

© С. Н. Кутузова,
Е. А. Пороховинова,
Н. Б. Брач

ФГБНУ «Всероссийский
научно-исследовательский
институт растениеводства
имени Н. И. Вавилова» (ВИР)

В статье изложены результаты более чем 40-летнего наблюдения за вирулентностью популяции возбудителя ржавчины льна *Melampsora lini* (Pers.) Lev. при изучении устойчивости образцов мировой коллекции льна ВИР на искусственном инфекционном фоне. Показано значительное сужение вирулентности популяции гриба, вызванное распространением в льноводной зоне сортов, имеющих полигенную устойчивость, обеспечивших спокойную эпидемиологическую обстановку в течение нескольких десятилетий. В настоящее время под влиянием распространения сортов с разным типом устойчивости гриб перешел в депрессивное состояние. Однако современная тенденция селекции, направленная на использование преимущественно вертикальной устойчивости, в отсутствие контроля над оригинальностью R-генов может привести к новому витку развития болезни.

✿ **Ключевые слова:** *Linum usitatissimum*; *Melampsora lini* (*M. lini*); вирулентность популяции; инфекционный фон; гены устойчивости; полигенная устойчивость.

ИЗМЕНЕНИЕ ВИРУЛЕНТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ РЖАВЧИНЫ ЛЬНА *MELAMPSORA LINI* (PERS.) LEV. В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая чистота сельскохозяйственной продукции и окружающей среды в значительной мере зависит от устойчивости возделываемых сортов к болезням, исключая необходимость применения ядохимикатов.

Ржавчина льна — болезнь, вызываемая грибом *Melampsora lini* (Pers.) Lev., в годы широкого распространения наносила огромный вред, снижая урожайность и качество волокна и семян. Гриб относится к семейству *Melampsoraceae*, к классу *Basidiomycetes*, порядку *Uredinales* — ржавчинные грибы. Это облигатный паразит с полным пятистадийным циклом развития, все стадии которого проходят на льне. Патоген зимует в телейтостадии. Телейтоспоры при прорастании весной дают базидии с гаплоидными базидиоспорами. Базидиоспоры заражают листья и стебли льна и образуют спермогонии (пикниды), на которых развиваются спермации. При слиянии спермациев с противоположным половым знаком (половая стадия) на спермогонияльных пятнах образуются эцидии в виде оранжево-желтых порошистых пустул с одноклеточными дикариотическими эцидиоспорами. В результате заражения растений эцидиоспорами возникает уредомицелий и развиваются уредопустулы с уредоспорами (повторяющаяся стадия гриба). При благоприятных погодных условиях (температура 18–22 ° и капельно-жидкая влага для прорастания) уредоспоры генерируют новые поколения каждые 8–10 дней, инфицируя весь посев. В результате происходит накопление инфекции, которое может привести к эпифитотии (Попова, 1935, Flor, 1953, Пересыпкин и др., 1986). При наступлении неблагоприятных условий (жаркая засушливая погода, осеннее похолодание) гриб переходит в стадию покоя — телейтостадии (Флор, 1956, Кутузова, 2014).

Устойчивость льна к ржавчине наследуется моногенно или малым числом высокоэффективных доминантных генов (вертикальная устойчивость), либо полигенно — многими доминантными генами с частичной эффективностью (горизонтальная устойчивость) (Флор, 1962; Кутузова, 1994). В настоящее время у культурного льна известно 6 локусов — *K*, *L*, *M*, *N*, *P* и *Q*, контролирующих этот признак. Для первых пяти локусов методами формальной генетики доказан множественный аллелизм. Так, в локусе *L* известно 12 аллелей, в *M* — 7, в *N* — 3, в *P* — 7, в *K* — 2. В локусе *Q* выявлен один эффективный аллель устойчивости (Islam, Shepherd, 1991; Кутузова, 2005). Локусы *N* и *P* сцеплены, все другие наследуются независимо.

Современными методами выявлены уникальные фрагменты ДНК, маркирующие аллели *L2*, *L6*, *L9*, *L11* (Hausner et al., 1999a), *P*, *P2* (Dodds et al., 2001a), *M3* (Hausner et al., 1999b), *M4* (Bo et al., 2008). В настоящее время секвенировано девятнадцать аллелей генов: 11 в локусе *L*, 3 — в *M*, 3 — в *N* и 2 — в *P* (Ravensdale et al., 2011).

Доказана частичная гомология между секвенированными генами, расположенными в разных локусах (Ravensdale et al., 2011). Продукты этих генов контролируют передачу сигнала о заражении внутри клетки и принадлежат к классу TIR-NBS-LRR белков (TIR — домен Toll/Interleukin-1 Resistance, гомологичный цитоплазматическому домену Toll белка дрозофилы и интерлейкинового рецептора (IL-R) млекопитающих; NBS — нуклеотид связывающий сайт, LRR — лейцин обогащенные повторы) (Hammond-Kosack, Jones, 1997).

Поступила в редакцию 06.04.2015
Принята к публикации 09.09.2015

Методами молекулярной генетики показано, что *L* ген имеет множество аллелей, *N*, *M* и *P* локусы обладают 4, более чем 15, или 6–8 тандемно повторяющимися паралогами соответственно (Anderson et al., 1997; Dodds et al., 2001a и 2001b; Ravensdale et al., 2011).

В большинстве случаев различия между аллелями одного гена касаются лейцин, обогащенных доменов (Dodds et al., 2001b, Ellis et al., 1999), однако для гена *L4* показана однонуклеотидная замена в NBS домене (Ellis et al., 2007).

Возбудитель ржавчины *M. lini* дифференцирован на множество физиологических рас, имеющих определенную комбинацию генов вирулентности. Вирулентность, как правило, наследуется моногенно и контролируется рецессивными генами (Flor, 1942, 1946, 1955). Заражение происходит, если комплементарные гены растения и гриба находятся в гомозиготном рецессивном состоянии (Флор, 1962).

Знания особенностей расообразовательного процесса в местных условиях, возможности появления и распространения новых, более широко вирулентных рас в льноводной зоне, являются важными. Без их учета невозможно выбрать правильную стратегию селекции на устойчивость к болезни. Известно, что в условиях нашей страны возбудитель ржавчины может зимовать только в телейстадии и воспроизводится только через половой процесс, при котором в результате рекомбинации ежегодно меняется расовый состав гриба и увеличивается гетерозиготность популяции, приводящая к сужению ее вирулентности. Широко вирулентные расы, как правило, присутствуют в популяции гриба в малом количестве (Flor, 1962; Misra, Prasada, 1966; Крылова, 1994).

Идентификацию рас *M. lini* проводят с помощью международного набора моногенных линий-дифференциаторов. В связи с недолговечностью рас гриба их идентификация проводится в основном для выявления новых генов устойчивости. С помощью заражения большим числом монопустульных изолятов гриба было установлено, что этот набор неудовлетворительно дифференцирует расы ржавчины в нашей стране (Крылова, 1981; Кутузова, Куликова, 1985).

