

УДК 633.1: 632.38

Д. ШПААР*, Ф. РАБЕНШТАЙН**, У. КАСТИРР**, А. ХАБЕКУС***

ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ – СЕРЬЕЗНАЯ УГРОЗА ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР В ЕВРОПЕ

*Консультант по устойчивому развитию сельского хозяйства в Восточной Европе, Берлин,

** Институт по исследованиям устойчивости и диагностике патогенов Федерального ведомства по селекционно-генетическим исследованиям, Ашерслебен,

*** Институт по эпидемиологии и устойчивости Федерального ведомства по селекционно-генетическим исследованиям, Ашерслебен

(Поступила в редакцию 06.06.2006)

В последние 35 лет в Европе в значительной мере возросло не только количество и распространение, но и экономическое значение вирусов, поражающих злаковые, особенно зерновые культуры. Отдельные виды стали серьезной угрозой для зерновых и всего сельского хозяйства Европы. Если в первом издании книги «Pflanzliche Virologie» (Klinkowski, 1958) не было описано ни одного вируса, поражающего зерновые и кормовые злаки, то во втором издании этой книги в 1968 г. М. Клинковский уже описал 19 вирусов, из которых 7 были обнаружены в Германии. В третьем издании этой книги (Spaar, Schumann, 1977) описано 33 вируса, которые встречаются в Европе, 9 из них распространены в Германии.

Число известных в мире вирусов злаковых в настоящее время составляет около 90 (Sutic et al., 1999; Fauquet et al., 2005), из которых 60 распространены в Европе. Они принадлежат к 8 разным семействам и 23 родам (Lapierre & Signoret, 2004).

Еще в 1972 г. Spaar, Schmelzer отметили: «Из практики пока нет свидетельств того, что вирусные болезни в ГДР наносят зерновым вред. Но надо сказать, что наши знания о вирусах зерновых в ГДР очень фрагментарны». Такая ситуация была не только в ГДР, но и во всей Германии, а также в Европе. Она резко изменилась, когда в конце 70-х гг. и особенно в начале 80-х гг. XX века в Германии широко распространились вирусы группы желтой карликовости ячменя (*Barley yellow dwarf virus* (BYDV), *Luteovirus*; *Cereal yellow dwarf virus* (CYDV), *Polerovirus*) в посевах озимой пшеницы и вызвали значительные потери урожая.

Эта проблема обострилась, когда в 1978 г. Huth и Lesemann впервые описали желтую мозаику ячменя, которая вызывается двумя вирусами – *Barley yellow mosaic virus* (BaYMV), *Bymovirus* и *Barley mild mosaic virus* (BaMMV), *Bymovirus*. Данные вирусы переносятся почвенным грибоподобным организмом *Polymyxa graminis* (Huth, Adams, 1990; Kanyuka et al., 2003).

С распространением этих почвообитающих вирусов возникла новая проблема при выращивании зерновых – постоянное заражение ими почвы и борьба с ними. В 80-х гг. XX века в Германии впервые были обнаружены вирус веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*Wheat spindle streak mosaic virus* (WSSMV), *Bymovirus*) (Proeseler, Stanarius, 1983) и почвообитающий вирус мозаики злаковых (*Soil-borne cereal mosaic virus* (SBCMV), *Furovirus*), представляющие большую угрозу для пшеницы, тритикале и ржи (Proeseler et al., 1982; Koenig et al., 1999; Diao et al., 1999), а в начале 2000 гг. – и почвообитающий вирус мозаики пшеницы (*Soil-borne wheat mosaic virus* (SBW MV), *Furovirus*) (Huth, 2001 b; Koenig, Huth, 2003), который давно распространен в США и вызывает там большие потери урожая пшеницы (Kastirr et al., 2004).

В настоящее время в Европе в посевах зерновых распространено 10 вирусов, из которых 6 имеют экономическое значение (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Вирусы зерновых, имеющие экономическое значение в Европе

Название	Растения-хозяева среди видов зерновых	Передача
<i>Вирусы, переносимые членистоногими (Arthropoda)</i>		
Вирусы желтой карликовости ячменя <i>Cereal yellow dwarf virus</i> (CYDV) род: <i>Polerovirus</i> ; семейство: <i>Luteoviridae</i> <i>Barley yellow Dwarf virus</i> (BaYDV) с штаммами MAV и PAV) род: <i>Luteovirus</i> ; семейство: <i>Luteoviridae</i> <i>Barley yellow dwarf virus-SGV Barley yellow dwarf virus-RMV</i> семейство: <i>Luteoviridae</i>	Пшеница, рожь, тритикале, ячмень, овес	25 видами тлей, персистентным (циркулятивным) способом, в т. ч. большой злаковой тлей (<i>Sitobion avenae</i>), бледной злаковой тлей (<i>Metopolophium dirhodum</i>), черемуховой тлей (<i>Rhopalosiphum padi</i>), кукурузной тлей (<i>R. maidis</i>), зеленой злаковой тлей (<i>Schizaphis graminum</i>)
Вирус русской мозаики пшеницы <i>Winter wheat Russian mosaic virus</i> (WWRMV) род: –; семейство <i>Plant Rhabdoviridae</i> (предварительно)	Пшеница, рожь, овес, ячмень	Цикадами персистентным способом: <i>Psammotettix striatus</i> , <i>Macrosteles laevis</i>
Вирус карликовости пшеницы <i>Wheat dwarf virus</i> (WDV) род: <i>Mastrevirus</i> ; семейство: <i>Geminiviridae</i>	Пшеница, рожь, тритикале, ячмень	Цикадами персистентным способом: <i>Psammotettix alienus</i> , <i>P. striatus</i>
Вирус стерильной карликовости овса <i>Oat sterile dwarf virus</i> (OSDV); род: <i>Fijivirus</i> ; семейство: <i>Reo –virus</i>	Пшеница, рожь, ячмень, овес	Цикадами персистентным способом: <i>Javesella discolor</i> , <i>Dicrano-tropis hamata</i>
Вирус полосатой мозаики пшеницы <i>Wheat streak mosaic virus</i> (WSMV); род: <i>Tritimovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Пшеница, ячмень, овес, рожь	Клещами: <i>Aceria tulipae</i> (<i>A. tritici</i>) и механически: соком от больных растений
Вирус полосатой мозаики коостра <i>Brome streak mosaic virus</i> (BStMV); род: <i>Tritimovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Пшеница, ячмень	Клещами: <i>Aceria tulipae</i> (<i>A. tritici</i>) и механически: соком от больных растений
Вирус мозаики пырея <i>Agropyron mosaic virus</i> (AgMV) род: <i>Rymovirus</i>	Пшеница	Клещами: <i>Abacarus hystrix</i> и механически: соком от больных растений
Вирус синей карликовости овса <i>Oat blue dwarf virus</i> (OBDV) род: <i>Marafivirus</i>	Овес, ячмень	Цикадами персистентным способом: <i>Macrosteles laevis</i> , <i>M. fassfrons</i>
Вирус мозаики коостра безостого <i>Brome mosaic virus</i> (BMV) род: <i>Bromovirus</i> ; семейство: <i>Bromoviridae</i>	Пшеница, ячмень	Механически, возможно, нематодами (<i>Longidorus</i>), жуками (<i>Phyllotreta vittula</i>) или тлями (<i>Diuraphis noxia</i>)
<i>Вирусы, переносимые семенами и пыльцой</i>		
Вирус штриховатой мозаики ячменя <i>Barley stripe mosaic virus</i> (BSMV) род: <i>Hordeivirus</i>	Ячмень, пшеница, рожь, овес	Семенами и пыльцой, механически: соком от больных растений
<i>Вирусы, переносимые грибоподобными организмами (Plasmodiophoromycota)</i>		
Вирус веретеновидной полосатой мозаики пшеницы <i>Wheat spindle streak virus</i> (WSSMV) род: <i>Vumovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Пшеница, рожь, тритикале	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>
Вирус желтой мозаики ячменя-1 <i>Barley yellow mosaic virus-1</i> (BaYMV-1) Вирус желтой мозаики ячменя-2 <i>Barley yellow mosaic virus-2</i> (BaYMV-2) род: <i>Vumovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Ячмень	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>

