ГЕНЕТИКА, БИОТЕХНОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ / GENETICS, BIOTECHNOLOGY, BIOCHEMISTRY

БИОТЕХНОЛОГИЯ

Оригинальная научная статья УДК 581.2: 631.521: 632.4.01/.08: 631.52 https://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-2-3-01



Гены, ассоциированные с устойчивостью льна к грибным болезням: обзор селекционно-генетических исследований в области

Анастасия Сергеевна Симагина, Елена Александровна Вертикова, Александр Дмитриевич Симагин, Екатерина Константиновна Барнашова

Российский государственный аграрный университет — MCXA имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Дмитриевич Симагин; alexander.d.simagin@yandex.ru

Аннотация

Представлен обзор, целью которого является рассмотрение текущих генетических исследований и прогресса в области устойчивости льна к грибным заболеваниям, а также возможности применения маркер-опосредованной и геномной селекции для улучшения сортов. Ключевыми задачами являются анализ и систематизация данных в селекционно-генетических исследованиях льна, а также оценка перспектив их дальнейшего использования в области агробиотехнологии. В работе упомянуты основные статьи, связанные с изучением признаков устойчивости льна-долгунца к различным заболеваниям. Статья систематизирует ранее опубликованные исследования о генах, ассоциированных с устойчивостью льна к возбудителям основных грибных болезней.

Ключевые слова

Linum usitatissimum, геномная селекция, лен масличный, лен-долгунец, маркер-ориентированная селекция, RNA-seq, фузариозное увядание, ржавчина, септориоз

Для цитирования

Симагина А.С., Вертикова Е.А., Симагин А.Д., Барнашова Е.К. Гены, ассоциированные с устойчивостью льна к грибным болезням: обзор селекционно-генетических исследований в области // Тимирязевский биологический журнал. 2025. Т. 3, № 2. С. 202532301. http://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-2-3-01

BIOTECHNOLOGY

Original article

https://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-2-3-01



Genes associated with flax resistance to fungal diseases: a review of breeding and genetic research

Anastasia S. Simagina, Elena A. Vertikova, Aleksandr D. Simagin, Ekaterina K. Barnashova

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

Corresponding author: Aleksandr D. Simagin; alexander.d.simagin@yandex.ru

Abstract

This review aims to examine current genetic research and progress in flax resistance to fungal diseases, as well as the potential application of marker-assisted and genomic selection for cultivar improvement. Key objectives include analyzing

and systematizing data in flax breeding and genetic studies, and evaluating the prospects for their further application in the field of agrobiotechnology. The work mentions key articles related to the study of flax resistance traits to various diseases. The article systematizes previously published studies on genes associated with flax resistance to pathogens of major fungal diseases.

Keywords

Linum usitatissimum, genomic selection, oilseed flax, fiber flax, marker-assisted selection, RNA-seq, fusarium wilt, rust, septoria blotch

Conflict of interests

The authors declare no relevant conflict of interests.

For citation

Simagina A.S., Vertikova E.A., Simagin A.D., Barnashova E.K. Genes associated with flax resistance to fungal diseases: a review of breeding and genetic research. *Timiryazev Biological Journal*. 2025;3(2):202532401. http://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-2-4-01

Введение

Introduction

Лен (Linum usitatissimum L.) является важнейшей сельскохозяйственной культурой, ежегодно входящей в структуру посевных площадей Российской Федерации. Значимость этой культуры в аграрной экономике обусловлена ее широким использованием. Свое применение лен нашел в текстильной промышленности, в производстве пищевых и промышленных масел [1]. Основное влияние на дифференциацию внутри вида Linum usitatissimum оказали географические и почвенно-климатические условия. На основании различия в некоторых морфологических признаках у льна (таких, как высота растений, интенсивность ветвления, количество коробочек) принято подразделять их на 5 разновидностей: лен-долгунец, межеумок, кудряш, крупносемянный и стелющийся лен [2]. Если рассматривать статистику по площади возделывания различного по направлению использования льна в России, то на лен-долгунец приходится около 50 тыс. га, на лен масличный - более 1 млн га (данные являются средними за последние 5 лет). Лен является перспективной культурой еще и потому, что его можно использовать для получения двух продукций, а именно и волокнистой, и семенной продукции. Именно поэтому лен нашел применение в самых различных отраслях производства нашей страны [2].

В данное время спрос на эту культуру повышается, так как она вполне отвечает требованиям импортозамещения согласно доктрине продовольственной безопасности нашей страны. Свыше 85% всех зарегистрированных сортов в Госреестре представлены отечественной селекцией. Лидером по итогам выращивания 2024 г. стал сорт белорусской селекции Грант, занявший 25,8% от общей посевной площади страны, которая составляла около 40 тыс. га по данным Росстата, что на 12% больше по сравнению с 2023 г. [3]. Лен обладает высоким биологическим потенциалом и отличается

пластичностью по отношению к почвенно-климатическим условиям. В связи с этим можно утверждать, что лен является важнейшей сельскохозяйственной культурой технического назначения в аграрном секторе нашей страны.

