

## ВЫЯВЛЕНИЕ ОБРАЗЦОВ РИСА С ГЕНАМИ УСТОЙЧИВОСТИ К ПИРИКУЛЯРИОЗУ *PI-2* И *PI-B*

**О. В. Шумская**, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, oksana-shumskaya@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7285-5580;

**Н. Н. Вожжова**, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, nvozhzh@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

**О. С. Жогалева**, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, os.zogaleva@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1477-3285;

**Ю. А. Хахулина**, техник-исследователь лаборатории клеточной селекции, khakhulina.yulya@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1477-3285;

**П. И. Костылев**, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, p-kostylev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848  
ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,  
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Так как пирикулярриоз – болезнь, наносящая значительный вред рису во всем мире, то актуальной задачей является интенсивное создание генотипов, резистентных к данному заболеванию. Использование технологий молекулярной биологии, новых биотехнологических подходов и молекулярно-генетических методов позволяет создавать устойчивые к болезням сорта при сокращении сроков их создания, что играет важную роль в выращивании конкурентоспособной продукции. В данной статье освещены результаты оценки образцов риса, созданных в ФГБНУ «АНЦ «Донской» на устойчивость к пирикулярриозу. В качестве объекта исследования выступали новые образцы, созданные в лаборатории селекции и семеноводства риса. В 2022–2023 гг. был выполнен скрининг 187 образцов риса. В них определялось наличие гена устойчивости к пирикулярриозу *PI-2*. 115 образцов оценивали по гену резистентности к пирикулярриозу *Pi-b*. Геномную ДНК выделяли из молодых листьев риса. После оценки количества и качества выделенной ДНК проводили полимеразную цепную реакцию на целевые гены *PI-2* и *Pi-b*. Для идентификации аллелей искомым генов использовали специфические внутригенные молекулярные SSR-маркеры доминантного (для *PI-2*) и кодоминантного (для *Pi-b*) типа. Электрофорез полученных ампликонов выполняли на 2 %-х агарозных гелях в течение часа. Итоги анализа фиксировали в ультрафиолетовом свете и обрабатывали в программном обеспечении ImageLab 5.1. В результате проведенных исследований выявлены новые селекционные образцы риса, которые несут гены устойчивости к пирикулярриозу *PI-2* и *Pi-b*. Эти образцы рекомендуется использовать в дальнейшем селекционном процессе на устойчивость к пирикулярриозу.

**Ключевые слова:** рис, пирикулярриоз, маркер, ген, устойчивость, *PI-2*, *Pi-b*.

**Для цитирования:** Шумская О. В., Вожжова Н. Н., Жогалева О. С., Хахулина Ю. А., Костылев П. И. Выявление образцов риса с генами устойчивости к пирикулярриозу *PI-2* и *Pi-b* // Зерновое хозяйство России. 2024. Т. 16, № 5. С. 71–77. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-94-5-71-77.



## IDENTIFICATION OF RICE SAMPLES WITH RICE BLAST RESISTANCE GENES *PI-2* AND *PI-B*

**O. V. Shumskaya**, junior researcher of the laboratory for cell breeding, oksana-shumskaya@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7285-5580;

**N. N. Vozhzhova**, Candidate of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for cell breeding, nvozhzh@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

**O. S. Zhogaleva**, junior researcher of the laboratory for cell breeding, os.zogaleva@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1477-3285;

**Yu. A. Khakhulina**, technician-researcher of the laboratory for cell breeding, khakhulina.yulya@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1477-3285

**P. I. Kostylev**, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, p-kostylev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848  
FSBSI Agricultural Research Center “Donskoy”,  
347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok Str., 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Since rice blast is a disease that causes significant damage to rice all over the world, the intensive development of disease-resistant genotypes is of great urgency. The use of molecular biology technologies, new biotechnological approaches and molecular genetic methods allows creating disease-resistant varieties while reducing the time of their development, which plays an important role in growing competitive products. The current paper has highlighted the results of estimating rice samples developed at the FSBSI “ARC “Donskoy” for blast resistance. The objects of the study were new samples developed in the laboratory of rice breeding and seed production. In 2022–2023, there were screened one hundred eighty-seven rice samples. They were identified on a presence of the blast resistance gene *PI-2*. One hundred fifteen samples were estimated for the blast resistance gene *Pi-b*. Genomic DNA was isolated from young rice leaves. After estimating the quantity and quality of the isolated DNA there was conducted a polymerase chain reaction for the target genes *PI-2* and *Pi-b*. In order to identify the alleles of the desired genes there were used specific intragenic molecular SSR markers of dominant (for *PI-2*) and codominant (for *Pi-b*) types. Electrophoresis

of the obtained amplicons was performed on 2 % agarose gels during an hour. The results of the analysis were recorded in ultraviolet light and processed in ImageLab 5.1 software. As a result of the conducted study, there were identified new rice breeding samples that carry blast resistance genes *Pi-2* and *Pi-b*. These samples are recommended for use in the further breeding process for blast resistance.

