

## УСТОЙЧИВОСТЬ ОБРАЗЦОВ КОНКУРСНОГО СОРТОИСПЫТАНИЯ И СОРТОВ РИСА *Oryza sativa* L. ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ СЕЛЕКЦИИ К ПИРИКУЛЯРИОЗУ

М.В. Илюшко<sup>1</sup>, кандидат биологических наук, С.С. Гученко<sup>1</sup>, В.Н. Лелявская<sup>2</sup>, С.В. Безмутко<sup>2</sup>,  
М.В. Ромашова<sup>1</sup>, кандидат сельскохозяйственных наук

<sup>1</sup>Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки,  
692539, Приморский край, п. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30  
E-mail: ilyushkoiris@mail.ru

<sup>2</sup>Дальневосточный научно-исследовательский институт защиты растений – филиал «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»,  
692684, Приморский край, с. Камень-Рыболов, ул. Мира, 42а  
E-mail: dalniizr@mail.ru

Проведена оценка урожайности и устойчивости четырех районированных сортов риса *Oryza sativa* L. и четырех образцов конкурсного сортоиспытания к пирикуляриозу, вызываемому грибом *Pyricularia oryzae* Cav., на искусственном инфекционном фоне в условиях Приморского края. Инокуляцию растений риса проводили методом опрыскивания водной суспензией конидий гриба *P. oryzae*. С использованием молекулярных маркеров в образцах риса конкурсного сортоиспытания идентифицировали аллели шести генов устойчивости к пирикуляриозу риса (*Pi-2*, *Pi-9*, *Pi-b*, *Pi-z(t)*, *Pi-1* и *Pi-ta<sup>2</sup>*). По результатам трехлетних исследований в конкурсном сортоиспытании выделен образец риса 103/5-2-10 с урожайностью 35,7 ц/га, что выше стандарта на 6,0 ц/га. Сорта Алмаз с геном *Pi-z* и Долинный с геном *Pi-ta<sup>2</sup>* демонстрируют стабильно среднеустойчивый тип реакции к различным наборам штаммов *P. oryzae*, циркулирующим на территории Приморского края (индекс устойчивости 8,2 и 8,1 соответственно). У остальных образцов индекс устойчивости составил 10,0...13,7, что свидетельствует о их восприимчивости. Наличие аллеля устойчивости гена *Pi-2* не дает преимуществ в иммунитете генотипам риса дальневосточной селекции.

## RESISTANCE OF FAR EASTERN RICE *Oryza sativa* L. VARIETIES AND COMPETITIVE TESTING SAMPLES TO *PYRICULARIA ORYZAE* CAV.

Ilyushko M.V.<sup>1</sup>, Guchenko S.S.<sup>1</sup>, Lelyavskaya V.N.<sup>2</sup>, Bezmutko S.V.<sup>2</sup>, Romashova M.V.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Centre of Agrobiotechnology of the Far East named A.K. Chaika,  
692539, Primorskiy kray, p. Timiryasevskiy, ul. Volozhenina, 30  
E-mail: ilyushkoiris@mail.ru

<sup>2</sup>Far Eastern Research Institute of Plant Protection – Branch of «Federal Scientific Centre of Agrobiotechnology of the Far East named A.K. Chaika»,  
692684, Primorskiy kray, vl. Kamen-Rybolov, ul. Myra, 42a  
E-mail: dalniizr@mail.ru

Yield and resistance to blast disease caused by the fungus *Pyricularia oryzae* Cav. on an artificial infectious background in the Primorsky Territory conditions was carried out for *Oryza sativa* L. varieties and competitive testing samples. Rice plants were inoculated by spraying with an aqueous suspension of *P. oryzae* conidia. Alleles of six genes for resistance to rice blast disease (*Pi-2*, *Pi-9*, *Pi-b*, *Pi-z(t)*, *Pi-1* and *Pi-ta<sup>2</sup>*) were identified for competitive testing samples with molecular markers. According to the results of three-year research in a competitive testing, rice sample 103/5-2-10 with a yield of 3.57 t/ha was selected, which is 0.6 t/ha higher than the standard. The Almaz variety with the *Pi-z* gene and Dolinny variety with the *Pi-ta<sup>2</sup>* gene demonstrate a stable medium-resistant type of reaction to various sets of *P. oryzae* strains circulating in the Primorsky Territory (resistance index was 8.2 and 8.1, respectively). For the rest of the samples, the resistance index was 10.0-13.7, which indicates the varieties susceptibility. The presence of the resistance allele of the *Pi-2* gene does not give an advantage in immunity to the rice varieties of the Far Eastern selection.

