

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПРИРОДА УСТОЙЧИВОСТИ
ОТЕЧЕСТВЕННЫХ СОРТОВ ЛЬНА-ДОЛГУНЦА
К ВОЗБУДИТЕЛЮ РЖАВЧИНЫ *Melampsora lini* (Pers.) Lev.**

С.Н. КУТУЗОВА

Устойчивость сорта к болезням может быть важнее его высокой продуктивности, так как иногда именно поражение патогенами становится лимитирующим фактором в возделывании культуры. Первые относительно устойчивые к ржавчине отечественные сорта льна-долгунца обладали полигенной устойчивостью и длительно сохраняли это качество. По мере их распространения поражение посевов снижалось и к 1998 году прекратилось. С 1990 года стали возделываться сорта с олигогенной устойчивостью, которая может быть недолговечной. В настоящее время они занимают более 80 % посевных площадей, что может быть опасным для льноводства, если бесконтрольно использовать эффективные гены устойчивости. Для создания сортов с наиболее надежной защитой от патогена — эффективными доминантными генами на фоне полигенной устойчивости предлагается использовать доноры, созданные во Всероссийском НИИ растениеводства (ВИР) и совмещающие оба типа устойчивости.

Ключевые слова: лен-долгунец, сорта, гены устойчивости к ржавчине, олигогенная устойчивость, полигенная устойчивость, доноры устойчивости.

Keywords: flax, varieties, genes of resistance to rust, oligogenic resistance, polygenic resistance, donors of resistance.

Селекция сорта на устойчивость к болезням очень часто бывает важнее селекции на продуктивность, так как болезнь иногда становится лимитирующим фактором в возделывании культуры. Не случайно Н.И. Вавилов свою первую крупную научную работу посвятил именно иммунитету к инфекционным заболеваниям (1) и уделял большое внимание этой проблеме до последних дней. Анализ устойчивости к патогенам у огромного количества сортов хлебных злаков и других культур позволил ему впервые сформулировать теоретические основы селекции культурных растений на иммунитет к паразитическим организмам (2). Это учение послужило основой дальнейшего развития науки об иммунитете.

Ржавчина льна — заболевание, вызываемое грибом *Melampsora lini* (Pers.) Lev. Оно широко известно во всем мире и периодически распространяется на посевах до уровня эпифитотии, вызывая огромные потери (3–6). Защита льна от этого заболевания основана на применении сортов с одним или несколькими доминантными генами распецифической устойчивости, обеспечивающими полную невосприимчивость к одним расам гриба и восприимчивость к другим. Сейчас известно 34 гена с неодинаковой эффективностью в разных регионах мира (7, 8). Недостаток такой устойчивости — возможность ее преодоления патогеном в результате изменения расового состава популяции гриба, что многократно происходило в мировой истории льноводства (6, 9–11). Это приводит к сокращению запаса эффективных генов устойчивости, как уже наблюдалось в Южной Америке, где устойчивость к 1975 году контролировалась только двумя генами — P^4 и M^6 (11). Об использовании у льна более долговечной полигенной (горизонтальной) устойчивости к болезням, широко применяемой в селекции зерновых культур, в мировой научной литературе не сообщается.

В нашей стране ржавчина на посевах льна известна с 1885 года, но особенно сильное распространение болезнь получила в начале XX века (12), далее ее описывали как широко распространенное заболевание по всей зоне

льноводства. Сильные эпифитотии зарегистрировали в 1924-1927 (13), 1934-1935 (14), 1959-1960 (15), 1966-1967 годах (16). В 1977 году болезнь была широко распространена в Кировской и Пермской областях, по всей Украине, Центральной России и Сибири (17). За период с 1977 по 1980 год поражение льна наблюдали в Волго-Вятском регионе и на Украине, где сохранялась теплая влажная погода во второй половине лета (17). В последующие годы заболевание ежегодно отмечалось в ряде областей, но не имело характера эпифитотий (18, 19). К 1984 году болезнь поражала посевы только на 1-2 % площадей. В 1998 году ржавчину в посевах льна больше не регистрировали (20).