Название	Растения-хозяева среди видов зерновых	Передача
Вирус слабой мозаики ячменя-1 <i>Barley mild mosaic virus-1</i> (BaMMV-1) Вирус слабой мозаики ячменя-2 <i>Barley mild mosaic virus-2</i> (BaMMV-2) род: <i>Vymovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Ячмень	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>
Вирус мозаики овса <i>Oat mosaic virus</i> (OMV) род: <i>Vymovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Овес	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>
Почвообитающий вирус мозаики злаковых <i>Soil-borne cereal mosaic virus</i> (SbCMV) род: <i>Furovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Пшеница, рожь, тритикале	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>
Почвообитающий вирус мозаики пшеницы <i>Soil-borne wheat mosaic virus</i> (SbWMV) род: <i>Furovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Пшеница, рожь, тритикале	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>
Вирус золотистой штриховатости овса <i>Oat golden stripe virus</i> (OGSV) род: <i>Furovirus</i> ; семейство: <i>Potyviridae</i>	Овес	Грибоподобными организмами: <i>Polymyxa graminis</i>

Причинами увеличения распространения вирусов зерновых и вызываемых ими болезней являются интенсификация выращивания зерновых, более активный обмен посевным материалом, рост международного туризма, а также более четкая регистрация вирусов, связанная с новыми возможностями современной иммунологической и молекулярно-генетической диагностики. Симптомы вирусов, поражающих зерновые, мало отличаются от симптомов, вызванных различными неинфекционными стрессовыми факторами, например такими, как засуха, холод, переувлажнение, недостаток питательных веществ и др.

Из перечисленных в табл. 1 вирусов основную опасность для выращивания озимой пшеницы, озимой ржи, озимого тритикале и озимого ячменя в Европе представляют группы вирусов, переносимых тлями, цикадами и клещами, – это вирусы группы желтой карликовости ячменя (*Barley yellow dwarf virus*, *Cereal yellow dwarf virus*) (Irwin, Thresh, 1990; D`Arcy, Burnett, 1995) и вирус карликовости пшеницы (*Wheat dwarf virus*) (Huth, Lesemann, 1994), а из группы почвообитающих вирусов – вирусы желтой и слабой мозаики ячменя (*Barley yellow mosaic virus*, *Barley mild mosaic virus*), почвообитающие вирусы мозаики злаковых (*Soil-borne cereal virus*) и мозаики пшеницы (*Soil-borne wheat mosaic virus*), а также вирус веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*Wheat spindle streak virus*). Почвообитающие вирусы из-за эпидемиологических особенностей представляют наибольшую угрозу (Презелер, Шпаар, 1986; Шпаар и др., 2000, 2002а, 2002б).

Вирусы группы желтой мозаики ячменя, карликовости пшеницы и другие вирусы, переносимые членистоногими

Ущерб, который могут причинять зерновым вирусы группы желтой карликовости ячменя и вирус карликовости пшеницы, зависит от снижения продуктивности зараженных растений, от компенсационной способности растущих по соседству здоровых растений, от накопления вируса в растениях-резерваторах среди культурных растений и дикой флоры, обеспечивающих перезимовку вирусов. От этих факторов зависит сохранение инфекционной цепи (рис. 1). Устранение источников у этих вирусов не имеет практического значения, так как вирусы имеют большое количество растений-хозяев среди луговых и диких злаковых растений (у вирусов группы желтой карликовости более 150 растений-хозяев из 5 подсемейств *Poaceae*). От таких растений вирусы заносятся в посевы зерновых. Требование не располагать посевы пшеницы и ячменя близко к лугам, пастбищам или кукурузе на практике едва ли реализуемо. В комплексе мероприятий борьбы с этими вирусами важное место занимает разрыв инфекционной цепи, причем первоочередное значение имеет уничтожение падалицы зерновых при обработке стерни. Она, как правило, силь-

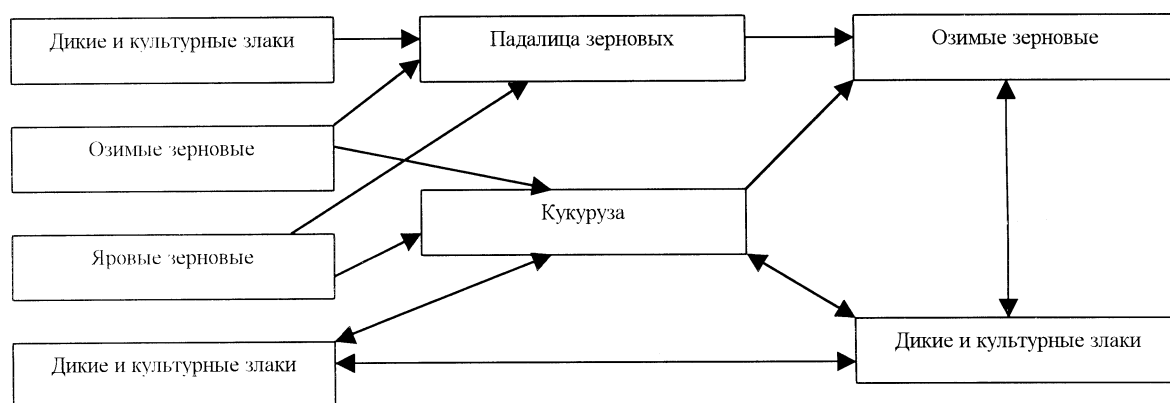


Рис. 1. Инфекционная цепь вирусов, переносимых насекомыми и клещами

но поражена вирусными болезнями. Переносчики от нее переносят вирусы на озимые зерновые. Густые посевы менее привлекательны для тлей и цикадок-переносчиков, чем изреженные. Чем раньше происходит осенний сев, тем выше опасность распространения инфекции: при раннем севе озимых, когда значительная часть популяции тлей или цикадок инфицирована вирусами, а мягкая осень обеспечивает продолжительный их лет, эти вирусы могут вызывать потери до 70% урожая и более. У яровых культур из-за обычно позднего лета инфицированных переносчиков эти вирусы вызывают меньше вреда. Зараженные данными вирусами растения озимых зерновых культур хуже перезимовывают, а посевы оказываются изреженными. Кроме того, вирусные растения часто вторично поражаются грибными болезнями (возбудители – грибы *Fusarium* sp. и *Pseudocercospora herpotrichoides*), что может привести к еще более значительным потерям (Huth, 1990). Сильные эпифитотии в средней Европе возникали в 1977–1978, 1982–1984 и 1989–1991 гг.