Наиболее важной причиной образования новых по вирулентности рас гриба, как показано выше, является генетическая рекомбинация, связанная с половым процессом, при котором вирулентность сужается. Возникновение агрессивных форм гриба происходит в основном за счет мутаций. Мутации вирулентности, связанные с изменением отдельного гена, благодаря дикариотическому состоянию мицелия могут накапливаться в гетерозиготном состоянии по ряду локусов, оставаясь незаметными. Так как вирулентность рецессивна, мутантные расы могут поражать растения только в гомозиготном состоянии. Гомозиготная раса может стать, если аналогичная мутация происходит в обоих ядрах од-

ной дикариотической споры, или если гаплоиды с идентичной мутацией вступают в половой процесс (Flor, 1955). В конечном итоге мутации обуславливают и фундаментальные изменения патогенности, проявляющиеся позднее в результате гибридизации и других процессов, связанных с генетической рекомбинацией (Tarr, 1975).

В истории селекции льна на устойчивость к возбудителю ржавчины известно множество случаев появления новых рас гриба с более широкой вирулентностью (Земит, 1949; Flor, 1953; Hoes, Zimmer, 1976; Wieks, 1978; Крылова, 1994), что часто приводило к возникновению эпифитотий.

Широко вирулентные расы могут сохраниться в популяции гриба только на сортах с высокой степенью устойчивости, поскольку, благодаря стабилизирующему отбору, расы с повышенной вирулентностью постепенно элиминируются из популяции как менее жизнеспособные (Flor, 1953; Leonard, Czochoz, 1978). Изучение вирулентности популяций гриба из различных регионов СССР (Псковской, Смоленской, Калининской областей, Белоруссии и Литвы) в сравнении с пушкинской показало, что последняя отличается наиболее широкой вирулентностью, поскольку ежегодно на инфекционном фоне высевался большой набор образцов коллекции, в том числе относительно устойчивые сорта (Кутузова, 1985).

В настоящее время сорта льна-долгунца, не поражающиеся ржавчиной, или поражающиеся в очень слабой степени благодаря защите доминантными генами устойчивости, занимают в нашей стране 88,5 % посевных площадей (Павлова, 2010; Лошакова, Павлова, 2010). Среди них доминантными генами защищены 56,1 %, а полигенной системой устойчивости — 29,3 % сортов (Кутузова, 2012). Долговечность устойчивости к облигатным патогенам сортов, защищенных *R*-генами, в первую очередь зависит от расового состава популяции возбудителя и его изменений.

В задачу настоящей работы входило изучение изменения вирулентности, происходящих в популяции ржавчины льна в нашей стране за последние 43 года, чтобы определить степень опасности поражения возделываемых сортов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Многолетние наблюдения за развитием популяции *M. lini* проводились при изучении устойчивости образцов льна-долгунца из мировой коллекции ВИР в условиях инфекционно-провокационного фона, который с 1970 г. ежегодно создавали в Пушкинских лабораториях ВИР. В качестве инокулюма использовали телейтоспоры гриба. Прошлогоднюю солому со скоплениями телейтоспор гриба отбирали во время уборки с различных по устойчивости образцов льна и хранили в течение зимы в естественных условиях. В соответствии с методикой ВИР (Методич. указания, 1988) инфицированную

солону раскладывали по всходам универсально восприимчивого (чувствительного ко всем расам *M. lini*) сорта-стандарта Danish-40 (к-6258), который располагали через 9 деленок тестируемых образцов. Естественное течение расообразовательного процесса в популяции патогена при этом не нарушалось.

При оценке, которую проводили по поражению грибом в телейгостадии, определяли процент восприимчивых растений и средневзвешенный балл поражения по четырехбалльной системе. К устойчивым относили образцы без следов поражения (0). Имеющие небольшое число восприимчивых к болезни растений (до 10%), или поражающиеся в слабой степени (балл 1), считали относительно устойчивыми; пораженные на балл 2 — восприимчивыми в средней степени, на баллы 3–4 — восприимчивыми в сильной степени.

Так как при первичной оценке коллекции ежегодно на инфекционном фоне высевали 300–500 образцов льна, охватывающих широкое разнообразие по признаку устойчивости к ржавчине, можно полагать, что расовый состав патогена был достаточно разнообразным. О высокой плотности инфекции свидетельствует тот факт, что из 1600 получивших оценку образцов льна-долгунца 1430 поражились в сильной степени, и только у 170 выявлена некоторая степень устойчивости к патогену. Наиболее устойчивые из них высевали на инфекционном фоне ежегодно. Это позволило проследить их реакцию на заражение популяцией возбудителя ржавчины в течение многих лет, а значит, дает возможность судить о присутствии в ней рас гриба с комплементарными генами вирулентности.

Материалом для настоящего исследования послужили 45 выделенных по устойчивости образцов коллекции. О вирулентности популяции судили по степени поражения этих образцов, не расчлняя популяцию на расы и принимая, что устойчивость образца означает отсутствие рас, способных его поражать, а восприимчивость — наличие в ней вирулентных генов.

Приводим результаты оценки образцов за 1978–1982 гг., на протяжении которых в популяции патогена происходили наиболее заметные изменения. Тестирование их в 2011–2012 гг. позволяет судить о том, насколько жизнеспособными и долговечными были расы, возникшие в эти годы.

В соответствии с изначальной устойчивостью (1978 год изучения) исследуемые образцы были разделены на четыре группы: (1) относительно устойчивые; (2) со средней степенью устойчивости; (3) районированные сорта; (4) линии с частично эффективными генами устойчивости.

Математическую обработку данных проводили с помощью MS Excel 2007 и программы Statistica 7.0 (дисперсионный анализ) (Ивантер, Коросов, 2003; Stat soft, 2013). Долю влияния фактора (η^2 , %) по Фишеру (года и генотипа) вычисляли по формуле:

$$\eta^2 = \frac{SS_{\text{фактора}}}{SS_{\text{общая}}} \times 100\%$$

где η^2 , % — доля влияния фактора, $SS_{\text{фактора}}$ — факторная сумма квадратов отклонений, $SS_{\text{общая}}$ — общая сумма квадратов отклонений.

Для оценки влияния вклада конкретного года или генотипа на результат дисперсионного анализа применяли апостериорное сравнение с использованием критерия достоверной существенной разницы Тьюки (ДЗР, HSD — Honestly significant difference, Tukey) (Наследов, 2005, Stat. Soft, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Многолетние наблюдения за устойчивостью к *M. lini* образцов из различных районов России и ряда зарубежных стран (табл. 1) свидетельствует о том, что у относи-

Таблица 1

Степень поражения *M. lini* в условиях инфекционного фона относительно устойчивых при первичной оценке образцов льна в 1978–1981 и 2011 гг. (оценка по телейгостадии)

№ по каталогу ВИР	Образец, происхождение	1978 г.		1980 г.		1981 г.		2011 г.	
		% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл
119	Селекции Альгтаузена, Россия	42	1,0	71	2,5	85	2,4	0	0,0
1442	Местный, Псковская обл.	32	1,0	56	1,6	76	1,6	73	2,7
1502	Местный, Вятская обл.	44	1,3	93	2,5	100	2,7	18	0,3
2011	Premost, США	25	0,5	40	1,2	100	1,7	53	0,8
2608	Местный, Карелия	20	0,6	53	1,6	100	1,6	0	0,0
5507	Roland, Чехия	14	0,5	20	0,6	100	2,6	0	0,0
5739	Л-1120, Россия	36	1,0	71	1,3	79	2,4	41	1,1
6099	Mosovi MAG, Аргентина	7	0,1	0	0,0	100	2,4	57	1,3

Таблица 1 (Окончание)

