

П.И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук,
*ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт зерновых
культур им. И.Г. Калининко,
(347740, г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: p-kostylev@mail.ru)*

ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ РИСА К ПИРИКУЛЯРИОЗУ И ИХ МАРКЕРЫ (обзор)

Пирикуляриоз является серьезным заболеванием, вызываемым грибковым патогеном *Pyricularia oryzae* Cavara риса (*Oryza sativa* L.). Использование устойчивых сортов считается одним из наиболее эффективных способов защиты растений от болезней. Недавний прогресс в области геномики риса позволил использовать ДНК-маркеры для создания устойчивых сортов путем селекции с помощью маркеров (MAS). В этой статье суммированы сообщения о генах устойчивости риса к пирикуляриозу и их маркерах, которые можно использовать в селекции. Представлена информация о зарегистрированных генах, их количестве, хромосомных локусах, закономерностях устойчивости, образцах-донорах и молекулярная характеристика клонированных генов по литературным данным. Кроме того, приведены некоторые вопросы о системе номенклатуры и идентификации генов устойчивости. Представлен список зарегистрированных маркеров ДНК для генов устойчивости к пирикуляриозу, в том числе последовательностей пар праймеров, генетических расстояний от генов устойчивости, и комбинаций скрещивания родительских образцов, используемых для обнаружения полиморфизмов. Эта информация поможет селекционерам риса улучшить устойчивость риса к пирикуляриозу с помощью MAS.

Ключевые слова: рис, устойчивость, пирикуляриоз, гены, маркеры

P.I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences,
*FSBSI All-Russian Research Institute of Grain Crops after I.G. Kalinenko
(347740, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; email: p-kostylev@mail.ru)*

BLAST RESISTANCE GENES OF RICE AND THEIR MARKERS (REVIEW)

Rice blast is a very harmful and dangerous disease, caused by the fungus pathogen *Pyricularia oryzae* Cavara rice (*Oryza sativa* L.). The use of the varieties resistant to the disease is one of the efficient ways to protect plants from diseases. The recent progress in rice genomics allowed using DNA-markers to grow resistant varieties through marker breeding (MAS). The article summarizes the information about blast resistance genes of rice and their markers, which can be used in breeding. The article gives the data about registered genes and their number,

chromosome loci, regularities of stability, samples-donors and molecule characteristics of cloned genes. Besides, several questions about a nomenclature system and identification of resistance genes have been considered in the paper. The information can help rice breeders improve rice blast resistance through marker breeding. ARRIGC together with ARRI of rice and SFU have started breeding rice varieties resistant to blast through marker breeding since 2003. Their long-term work in the introgression of resistance genes by PCR-analysis resulted in the development of the rice variety 'Magnat' with the genes Pi-1 and Pi-2, and in 2015 there were obtained pyramid rice lines with five rice blast resistance genes Pi-1, Pi-2, Pi-33, Pi-ta and Pi-b.

Keywords: *rice, resistance, rice blast, genes, markers.*

Введение. Пирикулярриоз – это серьезное заболевание, вызываемое грибковым патогеном риса (*Oryza sativa* L.) *Pyricularia oryzae* Cavara. Он вызывает значительные повреждения растений риса и потери урожая в рисоводческих регионах во всем мире [1]. Хотя фунгициды могут быть использованы для контроля пирикулярриоза риса, они вызывают дополнительные затраты в производстве риса и химическое загрязнение окружающей среды и продуктов питания. Поэтому использование устойчивых сортов является одним из наиболее экономически и экологически эффективных способов защиты растений от болезней [2].

Большой объем информации накоплен в течение длительной истории генетических исследований устойчивости риса к пирикулярриозу. Кроме того, недавний прогресс в области геномики риса будет способствовать использованию генов устойчивости в селекции с помощью ДНК-маркера ассоциированной селекции (МАС). Однако для селекционеров нелегко обрабатывать большое количество информации по ДНК-маркерам и нет никаких отчетов или баз данных, которые собирают информацию о маркерах генов устойчивости риса к пирикулярриозу. В этой статье суммированы сообщения о генах устойчивости к пирикулярриозу риса и их маркерах. Такая информация поможет селекционерам риса повысить резистентность риса к пирикулярриозу с помощью МАС.

Обзор генов устойчивости к пирикулярриозу. В мире было опубликовано много сообщений на эту тему. В настоящее время известно 96 генов и более 347 локусов количественных признаков (QTL) [3]. Для того чтобы можно было использовать эти гены в маркерной селекции риса Y. Koide, N. Kobayashi в Международном институте риса (IRRI) и D. Xu, Y. Fukuta в Японском Международном исследовательском центре сельскохозяйственных наук (JIRCAS) (2009) обобщили большой объем информации по этому вопросу [2].