Из-за сложных взаимоотношений между растениями-хозяевами, вирусами и их переносчиками, а особенно сильного влияния погодных условий на активность и размножение переносчиков (рис. 2), распространение этих вирусных болезней и вызываемый ими вред в значительной мере колеблется. Это затрудняет прогнозирование развития вирусных болезней и усложняет принятие правильного решения для прямых мер борьбы с переносчиками. Хотя для химической борьбы с переносчиками имеются протравители инсектицидного действия (например, на основе имидаклоприда) и инсектициды для обработки посевов (например, пиретроиды), но не в каждый год эти мероприятия окупаются (McKirdy, Jones, 1996). Если вирусы передаются персистентным способом, т. е. для их поглощения из флоэмы необходим длительный период питания и, кроме того, длительный латентный период наличия переносчика (передача вирусов происходит несколько часов), то химические средства защиты растений обычно имеют хороший эффект. Переносчики при этом погибают до передачи вируса. Но для эффективной борьбы с ними важно правильно определить срок опрыскивания. Первичное заражение посевов прилетающими переносчиками, из которых инфицирована очень ничтожная доля (обычно не больше 4%), инсектицидной обработкой не приостанавливается, но распространение вирусов в посевах можно предотвратить.

В группе вируса желтой карликовости различают по своему отношению к тлям-переносчикам разные штаммы, которые в разных регионах имеют разное эпидемиологическое значение (MAV, PAV, RPV, SGV). У вируса карликовости пшеницы, который в разных странах Европы встречается спорадически в посевах озимых зерновых, известны ячменные (G) и пшеничные (W) формы, которые, вероятно, различаются по своему кругу растений-хозяев. Вызванные вирусами желтой карликовости и вирусом карликовости пшеницы симптомы трудно различимы, поэтому можно считать, что вирус карликовости пшеницы более распространен, нежели известно в настоящее время. Требуются иммунологические или молекулярно-биологические диагностические обследования (Schubert et al., 2002).

Вирус полосатой мозаики пшеницы (*Wheat streak mosaic virus*), который переносится клещом *Aceria tulipae* (*A. tritici*), был определен уже в 60-е гг. XX века в СССР (Развязкина и др., 1962) и в Румынии (Pop, 1962), а в начале 70-х гг. имел эпидемиологическое распространение

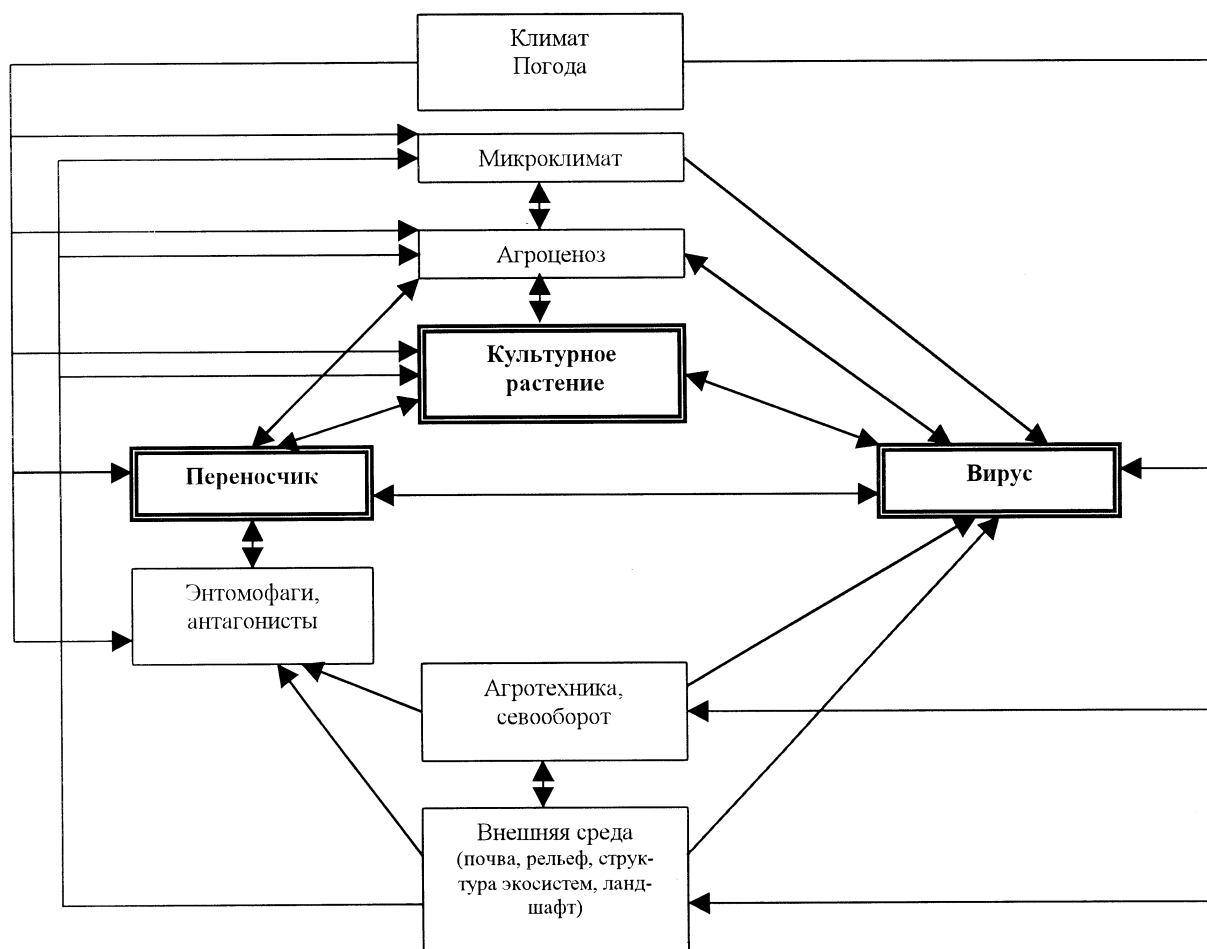


Рис. 2. Взаимосвязь между растениями-хозяевами, переносчиками и вирусами и ее зависимость от внешних факторов

в Краснодарском крае и считался экономически менее опасным. В последние годы его распространение особенно отмечено в южно-европейских странах (Bakardjieva et al., 2004; Rabenstei et al., 2002), причем у восьми генотипов установлена передача семенами от 0,5 до 1,5% (Jones et al., 2005). Родственный вирус недавно изолирован в Германии из материала генбанка мятлика лугового (*Poa pratensis*) и подробно характеризован (Rabenstein et al., 2004). Эти данные требуют новой оценки взглядов об эпидемиологии вируса полосатой мозаики пшеницы и его распространении с посевным материалом и материалом из генбанков.