**Keywords:** rice, rice blast, marker, gene, resistance, *Pi-2*, *Pi-b*.

**Введение.** Рис посевной (*Oryza sativa* L.) – ценная продовольственная культура, производство которой в мире незначительно уступает пшенице (Гученко, 2022). В Российской Федерации у сельхозпроизводителей эта культура также пользуется популярностью. Среди основных регионов рисосеяния в стране можно назвать Краснодарский и Приморский края, Республику Дагестан, Чеченскую Республику и Адыгею, Астраханскую и Ростовскую области, а также Еврейскую автономную область.

Упор в селекции риса делается прежде всего на урожайность, которая в значительной степени зависит от устойчивости к стресс-факторам и устойчивости к полеганию (Илюшко и др., 2019). Серьезным ограничивающим стресс-фактором для получения высоких урожаев риса является пирикулярриоз, который может значительно поражать посевы и наносить большой экономический вред.

Заражение пирикулярриозом вызывается несовершенным грибом *Pyricularia oryzae* Cav (*Magnaporthe oryzae*) (Мынбаева и др., 2023), который прорастает внутрь растений риса в благоприятных условиях высокой влажности воздуха (до 98 %) и продолжает свое развитие во всех тканях. Важность устойчивости к пирикулярриозу можно объяснить значительными убытками в рисоводческих хозяйствах от этой болезни (Kadeawi et al., 2021). Кроме уменьшения потери урожая, резистентность к пирикулярриозу также способствует уменьшению дозы химических обработок риса, что немаловажно и для аграриев, и для потребителя (Jiang et al., 2019).

Сельхозпроизводители – компании и агрохолдинги, занимающиеся выращиванием риса, испытывают потребность в тесном взаимодействии с научным сообществом, чтобы получать сорта с нужными хозяйственно ценными признаками: устойчивые к болезням, климатическим условиям и максимально продуктивные (Зеленский и др., 2024).

Среди современных высокоэффективных методов борьбы с пирикулярриозом выделяется маркерная селекция. Применение ДНК-маркеров направлено на создание генотипов, которые были бы устойчивы к заболеваниям сельскохозяйственных культур. Маркерные технологии позволяют выполнять отбор требуемых селекционеру генов в процессе целенаправленной селекции. Чтобы получить долгосрочную устойчивость растений, селекционерам требуется вводить не меньше 2–3-х эффективных генов устойчивости к пирикулярриозу, так как с одним геном резистентности сорта быстро ее теряют. Это происходит по причине того, что устойчивость растений зачастую преодолевается возбудителем болез-

ни из-за появления новых рас (Коротенко и др., 2018).

На сегодняшний день идентифицировано более 100 генов устойчивости риса к пирикулярриозу, из которых 39 клонированы (Wang et al., 2023).

Гены *Pi-2* и *Pi-b* относятся к генам широкого спектра устойчивости к пирикулярриозу (Wang et al., 2023; Vasudevan et al., 2016).

Ген *Pi-2* был картирован на 6-м хромосоме вблизи центромерной области и близко расположен с тремя другими генами устойчивости к пирикулярриозу *Pi9*, *Piz-t* и *Piz*, которые совместно с ним обеспечивают широкий спектр устойчивости к разным наборам штаммов *Pyricularia oryzae* Cav (*Magnaporthe oryzae*) (Singh et al., 2023).

Ген *Pi-b* был первым клонированным геном устойчивости риса к пирикулярриозу. Он был идентифицирован в малайском сорте риса indica-типа *Engkatek* и клонирован из почти изогенной линии *Tohoku IL9* (Wang et al., 1999) на основе информации об его картировании на дистальном конце длинного плеча хромосомы 2 (Shinoda et al., 1971). Доминантный ген *Pi-b* способен обеспечивать широкий спектр резистентности, особенно против рас грибкового патогена *Pyricularia oryzae* Cav (*Magnaporthe oryzae*) из Юго-Восточной Азии (Vasudevan et al., 2016).

Таким образом, сочетание в одном генотипе риса доминантных аллелей генов устойчивости к пирикулярриозу *Pi-2* и *Pi-b* позволит растениям противостоять большому количеству рас патогена *Pyricularia oryzae* Cav (*Magnaporthe oryzae*).

Ранее мы проводили изучение селекционных линий риса на наличие 6 генов устойчивости к пирикулярриозу *Pi-1*, *Pi-2*, *Pi-33*, *Pi-ta*, *Pi-b* и *Pi-40* (Шумская и др., 2023), по результатам которого селекционером был проведен отбор ценных генотипов с генами устойчивости в гомозиготном аллельном состоянии, а образцы, обладающие гетерозиготным состоянием аллелей различных генов, высевались в гибридном питомнике с целью дальнейшего анализа расщепления и выделения гомозигот.