Характеристика клонированных генов устойчивости. Восемь генов Pib, Pita, Pik-h, Pi9, Pi2, Piz-t, Pi36, Pi37, Pid2 были изолированы и клонированы [2]. Семь

клонированных генов (Pib, Pita, Pik-h, Pi9, Pi2, Piz-t, Pi36 и Pi37) имеют последовательности, включающие одновременно нуклеотид-связывающий сайт (NBS) и богатые лейцином повторы (LRR), т.е. домены, которые содержат распространенный класс генов устойчивости растений [4]. Продукты NBS-LRR доменов, содержащих гены устойчивости, взаимодействуют с геном авирулентности (AVR) возбудителя и, следовательно, показывают тип устойчивости ген-на-ген. Jia et al. (2000) показали, что продукт гена устойчивости связывается напрямую с эффектором генного продукта возбудителя и инициирует ген устойчивости [5].

Еще один клонированный ген устойчивости Pid2 кодирует рецептор-подобный белок киназу [4]. Из-за его внеклеточного домена Pid2 представляет собой новый класс генов устойчивости растений.

Расположение генов устойчивости. Суммируя локализацию генов резистентности риса к пирикулярриозу в геноме, группой исследователей была построена генетическая карта с позициями описанных генов (рис. 1) [2]. Положение генов было основано на высокой плотности генетической карты, построенной по Программе генома риса.

В ряде сообщений отмечается, что гены, влияющие на устойчивость к пирикулярриозу, расположены совместно на хромосоме 6, 11 и 12. На 6-й хромосоме не менее 14 генов и/или аллелей (Pi2, Piz, Piz-t, Piz-5, Pi8(t), Pi9, Pi13, Pi13(t), Pi25(t), Pi26(t), Pi27(t) Pid2, Pigm(t) и Pi40(t)) были сопоставлены в районе центромеры. Среди них Pi2, Piz-t и Pi9 клонированы и подтверждены в той же геномной области. Они встраиваются в геном кластера, содержащего тандемные повторности NBS-LRR генов [6].

