

ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ РИСА К БАКТЕРИАЛЬНОМУ ОЖОГУ ЛИСТЬЕВ, ВЫЗЫВАЕМОМУ *XANTHOMONAS ORYZAE PV. ORYZAE* (ОБЗОР)

П.И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

Н.Г. Черткова, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0003-4005-9771

ФГБНУ «АНЦ «Донской»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Рис является важнейшей пищевой культурой для населения земного шара и культивируется более десяти веков. Его поражают различные вирусные, грибковые и бактериальные болезни, из которых наиболее опасным является бактериальный ожог, который вызывается бактерией *Xanthomonas oryzae pv. oryzae* (Xoo). Наиболее эффективным способом борьбы с бактериальным ожогом является использование устойчивых сортов совместно с оптимальными агротехническими методами. За последние годы в мире проведены обширные генетические и геномные исследования для выяснения молекулярного механизма реакции риса на Xoo. В результате длительных исследований учеными из Юго-Восточной Азии было идентифицировано 42 различных гена устойчивости к бактериальному ожогу, из них 9 выделены и клонированы. В настоящий момент доступны полные последовательности геномов двух разных подвидов риса *japonica* и *indica* и трех разных рас возбудителя бактериального ожога. Следовательно, взаимодействие между растениями риса и Xoo может быть расшифровано и позволит понять меры противодействия хозяина, такие как врожденный иммунитет и иммунитет, опосредованный геном R. Функциональный анализ генов устойчивости может дать ключ к развитию широкого спектра и длительной устойчивости к бактериальному ожогу. Был охарактеризован ряд генов резистентности (R) и родственных им генов авирулентности и эффекторных генов вирулентности. В данном обзоре на основе опубликованных исследований представлены последние достижения в изучении взаимодействия между растениями риса и патогеном через гены R и их продукты. Также обсуждаются стратегии селекции для создания сортов с длительной и широкой устойчивостью к *Xanthomonas oryzae*.

Ключевые слова: рис, сорт, генотип, бактериальный ожог, *Xanthomonas oryzae pv. oryzae*, устойчивость, Ха гены.

Для цитирования: Костылев П.И., Черткова Н.Г. Гены устойчивости риса к бактериальному ожогу листьев, вызываемому *Xanthomonas oryzae pv. oryzae* (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2022. Т. 14. № 2. С. 41–47. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-80-2-41-47.



RICE RESISTANCE GENES TO LEAF BLIGHT CAUSED BY *XANTHOMONAS ORYZAE PV. ORYZAE* (REVIEW)

P.I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

N.G. Chertkova, junior researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0003-4005-9771

Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Rice is the most important food crop for the world population and has been cultivated for more than 10 centuries. It is affected by various viral, fungal and bacterial diseases, the most harmful of which is leaf blight, which is caused by the bacterium *Xanthomonas oryzae pv. oryzae* (Xoo). The most effective way to combat leaf blight is to use resistant varieties together with good agro-technical methods. In recent years, there has been carried out an extensive genetic and genomic study to identify the molecular mechanism of rice reaction to Xoo. As a result of long-term study by the Southeast Asian farmers there were identified 42 different leaf blight resistance genes, 9 of which were isolated and cloned. Currently, complete genome sequences are available for two different rice subspecies 'Japonica' and 'Indica' and three different races of the leaf blight pathogen. Therefore, there can be estimated an interaction between rice and Xoo, which will allow establishing host responses such as innate immunity and R gene-mediated immunity. Functional analysis of resistance genes may provide clues to the development of a broad spectrum and long-term resistance to leaf blight. There has been characterized a number of resistance (R) genes and related avirulence genes and effector virulence genes. This review, based on published works has presented the latest advances in the study of correlation between rice and the pathogen through R genes and their products. There has been also discussed breeding strategies in order to develop varieties with long-term and broad resistance to *Xanthomonas oryzae*.

Keywords: rice, variety, genotype, leaf blight, *Xanthomonas oryzae pv. oryzae*, resistance, *Xa* genes.

Введение. Рис (*Oryza sativa* L.) является основным продуктом питания для миллионов людей в мире, особенно в Южной и Юго-Восточной Азии, а также в тропической Латинской Америке, что делает его второй по потреблению злаковой культурой. На его долю прихо-

дится 35–60% калорий, использование риса в азиатских странах составляет более 90%, поэтому в Азии его больше потребляют и производят. Чтобы удовлетворить растущий спрос почти 5,0 млрд потребителей, к 2030 г. странам, выращивающим рис, придется производить

на 40% больше риса (Khush et al., 2005). Однако его производству сильно препятствуют болезни, вызываемые патогенными грибами, бактериями и вирусами; наиболее опасным из них является бактериальный ожог листьев (БО), вызываемый *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Хоо) (см. рисунок).