Исходя из вышесказанного, целью проведенных в 2022–2023 гг. анализов было выявление аллелей генов устойчивости к пирикулярриозу *Pi-2* и *Pi-b* в селекционных образцах риса.

**Материалы и методы исследований.** В 2022–2023 гг. нами изучалось 187 образцов риса по гену *Pi-2* ( $F_3$  – 12 шт.,  $F_6$  – 7 шт.,  $F_7$  – 33 шт.,  $F_8$  – 113 шт.,  $F_9$  – 16 шт.,  $F_{10}$  – 6 шт.) и 115 образцов риса по гену *Pi-b* ( $F_3$  – 3 шт.,  $F_8$  – 93 шт.,  $F_9$  – 16 шт.,  $F_{10}$  – 3 шт.). Количество анализируемых линий по каждому гену и гибридно-му поколению определялось согласно необ-

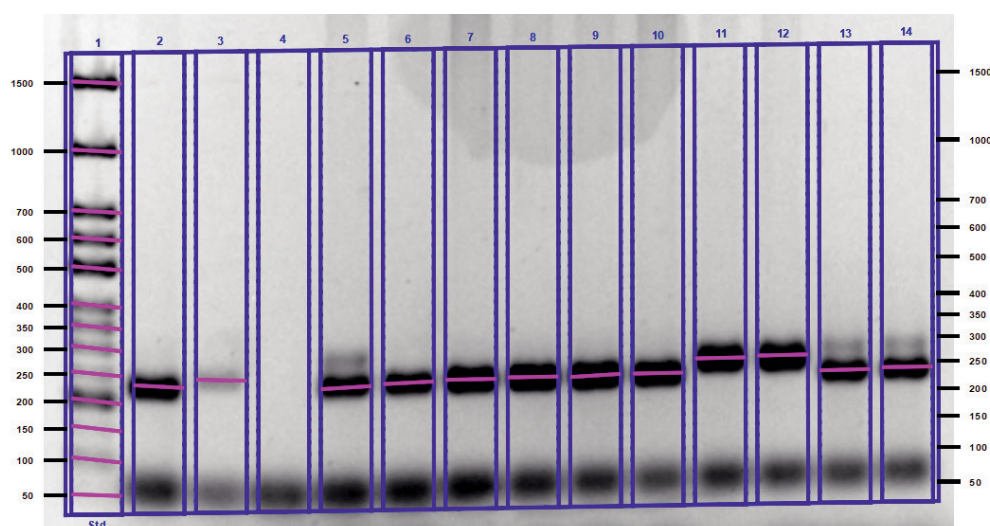
ходимости для селекционера. Селекционные линии (из питомника ручного посева урожая 2022 г.) для исследования были предоставлены лабораторией селекции и семеноводства риса ФГБНУ «АНЦ «Донской». Использовали следующие методы: получение ДНК, пригодной для выполнения реакции амплификации, коммерческим набором российского производства «ДНК-Экстран-3» (Синтол, Москва), оценка количества и качества выделенной геномной ДНК на спектрофотометре Allsheng Nano-500, проведение ПЦР-реакции на целевые гены *Pi-2* (молекулярным внутригенным SSR-маркером *Rm527*) (Шумская и др., 2023) и *Pi-b* (внутригенной 3-праймерной системой SSR-маркеров *Pi-b-F1*, *Pi-b-R2*, *Pi-b-R3*) (Супрун и др., 2007), выполнение электрофореза фрагментов ДНК в 2%-м агарозном геле, иденти-

фикация в образцах риса генов устойчивости к пирикулярриозу *Pi-2* и *Pi-b* с помощью прибора Bio-Rad Molecular Imager GelDoc XR+ и анализа в программном обеспечении ImageLab 5.1.

#### Результаты и их обсуждение. Ген *Pi-2*.

Ген *Pi-2* характеризуется как ген широкого спектра резистентности к заболеванию пирикулярриозом. Сотрудники нашей лаборатории его идентифицировали с применением специфичного маркера *Rm527*. Этот маркер является высокоинформативным для определения аллелей локуса *Pi-2*. Размер ампликона по данному локусу составляет 233 п. н. (Шумская и др., 2023).

На рисунке 1 показана одна из полученных нами электрофореграмм продуктов амплификации ДНК образцов риса.



**Рис. 1.** Скрининг образцов риса на наличие гена устойчивости к пирикулярриозу *Pi-2* на 2 %-м агарозном геле\*:  
1 – маркер длин ДНК Biolabmix Step 50+ bp 1,5 Kb DNA Ladder;  
2 – Боярин (контроль нефункционального аллеля);  
3 – **C101-A-51 (донор гена *Pi-2*, положительный контроль)**; 4 – H<sub>2</sub>O (отрицательный контроль опыта);  
5 – 2136/1; 6 – 2136/2; 7 – 2137; 8 – 2138; 9 – 2141; 10 – 2143; 11 – **2153**; 12 – **2154**; 13 – 2403; 14 – 2404.