Поражение ржавчиной сокращалось пропорционально расширению посевов устойчивых к болезни сортов льна. Так, в середине 1960-х годов, когда средневосприимчивые и устойчивые сорта занимали 15-18 % площадей, ржавчина сильно поражала 85 % посевов (20). Снижение продуктивности семян при этом составляло от 92-94 % до полной потери. Урожайность волокна уменьшалась в 2-3 раза, его качество — на 3-9 номеров (21). К 1984 году устойчивые сорта высевались на 94 % площадей, 19 из 24 районированных сортов были относительно устойчивы к ржавчине и болезнь наблюдалась на 1-2 % посевов. Исключение составила Томская область, где было поражено 85,2 % площадей, засеянных восприимчивым сортом Томский 10. В 1998 году из 31 сорта льна, включенного в Государственный реестр селекционных достижений, 19 имели среднюю устойчивость, 10 были высокоустойчивыми, то есть 95,2 % площадей занимали устойчивые сорта (20). По данным, опубликованным в 2010 году (22), под высокоустойчивыми сортами находится более 80 % площадей. Однако мировой опыт свидетельствует о том, что ситуация, когда болезнь считается преодоленной, может быть временной и очень опасной.

Изучение характера устойчивости к ржавчине у отечественных сортов льна с помощью многоступенчатой оценки (23) показало, что относительно устойчивые сорта, высеваемые в 1960-1980-е годы, были защищены полигенной (горизонтальной) устойчивостью и ни один из них не имел сколько-нибудь эффективных доминантных генов (вертикальная устойчивость). Это удалось установить при малой инфекционной нагрузке с использованием 50 клонов патогена (24). Устойчивость выражалась в удлинении инкубационного периода, уменьшении величины и числа пустул, урожая и жизнеспособности спор, а также в более раннем переходе в телеитостадии, что уменьшает число уредогенераций. Все эти механизмы снижают скорость распространения гриба и вероятность возникновения эпифитотий. Такой тип устойчивости контролируется большим числом малых генов, имеющих по отдельности слабое фенотипическое проявление и действующих на разных этапах развития растения. Известно, что подобная устойчивость тем более эффективна, чем шире распространена и чем сильнее эпифитотия, она мало зависит от расового состава популяции гриба. У сортов Оршанский 2 и его производного ВНИИЛ 11 наряду с полигенной была обнаружена возрастная устойчивость, при которой после начала цветения заражение уредоспорами гриба не происходит, что также снижает риск развития эпифитотий. Суммарное действие всех имеющихся механизмов устойчивости обеспечивало ряду районированных в 1980-е годы сортов (К-6, Оршанский 2, Вперед, Оршанский 72, Прогресс и др.) довольно высокую горизонтальную устойчивость (24).

Сорта, обладающие полигенной устойчивостью, были созданы методом индивидуального отбора из гибридных популяций на провокационных и инфекционных фонах и в годы естественных эпифитотий. В качест-

ве источника устойчивости служил сорт Л-1120, районированный в 1951 году. Всего с участием указанного сорта и его производных получено 37 сортов (в том числе 10 в настоящее время находятся в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию). Они генетически однородны по устойчивости к ржавчине, что могло бы способствовать возникновению эпифитотий. Однако, как было показано (24, 21), устойчивость сорта Л-1120 обусловлена полимерными генами и довольно эффективной возрастной устойчивостью. Эти механизмы способствовали сохранению относительной устойчивости до настоящего времени, то есть уже в течение 60 лет.

Первый селекционный сорт с эффективной вертикальной устойчивостью Томский 16 был районирован в 1990 году. К 1998 году высокой олигогенной устойчивостью обладали 10 сортов из 31, находящегося в Государственном реестре селекционных достижений, или 32 %, к 2010 году их было уже 56 % (табл. 1).