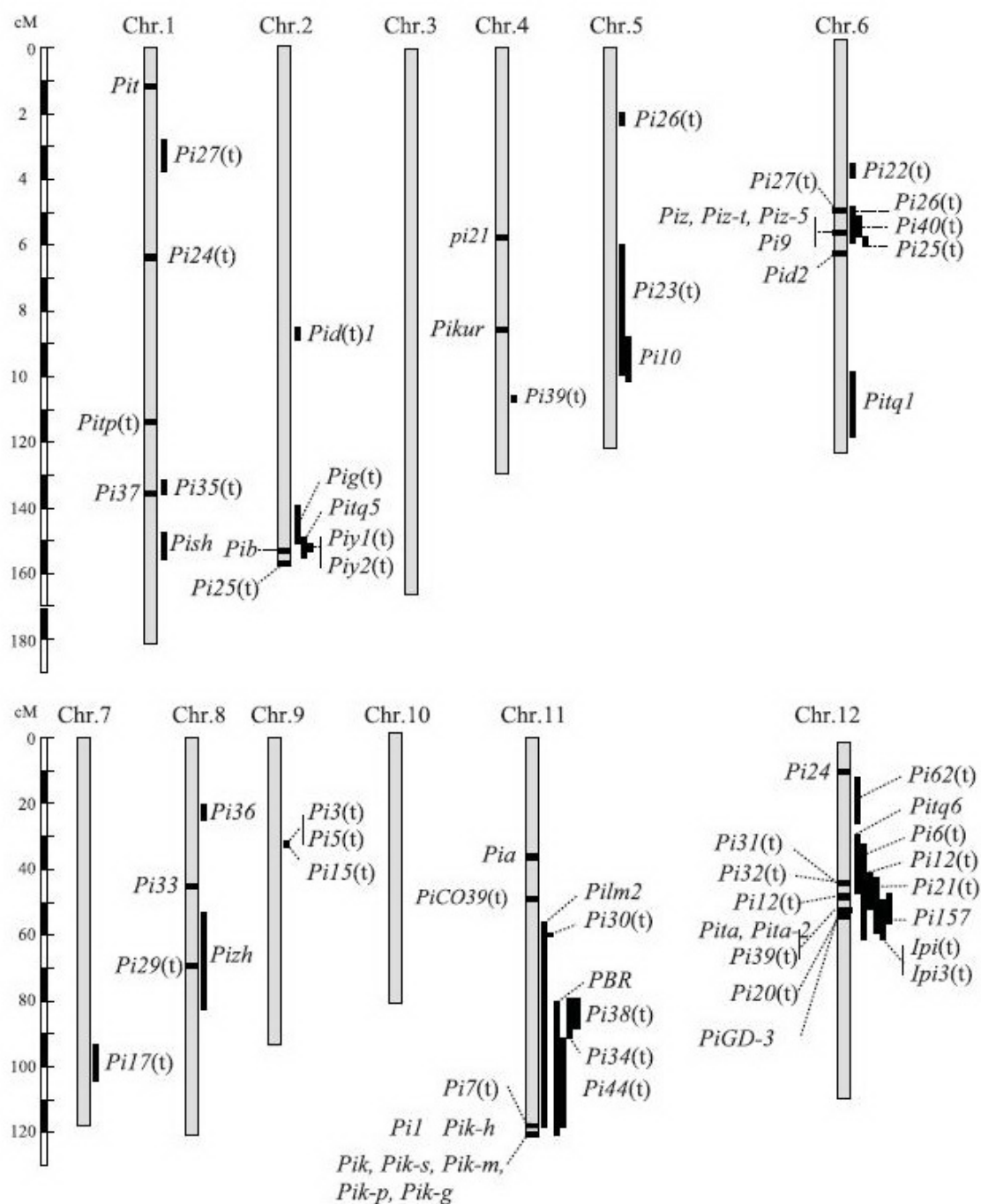


Рис. 1. Локализация генов устойчивости к пирикулярриозу на хромосомах [2] (Koide Y. et al., 2009)

На длинном плече хромосомы 11 девять генов (Pi1, Pi7, Pi18, Pif, Pi34, Pi38, Pi44(t), PBR и Pilm2) и шесть аллелей локуса Pik (Pik, Pik-s, Pik-p, Pik-m, Pik-h и Pik-g) были сопоставлены. Hayashi et al. (2006) показали, что три аллеля локуса Pik: Pik, Pik-p и Pik-m картированы на одном и том же хромосомном регионе, используя анализ сцепления в расщепляющейся популяции F₂, состоящей из 300-2100 растений [7].

На хромосоме 12 не менее 17 генов и/или аллелей устойчивости (Pita, Pita-2, Pitq6, Pi6(t), Pi12(t), Pi12(t), Pi19(t), Pi20(t), Pi21(t), Pi24(t), Pi31(t), Pi32(t), Pi39(t), Pi62(t), Pi157(t) IPi и IPi3) были сопоставлены в районе центромеры (генный символ Pi12(t) используется для различных двух генов) [7].

Ballini et al. (2008) сообщали, что 80% всех генов устойчивости к пирикулярриозу локализуется вместе с NBS-LRR кандидатами. Это свидетельствует о том, что неслучайное распределение генов устойчивости отчасти объясняется локализацией NBS-LRR домена, содержащего гены в геноме [3].

Частичная устойчивость. Устойчивость риса к пирикулярриозу, как правило, подразделяют на полную и частичную. Полная устойчивость, вызванная несовместимостью между хозяином и штаммом патогена, предотвращает размножение возбудителя и, как правило, контролируется крупным геном. Другая форма устойчивости, частичная, характеризуется снижением интенсивности размножения возбудителя в совместном взаимодействии. Несмотря на частичную устойчивость, она находится под полигенным контролем. На сегодняшний день известны четыре основных гена: Pif, pi21, Pb1 и Pi34(t), которые контролируют частичную устойчивость [8].

Fukuoka et al. (2005) показал, что один из генов устойчивости Pi21 имеет последовательности нуклеотидов, отличающиеся от тех, которые есть у генов полной устойчивости [9]. Эти результаты согласуются с идеей, что частичная и полная устойчивость регулируется различными типами генов.

Образцы-доноры. Помимо двух генов Pi9 и Pi40(t), которые были найдены у диких сородичей, большинство генов устойчивости к пирикулярриозу были найдены в устойчивых сортах культурного риса. Telebanco-Yanoria et al. (2008) исследовали генетическое разнообразие устойчивости к пирикулярриозу 922 сортов риса с помощью стандартных дифференцированных изолятов пирикуляррии [10]. Они выявили взаимосвязь между вариациями характера устойчивости у 20 стандартных изолятов пирикуляррии, географическим распределением и генетическими вариациями типов изоферментов сортов риса. Такое исследование поможет найти новые гены устойчивости и повысить разнообразие генов, используемых в селекции риса.

Номенклатурная система. Известно о 96 генах резистентности риса к пирикулярриозу. Информация об этих генах доступна в базах данных, таких как Oryzabase (<http://www.shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/top/top.jsp>) и Gramene (<http://www.gramene.org/>). Однако еще предстоит решить следующие проблемные вопросы.