Симптомы бактериального ожога листьев, вызванного *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*
Symptoms of bacterial leaf blight, caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*

Бактериальный ожог является одной из основных болезней листьев растений риса, вызывая потери урожая на 20–30%. В 1884 г. японские фермеры, выращивающие рис, первыми заметили болезнь. После этого болезнь появилась также в различных частях Азии, Австралии, Латинской Америки, Африки и США. В некоторых частях мира бактериальный ожог листьев сейчас перерастает в эпидемию, при этом потери урожая могут составлять 50%. На сегодняшний день бактериальный ожог широко распространен практически во всех рисоводческих странах мира (Jiang et al., 2020).

Бактериальный ожог (БО) – это сосудистое заболевание, приводящее к появлению желтовато-серых или белых поражений вдоль жилок. Возбудитель болезни проникает в организм хозяина через гидатоды, устьица и раны на корнях или листьях, что вызывает увядание листьев и влияет на процессы фотосинтеза. Единственным источником заражения при переносе в свободные регионы является инфицированный семенной материал. Бактерии могут сохраняться как в эндосперме зерна, так и в рисовой шелухе. При этом сроки сохранения бактерий колеблются от двух месяцев до года. На незначительные расстояния возможен перенос возбудителя зараженным растительным материалом, соломой и половой, самосевом риса, хозяевами-сорняками. Кроме того, распространение происходит ветром, дождем, но преимущественно водой для орошения и при наводнениях. Существует мнение о возможности переноса возбудителя бактериального ожога насекомыми. Доказано, что клоп *Leptocorsia acuta* Thun. является переносчиком бактерий.

В полевых условиях симптомы проявляются в фазе кущения, а заболеваемость увеличивается по мере роста растений, достигая максимума в фазу цветения. Тяжелое течение болезни, возникающее на стадии кущения, может приводить к частичной или полной гибели урожая. У зараженного растения появляются незрелые зерна, из-за чего при изго-

товлении крупы образуется больше сечки. Потеря урожая показывает, что серьезность заболевания зависит от многих факторов, включая восприимчивость хозяина, стадии роста и благоприятные условия окружающей среды для возникновения болезни. Требуются стратегии для предотвращения ущерба в результате инфекции и уменьшения числа случаев заболевания, которое может перерасти в эпидемию (Yogesh and Dharminder, 2017).

Меры борьбы с БО включают в себя методы культивирования, химический и биологический контроль, прогнозирование болезни и, что наиболее важно, генетическую устойчивость хозяина. Поскольку наиболее эффективных химических средств борьбы пока не существует, использование сортов, несущих гены устойчивости, считается наиболее эффективным и экологически безопасным способом борьбы с болезнью. Большинство исследователей заинтересованы в использовании сортов, устойчивых к БО, и эта цель, безусловно, достижима при условии наличия простой стратегии идентификации генов устойчивости. У риса основным способом борьбы с бактериальным ожогом листьев является устойчивость, обусловленная одним геном, но с течением времени структура вирулентности патогенов изменилась, что нейтрализовало устойчивость хозяина. Его можно отсрочить, комбинируя несколько генов (пирамидирование генов), которые обеспечивают устойчивость к множеству патогенов. Пирамидирование генов показывает более длительную устойчивость генотипов по сравнению с обычным действием генов, что указывает на комплементарное взаимодействие R-генов. Их характеристика и наличие тесно связанных маркеров значительно облегчат создание новых сортов (Yogesh and Dharminder, 2017).

Гены устойчивости ко многим патогенам хорошо идентифицированы у риса. На сегодняшний день у культурного риса и его диких сородичей идентифицировано более 40 различных генов устойчивости, придающих устойчивость к различным штаммам. Более трети этих генов носят рецессивный характер (*xa5*, *xa8*, *xa13*, *xa19*, *xa20*, *xa24*, *xa28*, *xa31* и *xa32*), а 6 из них клонированы (*Ха1*, *ха5*, *ха13*, *Ха21*, *Ха26* и *Ха27*). Среди всех генов устойчивости к БО три из них зарегистрированы и картированы на хромосоме 6. Различные типы белков кодируются этими генами, например, *Ха1* кодирует нуклеотид-связывающий белок LRR, рецессивный ген *ха5* кодирует γ-субъединицу транскрипционного фактора, *Ха27* кодирует новый белок, рецессивный ген *ха13* кодирует белок плазматической мембраны. Таким образом, Хоо имеет разнообразный механизм взаимодействия внутри вида-хозяина. Сочетание генов устойчивости в сортах позволит получить глубокие знания о патогене и приведет к развитию устойчивости сортов к бактериальному ожогу. Большинство генов устойчивости были идентифицированы у сортов *O. sativa* ssp. *indica* и ви-

дов дикого риса: *O. longistaminata*, *O. rufipogon*, *O. officinalis* и *O. minuta*, а некоторые у *O. sativa* ssp. *japonica*.