№ по каталогу ВИР	Образец, происхождение	1978 г.		1980 г.		1981 г.		2011 г.	
		% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл
6352	Pergamino, Аргентина	2	0,03	0	0,0	100	1,6	18	0,3
6582	Срее, Канада	9	0,04	52	1,4	99	1,6	0	0,0
6606	Banner, Австралия	26	0,9	56	0,8	100	1,4	0	0,0
6688	Engelum 476, Голландия	11	0,3	95	1,6	100	1,6	0	0,0
6783	Noralta, Канада	0	0,0	66	0,7	24	0,8	13	0,2
6807	Оршанский 2, Беларусь	9	0,2	18	0,3	100	1,2	8	0,1
6883	Millenium, Польша	5	0,1	96	1,2	100	1,7	100	1,3
7270	Сигнал, Россия	11	0,3	85	0,9	100	1,2	0	0,0
6258	Danish-40, st.	100	4,0	100	4,0	100	4,0	100	4,0

тельно устойчивых при первичной оценке образцов постепенно увеличивалось число восприимчивых растений и степень их поражения. К 1981 г. начали в слабой или средней степени поражаться практически все образцы, в том числе невосприимчивый ранее сорт Noralta из Канады (к-6783). Образец из Вятской области (к-1502) и чешский сорт Roland (к-5507) практически потеряли устойчивость.

Оценка, проведенная в 2011 г. на жестком инфекционном фоне, показала повышение устойчивости большей части этих образцов, свидетельствующее о сужении вирулентности популяции гриба. При этом устойчивость части образцов вернулась к уровню 1978 г., а 7 — перестали поражаться, что означает отсутствие в популяции рас, к которым они были восприимчивы. Однако образец из Псковской обл. (к-1442) и сорт из Польши Millenium (к-6883) продолжали поражаться на том же уровне или

даже сильнее, что указывает на наличие в популяции патогена вирулентных к ним рас.

Эти же выводы подтверждают результаты тестирования ряда образцов, пораженных в 1978 г. в средней степени, которые к 1981 г. совершенно утратили устойчивость к ржавчине (табл. 2). По оценке в 2011 г. их поражение значительно снизилось, в ряде случаев до полной устойчивости. Так, местный образец из Омской обл. (к-970), Опочецкий кряж из Псковской обл. (к-1444), сорта Forrest (к-6609) из Австралии и Aoyagi (к-6746) из Японии перестали поражаться. Поражение ряда других образцов стало очень слабым, однако у местного льна из Тобольской обл. (к-1441) и венгерского сорта Adominsky (к-5959) процент пораженных растений остался довольно высоким, средний балл поражения также свидетельствовал о наличии вирулентных к ним рас.

Таблица 2

Степень поражения *M. lini* в условиях инфекционного фона образцов льна, при первичной оценке в средней степени устойчивых к ржавчине, в 1978–1981 и 2011 гг. (оценка по телейтостадии)

№ по каталогу ВИР	Образец, происхождение	1978 г.		1980 г.		1981 г.		2011 г.	
		% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл
628	Местный, Чувашская респ.	50	1,3	83	2,9	98	3,6	9	0,1
860	Местный, Пензенская обл.	47	1,8	91	2,8	100	3,0	20	0,3
970	Местный, Омская обл.	34	0,9	98	2,0	100	3,1	0	0,0
1336	Местный, Енисейская обл.	57	1,6	92	2,8	99	3,3	10	0,1
1441	Местный, Тобольская обл.	61	2,0	100	3,0	100	4,0	74	1,9
1444	Опочецкий кряж, Псковская обл.	41	1,1	81	2,6	100	3,3	0	0,0
3517	Местный, ДВК	32	0,8	84	1,2	100	3,5	33	0,8
5959	Adominsky, Венгрия	43	0,6	97	1,9	100	3,2	82	2,1
6609	Forrest, Австралия	29	0,5	100	4,0	100	3,4	0	0,0
6746	Aoyagi, Япония	21	0,5	99	2,7	100	4,0	0	0,0
6258	Danish-40, st.	100	4,0	100	4,0	100	4,0	100	4,0

Таблица 3

Степень поражения *M. lini* в условиях инфекционного фона некоторых сортов льна-долгунца, находящихся в Государственном реестре селекционных достижений в 2012 г. (оценка по телейтостадии)

№ по каталогу ВИР	Сорт	Год первичной оценки	Поражение при первичной оценке		Поражение в 2012 г.	
			%	балл	%	балл
6599	Псковский 359	1978	100	3,0	63	1,5
6767	Тверца	1978	100	4,0	100	1,4
6977	Смоленский	1980	98	2,4	36	0,4
7225	Торжокский 4	1979	86	2,3	33	0,9
7243	Лазурный	1978	100	4,0	27	0,3
7254	Союз	1978	99	3,1	39	1,2
7461	С 108	1982	100	2,2	43	0,8
7463	Славный 82	1982	100	2,1	12	0,8
7474	Псковский 85	1986	100	4,0	19	0,2
7563	Новоторжский	1979	97	1,1	0	0,0
7803	Смолич	1990	100	2,8	31	0,6
8155	Синичка	1998	100	4,0	38	0,8
8286	Пролеска	2004	100	3,0	22	0,4
6258	Danish-40, st.	1970	100	4,0	100	4,0

Значительная часть возделываемых в настоящее время сортов льна-долгунца районирована еще в 1980-е годы, когда ржавчина на посевах льна была распространена очень широко. Эти сорта поражались на инфекционном фоне в сильной степени (табл. 3). К 2012 г. практически все они стали относительно устойчивыми, а слабо поражающийся сорт Новоторжский перестал поражаться. Эти данные еще раз свидетельствуют о сужении к настоящему времени вирулентности популяции возбудителя ржавчины льна в нашей стране.

Результаты оценки поражения линий шестого поколения инбридинга, выделенных из различных местных

образцов и кражевых льнов и имеющих по одному оригинальному доминантному гену устойчивости с частичной эффективностью (табл. 4), также свидетельствует, что пик расширения вирулентности популяции гриба наблюдался в 1980 г. Уже к 1981 г. часть линий перестала поражаться. Однако и в последующие годы в популяции гриба периодически появлялись в небольших количествах вирулентные к ним расы. Поскольку линии поддерживались в условиях искусственной изоляции, появление восприимчивой примеси исключено. Этот факт свидетельствует о возникновении новых, различающихся по вирулентности рас гриба.

