

У. СЕЛЕКЦІЯ ОДНОНАСІННИХ ФОРМ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ НА ІМУНІТЕТ

УДК 633.63:632.938.1

МЕТОДИ СТВОРЕННЯ СТІЙКИХ ДО РИЗОМАНІЇ СЕЛЕКЦІЙНИХ МАТЕРІАЛІВ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ

ОГЛЯДОВА СТАТТЯ

М.В. Роїк, А.К. Нурмухаммедов, Н.О. Васильєва

В огляді, присвяченому проблемі ризоманії, показано досягнення в дослідженні біології збудника цієї хвороби ВНПЖБ, її переносника гриба *Polymyxa betae* в удосконаленні методів оцінки та створення стійких селекційних матеріалів цукрових і кормових буряків. Показано особливості передачі ознаки стійкості до ризоманії від диких форм буряків за допомогою беккросних схрещувань та біотехнологічних методів

Вступ. Ризоманія - надзвичайно шкідлива карантинна хвороба буряків спричиняється вірусом некротичного пожовтіння жилок буряків (ВНПЖБ), її переносник - ґрунтовий плазмодіофоровий гриб *Polymyxa betae* [1]. Ризоманією уражуються всі типи буряків (цукрові, кормові та столові), а також мангольди і шпинат. Симптоми проявляються як на листках, так і на коренеплодах. На коренеплодах уражених рослин спостерігається надзвичайне розростання бічних корінців та утворення «мички» або «бороди» [2]. Втрати урожаю варіюють залежно від географічних зон вирощування і особливостей метеорологічних умов року, але при цьому вони залишаються дуже істотними. Значне ураження рослин ризоманією призводить до втрат врожаю на 50 % і більше, при цьому цукристість коренеплодів знижується з 16-18 % до 10 % [3]. За нашими даними, на уражених територіях продуктивність сприйнятливих гібридів цукрових буряків знижується більше ніж у два рази, а цукристість коренеплодів, в середньому, на 2%. Уражені ризоманією рослини схильні до загнивання – сильно уражені рослини загнивають ще в полі, а інші стають джерелом інфекції в кагатах.

Збудник і переносник хвороби. Збудник ризоманії - ВНПЖБ - багатомпонентний вірус з розділеним геномом у вигляді чотирьох або п'яти РНК, кожна з яких відіграє відповідну роль у процесі репродукції і трансляції вірусу (табл. 1).

Віріони ВНПЖБ за морфологією являють собою жорсткі палички діаметром 20 нм. Довжина їх - 390, 265, 100 і 85 нм [4, 7].

На основі вивчення молекулярно-генетичних показників визначено різні патотипи: А, В, а також патотип Р (ізоляти, які містять РНК 5). А та В патотипи ВНПЖБ відрізняються за 5 % нуклеотидів їх РНК [6].

А - тип широко розповсюджений на півдні Європи (в Італії, Іспанії, колишній Югославії), частково у Польщі, Швеції, Нідерландах, а також у США, Китаї, Японії, Ірані. Секвенування геномної послідовності рівненського ізоляту ВНПЖБ, проведене нами спільно з німецькими вченими, показало його приналежність до А-патотипу [7].

Таблиця 1 — Основні характеристики компонентів вірусу некротичного пожовтіння жилок буряків [5]

Компоненти вірусу, які містять	Довжина, нм	Загальна кількість нуклеотидів, пар нуклеотидів	Основна функція
РНК 1	390	6746	Кодує вірусну РНК-полімеразу та репліказу
РНК 2	265	4609	Кодує 75 к білок, 21 к поверхневий білок та 3 білки (13 к, 15 к та 42 к), які відповідають за транспорт вірусу "від клітини до клітини"
РНК3	100	1774	Кодує 25 к білок, який відповідає за прояв симптомів хвороби, ч астково - за розмноження вірусу та його розповсюдження в рослинах цукрових буряків
РНК 4	85	1465	Кодує 31 к білок, який відповідає
РНК 5*	65	1320	Кодує 26 к білок, який, можливо, впливає на прояв симптомів хвороби

Примітка. * РНК 5 виявлено не у всіх ізолятах

В – тип розповсюджений, головним чином, у Франції і Німеччині, а також, подекуди, у Швеції, Польщі, Угорщині і Британії.