Результаты и обсуждение. *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Хоо) является представителем грамотрицательных протеобактерий. Он продолжает расти в сосудистой системе ксилемы до тех пор, пока она не закупорится бактериальными клетками и внеклеточным полисахаридом ксантаном. Существует несколько рас, которые секретируют расоспецифичные эффекторы в ксилему, вызывая индивидуальную реакцию и инфекцию. Бактерии также высвобождают факторы, которые связывают и активируют транскрипцию генов, активирующих реакцию резистентности, известных как гены резистентности (R) (Hutin et al., 2015). Факторы, активирующие гены устойчивости к Хоо, известны как факторы авирулентности, которые определяют специфичность хозяина посредством межгенных взаимодействий, снижая вирулентность патогена по мере того, как они распознаются хозяином. Поскольку каждая раса Хоо продуцирует уникальные факторы вирулентности и авирулентности, гены R эволюционировали, чтобы обеспечить устойчивость к отдельным расам Хоо. Известно, что взаимодействия бактерий с растениями определяются генами сверхчувствительного ответа и патогенности. Значительные усилия были предприняты для идентификации генов, участвующих в патогенезе Хоо, и понимания роли продуктов генов в процессе болезни (Jiang et al., 2020).

Генетический анализ многих взаимодействий растений и патогенов показал, что растения часто содержат один локус, который придает устойчивость против комплементарного гена авирулентности. Генетика устойчивости к бактериальному ожогу впервые была изучена в Японии и IRRI, затем последовали Шри-Ланка, Индия, Китай и др. Около 42 генов устойчивости к БО были идентифицированы в культурных сортах, мутантах и диких видах риса. Они были картированы в большинстве из двенадцати хромосом риса. Многие гены обеспечивают полную и расоспецифическую устойчивость к БО (Hutin et al., 2015). Поскольку бактериальные расы имеют тенденцию постоянно изменяться под влиянием искусственного и естественного отбора, необходимо исследовать новые гены устойчивости к БО для борьбы с эволюционировавшими расами.

Ген *Ха1* был идентифицирован Sakaguchi (1967) из сортов риса Kogyoku и Java14. Это придавало японским сортам высокий уровень специфической устойчивости. С тех пор *Ха1* широко используют в японской селекции риса, он является наиболее распространенным в Японии. Позже была разработана генетическая карта высокого разрешения для *Ха1* с использованием популяции F_2 и маркеров RFLP (Yoshimura et al., 1996). Было обнаружено, что три маркера (XNpb235, XNpb264 и C600) на хромосоме 4 тесно сцеплены с *Ха1*, а другой

маркер RFLP U08 750 находился на расстоянии 1,5 см от него.

Ген *Ха2* был выявлен Sakaguchi (1967) у сорта риса Tetep. Этот ген был картирован на хромосоме 4, он сцеплен с *Ха1* с частотой рекомбинации 2–16% (Yoshimura et al., 1996). Ген *Ха2* локализуется между двумя маркерами, охватывающими область размером примерно 190 т.п.н.

Ген *Ха3* был определен у сорта подвида *japonica* Wase Aikoku 3. Он был картирован на длинном плече хромосомы 11 и тесно связан с другим геном устойчивости к БО *Ха4* (Yoshimura et al., 1996), а также с *Ха26*. Для характеристики гена *Ха3* он был точно картирован с использованием популяции, сегрегирующей только для одного гена устойчивости, и маркеров, полученных от *Ха26*.

Гены *Ха4* и *ха5* были идентифицированы Petpisit et al. (1977). Доминантный ген *Ха4*, имеющийся у сортов TKM6, IRBB4, дает устойчивость к филиппинской расе 1. Ген *Ха4* был локализован между маркерами G181 и L1044 на расстоянии 4,4 и 3,8 см соответственно (Wang et al., 2001).

У образца IRBB5 выявлен рецессивный ген *ха5* в хромосоме 5, который обеспечивает устойчивость к филиппинским расам 1, 2, 3 и 5. Была разработана генетическая карта высокого разрешения хромосомной области, в которой находится ген *ха5*, в интервале 0,5 см длиной 70 т.п.н. между маркерами RS7 и RM611 (Blair et al., 2003).

Ген *Ха6* был идентифицирован в хромосоме 11 у сорта Zenith, он был сцеплен с геном *Ха4* с величиной кроссинговера 26%.

На Филиппинах у образца DZ78 был найден доминантный ген *Ха7* (Sidhu et al., 1978). Значение рекомбинации 8,8% было определено между генами *Ха7* и G1091, расположенными на 107,5 см в хромосоме 6.

Рецессивный ген *ха8*, обеспечивающий устойчивость коллекционных форм риса, обнаружен у образца PI 231128. Он находится на хромосоме 7 между двумя SSR-маркерами: RM21044 и RM21045 в диапазоне 7,0 и 9,9 см. В этой области находятся также три гена, которые отвечают за реакцию растений на различные стрессы.

Рецессивный ген *ха9* был найден у сортов Khao Lay Nhay и Sateng. Он сцеплен с геном *Ха6* в хромосоме 11 со значением кроссинговера 5,9%.

Ген *Ха10* был идентифицирован у сорта риса Cas 209. Этот локус *Ха10* был идентифицирован на длинном плече хромосомы 11 риса между RFLP-маркерами RG103 (83 см) и RG1109 (91,4 см) (Ramalingam et al., 2003).