1. Один и тот же символ гена был присвоен различным генам [3]. Существует как минимум девять "лишних" символов гена, Pi12, Pi13, Pi14, Pi21, Pi24, Pi25, Pi26, Pi27 и Pi39, которые были использованы на сегодняшний день.

2. Несколько исследований не придерживаются правил для обозначения и символизации генов устойчивости к пирикулярриозу. Если ген устойчивости к пирикулярриозу определен, он должен быть обозначен Pi, затем следуют цифры по данным Комитета по генной символике [11].

3. В различных исследованиях используются разные системы записи для таких генов устойчивости, как, например, Pik-h, Pikh, Pi-kh, Pik^h и Pi-k^h. Сообщество исследователей пирикулярриоза риса должно нести ответственность за символику новых генов, чтобы избежать запутанной ситуации.

Идентификация генов. Если два гена являются доминантными и тесно сцепленными друг с другом, невозможно подтвердить, что они идентичны друг другу по простому тесту аллелизма. Аналогично, хотя многие гены устойчивости были картированы в одной хромосомной области, до сих пор неясно, являются ли эти гены тесно сцепленными в разных локусах или являются аллелями одного локуса. Информация о наличии двух аллельных генов имеет большое значение для селекции, так как аллели одного локуса не могут быть интегрированы и закреплены в одном растении, а два гена в разных локусах могут.

Генетический анализ на основе сегрегации генов является мощным инструментом для выяснения идентичности генов. Toriyama et al. (1986) показали, что оценки генов устойчивости к пирикулярриозу у сортов риса с помощью анализа расщепления популяций, полученных от скрещивания устойчивых и восприимчивых сортов, были эффективными [12].

В качестве первого набора международного стандарта сортов дифференциаторов были созданы моногенные линии устойчивости к пирикулярриозу [13, 14]. Такая дифференциальная система очень полезна для оценки идентичности генов с помощью обычного анализа сегрегации.

Преимущества молекулярных маркеров для отбора генов устойчивости. Маркер ассоциированная селекция (МАС) – это процесс, при котором ДНК-маркеры используются для косвенного отбора генов, определяющих целевой признак. С быстрым развитием молекулярной биотехнологии МАС чаще используется в последние годы, потому что она имеет преимущества по эффективности по сравнению с обычным фенотипическим отбором [15, 16]. Поскольку полная устойчивость к пирикулярриозу у риса часто контролируется основным геном, МАС полезна для повышения устойчивости к

пирикулярнозу путем беккроссов. Кроме того, МАС – это мощный инструмент для пирамидирования двух или более генов, влияющих на устойчивость к пирикулярнозу. В некоторых случаях фенотипические эффекты генов устойчивости, которые объединены в одном растении, маскируют друг друга. В этом случае трудно контролировать наличие нескольких генов устойчивости без использования МАС.

Маркеры, разработанные для обнаружения генов устойчивости риса к пирикулярнозу. В настоящее время 8 генов устойчивости риса к пирикулярнозу были клонированы на основе карты и более 14 генов были точно картированы. Во время процедуры точного картирования генов устойчивости ДНК-маркеры, которые тесно сцеплены с целевыми генами, могут быть получены. Эти маркеры имеют потенциал для использования в МАС. Кроме того, несколько маркеров были разработаны по данным ДНК-полиморфизмов между устойчивыми и восприимчивыми сортами внутри генов или вокруг них [7, 17, 18]. Информация об этих маркерах будет способствовать дальнейшему использованию генов устойчивости для маркер-вспомогательной селекции риса.

Рекомбинации между маркерами и генами. Ассоциация между маркерами и генами в основном зависит от генетического расстояния между ними. В общем, ассоциация становится сильнее при использовании более тесно сцепленных маркеров. Однако даже если маркер тесно связан с геном, между ними может возникнуть рекомбинация [18]. Если рекомбинация происходит, то не будет никакой ассоциации между маркером и фенотипом и, таким образом, невозможно будет отобрать нужную форму. Чтобы снизить вероятность ложного отбора, необходимо подтвердить интрогрессию целевого гена с помощью внутригенного маркера или двух фланкирующих маркеров, находящихся по обе стороны гена.

Сцепление с нежелательными генами. Даже если подтверждена интрогрессия целевого гена по двум сцепленным маркерам, другая проблема сцепления по-прежнему остается (Collard et al. 2008) [15]. Когда сцепленный маркер используется для введения гена устойчивости от образца-донора, то не только ген устойчивости, но и хромосомный фрагмент между геном устойчивости и маркерами неизбежно привносится. Таким образом, существует вероятность, что нежелательные гены на хромосоме образца донора вводятся вместе с генами устойчивости.