*Примечание.* \*Расшифровка комбинаций скрещивания, к которым относятся селекционные номера образцов: 2136-2143 – (Крупнозерный × Стрелец) × Магнат, 2153-2154 – Магнат × Кубояр, 2403-2404 – Магнат × (Крупнозерный × Боярин).

#### **Fig. 1.** Screening of rice samples on the presence of blast resistance gene *Pi-2* on 2% agarose gel:

1 – a DNA length marker 'Biolabmix Step 50+ bp 1.5 Kb DNA Ladder', 2 – 'Boyarin' (non-functional allele control), 3 – **C101-A-51 (a *Pi-2* gene donor, positive control)**, 4 – H<sub>2</sub>O (negative control of the trial), 5 – 2136/1, 6 – 2136/2, 7 – 2137, 8 – 2138, 9 – 2141, 10 – 2143, 11 – **2153**, 12 – **2154**, 13 – 2403, 14 – 2404.

*Note.* \*Explanation of the crossing combinations to which the selection numbers of the samples refer: 2136-2143 – (Krupnozerny x Strelets) x Magnat, 2153-2154 – Magnat x Kuboyar, 2403-2404 – Magnat x (Krupnozerny x Boyarin).

На рисунке 1 образцы 11 и 12 (№ 2153 и 2154 соответственно) обладают ампликоном размером 233 пары нуклеотидов, что соответствует размеру ампликона положительного контроля гена устойчивости к пирикулярриозу *Pi-2* от образца C101-A-51. Образцы 5, 13 и 14 являются гетерозиготами по локусу *Rm527*. Другие образцы на рисунке 1 содержали ампликоны, идентичные по размеру рецессивному аллелю сорта Боярин.

Анализ 187 изучаемых образцов показал, что 37 образцов несли функциональный аллель устойчивости *Pi-2* в гомозиготном состоянии: 406 (Контакт × Nerica 1), 1562, 1565, 1567, 1963 (Ил-14 × Кубояр), 2153, 2154 (Магнат × Кубояр), что составляет 19,79% от общего количества исследованных генотипов; 53 образца имели ген *Pi-2* в гетерозиготном состоянии: 2126 (Крупнозерный × Магнат), 2152 (Магнат × Кубояр), 2167 (Магнат × Партнер), 2374

[(Ил-28 × Кубояр) × Магнат], 2391 [Магнат × (Крупнозерный × Боярин)] и др. – 28,34 %. Семьдесят пять образцов содержали нефункциональный гомозиготный рецессивный аллель гена *Pi-2* (40,11 %).

Двадцать два образца не несли ни одного аллеля гена *Pi-2* (11,76 %). Такое отсутствие амплификации может свидетельствовать об изменениях в геноме исследованных образцов, вследствие чего молекулярный маркер, разработанный на специфическую последовательность нуклеотидов, не может взаимодействовать с геномной ДНК-матрицей.

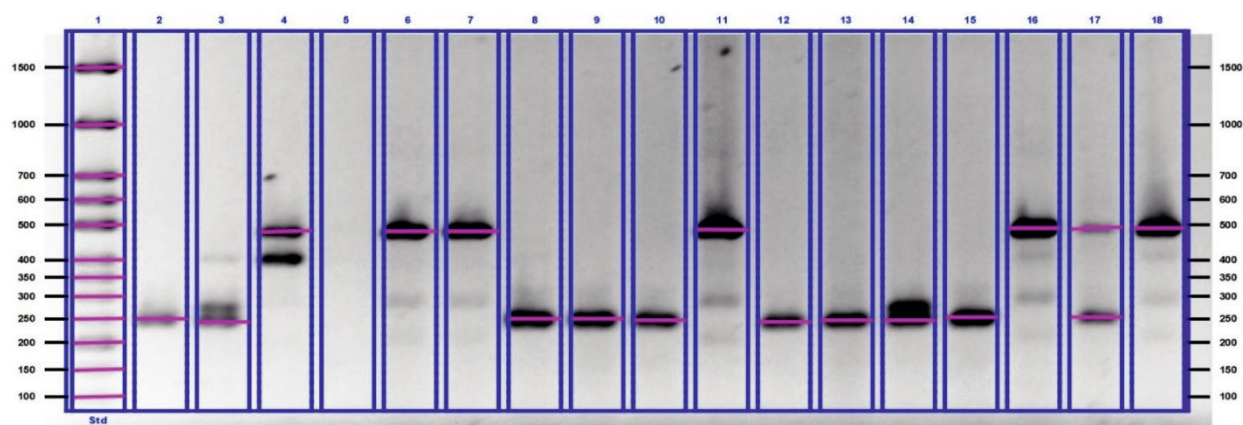
Проанализированные образцы риса, имеющие ген *Pi-2* в гетерозиготном состоянии, могут быть использованы в селекционном процессе с обязательной дальнейшей детекцией аллелей этого гена в полученном потомстве.