1. Распределение районированных сортов льна-долгунца (от общего числа, %) по типам устойчивости к *Melampsora lini* (Pers.) Lev. при тестировании на искусственном инфекционном фоне (г. Санкт-Петербург—Пушкин, 1963-2010 годы)

Тип устойчивости	Год включения в Государственный реестр селекционных достижений					
	1963	1973	1983	1993	2003	2010
Олигогенная	0	0	0	14,3	35,5	56,1
Полигенная	5,0	23,8	33,3	46,4	41,9	29,3
Восприимчивые	95,0	76,2	66,7	39,3	22,6	14,6
Всего сортов	20	21	24	28	31	41

Если проследить динамику изменения устойчивости к ржавчине у районированных сортов льна-долгунца с 1960-х годов до настоящего времени, то окажется, что устойчивость повышалась сначала за счет полимерных генов, а начиная с 1990-х годов — за счет доминантных генов устойчивости. При этом в последние годы стала сокращаться доля среднеустойчивых сортов, защищенных полигенной устойчивостью, и резко возрастать доля сортов с олигогенной устойчивостью, тогда как число восприимчивых сортов неуклонно уменьшалось.

Быстрый рост числа сортов с олигогенной устойчивостью может быть весьма опасен, если использовать эффективные гены без учета территориального размещения сортов. Из мирового опыта использования R-генов в селекции зерновых культур известно, что чем более эффективен ген устойчивости, тем менее он должен быть распространен в посевах культуры (25).

Бесконтрольное включение в разные сорта одного и того же гена или набора из малого числа различных генов обеспечит полную устойчивость сортов, которая способна спровоцировать появление в популяции гриба супервирулентных рас и со временем вызвать новые эпифитотии. Сорта с моногенной устойчивостью очень редко бывают стабильными (как правило, она довольно быстро преодолевается патогеном). Подобный неудачный опыт известен на льне и в нашей стране. К 1935-1936 годам в селекционных учреждениях были выведены и затем районированы 9 сортов льна-долгунца с полной устойчивостью к ржавчине — 1288/12, Прядильщик, Светоч, Победитель и др., которые сохраняли это свойство в течение 7-10 лет (26). Однако к 1943-1945 годам они стали поражаться очень сильно, часто сильнее старых неустойчивых сортов (10). Причиной, по мнению ряда авторов, послужило усиление агрессивности патогена в результате изменения его расового состава (27, 28).

Отметим, что не известно ни число, ни оригинальность генов, защищающих современные устойчивые сорта, включенные в Государственный реестр селекционных достижений. К сожалению, в характеристике сорта при включении в реестр не указывается, сколько и какие гены или какие доноры генов были использованы при его создании, поэтому спокойная эпидемиологическая обстановка в отношении ржавчины льна, устойчивость к которой в течение нескольких десятилетий успешно контролировалась полигенно, может быть нарушена. Для того чтобы этого не случилось, необходимо применить подходы, позволяющие сохранять эффективность генов устойчивости более длительный срок и получать сорта со стабильной устойчивостью, учитывая как мировой опыт селекции на этот признак, так и особенности развития патогена в местных условиях.

Для замедления приспособления патогенных грибов к новым устойчивым сортам существуют специальные программы создания конвергентных сортов, в каждый из которых включено несколько *R*-генов, защищающих сорт более надежно, чем один ген (29), и многолинейных сортов, состоящих из линий с разными генами. Установлено, что гены, расположенные раздельно, более эффективны, так как моделируют стабилизирующий отбор (30). Однако такие программы очень трудоемки, длительны и дороги. Используется также метод мозаичного размещения сортов, защищенных разными генами устойчивости (31). Это как бы «географический» эквивалент возделывания многолинейного сорта, однако значительно дешевле, так как не требует большого числа обязательных бек-кроссов и не привязывает селекционера на долгие годы к одному рекуррентному сорту (30). Поскольку главная задача селекции на иммунитет заключается не в полной ликвидации болезни, а в защите от эпифитотий, практикуется создание компонентных сортов, основанных на принципе гетерогенности составляющих сорт линий и применении их смесей, в которых $\frac{1}{3}$ имеет специфическую устойчивость. Считается, что смесь из трех-четырех линий лучше и надежнее определяет стабильность затяжной устойчивости (32).