Как и у других культурных растений, возделывание устойчивых сортов зерновых культур – экономически и экологически выгодное мероприятие (Spaar, 1993; Kegler et al., 1993). Особое значение с точки зрения прерывания инфекционной цепи имеет качественная устойчивость (иммунитет), так как она может быть связана с изоляцией вируса и элиминацией его в растениях. Высокая количественная устойчивость и толерантность, которая более постоянна, имеет возрастающее значение. Самое хорошее решение – объединение разных типов устойчивости в одном сорте. В ассортиментах пшеницы, ячменя, тритикале и овса имеются разные сорта, которые, по крайней мере, отличаются количественной устойчивостью или толерантностью (табл. 2).

Почвообитающие вирусы зерновых

Эпидемиологическая особенность вирусов зерновых, переносимых почвенным грибоподобным организмом из штамма *Plasmodiophoromycota Polymyxa graminis*, состоит в том, что этот переносчик вирусов является и основным резерваторм (рис. 3). Они имеют относительно узкий круг растений-хозяев, которые не играют существенной роли в выживании вирусов. Основным резерваторм вирусов являются покоящиеся споры гриба.

Т а б л и ц а 2. Типы вирусостойчивости зерновых культур

Культура	Вирус	Тип устойчивости	
		качественная	количественная
Пшеница	Вирусы желтой карликовости ячменя	— *	+**
Пшеница	Вирус полосатой мозаики пшеницы	(+)***	+
Пшеница	Вирус карликовости пшеницы	—	+
Тритикале	Вирус желтой карликовости ячменя	(+)	—
Ячмень	Вирус желтой карликовости ячменя	(+)	—
Ячмень	Вирус штриховатой мозаики ячменя	+ ^{c****}	—
Овес	Вирус желтой карликовости ячменя	—	+

* Устойчивых сортов нет; ** устойчивые сорта имеются; *** тип устойчивости имеется пока только в исходном материале; **** устойчивые к передаче семенами сорта.

Первичные зараженные вирусом зооспоры (1) внедряются в корневые клетки растения-хозяина (2). При образовании плазмодия (3) вирусные частицы передаются клеткам растений. В этой же фазе происходит инфицирование гриба после образования зооспорангиев (4) и вторичных зооспор (5), которые могут перенести вирус на новые растения. При неблагоприятных условиях по-разному детерминированные гаметы (6) путем слияния образуют зиготу (7), которая внедряется в клетки эпидермиса, образуя вторичный плазмодий (8), из которого опять образуются покоящиеся споры (9), инфекционная цепь при этом замыкается. При подходящих условиях выходят снова инфекционные зооспоры (10), которые снова заражают корни зерновых. Покоящиеся споры сохраняются в почве более 20 лет, с ними сохраняются и вирусы. Поэтому паузы выращивания растений-хозяев в рамках севооборота не дают очистительного эффекта. На более легких почвах опасность вирусной инфекции ниже, так как гриб-переносчик к ним меньше адаптирован. Покоящиеся споры гриба-переносчика очень устойчивы к низким температурам и зимой не отмирают. Они также очень устойчивы к повышенным температурам (гриб проникает и в глубокие слои почвы). Термическая борьба с грибом-переносчиком, как и химическая борьба, на практике не только неэффективна, но и экологически вредна (Huth, 1984, 1991, 2000, 2001a; Huth, Lesemann, 1996; Koenig, Huth, 2000; Proeseler, Kastirr, 1988; Proeseler et al., 1988; Proeseler et al., 1991). Зараженные покоящиеся споры распространяются с рабочими органами сельскохозяйственных машин по полю и переносятся с частицами почвы на другие поля, а также на дальние расстояния в новые регионы. В Европе с 70-х гг. XX века очень быстро распространились вирусы желтой и слабой мозаики ячменя (*Barley yellow mosaic virus*; *Barley mild mosaic virus*), которые до этого были известны только в Восточной Азии. О быстром распространении этих вирусов в Германии представление дает рис. 4 (Huth, 1988; Schraag et al., 2002a). С 90-х гг. в Италии и Франции на озимой пшенице распространились вирус веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*Wheat spindle streak mosaic virus*) и почвообитающий вирус злаковых (*Soil-borne cereal mosaic virus*). В Германии, Польше и Финляндии эти вирусы пока чаще встречаются на ржи и тритикале, на которых они могут вызывать снижение урожая до 80% и более. Редкая встречаемость данных вирусов на пшенице связана, возможно, с тем, что пшеница высевается поздно, когда активность гриба-переносчика уже низкая. Для всех почвообитающих вирусов типично то, что при низких температурах их концентрация в растениях выше, симптомы более проявлены и пораженные растения хуже перезимовывают. Этот факт

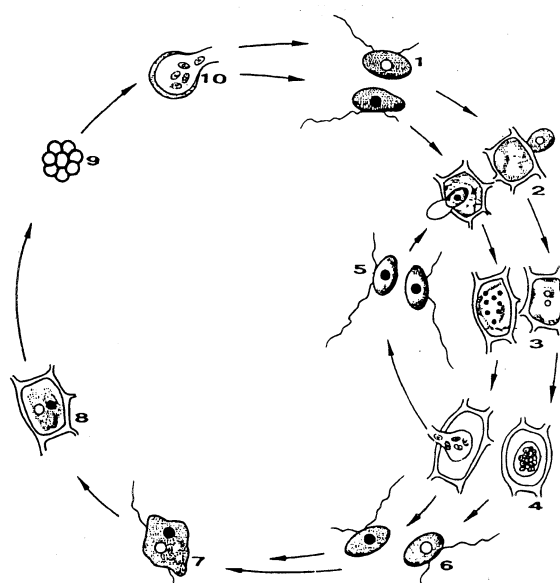


Рис. 3. Цикл развития грибоподобного организма *Polymyxa graminis* Ledingham (см. текст)

