. S. (1986) Effect of salinity on growth and metabolism during early stages of seedling growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian Journal of Experimental Biology*, 24(11), 622–627.
- GEORGE, E. F., HALL, M. A., DE KLERK, G. J. (Eds.) (2008) *Plant propagation by tissue culture* (3rd ed.). Vol. 1: The Background. Springer, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-1-4020-5005-3
- GREEN, A. G. (1986) A final test for ancient DNA in flax: an interlaboratory study. *Proceedings of the National Academy of Science*, 83 (16), 5631–5634. DOI: org/10.1073/pnas.83.16.5631
- KUMAR, A., SHARMA, R., SRIVASTAVA, M. (2004) Influence of sodium chloride on growth parameters and callus induction in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 77(3), 269–275. DOI: 10.1023/B:TICU.0000016843.82783.09
- MUNNS, R., TESTER, M. (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651–681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
- MURASHIGE, J., SKOOG, F. (1962) A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiologia Plantarum*, 15, 473–497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- PARIHAR, P., SINGH, S., SINGH, R., SINGH, V. P., PRASAD, S.M. (2015) Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22 (6), 4056–4075. DOI: 10.1007/s11356-014-3739-1