Наиболее эффективный и надежный метод селекции на устойчивость к болезням — создание сортов, сочетающих олигогенную и полигенную устойчивость благодаря введению максимального числа малых генов наряду с главными генами. Сорт, иммунный к полевым расам патогена и одновременно устойчивый ко всем расам, считается лучшим средством защиты от эпифитотий. Решать подобную задачу очень трудно, поскольку у такого сорта невозможно оценить полигенную устойчивость (33).

Исследования показали, что у местных популяций ржавчинного гриба в условиях нашей страны стабильно низкая вирулентность (21, 34, 35). Патоген способен возобновляться только через ежегодный половой процесс, который снижает вирулентность популяции за счет увеличения гетерозиготности рас. В течение лета при репродукции уредоспор на посевах льна происходит стабилизирующий отбор, который также частично обуславливает гибель рас с широкой вирулентностью (34). Новые вирулентные расы, поражающие ранее устойчивые сорта, тем не менее появлялись (35, 36), и эта опасность сохраняется.

Для успешной селекции на устойчивость к ржавчине с применением любых методов, замедляющих приспособление патогена к сорту, требуется достаточный запас эффективных генов, источником которых служит мировой генофонд льна, сосредоточенный во Всероссийском НИИ растениеводства (ВИР) (37). Начало создания коллекции было положено в 1922 году Н.И. Вавиловым, который обследовал более 20 льносеющих стран

мира и собрал более 560 оригинальных образцов льна (38). Сейчас в ней насчитывается 5795 образцов, в том числе 2225 — льна-долгунца.

Устойчивость к ржавчине у льна-долгунца встречается весьма редко. При первичной оценке 1,5 тыс. образцов, находящихся в коллекции ВИР в 1980 году, в результате скрининга и генетического изучения устойчивых образцов были выявлены доноры, обладающих оригинальными эффективными генами устойчивости — всего 0,6 % от числа изученных форм (39, 40). Значительная их часть — старинные русские кряжи из разных губерний России, поступившие в коллекцию одними из первых (41). Несколько доноров выделено среди зарубежных сортов льна-долгунца (42). Большое число эффективных генов устойчивости обнаружено у образцов масличного льна (43), проведена их идентификация (44).

С помощью серии насыщающих скрещиваний с использованием линий, имеющих высокоэффективные *R*-гены, создано 19 доноров устойчивости с комплексом важнейших хозяйственно ценных признаков (37, 45). Из них 11 доноров, для которых рекуррентным родителем служил сорт Оршанский 2, обладают оригинальными *R*-генами, эффективными против всех современных рас гриба, и горизонтальной устойчивостью, успешно переданной с помощью трех беккроссов (табл. 2).

2. Доноры устойчивости к *Melampsora lini* (Pers.) Lev., созданные на основе рекуррентного сорта льна-долгунца Оршанский 2 (л. 3-3) (45)

№ по каталогу ВИР	Донор	Материнская форма	Ген или локус
к-7798	ВИР-1	F ₈ BC ₃ л. 1-1 из Leona (к-6297)	<i>R</i> ³
к-7799	ВИР-2	F ₈ BC ₃ л. 5-1 из Bombay (к-4069)	<i>N</i> или <i>Q</i>
к-7800	ВИР-3	F ₆ BC ₄ л. 10-1 из Ярославского кряжа к-759 (к-7704)	<i>R</i> -ген
к-7882	ВИР-6	F ₈ BC ₆ л. 3-1 из Псковского кряжа к-729 (к-7701)	<i>R</i> -ген
к-7883	ВИР-7	F ₈ BC ₆ л. 7-1 из Ярославского кряжа к-744 (к-7703)	<i>R</i> -ген
к-7884	ВИР-8	F ₉ BC ₆ л. 6-1 из Солецкого кряжа к-726 (к-7700)	<i>M</i>
к-7885	ВИР-9	F ₈ BC ₃ л. 4-1 из ГДС-3 к-5375 (к-7705)	<i>R</i> -ген
к-7910	ВИР-10	F ₇ BC ₃ л. 3-1 из Псковского кряжа к-733 (к-7702)	<i>M</i> или <i>P</i>
к-8014	ВИР-11	F ₈ BC ₅ л. 3-1 из Currong к-6608 (к-7706)	<i>N</i> , <i>P</i> или <i>K</i>
к-8399	ВИР-15	F ₉ BC ₃ л. 3-1 из Svalof к-6658 (к-7707)	<i>R</i> -ген
к-8434	ВИР-16	F ₈ BC ₃ л. 4 из Natasja к-7213 (к-7708)	<i>R</i> -ген