Создание устойчивых сортов во ВНИИЗК. Во ВНИИЗК с 1981 года была начата работа по созданию исходного материала риса, устойчивого к пирикулярнозу, на основе межвидовой гибридизации. Были выделены 30 образцов дикорастущего риса с высокой резистентностью. Получены отдаленные гибриды *Oryza sativa* с *O. perennis*, *O. nivara*,

O. rufipogon, сочетающие комплекс хозяйственно-ценных признаков с полевой устойчивостью к пирикулярриозу [19-22].

С 2003 года совместно с ВНИИ риса и ЮФУ начата работа по созданию устойчивых к пирикулярриозу сортов с помощью маркерной селекции [23]. Целью работы являлось создание линий риса с 5-ю генами устойчивости к пирикулярриозу: Pi-l, Pi-2, Pi-33, Pi-ta, Pi-b с помощью метода молекулярного маркирования. В качестве доноров генов устойчивости (материнская форма) использовали линии C104-Lac (Pi-1), C101-A-51 (Pi-2), C101-Lac (Pi-1, Pi-33), IR-58 (Pi-ta), Мороберекан (Pi-b), реципиентов – отечественные сорта Боярин и Вираз. В работе использованы микросателлитные маркеры генов устойчивости. В результате многолетней работы по интрогрессии генов устойчивости к пирикулярриозу с помощью маркерной селекции и ПЦР-анализа в 2013 году был создан сорт риса Магнат с генами Pi-1 и Pi-2 [24], а в 2015 году получены пирамидированные линии риса, совмещающие в себе пять эффективных генов устойчивости к опасному патогену Pi-l, Pi-2, Pi-33, Pi-ta, Pi-b [25-30].

Заключение. Недавний прогресс в области геномики риса способствует поиску новых генов устойчивости к болезни пирикулярриозу. Объем публикаций об идентификации новых генов устойчивости увеличился в эпоху геномики. Чтобы избежать путаницы, необходима характеристика генов устойчивости и систематизированная информация о них в легко понятном формате. Для характеристики гена дифференциальная систематика пирикулярриоза риса имеет большое значение. В совместном исследовательском проекте IRRI- JIRCAS созданы моногенные и почти инбредные линии вместе с маркерами генов устойчивости к пирикулярриозу для MAS. Эти линии будут полезны не только как источники генов для селекции на устойчивость к пирикулярриозу, но также в виде наборов международных стандартных сортов дифференциаторов для характеристики генов устойчивости. Поскольку количество генов устойчивости увеличивается, количество выделенных для них маркеров, применимых в MAS, будет увеличиваться в будущем. Чтобы увеличить использование выделенных маркеров в MAS, нужно также интегрировать информацию о маркерах в легко усвояемой базе данных. Эта информация будет способствовать применению MAS в селекционных программах по рису. Использование маркеров позволило вывести во ВНИИ риса и ВНИИЗК сорта, несущие различные гены устойчивости к пирикулярриозу.

Литература

1. Bonman, J.M., Mackill, D.J. Durable resistance to rice blast disease / *Oryza*, 1988. – 25. – P.103-110.

2. Koide Y., Kobayashi N., Xu D., Fukuta Y. Blast resistance genes and their selection markers in rice (*Oryza sativa* L.) / JIRCAS Working Report, 2009. – No.63. – P.95-122.
3. Ballini, E., Morel, J. B., Droc, G., et al. A genome- wide meta-analysis of rice blast resistance genes and quantitative trait loci provides new insights into partial and complete resistance / *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008. – 21. – P.859-868.
4. Bent, A.F. Plant disease resistance genes, function meets structure / *The Plant Cell*, 1996. – 8. – P.1757-1771.
5. Jia, Y., McAdams, S.A., Bryan, G.T., Hershey, H.P. Valent, B. Direct interaction of resistance gene and avirulence gene products confers rice blast resistance / *EMBO Journal*, 2000. – 19. – P.4004-4014.
6. Wu, J.L., Fan, Y.Y., Li, D.B., et al. Genetic control of rice blast resistance in the durably resistant cultivar Gumei 2 against multiple isolates / *Theoretical and Applied Genetics* 2005. – 111. – P.50-56.
7. Hayashi, K., Yoshida, H., Ashikawa, I. Development of PCR-based allele specific and InDel marker sets for nine rice blast resistance genes / *Theoretical and Applied Genetics* 2006. – 113. – P.251-260.
8. Zenbayashi, K. S., Ashizawa, T., Koizumi, S. Pi34-AVRPi34: a new gene-for-gene interaction for partial resistance in rice to blast caused by *Magnaporthe grisea* / *Journal of General Plant Pathology*, 2005. – 71. – P.395-401.
9. Fukuoka, S., Saka, N., Kudo, S., et al. Genetic dissection of resistance to rice blast for rice germplasm enhancement / *10th International Congress of SABRAO Proceedings*, 2005. – S-2.
10. Telebanco-Yanoria, M.J.T., Ohsawa, R., Senoo, S., Kobayashi, N. and Fukuta, Y. Diversity analysis for resistance of rice (*Oryza sativa* L.) to blast disease [*Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr.] using differential isolates from the Philippines / *Plant Breeding*, 2008. – 127. – P.355-363.
11. Kinoshita, T., Inukai, T. and Toriyama, K. Reports form coordinators; gene symbols for blast resistance newly revised / *Rice Genetics Newsletter*, 1994. – 11. – P.16-17.
12. Toriyama, K., Ezuka, A., Asaga, K., Yokoo, M. A method of estimating true resistance genes to blast in rice varieties by testing their backcrossed progenies for rice-specific reactions / *Japanese Journal of Breeding*, 1983. – 33. – P.448-456.
13. Tsunematsu, H., Yanoria, M.J.T., Ebron, L.A., et al. Development of monogenic lines of rice for blast resistance / *Breeding Science*, 2000. – 50. – P.229-234.