Р - тип виділено в Японії і Китаї. Ізоляти з додатковою геномною РНК виявлені також у Європі, біля м. Пітівієра (Франція), і біля м. Норвіча (Британія). Ізоляти ВНПЖБ з РНК 5 було знайдено також у Казахстані [8].

Відомо, що ізоляти, які містять РНК 5, є більш патогенними, ніж інші патотипи вірусу. За результатами оцінки 12 стійких до ризоманії сортів цукрових буряків, виведених різними європейськими селекційними фірмами, показано, що реакція одного і того ж сорту на різні патотипи ВНПЖБ значно відрізняється. Найменш патогенним виявився патотип В порівняно з патотипами А та Р [9].

Переносник ВНПЖБ – гриб *Polymyxa betae* уражує цукрові буряки і деякі овочеві культури. Коло сприйнятливих до *P. betae* рослин досить вузьке - це, головним чином, види родини *Chenopodiaceae*, а також окремі представники родин *Portulacaceae* і *Amaranthaceae* [10]. *P. betae* характеризується складним життєвим циклом, який складається з кількох морфологічних стадій розвитку [12, 13]. Збереження ВНПЖБ у цистосорусах *P. betae* забезпечує надійний захист від несприятливих умов.

Гриб виявлено у ґрунті всіх країн, де зареєстрована ризоманія буряків. *P. betae* сам по собі є слабопатогенним для рослин буряків, може дещо сповільнити ріст сходів. Патогенність гриба стрімко зростає при набутті ним вірофорності – наявності в ньому вірусу, носієм якого він може стати, якщо розвивається в ураженій ВНПЖБ рослині. ВНПЖБ виявлено в цитоплазмі клітини гриба, всередині плазмодія, в зрілих зооспорангіях, на поверхні цистосорусів чи в просторі між ними. [11].

В екологічному аспекті для *P. betae* сприятливі ті ж умови, що є оптимальними і для розвитку цукрових буряків - нейтральні і слаболужні ґрунти (рН 7-8), температура ґрунту 20°...28 °С, висока його вологість. Відомо, що ВНПЖБ зберігається в плазмодіях *P. betae* не менше 30 років, що робить

такий метод захисту, як сівозмінна, малоефективним проти ризоманії. На заражених ділянках єдиним ефективним методом захисту, що дозволяє безупинно вирощувати культуру і обмежити подальше поширення ризоманії, є вирощування стійких сортів і гібридів цукрових буряків. Тому основна увага в захисті від цих захворювань приділяється селекційно-генетичним методам.

Поширення ризоманії. Ризоманія вперше виявлена в Італії, в долині ріки По [14]. У 1964 р. через сильне ураження ризоманією вирощування цукрових буряків стало нерентабельним на площі понад 10 тис. га, а до 1967 р. ризоманія цілком охопила північну і східну частини Центральної Італії. Поширення ризоманії з Італії в інші країни Західної Європи відбувалося надзвичайно швидко. Вже в 1971 р. були відзначені перші вогнища хвороби у Франції і Югославії, а в 1972 р. - в Греції. З того часу хвороба поширилася на всі країни Західної і Східної Європи, багато країн Азії та Америки [15].

До впровадження в виробництво стійких сортів цукрових буряків ризоманія представляла серйозну загрозу також для Південної та Центральної Європи. У країнах Західної Європи обстежено 1,6 млн. га на наявність ризоманії; в 1990 р. було заражено 15 % площ вирощування цукрових буряків, а в 2000 р. – 38%. За прогнозами, у 2010 р. буде інфіковано 56 % площ вирощування. Площа посіву стійких до ризоманії сортів складає більше ніж 700 тис. га [16].

На території колишнього Радянського Союзу симптоми ризоманії були описані в Чуйській долині наприкінці 70-х років. Збудник ризоманії – ВМПЖБ і його переносник *P. betae* були виявлені в цьому районі в 1985 р. [17].