Примечание. ВИР — Всероссийский НИИ растениеводства, л. — линия.

Эти доноры характеризуются высоким качеством волокна, хорошей семенной продуктивностью, устойчивостью к полеганию, некоторые относительно устойчивы к фузариозному увяданию. К их недостаткам по сравнению с современными сортами относится несколько пониженное содержание волокна, поэтому в селекционной работе такие формы следует включать в гибридизацию с высоковолокнистыми родителями (45).

С использованием доноров с фенотипом сорта Оршанский 2 можно осуществить самую надежную защиту от эпифитотий — ввести в сорт эффективные *R*-гены на фоне полигенной устойчивости. В случае потери эффективности *R*-геном на растениях будет наблюдаться хлороз и появятся очень мелкие уредопустулы, которые не закладывают телеитоспор (то есть растения остаются чистыми от поражения).

На основе сорта Призыв 81 создано 8 доноров устойчивости к ржавчине (табл. 3), характеризующихся раннеспелостью, хорошим качеством и высоким содержанием волокна, продуктивностью. Эти доноры могут нести те же или другие *R*-гены, поскольку каждая линия защищена двумя генами. Так, было установлено, что ВИР-15 и ВИР-13, созданные на основе общей родительской линии, имеющей два *R*-гена, защищены разными генами устойчивости. Доноры ВИР-16 и ВИР-14 также содержат разные *R*-гены.

Для переноса гена устойчивости к ржавчине в создающийся сорт

от донора достаточно провести однократную гибридизацию с ним. Гибриды F_1 следует обмолачивать индивидуально по растениям. Среди гибридных семей F_2 , выращенных в условиях жесткого инфекционного фона, нужно отбирать нерасщепляющиеся по устойчивости линии, которые после проверки устойчивости в следующем поколении могут быть использованы в любых селекционных программах, так как вероятность выщепления восприимчивых особей невелика.

3. Доноры устойчивости к *Melampsora lini* (Pers.) Lev., созданные на основе рекуррентного сорта льна-долгунца Призыв 81 (45)

№ по каталогу ВИР	Донор	Комбинация скрещивания	Ген или локус
к-7880	ВИР-4	F_6BC_3 {к-7472 × л. 3-1 из Псковского кряжа к-729 (к-7701)} × л. 7 из к-7472	R-ген
к-7881	ВИР-5	F_6BC_3 {к-7472 × л. 4-1 из ГДС-3 к-5375 (к-7705)} × л. 7 из к-7472	R-ген
к-8382	ВИР-12	F_9BC_3 {к-7472 × л. 3-1 из Псковского кряжа к-729 (к-7701)} × л. 7 к-7472	R-ген
к-8383	ВИР-13	$F_{15}BC_3$ {к-7472 × л. 2-1-1 из Svalof 60132 к-6658 (к-7707)} × л. 7 к-7472	R-ген
к-8394	ВИР-14	F_5BC_3 {к-7472 × л. 4-1 из Natasja к-7213 (к-7708)} × л. 7 к-7472	Q
к-8435	ВИР-17	$F_{10}BC_3$ {к-7472 × л. 3-1 из Currong к-6608 (к-7706)} × л. 7 к-7472	R-ген
к-8436	ВИР-18	$F_{10}BC_3$ {к-7472 × л. 10-1 из Ярославского кряжа к-759 (к-7704)} × л. 7 к-7472	R-ген
к-8561	ВИР-19	F_7BC_3 {к-7472 × л. 3-1 из Псковского кряжа к-733 (к-7702)} × л. 7 к-7472	M или P

Примечание. ВИР — Всероссийский НИИ растениеводства, л. — линия, к-7472 — сорт Призыв 81.

