

Иммунитет и защита растений

УДК 633.13:632.38

**О ТОЛЕРАНТНОСТИ РАСТЕНИЙ ОВСА К ВИРУСУ ЖЕЛТОЙ
КАРЛИКОВОСТИ ЯЧМЕНЯ**

К.А. МОЖАЕВА, Т.Б. КАСТАЛЬЕВА, И.Г. ЛОСКУТОВ

Обобщены результаты изучения толерантности образцов овса из коллекции ВИР различного географического происхождения к вирусу желтой карликовости ячменя на искусственном и естественном инфекционных фонах. Оценивали степень распространения болезни, общее состояние посева и продуктивность растений.

Ключевые слова: овес, *Avena*, виды культурные и дикорастущие, географическое происхождение, толерантность, вирус желтой карликовости ячменя.

Важнейшим фактором снижения урожайности и качества зерна овса остаются болезни, наиболее опасными из которых являются грибные (корончатая и стеблевая ржавчина, пыльная и твердая головня) и вирусные (желтая карликовость ячменя). Вирусные болезни по распространенности и вредоносности конкурируют с корончатой ржавчиной. Заражение вирусом желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) происходит при заселении растений и питании на них переносчиков этого вируса — вирофорных тлей, в частности черемуховой тли *Rhopalosiphum padi* L.

Селекцию на устойчивость зерновых культур к ВЖКЯ за рубежом проводят давно и успешно, имеются устойчивые и толерантные сорта пшеницы, овса, ячменя, риса, которые возделывают в разных регионах мира (1). Затраты на создание устойчивых сортов окупаются даже при прибавке урожая 5 % (2). Однако коэволюция растения и патогена постоянно требует выявления и введения в сорта новых генов устойчивости. Этому способствует изучение видового разнообразия рода *Avena* L., позволяющее обнаруживать источники и доноры устойчивости, что важно для расширения генетической основы создаваемых сортов. Поскольку у овса (в отличие от ячменя) гены устойчивости к ВЖКЯ не идентифицированы, ответ растения на заражение характеризуют как чувствительность или толерантность.

Наиболее интенсивные работы по созданию толерантных к ВЖКЯ сортов овса проводят в США, где были получены сорта Otee, Ogle, Hazel, Jaусee, Brawn и др. (1). Поиск источников толерантности к ВЖКЯ и использование их в скрещивании с растениями овса культурных видов является ведущим направлением американских селекционных программ со временем сильнейшей эпифитотии этого заболевания в 1959 году (3). Известны устойчивые формы и сорта гексаплоидных видов овса из стран Средиземноморья, США, Канады (4), толерантные формы *A. strigosa*, *A. barbata*, *A. magna*, *A. macostachya*, *A. fatua* и особенно *A. occidentalis* и *A. sterilis* (5, 6). При использовании комбинаций генов толерантности из разных источников (толерантные генотипы, линии гермоплазмы) методом обратных скрещиваний и отбора в популяциях в университете штата Иллинойс получили линии овса IL 85-1538, IL 86-5262, IL 86-6404, IL 86-5698, а затем IL 2815, IL 2838, IL 2858, IL 2901, IL 3303, IL 3555, IL 3587 с более высокой степенью толерантности, которые служат стандартами при оценке этого признака (7). В штате Миссури созданы устойчивые сорта овса Mo. O-205, Pettis, Bates. Аналогичные работы проводили в штатах Индiana, Северная Дакота, Айова, Висконсин (1); слабопоражаемые сорта и ли-

нии овса получены в Канаде (Capital, Nova, Sylva, FF 64-74), Финляндии (Jo 1030, Jo 770), Чехии (Sg-K 4393) и Швеции (Colla) (I, 8). Предпринимались попытки получения трансгенных форм овса, толерантных к ВЖКЯ (9). В генной инженерии для трансформации генома растений используют гены устойчивости злаков (например, ген *Yd2* ячменя) либо гены самого вируса — ген белка оболочки или ген, кодирующий репликазу (9). Получение соответствующих генетически модифицированных линий овса стало возможным благодаря успешному изучению геномов растения и вируса и их взаимодействия с использованием молекулярных маркеров и молекулярно-генетических методов (10, 11).

В России подобные селекционные работы не проводили, исследования в этой области ограничивались оценкой имеющегося набора сортов из мирового сортимента на естественном инфекционном фоне, в частности, в ВИР и его филиале в Москве после эпифитотии ВЖКЯ (1988-1991 годы). В коллекции овса были выявлены сорта и гибриды, слабо поражаемые вирусом, происходящие из США, Канады и Мексики. Из сортов иностранной селекции наиболее толерантными оказались Ogle, Otee, Rocco и др. (4). В НИИ сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны РФ (НИИСХ ЦРНЗ) наблюдали низкую степень поражения у растений сортов Perla, Pennolo, Tagahumara и Proat, а в НИИ сельского хозяйства Северо-Востока — сортов Canberra, Matra, Avesta, Bordu (12). Из отечественного сортимента наиболее устойчивыми к ВЖКЯ во время эпифитотии (1988-1991 годы) в Центральном и Северо-Восточном регионах оказались сорта Хибины 2, Краснодарский 43, Немчиновский 2, Скаакун, Козырь (4).