**Ключевые слова:** *Oryza sativa*, урожайность, индекс устойчивости, гены устойчивости *Pi*

**Key words:** *Oryza sativa*, yield, sustainability index, blast gene resistance *Pi*

Рис *Oryza sativa* L. – высокозначимая культура для земледелия Приморского края. На этой территории его возделывают более 100 лет, с увеличением и сокращением посевных площадей. Значительные колебания рисосеяния на Дальнем Востоке связаны, в том числе с недостатком устойчивых к грибным болезням сортов [1]. На современном этапе развития рисоводства важную роль играет совершенствование защиты культуры от наиболее опасного заболевания – пирикуляриоза, которое серьезно лимитирует формирование стабильно высоких урожаев риса в регионе [2, 3].

В решении этой проблемы большую роль играют сорта, устойчивые к болезням, которые можно выращивать без использования дорогостоящих и токсичных фунгицидов [4, 5]. *Pyricularia oryzae* Cav. (*Magnaporthe oryzae* B. Couch) входит в десятку наиболее вредоносных

грибных патогенов сельскохозяйственных растений [6]. Над созданием толерантных к пирикуляриозу сортов риса работают в большинстве рисосеющих стран мира. Для этой цели широко используют молекулярные маркеры целевых генов, которых известно несколько десятков [4, 7, 8]. Для Приморского края эффективными считают следующие из них: *Pi-9*, *Pi-z(t)*, *Pi-b* и *Pi-ta<sup>2</sup>* [9, 10].

В сортах риса дальневосточной селекции молекулярно-генетическими методами идентифицированы гены устойчивости к пирикуляриозу [11]. При оценке устойчивости части сортов принудительным заражением приморскими изолятами фитопатогена в условиях вегетационного домика они отнесены к средне- и слабоустойчивым [2, 12]. Таким образом, в дальневосточной зоне рисосеяния нет иммунных сортов, абсолютно устойчивых ко всем расам возбудителя пирикуляриоза [2].

Цель исследования – оценка урожайности и устойчивости районированных сортов риса и образцов конкурсного сортоиспытания к пирикулярриозу на искусственном инфекционном фоне в условиях Приморского края.

**Методика.** Работу проводили на четырех образцах риса *O. sativa* конкурсного сортоиспытания и четырех районированных сортах: Долинный, Алмаз (два последних, внесенных в Государственный реестр селекционных достижений РФ), Дальневосточный (самый давний зарегистрированный сорт), Приморский 29 – контроль (используется с этой целью в Госсортоиспытании по 12 зоне).

Рис выращивали на экспериментальной оросительной системе ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» в 2019–2021 гг. согласно разработанной для Приморского края технологии. Почва опытного участка лугово-глеявая, тяжелосуглинистая, пахотный горизонт 17 см. Содержание органического вещества 2,8 %, подвижных форм фосфора 42,0 мг/кг почвы, калия – 203,2 мг/кг, рН – 5,2 (по ГОСТ 26213-92, ГОСТ Р 54650-2011 и ГОСТ 26483-85). Предшественник – чистый пар. В качестве основного удобрения использовали диаммофоску в дозе  $N_{30}P_{78}K_{78}$ . Подкормку в дозе  $N_{46}$  проводили карбамидом. Режим орошения – укороченное затопление. При постановке эксперимента руководствовались методикой селекционных работ ВНИИ риса [13]. Повторность опыта четырехкратная, площадь делянки 25 м<sup>2</sup>, посев рядовой сеялкой СН-16, норма высева 7 млн всхожих зерен на 1 га. Урожай учитывали методом сплошного обмолота.