Для введения полимерных генов устойчивости в генотип сорта-реципиента необходимо провести несколько непрерывных беккроссов с донором на основе сорта Оршанский 2, осуществляя в каждом поколении отбраковку восприимчивых растений до цветения и отбор по фенотипу. После последнего беккросса выполняют отбор нерасщепляющихся по устойчивости линий и их проверку по потомству (45).

Поиск источников и доноров устойчивости к ржавчине в условиях инфекционного фона проводился также во Всероссийском НИИ льна (ВНИИ льна, г. Торжок). Среди мирового генофонда льна выявлено значительное число образцов, обладающих разной степенью устойчивости (46). В результате простых и сложных скрещиваний созданы высокопродуктивные линии льна-долгунца, защищенные одним или двумя R-генами, эффективными против местной популяции гриба. В частности, получен генотип, имеющий два R-гена, один из которых предположительно контролирует возрастную устойчивость (47). Созданные во ВНИИ льна доноры обладают комплексом важнейших хозяйственных признаков, однако в большинстве своем защищены идентичным геном, унаследованным от сорта Успех, что необходимо учитывать при их использовании.

Обычно на выведение сорта льна-долгунца требуется 15-17 лет. Использование доноров генов устойчивости, представляющих собой полуфабрикат сорта, может сократить срок создания длительно сохраняющих устойчивость к ржавчине сортов льна в 2 раза. На основе коллекции льна ВИР создан исходный материал для осуществления любых селекционных программ, обеспечивающих надежную длительную устойчивость сортов к ржавчине.

Таким образом, устойчивость отечественных сортов льна-долгунца к ржавчине в 1980-1990-е годы была основана на полимерных генах и проявляла стабильность. По мере распространения этих сортов поражение посевов снижалось и к 1998 году прекратилось. Однако с 1990 года стали распространяться сорта с олигогенной устойчивостью, которая может быть недолговечной. В настоящее время они составляют 56 % сортов и занимают более 80 % площадей, что представляет потенциальную опасность для льноводства, если использовать эффективные гены устойчивости бесконтрольно. Для получения сортов с надежной защитой от патогена предлагается применять созданные во Всероссийском НИИ растениеводства (ВИР)