На снижение рентабельности возделывания данной культуры влияет множество факторов. Одним из них являются грибные болезни льна [2]. В настоящее время существует потребность в получении селекционерами новых сортов, обладающих устойчивостью к основным болезням льна-долгунца, а именно к таким, как фузариозное увядание (Fusarium oxysporum Schlecht. emend. Snyder et. Hansen), антракноз (Colletotrichum lini Pethybr.), пасмо (Septoria linicola (Speg.) Garass.), ржавчина (Melampsora lini (Pers.) Lév.), мучнистаяроса (Euoidium lini (Bondartsev)), крапчатость льна (Ozonium vinogradovi Kudr.). Эти заболевания приводят к значительным потерям урожая и снижают его качество. За последние годы развитие систем генетического анализа не обошло стороной и лен. Так, ученым удалось идентифицировать гены, связанные с устойчивостью к этим патогенам, что открыло возможности для реализации селекционных программ. Привлечение в селекционные программы генетического разнообразия льна, разработка и применение новых селекционно-генетических технологий, идентификация генов и создание доноров устойчивости – это важные задачи, поставленные при выведении новых сортов льна-долгунца и масличного льна, а также создание зимующих форм льна.

Цель исследований: систематизация ранее опубликованных исследований о генах, ассоциированных с устойчивостью льна к возбудителям основных грибных болезней.

Методика исследований Research method

Объектом исследований служили отечественные и зарубежные статьи, содержащие результаты по теме устойчивости льна к основным грибным

заболеваниям. Поиск и анализ статей осуществляли по ключевым словам, характеризующим объект исследований. Статьи, подобранные для обзора, размещались в базах данных: РИНЦ, Scopus, Web of science, BAK.

Результаты и их обсуждение Results and discussion

История исследований генетики льна. Селекционно-генетические исследования льна берут свое начало в XX в. в Голландии таким ученым, как L. Broekema, а в России – Д.Л. Рудзинским, Н.А. Дьяконовым, Л.Ф. Альтгаузеном, К.Г. Ренардом, Н.В. Рудницким, Н.Д. Матвеевым и другими исследователями, с экспериментальных работ по индивидуальным отборам из популяций местных льнов [4]. Этот исторический этап характеризуется ведением селекции льна на сочетании простых и сложных скрещиваний с последующим отбором материала [5, 6]. В этом периоде основные сложности в исследованиях возникали по причине недостаточной изученности частной генетики льна. Селекционные программы того времени базировались в основном на фенотипической оценке с последующим отбором [1].

При ведении классической селекции на создание сорта льна может быть потрачено до 10 лет. На современном этапе эти цифры могут значительно уменьшиться, что стало возможным благодаря развитию молекулярной биологии. На современном этапе развития селекции стало возможным более детально исследовать генетику устойчивости. Геномно-ассоциированные исследования (GWAS) и методы количественной генетики помогли выявить ключевые гены и локусы устойчивости к патогенам. Эти открытия заложили основу для современной маркер-опосредованной селекции, что позволяет более эффективно выводить сорта, устойчивые к болезням.

Гены, связанные с устойчивостью к фузариозному увяданию. Одним из главных патогенов, поражающих лен, является несовершенный гриб Fusarium oxysporum Schlecht. emend. Snyd. et. Hansen, вызывающий фузариозное увядание. Фузариозное увядание является одной из самых распространенных болезней в льносеющих регионах, оно же – и самое губительное для посевов льна. Проникновение фузариума в растения льна происходит через корневую систему и корневую шейку. Первичными источниками инфекции являются хламидоспоры, мицелий и конидии, сохраняющиеся в почве, растительных остатках пораженных растений. Патоген может накапливаться в семенах и почве и представлять угрозу не только льну, но и другим культурам севооборота. Фузариоз льна имеет очаговый характер проявляется в снижении урожая волокна и семян, в снижении густоты стояния растений, в ухудшении качества волокна, что зависит, конечно, от степени поражения посевов. При сильном поражении посевов урожай волокна может снижаться на 90-97%, урожай семян — на 43-65%. При сильном поражении посевов возможна полная потеря урожая семян.

Возделывание льна при монокультуре, отсутствие грамотно составленного севооборота это ключевые факторы, которые способствуют накоплению фузариума в почве. Основными симптомами фузариоза льна являются поникание верхушки растения, пожелтение растения с последующим увяданием, скручивание листьев. Важно отметить, что при выдергивании растений из почвы не требуется практически никаких усилий, так как их корни разрушены. Симптомы фузариоза наблюдаются на протяжении всей вегетации льна-долгунца, но наибольший вред патоген причиняет растениям в фазе «елочки», вызывая сильное поражение и полную гибель растений. При поражении растений на более поздних стадиях, в период цветения и до созревания характерным является сочетание общего некроза тканей стебля с повышенной жесткостью и хрупкостью. Например, на стадии зеленой спелости наблюдаться будут эти же симптомы. Если поражение растений происходит в период цветения, то наблюдается сильное отставание в росте и развитии. При поражении в эту фазу листья и стебли растений имеют бурый цвет. Такие растения чаще не завязывают коробочек, редко может наблюдаться завязывание семян, а если оно происходит, то семена формируются щуплыми и будут являться источником первичной инфекции.