В Україні ризоманія є карантинною хворобою і вперше була виявлена співробітниками Інституту цукрових буряків у 1997 р. [18, 19, 20]. Протягом 1997-2007 рр. проводилися обстеження посівів цукрових буряків, вірус – збудник ідентифіковано в 77 районах 17 областей і в 4-х районах АР Крим. Особливо небезпечна ситуація склалася в Західних регіонах України - в яких господарствах концентрація вірусу перевищує допустимий поріг у кілька десятків разів. Крім того, процес активного накопичення інфекції також відбувається і у центральних областях (Хмельницькій, Вінницькій, Черкаській, Київській).

Стійкість цукрових буряків до ризоманії. Стратегія захисту від ризоманії ґрунтується на використанні на інфікованих територіях стійких гібридів цукрових буряків [21]. При створенні стійких матеріалів особливе значення має достовірна ідентифікація ВМПЖБ. Для цього використовується весь арсенал сучасних засобів - від аерофотозйомки на інфрачервону плівку до найчутливіших сучасних методів - імуноелектронної мікроскопії, імуноферментних методів аналізу і молекулярних маркерів.

У зв'язку зі значною шкідливістю ризоманії і карантинним статусом хвороби, оцінку стійкості цукрових буряків доцільно проводити в теплиці та на спеціальних інфекційних ділянках. Запропоновано кілька способів створення інфекційних фонів. Широко використовується метод внесення цистоспорусів і зооспор переносника хвороби *P. betae* у посудину з піском, де вирощується розсада цукрових буряків [22]. Paul із співавторами [23] рекомендують вирощувати проростки цукрових буряків за температури 23/17°C (день/ніч). Для створення інфекційного фону також можна використовувати ґрунт із заражених ВМПЖБ ділянок.

Найбільш розповсюдженим способом створення стійких селекційних матеріалів є схрещування різних за стійкістю форм цукрових буряків [24, 25]. Перший стійкий до ризоманії матеріал було отримано методом внутрішньовидової гібридизації церкоспоростійкого номеру, який походить із долини По в Італії [26]. Перші стійкі до ризоманії сорти Дора, Ліна і гібрид Rizor було також отримано за допомогою внутрішньовидових схрещувань і доборів [27]. У селекційних програмах широко використовується міжвидова гібридизація, особливо з *Beta vulgaris* subsp. *maritima* L. Ген стійкості до ризоманії Rz_1 , який був виявлений у лінії "Холлі" (Цукрова компанія Холлі, США) і на основі якого створено більшість селекційних матеріалів цукрових буряків, стійких до ризоманії, також отримано від *B. vulgaris* subsp. *maritima* [28, 29]. Перспективними виявилися також міжвидові гібриди з представниками секції *Coroilineae*: *Beta corolliflora* Zoss., *B. intermedia* Bunge і *B. lomatogona* Fish. et May [30]. Значний інтерес представляють також види *B. procumbens* і *B. patellaris*, які мають високу стійкість до *Polymyxa betae* [31].

Основним методом створення стійких до ризоманії селекційних матеріалів є передача ознаки стійкості від диких форм за допомогою беккросних схрещувань [32]. У зв'язку з цим, нами проведено дослідження з беккросування кращих комбінаційно-здатних ліній Ялтушківської ДСС з донорами стійкості до ризоманії AC 48 (*B. vulgaris* subsp. *maritima* x *B. vulgaris* var. *saccharifera* C 37) і AC 50 (*B. vulgaris* subsp. *maritima* x *B. vulgaris* var. *saccharifera* Y 54), у яких присутній ген Rz_1 від *B. vulgaris* subsp. *maritima* [20].

Оцінка селекційних матеріалів, отриманих від беккросних схрещувань диплоїдних ліній з донорами AC 48 та AC 50 на інфекційному фоні ризоманії, показала, що в потомстві першого беккросу кількість високостійких та стійких гібридних комбінацій, які будуть використані для подальшої роботи, складала 27 шт., а кількість сприйнятливих комбінацій – 76 шт. (табл. 2). Після доборів та четвертого беккросу кількість стійких матеріалів зросла до 61 шт., а кількість сприйнятливих знизилася до 38.