Образцы с наличием функционального аллеля гена *Pi-2* в гомозиготном состоянии ре-

комендуются для использования в селекции на устойчивость к пирикулярриозу.

**Ген *Pi-b*.** Для идентификации гена *Pi-b* нами использовался внутригенный маркер *Pi-b* (*Pi-bF1+Pi-bR2+Pi-bR3*) кодоминантного типа, способный определять как доминантный, так и рецессивный его аллели (праймеры: *Pi-b-F1* 5'- GAA CAG CTT GCT CGG AAT CCA -3'; *Pi-b-R2* 5'- TAC TGC ATT GTG CAG CTT GTG -3'; *Pi-b-R3* 5'- ATA CAT CGA CCA GCT ATT TGC C -3'). Молекулярный размер ампликона маркера составляет 490 п. н. у сортов с устойчивым аллелем гена *Pi-b*, а у сортов с восприимчивым аллелем размер ампликона составляет 249 п. н. (Супрун и др., 2007).

В результате анализа 115 образцов были получены рабочие электрофореграммы. На рис. 2 показана одна из них в качестве примера.



**Рис. 2.** Электрофореграмма скрининга образцов риса на наличие гена устойчивости к пирикулярриозу *Pi-b* на агарозном геле: 1 – маркер длин ДНК Biolabmix Step 50+ bp 1,5 Kb DNA Ladder; 2 – Боярин (контроль нефункционального аллеля); 3 – Виразж (контроль нефункционального аллеля); 4 – **BL-1 (донор гена *Pi-b*, положительный контроль)**; 5 – H<sub>2</sub>O деионизированная (отрицательный контроль опыта); 6 – 4238; 7 – 4241; 8 – 4244; 9 – 4252; 10 – 4255; 11 – 4256; 12 – 4266; 13 – 4267; 14 – 4268; 15 – 4271; 16 – 4275; 17 – 4277; 18 – 4281.

*Примечание.* \*Расшифровка комбинаций скрещивания, к которым относятся селекционные номера образцов: 4238-4244 – *Pi-1+2+33+ta+b* × Кубояр, 4252 – Пентаген 1 × Кубояр, 4255, 4256 – Пентаген 3 × Кубояр, 4266-4281 – *Pi-1+2+33+ta+b* × Кубояр).

**Fig. 2.** Electropherogram of rice samples screening on the presence of blast resistance gene *Pi-b* on 2% agarose gel: 1 – a DNA length marker 'Biolabmix Step 50+ bp 1.5 Kb DNA Ladder', 2 – 'Boyarin' (non-functional allele control), 3 – 'Virazh' (non-functional allele control), 4 – **BL-1 (a *Pi-b* gene donor, positive control)**, 5 – deionized H<sub>2</sub>O (negative control of the trial), 6 – 4238, 7 – 4241, 8 – 4244, 9 – 4252, 10 – 4255, 11 – 4256, 12 – 4266, 13 – 4267, 14 – 4268, 15 – 4271, 16 – 4275, 17 – 4277, 18 – 4281

*Note.* \*Explanation of the crossing combinations to which the selection numbers of the samples refer: 4238-4244 – *Pi-1+2+33+ta+b* × Kuboyar, 4252 – Pentagen 1 × Kuboyar, 4255, 4256 – Pentagen 3 × Kuboyar, 4266-4281 – *Pi-1+2+33+ta+b* × Kuboyar.

На рисунке 2 доминантный аллель гена *Pi-b* в гомозиготном состоянии (490 п. н.) выявлен у образцов 6, 7, 11, 16, 18 (№ 4238, 4241, 4256, 4275, 4281 соответственно). Аллель гена *Pi-b* в нефункциональном гомозиготном состоянии (249 п. н.) можно выделить у образцов 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15 (№ 4244, 4252, 4255, 4266, 4267, 4268, 4271). Образец 17 (№ 4277) имел гетерозиготное аллельное состояние гена *Pi-b*.

По результатам проведенного в 2022–2023 гг. анализа можно сделать следующие выводы: 35 образцов риса несли функциональный аллель гена *Pi-b* в гомозиготном состоянии: 4228, 4229, 4230, 4232, 4238, 4241, 4275, 4281 (*Pi-1+2+33+ta+b* × Кубояр) и др., что составляет 30,43 % от исследованных генотипов. В гетерозиготном аллельном состоянии ген *Pi-b* был выявлен у 35 образ-

цов риса: 2823, 2824, 2826, 2830, 2831, 4277 ( $Pi-1+2+33+ta+b \times$  Кубояр) и др., что также составляет 30,43 % от суммарного количества. Нефункциональный гомозиготный аллель гена  $Pi-b$  был найден у 43 образцов (37,39 %). У двух образцов (1,74 %) не было выявлено ни одного аллеля гена  $Pi-b$ , что может свидетельствовать об изменениях в геноме исследованных образцов.