Изучение генетического разнообразия с целью поиска устойчивых сортов льна-долгунца, а также поиск среди них сортов с генами, детерминирующими устойчивость к фузариозу, — важный этап при создании новых сортов под запрос производства. Исследования показали, что устойчивость к фузариозному увяданию контролируется несколькими генами (Fu1, Fu2, Fu3, Fu4, Fu5, Fu6, Fu7, Fu8, Fu9, Fu10), а также индентифицированным в 2024 г. геном Fu12 у низколиноленовой линии 6 AGT 1538 [7, 8].

В 2016 г. группа канадских ученых во главе с L. Galindo-Gonzalez одной из первых применила транскриптомный анализ для изучения механизмов устойчивости к *Fusarium oxysporum*. В исследовании наблюдали развитие болезни у двух сортов льна (CDC Bethune и Lutea) и выявили более раннее появление симптомов болезни, а также высокую восприимчивость у более позднего сорта. Умеренно устойчивый к фузариозному увяданию сорт CDC Bethune использовали

для полного исследования транскриптома методом RNA-seq через 2, 4, 8 и 18 дней после заражения. Несмотря на то, что более 100 генов значительно различались по экспрессии как на 4-й, так и на 8-й дни после инокуляции, наиболее широкое развертывание защитных реакций растений было заметно на 18-й день после инокуляции, когда более 1000 генов реагировали на обработку. Эти гены свидетельствовали о приеме и передаче сигналов патогена, масштабном транскрипционном перепрограммировании, индукции гормональной передачи сигналов, активации генов, связанных с патогенезом, и об изменениях во вторичном метаболизме. Результаты во многом подтвердили известные механизмы реакции льна на патоген и дополнили существующие данные, что позволило авторам построить обновленную и наиболее полную модель устойчивости льна к Fusarium oxysporum [9, 10].

Устойчивость к данному заболеванию проявляется в доминантной, промежуточной и рецессивной формах в зависимости от генетической природы устойчивости исходных форм, комбинации скрещивания, условий года выращивания гибридов первого поколения (Салова, Сезин, Рожмина и др.) [8, 11]. По данным Кпоуles и Houston (1955, 1956), устойчивость льна к фузариозному увяданию детерминируется тремя доминантными генами, два из которых идентифицированы у сорта Dakota и один – у сорта Punjab. Исследованиями Т.А. Рожминой установлено, что устойчивость к фузариозному увяданию может контролироваться моногенно. По ее данным, на основе гибридологического анализа показано, что устойчивость линий образцов К-4241, К-5240, К-3978, К-351 контролируется одним доминантным геном, однако у сорта Родник устойчивость контролируется двумя доминантными генами [8, 12].

Фитопатологическое тестирование современных образцов льна-долгунца для идентификации генов устойчивости к Fusarium oxysporum f. lini было проведено Т.А. Рожминой и ее коллегами. Материалом для исследования послужили 20 сортов льна-долгунца отечественной селекции на различных фонах: с искусственной популяцией Fusarium oxysporum f. lini и моноизолятом № 39 гриба, обладающего сильной вирулентностью. Материалом для исследования послужили сорта Ленок, Зарянка, Дипломат, Росинка, Алексим (оригинатор – ФГБНУ ФНЦ ЛК), Восход, Русич (Псковский НИИСХ), Томский 17 (Сибирский НИИСХиТ). Эти сорта проявили высокий уровень устойчивости (свыше 80%) к патогену на данных инфекционных фонах, что указывает на наличие у них эффективных R-генов устойчивости к фузариозному увяданию. У сортов льна Антей (Псковский НИИСХ), Альфа (ФГБНУ ФНЦ ЛК) и Тост 5 (Сибирский НИСХиТ) на фоне с моноизолятом № 39 выявлено снижение экспрессии генов устойчивости к болезни по сравнению с фоном, где использовалась популяция возбудителя. На основе гибридологического анализа у сорта льна-долгунца Ленок идентифицирован новый доминантный ген устойчивости к *Fusarium oxysporum* f. lini – Fu 11. Было установлено, что устойчивость к заболеванию у сорта Зарянка детерминируется геном Fu2, у сорта Восход – геном Fu5, у сорта Русич – геном Fu9, у сорта Дипломат – геном Fu10 [13].

Группой исследователей была выполнена ассоциативная геномная оценка, которая выявила ключевые гены, связанные с устойчивостью льна к фузариозному увяданию. В первую очередь это гены, кодирующие белки NBS-LRR (некоторые из них были локализованы на хромосоме 1), а также белки KIP1, участвующие в иммунном ответе растений.

Одним из ключевых результатов исследований, проведенных в University of Alberta и University of British Columbia в Канаде, является выявление NBS-LRR генов, которые играют центральную роль в иммунном ответе растений на патогены. Эти гены кодируют рецепторы, распознающие патогенные микроорганизмы и активизирующие защитные механизмы растения. В рамках геномно-ассоциированных исследований были выявлены 15 QTNs, которые стабильно проявлялись в течение нескольких лет наблюдений. Эти QTNs локализованы на хромосомах 1, 8, 11 и 13, и многие из них ассоциированы с генами, участвующими в иммунном ответе растений [10]. Например, на хромосоме 1 был обнаружен участок длиной 640 Кb, который включает в себя гены, кодирующие белки типа NBS-LRR и KIP1. Эти гены участвуют в распознавании патогена и запуске механизма устойчивости к фузариозному увяданию [10].