Интенсивность поражения сортов и видов овса ВЖКЯ на естественном инфекционном фоне ранее оценивали только визуально по симптоматике, которая сходна с наблюдаемой при поражении другими патогенами (например, корневыми гнилями), а также в результате действия абиотических факторов (засуха, переувлажнение и др.).

В задачу нашей работы входила оценка степени поражаемости растений овса различных сортов и линий ВЖКЯ на естественном и искусственном инфекционных фонах методом иммуноферментного анализа (ИФА) с целью выявления форм, пригодных для создания толерантных в условиях возделывания на территории России сортов.

Методика. Объектом исследования служили образцы овса из коллекции ВИР. В Московской области эксперименты проводили на опытном поле Всероссийского НИИ фитопатологии в 2001-2004 годах на фоне принятых в регионе агротехнических мероприятий. В 2001 году 50 образцов культурных гексаплоидных видов различного географического происхождения с разной степенью толерантности к ВЖКЯ испытывали на естественном инфекционном фоне (сорта и линии овса из США, в том числе девять толерантных линий селекции Иллинойского университета, Канады, Великобритании, Финляндии, Франции, Дании, Германии, Бразилии и Японии; материал отечественной селекции представляли сорта Борец, Иртыш 12, Исетский, Козырь, Привет, Скаакун, Тюменский 82, Улов, Хибины 2).

С 2002 года образцы дополнительно оценивали на искусственном инфекционном фоне, создаваемом с помощью вирофорной тли *R. padi* L., инфицированной штаммом ВЖКЯ РАВ. Насекомых разводили в лаборатории на растениях ячменя в количестве, достаточном для необходимой плотности заселения в поле (10 особей на одно растение); образцы срезали и помещали на растения овса опытных делянок для расселения вредителя. При благоприятных условиях растения на опытных делянках обраба-

тывали инсектицидом (конфидор) через 2 сут, при неблагоприятных для питания тлей-переносчиков условиях (2004 год, дождливое и холодное лето) — через 1 нед. Контрольные делянки опрыскивали инсектицидом каждые 3 нед (13). Повторность опыта 4-кратная. В 2002 году в испытаниях участвовали 34 образца, а в 2003 и 2004 — соответственно 21 и 23 образца. Во все годы опыта в качестве чувствительных использовали растения сорта Clintland 64, стандартом для региона служил сорт Улов.

Распространенность болезни оценивали визуально по симптомам поражения, определяя долю (%) инфицированных растений на делянке. Обычно проводили два учета: в фазу кущения—выхода в трубку и в фазу выметывания—цветения. После второго учета отбирали образцы для определения содержания ВЖКЯ в ИФА-тесте с использованием моноклональных антител к PAV и их конъюгатов с пероксидазой хрена (14).

В течение вегетационного периода проводили фенологические наблюдения за ростом и развитием растений овса и визуальную оценку общего состояния по 9-балльной шкале: 9-8 — хорошее, 7-6 — удовлетворительное, 5-4 — плохое, 3-1 — очень плохое. После уборки урожая определяли высоту растений, продуктивную кустистость, массу зерна с растения и метелки, число зерен с растения и метелки, массу 1000 зерен. Оценивали от 60 до 84 растений каждого образца и варианта. Определяли продуктивность одного растения и одной метелки в процентном отношении к контролю сорта и контролю стандарта. Потери продуктивности рассчитывали по формуле $100 \cdot (Y_k - Y_o)/Y_k$, где Y_k и Y_o — урожай растений соответственно в контроле и опыте (на искусственном или естественном фоне заражения ВЖКЯ). Статистическую обработку данных проводили по программе STATISTICA Microsoft. Наиболее полные данные за 3 года исследований на фоне искусственного инфицирования ВЖКЯ были получены по 20 образцам.

В условиях Ленинградской области эксперименты проводили в 1988-2002 годы. Материалом исследования служили более 2000 образцов овса из мировой коллекции ВИР различного географического происхождения, относящихся к 26 видам рода *Avena* L., — четырем культурным и 22 дикорастущим (15). Полевые опыты закладывали в зернопаропропашном севообороте (предшественник — картофель) в оптимальные для растений овса сроки (10-15 мая). Посев проводили вручную на делянках площадью 0,5-1 м², ширина междурядий — 15 см, длина рядка — 1 м, расстояние между делянками — 30 см. В качестве стандарта использовали районированный сорт Boritus (Германия). Фенологические наблюдения и морфологические описания проводили по методическим указаниям (16) и Международному классификатору СЭВ рода *Avena* L. (17) и Oat Descriptors (18). У 10 растений с центральной части делянки определяли длину стебля, проводили структурный анализ метелки и изучение других хозяйствственно ценных признаков. Убирали растения вручную с последующим обмолотом метелок (у дикорастущих) и снопов (у культурных видов) на ручной молотилке.