Проанализированные образцы риса, имеющие ген  $Pi-b$  в гетерозиготном состоянии, рекомендуются для использования в селекционном процессе с обязательной дальнейшей детекцией аллелей этого гена в полученном потомстве.

Образцы с наличием функционального аллеля  $Pi-b$  в гомозиготном состоянии рекомендуются для использования в селекции на устойчивость к пирикулярриозу.

#### **Идентификация сочетания генов устойчивости к пирикулярриозу $Pi-2$ и $Pi-b$ .**

После проведения в 2022–2023 гг. анализа и внесения полученных данных в общую рабочую базу было установлено, что гены  $Pi-2$  и  $Pi-b$  идентифицировались параллельно в 110 образцах (из 187 шт. по гену  $Pi-2$  и 115 шт. по гену  $Pi-b$ ).

В результате оценки полученной по результатам анализов генов  $Pi-2$  и  $Pi-b$  базы данных было выделено 10 образцов риса из комбинации скрещивания  $Pi-1+2+33+b+ta \times$  Кубояр, которые сочетали в себе оба исследованных функциональных аллеля гена устойчивости к пирикулярриозу в гомозиготном состоянии (№ 2832, 4153, 4154, 4167, 4222, 4296, 4298, 4301, 4302, 4304). Таким образом, сочетание генов устойчивости к пирикулярриозу  $Pi-2$  и  $Pi-b$  было выявлено лишь у 9,09 % от исследованных генотипов. Эти 10 генотипов риса предложено ис-

пользовать в биоресурсной коллекции и селекционном питомнике ФГБНУ «АНЦ «Донской».

Сочетание высокоэффективных генов  $Pi-2$  и  $Pi-b$  позволит растениям лучше противостоять заболеванию в полевых условиях, а также послужит источником устойчивости при использовании их селекционерами в селекционном процессе, направленном на устойчивость к пирикулярриозу.

#### **Выводы.**

1. Доминантный ген  $Pi-2$  в гомозиготном состоянии был идентифицирован у 37 селекционных образцов риса (406, 1562, 1565, 1567, 1963, 2153, 2154 и др.), которые могут быть использованы в селекционном процессе на устойчивость к пирикулярриозу.

2. У 35 образцов риса выявлен доминантный ген устойчивости к пирикулярриозу  $Pi-b$  в гомозиготном состоянии (4228, 4229, 4230, 4231, 4232, 4238, 4241, 4256, 4275, 4281 и др.), который предложено использовать в селекционном процессе на устойчивость к пирикулярриозу.

3. Селекционные образцы риса, у которых было выявлено гетерозиготное аллельное состояние генов  $Pi-2$  и  $Pi-b$ , могут быть использованы в селекционном процессе с обязательной дальнейшей детекцией аллелей этих генов в полученном потомстве.

4. Десять образцов риса из комбинации скрещивания  $Pi-1+2+33+b+ta \times$  Кубояр (№ 2832, 4153, 4154, 4167, 4222, 4296, 4298, 4301, 4302, 4304), у которых было установлено наличие двух доминантных генов устойчивости к пирикулярриозу  $Pi-2$  и  $Pi-b$  в гомозиготном состоянии, переданы в биоресурсную коллекцию риса ФГБНУ «АНЦ «Донской» и рекомендуются для использования в селекции на устойчивость к пирикулярриозу.

#### **Библиографические ссылки**

1. Гученко, С.С. Оценка линий удвоенного гаплоидов риса по морфобиологическим признакам // Вестник ДВО РАН. 2022. № 3. С. 42–48. DOI: 10.37102/0869-7698\_2022\_223\_03\_4
2. Зеленский Г.Л., Зеленская О.В. Селекция риса на повышение его продуктивности (обзор) // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024. Т. 185, № 1. С. 212–223. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-212-223
3. Илюшко М.В., Ромашова М.В., Фисенко П.В., Суницкая Т.В., Гученко С.С., Лелявская В.Н. Идентификация гена устойчивости риса к пирикулярриозу  $Pi-ta$  в коллекционных образцах и дальневосточных сортах риса методом молекулярного маркирования // Вестник защиты растений. 2019. Т. 99, № 1. С. 36–39. DOI: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-36-39
4. Коротенко Т.Л., Брагина О.А., Супрун И.И., Мухина Ж.М., Епифанович Ю.В., Петрухненко А.А., Хорина Т.А. Резистентность к возбудителю пирикулярриоза и морфобиологические особенности генотипов коллекции *Oryza sativa* L. из разных экологогеографических групп в условиях Кубанской зоны рисосеяния // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22, № 1. С. 69–78. DOI: 10.18699/VJ18.333
5. Мынбаева Д.О., Усенбеков Б.Н., Амирова А.К., Жунусбаева Ж.К. Пирикулярриоз риса и методы борьбы // Вестник Карагандинского университета. Серия «Биология. Медицина. География». 2023. Т. 109, № 1. С. 98–109. DOI: 10.31489/2023BVG1/98-109
6. Супрун И.И., Ильницкая Е.Т., Мухина Ж.М. Создание внутригенного ДНК-маркера гена устойчивости к пирикулярриозу риса  $Pi-b$  и его использование в практической селекции // Сельскохозяйственная биология. 2007. № 5. С. 63–66.
7. Шумская О.В., Вождова Н.Н., Жоголева О.С., Дубина А.Ю., Костылев П.И. Идентификация генов устойчивости к пирикулярриозу риса  $Pi-1$ ,  $Pi-2$ ,  $Pi-33$ ,  $Pi-40$ ,  $Pi-ta$ ,  $Pi-b$  // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 5. С. 30–38. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-88-5-30-38
8. Jiang H., Li Z., Liu J., Shen Z., Gao G., Zhang Q. Development and evaluation of improved lines with broad-spectrum resistance to rice blast using nine resistance genes // Rice. 2019. Vol. 12, № 1. P. 29. DOI: 10.1186/s12284-019-0292-z