Гены, связанные с устойчивостью к ржавчине. Ржавчина льна — вредоносное заболевание, вызываемое однохозяйным грибом из класса базидиомицетов Melampsora lini (Pers.) Lev. В ходе исследований было установлено, что устойчивость к возбудителю наследуется 6 доминантными генами: K, L, M, N, P, K, для которых характерен множественный аллелизм [14]. В настоящее время эта болезнь не наносит большого вреда посевам льна в центральных регионах нашей страны. Болезнь была распространена во времена СССР, но благодаря упорной работе селекционеров эту проблему удалось решить [1, 15].

Симптомы ржавчины регистрируются в фазе проростков на семядольных и настоящих листочках в виде пятен желтовато-коричневого цвета — спермогонии. Через несколько дней на них образуются лимонно-желтые пустулы — эцидии [15, 16]. В это время болезнь трудно обнаружить. В начале цветения льна на листьях,

стеблях и соцветиях образуются хорошо заметные ярко-оранжевые пустулы – летняя уредостадия. Листья, являющиеся сильно пораженными, преждевременно желтеют и опадают, что крайне негативно влияет как на формирование семян, так и на общее развитие растения. В конце фазы зеленой спелости на месте ярко-оранжевых пустул появляются черные глянцевые пятна – телейтостадия (зимующая). Лубяные пучки и элементарное волокно при поражении ржавчиной приобретают неправильную форму, становятся рыхлыми, ввиду чего в пучках волокно не подлежит соединению.

Гены, связанные с устойчивостью льна к ржавчине, были интенсивно изучены на протяжении последних десятилетий. Ген L6 кодирует белок типа NBS-LRR (нуклеотид-связывающий сайт и участок с богатым лейцином повторяющейся последовательностью), который распознает авирулентные белки патогена ржавчины Melampsora lini (Pers.) Lev и активирует иммунные механизмы растения. Механизм работы этого гена относится к гасе-specific (геноспецифической) устойчивости, что делает его эффективным против определенных штаммов патогенна [4].

Кроме того, изучены несколько других генов (таких, как P2), которые также кодируют белки типа NBS-LRR и принимают участие в распознавании грибков и запуске защитных реакций растения. Эти гены находятся на различных участках хромосом и могут быть использованы для создания трансгенных растений с повышенной устойчивостью к ржавчине.

Также важно отметить роль механизмов нераспознающей устойчивости (non-race-specificresistance) – таких, как гены, вовлеченные в базальные иммунные ответы, активирующие защитные реакции вне зависимости от конкретного штамма патогена. Эти механизмы могут применяться для создания сортов льна с долговременной устойчивостью к множеству штаммов ржавчины.

Гены, связанные с устойчивостью к мучнистой росе. Мучнистая роса (Euoidium lini (Bondartsev) - еще одно распространенное заболевание, встречающееся на льне, которое может значительно снижать его урожай волокна и семян. Но стоит отметить, что мучнистая роса в отличие от описанных выше заболеваний имеет высокую вредоносность только в годы с сильным развитием болезни. Этот патоген вызывает образование белого налета на листьях и стеблях, который потом переходит в мучнистый налет. Затем налет уплотняется, и в нем в виде черных точек образуются клейстотеции гриба. Появление мучнистого налета препятствует фотосинтезу и ослабляет растение, вследствие чего листья преждевременно желтеют и отмирают. Источниками инфекции являются клейстотеции (плодовые тела) гриба на растительных остатках. Агротехнические и химические мероприятия недостаточно эффективны при производстве льнопродукции. Поэтому получение устойчивых сортов является важной задачей.

В результате исследований было выявлено несколько генов, связанных с устойчивостью к мучнистой росе. Основным из них является Pm1 — доминантный ген устойчивости, который был обнаружен на нескольких линиях льна [17].

Кроме того, были идентифицированы QTL на хромосомах 1, 7 и 9, которые также связаны с устойчивостью к мучнистой росе. Эти QTL помогают объяснить генетическую основу устойчивости к этому заболеванию и используются в селекционных программах для создания устойчивых сортов [5, 17].

Гены-кандилаты, связанные с устойчивостью к пасмо. Пасмо (септориоз) льна в настоящее время является одним из самых распространенных заболеваний, вызывающих снижение урожайности и качества льняной продукции. Болезнь регистрируется во всех регионах льносеяния. До недавнего времени это заболевание было карантинным, но с конца XX в. карантин сняли ввиду сильного распространения данного патогена на территории РФ на тот момент.

Вызывается несовершенным грибом Ѕерtoria linicola (Speg.). Цикл развития гриба имеет 3 стадии, различающиеся между собой характером спороношения и морфологией спороносящих структур (Проценко, 1964; Примаковская, 1971): I стадия – пикнидиальная (Septoria linicola), когда в центральной части пораженных участков образуются хорошо видимые пикниды; ІІ стадия - конидиальная, когда формируется спороношение в виде малозаметных небольших лож типа Melanconiales/Septogloeum, от которых отделяются споры, похожие на S. linicola; III стадия – сумчатая стадия *М. linicola* – представлена плодовыми телами-псевдотециями, которые образуются на стеблях больных растений в летне-осенний период. В своем развитии в зависимости от внешних условий гриб может проходить все 3 стадии жизненного цикла последовательно, а может выборочно – в различном сочетании. При этом конидиальная стадия может предшествовать пикнидиальной стадии.