Ген *Ха11* был идентифицирован Ogawa et al. (1986). Он придает специфическую устойчивость образцов T7156, T7147, T7133 и H75304 к японским расам IB, II, IIIA и V. Этот ген был картирован между локусами RM347 (2,0 см) и KUX11 (1,0 см) на длинном плече хромосомы 3 (Goto et al., 2009).

Доминантный ген *Ха12* контролировал устойчивость сортов *Kogyoku* и *Java14* к расе V бактериального ожога в Индонезии.

Ген *ха13* был впервые обнаружен у сорта риса BJ1, и именно этот ген обеспечивает устойчивость к самой вирулентной филиппинской расе 6. Ген был точно картирован в области менее 4 см на длинном плече хромосомы 8 (Sanchez et al., 1999).

Ген *Ха14*, идентифицированный из сорта Taichung Native 1, является доминантным геном устойчивости к филиппинской расе 5 и расположен на хромосоме 4.

Серия из девяти генов (*ха15*, *Ха16*, *Ха17*, *Ха18*, *ха19*, *ха20*, *Ха26*, *Ха27* и *ха28*) была получена с помощью мутагенеза. Образцы имели различные уровни и спектры резистентности к бактериальному ожогу. В Японии у мутанта сорта M41 обнаружен ген *ха15*, у сорта Tetep – *Ха16*, Asominori – *Ха17*, Toyonishiki – *Ха18*, IR24 – *Ха19* и *Ха20*. Эти гены не были аллельными с ранее известными рецессивными генами *ха5*, *ха8*, и *ха13*.

Был найден образец африканского дикого вида *Oryza barthii*, который устойчив ко всем расам БО в Индии. Выяснилось, что он подобен таковому у *Oryza longistaminata*, который был устойчив ко всем шести филиппинским расам (Khush et al., 1990). Устойчивость у них контролировалась геном *Ха21*, локализованным в интервале 8,3 см на хромосоме 11, а физический размер этой области равен примерно 800 т.п.н.

Еще один ген устойчивости к БО, *Ха22*, был обнаружен в стародавнем сорте Zhachanglong (ZCL) из провинции Юньнань на юго-западе Китая. Он показал высокий уровень устойчивости к 16 из 17 испытанных штаммов БО (Lin et al., 1996). Ген был неаллелен локусам *Ха1*, *Ха2*, *Ха4* и *Ха14*, но было обнаружено, что он сцеплен с *Ха4*. Этот ген картирован на длинном плече хромосомы 11 и локализован в небольшом фрагменте размером 100 т.п.н.

Ген *Ха23* был картирован у образца дикого риса *O. rufipogon* (CBB23) на хромосоме 11 в области 0,4 см между маркерами Lj138 и A83B4, физическое расстояние между которыми составляет 49,8 т.п.н. Он контролирует устойчивость к индонезийским расам.

Ген резистентности *Ха24* был найден у образца DV86. Он был точно картирован на фрагменте ДНК длиной 71 т.п.н. в длинном плече хромосомы 2 с использованием маркеров RM482 и RM138 на расстоянии 8,0 и 0,9 см от них. Он определяет устойчивость к филиппинским расам 4, 6 и 10, а также китайским расам Zhe 173, JL691 и KS-1-21.

Ха25, доминантный ген устойчивости, был идентифицирован у соматоклонального мутанта Minghui 63, линии-восстановителя ряда гибридов риса, широко культивируемых в Китае (Amante-Bordeos et al., 1992). Он обеспечивает устойчивость к филиппинской расе 9 как на стадии проростков, так и взрослых растений. Ген находится в терминальной области длинного плеча хромосомы 4 между двумя

SSR-маркерами RM6748 и RM1153 на расстоянии 9,3 и 3,0 см соответственно.

Ген *Ха26* найден у филиппинского сорта Nep Bha Bong, его локализация не определена. Этот ген показал умеренную устойчивость к расам 1, 2 и 3 и 5. Дальнейшее исследование показало, что *Ха26* является тем же геном, что и *Ха3*.

Для расширения пула генофонда устойчивых к БО образцов в ИПРИ в конце 1980-х гг. была проведена широкая гибридизация с дикими видами для передачи генов резистентности. Новый локус устойчивости *Ха27* был выделен из потомства межвидовых гибридов *O. sativa* (IR31917-45-3-2) и *O. minuta* (acc. 101141) (Amante-Bordeos et al., 1992). Ген *Ха27* обнаружен в пределах генетического интервала 0,052 см на длинном плече хромосомы 6 между маркерами M964 и M1197.

У сорта Lota Sail был рецессивный ген устойчивости к расе 2, который расщеплялся независимо от *Ха10* и был обозначен как *ха28*.

Еще один доминантный ген, *Ха29*, был идентифицирован в линии риса «B5», полученной от скрещивания с *Oryza officinalis* посредством интрогрессии. Он оказался высокоустойчивым к бурой цикадке, белоспинной цикадке и бактериальному ожогу. Ген устойчивости находится в области 1,3 см, на хромосоме 1.