При подходящих условиях выходят снова инфекционные зооспоры (10), которые снова заражают корни зерновых. Покоящиеся споры сохраняются в почве более 20 лет, с ними сохраняются и вирусы. Поэтому паузы выращивания растений-хозяев в рамках севооборота не дают очистительного эффекта. На более легких почвах опасность вирусной инфекции ниже, так как гриб-переносчик к ним меньше адаптирован. Покоящиеся споры гриба-переносчика очень устойчивы к низким температурам и зимой не отмирают. Они также очень устойчивы к повышенным температурам (гриб проникает и в глубокие слои почвы). Термическая борьба с грибом-переносчиком, как и химическая борьба, на практике не только неэффективна, но и экологически вредна (Huth, 1984, 1991, 2000, 2001a; Huth, Lesemann, 1996; Koenig, Huth, 2000; Proeseler, Kastirr, 1988; Proeseler et al., 1988; Proeseler et al., 1991). Зараженные покоящиеся споры распространяются с рабочими органами сельскохозяйственных машин по полю и переносятся с частицами почвы на другие поля, а также на дальние расстояния в новые регионы. В Европе с 70-х гг. XX века очень быстро распространились вирусы желтой и слабой мозаики ячменя (*Barley yellow mosaic virus*; *Barley mild mosaic virus*), которые до этого были известны только в Восточной Азии. О быстром распространении этих вирусов в Германии представление дает рис. 4 (Huth, 1988; Schraag et al., 2002a). С 90-х гг. в Италии и Франции на озимой пшенице распространились вирус веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*Wheat spindle streak mosaic virus*) и почвообитающий вирус злаковых (*Soil-borne cereal mosaic virus*). В Германии, Польше и Финляндии эти вирусы пока чаще встречаются на ржи и тритикале, на которых они могут вызывать снижение урожая до 80% и более. Редкая встречаемость данных вирусов на пшенице связана, возможно, с тем, что пшеница высевается поздно, когда активность гриба-переносчика уже низкая. Для всех почвообитающих вирусов типично то, что при низких температурах их концентрация в растениях выше, симптомы более проявлены и пораженные растения хуже перезимовывают. Этот факт

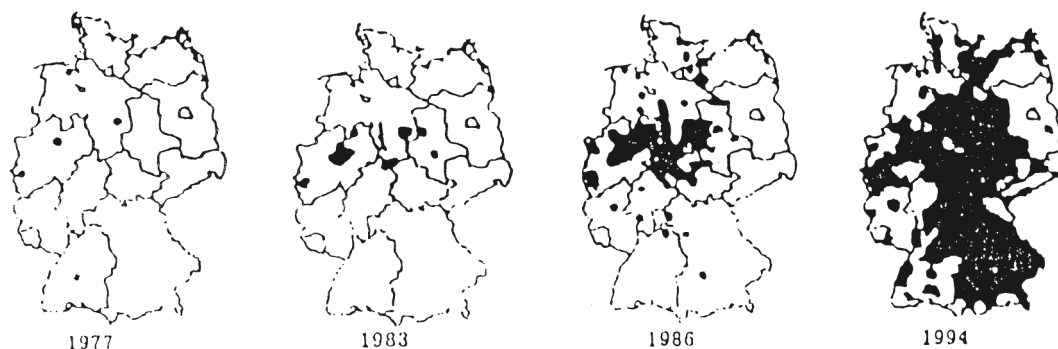


Рис. 4. Распространение вирусов желтой и слабой мозаики ячменя в Германии (1977–1994 гг.)

является причиной того, что озимые культуры сильно страдают от этих вирусов, а яровые весной уходят от заражения. Из-за снижения зимостойкости инфицированных растений при дальнейшем распространении этих вирусов в восточных и северных регионах потерь от заражения можно ожидать больше, чем на западе и юге. Зависимость концентрации вируса в растениях и выражение симптомов следует учитывать при диагностике.

Из эпидемиологических особенностей почвообитающих вирусов следует, что кроме мероприятий фитосанитарного характера по предупреждению распространения вирусов единственно эффективная мера борьбы с ними состоит в селекции и выращивании устойчивых сортов. В селекции озимого ячменя на устойчивость к вирусам желтой и слабой мозаики достигнуты быстрые успехи на основе гена *rum 4*, который был выявлен в старом дальматинском сорте-двуручке «*Ragusa*». В настоящее время уже почти 70% всех районированных в Германии сортов озимого ячменя устойчивы к этим вирусам (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Развитие доли устойчивых сортов к вирусам желтой и слабой мозаики в ассортименте озимого ячменя в Германии

Год	Количество сортов, шт.	в т. ч. устойчивые к вирусам			
		ВаУМV-1 и ВаММV		в т. ч. дополнительно к ВаУМV-2	
		шт.	%	шт.	%
<i>Многорядный озимый ячмень</i>					
2000	37	24	65	-	
2005	31	26	84	1	4
<i>Двурядный озимый ячмень</i>					
2000	31	10	32	1	10
2005	43	24	56	3	12
<i>Всего</i>					
2000	68	34	50	1	3
2005	74	50	68	4	8

Только благодаря быстрому селекционному прогрессу во многих регионах Германии выращивание озимого ячменя вообще еще возможно. Проблема состоит в том, что качественная устойчивость всех районированных сортов основана только на гене *rum 4*, который не защищает от ВаУМV-2, и на гене *rum 5*, но опасность большая в том, что вирусоустойчивость преодолевается. Большинство сортов восприимчивы к патотипу ВаУМV-2, который был обнаружен сразу после начала выращивания устойчивых к вирусам желтой и слабой мозаики сортов ячменя (Huth, 1989; Kühne et al. 2003, 2004). В 2003 г. во Франции и Англии обнаружен патотип ВаММ-SIL, преодолевающий устойчивость, основанную на гене *rum 5* (Hariri et al., 2003; Kanyuka et al., 2004). В 2004 г. в Германии обнаружен патотип, который подобно патотипу ВаММV-`SIL` может преодолевать устойчивость, основанную на гене *rum 5* (Habekuss et al., 2005). Освоение новых, по возможности

различных источников устойчивости у ячменя и пирамидизация различных генов устойчивости в одном растении является важной задачей. Уже имеется целый ряд новых генов устойчивости, которые можно использовать в селекции (Le Gouis et al., 2004; Ordon, 1998; Ordon et al., 2004; Proeseler et al., 1999). В селекции на устойчивость к вирусам желтой мозаики пирамидизация генов имеет возрастающее значение, так как не все известные гены устойчивости (за исключением *rym 11*) защищают от всех вирусов и патотипов комплекса желтой мозаики ячменя (Werner et al., 2005). Пирамидизацией генов устойчивости можно в селекции ячменя продлить их действие, комбинируя, например, устойчивость на основе гена *rym 5*, на котором в настоящее время основана устойчивость всех сортов к VaYMV, VaYMV-2 и VaMMV, с геном *rym 9*. Этим достигают устойчивости ко всем известным в Европе вирусам и генотипам этого комплекса (Ordon et al., 2005). Преодоление моногенной, качественной устойчивости, основанной на генах *rym 4* и *rym 5*, подтверждает необходимость комбинировать этот тип устойчивости с количественной устойчивостью.