Как отмечают многие авторы, отличительной особенностью возбудителя пасмо льна является то, что в процессе развития анаморфных стадий гриб может образовывать как настоящие конидиальные спороношения, так и целый спектр переходов от свободных конидиеносцев до открытых и в разной степени закрытых лож, производящих конидии.

Источником первичного заражения пасмо являются пикниды на растительных остатках и семенах, в которых зимует патоген; сохраняться

на остатках патоген может до 7 лет. Первые симптомы поражения льна патогеном регистрируются на семядолях. На них появляются коричневые пятна, которые в дальнейшем охватывают весь семядольный лист. При поздних поражениях пятна появляются на настоящих листьях. Центр пятен впоследствии светлеет, затем там образуются черные пикниды гриба. Также пятна регистрируются и на стеблях, что хорошо прослеживается на рисунке. Заболевание чаще всего встречается очагами, но при благоприятных для него условиях может распространяться по всему полю [18].

Исследования генов устойчивости льна к заболеванию пасмо показали, что она является количественной и имеет низкую наследуемость [19]. Однако значительные успехи были достигнуты учеными из Канады и Китая благодаря геномно-ассоциированным исследованиям (GWAS), которые позволили выявить ключевые QTL, связанные с устойчивостью к пасмо [19].

В одном из крупных исследований 2019 г., проведенном группой ученых из различных научных учреждений Канады и Китая (Центр исследований и разработок в Оттаве; Министерство сельского хозяйства и продовольствия Канады; Центральная лаборатория генетики сельскохозяйственных культур и улучшения семенного материала, Нанкинский сельскохозяйственный университет/ЈСІС-МСР, Китай; Центр исследований и разработок Мордена, Канада; Центр развития растениеводства, Университет Саскачевана, Канада), для выявления генетических участков, ассоциированных с устойчивостью к пасмо, было проведено полногеномное исследование ассоциаций на 370 образцах льна, в котором выявлено 67 крупных QTL, связанных с устойчивостью к пасмо [20]. Использование многолетних данных, полевые исследования, проводившиеся с 2012 по 2016 гг. в Канаде, позволили повысить точность генетических предсказаний устойчивости до 0.92 с использованием моделей геномного предсказания, основанных на маркерах. Некоторые ключевые гены-кандидаты — такие, как Lus10024053, Lus10025492 и Lus10040160, были ассоциированы с устойчивостью к пасмо и проявили значительные различия в тяжести заболевания среди различных генотипов льна [19, 21, 22]. Эти результаты подтверждают, что использование генетических маркеров и QTL может значительно ускорить селекцию сортов льна, устойчивых к пасмо, несмотря на низкую наследуемость этого признака [19].

Недавние исследования по устойчивости льна к пасмо (Septoria linicola (Speg.) Garas.) выявили 692 уникальных QTN (количественные нуклеотиды признаков), связанных с устойчивостью, и 500 потенциальных QTL (количественные локусы признаков). Эти QTL включают в себя гены типа TNL (Toll Inter leukin Receptor, Nucleotide-bindingsite, Leucine-richrepeat), которые играют ключевую роль в устойчивости растений к патогенам. Среди крупных QTL 67 имеют значительный эффект и могут использоваться для маркер-опосредованной селекции и геномного предсказания устойчивости к пасмо [20, 22].

Современные генетические методы в селекции льна включают в себя молекулярные маркеры и методы геномного предсказания, которые позволяют ускорить процесс создания устойчивых сортов. Например, маркер-опосредованная селекция (MAS) позволяет точно идентифицировать растения с необходимыми генами устойчивости уже на ранних этапах селекционного процесса. Маркер-ориентированная селекция (MAS) незаменима для интрогрессии моногенных признаков — таких, как устойчивость к мучнистой росе и различным видам ржавчины. Это значительно сокращает время, необходимое для выведения новых сортов.



Рис. Проявления пасмо на стеблях льна (авторская фотография, полученная в 2024 г. на кафедре генетики, селекции и семеноводства)

Fig. Pasmo disease manifestations on flax stems (author's photograph, 2024, Department of Genetics, Breeding, and Seed Production)

Кроме того, методы геномного предсказания используются для прогнозирования устойчивости на основе генетической информации. Эти модели позволяют улучшить точность предсказаний и оптимизировать выбор родительских линий для гибридизации [10, 17].

Для отбора по признакам с полигенным контролем перспективным методом является геномная селекция. Это альтернативная стратегия, использующая статистические модели для предсказания того, какие растения будут иметь оптимальные фенотипы на основе большого количества маркеров для индивидуального отбора. У льна такой подход использован для геномной селекции на устойчивость к пасмо.