Важливим завданням при створенні стійких до ризоманії селекційних матеріалів є забезпечення їх достатньо високої продуктивності як на інфекційному фоні хвороби, так і за відсутності ВНПЖБ. В результаті проведених досліджень в ІЦБ УААН створено перший вітчизняний гібрид цукрових буряків Ризольт. Нині проводяться дослідження з отримання нових комбінацій гібридів цукрових буряків, стійких до ризоманії.

Використання методів біотехнології для створення стійких до ризоманії селекційних матеріалів цукрових буряків. Останнім часом при створенні стійких до хвороб матеріалів великого значення набувають методи біотехнології та генної інженерії [33]. Зокрема, за допомогою молекулярних маркерів ідентифіковано гени стійкості до ризоманії. Вивчення успадкування ознаки стійкості до ВНПЖБ геном Rz_1 ("Холлі") показало, що ознака успадковується домінантно і контролюється моногенно [6]. Schoiten із співавторами [37] встановили ген стійкості - Rz_2 , виділений з матеріалу *Beta vulgaris* subsp. *maritima* WB 41 датського походження. Цей ген виявився ефективнішим, ніж у матеріалі Холлі. Ознака стійкості у WB 41 успадковується також домінантно. За допомогою AFLP і ПЛР маркерів Lennesfors [38] з матеріалу *B. vulgaris* subsp. *maritima* WB 41 картував ще один ген - Rz_3 , який знаходиться в хромосомі III (це та хромосома, в якій картовано гени Rz_1 і Rz_2). Генетична дистанція між Rz_1 і Rz_3 складала менш ніж 5 сМ. При цьому, у

**Розподіл за стійкістю до ризоманії
селекційних матеріалів ВС₁-ВС₄,
отриманих від схрещування комбінаційно-здатних
ліній та донорів стійкості АС 48 та АС 50, шт.
(АФФ Крупець, Рівненська область, 1998-2006 рр.)**

Селекційні матеріали	Тип стійкості та абсорбція ВНПЖБ (A ₄₀₅)*				
	високостійкі, < 0,020	стійкі, 0,021-0,050	слабостійкі, 0,051-0,100	середньо- сприйнятливі, 0,101-0,150	сприйнятливі, > 0,150
ВС ₁	19	8	39	20	56
ВС ₂	4	23	12	5	8
ВС ₃	7	35	42	19	16
ВС ₄	14	47	67	27	11

Примітка. *Абсорбція ВНПЖБ (A₄₀₅) – оптична щільність комплексу, який утворюється при взаємодії гомологічних антигена і антитіла і визначається спектрофотометрично при довжині хвилі 405 нм

дослідженнях [37] дистанція між Rz₁ і Rz₂ дорівнювала 20 см, а в дослідженнях - 35 см [39]. Остаточна кількість генів стійкості в матеріалі *V. vulgare* subsp. *maritima* WB 41 ще не встановлена [39, 40].

Проводиться робота зі створення трансгенних рослин. Одним із шляхів є отримання таких рослин на основі білка оболонки вірусу, в ході якого в буряки вводиться ген, який кодує білок вірусної оболонки, внаслідок чого відбувається порушення циклу розмноження вірусу в рослині [34]. При передачі ознаки стійкості до ВНПЖБ, крім білка оболонки вірусу, можна використовувати фрагмент ДНК, який є гомологічним до відповідної геномної РНК-1, яка кодує ген реплікази вірусу. Цей фрагмент ДНК разом із промотором вводиться в клітину, з якої шляхом регенерації отримують трансгенну форму цукрових буряків [38].

В умовах теплиці, в ґрунтах, які містять патотип А та відібрані з місцевості Imperial Valley, США [41, 42], трансгенні рослини показали низький вміст вірусу порівняно з рослинами, що містять гени Rz₁ і Rz₂ (табл. 3). Згідно з отриманими даними, ураженість ризоманією рослин зі стійкістю на основі Холлі гену (Rz₁) та С48 (Rz₂ + Rz₃) була високою. Трансгенні рослини, які поєднують стійкість Rz₁ та трансгенну стійкість, показали значно вищу стійкість до ВНПЖБ.