Таблица 4

Степень поражения *M. lini* в условиях инфекционного фона линий льна, имеющих по одному оригинальному гену устойчивости к ржавчине с частичной эффективностью, в 1978–1985 и 2011 гг. (оценка по телейтостадии)

№ по каталогу ген. коллекции ВИР	Происхождение исходного образца	1978 г.		1980 г.		1981 г.		1985 г.		2011 г.	
		% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл	% поражения	балл
467	л. 1-1 из к-467 (Вологодская обл.)	2	0,02	100	2,3	7	0,5	29	0,3	2	0,02
490	л. 5 из к-490 (Архангельская губ.)	14	0,30	53	1,5	0	0,0	26	0,4	0	0,00
630	л. 4-1 из к-630 (Симбирская губ.)	24	0,70	76	2,3	19	0,4	16	0,2	6	0,06
716	л. 2-1 из к-716 (Псковский кряж)	13	0,40	54	1,0	0	0,0	4	0,07	16	0,20
780	л. 2-3 из к-780 (Минская обл.)	11	0,30	17	0,3	0	0,0	20	0,3	0	0,00
867	л. 1-2 из к-867 (Вотский кряж)	62	1,40	100	1,3	100	1,4	100	1,4	0	0,00
6258	Danish-40, st.	100	4,0	100	4,0	100	4,0	100	4,0	100	4,00

Таблица 5

Влияние года тестирования и генотипа образцов на степень поражения *M. lini* по результатам двухфакторного дисперсионного анализа

Фактор	Процент поражения						Балл поражения				
	df	SS	MS	F	p	Доля влияния	SS	MS	F	p	Доля влияния
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>А. Образцы, относительно устойчивые в 1978 г. (табл. 1)</i>											
Генотип образца	15	10446	696	1,10	0,38	11	10,56	0,70	2,29	0,02	25
Год тестирования	3	54277	18092	28,62	0,00	58	18,07	6,02	19,59	0,00	43
Ошибка	45	28452	632			31	13,84	0,31			33
Всего	63	93174					42,47				
<i>Б. Образцы со средней степенью устойчивости в 1978 г. (табл. 2)</i>											
Генотип образца	9	3666	407	1,58	0,17	7	3,99	0,44	1,11	0,39	6
Год тестирования	3	42904	14301	55,47	0,00	80	53,47	17,82	44,43	0,00	78
Ошибка	27	6961	258			13	10,83	0,40			16
Всего	39	53530					68,30				
<i>В. Возделываемые сорта (табл. 3)</i>											
Генотип образца	12	3907	326	1,08	0,45	12	7,40	0,62	1,47	0,26	17
Год тестирования	1	25673	25673	84,90	0,00	77	31,68	31,68	75,66	0,00	72
Ошибка	12	3629	302			11	5,02	0,42			11
Всего	25	33209					44,10				
<i>Г. Линии с частично эффективными генами устойчивости (табл. 4)</i>											
Генотип образца	5	12526	2505	5,78	0,00	37	2,68	0,54	2,57	0,06	20
Год тестирования	4	13115	3279	7,56	0,00	38	6,61	1,65	7,94	0,00	49
Ошибка	20	8675	434			25	4,16	0,21			31
Всего	29	34316					13,45				
<i>Д. Суммарная выборка (таблицы 1, 2, 4)</i>											
Генотип образца	31	42107	1358	2	0,01	22	49	1,58	2,94	0,00	32
Год тестирования	3	88904	29635	43	0,00	46	56	18,78	34,96	0,00	36
Ошибка	93	63918	687			33	50	0,54			32
Всего	127	194929					155				

Двухфакторный дисперсионный анализ (год, генотип) для относительно устойчивых образцов (табл. 5 А) показал достоверное влияние года тестирования как на процент пораженных растений ($\eta^2 = 58\%$), так и на балл поражения ржавчиной ($\eta^2 = 43\%$). На последний также достоверно, но менее сильно, влияет и генотип сравниваемых линий ($\eta^2 = 25\%$), то есть во время возделывания доля невосприимчивых растений у образцов осталась прежней, а изменилась только степень поражения восприимчивых. Выявлены достоверные попарные отличия между всеми годами исследования, кроме 1978 и 2011 как для степени, так и для балла поражения, свидетельствующие, что современная инфекционная нагрузка вернулась к уровню 1978 г. Критерий ДЗР Тьюки (табл. 6 А) не выявил досто-

верных попарных отличий между образцами, однако НСР критерий по Фишеру (наименьшей существенной разницы) подтвердил обособленность сорта Millenium.

Дисперсионный анализ для выборки образцов со средней степенью устойчивости (табл. 5 Б) подтвердил достоверное влияние года на процент пораженных растений ($\eta^2 = 80\%$) и на балл их поражения ($\eta^2 = 78\%$). Критерий ДЗР Тьюки показал достоверные отличия 1980 и 1981 гг. от 1978 и 2011, однако существенных отличий между 1978 и 2011 гг. по обоим показателям обнаружено не было (табл. 6 Б). В 1980 и 1981 гг. растения этих образцов поражались одинаково. Дисперсионный анализ не выявил достоверного влияния генотипа образцов на исследуемые признаки.

Таблица 6

Существенность (вероятность) различий степени поражения образцов льна *M. lini* между годами возделывания с использованием критерия достоверной существенной разницы (HSD Тьюки)

Год тестирования	Процент поражения					Балл поражения				
	$x_{cp.} \pm ст. ош$	1978	1980	1981	2011	$x_{cp.} \pm ст. ош$	1978	1980	1981	2011
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>А. Образцы, относительно устойчивые в 1978 г. (табл. 1)</i>										
1978	18,3 ± 3,6		0,00	0,00	0,93	0,49 ± 0,1		0,01	0,00	1,00
1980	54,5 ± 7,9	0,00		0,00	0,01	1,1 ± 0,2	0,01		0,01	0,01
1981	91,4 ± 4,9	0,00	0,00		0,00	1,8 ± 0,1	0,00	0,01		0,00
2011	23,8 ± 7,9	0,93	0,01	0,00		0,5 ± 0,2	1,00	0,01	0,00	
<i>Б. Образцы со средней степенью устойчивости в 1978 г. (табл. 2)</i>										
1978	41,5 ± 4,0		0,00	0,00	0,07	1,1 ± 0,2		0,00	0,00	0,20
1980	92,5 ± 2,4	0,00		0,75	0,00	2,6 ± 0,2	0,00		0,03	0,00
1981	99,7 ± 0,2	0,00	0,75		0,00	3,4 ± 0,1	0,00	0,03		0,00
2011	22,8 ± 9,8	0,07	0,00	0,00		0,5 ± 0,3	0,20	0,00	0,00	
<i>В. Возделываемые сорта (табл. 3)</i>										
1978-1981	98,5 ± 1,1				0,00	2,9 ± 0,3				0,00
2012	35,6 ± 6,9		0,00			0,7 ± 0,1		0,00		
<i>Г. Линии с частично эффективными генами устойчивости (табл. 4)</i>										
1978	21,0 ± 8,7		0,01	1,00	0,63	0,5 ± 0,2		0,02	0,98	0,40
1980	66,7 ± 13,1	0,01		0,01	0,00	1,5 ± 0,3	0,02		0,01	0,00
1981	21,0 ± 16,1	1,00	0,01		0,63	0,4 ± 0,2	0,98	0,01		0,71
1985	32,5 ± 14,0	0,87	0,07	0,87	0,16	0,5 ± 0,2	1,00	0,01	1,00	0,57
2011	4,0 ± 2,5	0,63	0,00	0,63		0,1 ± 0,03	0,40	0,00	0,71	
<i>Д. Суммарная выборка (таблицы 1, 2, 4)</i>										
1978	26,1 ± 3,2		0,00	0,00	0,77	0,7 ± 0,1		0,00	0,00	0,48
1980	68,7 ± 5,5	0,00		0,26	0,00	1,7 ± 0,2	0,00		0,16	0,00
1981	80,8 ± 6,4	0,00	0,26		0,00	2,0 ± 0,2	0,00	0,16		0,00
2011	19,8 ± 5,1	0,77	0,00	0,00		0,4 ± 0,1	0,48	0,00	0,00	

Дисперсионный анализ выборки возделываемых сортов (табл. 5 В) показал те же результаты, что и в предыдущей выборке, то есть достоверное влияние только года тестирования как на процент ($\eta^2 = 77\%$), так и на балл поражения ($\eta^2 = 72\%$), а критерий ДЗР Тьюки подтвердил достоверные отличия между годами (табл. 6 В).