Поскольку температура и влажность непосредственно влияют на развитие болезни (19), для оценки их совместного действия применяется интегральный показатель — гидротермический коэффициент (ГТК), который рассчитывают по методу Селянинова (20). Благоприятными для растений овса являются условия, когда ГТК достигает 1,1-1,5, при ГТК < 1,0 условия считаются неблагоприятными.

Результаты. Известно, что степень поражения злаковых растений и распространенность ВЖКЯ повышаются при засухе (19). В вегетационный сезон 2002 года в Нечерноземной зоне РФ количество осадков с мая по август составило лишь 34 % от нормы (ГТК = 0,5). Даже в контроле

при обработке растений инсектицидом урожайность всех сортов и линий овса была в несколько раз ниже, чем в последующие два года (табл. 1). Засуха способствовала интенсивному естественному заселению растений ячменя и овса тлями: в июне на посевах овса насчитывалось в среднем 298 ± 85 особей на одно растение, вследствие чего они не только поражались ВЖКЯ, но и повреждались вредителями. В Московской и соседних с ней областях Нечерноземной зоны в этом году отмечались эпифитотийные вспышки ВЖКЯ на посевах овса и ячменя. Погодные условия 2002 года были благоприятными для искусственного заражения растений овса ВЖКЯ: степень распространения болезни (доля растений, пораженных ВЖКЯ) была наиболее высокой, а балл, характеризующий общее состояние посева, наименьшим за 3 года эксперимента (см. табл. 1).

В контроле наибольшую продуктивность отмечали у растений овса сортов FF 64-74 (Канада), Otee (США), Jo 1030 (Финляндия) и Улов (Россия). Продуктивность некоторых образцов (сорт Ogle, Chaps, Brawn и линия IL 85-1538) была в 2,5-3 раза ниже, чем у стандарта (сорт Улов) и в 5-6 раз ниже, чем в наиболее благоприятные по погодным условиям годы. Продуктивность растений линии IL 85-6467 оказалась примерно в 5 раз ниже, чем у стандарта и чем в благоприятные годы (2003-2004), а линии IL 3303 — соответственно в 11 и 16 раз. На искусственном инфекционном фоне продуктивность растений чувствительных сортов Clintland 64 и Улов снижалась соответственно на 100 и 96,7 %. Почти все иллинойские линии, которые ранее были охарактеризованы как толерантные к ВЖКЯ, в погодных условиях 2002 года проявили себя как чувствительные: потери продуктивности составляли от 89 до 98 % (см. табл. 1). У толерантных сортов FF 64-74, Otee и Chaps этот показатель был чуть ниже 80 %, у остальных — колебался в пределах 84-93 %. На естественном инфекционном фоне в 2002 году особенно значительное снижение урожайности отмечали у иллинойских линий (от 86 до 98 %), у толерантных сортов этот показатель составлял от 27 до 87 %. Формально растения линии IL 3303 характеризовались наименьшими показателями потери урожая, но при этом масса зерна с растения в контроле была очень низкой (см. табл. 1).

Условия 2003 и 2004 годов в целом были благоприятными для посевов овса ($\text{ГТК} = 1,5$). Однако в 2003 году продуктивность большинства образцов в контроле была ниже, чем в 2004, из-за недостаточной влагообеспеченности почвы в критический для развития растений период (перед фазой выхода в трубку): если в 2003 году в это время выпало 74 мм осадков (при норме 105 мм), то в 2004 — 100 мм (при норме 77 мм).

В 2003 году наименьше снижение продуктивности (от 20 до 25 %) при искусственном инфицировании отмечали у иллинойских линий (IL 86-6404, IL 86-5698, IL 6467, IL 3303, IL 85-1538, IL 2901 и IL 86-5262) и сортов FF 64-74 и Blaze. Коэффициенты корреляции между распространностью болезни и потерями урожая ($r = 0,85$), общим состоянием посева в баллах и потерями урожая ($r = -0,89$) были достоверны при $P < 0,05$. Степень заселения растений овса тлями-переносчиками на естественном фоне оказалась низкой, соответственно и потери урожая были невысокими (в среднем 16 %), у растений сорта Rodeo и линий IL 86-5698, IL 3303 потерь не было (см. табл. 1).

В 2004 году наиболее высокая (близкая к стандарту) продуктивность в контроле (на 30-50 % выше, чем в 2003) отмечена у растений сортов Ogle, Jo 1030, FF 64-74 и линии IL 2901. Распространенность болезни на искусственном инфекционном фоне в целом по всем образцам была в среднем на 34 % выше, а потери урожая на 11 % больше, чем в 2003 году (табл. 2).