Полеві дослідження, проведені в 2004-2005 рр. з квітня по вересень у Швеції в ґрунтах, які містять патотип В, підтвердили результати експериментів у теплиці [38].

Таблиця 3 – Вміст ВНПЖБ у гібридах із різною основою стійкості, які вирощені в ґрунті із Imperial Valley, США [38]

Гібриди з генами стійкості до ВНПЖБ	Проаналізовано рослин, шт.	Середній вміст вірусу в соку рослин, нг/мл
Rz ₁	19	4,5
Rz ₁ + Rz ₂	20	4,0
Трансгенна + Rz ₁	20	1,1

Перспективні напрями досліджень зі створення стійких до ризоманії селекційних матеріалів цукрових буряків. Ризоманія поступово розповсюджується в нові регіони вирощування цукрових буряків в Україні. Останнім часом з'являються звіти про те, що в різних частинах Європи, Америки і Азії стійкість гібридів на основі гену "Холлі", який є найпоширенішим джерелом стійкості, долається вірусом [42, 43].

Дослідники приводять різні причини виникнення сприйнятливих рослин у стійких гібридів. Одна з причин - це проблеми, пов'язані з вирощуванням насіння цукрових буряків. Відомо, що більшість комерційних гібридів отримано перенесенням стійкості від обпилювача. При вирощуванні стійких та нестійких до ризоманії матеріалів в одному господарстві пилок від нестійкого запилювача може потрапляти до ЧС форми і отримане насіння не містить стійкості до хвороби. Вирішенням цієї проблеми є створення ЧС ліній та О типів, стійких до ризоманії, що потребує значно більшого часу та зусиль для отримання комерційних гібридів.

Інше пояснення появи сприйнятливих рослин у стійкому гібриді є високий рівень зараження ВНПЖБ. Експерименти в теплиці показують, що стійкість гібридів може бути подолана, коли зростає температура повітря та ґрунту, що, ймовірно, спричиняє високу активність переносника. При виникненні сприятливих умов для переносника зростає вірогідність зараження рослин великою кількістю вірофорних зооспор.

Дослідження показують, що стійкість гібридів на основі Rz_1 варіює і це суттєво впливає на їх продуктивність. Для вирішення цієї проблеми пропонується створення селекційних матеріалів із різними комбінаціями джерел стійкості ($Rz_1 + Rz_2 + Rz_3$) [38, 44]. Крім того, необхідно провести пошук та ідентифікацію нових природних джерел стійкості до ВНПЖС [45]. Даний напрямок є особливо актуальним з урахуванням активного поширення патотипу Р, більш вірулентного порівняно з патотипами А та В.

Актуальним є також створення гібридів цукрових буряків з високим рівнем стійкості до *P. betae*, що базується на природних джерелах або трансгенній стійкості. Оскільки, якщо цукрові буряки є імунними до *P. betae*, це забезпечить повний захист від вірусів, які переносяться даним грибом - таких як ВNYV (ВНПЖБ - вірус некротичного пожовтіння жилок буряків), BSBV (ГПББ - ґрунтопов'язаний вірус буряків), BVQ (QBБ - Q вірус буряків) і BSBMV (ГПМББ - ґрунтопов'язаний вірус мозаїки буряків).

Wisler et al. [46] продемонстрували, що триплоїдні гібриди з геном Rz_1 значно сильніше уражуються ВНПЖБ, ніж диплоїдні гібриди. Автори це явище пояснюють тим, що триплоїдні гібриди містять більшу кількість бічних корінців, відповідно, зараження ВНПЖБ є більше. Тому отримання триплоїдних гібридів, стійких до ризоманії, потребує подальших досліджень.

На сьогодні мало вивченим залишається подолання стійкості до ризоманії під впливом ураження цукрових буряків іншими вірусними і грибними хворобами, а також нематодами. Наприклад, нещодавно в США було виявлено вірус чорного опіку буряків (ВЧОБ - β BSV), який на коренеплодах цукрових буряків спричиняє симптоми, подібні до ВНПЖБ [47].