ЛИТЕРАТУРА

1. В а в и л о в Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петровской сельскохозяйственной академии, 1918, вып. 1-4.
2. В а в и л о в Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М.-Л., 1935.
3. F l o r Н.Н. Physiologic specialization of *Melampsora lini* on *Linum usitatissimum* L. J. Agric. Res., 1935, 51(9): 819-837.
4. F l o r Н.Н. Inheritance to reaction of rust in flax. J. Agric. Res., 1947, 74(9): 241-262.
5. P r a s a d a R. Studies in linseed rust *Melampsora lini* (Pers., Lev.) in India. Ind. J. Phytopathol., 1948, 1: 1-18.
6. C h a m p i o n R., B a b l o n B., M a n d u i t M.L., S a i d J. Lrapparition drune nouvelle race de rouille attaquent les varietes de cultivees en France. Acad. Agric. France, 1978, 64(10): 827-832.
7. I s l a m M.R., M a y o M.E. A compendium on host genes in flax conferring resistance to flax rust. Plant Breed., 1990, 104: 89-100.
8. К у т у з о в а С.Н. Генетика льна. В сб.: Генетика культурных растений. СПб, 1998: 6-52.
9. F l o r Н.Н. New physiological races of flax rust. J. Agric. Res., 1940, 60(5): 575-581.
10. З е м и т В.Э. Об иммунитете сортов льна-долгунца к ржавчине. Селекция и семеноводство, 1949, 9: 54-59.
11. W i c k s Z.V. A search for rust genes in related species. Flax Inst. of the US, Miinneapolis, 1975: 13-24.
12. Я ч е в с к и й А.А. Болезни растений. СПб, 1911.
13. З ы б и н а С.П. Опытная работа по изучению болезней льна в Нижегородской губернии в 1927-1928 годах. Л., 1929.
14. Я б л о н с к а я Е. Болезни льна в 1935 году. Главнейшие болезни и вредители сельскохозяйственных культур в СССР. Л., 1936: 344-361.
15. Н а у м о в а И.П. Ржавчина льна-долгунца. Методика территориального многолетнего прогноза болезней растений. Л., 1971: 64-65.
16. К р ы л о в а Т.В. О ржавчине льна. Лен и конопля, 1968, 2: 34.
17. В о р о н к о в а В.Г., К а р п у н и н а Ю.Т. Прогноз распространения болезней и вредителей льна. Лен и конопля, 1980, 2: 23.
18. Ш е р с т н ы х О.Н., П о д д у б н а я Л.Н. Прогноз распространения вредителей и болезней льна и конопли в 1983 году. Лен и конопля, 1983, 2: 31.
19. Ч у м а ч е н к о Н.Ф. Прогноз распространения вредителей и болезней на 1984 год. Лен и конопля, 1984, 2: 22-23.
20. К р ы л о в а Т.В. Устойчивые сорта — основа защиты льна-долгунца от ржавчины. Современные проблемы льноводства на Северо-Западе РФ. Псков, 2000: 28-29.
21. К р ы л о в а Т.В. Фитопатологические методы селекции льна-долгунца на устойчивость к болезням. Селекция, семеноводство, агротехника, экономика и первичная обработка льна-долгунца. Науч. тр. ВНИИЛ (Торжок), 2002, 30(1): 30-35.
22. П а в л о в а Л.Н. Этапы развития селекционной работы по льну-долгунцу: достижения и основные направления. В сб.: Научные достижения — льноводству. Тверь, 2010: 39-45.
23. К у т у з о в а С.Н. Выделение доноров устойчивости льна-долгунца к ржавчине. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции (ВИР, Л.), 1979, 64(2): 59-65.
24. К у т у з о в а С.Н. Устойчивость районированных сортов льна к ржавчине. Лен и конопля, 1979, 2: 13-15.
25. Д ь я к о в Ю.Т. Тенденции в современной селекции растений и проблемы селекции на иммунитет. В сб.: Генетические основы болезнеустойчивости полевых культур. Рига, 1977: 3-7.
26. П о п о в а Т.Т. Вопросы методики выявления, создания и повышения болезнеустойчивости льна. Тр. ВНИИЛ (Калинин), 1958, 5: 47-67.
27. П о п о в а Т.Т. Болезни и вредители льна и меры борьбы с ними. В сб.: Лен-долгунец. М., 1957: 301-333.
28. К р е п к о в А.П. Наследование и изменчивость устойчивости льна-долгунца к ржавчине. Автореф. канд. дис. Л., 1977.
29. V o g l a u g N.E. New approach to the breeding of wheat varieties resistance to *Puccinia graminis tritici*. Phytopathology, 1953, 43(5): 467-472.
30. Д ь я к о в Ю.Т. Роль иммунитета в селекции растений. Природа, 1977, 8: 72-79.
31. К е у J.M. Systematic approach to race-specific disease resistance. Proc. Meet. Induced Mutations for Disease Resistance in Crop Plants (Novi Sad, Serbia, 1973). Vienna, 1974: 9-22.
32. К р и в ч е н к о В.И. Гетерогенность растений по устойчивости к инфекционным