1. Масса зерна с растения, потери урожая и показатели пораженности у различных образцов овса из коллекции ВИР при разных вариантах формирования инфекционного фона вируса желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) (Московская обл., 2002-2004 годы)

Сорт, линия	Масса зерна с растения в контроле, г	Потери урожая, %						Пораженность растений при искусственном инфицировании					
		на естественном фоне			на искусственном фоне			доля растений, пораженных ВЖКЯ, %			общее состояние посева, балл		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Артемовский 107	3,39	6,78	8,37	54,0	21,4	46,2	89,1	48,1	64,4	100,0	70,0	100,0	3
Clintland 64	3,20	8,50	8,04	69,4	30,6	39,9	100,0	83,8	64,9	100,0	77,5	100,0	6
Улов (стандарт)	4,50	8,35	9,74	81,3	19,2	26,3	96,7	75,7	69,0	100,0	74,0	100,0	1
Otce	4,96	6,60	8,28	53,6	18,9	41,4	79,8	53,8	60,6	100,0	34,5	100,0	4
FF 64-74	5,20	6,00	8,81	69,2	37,8	44,8	76,9	20,3	19,8	100,0	12,5	61,3	6
Maris Elf	3,60	5,60	5,85	87,2	24,5	26,5	88,3	31,9	23,3	80,8	23,0	67,7	7
Jo 1030	5,30	7,23	9,58	74,7	15,9	48,2	93,0	54,4	58,3	96,4	31,5	100,0	5
Ogle	1,61	6,33	9,61	86,3	7,6	52,6	96,9	44,7	64,0	100,0	18,5	100,0	6
IL 85-6467	0,87	4,80	5,67	89,7	4,2	68,8	93,1	22,3	59,8	100,0	23,0	33,1	5
IL 86-1158	3,64	7,78	7,36	95,1	14,5	45,2	97,3	31,9	39,6	100,0	6,3	100,0	5
IL 86-5698	2,00	7,03	6,68	96,0	-1,0	38,9	96,0	21,1	47,4	26,6	5,0	11,7	6
IL 86-6404	2,90	6,98	6,17	98,3	13,6	46,0	97,9	20,1	39,8	69,2	6,5	10,3	7
IL 86-5262	2,20	7,28	8,18	97,7	21,7	48,5	96,8	24,7	31,7	62,5	6,5	6,3	7
Blaze	2,90	6,65	6,95	51,7	17,6	31,9	85,5	20,3	32,2	54,7	1,4	37,9	4
Rodeo	2,50	5,88	7,77	60,0	-0,3	46,6	83,6	34,5	59,0	70,2	8,0	29,0	7
Chaps	1,70	6,15	5,32	58,2	29,6	46,6	77,6	39,3	45,4	37,6	14,0	9,9	6
Brown	1,50	7,40	4,68	26,7	20,3	65,4	84,0	45,5	51,5	56,0	6,0	49,1	3
IL 85-1538	1,33	7,30	6,30	85,7	18,8	51,6	88,7	21,9	27,4	43,8	4,0	26,7	2
IL 2901	2,17	6,73	9,14	72,4	6,4	59,5	88,9	22,3	49,9	25,0	8,0	24,9	7
IL 3303	0,41	5,73	6,81	-2,4	0,9	57,6	73,2	21,5	49,1	22,7	9,0	43,5	3

При мечани. Расчет потерь урожая и оценку общего состояния посева см. в разделе «Методика». Контроль — обработка растений инсектицидом конфидир против вирусной линии *R. padif L.* (переносчик ВЖКЯ). 1, 2 и 3 — соответственно 2002, 2003 и 2004 годы.

2. Сравнительная оценка суммарных показателей пораженности растений вирусом желтой карликовости ячменя для 20 образцов овса из коллекции ВИР в зависимости от варианта инфекционного фона и сезона вегетации (Московская обл., 2002-2004 годы)

Вариант опыта	Показатель	2002 год	2003 год	2004 год
Контроль (обработка инсектицидом конфидор против вирофорной тли <i>R. padi</i> L.)	Продуктивность, г/раст.	2,79±0,32	6,76±0,21	7,47±0,34
Естественное инфицирование	Потери продуктивности, %	70,2±5,7	16,1±2,4	46,6±2,5
Искусственное инфицирование	Потери продуктивности, %	89,2±1,8	37,2±4,2	47,9±3,4
	Распространенность болезни, %	72,3±6,5	22,0±5,4	55,6±8,3
	Общее состояние посева, балл	2,7±0,24	7,2±0,4	6,3±0,14

Корреляция между распространностью болезни и потерями урожая ($r = 0,46$), общим состоянием посева в баллах и потерями урожая ($r = -0,69$) была достоверна при $P < 0,05$. Потери урожая на естественном фоне заражения ВЖКЯ в среднем по всем образцам не отличались от таких в варианте с искусственным инфицированием, что объясняется высокой степенью инфицирования на естественном фоне. В 2004 лучшими по показателям продуктивности на искусственном инфекционном фоне оказались растения сортов FF 64-74, Blaze, Maris Elf. Что касается иллинской линии, то при искусственном заражении наименьшие потери урожая (20-40 %) отмечены у IL 85-1538, IL 86-5262, IL 2901 и IL 86-1158. Снижение урожая у растений чувствительных сортов достигало 70-85 % (см. табл. 1, 3).