14. Kobayashi, N., Yanoria, M. J. T., Tsunematsu, H., et al. Development of new sets of International standard differential varieties for blast resistance in rice (*Oryza sativa* L.) / *Japan Agricultural Research Quarterly*, 2007. – 41(1). – P.31-37.
15. Collard, B.C.Y., Vera Cruz, C.M., McNally, K.L., Virk, P.S., Mackill, D.J. Rice Molecular Breeding Laboratories in the Genomics Era: Current Status and Future Considerations / *International Journal of Plant Genomics*, 2008. doi:10.1155/2008/524847.
16. Xu, Y., Crouch, J.H. Marker-Assisted Selection in Plant Breeding: From Publications to Practice / *Crop Science*, 2008. – 48. – P.391-407.
17. Jia, Y., Wang, Z., Singh, P. Development of Dominant Rice Blast Pi-ta Resistance Gene Markers / *Crop Science*, 2002. 42. – P.2145-2149.
18. Fjellstrom, R., Conaway-Bormans, C.A., McClung, A.M., et al. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three Pi genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes / *Crop Science*, 2004. – 44. – P.1790-1798.
19. Костылев, П.И. Особенности межвидовых гибридов риса / П.И. Костылев // Н-т. бюлл. ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 1984. – Вып.144. – С.72-74.
20. Костылев, П.И. Дикорастущие виды риса – источники устойчивости к пирикулярриозу / П.И. Костылев, Л.А. Полякова // Селекция и семеноводство. – 1987. – № 4. – С.31-32.
21. Костылев, П.И. Создание исходного материала риса, устойчивого к пирикулярриозу, на основе межвидовой гибридизации / П.И. Костылев, В.П. Россихин, Л.А. Полякова // Генетика и селекция растений на Дону: сборник. – Ростов-на-Дону, 1995. – С. 69-72.
22. Костылев, П.И. Селекция риса и сорго с использованием отдаленной гибридизации в условиях Северного Кавказа: автореферат диссертации доктора с.-х. наук. –Краснодар: Кубанский ГАУ, 1999. – 24 с.
23. Костылев, П.И. Перенос генов устойчивости к пирикулярриозу в сорта риса с помощью маркерного контроля /П.И. Костылев, Н.Н. Вожжова, Ж.М. Мухина, Е.Т. Ильницкая // Устойчивое производство риса: настоящее и перспективы: Матер. Междунар. научно-практ. конф., 2006. – С.121-130.
24. Костылев, П.И. Сорт риса Магнат, созданный с помощью биотехнологии / П.И. Костылев, Е.В. Краснова, А.А. Редькин, Н.В. Репкина, Ж.М. Мухина, Е.В. Дубина // Достижения науки и техники АПК. – 2015. – Т.29. – №3. – С.10-12.
25. Шилов, И.А. Усовершенствование метода идентификации генов устойчивости к пирикулярриозу риса Pi-ta и Pi-b / И.А. Шилов, О.С. Колобова, Ю.В. Анискина, Т.В.

Шалаева, Н.С. Велишаева, П.И. Костылев, Е.В. Дубина // Достижения науки и техники АПК, 2016. – Т. 30. – № 8. – С.45-48.

26. Usatov, A.V. Introgression of the rice blast resistance genes Pi1, Pi2 and Pi33 into Russian rice varieties by marker-assisted selection / A.V. Usatov, P.I. Kostylev, K.V. Azarin, N.V. Markin, M.S. Makarenko, V.A. Khachumova, M.Yu. Bibov // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2016. – 76. – 1. – P.18-23.