- болезням применительно к проблемам селекции. В сб.: Генетические ресурсы культурных растений. СПб, 2001: 326-327.
33. Дьяков Ю.Т., Одинцова И.Г. Проблемы создания сортов, длительно сохраняющих устойчивость. Генетические основы селекции растений на иммунитет. М., 1973: 181-204.
 34. Кутузова С.Н. Развитие популяции ржавчины льна в Нечерноземной зоне СССР и ее вирулентность. Бюл. ВИР (Л.), 1985, вып. 154: 65-70.
 35. Крылова Т.В. Вирулентность местных популяций возбудителя ржавчины льна-долгунца Сб. науч. тр. ВНИИЛ (Торжок) «Селекция, семеноводство, возделывание и первичная обработка льна-долгунца», 1994, 28-29: 47-56.
 36. Крылова Т.В. Устойчивость сортов льна-долгунца к ржавчине. Селекция, семеноводство, агротехника, экономика и первичная обработка льна-долгунца. Науч. тр. ВНИИЛ (Торжок), 2002, 30(1): 39-44.
 37. Кутузова С.Н. Генетические основы длительной устойчивости сортов льна к ржавчине. Генетика, 1994, 30(10): 1363-1373.
 38. Вавилов Н.И. Мировые ресурсы зерновых культур и льна. М.-Л., 1957.
 39. Кутузова С.Н. Генетический анализ устойчивости льна-долгунца к ржавчине *Melampsora lini* (Pers., Lev.). Генетика, 1978, 14(9): 1620-1624.
 40. Кутузова С.Н. Гены устойчивости к ржавчине для селекции льна-долгунца. Бюл. ВИР (Л.), 1981, вып. 115: 3-6.
 41. Лемешев Н.К., Анащенко А.В., Кутузова С.Н. Значение теории центров происхождения и мирового генофонда для селекции технических культур. Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции ВИР «Генофонд сельскохозяйственных растений и его использование в современной селекции» (Л.), 1987, вып. 100: 95-104.
 42. Давидян Г.Г., Рыкова Р.П., Кутузова С.Н. Путь селекции льна-долгунца — синтез. Бюл. ВИР (Л.), 1981, вып. 117: 65-68.
 43. Кутузова С.Н., Куликова А.Е. Сорта — дифференциаторы ржавчины льна как доноры для селекции. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции ВИР «Иммунитет культурных растений к болезням и вредителям» (Л.), 1985, вып. 92: 51-55.
 44. Кутузова С.Н., Куликова А.Е. Идентификация генов устойчивости у сортов международного набора дифференциаторов *Melampsora lini* (Pers., Lev.). Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции ВИР «Растениеводство, генетика и селекция технических культур» (Л.), 1989, вып. 125: 65-69.
 45. Кутузова С.Н. Доноры устойчивости льна-долгунца к ржавчине. В сб.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб, 2005: 389-405.
 46. Рожмина Т.А. Национальная коллекция русского льна и основные направления ее использования в селекции. Мат. Науч.-практ. конф. «Селекция льна-долгунца — важнейший фактор повышения конкурентоспособности продукции льноводства». Псков, 2005: 23-28.
 47. Жученко А.А., Рожмина Т.А. и др. Эколого-генетические основы селекции льна-долгунца. Тверь, 2009.

ГНУ Всероссийский НИИ растениеводства
им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии,
190000 г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44,
e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

Поступила в редакцию
10 мая 2012 года

GENETIC BASIS OF RESISTANCE TO *Melampsora lini* (Pers.) Lev., THE AGENT OF FLAX RUST, IN DOMESTIC VARIETIES OF FIBRE FLAX

S.N. Kutuzova

Summary

The resistance to diseases may be a more important trait than high productivity in variety, as a damage caused by the pathogen sometimes becomes the limiting factor in cultivation. The first domestic varieties of fibre flax relatively resistant to rust have a polygenic resistance and maintain this property for a long time. An extension of such resistant varieties permitted to reduce the loss of crop and to terminate the lesion by 1998. From 1990, the varieties with short-lived oligogenic resistance are grown, and they currently occupy more than 80 % of acreage. That can be dangerous for flax-growing, if to use the effective resistance genes out of control. For creating varieties with the most reliable protection from the pathogen, secured by effective dominant genes against the background of polygenic resistance, the donor varieties, combining both types of resistance were isolated in N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR), and now they may be proposed for use in breeding programs.