Таким образом, исследования генетики льна внесли значительный вклад в понимание механизмов устойчивости к грибным заболеваниям, что открывает пред учеными новые возможности для селекции. Использование маркер-опосредованной селекции и геномных технологий позволяет улучшить устойчивость льна к основным грибным болезням, что способствует повышению урожайности и снижению потерь. В будущем эти подходы могут быть дополнены генными технологиями (такими, как CRISPR) для создания еще более устойчивых сортов льна. Данный обзор поможет систематизировать открытия в генетике льна, которые

создают прочную основу для маркер-опосредованной селекции, направленной на повышение устойчивости к грибным патогенам и улучшение урожайности.

Выводы

Conclusions

- 1. В ходе исследований удалось установить практическое значение представленных исследований для селекционеров. Для практической селекции имеют большое значение описанные в обзоре генетические маркеры, а также применение методов высокопроизводительного секвенирования в количественной генетике, транскриптомике льна.
- 2. Идентификация генов устойчивости к различным заболеваниям у современных сортов льна-долгунца и льна масличного позволяет целенаправленно использовать определенные сорта с ценными генотипами в селекционных программах.
- 3. Информация о генетической устойчивости льна к различным заболеваниям, которая подтверждается на молекулярном уровне, вместе с QTL-анализом дает возможность применять маркер-вспомогательную селекцию.

Список источников

- Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Павлов А.В. Мировой генофонд льна-долгунца ВИР и селекция устойчивых к ржавчине сортов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020. Т. 181, № 2. С. 57-64. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-2-57-64
- 2. Базанов Т.А., Ущаповский И.В., Логинова Н.Н., Смиронова Е.В. и др. Молекулярно-генетическое разнообразие сортов льна (*Linum usitatissimum* L.), представленных в Госреестре селекционных достижений Российской Федерации // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023. Т. 184, № 1. С. 163-176. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-1-163-176
- 3. Симагин А.Д., Симагина А.С., Захарова С.А., Вертикова Е.А. Биоресурсная коллекция льна кафедры генетики, селекции и семеноводства ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева // Генофонд и селекция растений: Материалы 7-й Международной конференции, посвященной 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова. Новосибирск, 10-12 апреля 2024 г. Новосибирск: Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН, 2024. С. 314-316. https://doi.org/10.18699/GPB2024-79

References

- Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Brutch N.B., Pavlov A.V. Worldwide gene pool of fiber flax at VIR, and breeding of rust-resistant varieties. *Proceedings on Applied Botany, Genetics* and Breeding. 2020;181(2):57-64. (In Russ.) https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-2-57-64
- Bazanov T.A., Uschapovsky I.V., Loginova N.N., Smirnova E.V. et al. Molecular genetic diversity of flax cultivars (*Linum usitatissimum* L.) represented in the State Register for selection achievements of the Russian Federation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):163-176. (In Russ.) https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-1-163-176
- 3. Simagin A.D., Simagina A.S., Zakharova S.A., Vertikova E.A. Bioresource collection of flax of the Department of Genetics, Breeding and Seed Production of the Federal State Budgetary Educational Institution of the Russian Academy of Agriculture named after K.A. Timiryazev. 7-ya Mezhdunarodnaya konferentsiya, posvyashchennaya 95-letiyu akademika RAN P.L. Goncharova 'Genofond i selektsiya rasteniy'. April 10-12, 2024. Novosibirsk, Russia: Institute of Cytology and Genetics SB RAS, 2024:314-316. (In Russ.) https://doi.org/10.18699/GPB2024-79

- 4. Лошакова Н.И., Крылова Т.В., Кудрявцева Л.П. Методические указания по фитопатологической оценке устойчивости льна-долгунца к болезням. М.: Изд-во РАСХН, 2000. С. 22-26.
- Рожмина Т.А., Жученко А.А., Мясникова А.В. Новые гены устойчивости к фузариозному увяданию у льна масличного // Кормопроизводство. 2024. № 9. С. 19-22. https://doi.org/10.30906/1562-0417-2024-9-19-22
- Симагин А.Д., Ханбабаева О.Е., Попченко М.И., Кудрявцева Л.П. Оценка устойчивости сортообразцов льна-долгунца к фузариозному увяданию // Вестник КрасГАУ. 2023. № 8 (197). С. 39-46. https://doi.org/10.36718/1819-4036-2023-8-39-46
- 7. Рожмина Т.А., Голубева Л.М. Эффективные гены устойчивости к фузариозному увяданию у современных сортов льна-долгунца // Масличные культуры: Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2018. № 4 (176). С. 37-41. https://doi.org/10.25230/2412-608X-2018-4-176-37-41
- 8. Kanapin A., Bankin M., RozhminaT., Samsonova A. et al. Genomic Regions Associated with Fusarium Wilt Resistance in Flax. *International Journal* of *Molecular Sciences*. 2021;22(22):12383. https://doi.org/10.3390/ijms222212383
- 9. Ахметшина А.О., Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К., Пороховинова Е.А. и др. Высокопроизводительное секвенирование в генетике и селекции льна // Экологическая генетика. 2020. Т. 18, № 1. С. 103-124. https://doi.org/10.17816/ecogen16126
- 10. Dodds P.N., Lawrence G.J., Ellis J.G. Six amino acid changes confined to the leucine-rich repeat beta-strand/beta-turn motif determine the difference between the P and P2 rust resistance specificities in flax. *Plant Cell*. 2001;13(1):163-178. https://doi.org/10.1105/tpc.13.1.163
- 11. Рожмина Т.А., Пролетова Н.В., Ущаповский И.В. Изучение контроля устойчивости к фузариозному увяданию (Fusarium oxysporum f. lini) на начальных этапах селекционного процесса льна-долгунца // Кормопроизводство. 2022. № 9. С. 22-26. https://doi.org/10.25685/KRM.2022.67.17.002
- 12. Рожмина Т.А., Канапин А.А., Банкин М.П., Самсонова М.Г. Идентификация двух QTL, контролирующих устойчивость льна к фузариозному увяданию // *Биофизика*. 2024. Т. 69, № 1. С. 69-76. https://doi.org/10.31857/S0006302924010072