27. Костылев, П.И. Создание устойчивых к пирикулярриозу сортов риса с помощью ДНК-маркеров / П.И. Костылев, А.А. Редькин, Е.В. Краснова, Е.В. Дубина, Е.Т. Ильницкая, Л.В. Есаулова, Ж.М. Мухина, Е.М. Харитонов // Вестник российской сельскохозяйственной науки, 2014. – № 1. – С.26-28.

28. Костылев, П.И. Перенос пяти генов устойчивости риса к пирикулярриозу с помощью ДНК-маркеров / П.И. Костылев, И.А. Шилов, Ж.М. Мухина / Вестник российской сельскохозяйственной науки. – 2014. – № 2. – С. 33-34.

29. Костылев, П.И. Резистентные к пирикулярриозу линии риса с пятью пирамидированными генами / П.И. Костылев, Е.В. Краснова, А.А. Редькин, Ж.М. Мухина, Е.В. Дубина // Материалы междунар. научн.-практ. конф. «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкоценозов», ВНИИБЗР, Краснодар, 20-22 сентября 2016. – Вып.9. – С.365-368.

30. Костылев, П.И. Повышение устойчивости риса к пирикуляррии путем пирамидирования нескольких генов с маркерным контролем / П.И. Костылев, Е.В. Краснова, А.А. Редькин, Ж.М. Мухина, Е.В. Дубина // Вестник защиты растений. – 2016. – №3(89). – С.86-87.

Literature

1. Bonman, J.M., Mackill, D.J. Durable resistance to rice blast disease / *Oryza*, 1988. – 25. – P.103-110.

2. Koide Y., Kobayashi N., Xu D., Fukuta Y. Blast resistance genes and their selection markers in rice (*Oryza sativa* L.) / JIRCAS Working Report, 2009. – No.63. – P.95-122.

3. Ballini, E., Morel, J. B., Droc, G., et al. A genome- wide meta-analysis of rice blast resistance genes and quantitative trait loci provides new insights into partial and complete resistance / *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008. – 21. – P.859-868.

4. Bent, A.F. Plant disease resistance genes, function meets structure / *The Plant Cell*, 1996. – 8. – P.1757-1771.

5. Jia, Y., McAdams, S.A., Bryan, G.T., Hershey, H.P. Valent, B. Direct interaction of resistance gene and avirulence gene products confers rice blast resistance / *EMBO Journal*, 2000. – 19. – P.4004-4014.

6. Wu, J.L., Fan, Y.Y., Li, D.B., et al. Genetic control of rice blast resistance in the durably resistant cultivar Gumei 2 against multiple isolates / Theoretical and Applied Genetics 2005. – 111. – P.50-56.
7. Hayashi, K., Yoshida, H., Ashikawa, I. Development of PCR-based allele specific and InDel marker sets for nine rice blast resistance genes / Theoretical and Applied Genetics 2006. – 113. – P.251-260.
8. Zenbayashi, K. S., Ashizawa, T., Koizumi, S. Pi34-AVRPi34: a new gene-for-gene interaction for partial resistance in rice to blast caused by *Magnaporthe grisea* / Journal of General Plant Pathology, 2005. – 71. – P.395-401.
9. Fukuoka, S., Saka, N., Kudo, S., et al. Genetic dissection of resistance to rice blast for rice germplasm enhancement / 10th International Congress of SABRAO Proceedings, 2005. – S-2.
10. Telebanco-Yanoria, M.J.T., Ohsawa, R., Senoo, S., Kobayashi, N. and Fukuta, Y. Diversity analysis for resistance of rice (*Oryza sativa* L.) to blast disease [*Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr.] using differential isolates from the Philippines / Plant Breeding, 2008. – 127. – P.355-363.
11. Kinoshita, T., Inukai, T. and Toriyama, K. Reports from coordinators; gene symbols for blast resistance newly revised / Rice Genetics Newsletter, 1994. – 11. – P.16-17.
12. Toriyama, K., Ezuka, A., Asaga, K., Yokoo, M. A method of estimating true resistance genes to blast in rice varieties by testing their backcrossed progenies for rice-specific reactions / Japanese Journal of Breeding, 1983. – 33. – P.448-456.
13. Tsunematsu, H., Yanoria, M.J.T., Ebron, L.A., et al. Development of monogenic lines of rice for blast resistance / Breeding Science, 2000. – 50. – P.229-234.
14. Kobayashi, N., Yanoria, M. J. T., Tsunematsu, H., et al. Development of new sets of International standard differential varieties for blast resistance in rice (*Oryza sativa* L.) / Japan Agricultural Research Quarterly, 2007. – 41(1). – P.31-37.
15. Collard, B.C.Y., Vera Cruz, C.M., McNally, K.L., Virk, P.S., Mackill, D.J. Rice Molecular Breeding Laboratories in the Genomics Era: Current Status and Future Considerations / International Journal of Plant Genomics, 2008. doi:10.1155/2008/524847.
16. Xu, Y., Crouch, J.H. Marker-Assisted Selection in Plant Breeding: From Publications to Practice / Crop Science, 2008. – 48. – P.391-407.
17. Jia, Y., Wang, Z., Singh, P. Development of Dominant Rice Blast Pi-ta Resistance Gene Markers / Crop Science, 2002. 42. – P.2145-2149.