Недавно изучением молекулярных механизмов взаимодействия факторов растений-хозяев и протеинов вирусов значительный прогресс достигнут в выяснении причинных основ устойчивости к бимовирусам (*Bymovirus*). В качестве факторов растения-хозяина установлены протеины процесса трансляции (eucaryotic translation initiation factor 4E), которые взаимодействуют со специфическим протеином (VPg) вирусов (Kühne et al., 2003; Kanyuka et al., 2005; Stein et al., 2005). Результаты разных рабочих групп поддерживают роль этих факторов как ключевой компонент рецессивно наследованной устойчивости к вирусам из семейства *Potyviridae* (Ruffel et al., 2005; Kang et al., 2005). Во Франции и в Англии уже достигнуты значительные успехи при селекции сортов пшеницы, имеющих качественную устойчивость к вирусу веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*Wheat spindle streak mosaic virus*). Использование сорта Moulin в качестве источника количественной устойчивости к почвообитающему вирусу мозаики злаковых (*Soil-borne cereal mosaic virus*) селекция на устойчивость увенчалась успехом в отношении этого вируса: созданы сорта озимой пшеницы, устойчивые к одному из этих вирусов или к обоим, в результате чего вирусы потеряли уже свое экономическое значение. Также в сортах озимой пшеницы и тритикале в Германии имеются сорта, обладающие комбинированной устойчивостью к обоим вирусам. Хуже обстоит дело у озимой ржи. У этой культуры пока нет устойчивых форм и пока не известен устойчивый исходный материал. В селекционном материале наблюдаются только определенные различия в толерантности. Селекция на количественную устойчивость усложняется тем, что ее можно только провести на зараженных вирусами почвах. Искусственное механическое заражение листьев, которое можно провести в теплицах, не дает правильных результатов. Кроме этого, селекционная работа с полигенно обусловленным количественно устойчивым материалом сложнее, чем с моногенно обусловленным качественным устойчивым материалом. В то время как применением молекулярных маркеров в значительной мере повышается селекция на моногенно обусловленную качественную устойчивость (Ordon, 1998; Ordon et al., 2004), в отношении полигенно обусловленной количественной устойчивости таких маркеров пока нет.

Работы ведутся и в направлении использования устойчивости зерновых к вектору *Polymyxa graminis*. Для ячменя многообещающим источником может быть *Hordeum bulbosum*. Хотя грибок широко распространен, но из-за своей биологии он очень сложный объект исследования, поэтому знания о нем пока ограничены. Создан первый банк генома этого гриба (Subr et al., 2004). Исследования нуклеарной рибосомальной ДНК (rDNA) показали, что можно различать у *P. graminis* несколько подгрупп, так называемые риботипы (Ward et al., 2005). Было предложено классифицировать эти риботипы как разные *formae specialis*, так как они отчасти коррелируют с кругом хозяев, требованиями к температуре и с географическим распространением (Legreve et al., 2002). Два из этих риботипов встречаются в умеренных регионах Европы. Их можно различать специфическим методом полимеразной цепной реакции. Секвенированием амплифицированной rDNA установлено, что изоляты риботипа II гриба *P. graminis*, прежде всего, но не исключительно, поражают пшеницу, в то время как изоляты риботипа I больше всего ассоциированы с ячменем. Тип II был достоверно связан с перенесением почвообитающего вируса мозаики злаковых (SBCMV). С помощью полимеразной цепной реакции (real-time PCR) можно было идентифицировать массу гриба, чтобы оценивать устойчивость генотипов зерновых к грибу. При этом можно было показать, что

и генотипы пшеницы варьируют в своей восприимчивости к грибу-переносчику. Самую низкую восприимчивость проявил образец К-58505 вида *Triticum monococcum* (Ward et al., 2005).

Важной задачей и для мониторинга посевов, и для селекции зерновых на устойчивость к вирусам является разработка диагностических средств и их использование для точной идентификации не только вирусов, но и их патотипов. Так как симптомы вирусных болезней схожи с повреждениями другими стрессовыми факторами и между собой порой трудно различимы, требуются методы быстрой, но достаточно точной диагностики, которые можно использовать как рутинные тесты в защите растений и в селекции. Разными вариантами иммуноферментного анализа (ELISA), особенно методом tissue print immuno assay (ТPIА), можно относительно быстро выявить вирусы. Более чувствительным, но и более затратным является метод иммуноулавливающей полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией (immunocapture reverse polymerase chain reaction – IC-RT-PCR), объединяющий серологию с высокочувствительным молекулярным методом. Для различия биотипов может быть полезным и применение тестов на основе моноклональных антител (Rabenstein et al., 2005). Определение зараженности почвы почвообитающими вирусами можно провести биологическим тестом. Для этого пробы почвы переносят в емкости для посева и высевают восприимчивый сорт зерновых. Затем в растениях иммуноферментным методом идентифицируют вирусы.