- 4. Loshakova N.I., Krylova T.V., Kudryavtseva L.P. Methodical guidelines for phytopathological assessment of flax resistance to diseases. Moscow, Russia: Izd-vo RASKhN, 2000:22-26. (In Russ.)
- Rozhmina T.A., Zhuchenko A.A., Myasnikova A.V. New genes for resistance to fusaria wilt in *Linum usitatisimum* L. *Kormoproizvodstvo*. 2024;(9):19-22. (In Russ.) https://doi.org/10.30906/1562-0417-2024-9-19-22
- 6. Simagin A.D., Khanbabaeva O.E., Popchenko M.I., Kudryavtseva L.P. Assessment of the flax varieties resistance to fusarium wilt. *Bulletin of KSAU*. 2023;(8(197)):39-46. (In Russ.) https://doi.org/10.36718/1819-4036-2023-8-39-46
- 7. Rozhmina T.A., Golubeva L.M. Effective genes of resistance to fusarium wilt in modern fiber flax varieties. *Maslichnye kultury.*Nauchno-tekhnicheskiy byulleten Vserossiyskogo nauchno-issledovatelskogo instituta maslichnykh kultur. 2018;(4(176)):37-41. (In Russ.) https://doi.org/10.25230/2412-608X-2018-4-176-37-41
- 8. Kanapin A, Bankin M, RozhminaT, Samsonova A. et al. Genomic Regions Associated with Fusarium Wilt Resistance in Flax. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(22):12383. https://doi.org/10.3390/ijms222212383
- 9. Akhmetshina A.O., Strygina K.V., Khlestkina E.K., Porokhovinova E.A. et al. High-throughput sequencing techniques to flax genetics and breeding. *Ecological Genetics*. 2020;18(1):103-124. (In Russ.) https://doi.org/10.17816/ecogen16126
- 10. Dodds P.N., Lawrence G.J., Ellis J.G. Six amino acid changes confined to the leucine-rich repeat beta-strand/beta-turn motif determine the difference between the P and P2 rust resistance specificities in flax. *Plant Cell*. 2001;13(1):163-178. https://doi.org/10.1105/tpc.13.1.163
- 11. Rozhmina T.A., Proletova N.V., Ushchapovskiy I.V. Flax resistance to fusarium wilt (Fusarium oxysporum f. Lini) at early breeding. *Kormoproizvodstvo*. 2022;(9.):22-26. (In Russ.) https://doi.org/10.25685/KRM.2022.67.17.002
- 12. Rozhmina T.A., Kanapin A.A., Bankin M.P., Samsonova M.G. Identification of two QTLs contolling flax resistance to fusarium wilt. *Biofizika*. 2024;69(1):69-76. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0006302924010072

- 13. Рожмина Т.А., Мясникова А.В. Идентификация генов устойчивости к фузариозному увяданию у образцов льна масличного с различным жирнокислотным составом // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2023. Т. 24, № 6. С. 980-988. https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.6.980-988
- 14. Periyannan S., Milne R.J., Figueroa M., Lagudah E.S. et al. An overview of genetic rust resistance: From broad to specific mechanisms. *PLoS Pathog*. 2017;13(7): e1006380. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006380
- 15. Курчакова Л.Н. Эколого-генетические аспекты устойчивости льна к септориозу (пасмо) в селекции льна-долгунца: Дис. ... д-ра с.-х. наук. Торжок, 2009. 284 с.
- 16. Ерофеева В.С., Пролетова Н.В. Биотехнологические методы в селекции льна-долгунца на устойчивость к неблагоприятным факторам среды // Технические культуры. Научный сельскохозяйственный журнал. 2022. № 3 (5). С. 3-13. https://doi.org/10.54016/SVITOK.2022.80.68.001
- 17. You F.M., Rashid K.Y., Zheng C., Khan N. et al. Insights into the Genetic Architecture and Genomic Prediction of Powdery Mildew Resistance in Flax (*Linum* usitatissimum L.). International Journal of Molecular Sciences. 2022;23(9):4960. https://doi.org/10.3390/ijms23094960
- 18. Кудрявцева Л.П., Рожмина Т.А. Генотипы льна с горизонтальной устойчивостью к пасмо (септориозу) для целей селекции // *Аграрная наука*. 2023. № 5. С. 78-82. https://doi.org/10.32634/0869-8155-2023-370-5-78-82
- 19. He L., Xiao J., Rashid K.Y., Jia G. et al. Evaluation of Genomic Prediction for Pasmo Resistance in Flax. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(2):359. https://doi.org/10.3390/ijms20020359
- 20. He L., Sui Y., Che Y.,
 Wang H. et al. Genome-wide association
 studies using multi-models and multi-SNP
 datasets provide new insights into
 pasmo resistance in flax. Frontiers
 in Plant Science. 2023;14:1229457.
 https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1229457
- 21. He L., Xiao J., Rashid K.Y., Yao Z. et al. Genome-Wide Association Studies for Pasmo Resistance in Flax (Linum usitatissimum L.). Frontiers in Plant Science. 2019;961982. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01982
- 22. Jannink J.L., Lorenz A.J., Iwata H. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Briefings in Functional Genomics*. 2010;9(2):166-177. https://doi.org/10.1093/bfgp/elq001