Дисперсионный анализ линий с частично эффективными генами устойчивости (табл. 5 Г) подтвердил прежние выводы о влиянии года возделывания на процент и балл поражения ($\eta^2 = 38$ и 49% , соответственно). Критерий ДЗР Тьюки выявил достоверные отличия 1980 г. от остальных годов изучения (табл. 6 Г). Данные свидетельствуют о том, что на процент пораженных растений также достоверно влияет генотип сравниваемых линий ($\eta^2 = 37\%$), которые по-разному отвечают на изменение расового состава патогена. Критерий ДЗР Тьюки выявил достоверные отличия только линии 1–2 из к-867 (Вотский кряж) от всех других по проценту пораженных растений (табл. 4), что обусловлено быстрым усилением восприимчивости до полной поте-

ри устойчивости, а к 2011 г. — восстановление устойчивости.

Для обобщения влияния генотипа и условий года на поражение льна ржавчиной была использована суммарная выборка образцов (табл. 1, 2, 4). Двухфакторный дисперсионный анализ (год, генотип) показал достоверное, примерно равное влияние этих факторов на процент пораженных растений ($\eta^2 = 22$ и 46% соответственно) и балл поражения ($\eta^2 = 32$ и 36% соответственно, табл. 5 Д). Критерий ДЗР Тьюки подтвердил достоверные отличия 1980 и 1981 гг. от 1978 и 2011 гг., однако между 1978 и 2011 гг. по обоим признакам достоверных отличий обнаружено не было (табл. 6 Д), то есть эпидемиологическая обстановка в 2011 г. вернулась к состоянию 1978 г.

Результаты опыта свидетельствуют о том, что расы с более широкой вирулентностью появляются регулярно, но большая их часть довольно быстро элиминируется из популяции патогена, при этом ее вирулентность остается на низком уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Процесс появления и накопления рас с более широкой вирулентностью в популяции возбудителя ржавчины, который отчетливо прослеживался в 1978–1981 гг., не являлся преобладающим. Неоднократно были отмечены случаи, когда появившиеся новые расы нивелировались, или их численность в посевах льна снижалась. В последующие 30 лет спектр вирулентности гриба снизился настолько, что значительная часть образцов перестала поражаться и приобрела, таким образом, селективную ценность. Стабильно узкую вирулентность популяции патогена подтверждают также исследования ВНИИ льна (Крылова, 2002).

Изменение вирулентности популяции *M. lini* в нашей стране с конца 60-х годов прошлого века до наших дней показывает, что она в основном зависит от степени и типа устойчивости возделываемых сортов (Кутузова, 2012). До 1970 г. практически все отечественные сорта льна-долгунца были сильно восприимчивы к ржавчине. Первые четыре относительно устойчивых сорта появились к 1970 г. (Крылова, 1970), в 1980-е годы их количество быстро возрастало и в 1983 г. они составляли уже 33 % (Кутузова, 2012).

Как показали наши исследования, устойчивость всех этих сортов определялась полимерными генами, т.е. была горизонтальной, менее зависимой от расового состава патогена (Кутузова, 1979). По мере распространения сортов льна, защищенных устойчивостью этого типа, вирулентность популяции гриба и степень поражения возделываемых сортов снижались. К концу 1980-х годов они занимали 94 % площадей в стране, при этом распространение заболевания сократилось до 1–2 % в слабой

степени пораженных посевов. К 1998 г. среднеустойчивые и высокоустойчивые сорта занимали уже 95,2 % площадей, ржавчина на производственных посевах льна в России больше не регистрировалась (Крылова, 2000).

Первый сорт льна в России, защищенный доминантным геном устойчивости — Томский 16, появился в 1990 г., к настоящему времени более половины сортов обладают вертикальной устойчивостью. При этом количество восприимчивых сортов и сортов с горизонтальной устойчивостью неуклонно сокращается. Так, к 2009 г. число сортов с полигенной устойчивостью среди созданных во ВНИИ льна, основном селекционном учреждении по льну в России, снизилось с 35 до 15 % (Лошакова, Павлова, 2010). В 2010 г. большая часть отечественных сортов (около 60 %) была защищена *R*-генами с высокой эффективностью, и число таких сортов с каждым годом растет (рис. 1).

Как показала мировая практика, защита посевов льна от ржавчинного гриба только *R*-генами может быть весьма опасной. Среди известных в мире 32 аллелей генов устойчивости, идентифицированных у культурного льна (Islam, Shepherd, 1991), в условиях России в настоящее время эффективны 17 — *L4, L6, L8, L10, M, M2, M3, M4, M6, N, N1, P, P1, P3, P4, P6, K* (Кутузова, 2014), тогда как в Северной Америке уже к 1978 г. их оставалось только 6 — *L6, L11, M3, M6, P3* и *P4*, а в Южной Америке, где гриб зимует в уредостадии, поэтому расы способны закрепиться и размножиться, всего 2 — *P4* и *M6* (Wicks, 1978).

Наибольшие опасения вызывает ситуация, когда при селекции сортов льна используются идентичные гены, или малое число генов, без учета территориального размещения генотипов. Такие гены способны обеспечить

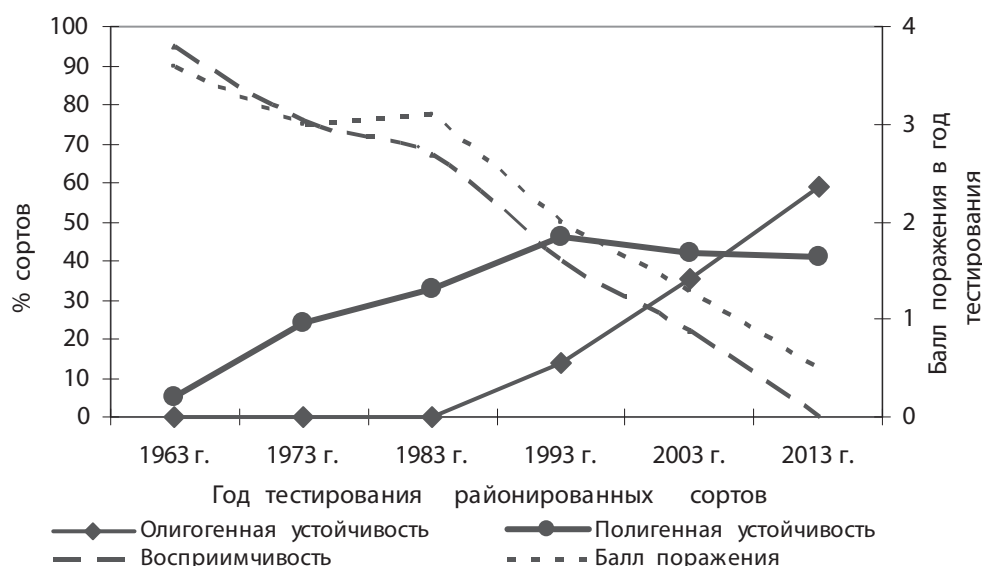


Рис. 1. Изменение распространения возбудителя ржавчины льна и вирулентности его популяции при внедрении в производство в России сортов льна-долгунца с различным типом устойчивости (1963–2013 гг., оценка на инфекционном фоне по поражению грибом в телейтостадии)