Новая зародышевая плазма устойчивости риса к БО от дикого вида риса *O. rufipogon* была идентифицирована и обозначена как ген *Ха30* (Jin et al., 2007). Ген был картирован на длинном плече хромосомы 11. Молекулярный маркер O3ST5 расположен от него на генетическом расстоянии 2,0 см.

Ген *Ха31* устойчивости к БО был выявлен в Zhachanglong (ZCL), региональном сорте риса из провинции Юньнань на юго-западе Китая, который имеет высокий уровень устойчивости. Анализ генетического сцепления и точное картирование локализовали *Ха31* в пределах генетического расстояния 0,2 см между двумя маркерами G235 и C600 на конце длинного плеча хромосомы 4. Локус *Ха31* имеет длину около 100 т.п.н.

Еще один ген устойчивости к БО из дикого риса (*Oryza australiensis*) получила интрогрессивная линия C4064, которая оказалась устойчивой к 7 штаммам. Ген был обозначен как *Ха32* и картирован в интервале 2,0 см, фланкированном двумя SSR-маркерами RM2064 и RM6293 на длинном плече хромосомы 11 (Zheng et al., 2009).

Рецессивный ген устойчивости к БО *Ха33* был идентифицирован у сорта риса «Ba7». Ген был локализован на длинном плече хромосомы 6, где находятся два других доминантных гена (*Ха7* и *Ха27*). Несмотря на то что *Ха7* и *ха33* имели общие маркеры, оба показали разное действие генов и не зависели от стадии роста (Korinsak et al., 2009).

Индийские исследователи нашли новый доминантный ген устойчивости к трем штаммам патогена БО у *Oryza nivara* и также обозначили его как *Ха33*. Он расположен на хромо-

соем 7 между маркерами RM21004 и RM21177 на генетическом расстоянии 2,0 и 4,5 см от них. Межвидовое скрещивание между *O. nivara* (IRGC105710) и восприимчивым сортом TN1 позволило перенести этот ген в культурный вид. Это разные гены.

Тайский сорт риса Pin Kaset (PK) имел высокий уровень устойчивости к БО. Ген устойчивости *Ха34* сцеплен с маркером RM224 на хромосоме 11 (Korinsak et al., 2009). Этот же ген *Ха34* обнаружен в Индии у двух интрогрессивных линий (IR65483-118-25-31-7-1-5-B и IR65483-141-2-4-4-2-5-B), полученных от гибрида IR56 × *O. brachyantha*, которые показали устойчивость к 16 изолятам БО (Ram et al., 2010).

Следующий ген, *Ха35*, показал высокий уровень устойчивости риса к бактериальному ожогу. Он был идентифицирован у образца дикого вида риса *Oryza minuta* (IRGC101133), который был скрещен с сортом IR24 (Guo et al., 2010). Благодаря генетическому анализу локус *Ха35* был картирован в хромосоме 11 и находился на расстоянии 0,7 см от маркера RM6293 с одной стороны и 1,1 см от маркера RM7654 с другой.

Ученые выявили, что у образца риса C4059 содержится ген устойчивости к бактериальному ожогу *Ха36*. Этот ген был картирован на длинном плече хромосомы 11, охватывающей область размером 4,5 см, окруженную маркерами RM224 и RM2136 (Miao et al., 2010).

Образец *O. nivara* (IRGC 81825) оказался устойчивым ко всем семи патотипам БО, распространенным в Северной Индии. Популяция F_2 , полученная в результате скрещивания между PR114 и *O. nivara*, расщеплялась в соотношении 3:1 – устойчивые: восприимчивые растения, указывающем на то, что устойчивость обеспечивается одним доминантным геном. Изучение наследования позволило нанести ген, обозначенный как *Ха38*, на карту хромосомы 4 (длинное плечо), охватывающий область приблизительно 38,4 т.п.н. (Zhang., 2007).

Интрогрессивная линия риса FF329, полученная в результате скрещивания донора PSBRC66 (P66) и реципиента Huang-Hua-Zhan (HHZ), демонстрировала устойчивость широкого спектра действия к 14 филиппинским и семи китайским патотипам. Идентифицированный ген, расположенный на хромосоме 11, был новым и обозначен как *Ха39*. Точное картирование локуса *Ха39* позволило поместить ген в интервал 97,4 т.п.н., фланкированный маркерами RM26985 и DM13.

Беккроссная линия от скрещивания сорта japonica Junat с линией indica IR65482-7-216-1-2 была устойчива ко всем корейским расам БО. Устойчивость контролируется геном устойчивости, обозначенным как *Ха40*, который был сегрегирован с маркерами RM27320 и ID55. На основе физической карты japonica ген *Ха40* был определен в область размером примерно 80 т.п.н. на хромосоме 11.

Hutin et al. (2015) провели скрининг коллекции из 169 образцов риса и идентифицировали аллель, который был обозначен *Ха41*, при-

дающий устойчивость к половине испытываемых штаммов БО, имеющих различное географическое происхождение (Hutin et al., 2015).