Изучение устойчивости к пирикулярриозу проводили в условиях вегетационного домика с применением методики М. Yamada et al. [14] и «Методических указаний ...» [15]. Использовали изоляты фитопатогена *P. oryzae* из микологической коллекции центра и моноспоровые изоляты, выделенные из гербарного материала, собранного в производственных посевах риса в Приморском крае. Набор изолятов в годы исследований различался на 80 % и составлял 10...14 шт. В 2019 г. использовали изоляты Л<sub>13</sub>, ВП<sub>10</sub>, В<sub>18с</sub>, В<sub>18ч</sub>, Лл<sub>06-16</sub>, Пл<sub>17</sub>, Хпч<sub>18</sub>, Лст<sub>12-14</sub>, Пл<sub>16</sub>, НИОС<sub>17</sub>; в 2020 г. – К-Р, Р<sub>072</sub>, Нв<sub>9с</sub>, Р<sub>0с7</sub>, 4С<sub>08</sub>, Л<sub>06</sub>, Пл<sub>17</sub>, ХП<sub>17</sub>, ЛЛК, Н<sub>1с</sub><sub>08</sub>, М<sub>10-1</sub>; в 2021 г. – ЛСТ<sub>12</sub>, Гр<sub>07</sub>, Л<sub>05-1</sub>, Лу<sub>11</sub>, Л<sub>05-2</sub>, Чк<sub>20</sub>, Нус<sub>08</sub>, 4<sub>ач</sub>, Чк<sub>20с</sub>, 4<sub>с</sub>, Пл<sub>16</sub>, 5, Пл<sub>17</sub>, Лст<sub>12-14</sub>. Различия в наборах штаммов обусловлены выбором наиболее жизнеспособных из них с высокой спорулирующей способностью. Рассчитывали индекс устойчивости (I<sub>р</sub>) к пирикулярриозу как сумму среднего и высшего баллов поражения, его величина варьирует в пределах от 0 до 15. Увеличение устойчивости сопровождается уменьшением значения индекса.

В четырех образцах риса конкурсного сортоиспытания идентифицировали аллели шести генов устойчивости к пирикулярриозу риса (*Pi-2*, *Pi-9*, *Pi-b*, *Pi-z(t)*, *Pi-1* и *Pi-ta<sup>2</sup>*). ДНК выделяли из 25 растений каждого образца по методике приведенной ранее [11, 16]. Для генов *Pi-1*, *Pi-2* и *Pi-b* использовали соответственно маркеры Rm224, Rm527 и Pi-b, предложенные [8], для гена *Pi-z(t)* – маркер аналогичного названия [5], гены *Pi-9* и *Pi-ta<sup>2</sup>* маркировали праймерами Pi-9 и Pi-ta<sup>2</sup> [17]. Реакцию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 10×ПЦР буфер, 2,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,2 мМ dNTP, по 0,5 мкл прямого и обратного праймеров, 1 ед. Taq ДНК-полимеразы и по 70...120 нг ДНК исследуемых образцов. Амплификацию осуществляли в двухкратной повторности. Использовали температурные профили реакций, рекомендованные в работах [5, 8, 17].

Продукты амплификации разделяли электрофоретически в 1,4 %-ном агарозном геле на основе 0,5×TBE буфера и визуализировали в ультрафиолетовом свете с использо-

ванием системы гель-документирования, предварительно окрашивая 1,0 %-ным раствором бромистого этидия.

Метеоусловия вегетационных периодов 2019–2021 гг. в целом соответствовали биологическим требованиям культуры риса. Сумма активных температур несколько превышали среднепогодную, исключение составил прохладный июнь 2019 г. Почвенной влаги в мае в течение трех лет было достаточно для получения дружных всходов.