- 13. Rozhmina T.A., Myasnikova A.V. Identification of resistance genes to Fusarium wilt in oil flax samples with different fatty acid composition. *Agricultural Science Euro-North-East.* 2023;24(6):980-988. (In Russ.) https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.6.980-988
- 14. Periyannan S, Milne R.J., Figueroa M., Lagudah E.S. et. al. An overview of genetic rust resistance: From broad to specific mechanisms. *PLoS Pathog*. 2017;13(7): e1006380. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006380
- 15. Kurchakova L.N. Ecological and genetic aspects of flax resistance to septoria (pasmo) in the selection of fiber flax: DSc (Ag) thesis. Torzhok, Russia, 2009:284. (In Russ.)
- Erofeeva V.S., Proletova N.V. Biotechnological methods in the selection of flax for resistance to adverse environmental factors.
 Technical Crops. Scientific Agricultural Journal. 2022;(3(5)):3-13. (In Russ.) https://doi.org/10.54016/SVITOK.2022.80.68.001
- 17. You F.M., Rashid K.Y., Zheng C., Khan N et al. Insights into the Genetic Architecture and Genomic Prediction of Powdery Mildew Resistance in Flax (*Linum usitatissimum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(9):4960. https://doi.org/10.3390/ijms23094960
- 18. Kudryavtseva L.P., Rozhmina T.A. Flax genotypes with horizontal resistance to pasmo (septoria) for breeding purposes. *Agrarian Science*. 2023;(5):78-82. (In Russ.) https://doi.org/10.32634/0869-8155-2023-370-5-78-82
- 19. He L., Xiao J., Rashid K.Y., Jia G. et al. Evaluation of Genomic Prediction for Pasmo Resistance in Flax. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(2):359. https://doi.org/10.3390/ijms20020359
- 20. He L., Sui Y., Che Y., Wang H. et al. Genome-wide association studies using multi-models and multi-SNP datasets provide new insights into pasmo resistance in flax. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1229457. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1229457
- 21. He L., Xiao J., Rashid K.Y., Yao Z. et al. Genome-Wide Association Studies for Pasmo Resistance in Flax (Linum usitatissimum L.). *Frontiers in Plant Science*. 2019;961982. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01982
- 22. Jannink J.L., Lorenz A.J., Iwata H. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Briefings in Functional Genomics*. 2010;9(2):166-177. https://doi.org/10.1093/bfgp/elq001

Сведения об авторах

Анастасия Сергеевна Симагина, аспирант,

ассистент кафедры генетики, селекции и семеноводства, Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: klepikova.anastasi@yandex.ru; https://orcid.org/0009-0001-3759-9796

Елена Александровна Вертикова, д-р с.-х. наук, заведующий кафедрой генетики, селекции и семеноводства, доцент, Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: vertikova@rgau-msha.ru; https://orcid.org/0000-0003-2457-7253

Александр Дмитриевич Симагин, аспирант,

ассистент кафедры генетики, селекции и семеноводства, Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: alexander.d.simagin@yandex.ru; https://orcid.org/0009-0006-9578-4611

Барнашова Екатерина Константиновна, доцент кафедры генетики, селекции и семеноводства, канд. с.-х. наук, Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: k.barnashova@gmail.com; https://orcid.org/0000-0003-0384-9571

Статья поступила в редакцию 04.04.2025 Одобрена после рецензирования 17.05.2025 Принята к публикации 26.06.2025

Information about the authors

Anastasia S. Simagina, post-graduate student, Assistant at the Department of Genetics, Breeding and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; e-mail: klepikova.anastasi@yandex.ru; https://orcid.org/0009-0001-3759-9796

Elena A. Vertikova, DSc (Ag), Associate Professor, Head of the Department of Genetics, Breeding and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; e-mail: vertikova@rgau-msha.ru; https://orcid.org/0000-0003-2457-7253

Aleksandr D. Simagin, post-graduate student, Assistant at the Department of Genetics, Breeding and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; e-mail: alexander.d.simagin@yandex.ru; https://orcid.org/0009-0006-9578-4611

Ekaterina K. Barnashova, CSc (Ag), Associate Professor at the Department of Genetics, Breeding and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; e-mail: k.barnashova@gmail.com; https://orcid.org/0000-0003-0384-9571

The article was submitted to the editorial office April 04, 2025 Approved after reviewing June 17, 2025 Accepted for publication June 26, 2025