Новый мутант под названием «ХМ14», устойчивый ко всем японским расам БО, был получен путем обработки сорта IR24. Ген, идентифицированный в ХМ14, был обозначен как *ха42* (Lee et al., 2005). Популяция F_2 ХМ14 × IR24 ясно показала расщепление в соотношении 1 устойчивый: 3 восприимчивых, указывая на контроль устойчивости рецессивным геном, который расположен недалеко от центромеры хромосомы 3 между маркерами KGC3_16.1 и RM15189.

Наиболее благоприятными для развития БО являются районы с кислой почвой, высоким уровнем грунтовых вод, повышенной температурой (24–30 °С). Потенциальными ареалами акклиматизации на территории РФ являются Северный Кавказ, Краснодарский и Приморский края – основные рисосеющие районы России. В настоящий момент исследований по выявлению БО в нашей стране не проводили, и известных сортов, устойчивых к этому патогену, нет. Существует вероятность появления этого заболевания в России, поэтому необходимы исследования по выявлению генов устойчивости к БО в сортах местной селекции и в образцах гибридного происхождения от скрещивания отечественных сортов с донорами идентифицированных генов Ха. Это позволит вовремя среагировать на возникшую опасность.

Стратегии селекции на устойчивость к бактериальному ожогу. Использование устойчивости растений-хозяев обычно является наиболее благоприятной тактикой борьбы с болезнями по экономическим и экологическим причинам. Маркерная селекция (MAS) и генетическая трансформация являются двумя основными подходами к использованию R-генов в программах селекции растений. Однако разногласия по поводу безопасности пищевых продуктов и ограничения регулирования в некоторых странах серьезно затруднили применение генетически модифицированных сортов. MAS, свободный от политических вопросов и социальных проблем, более широко используется селекционерами. Пирамидирование генов R, устойчивых к различным расам патогена, с помощью стратегий селекции с использованием маркеров является очень эффективным способом достижения широкой устойчивости, в то время как использование одного R гена и адаптация возбудителя часто приводят к потере резистентности за короткий период (Jiang et al., 2020).

Чаще всего селекционеры риса используют гены *Ха5*, *Ха7*, *Ха13*, *Ха21* и *Ха23* из-за сравнительно более широкого спектра устойчивости. Пирамидированные линии и гибриды проявляли большую устойчивость к штаммам Хоо, чем линии с одиночными генами. Поскольку *Ха23* проявляет самую широкую устойчивость, его часто используют отдельно или вместе с другими генами R против пирикулярноза риса и/или бурой цикадки (Hutin et al., 2015).

Точное картирование ранее идентифицированных локусов устойчивости облегчает их использование в программах селекции риса. Создание почти изогенных линий и чередование генов R может снизить давление отбора на патогены и максимально увеличить продолжительность жизни генов устойчивости. Мультилинии, содержащие разные гены R, также могут обеспечить широкую и длительную устойчивость к болезням.

Заключение. Бактериальное поражение листьев является одним из самых разрушительных заболеваний, вызывающих значитель-

ные потери урожая риса. Различные стратегии борьбы с этим заболеванием не всегда эффективны. Однако создание устойчивых сортов риса для борьбы с ним представляется наиболее экономичным подходом. В достижении этой цели большую роль играют селекционеры. Разнообразие имеющейся зародышевой плазмы чрезвычайно ценно. Поэтому все больше коллекционного материала, включая дикие виды *Oryza*, должно быть изучено в поисках генотипов, устойчивых против бактериального ожога.