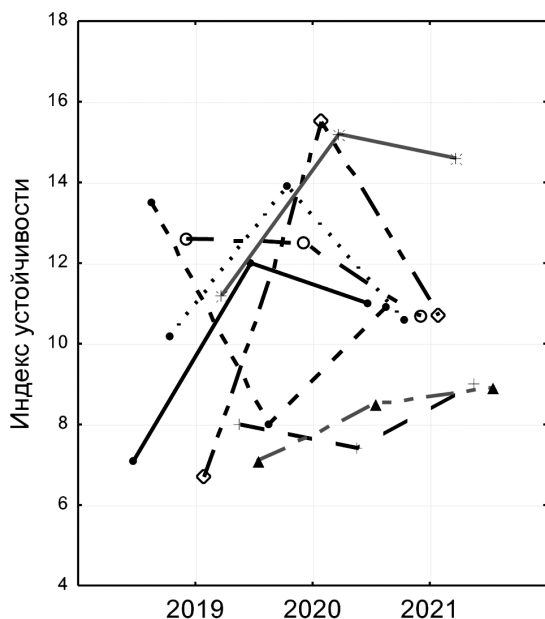
**Результаты и обсуждение.** Средняя урожайность сортов риса за 3 года исследований составила 26,3...34,7 ц/га. Образец конкурсного сортоиспытания 103/5-2-10 значимо превышал контрольный и большинство других образцов по урожайности – 34,7 ц/га. Районированные сорта имели одинаковую урожайность в пределах 27,9...30,5 ц/га (табл. 1).

**Табл. 1. Характеристика образцов конкурсного сортоиспытания и сортов риса *Oryza sativa* L., средние показатели за 2019–2021 гг.**

Образец, сорт	Урожайность, ц/га	Индекс устойчивости
Приморский 29 (контроль)	28,7	10,0
403-16	30,8	10,8
130-9-10	26,3	11,6
103/5-2-10	34,7	11,9
408-15	31,1	11,0
Дальневосточный	30,5	13,7
Долинный	28,9	8,1
Алмаз	27,9	8,2
Результаты дисперсионного анализа	$F_{\phi} = 3,33, F_{05} = 2,84$ $HCP_{05} = 4,15$	$F_{\phi} = 2,06, F_{05} = 2,84$

Изученные сорта характеризовались как слабо- и среднеустойчивые к пирикулярриозу (см. табл. 1). Анализ данных по годам позволил выделить сорта Алмаз и Долинный как стабильно толерантные к фитопатогену – I<sub>р</sub>=8,1...8,2. Контроль Приморский 29 и образцы конкурсного сортоиспытания 408-15 и 403-16 в отдельные годы вели себя как среднеустойчивые – I<sub>р</sub>=7,1...8,0, а в другие годы при заражении иным набором штаммов пирикулярриоза, как поражаемые – I<sub>р</sub> более 10 (см. рисунок). Варьирование в значениях I<sub>р</sub> нивелировало фактический критерий Фишера в дисперсионном анализе, поэтому достоверных различий по величине этого показателя не выявлено. У растений риса сорта Алмаз определен устойчивый аллель гена *Pi-z*, у Долинного – *Pi-ta<sup>2</sup>* [11, 16]. Их наличие гарантировало растениям этих сортов стабильно среднеустойчивый фенотип. В Приморском 29 выявлен аллель устойчивости гена *Pi-2*. В Дальневосточном ни одного из шести детектируемых генов не подтверждено [11]. В результате три сорта ведут себя как среднеустойчивые лишь к отдельным приморским штаммам пирикуляррии, в остальных случаях наблюдается их поражаемость. Приморские исследователи часто используют сорт Дальневосточный в качестве контрольного варианта. На протяжении длительного времени он демонстрирует высокую восприимчивость к *P. oryzae* с индексом I<sub>р</sub>=11,5...13,6 [2, 3, 12], что объясняется давностью возделывания сорта (с 1975 г.) и соответствующей приспособляемостью популяций патогена [2, 6].