Испытания в течение 3 лет образцов овса на искусственном инфекционном фоне заражения ВЖКЯ в ситуации, близкой к эпифитотийной, позволили выявить значительное влияние погодных условий как на урожай растений в контроле (обработка инсектицидом), так и на проявление толерантности (см. табл. 2 и 3). В засушливых условиях 2002 года большая часть иллинских линий по толерантности находилась на уровне восприимчивых сортов Clintland 64 и Улов, хотя в благоприятные для роста и развития растений годы они были среди десяти лучших (см. табл. 3). Между толерантностью образцов в 2003 и 2004 годах выявлена достоверная ($P < 0,05$) положительная корреляция ($r = 0,65$). Масса зерна с одного растения на искусственном инфекционном фоне достоверно коррелировала с толерантностью образцов в 2002, 2003 и 2004 годы: коэффициент корреляции (r) составлял соответственно 0,68, 0,91 и 0,76. Достоверная положительная корреляция между этим показателем в контроле и на искусственном инфекционном фоне наблюдалась только в 2002 году ($r = 0,61$) и была обусловлена тем, что у многих образцов (особенно иллинских линий) в условиях жесточайшей засухи не реализовывался потенциал продуктивности даже при защите от тлей-переносчиков, а при искусственном инфицировании не проявилась характерная для них толерантность (21).

Итак, если оценивать толерантность по среднему показателю за 3 года (сохранение продуктивности на искусственном инфекционном фоне), то изученные образцы можно расположить в следующем порядке: FF 64-74, Blaze, IL 85-1538, IL 3303, Maris Elf, IL 85-5262 и IL 86-6404. Если же о перспективности образца судить по его урожайности при высокой инфекционной нагрузке ВЖКЯ, то лучшими на основании 3-летних опытов можно считать FF 64-74, IL 85-5262, Blaze, IL 85-1538, IL 2901 и IL 86-1158 (см. табл. 3). Образец FF 64-74 (Канада) был наиболее стабильным по продуктивности и толерантности на искусственном инфекционном фоне ВЖКЯ во все годы испытаний. Некоторые положительно оцененные по толерантности к ВЖКЯ образцы обладали и другими хозяйственными полезными свойствами: растения сорта Maris Elf и линии IL 85-1538 характеризовались низкорослостью, линий IL 86-1158, IL 86-5698 и IL 2901 —

3. Ранжирование различных сортообразцов овса из коллекции ВИР по толерантности и урожайности на искусственном фоне зарражения вирусом желтой карликовости ячменя (Московская обл., 2002-2004 годы)

Сорт, образец	Толерантность (ранг)			Урожайность на искусственном инфекционном фоне (ранг)			
	2002 год	2003 год	2004 год	2002-2004* годы	2002 год	2003 год	2004 год
Артемовский 107	11	16	18	16	7	14	13
Clintland 64	20	20	19	20	20	18	11
Улов	17	19	20	19	11	16	19
Otee	2	17	16	15	2	18	9,1
FF 64-74	3	3	1	1	1	8	1
Maris Elf	8	12	2	5	3	16	6
Jo 1030	12	18	13	17	8	17	8
Ogle	16	14	17	18	19	15	12
IL 85-6467	13	8	15	12	12	19	18
IL 86-1158	18	10	6	11	14	5	7
IL 86-5698	14	4	9	10	15	3	10
IL 86-6404	19	1	7	7	18	2	9
IL 86-5262	15	9	4	6	16	4	2
Blaze	7	2	5	2	4	6	3
Rodeo	6	11	14	13	5	11	15
Chaps	4	13	8	9	6	13	17
Brawn	5	15	12	14	9	10	20
IL 85-1538	10	6	3	3	12	1	4
IL 2901	9	7	11	8	10	7	5
IL 3303	1	5	10	4	13	9	11

* Ранжирование по среднему за три года показателю толерантность/урожайность.

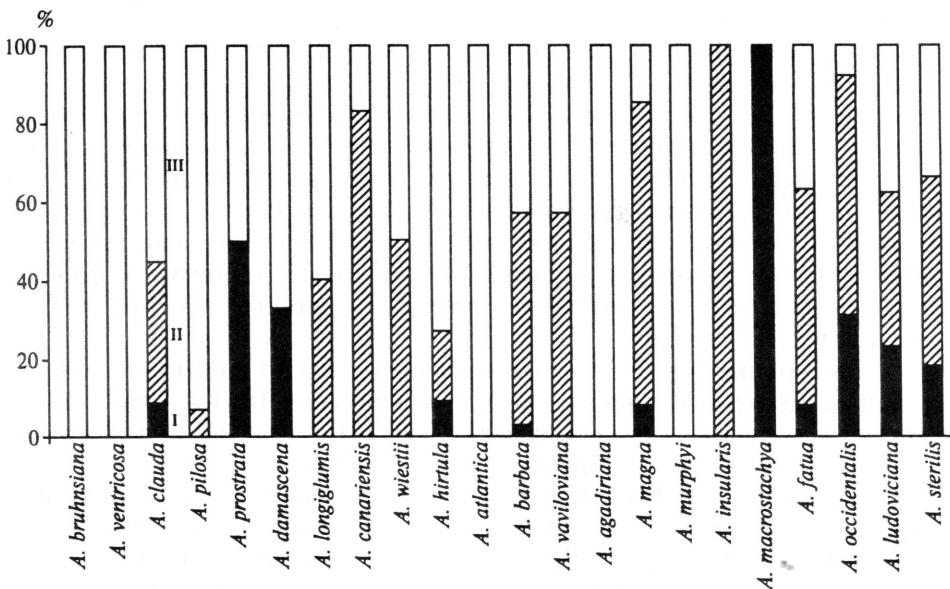
крупнозернистостью. Сорта FF 64-74 и Maris Elf, линии IL 85-5262, IL 85-1538, IL 2901 и IL 86-5698 уже включены в селекционный процесс в НИИСХ ЦРНЗ.