полную устойчивость сортов только на некоторое время, так как могут спровоцировать появление в популяции гриба супервирулентных рас и со временем вызвать новые эпифитотии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние наблюдения за изменением популяции гриба, вызывающего ржавчину льна выявили, что ее вирулентность в условиях нашей страны существенно изменялась: к 1980–81 годам появились расы с более широкой вирулентностью, что значительно усилило восприимчивость коллекционных образцов, в том числе селекционных сортов. В последующие годы эти расы в популяции патогена обнаружены не были. Основная роль в снижении распространения патогена и сужении вирулентности его популяции принадлежит широкому внедрению в льноводной зоне страны сортов, имеющих горизонтальную устойчивость, благодаря которой еще до появления первого сорта с вертикальной устойчивостью обеспечивалась спокойная эпидемиологическая обстановка в течение нескольких десятилетий. В настоящее время гриб под влиянием устойчивых сортов, защищенных разными типами устойчивости, перешел в депрессивное состояние (Кутузова, 2012). Определенную роль в этом процессе могли сыграть также сокращение занятых льном посевных площадей и неблагоприятные погодные условия для развития патогена — жаркая засушливая погода во время репродукции уредоспор, наблюдавшаяся в последние годы.

Современные тенденции распространения защищенных *R*-генами сортов без учета оригинальности их генов могут нарушить сложившееся равновесие и привести к новому витку развития болезни. Как известно из мирового опыта, наиболее уязвимыми в такой ситуации будут моногенные сорта.

ЛИТЕРАТУРА

1. Земит В. А. (1949) Об иммунитете сортов льна-долгунца к ржавчине. Селекция и семеноводство. № 9: С. 54–59.
2. Ивантер Э. В., Коросов А. В. (2003) Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Петр. ГУ.
3. Крылова Т. В. (1970) Об оценке устойчивости льна-долгунца к ржавчине. Наука — льноводству. Торжок: С. 366–370.
4. Крылова Т. В. 1981. Физиологические расы *Melampsora lini* (Pers.) Lev. Микология и фитопатол. В. 15 (5): С. 414–418.
5. Крылова Т. В. (1994) Вирулентность местной популяции возбудителя ржавчины льна-долгунца. Сборник науч. трудов ВНИИЛ. В. 28–29: С. 47–56.
6. Крылова Т. В. (2000) Устойчивые сорта — основа защиты льна-долгунца от ржавчины. Современные проблемы льноводства на С.-З. РФ. Псков: С. 28–29.
7. Крылова Т. В. (2002) Устойчивость сортов льна-долгунца к ржавчине. Селекция, семеноводство и агротехника возделывания льна-долгунца. Науч. тр. ВНИИЛ. Торжок. В. 30, Т. 1: С. 39–44.
8. Кутузова С. Н. (1975) Коллекция льна-долгунца как источник устойчивости к ржавчине. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Т. 55. В. 1. С. 240–245.
9. Кутузова С. Н. (1979) Устойчивость районированных сортов льна к ржавчине. Лен и конопля. № 2: С. 13–15.
10. Кутузова С. Н. (1985) Развитие популяции ржавчины льна в Нечерноземной зоне СССР и ее вирулентность. Бюлл. ВИР. № 154: С. 65–70.
11. Кутузова С. Н., Куликова А. Е. (1985) Эффективность сортов-дифференциаторов ржавчины льна (набор Флора) против местной популяции гриба. Бюлл. ВИР № 154. С. 58–62.
12. Кутузова С. Н. (1994) Генетические основы длительной устойчивости сортов льна к ржавчине. Генетика. Т. 5 (10): С. 1363–1373.
13. Кутузова С. Н. (2005) Доноры устойчивости льна-долгунца к ржавчине. Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР; С. 390–405.
14. Кутузова С. Н. (2012) Генетическая природа устойчивости отечественных сортов льна-долгунца к возбудителю ржавчины *Melampsora lini* (Pers.) Lev. С.-х. биология. В. 5: С. 70–77.
15. Кутузова С. Н. (2014) Генетические основы селекции льна на устойчивость к ржавчине. СПб.: ВИР.
16. Лошакова Н. И., Павлова Л. Н. (2010) Состояние и перспективы исследований по иммунитету льна-долгунца к болезням. Научные достижения — льноводству. Материалы науч.-практич. конференц. (ВНИИЛ — 80 лет). Тверь: С. 109–118.
17. Методические указания. Изучение коллекции льна (1988) Сост.: Кутузова С. Н., Питько Г. Г. Л.: ВИР.
18. Наследов А. Д. (2005) SPSS: Компьютерный анализ данных в психологии и социальных науках. СПб.: Питер.
19. Павлова Л. Н. (2010) Этапы развития селекционной работы по льну-долгунцу: достижения и основные направления. Научные достижения — льноводству. Тверь. С. 39–45.
20. Пересыпкин В. Ф., Пожар З. А Корниенко А. С. и др. (1986). Болезни технических культур. / Под ред. В. Ф. Пересыпкина. М: Агропромиздат.
21. Попова Т. (1935) Борьба с ржавчиной льна. Лен и конопля. № 5. С. 14–17.
22. Тарр С. (1975) Основы патологии растений. М: Мир.
23. Флор Г. Г. (1956) Увядание, ржавчина и пасмо льна. Болезни растений. Мин. Земл. США: С. 811–816.

24. Флор Г.Г. (1962) Генетическое регулирование взаимодействий хозяина и паразита при болезнях, вызываемых ржавчинными грибами. Проблемы и достижения фитопатологии. М.; С. 149–159.
25. Anderson P.A., Lawrence G.L., Morrish B.C., Ayliffe M.A. et al. (1997) Inactivation of the flax rust resistance gene *M* associated with loss of a repeated unit within leucine-rich repeat coding region. *The Plant Cell*. V. 9: P. 641–651.
26. Bo T.Y., Ma J.J., Chen J.X., Miao T.Y., et al. (2008) Identification of specific molecular markers linked to the rust resistance gene *M4* in flax. *Austral. Plant Path.* V. 37: P. 417–420.
27. Dodds P.N., Lawrence G.L., Ellis J.G. (2001a) Contrasting models of evolution acting on the complex *N* locus for rust resistance in flax. *The Plant Journal*. V. 27(5): P. 439–453.
28. Dodds P.N., Lawrence G.L., Ellis J.G. (2001b) Six amino acid changes confined to the leucine-rich repeat β -strand/ β -turn motif determine the difference between the *P* and *P2* rust resistance specificities in flax. *The Plant Cell*. V. 13: P. 163–178.
29. Ellis J.G., Lawrence G.J., Luck J.E., Dodds P.N. (1999) Identification of regions in alleles of the flax rust resistance gene *L* that determine differences in gene-for-gene specificity. *The Plant Cell*. V. 11: P. 495–506.
30. Ellis J.G., Lawrence G.J., Dodds P.N. (2007) Further analysis of gene-for-gene disease resistance specificity in flax. *Molecular. Path.* V. 8(1): P. 103–109.
31. Flor H.H. (1942) Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology* V. 32: P. 653–669.
32. Flor H.H. (1946) Genetis of pathogenecity in *Melampsora lini*. *J. Agric. Res.* VF. 73. P. 335–359.
33. Flor H.H. (1953) Epidemiology of flax rust in the North Central States. *Phytopathology*. V. 43 (11): P. 524–628.
34. Flor H.H. (1955) Host — parasite interaction in flax rust — its genetic and other implications. *Phytopath.* V. 45 (12): P. 680–685.
35. Hoes J.A. Zimmer D.E. (1976) New North American races of flax rust, probable products of natural hybridization. *Plant dis. Rep.* V. 60. N 12. P. 1010–1013.
36. Hausner G., Rashid K.Y., Kenaschuk E.O., Procunier J.D. (1999a) The development of co-dominant PCR/RFLP based markers for the flax rust resistance alleles of the *L* locus. *Genome*. V. 42: P. 1–8.
37. Hausner G., Rashid K.Y., Kenaschuk E.O., Procunier J.D. (1999b) The identification of a cleaved amplified polymorphic (CAPS) marker for the flax rust resistance gene *M3*. *Canadian J. of Plant Pathology*. V. 21: P. 187–192.
38. Hammond-Kosack K.E., Jones J.D.G. (1997) Plant disease resistance genes. *Annual Review. Plant Molecular Biology*. V. 48: P. 575–607.
39. Islam M.R., Shepherd K.W. (1991) Present status of genetics of rust resistance in flax. *Euphytica*. V. 55: P. 255–267.
40. Leonard K.J., Czochoch R.J. (1978) In response to selection pressures and plant pathogens: stability of equilibria. *Phytopath.* V. 68, (7): P. 971–973.
41. Misra D.P., Prasada R. (1966) Status of linseed — rust races in India and cources of resistance. *Ind. Phytopath.* V. 19. (2): P. 184–188.
42. Ravensdale M., Nemri A., Thrall P.H., Ellis J.G., Dodds P.N. (2011) Co-evolutionary interactions between host resistance and pathogen effector genes in flax rust disease. *Mol. Plant Pathol.* V. 12(1): P. 93–102.
43. StatSoft, Inc. (2013) Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. Дата обращения 20.10.2013. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook>.
44. Wicks Z.W. (1978) A search for rust genes in related species. *Flax Inst. of the U.S.:* P. 13–14.