18. Fjellstrom, R., Conaway-Bormans, C.A., McClung, A.M., et al. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three Pi genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes / *Crop Science*, 2004. – 44. – P.1790-1798.
19. Kostylev, P.I. The features of interspecific hybrids of rice / P.I. Kostylev // *Sc.-tech. bull. of ARRIP after N.I. Vavilov*, 1984. – Iss.144. – PP.72-74.
20. Kostylev, P.I. Wild rice varieties as the sources of resistance to blast disease / P.I. Kostylev, L.A. Polyakova // *Breeding and seed-growing*, 1987. – № 4. – PP.31-32.
21. Kostylev, P.I. The development of initial material of rice, resistant to blast disease on the basis of interspecific hybridization / P.I. Kostylev, V.P. Rossikhin, L.A. Polyakova / In the collection of works 'genetics and breeding of plants on Don'. – Rostov-on-Don, 1995. – PP. 69-72.
22. Kostylev, P.I. The breeding of rice and sorghum with the use of remote hybridization in the North caucasus/synopsis of the thesis on Doc.of Agr.Sc., KubanSAU, Krasnodar, 1999. – 24 p.
23. Kostylev, P.I. The transfer of the rice blast resistance genes into rice varieties with the help of marker control / P.I. Kostylev, N.N. Vozhzhova, Zh.M. Mukhina, E.T. Ilnitskaya // In the collection of works 'Stable rice production: present and future'. – The materials of Sc.-Pr.Conf., 2006. – PP.121-130.
24. Kostylev, P.I. Rice variety 'Magnat', developed with the use of biotechnology / P.I. Kostylev, E.V. Krasnova, A.A. Redkin, N.V. Repkina, Zh.M. Mukhina, E.V. Dubina / *Achievements of science and technique in AIC*, 2015. – V.29. – №3. – PP.10-12.
25. Shilov, I.A. The improvement of identification of the rice blast resistance genes Pi-ta and Pi-b / I.A. Shilov, O.S. Kolobova, Yu.V. Aniskina, T.V. Shalaeva, N.S. Velishaeva, P.I. Kostylev, E.V. Dubina // *Achievements of science and technique in AIC*. – 2016. – V. 30. – № 8. – PP.45-48.
- 26.. Usatov, A.V. Introgression of the rice blast resistance genes Pi1, Pi2 and Pi33 into Russian rice varieties by marker-assisted selection / A.V. Usatov, P.I. Kostylev, K.V. Azarin, N.V. Markin, M.S. Makarenko, V.A. Khachumova, M.Yu. Bibov // *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2016. – 76. – 1. – P.18-23.
27. Kostylev, P.I. The development of rice blast resistance genes by DNA-markers / P.I. Kostylev, A.A. Redkin, E.V. Krasnova, E.V. Dubina, E.T. Ilnitskaya, L.V. Esaulova, Zh.M. Mukhina, E.M. Kharitonov / *Vestnik of Russian Agricultural Science*. – 2014. – № 1. – PP.26-28.

28. Kostylev, P.I. The transfer of five rice blast resistance genes with the help of DNA-markers / P.I. Kostylev I.A., Shilov, Zh.M. Mukhina // Vestnik of Russian Agricultural Science. – 2014. – № 2. – PP. 33-34.

29. Kostylev, P.I. Rice blast resistance genes with five pyramid genes / P.I. Kostylev, E.V. Krasnova, A.A. Redkin, Zh.M. Mukhina, E.V. Dubina / Materials of sc.-pr. conf. 'Biologic protection of plants is the basis of agrocenosis stabilization', ARRIP, Krasnodar, 20-22, September, 2016. – Iss.9. – PP.365-368.

30. Kostylev, P.I. The improvement of rice resistance to blast by pyramiding of several genes with marker control / P.I. Kostylev, E.V. Krasnova, A.A. Redkin, Zh.M. Mukhina, E.V. Dubina // Vestnik of plant protection. – 2016. – 3(89). – PP.86-87.