В Ленинградской области (г. Пушкин) степень поражения растений овса ВЖКЯ на естественном фоне сильно различалась по годам, так как зависела от инфицированности тлей этим вирусом и погодных условий (22). В течение ряда лет после сильнейшей эпифитотии 1988 года заболевание не проявлялось на северо-западе России (1990, 1991 и 1994 годы). Относительно слабое поражение растений было отмечено в 1992, 1993, 1998 и в меньшей степени — в 1989, 1999 и 2000 годах, что, однако, не может сравниться с эпифитотией 1988 года, которую некоторые исследователи называют пандемией ВЖКЯ в европейской части России. В 1991 году материал также оценивали в условиях США на искусственном (г. Урбана, штат Иллинойс) и естественном (г. Эймс, штат Айова) провокационных фонах. В штате Айова у образцов диплоидных дикорастущих видов средняя степень толерантности в поле была равна 3, а в штате Иллинойс — 7 баллам. Только у одного образца *A. wiestii* из Азербайджана устойчивость к вирусу в полевых условиях составляла 1 балл, в то же время на искусственном фоне он был крайне восприимчив. Из тетрапloidных дикорастущих видов изучали только *A. barbata*. Толерантность представителей этого вида при естественном и искусственном заражении в среднем составляла около 5 баллов. Следует отметить один образец из Греции, толерантность которого при искусственном заражении достигала 4 баллов. Полевые опыты позволили выделить наиболее устойчивые формы гексаплоидного дикорастущего вида *A. ludoviciana* (образцы из Краснодарского края, Азербайджана и Армении), пораженность которых на естественном инфекционном фоне не превышала 1 балла, а на искусственном составляла 2-4 балла (образцы из Армении и Грузии). Наиболее перспективным оказался образец из Армении, который обладал высокой устойчивостью на искусственном и естественном фонах. У вида *A. sterilis* только одна форма из Марокко характеризовалась устойчивостью 2 балла при искусственном заражении.

В 1988 году (Ленинградская обл.) в полевых условиях при сильной естественной эпифитотии ВЖКЯ все образцы диплоидных дикорастущих видов поражались в значительной степени: растения не вступали в фазу выметывания метелки, у них не сформировалось полноценное зерно. В последующие годы (1990-2000) устойчивость к этому вирусу оценивали у расширенного набора образцов. Средней толерантностью (5 баллов) обладали представители диплоидных видов с вариантами генома A — *A. canariensis* (Ac) и *A. wiestii* (As), а наиболее восприимчивыми оказались виды с вариантами генома C — *A. bruynsiana* (Cv), *A. ventricosa* (Cv), *A. clauda* (Cp) и *A. pilosa* (Cp). Толерантность образцов *A. canariensis* (Испания, Канарские о-ва), *A. clauda* (Греция, о. Крит), *A. damascene* (Марокко), *A. hirtula* (Алжир) составляла 3 балла. При высокой эпифитотийной нагрузке (1988 год) близкородственные виды характеризовались одинаковым типом реакции на различные заболевания, вследствие чего все формы видов с геномом C (*A. pilosa*, *A. ventricosa*) и 50 % изученных образцов вида *A. clauda* погибли в условиях эпифитотии ВЖКЯ. Следовательно, толерантность к вирусным заболеваниям для диплоидных видов была не характерна (рис.).

Наиболее толерантные образцы диплоидных видов были выделены среди материала из Европы с островных территорий: о. Крит (Греция) и Канарские о-ва (Испания). Среди форм из Азии 100 % образцов, происхо-

дивших из Сирии и Ирана, а также большая часть образцов из Азербайджана были восприимчивыми; среднетолерантные были выделены среди образцов из Израиля и Турции. Образцы с африканского континента оказались восприимчивыми к этому заболеванию (66-100 %).



Характеристика дикорастущих видов овса из коллекции ВИР по степени толерантности к вирусу желтой карликовости ячменя (Ленинградская обл., г. Пушкин, 1988-2002 годы): I, II и III — толерантность соответственно 0-1, 3-5 и 7-9 баллов.