У растений образца риса конкурсного сортоиспытания 403-16 идентифицирован аллель устойчивости гена *Pi-2* в полиморфном состоянии – 12 % растений имели аллель восприимчивости. Наиболее урожайный 103/5-2-10 моно-



**Изменчивость устойчивости образцов конкурсного сортоиспытания и сортов риса *Oryza sativa* L. (2019–2021 гг.):** —●— Приморский 29; -■- 403-16; ····- 130-9-10; -◇- 103/5-2-10; -×- 408-15; -◆- Дальневосточный; -▲- Долинный; —+— Алмаз.

морфен по этому аллелю. Образец 130-9-10 полиморфен по двум генам устойчивости: 80 % растений обладали аллелем устойчивости по *Pi-2* и 20 % по *Pi-ta<sup>2</sup>*. В образце 408-15 подтверждены только аллели восприимчивости к пирикулярриозу шести генов (табл. 2). Все четыре образца одинаково поражались местными штаммами *P. oryzae* (см. табл. 1). Их гибридогенное происхождение объясняет полиморфизм по изученным генам. Семеноводство таких сортов без молекулярно-генетического сопровождения вероятнее всего приведет к полной утрате аллелей устойчивости. Можно предположить наличие каких-либо генов устойчивости в дальневосточных районированных сортах риса Приозерный 61, Дарий 23 и Дальневосточный в период их Госсортоиспытания. Сейчас в них никаких аллелей устойчивости не обнаруживается [11]. Поскольку, перечисленные сорта также получены методом гибридизации, они могли со временем потерять первоначальную толерантность вместе с полиморфными генами устойчивости. Таким образом, нарастающая восприимчивость районированных сортов риса может быть следствием взаимобратных изменений в популяциях растений и штаммов патогена: первые теряют аллели устойчивости, вторые приобретают гены авирулентности.

Эффективным для обеспечения резистентности сортов риса в Приморском крае считается ген *Pi-ta<sup>2</sup>* [9, 10].

**Табл. 2. Наличие генов устойчивости к пирикулярриозу в образцах риса *Oryza sativa* L. конкурсного сортоиспытания**

Образец	Ген устойчивости риса к пирикулярриозу					
	<i>Pi-1</i>	<i>Pi-2</i>	<i>Pi-z(t)</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-ta<sup>2</sup></i>	<i>Pi-9</i>
403-16	—	+ / — *	—	—	—	—
130-9-10	—	+ / — *	—	—	+ / — *	—
103/5-2-10	—	+	—	—	—	—
408-15	—	—	—	—	—	—

\* образец полиморфен по гену

В образце 130-9-10 аллелем устойчивости этого гена обладают лишь 20 % растений, чего явно недостаточно для позитивного результата. Аллели устойчивости гена *Pi-2* обнаружены у образцов 403-16, 130-9-10, 103/5-2-10 и сорта Приморский 29 (см. табл. 2). Их наличие в полиморфном или мономорфном состоянии равнозначно аллелю восприимчивости этого гена. Во всех случаях  $I_r=10,0 \dots 11,9$ , что характерно чувствительным сортам риса (см. табл. 1). Однако ген широкого спектра действия *Pi-2* способен давать трансгрессивный гетерозис по устойчивости к метельчатой форме пирикулярриоза в сочетании с некоторыми другими генами семейства *Pi* [18]. Таким образом, для повышения резистентности урожайному образцу конкурсного сортоиспытания 103/5-2-10 необходима интрогрессия дополнительно аллелей устойчивости одного-двух генов с молекулярно-генетическим контролем их гомозиготного состояния.