Таким чином, для створення стійких до ризоманії селекційних матеріалів цукрових буряків необхідно використовувати беккросні схрещування та біотехнологічні методи.

1. Роїк М.В, Нурмухаммедов А.К. Сучасний стан захворюваності цукрових буряків та шляхи її контролювання // Цукрові буряки. – 2002. - №4. - С.12, 21.
2. Guinchedi L., De Biaggi M., Poggi P., Pollini C. Correlation between tolerance and beet necrotic yellow vein virus in sugar-beet genotypes // *Phytopathologia Mediterranea* - 1987. – 26. – P.23-28.
3. Johansson E. Rhizomania in sugar beet - a threat to beet growing that can be overcome by plant breeding // *Sveriges Utsadesforenings Tidskrift*. - 1985. - 95. – P.115-121.
4. Tamada T. Beet necrotic yellow vein virus // *CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses*. - 1975. - №144. – 4pp.
5. Saito M, Kiguchi T, Kusume T, Tamada T. Complete nucleotide sequence of the Japanese isolate S of beet necrotic yellow vein virus RNA and comparison with European isolates // *Arch Virol*. – 1996. – V. 141(11). – P.2163-75.
6. Koenig R., Haeberle A.M., and Commandeur, U. Detection and characterization of a distinct type of beet necrotic yellow vein virus RNA 5 in a sugar beet growing area in Europe // *Arch. Virol*. - 1997. – V. 142. – P. 1499-1504.
7. Роїк М.В, Нурмухаммедов А.К., Васильєва Н.О. Особливості українського ізоляту вірусу некротичного пожовтіння жилок буряків // *Вісник аграрної науки*. – 2003. – № 12. – С. 22-24.
8. Koenig R., Lennefors B. L. Molecular analyses of European A, B and P type sources of Beet necrotic yellow vein virus and detection of the rare P type in Kazakhstan // *Archives of Virology*. - 2000. – V. 145, № 8. – P. 1561-1570.
9. Heijbroek W, Musters P.M.S, Schoone A.H.L. Variation in pathogenicity and multiplication of Beet necrotic yellow vein virus (BNYVV) in relation to the resistance of sugar- beet cultivars // *European Journal of Plant Pathology* 1999. – V. 105. – P. 397-405.
10. Abe. H., Tamada T. Association of beet necrotic yellow vein virus with isolates of *Polymyxa betae* Keskin // *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* -1986. – 52. - P.235-247.
11. Brunt A. A., Richards K.E. Biology and molecular biology of furoviruses / *Adv. Virus Res*. - 1989. – 36. – P.1-32.
12. Власов Д.Ю. Цикл розвитку *Polymyxa betae* Keskin / *Микология и фитопатология*. – 1986. – Т.20. – Вып.5. – С.350-353.
13. Keskin B. *Polymyxa betae* n.spp., ein Parasit in der Wurzeln von *Beta vulgaris* Tournefort, besonders wahrend der Jugendentwicklung der Zucerrube // *Archiv fur Mikrobiologie*. – 1964. – 49. – S. 348-374.
14. Canova A. Appunti di patologia della barbabietola // *Informatore Fitopatologico*. - 1959. - 9. – P.390-396.
15. Schaufele W.R. Die virose Wurzelbartigkeit (rizomania) der Zuckerrübe - Resistenzzuchtung entschärft ein Problem // *Gesunde Pflanzen*. - 1989. - 41. – P.129-136.
16. Vee P. A continental view of rhizomania // *Brit. Sugar Beet Rev*. – 1999. – 67, №1. – P.28-30.
17. Власов Ю.И., Ларина Э. И., Высоцкая Р.И., Кременцова Е.А. Идентификация вируса некротического пожелтения жилок свеклы – возбудителя ризомании // *Бюлл. Всесозн. НИИ защиты растений*. – 1985. – №62. - С.38-43.
18. Роик Н.В, Нурмухаммедов А.К., Васильєва Н.А., Костенюк Н.Н., Пет-

фер. «Сельскохозяйственная микробиология в XIX – XXI веках». – Санкт-Петербург: ВНИИСХМ, –2001. – С.71.