Среди дикорастущих тетраплоидов растения подавляющего числа видов обладали средней толерантностью к ВЖКЯ. Наиболее толерантными (по данным 1988 года) оказались формы *A. barbata* (Азербайджан и Израиль), *A. vaviloviana* (Эфиопия) и *A. magna* (Марокко). Многолетний вид *A. macrostachya* (Алжир) изучали в последующие годы (в 1988 году его не было в коллекции ВИР) и не выявили на растениях симптомов заболевания (см. рис.). В наиболее эпифитотийный 1988 год были выделены устойчивые образцы: *A. fatua* из России (Тува, Свердловская обл.), Украины, Грузии, Таджикистана, Польши, Монголии; *A. ludoviciana* из Азербайджана, Болгарии, Афганистана, Израиля, Марокко; *A. sterilis* из Турции, Японии, Израиля и Марокко. Восприимчивые образцы тетраплоидных видов с европейского континента были выделены среди образцов из Италии, Франции, Испании (Канарские о-ва) и с Кипра; среднетолерантные — из России, Португалии и Греции. В Азии странами происхождения среднетолерантных форм являются Азербайджан, Иран, Сирия и Израиль. С африканского континента были выделены толерантные формы из Алжира и Туниса; среднетолерантные — из Марокко, Ливии и Эфиопии.

У гексаплоидных видов доля среднетолерантных к ВЖКЯ образцов составляла в зависимости от вида от 39 (*A. ludoviciana*) до 61 % (*A. occidentalis*). Поражаемость растений стандартного районированного сорта Воргус за все годы изучения составляла 7-9 баллов. Наибольшим количеством (31 %) толерантных образцов характеризовался эндемичный вид *A. occidentalis* (Канарские о-ва, Испания) (см. рис.).

Географически образцы различной степени толерантности распределялись следующим образом. Среди европейских наиболее толерантными были формы, произрастающие во Франции; среднетолерантными — про-

израстающие в Болгарии, Чехии, Польше и Греции. Около 44 % толерантных форм из Азии произрастают в Израиле, среднетолерантные — в Армении, Афганистане, Турции, Сирии и Ираке. Большинство образцов из Африки (54-71 %) характеризовалось средней толерантностью к ВЖКЯ. Коэффициенты корреляции между толерантностью образцов к ВЖКЯ и местом их сбора (широта, долгота) имели достоверное существенное значение. Устойчивость форм *A. barbata* ($r = 0,50$), *A. fatua* ($r = -0,41$), *A. ludoviciana* ($r = 0,31$), *A. sterilis* ($r = 0,15$) была достоверно связана с широтой, а образцов *A. vaviloviana* ($r = -0,47$), *A. sterilis* ($r = 0,34$) — с широтой и долготой местности. Следовательно, местом происхождения наиболее толерантных форм *A. barbata* и *A. ludoviciana* является южная часть их ареалов, а *A. fatua* — северная. Кроме того, формы *A. sterilis* из юго-западной части ареала этого вида (Марокко, Алжир) были более устойчивыми к ВЖКЯ, а у эндемичного вида *A. vaviloviana* имелись устойчивые формы из юго-восточной части Эфиопии.

При оценке устойчивости к тлям очень важно соотносить поражение сильно заселенных форм с их толерантностью к ВЖКЯ. Это дает возможность в полевых условиях выделять образцы, реально толерантные к поражению ВЖКЯ. По результатам испытаний 1998 и 1999 годов были выделены диплоидные и тетраплоидные формы, толерантные к ВЖКЯ (1-3 балла) при средней и сильной степени заселенности тлями (5-9 баллов): *A. clauda* (Азербайджан, Турция), *A. pilosa* (Азербайджан). *A. damascene* (Марокко), *A. canariensis* (Испания, Канарские о-ва), *A. hirtula* (Греция, Алжир), *A. barbata* (Израиль). Среди гексаплоидных видов такие формы не обнаружили, так как степень заселенности растений тлями была низкой.

Таким образом, показано, что среди дикорастущих образцов овса среднетолерантными к вирусу желтой карликовости ячменя являются формы диплоидных (*A. canariensis*, *A. wiestii*) и тетраплоидных (*A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. magna*, *A. insularis*) видов. Все гексаплоидные виды в основном оказались среднетолерантными к ВЖКЯ. Наибольшее число устойчивых образцов выявлено среди представителей вида *A. occidentalis*. Наиболее толерантные к вирусу желтой карликовости ячменя формы *A. sterilis* произрастают в Турции, Японии, Израиле и Марокко. Местом происхождения наиболее устойчивых и среднеустойчивых форм всех гексаплоидных видов являются Греция, Турция, Сирия, Израиль, Марокко, Алжир и Тунис.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Burnett P.A., Comeau A., Quaile C.O. Host plant tolerance or resistance for control of barley yellow dwarf. In: Barley yellow dwarf: 40 years of progress. St. Paul. Minnesota, 1995: 321-343.
- Quaile C.O. Developing host plant resistance to barley yellow dwarf virus: an effective control strategy. In: Barley yellow dwarf in West Asia and North Africa. Aleppo, Syria, 1992: 115-129.
- Baltenberger D.E., Ohm H.W., Foster J.E. Recurrent selection for tolerance to barley yellow dwarf virus in oat. Crop Sci., 1988, 28: 477-480.
- Мережко В.Е., Кремко в. Л.А. Исходный материал для селекции овса на устойчивость к вирусу желтой карликовости ячменя. Науч.-техн. бюл. ВНИИР, 1990, 201: 72-76.
- Comeau A. Tolerance of oats to barley yellow dwarf. Proc. 3rd Inter. Oat Confer., Lund, Sweden, 1988: 279-286.
- Harder D.E., Chony J., Brown P.D. e.a. Wild oat as a source of disease resistance: history, utilization and prospects. Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide, Australia, 1992: 71-81.
- Kolb F.L., Brown C.M., Hewings A.D. Registration of seven spring oat germplasm lines tolerant to barley yellow dwarf virus. Crop Sci., 1991, 31: 240-241.