Литература

1. Презелер Г., Шпаар Д. Зерновые культуры // Борьба с вирусными болезнями: Пер. с нем. М., 1986. С. 133–150.
2. Развязкина Г. М., Карпова Е. А., Белянчикова Ю. В. Вирус полосатой мозаики пшеницы // Защита растений от вредителей и болезней. 1963. № 9 С. 54–55.
3. Шпаар Д., Презелер Г., Кастирр У. Почвообитающие вирусы на зерновых в Европе – распространение, эпидемиология и борьба с ними // Известия ТСХА. Вып. 4. 2000а. С. 171–179.
4. Шпаар Д., Фукс Э., Рабенштайн Ф. Вирусные болезни зерновых и кормовых злаков в Германии – эпидемиология, экономическое значение и меры борьбы с ними // Агрэкологичный журнал, Спец. вып. 2002b. С. 15–21.
5. Шпаар Д., Хут В., Рабенштайн Ф. Проблема вирусных болезней зерновых культур в Европе // Вестник защиты растений. 2002. № 1. С. 8–14.
6. Bakardjieva N., Krasteva C., Habekuss A., Rabenstein F. Detection of cereal viruses and study of aphid population in Bulgaria. // Bulgarian J. Agricultural Science. Nr. 10. 2004. P. 161–164.
7. D'Arcy C. J., Burnett P. A. (Eds.) Barley yellow dwarf. 40 Years of progress. APS Press, St. Paul, Min. 1995.
8. Diao A., Chen J., Gitton F. et al. Sequences of European wheat mosaic virus and oat golden stripe virus and genome analysis of the genus *Furovirus* // Virology. Vol. 261. 1999. P. 331–339.
9. Fauquet C. M., Mayo M. A., Maniloff J. et al. Virus Taxonomy. VIIIth Report of the ICTV. Elsevier Academic Press. London, 2005.
10. Habekuss A., Kühne T., Rabenstein F. et al. Detection of an rym 5 resistance breaking virus strain in Germany. 6th IWGPVVFV Symposium. Book of Abstracts. Sixth Symposium of the International Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors. 5–7 September 2005. Bologna. Italy, 2005. P. 60.
11. Hariri D., Meyer M., Prudhomme H. Characterization of a new barley mild mosaic virus pathotyp in France // Eur. J. Plant Pathol. Vol. 109. 2003. P. 921–928.
12. Huth W. Die Gelbmosaikvirose der Gerste in der Bundesrepublik Deutschland – Beobachtungen seit 1978 // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 36. 1984. P. 49–54.
13. Huth W. Ein Jahrzehnt Barley yellow mosaic virus in der Bundesrepublik Deutschland // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 40. 1988. P. 49–55.
14. Huth W. Ein weiterer Stamm des Barley yellow mosaic virus gefunden // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 41. 1989. P. 6–7.
15. Huth W. Barley yellow dwarf – ein permanentes Problem in der Bundesrepublik Deutschland? // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 42. 1990. P. 33–39.
16. Huth W. Verbreitung der Gelbmosaikviren BaYMV, BaMMV und BaYMV-2 und Screening von Gerstensorten auf Resistenz gegenüber BaYMV-2 // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 43. 1991. P. 233–237.
17. Huth W. Im Getreidebau in Deutschland und in Europa wird eines der größten phytopathologischen Probleme erwartet: die bodenbürtigen Viren des Weizens und Roggens // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 52. 2000. P. 196–198.
18. Huth W. Bodenbürtige Getreideviren. Verbreitung und Auswirkung in Gerste, Weizen, Roggen und Triticale // Getreide. N 7. 2001. P. 39–41.
19. Huth W. Gefahr von Virusbefall bei Getreidefrühsaaten // Getreide. N 7. 2001. P. 180–183.
20. Huth W., Adams M. J. Barley yellow mosaic virus (BaYMV) and BaYMV-M two different viruses // Intervirology. Vol. 31. 1990. P. 38–42.

21. Huth W., Lesemann D. Eine für die Bundesrepublik neue Virose an Wintergerste // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutz. Vol. 30, 1978. P. 184–185.
22. Huth W., Lesemann D. Nachweis des Wheat dwarf virus in Deutschland // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutz. Vol. 46. 1994. P. 105–106.
23. Huth W., Lesemann D. Fungus-transmitted soil-borne viruses on rye in Germany // J. Plant Diseases and Protection. Vol. 103. 1996. P. 120–124.
24. Irwin M. E., Thresh J. M. Epidemiology of barley yellow dwarf: a study in ecological complexity // Annu. Rev. Phytopathol. Vol. 28. 1990. P. 393–424.
25. Jones R. A. C., Coutts B. A., Mackie A. E., Dwyer G. I. Seed transmission of Wheat streak mosaic virus shown unequivocally in wheat // Plant Dis. Vol. 89. 2005. P. 1048–1050.
26. Kang B.-C., Yeam I., Jahn M. M. Genetics of plant virus resistance // Annu. Rev. Phytopathol. Vol. 43. 2005. P. 581–621.
27. Kanyuka K., Grann G. Mc., Alhudaib K. et al. Biological and sequence analysis of a novel European isolate of Barley mild mosaic virus that overcomes the barley rym 5 resistance gene // Arch. Virology. Vol. 149. 2004. P. 1469–1480.
28. Kanyuka K., Druka A., Caldwell D. G. et al. Evidence that the recessive bymovirus resistance locus rym 4 in barley corresponds to the eucaryotic translation initiation factor 4E gene // Molecular Plant Pathology. N 6. 2005. P. 449–458.
29. Kanyuka K., Ward K., Adams M. J. *Polymyxa graminis* and the cereal viruses it transmits: a research challenge // Molecular Plant Pathology. N 4. 2003. P. 393–406.
30. Kastirr U., Rabenstein F., Kühne T. Soil-borne cereal mosaic – Soil-borne cereal mosaic furovirus. In: Lapiere, H. & Signoret, P.-A. (Eds.) Viruses and Virus Diseases of *Poaceae* (*Gramineae*). INRA Editions Paris. 2004. P. 580–585.
31. Kegler H., Kontzog H.-G., Spaar D. Charakterisierung der Virusresistenz. In: Kegler H., Friedt W. Resistenz von Kulturpflanzen gegen pflanzenpathogene Viren. Gustav Fischer Verlag Jena-Stuttgart. 1993. P. 55–155.
32. Klinkowski M. Pflanzliche Virologie. Akademie-Verlag, Berlin, 1958.
33. Klinkowski M. Getreidearten und Gräser. In: Klinkowski M. (Hrsg.) Pflanzliche Virologie. 2. Aufl. Bd. 2: Die Virose des europäischen Raumes. Akademie-Verlag, Berlin, 1968. P. 1–30.
34. Koenig R., Huth W. Natural infection of wheat by the type strain of *Soil-borne wheat mosaic virus* in a field in southern Germany // Europ. J. Pathol. Vol. 109. 2003. P. 191–193.
35. Koenig R., Pleij C. W. A., Huth W. Molecular characterization of a new furovirus mainly infecting rye // Arch. Virology. Vol. 144. 1999. P. 2125–2140.
36. Koenig R., Huth W. Soil-borne rye mosaic and European wheat mosaic virus: two names for one furovirus with variable genome properties which are widely distributed in several cereal crops in Europe // Arch. Virology. Vol. 145. 2000. P. 689–697.
37. Kühne T., Shi N., Proeseler G., Adams M. J., Kanyuka K. The ability of a bymovirus to overcome the rym4-mediated resistance in barley correlates with a codon change in the VPg coding region on RNA 1 // J. Gen. Virology. Vol. 84. 2003. P. 2853–2859.
38. Kühne T., Proeseler G., Habekuß A., Kanyuka K. Molekulare Differenzierung der Pathotypen BaYMV-1 und BaYMV-2 – liegt der Schlüssel im VPg? // Phytomedizin. Vol. 34. 2004. P. 57–58.
39. Lapiere H., Signoret P.-A. (Eds.) Viruses and virus diseases of *Poaceae* (*Gramineae*). INRA-Editions Paris, 2004.
40. LeGouis J., Devaux P., Werner K. et al. *rym15* from the Japanese cultivar Chikurin Ibaraki 1 is a new barley mild mosaic virus (BaMMV) resistance gene mapped on chromosome 6H // Theor. Appl. Genet. Vol. 108. 2004. P. 1521–1525.
41. Legreve A., Delfosse P., Maraitte H. Phylogenetic analysis of *Polymyxa* based on nuclear 5.8S and internal transcribed spacers ribosomal DNA sequences // Mycological Research. Vol. 106. 2002. P. 138–147.
42. McKirdy S. I., Jones R. A. Use of Imidacloprid and newer generation synthetic pyrethroids to control the spread of barley yellow dwarf luteovirus in cereals // Pl. Disease. Vol. 80. 1996. P. 895–901.
43. Ordon F. Markergestützte Selektion in der Resistenzzüchtung beim Getreide – unter besonderer Berücksichtigung des Pathosystems Gerste (*Hordeum vulgare* L.) – Bymoviren (BaMMV, BaYMV, BaYMV-2). Habilitationsschrift Universität Gießen. Shaker Verlag, 1998.
44. Ordon F., Ahlemeyer J., Werner K. et al. Molecular assessment of genetic diversity in winter barley and its use in breeding // Euphytica. Vol. 143. 2005. P. 21–28.
45. Ordon F., Friedt W., Scheurer K. et al. Molecular markers in breeding for virus resistance in barley // J. Appl. Genet. Vol. 45. 2004. P. 145–159.
46. Pop I. Die Strichelvirose des Weizens in der Rumänischen Volksrepublik. Phytopathol. Nr 43. 1962. P. 325–336.
47. Proeseler G., Kastirr U. Untersuchungen zur Wirkung von Fungiziden gegen *Polymyxa graminis* Led. Als Vektor des Gerstengelmosaik-Virus // Nachrichtenbl. Pflanzenschutz DDR. Vol. 42. 1988. P. 116–117.
48. Proeseler G., Stanarius A. Nachweis des Weizenspindelstrichelmosaik-Virus (wheat spindle streak mosaic virus) in der DDR // Arch. Phytopathol. Pflanzensch. Vol. 19. 1983. P. 345–349.
49. Proeseler G., Kegler H., Henkner R. Befallsverteilung des Gerstengelmosaik-Virus auf einem ausgewählten Schlag und Vorkommen in unterschiedlichen Bodentiefen // Nachrichtenbl. Pflanzenschutz DDR. Vol. 42. 1988. P. 215–217.
50. Proeseler G., Stanarius A., Eisbein K. Nachweis weiterer Viren an Getreide in der DDR // Arch. Phytopathol. Pflanzensch. Vol. 18. 1982. P. 397–403.
51. Proeseler G., Stanarius A., Kühne T. Vorkommen des Gerstengelmosaikvirus in der DDR // Nachrichtenbl. Pflanzenschutz DDR. Vol. 38. 1984. P. 89–91.