9. Kadeawi S., Swaruno Nasution A., Hairmansis A., Telebanco-Yanoria M. J., Obara M., Hayashi N., Fukuta Y. Pathogenicity of isolates of the rice blast pathogen (*Pyricularia oryzae*) from Indonesia // *Plant Disease*. 2021. Vol. 105, № 3. P. 675–683. DOI: 10.1094/PDIS-05-20-0949-RE
10. Shinoda H., Toriyama K., Yunoki T., Ezuka A., Sakurai Y. Studies in the varietal resistance of rice to blast. 6. Linkage relationship of blast resistance genes (in Japanese with English summary) // *Annu. Rev. Chugoku Natl. Agric. Exp. Stn.* 1971. Vol. 20, P. 1–25.
11. Singh A. K., Ponnuswamy R., Srinivas Prasad M., Sundaram R. M., Hari Prasad A. S., Senguttuvel P., Kempa Raju K. B., Sruthi K. Improving blast resistance of maintainer line DRR 9B by transferring broad spectrum resistance gene Pi2 by marker assisted selection in rice // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2023. Vol. 29(2), P. 253–262. DOI: 10.1007/s12298-023-01291-y
12. Vasudevan K., Vera Cruz C. M., Gruissem W., Bhullar N. K. Geographically Distinct and Domain-Specific Sequence Variations in the Alleles of Rice Blast Resistance Gene *Pib* // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7, Article number: 915. DOI: 10.3389/fpls.2016.00915
13. Wang Y., Tang S., Guo N., An R., Ren Z., Hu S., Wei X., Jiao G., Xie L., Wang L., Chen Y., Zhao F., Tang S., Hu P., Sheng Z. Pyramiding Rice Blast Resistance Gene Pi2 and Fragrance Gene *badh2*. // *Agronomy*. 2023. Vol. 13(2), Article number: 589. DOI: 10.3390/agronomy13020589
14. Wang Z. X., Yano M., Yamanouchi U., Iwamoto M., Monna L., Hayasaka H., Katayose Y., Sasaki T. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. // *Plant Journal*. 1999. Vol. 19(1), P. 55–64. DOI: 10.1046/j.1365-313x.1999.00498.x