8. V а с к е J., S к о г р і к M., S iр V. Response of selected oat varieties to barley yellow dwarf virus infection at an early growth stage. Genet. and Slecht., 1996, 32, 3: 183-192.
 9. M и l l e r W.A., B e c k e t t R., L i u S. Structure, function and variation of the barley yellow dwarf virus and cereal yellow dwarf virus genomes. In: Barley yellow dwarf disease: recent advances and future strategies /Eds. M. Henry, A. Mc Nab. Mexico, 2002: 1-8.
 10. J i n H., D o m i e r L.L. e.a. Combined AFLP and RFLP mapping in two hexaploid oat recombinant inbred population genome. Genome, 2000, 43: 94-101.
 11. S c o l e r G., E c k s t e i n P. The application of biotechnology to disease resistance breeding in oat. In: Proc. 7th Inter. Oat Conference. Finland, 2004: 1-6.
 12. Б а т а л о в а Г.А. Овес. Технология возделывания и селекция. Киров, 2003.
 13. М о ж а е в а К.А., Я к о в л е в а И.Н., М о т о в и л и н А.А. и др. Изучение толерантности сортообразцов овса к вирусу желтой карликовости ячменя (методика полевого опыта). Тез. Междунар. науч.-практ. конф. «Современные аспекты селекции, семеноводства, технологий и переработки ячменя и овса». Киров, 2004: 132-133.
 14. В а с и л ё в а Т.Я., Е р о х и н а Т.П., К а с т а л ё в а Т.В. и др. Определение ВЖКЯ при помощи ИФА на основе моноклональных антител. В кн.: Сборник методических рекомендаций по защите растений. СПб, 1998: 242-245.
 15. Л о с к у т о в И.Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L. Автореф. докт. дис. СПб, 2003.
 16. Л у к ъ я н о в а М.В., Р о д и о н о в а Н.А., Т р о ф и м о в с к а я А.Я. Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса. Л., 1973.
 17. Международный классификатор рода *Avena* L. Л., 1984.
 18. Oat Descriptors. Rome, 1985.
 19. H a g g i n g t o n R. BYDV: the heat is on. In: Barley yellow dwarf disease: recent advances and future strategies /Eds. M. Henry, A. Mc Nab. Mexico, 2002: 34-39.
 20. С а п о ж н и к о в а С.А. Об уточнении оценки сельскохозяйственного бонитета климата. В кн.: Агроклиматические ресурсы природных зон СССР и их использование. Л., 1970: 80-90.
 21. К а с т а л ё в а Т.В., М о ж а е в а К.А., М а г у р о в П.Ф. и др. Оценка толерантности сортообразцов овса к вирусу желтой карликовости ячменя при искусственном инфицировании. Второй Всерос. съезд по защите растений. СПб, 2005, 1: 461-463.
 22. Л о с к у т о в И.Г. Овес. Характеристика образцов овса по устойчивости к грибным и вирусным заболеваниям в условиях Северо-Запада России. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 735. СПб, 2002: 74.

*ГНУ Всероссийский НИИ фитопатологии,
143250 Московская обл., Одинцовский р-н, п/о Большие Вяземы,
e-mail: mozhaeva@vniiif.rosnauil.com;*

*Поступила в редакцию
13 апреля 2006 года*

*ГНЦ РФ Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова,
190000 г. С.-Петербург, ул. Б. Морская, 44*

ABOUT TOLERANCE OF OAT PLANTS TO BARLEY YELLOW DWARF VIRUS

K.A. Mozhaeva, T.B. Kastal'eva, I.G. Leskutova

Summary

The authors summarized the results of estimation of tolerance of the oats kinds from All-Russian Institute of Plant Growing collection of different geographic origin to barley yellow dwarf virus (BYDV) on artificial (Moscow oblast') and natural (Moscow and Leningrad oblast') infectious backgrounds. The degree of disease spreading, the total state of crops, the productivity and the losses of yield were determined. The estimation of 20 oat kinds in the field experiment during 3 years on artificial infectious background permit to consider that in the conditions of Russian nonchernozem zone during creation of new varieties the oat lines of Illinois University of USA selection (IL 85-1538, IL 86-5262, IL 2901, IL 86-6404) and the FF 64-74 (Canada), Blaze (USA), and Maris Elf (UK) varieties may be as sources of tolerance. It was shown that tolerance to BYDV of some kinds is decreasing in the drought conditions. In the result of long-term field test the tolerance sources to BYDV were revealed among wild species from *Avena* L. genus.