Библиографические ссылки

1. Amante-Bordeos A., Sitch L.A., Nelson R., Dalmacio R.D., Oliva N.P., Aswidinnoor H., Leung H. Transfer of bacterial blight and blast resistance from the tetraploid wild rice *Oryza minuta* to cultivated rice, *Oryza sativa*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1992; 84:345–54.
2. Blair M.W., Garris A.J., Iyer A.S., Chapman B., Kresovich S., McCouch S.R. High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the *xa5* locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003; 107:62–73.
3. Goto T., Matsumoto T., Furuya N., Tsuchiya K., Yoshimura A. Mapping of bacterial blight resistance gene *Xa11* on rice chromosome 3. *Japanese Agricultural Research Quarterly*. 2009; 43:221–5.
4. Guo S.B., Zhang D.P., Lin X.H. Identification and mapping of a novel bacterial blight resistance gene *Xa35(t)* originated from *Oryza minuta*. *Scientia Agricultura Sinica*. 2010; 43(13).
5. Hutin M., Sabot F., Ghesquière A., Koebnik R., Szurek B. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad-spectrum OsSWEET14 resistance allele to bacterial blight from wild rice. *The Plant Journal*. 2015; 84:694–703.
6. Jiang N., Yan J., Liang Y., Shi Y., He Z., Wu Y., Zeng Q., Liu X., Peng J. Resistance Genes and their Interactions with Bacterial Blight/Leaf Streak Pathogens (*Xanthomonas oryzae*) in Rice (*Oryza sativa* L.) – an Updated Review // *Rice*. 2020. V. 13. No. 3.
7. Jin X.W., Wang C.L., Yang Q., Jiang Q.X., Fan Y.L., Liu G.C., Zhao K.J. Breeding of near-isogenic line CBB30 and molecular mapping of *Xa30(t)*, a new resistance gene to bacterial blight in rice. *Scientia Agricultura Sinica*. 2007; 40:1094–100.
8. Korinsak S., Sriprakhon S., Sirithanya P., Jairin J., Korinsak S., Vanavichit A., Toojinda T. Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene *Xa33(t)* in rice cultivar 'Ba7'. *Maejo International Journal of Science and Technology*. 2009; 3:235–47.
9. Khush, G.S. What will it take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030? *Plant Molecular Biology*. 2005; 59:1–6.
10. Khush G.S., Bacalangco E. and Ogawa T. A new gene for resistance to bacterial blight from *Oryza longistaminata*. *Rice Genetics Newsletter*. 1990; 7:121–2.
11. Lee B.M., Park Y.J., Park D.S., Kang H.W., Kim J.G., Song E.S., Park I.C., Yoon U.H., Hahn J.H. et al. The genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae* KACC10331, the bacterial blight pathogen of rice. *Nucleic Acids Research*. 2005; 33:577–86.
12. Lin X.H., Zhang D.P., Xie Y.F., Gao H.P., Zhang Q. Identification and mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice based on RFLP markers. *Phytopathology*. 1996; 86:1156–9.
13. Miao L.L., Wang C.L., Zheng C.K., Che J.Y., Gao Y., Wen Y.C., Li G.Q., Zhao K.J. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice bacterial blight. *Scientia Agricultura Sinica*. 2010; 43(15):3051–8.
14. Ram T., Laha G.S., Gautam S.K., Ram D., Madhav M.S., Brar D.S., Viraktamath B.C. Identification of a new gene introgressed from *Oryza brachyantha* with broad-spectrum resistance to bacterial blight of rice in India. *Rice Genetics Newsletter*. 2010; 25:57.
15. Ramalingam J., Vera Cruz C.M., Kukreja K., Chittoor J.M., Wu J.L., Lee S.W., Baraoidan M., George M.L., Cohen M.B., Hulbert S.H., Leach J.E., Leung H. Candidate defense genes from rice, barley, and maize and their association with qualitative and quantitative resistance in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2003; 16:14–24.
16. Sanchez A.C., Ilag L.L., Yang D., Brar D.S., Ausubel F., Khush G.S., Yano M., Sasaki T., Li Z., Huang N. Genetic and physical mapping of *xa13*, a recessive gene bacterial blight resistance gene in rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999; 98:1022–8.
17. Sidhu G.S., Khush G.S. Dominance reversal of a bacterial blight resistance gene in some rice cultivars. *Phytopathology*. 1978; 68:461–3.
18. Wang W., Zhai W., Luo M., Jiang G., Chen X., Li X., Wing R.A. and Zhu L. Chromosome landing at the bacterial blight resistance gene *Xa4* locus using a deep coverage rice BAC library. *Molecular Genetics & Genomics*. 2001; 265:118–2.
19. Yogesh V., Dharminder B. Genetics and genomics of bacterial blight resistance in rice // *Advances in International Rice Research*, Intech Open, 2017. DOI: 10.5772/67361.
20. Yoshimura S., Umehara Y., Kurata N., Nagamura Y., Sasaki T., Minobe Y., Iwata N. Identification of a YAC Clone Carrying the *Xa1* allele, a bacterial blight resistance gene in rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 1996; 93:117–22.
21. Zhang Q. Genetics of quality resistance and identification of major resistance genes to rice bacterial blight. In: Zhang Q, editors. *Genetics and Improvement of Resistance to Bacterial Blight in Rice*. Science Press, Beijing; 2007. P. 130–77.

22. Zheng C.K., Wang C.L., Yu Y.J., Liang Y.T. and Zhao K.J. Identification and molecular mapping of Xa32(t), a novel resistance gene for bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) in rice. *Acta Agronomica Sinica*. 2009; 35:1173–80.