19. Роїк М.В., Нурмухаммедов А.К., Васильєва Н.О., Костенюк Н.М. Проблема ризоманії цукрових буряків в Україні // Вісник аграрної науки. – 2001. - №10. – С.21-24.

20. Роїк М. В., Нурмухаммедов А.К., Корнієнко А. С. Хвороби коренеплодів цукрових буряків: коренеїд сходів, гнилі коренеплодів у період вегетації, ризоманія, паразитні хвороби. - К.: "ПоліграфКонсалтинг", 2004. – 213 с.

21. Rother B. Rhizomania in Europe // IIBR info. – 1998. - №3. – P.14-17.

22. Abe. H., Tamada T. A test tube culture system for multiplication of *Polymyxa betae* and beet necrotic yellow vein virus in rootlets of sugar beet// Proc. Sugar Beet Res. Assoc. Japan - 1987. –29. – P.34-38.

23. Paul H., Henken B., Alderlieste M.F.J. A greenhouse test for screening sugar beet (*Beta vulgaris*) for resistance to beet necrotic yellow vein virus (BNYVV) // Neth. J Plant Pathol. - 1992. - 98. – P.65-75.

24. Yoshitery S., Katusu T., Hisakuzu S., Atsushi S. Characteristics of a new rhizomania resistant beet variety "Molino" // Proc. Jap. Soc. Sugar Beet Technol. – 2000. - №41. – P.25-30.

25. Роїк М.В., Нурмухаммедов А.К., Манько О.А. Перспективи селекції цукрових буряків на стійкість до ризоманії // Цукрові буряки. - 2001. - №2.- С. 14

26. Boiz G., Koch G. Aussichten der Resistenz-(toleranz)zuchtung im Rahmen der Bekämpfung der Rizomania // Gesunde Pflanzen. – 1983. – 35. – P.275-278.

27. De Biaggi M. Methodes de selection, un cas concret// Proc. 50th Con. IIRB, Brussels - 1987. – P.157-163.

28. Asher M.J.C., Mutasa-Goettgens E.D., Chwarszcynska D.M. Rhizomania: The role of vectral and virus resistance: 60 Congr. Cambridge, 1-3 July 1997 // Inst. Int. Rech. Betteravieres. – Brussels. – 1997. – P.389-393.

29. Lewellen R.T. Performance of near-isolines of sugar beet with resistance to rhizomania from different sources // Proc. 58-th Con. IIRB, Beaune. - 1995. – P.83-92.

30. Paul H., Henken B., Scholten O.E., De Bock Th. S. M., Lange W. Variation in the level of infection with *Polymyxa betae* and its effect on infection with beet necrotic yellow vein virus in beet accessions of the sections Beta and Corollinae // Proc. 2nd Symp. Int. Work. Group on Plant Viruses with Fungal Vectors, Montreal, Canada. - 1993. – P.133-136.

31. Mesbah M., Scholten O. E., De Bock Theo S. M., Lange W. Chromosome localization of genes for resistance in Beta species of the section Procumbens: 60 Congr. Cambridge, 1-3 July 1997 // Inst. Int. Rech. Betteravieres. – Brussels. – 1997. – P.487-490.

32. Buttner G., Frese L., Steinriicken G. Selektion von Rizomania-resistenzgenen aus Wildriiben (*Beta vulgaris* L.) // Proc. 58th Con. IIRB, Beanie. - 1995. – P.101-111.

33. Lethouwevrs J., Bleykasten C., Rosquin I., Denys P., De Brayne E., Guilley H., Richards K., Jonard G., Lefebvre M., Weyens G. Sugar beet transformation for rhizomania resistance: Introduction and expression of different viral sequences: 60 Congr. Cambridge, 1-3 July 1997 // Inst. Int. Rech. Betteravieres. – Brussels. – 1997. – P.491-495.

34. *Ukeshaw G.W.* Biotechnologie bij vanderhave. Een interview met de heer C. Noome, hoofd research bij vanderhave // Maandblad Suiker Unie.- 1990. - 24. - P.6-7.