### References

1. Guchenko, S. S. Otsenka linii udvoennykh gaploidov risa po morfobiologicheskim priznakam [Estimation of doubled haploid rice lines according to morphobiological traits] // *Vestnik DVO RAN*. 2022. № 3. S. 42–48. DOI: 10.37102/0869-7698\_2022\_223\_03\_4
2. Zelenskii G. L., Zelenskaya O. V. Seleksiya risa na povyshenie ego produktivnosti (obzor) [Rice breeding to increase its productivity (review)] // *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i seleksii*. 2024. T. 185, № 1. S. 212–223. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-212-223
3. Ilyushko M. V., Romashova M. V., Fisenko P. V., Sunitskaya T. V., Guchenko S. S., Lelyavskaya V. N. Identifikatsiya gena ustoichivosti risa k pirikulyariozu *Pi-ta* v kolleksiionnykh obratzakh i dal'nevostochnykh sortakh risa metodom molekulyarnogo markirovaniya [Identification of the rice blast resistance gene *Pi-ta* in the collection samples and the Far Eastern rice varieties by molecular marking] // *Vestnik zashchity rastenii*. 2019. T. 99, № 1. S. 36–39. DOI: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-36-39
4. Korotenko T. L., Bragina O. A., Suprun I. I., Mukhina Zh. M., Epifanovich Yu. V., Petrukhnenko A. A., Khorina T. A. Rezistentnost' k vzbuditel'yu pirikulyarioza i morfobiologicheskie osobennosti genotipov kolleksii *Oryza sativa* L. iz raznykh ekologogeograficheskikh grupp v usloviyakh Kubanskoj zony risoseyaniya [Resistance to the blast pathogen and morphobiological features of the genotypes of the *Oryza sativa* L. from different ecogeographical groups in the Kuban rice-growing area] // *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*. 2018. T. 22, № 1. S. 69–78. DOI: 10.18699/VJ18.333
5. Mynbaeva D. O., Usenbekov B. N., Amirova A. K., Zhunusbaeva Zh. K. Pirikulyarioz risa i metody bor'by [Rice blast and control methods] // *Vestnik Karagandinskogo Universiteta. Seriya «Biologiya. Meditsina. Geografiya»*. 2023. T. 109, № 1. S. 98–109. DOI: 10.31489/2023BMG1/98-109
6. Suprun I. I., Il'nitskaya E. T., Mukhina Zh. M. Sozdanie vnutrigennogo DNK-markera gena ustoichivosti k pirikulyariozu risa *Pi-b* i ego ispol'zovanie v prakticheskoi seleksii [Development of an intragenic DNA marker of the rice blast resistance gene *Pi-b* and its use in practical breeding] // *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2007. № 5. S. 63–66.
7. Shumskaya O. V., Vozhzhova N. N., Zhogaleva O. S., Dubina A. Yu., Kostylev P. I. Identifikatsiya genov ustoichivosti k pirikulyariozu risa *Pi-1*, *Pi-2*, *Pi-33*, *Pi-40*, *Pi-ta*, *Pi-b* [Identification of the rice blast resistance genes *Pi-1*, *Pi-2*, *Pi-33*, *Pi-40*, *Pi-ta*, *Pi-b*] // *Zernovoe khozyaistvo Rossii*. 2023. T. 15, № 5. S. 30–38. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-88-5-30-38
8. Jiang H., Li Z., Liu J., Shen Z., Gao G., Zhang Q. Development and evaluation of improved lines with broad-spectrum resistance to rice blast using nine resistance genes // *Rice*. 2019. Vol. 12, № 1. P. 29. DOI: 10.1186/s12284-019-0292-z
9. Kadeawi S., Swaruno Nasution A., Hairmansis A., Telebanco-Yanoria M. J., Obara M., Hayashi N., Fukuta Y. Pathogenicity of isolates of the rice blast pathogen (*Pyricularia oryzae*) from Indonesia // *Plant Disease*. 2021. Vol. 105, № 3. P. 675–683. DOI: 10.1094/PDIS-05-20-0949-RE
10. Shinoda H., Toriyama K., Yunoki T., Ezuka A., Sakurai Y. Studies in the varietal resistance of rice to blast. 6. Linkage relationship of blast resistance genes (in Japanese with English summary) // *Annu. Rev. Chugoku Natl. Agric. Exp. Stn.* 1971. Vol. 20, P. 1–25.
11. Singh A. K., Ponnuswamy R., Srinivas Prasad M., Sundaram R. M., Hari Prasad A. S., Senguttuvel P., Kempa Raju K. B., Sruthi K. Improving blast resistance of maintainer line DRR 9B by transferring broad spectrum resistance gene Pi2 by marker assisted selection in rice // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2023. Vol. 29(2), P. 253–262. DOI: 10.1007/s12298-023-01291-y
12. Vasudevan K., Vera Cruz C. M., Gruissem W., Bhullar N. K. Geographically Distinct and Domain-Specific Sequence Variations in the Alleles of Rice Blast Resistance Gene *Pib* // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7, Article number: 915. DOI: 10.3389/fpls.2016.00915
13. Wang Y., Tang S., Guo N., An R., Ren Z., Hu S., Wei X., Jiao G., Xie L., Wang L., Chen Y., Zhao F., Tang S., Hu P., Sheng Z. Pyramiding Rice Blast Resistance Gene Pi2 and Fragrance Gene *badh2*. // *Agronomy*. 2023. Vol. 13(2), Article number: 589. DOI: 10.3390/agronomy13020589
14. Wang Z. X., Yano M., Yamanouchi U., Iwamoto M., Monna L., Hayasaka H., Katayose Y., Sasaki T. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-

---

rich repeat class of plant disease resistance genes. // Plant Journal. 1999. Vol. 19(1), P. 55–64. DOI: 10.1046/j.1365-3113x.1999.00498.x

Поступила: 02.09.24; доработана после рецензирования: 09.10.24; принята к публикации: 09.10.24.

**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.** Шумская О. В. – проведение лабораторных исследований и их анализ, сбор литературных данных и подготовка рукописи; Вождова Н. Н. – концептуализация исследований, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Жогалева О. С. – проведение лабораторных исследований и их анализ; Хахулина Ю. А. – проведение лабораторных исследований и их анализ; Костылев П. И. – сбор и предоставление образцов для анализа.

**Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.**