EVOLUTION OF VIRULENCE IN POPULATION OF FLAX RUST PATHOGEN *MELAMPSORA LINI* (PERS.) LEV. IN CONDITIONS OF RUSSIA

Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Brutch N.B.

✳ **SUMMARY:** *Background.* Rust is a dangerous flax disease, which reduces the yield and quality of products. The choice of methods of breeding for resistance should be based on knowledge of the processes occurring in the fungi population, and leading to changes in its virulence. *Materials and methods.* The article describes the results of over then 40 years observation of the flax rust pathogen *Melampsora lini* (Pers.) Lev. populations' virulence during the study of resistance of accessions from VIR world flax collection on artificial infectious background. Late sparse sowings were infected by last year's infected with fungi straw. The method of this background creation allows one to maintain a natural flow of race-forming process. *Results.* Susceptibility of 45 relatively resistant accessions from 1978 to 2011 is presented. The significant narrowing of the fungi populations' virulence, caused by the spread in flax sowing zone cultivars with polygenic resistance, providing a calm epidemiological situation for several decades, was shown. Now under the influence of the distribution of varieties with different types of resistance, fungi turned into depression. *Conclusion.* The modern trend of breeding, mainly aimed at the creation of varieties with vertical resistance, and in the absence of control over the originality of their R-genes can lead to a new round of the disease development.

✳ **KEY WORDS:** *Linum usitatissimum*; *Melampsora lini*; populations' virulence; infectious background; resistance genes; polygenic resistance.

✳ **REFERENCES (TRANSLITERATED)**

- Zemit V.A. (1949) Ob immunitete sortov l'na-dolguntsa k rzhavchine [About immunity of flax varieties to rust]. *Selektsiya i semenovodstvo*. V 9: P. 54–59.

2. Ivanter E. V., Korosov A. V. (2003) Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk: Petr. Stat Univ.
3. Krylova T. V. (1970) Ob otsenke ustoychivosti l'na-dolguntsa k rzhavchine [About the estimation of flax rust resistance]. Nauka — l'novodstvu. Torzhok: P. 366–370.
4. Krylova T. V. 1981. Fiziologicheskie rasy Melampsora lini (Pers.) Lev. [Physiological races of Melampsora lini (Pers.) Lev.]. Mikologiya i fitopatol. V. 15, N 5: P. 414–418.
5. Krylova T. V. (1994) Virulentnost' mestnoy populyatsii vzbuditelya rzhavchiny l'na-dolguntsa [The virulence of flax rust pathogen local population]. Sbornik nauch. trudov VNIIL. V. 28–29: P. 47–56.
6. Krylova T. V. (2000) Ustoychivye sorta — osnova zashchity l'na-dolguntsa ot rzhavchiny [Resistant varieties are the basis of flax protection against rust]. Sovremennye problemy l'novodstva na S.-Z. RF. Pskov: P. 28–29.
7. Krylova T. V. (2002) Ustoychivost' sortov l'na-dolguntsa k rzhavchine. Seleksiya, semenovodstvo i agrotehnika vozdeleyvaniya l'na-dolguntsa [Flax varieties resistance against rust. Breeding, seeds production and agronomy of flax]. Nauch. tr. VNIIL. Torzhok. V. 30, T. 1: P. 39–44.
8. Kutuzova S. N. (1975) Kolleksiya l'na-dolguntsa kak istochnik ustoychivosti k rzhavchine [Collection of flax as a source of resistance to rust]. Tr. po prikl. bot., gen. i sel. V. 55, N. 1: P. 240–245.
9. Kutuzova S. N. (1979) Ustoychivost' rayonirovannykh sortov l'na k rzhavchine [Flax commercial varieties resistance against rust.]. Len i konoplya. V. 2: P. 13–15.
10. Kutuzova S. N. (1985) Razvitie populyatsii rzhavchiny l'na v Nechernozemnoy zone SSSR i ee virulentnost' [Development of the flax rust population in Nonchernozem zone of the USSR and its virulence]. Byull. VIR. V. 154: P. 65–70.
11. Kutuzova S. N., Kulikova A. E. (1985) Effektivnost' sortov-differentsiatorov rzhavchiny l'na (nabor Flora) protiv mestnoy populyatsii griba [Effectiveness of varieties-differentiators of flax rust (a set of Flora) against the local populations of the fungus]. Byull. VIR N 154: P. 58–62.
12. Kutuzova S. N. (1994) Geneticheskie osnovy dlitel'noy ustoychivosti sortov l'na k rzhavchine. [Genetic basis of long-term resistance of flax varieties against rust] Russian Journal of Genetics. V. 5 (10): P. 1363–1373.
13. Kutuzova S. N. (2005) Donory ustoychivosti l'na-dolguntsa k rzhavchine. Identifitsirovanny genofond rasteniy i seleksiya [Donors of flax rust resistance. Identified the gene pool of plants and breeding]. St. Petersburg: VIR; P. 390–405.
14. Kutuzova S. N. (2012) Geneticheskaya priroda ustoychivosti otechestvennykh sortov l'na-dolguntsa k vzbuditelyu rzhavchiny Melampsora lini (Pers.) Lev. [The genetic nature of native flax varieties resistance against rust pathogen Melampsora lini (Pers.) Lev] Agricultural Biology. V. 5: P. 70–77.
15. Kutuzova S. N. (2014) Geneticheskie osnovy seleksii l'na na ustoychivost' k rzhavchine [Genetic basis of flax breeding for resistance against rust]. St. Petersburg: VIR.
16. Loshakova N. I., Pavlova L. N. (2010) Sostoyanie i perspektivy issledovaniy po immunitetu l'na-dolguntsa k boleznyam. Nauchnye dostizheniya — l'novodstvu [Status and prospects of research on flax immunity against diseases. Scientific achievements to flax production]. Materialy nauch.-praktich. konferents. (VNIIL — 80 let). Tver': P. 109–118.
17. Metodicheskie ukazaniya. Izuchenie kolleksii l'na (1988). [Methodological instructions. Evaluation of flax collection]. Sost.: Kutuzova S. N., Pit'ko G. G. L.: VIR.
18. Nasledov A. D. (2005) SPSS: Komp'yuternyy analiz dannykh v psikhologii i sotsial'nykh naukakh [SPSS: Computer data analysis in psychology and social sciences]. SPb.: Piter.
19. Pavlova L. N. (2010) Etapy razvitiya selektsionnoy raboty po l'nu-dolguntsu: dostizheniya i osnovnye napravleniya [The stages of development of breeding work on flax-flax: achievements and main directions]. Nauchnye dostizheniya — l'novodstvu. Tver'. P. 39–45.
20. Peresyarkin V. F., Pozhar Z. A. Kornienko A. S. i dr. (1986). Bolezni tekhnicheskikh kul'tur [Diseases of technical crops] Pod red. V. F. Peresyarkina. M.: Agropromizdat.
21. Popova T. (1935) Bor'ba s rzhavchinoy l'na [The fight against flax rust]. Len i konoplya. N 5. P. 14–17.
22. Tarr S. (1975) Osnovy patologii rasteniy [Basis of plants pathology]. M.: Mir.
23. Flor G. G. (1956) Uvyadanie, rzhavchina i pasmo l'na. Bolezni rasteniy [Wilting, rust and pasmo of flax. Plants diseases]. Min. Zeml. SShA: P. 811–816.
24. Flor G. G. (1962) Geneticheskoe regulirovanie vzaimodeystviy khozyaina i parazita pri boleznyakh, vyzyvayemykh rzhavchinnyimi gribami. Problemy i dostizheniya fitopatologii [Genetic regulation of the host and parasite interactions in diseases caused by rust fungus. Problems and achievements of phytopathology]. M.; P. 149–159.
25. Anderson P. A., Lawrence G. L., Morrish B. C., Ayliffe M. A. et al. (1997) Inactivation of the flax rust resistance gene M associated with loss of a repeated unit within leucine-rich repeat coding region. The Plant Cell. V. 9: P. 641–651.
26. Bo T. Y., Ma J. J., Chen J. X., Miao T. Y., et al. (2008) Identification of specific molecular markers linked to the rust resistance gene M4 in flax. Austral. Plant Path. V. 37: P. 417–420.