35. *Smith H. G., Stevens M., Parton N. J., Hallsworth P. B.* Assessment of risks associated with the release of transgenic sugar beet expressing viral gene sequences: 60 Congr. Cambridge, 1-3 July 1997 // Inst. Int. Rech. Betteravieres. - Brussels. - 1997. - P.549-552.

36. *Lewellen R.T.* Selection for resistance to rhizomania in sugar beet // Abst. 5th Int. Con. Plant Pathol., Kyoto, Japan. - 1988. - P.455.

37. *Scholten O.E., De Bock Th. S. M., Klein-Lankhorst R.M., Lange W.* Inheritance of resistance to beet necrotic yellow vein virus in *Beta vulgaris*, conferred by a second gene for resistance // Theor. App. Genet. - 1999. - 99. - P.740-746.

38. *Lennefors B.L.* Molecular breeding for resistance to rhizomania in sugar beets // Doctoral thesis. - Swedish University of Agricultural Sciences. - Uppsala. - 2006. - 41p.

39. *Amiri R., Moghaddam M., Mesbah M., Sadeghian S.Y., Ghannadha M.R., izadpanah K.* The inheritance of resistance to Beet necrotic yellow vein virus (BNYVV) in *B. vulgaris* subsp. *maritima*, accession WB42: Statistical comparisons with Holly-1-4 // Euphytica. - 2003. - 132. -P. 363-373.

40. *Redfearn M., Asher M.J.C.* The development of molecular markers for evaluating disease resistance in *Beta* germplasm: 60 Congr. Cambridge, 1-3 July 1997 // Inst. Int. Rech. Betteravieres. - Brussels. - 1997. - P.545-548.

41. *Schirmer A., Link D., Cognat V., Moury B., Beuve M., Meunier A., Bragard C., Gilmer D., Lemaire O.* Phylogenetic analysis of isolates of beet necrotic yellow vein virus collected world wide // J. Gen. Virol. - 2005. - 86. - P. 2897-2911.

42. *Rush C.M., Liu H.-Y., Lewellen R.T., Acosta-Leal R.* The continuing saga of rhizomania of sugar beets in the United States // Plant Dis. - 2006. - 90. - P. 4-15.

43. *Liu H.-Y., Sears J.L., Lewellen R.T.* Occurrence of resistance-breaking Beet necrotic yellow vein virus of sugar beet // Plant Dis. - 2005. - 89. - P. 464-468.

44. *Lewellen R.T., Whitney E.D.* Registration of germplasm lines developed from composite crosses of sugar beet x *Beta maritima* // Crop Sci. - 1993. - 33. - P. 882-883.

45. *М.В. Роїк, А.К. Нурмухаммедов, Н.О. Васильєва, Л.В. Шаюк, Н.В. Білоус, В.П. Радченко, Песцова Е., Schneider K.* Пошук нових джерел стійкості цукрових буряків до ризоманії // Збірник наукових праць ІЦБ УААН. - К.: 2005. - Вип. 8. - С.395-400/

46. *Wisler G.C., Lewellen R.T., Sears J.L., Liu H.-Y., Duffus J.E.* Specificity of TAS-ELISA for beet necrotic yellow vein virus and its application for determining rhizomania resistance in field-grown sugar beets // Plant Dis. - 1999. - 83. - P. 864-870.

47. *Weiland J.J., Larson R.L., Freeman T.P., Edwards M.C.* First report of Beet black scorch virus in the United States // Plant Dis. - 2006. - 90. - P. 828.

Аннотация

В обзоре, посвященном проблеме ризомании, показаны достижения в исследовании биологии возбудителя этой болезни (ВНПЖС), ее переносчика (*Polymyxa betae*), в усовершенствовании методов оценки при созда-

нии устойчивых селекционных материалов сахарной свеклы. Показаны особенности передачи признака устойчивости к ризомании от диких форм свеклы посредством беккросных скрещиваний и биотехнологических методов.

Annotation

The review deals with the problem of rhizomania with achievements in research of biology of causal agent of this disease (BNYVV), its transmitting organism (*Polymyxa betae*), in perfecting methods of evaluation and development of resistant breeding materials of sugar beet. Features of transferring the character of resistance to rhizomania from wild forms of beet through backcrosses and biotechnological methods are shown.