Ген *Pi-2* имеет минимум пять аллелей (223, 227, 239, 243 и 245 п.н.), и только один из них (239 п.н.) считается аллелем устойчивости к пирикулярриозу [19]. В качестве контроля в ПЦР-анализе мы использовали сорт риса Магнат ростовской селекции, обладающий этим аллелем [20]. В эксперименте по подбору эффективных для дальневосточного рисоводства генов устойчивости к *P. oryzae Pi-2* не участвовал из-за отсутствия соответствующей моногенной линии в коллекции центра [9, 10]. Ген широкого спектра действия *Pi-9* рассматривается китайскими учеными как аллель гена *Pi-2* [21]. В условиях Приморского края *Pi-9* дает весьма положительный эффект [9, 10], и, к сожалению, не обнаруживается в сортах риса [11]. Таким образом, полученные результаты укладываются в концепцию пангенома со значительными вариациями функционального набора генов, отвечающих за агрономически важные признаки [22, 23]. Наличие большого числа генов устойчивости к пирикулярриозу у вида *O. sativa* [4, 7] свидетельствует об их локусах в вариабельной части за пределами пангенома. Любой из генов способен формировать множество аллелей отличных от референсных значений генома. Исходя из этого, для дальневосточной селекции аллелем устойчивости гена *Pi-2* может оказаться любой другой выявленный аллель или даже образован новый, уникальный для региона.

В целом пирамидирование генов – наиболее результативный метод создания резистентных к пирикулярриозу сортов риса [8, 18, 24]. Перспективы дальневосточной селекции на устойчивость к патогену *P. oryzae* связаны в первую очередь с удвоенными гаплоидами, несущими в генопите два-три гена семейства *Pi* в гомозиготном состоянии [25].

Таким образом, по результатам трехлетних исследований в конкурсном сортоиспытании выделился образец риса 103/5-2-10 с урожайностью 35,7 ц/га, что выше стандарта на 6,0 ц/га. Сорта Алмаз и Долинный демонстрируют стабильно среднеустойчивый тип реакции к

различным наборам штаммов *P. oryzae*, циркулирующим на территории Приморского края. Наличие аллеля устойчивости гена *Pi-2* не дает преимуществ в иммуности сортам риса дальневосточной селекции.