27. Dodds P.N., Lawrence G.L., Ellis J.G. (2001a) Contrasting models of evolution acting on the complex N locus for rust resistance in flax. *The Plant Journal*. V. 27(5): P. 439–453.
28. Dodds P.N., Lawrence G.L., Ellis J.G. (2001b) Six amino acid changes confined to the leucine-rich repeat β -strand/ β -turn motif determine the difference between the P and P2 rust resistance specificities in flax. *The Plant Cell*. V. 13: P. 163–178.
29. Ellis J.G., Lawrence G.J., Luck J.E., Dodds P.N. (1999) Identification of regions in alleles of the flax rust resistance gene L that determine differences in gene-for-gene specificity. *The Plant Cell*. V. 11: P. 495–506.
30. Ellis J.G., Lawrence G.J., Dodds P.N. (2007) Further analysis of gene-for-gene disease resistance specificity in flax. *Molecular. Path.* V. 8(1): P. 103–109.
31. Flor H.H. (1942) Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology* V. 32: P. 653–669.
32. Flor H.H. (1946) Genetis of pathogenecity in *Melampsora lini*. *J. Agric. Res.* VF. 73. P. 335–359.
33. Flor H.H. (1953) Epidemiology of flax rust in the North Central States. *Phytopathology*. V. 43 (11): P. 524–628.
34. Flor H.H. (1955) Host — parasite interaction in flax rust — its genetic and other implications. *Phytopath.* V. 45 (12): P. 680–685.
35. Hoes J.A. Zimmer D.E. (1976) New North American races of flax rust, probable products of natural hybridization. *Plant dis. Rep.* V. 60. N 12: P. 1010–1013.
36. Hausner G., Rashid K.Y., Kenaschuk E.O., Procunier J.D. (1999a) The development of co-dominant PCR/RFLP based markers for the flax rust resistance alleles of the L locus. *Genome*. V. 42: P. 1–8.
37. Hausner G., Rashid K.Y., Kenaschuk E.O., Procunier J.D. (1999b) The identification of a cleaved amplified polymorphic (CAPS) marker for the flax rust resistance gene M3. *Canadian J. of Plant Pathology*. V.21: P. 187–192.
38. Hammond-Kosack K.E., Jones J.D.G. (1997) Plant disease resistance genes. *Annual Review. Plant Molecular Biology*. V. 48: P. 575–607.
39. Islam M.R., Shepherd K.W. (1991) Present status of genetics of rust resistance in flax. *Euphytica*. V. 55: P. 255–267.
40. Leonard K.J., Czocho R.J. (1978) In response to selection pressures and plant pathogens: stability of equilibria. *Phytopath.* V. 68 (7): P 971–973.
41. Misra D.P., Prasada R. (1966) Status of linseed — rust races in India and cources of resistance. *Ind. Phytopath.* V. 19 (2): P. 184–188.
42. Ravensdale M., Nemri A., Thrall P.H., Ellis J.G., Dodds P.N. (2011) Co-evolutionary interactions between host resistance and pathogen effector genes in flax rust disease. *Mol. Plant Pathol.* V. 12(1): P. 93–102.
43. StatSoft, Inc. (2013) Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. Дата обращения 20.10.2013. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook>.
44. Wicks Z.W. (1978) A search for rust genes in related species. *Flax Inst. of the U.S.:* P. 13–14.

✪ Информация об авторах

Кутузова София Николаевна — к. б. н., профессор, гл. науч. сотр., отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИР)». 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42. E-mail: s.kutuzova@vir.nv.ru.

Пороховинова Елизавета Александровна — к. б. н, ст. науч. сотр., отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИР)». 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42. E-mail: e.porohovnova@vir.nw.ru.

Брач Нина Борисовна — д. б. н, вед. науч. сотр., отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур. ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИР)». 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42. E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.

Kutuzova Sofya Nikolaevna — Main researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N. I. Vavilov All-Russia Institute of Plant Industry (VIR). 190000, Saint Petersburg, Bolshaya Morskaya St., 42, Russia. E-mail: s.kutuzova@vir.nv.ru.

Porokhovinova Elizaveta Alexandrovna — Senior researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N. I. Vavilov All-Russia Institute of Plant Industry (VIR). 190000, Saint Petersburg, Bolshaya Morskaya St., 42, Russia. E-mail: e.porohovnova@vir.nw.ru.

Brutch Nina Borisovna — Leading researcher, Department of Oil and Fiber Crops Genetic Resources. N. I. Vavilov All-Russia Institute of Plant Industry (VIR). 190000, Saint Petersburg, Bolshaya Morskaya St., 42, Russia. E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.