References

1. Amante-Bordeos A., Sitch L.A., Nelson R., Dalmacio R.D., Oliva N.P., Aswidinnoor H., Leung H. Transfer of bacterial blight and blast resistance from the tetraploid wild rice *Oryza minuta* to cultivated rice, *Oryza sativa*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1992; 84:345–54.
2. Blair M.W., Garris A.J., Iyer A.S., Chapman B., Kresovich S., McCouch S.R. High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the xa5 locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003; 107:62–73.
3. Goto T., Matsumoto T., Furuya N., Tsuchiya K., Yoshimura A. Mapping of bacterial blight resistance gene Xa11 on rice chromosome 3. *Japanese Agricultural Research Quarterly*. 2009; 43:221–5.
4. Guo S.B., Zhang D.P., Lin X.H. Identification and mapping of a novel bacterial blight resistance gene Xa35(t) originated from *Oryza minuta*. *Scientia Agricultura Sinica*. 2010; 43(13).
5. Hutin M., Sabot F., Ghesquière A., Koebnik R., Szurek B. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad-spectrum OsSWEET14 resistance allele to bacterial blight from wild rice. *The Plant Journal*. 2015; 84:694–703.
6. Jiang N., Yan J., Liang Y., Shi Y., He Z., Wu Y., Zeng Q., Liu X., Peng J. Resistance Genes and their Interactions with Bacterial Blight/Leaf Streak Pathogens (*Xanthomonas oryzae*) in Rice (*Oryza sativa* L.) – an Updated Review // *Rice*. 2020. V. 13. No. 3.
7. Jin X.W., Wang C.L., Yang Q., Jiang Q.X., Fan Y.L., Liu G.C., Zhao K.J. Breeding of near-isogenic line CBB30 and molecular mapping of Xa30(t), a new resistance gene to bacterial blight in rice. *Scientia Agricultura Sinica*. 2007; 40:1094–100.
8. Korinsak S., Sriprakhon S., Sirithanya P., Jairin J., Korinsak S., Vanavichit A., Toojinda T. Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene Xa33(t) in rice cultivar 'Ba7'. *Maejo International Journal of Science and Technology*. 2009; 3:235–47.
9. Khush, G S. What will it take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030? *Plant Molecular Biology*. 2005; 59:1–6.
10. Khush G.S., Bacalangco E. and Ogawa T. A new gene for resistance to bacterial blight from *Oryza longistaminata*. *Rice Genetics Newsletter*. 1990; 7:121–2.
11. Lee B.M., Park Y.J., Park D.S., Kang H.W., Kim J.G., Song E.S., Park I.C., Yoon U.H., Hahn J.H. et al. The genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae* KACC10331, the bacterial blight pathogen of rice. *Nucleic Acids Research*. 2005; 33:577–86.
12. Lin X.H., Zhang D.P., Xie Y.F., Gao H.P., Zhang Q. Identification and mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice based on RFLP markers. *Phytopathology*. 1996; 86:1156–9.
13. Miao L.L., Wang C.L., Zheng C.K., Che J.Y., Gao Y., Wen Y.C., Li G.Q., Zhao K.J. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice bacterial blight. *Scientia Agricultura Sinica*. 2010; 43(15):3051–8.
14. Ram T., Laha G.S., Gautam S.K., Ram D., Madhav M.S., Brar D.S., Viraktamath B.C. Identification of a new gene introgressed from *Oryza brachyantha* with broad-spectrum resistance to bacterial blight of rice in India. *Rice Genetics Newsletter*. 2010; 25:57.
15. Ramalingam J., Vera Cruz C.M., Kukreja K., Chittoor J.M., Wu J.L., Lee S.W., Baraoidan M., George M.L., Cohen M.B., Hulbert S.H., Leach J.E., Leung H. Candidate defense genes from rice, barley, and maize and their association with qualitative and quantitative resistance in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2003; 16:14–24.
16. Sanchez A.C., Ilag L.L., Yang D., Brar D.S., Ausubel F., Khush G.S., Yano M., Sasaki T., Li Z., Huang N. Genetic and physical mapping of xa13, a recessive gene bacterial blight resistance gene in rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999; 98:1022–8.
17. Sidhu G.S., Khush G.S. Dominance reversal of a bacterial blight resistance gene in some rice cultivars. *Phytopathology*. 1978; 68:461–3.
18. Wang W., Zhai W., Luo M., Jiang G., Chen X., Li X., Wing R.A. and Zhu L. Chromosome landing at the bacterial blight resistance gene Xa4 locus using a deep coverage rice BAC library. *Molecular Genetics & Genomics*. 2001; 265:118–2.
19. Yogesh V., Dharminder B. Genetics and genomics of bacterial blight resistance in rice // *Advances in International Rice Research*, Intech Open, 2017. DOI: 10.5772/67361.
20. Yoshimura S., Umehara Y., Kurata N., Nagamura Y., Sasaki T., Minobe Y., Iwata N. Identification of a YAC Clone Carrying the Xa1 allele, a bacterial blight resistance gene in rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 1996; 93:117–22.
21. Zhang Q. Genetics of quality resistance and identification of major resistance genes to rice bacterial blight. In: Zhang Q, editors. *Genetics and Improvement of Resistance to Bacterial Blight in Rice*. Science Press, Beijing; 2007. P. 130–77.
22. Zheng C.K., Wang C.L., Yu Y.J., Liang Y.T. and Zhao K.J. Identification and molecular mapping of Xa32(t), a novel resistance gene for bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) in rice. *Acta Agronomica Sinica*. 2009; 35:1173–80.

Поступила: 24.02.22; доработана после рецензирования: 21.03.22; принята к публикации: 15.03.21.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Костылев П.И. – поиск и анализ информации; Костылев П.И., Чертова Н.Г. – подготовка рукописи.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.