52. Proeseler G., Stanarius A., Szigat G., Herold H. Verbreitung von Barley mild mosaic virus (BaMMV) und Barley yellow mosaic virus (BaYMV) in der ehemaligen DDR sowie Gegenmaßnahmen // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. Vol. 43. 1991. P. 65–68.
53. Proeseler G., Habekuss A., Kastirr U. et al. Resistance evaluation of winter barley to the barley mosaic virus and other pathogens – experiences of 15 years // J. Plant Dis. Prot. Vol. 106. 1999. P. 425–435.
54. Rabenstein F., Seifers D. L., Schubert J. et al. Phylogenetic relationships, strain diversity and biogeography of tritimoviruses // J. Gen. Virol. Vol. 83. 2002. P. 895–906.
55. Rabenstein F., French R., Stenger D. C. Oat necrotic mottle tritimovirus. In: Lapiere, H. & Signoret, P.-A. (Eds.) Viruses and Virus Diseases of *Poaceae* (*Gramineae*). INRA Editions Paris. 2004. P. 492–494.
56. Rabenstein F., Mühlheim H., Kastirr U., Kühne T. Monoclonal antibodies for differentiation between Soil-borne cereal mosaic virus and soil-borne wheat mosaic virus. 6th IWGPV Symposium. Book of Abstracts. Sixth Symposium of the International Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors. 5–7 September 2005. Bologna. Italy, 2005. P. 55.
57. Ruffel S., Gallois J. L., Lesage M. L., Caranta C. The recessive potyvirus resistance gene *pot-1* is the tomato orthologue of the pepper *pvr2-eIF4E* gene // Mol. Genet. Genomics. Vol. 274. 2005. P. 346–353.
58. Schubert J., Habekuss A., Rabenstein F. Investigation of differences between wheat and barley forms of wheat dwarf virus and their distribution in host plants // Plant protection Science. Vol. 38. 2002. P. 43–48.
59. Spaar D. Wirtschaftliche und epidemiologische Bedeutung der Virusresistenz. In: Kegler, H., Friedt, W. Resistenz von Kulturpflanzen gegen pflanzenpathogene Viren. Gustav Fischer Verlag Jena-Stuttgart. 1993. P. 21–34.
60. Spaar D., Schmelzer K. Die derzeitige Situation des Auftretens von Getreideviren in der DDR und mögliche Entwicklungstendenzen // Tag.-Ber. AdL, DDR. Nr 119. 1972 P. 193–201.
61. Spaar D., Schumann K. Getreidearten und Gräser. In: Schmelzer K., Spaar D. (Hrsg.) Pflanzliche Virologie. 3. Aufl. Bd. 2: Die Viren an landwirtschaftlichen Sonderkulturen und Sporenpflanzen in Europa. Akademie-Verlag. Berlin, 1977. P. 1–62.
62. Stein N., Perovic D., Kumlehn J. et al. The eucariotic translation initiation factor 4E confers multiallelic recessive BYMV resistance in *Hordeum vulgare* (L.) // Plant J. Vol. 42. 2005. P. 912–922.
63. Subr Z., Kastirr U., Kühne T. Substrative cloning of GNA from *Polymyxa graminis* – an obligate parasitic plasmodiophorid // J. Phytopathol. Vol. 150. 2002. P. 564–568.
64. Susic D. D., Ford R. E., Tosic M. T. Handbook of Plant Virus Diseases. C. R. C. Press New York, 1999.
65. Ward E., Kanyuka K., Motteram J. et al. The use of conventional and quantitative real-time PCR assays for *Polymyxa graminis* to examine host plant resistance, inoculum levels and intraspecific variation // New Phytologist. Vol. 165. 2005. P. 875–885.
66. Werner K., Friedt W., Ordon F. Strategies for pyramiding resistance genes against the barley yellow mosaic virus complex (BaMMV, BaYmV, BaYMV-2). Mol. Breeding // Vol. 16. 2005. P. 45–55.

D. SHPAAR, F. RABENSHTAIN, U. KASTIRR, A. KHABEKUS

VIRAL DISEASES IS THE SEVERE THREAT TO THE GROWING OF GRAIN CROPS IN EUROPE

Summary

In the article it is informed that in Europe recently the amount and the spreading of viruses that affect grain crops have increased, which reduces their yielding capacity and economic losses. It is shown that in addition to the phytosanitary measures, the creation and cultivation of grain crops stable to viruses are the important factor to reduce the harm of the viruses. It is marked that for the monitoring of sowing and for the selection of grain crops stable to viruses, of importance is the development of diagnostic methods and their use for exact identification not only of viruses but also of their pototypes.