#### Литература.

1. Чайка А. К., Ващенко А.П. *Аграрная наука в Приморье (XX-XXI вв.)*. Владивосток: Рея, 2017. 228 с.
2. Ковалевская В.А., Лелявская В.Н., Ковалева А.А. Устойчивость риса к пирикулярриозу в Приморском крае // *Защита и карантин растений*. 2013. № 5. С. 24–26.
3. Клименкова Т.Г., Михайлик Т.А., Лелявская В.Н. Оценка сортообразцов риса на устойчивость к пирикулярриозу // *Дальневосточный аграрный вестник*. 2018. № 4(48). С. 67–74. doi: 10.24411/1999-6837-2018-14082.
4. Identification of three major R genes responsible for broad-spectrum blast resistance in an indica rice accession / W. Xiao, Q. Yang, D. Sun, et al. // *Mol. Breeding*. 2015. Vol. 35. doi: 10.1007/s11032-015-0226-4
5. Molecular screening of blast resistance genes in rice germplasm resistant to *Magnaporthe oryzae* / Y. Liang, B. Yan, Y. Peng, et al. // *Rice Science*. 2017. Vol. 24(1). P. 41–47. doi: 10.1016/j.rsci.2016.07.004.
6. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology / R. Dean, L.V. Kan, Z.A. Preporius, et al. // *Mol. Plant Pathology*. 2012. Vol. 13. No. 4. P. 414–430. doi: 10.1111/J.1364-3703.2011.00783.X.
7. A review of microsatellite markers and their application in rice breeding programs to improve blast disease resistance / G. Miah, M.Y. Rafii, M.R. Ismail, et al. // *Int. J. Mol. Sci.* 2013. Vol. 14. No. 11. P. 22490–22528. doi: 10.3390/ijms141122499.
8. Development of blast-resistant rice varieties based on application of DNA technologies / E.V. Dubina, P.I. Kostylev, S.V. Garkusha, et al. // *Euphytica*. 2020. Vol. 216. Article 162. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10681-020-02698-4> (дата обращения: 18.12.2021). doi: 10.1007/s10681-020-02698-4.
9. Ковалева А.А., Лелявская В.Н., Лукьянович Т.И. Эффективные гены устойчивости к пирикулярриозу риса в Приморском крае / *Современные иммунологические исследования, их роль в создании новых сортов и интенсификации растениеводства*. Матер. Всерос. научн. произв. конф., Большие Вязьмы, 18 ноября, 2009 г. – Большие Вязьмы, 2009. С. 127–132.
10. Санкин А.Ю., Лелявская В.Н., ИТаль Сун. Актуальные в селекционном процессе гены устойчивости к пирикулярриозу риса в условиях Приморского края // *Успехи современной науки*. 2017. Т. 2. № 10. С. 26–28.
11. Илюшко М.В., Ромашова М.В., Гученко С.С. Молекулярное маркирование генов устойчивости к пирикулярриозу в сортах риса дальневосточной селекции // *Аграрная Россия*. 2020. № 10. С. 30–33. doi: 10.30906/1999-5636-2020-10-30-33.
12. Гученко С.С., Суницкая Т.В., Лелявская В.Н. Селекция дальневосточных сортообразцов риса на устойчивость к пирикулярриозу // *Рисоводство*. 2019. № 1(42). С. 47–49.
13. Сметанин А.П., Анрод В.А., Дзюба А.П. Методика опытных работ по селекции, семеноводству, семеноведению и контроль за качеством семян риса. Краснодар: ВНИИ риса, 1972. 156 с.
14. Yamada M., Kiosava S. Proposal of new method for differentiating races of *Piricularia oryzae* Cav. in Japan // *Ann. Phytopathol. Soc. Japan*. 1976. Vol. 42. P. 216–219.
15. Коваленко Е.Д., Горбунова Ю.В., Ковалева А.А. Методические указания по оценке устойчивости сортов риса к возбудителю пирикулярриоза. Москва: ВНИИФ, 1988. 30 с.
16. Идентификация генов устойчивости к пирикулярриозу в сортах риса дальневосточной селекции с использованием ДНК-маркеров / М.В. Илюшко, П.В. Фисенко, Т.В. Суницкая и др. // *Зерновое хозяйство России*. 2017. № 4(52). С. 41–11.
17. Wang J.C., Correll J.C., Jia Y. Characterization of rice blast resistance genes in rice germplasm with monogenic lines and pathogenicity assays / *Crop Protection*. 2015. V. 72. P. 132–138. doi: 10.1016/j.cropro.2015.03.014.
18. Comprehensive evaluation of resistance effects of pyramiding lines with different broad-spectrum resistance genes against *Magnaporthe oryzae* in rice (*Oryza sativa* L.) / Y. Wu, N. Xiao, Y. Chen, et al. // *Rice*. 2019. Vol. 12. Article 11. URL: (дата обращения: 18.12.2021). doi: 10.1186/s12284-019-0264-3.
19. Технология массового скрининга риса на наличие генов устойчивости к пирикулярриозу *Pi-1*, *Pi-2* и *Pi-33* на основе мультиплексного микросателлитного анализа / И.А. Шилов, Ю.В. Анискина, Н.С. Велишаева и др. // *Достижения науки и техники АПК*. 2018. Т. 32. № 11. С. 21–25. doi: 10.24411/0235-2451-2018-11105.
20. Сорт риса Магнат, созданный с помощью биотехнологий / П.И. Костылев, Е.В. Краснова, А.А. Редькин и др. // *Достижения науки и техники АПК*. 2015. Т. 29. № 3. С. 10–12.
21. Marker-assisted selection for rice blast resistance genes *Pi2* and *Pi9* through high-resolution melting of a gene-targeted amplicon / W. Luo, M. Huang, T. Guo, et al. // *Plant Breeding*. 2017. Vol. 136. P. 67–73. doi: 10.1111/pbr.12447.
22. Pronozin A.Y., Bragina M. K., Salina E.A. Crop pangenomes // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021. Т. 25. № 1. С. 57–63. doi: 10.18699/VJ21.007.
23. Pangenomics in crop improvement – from coding structural variation to finding regulatory variants with pangenome graphs / S.F. Zanini, P.E. Bayer, R. Well, et al. // *Plant genome*. 2021. Special Issue. Article: e20177. URL: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/tpg2.20177> (дата обращения: 18.12.2021). doi: 10.1002/tpg2.20177.
24. Development of new rice (*Oryza sativa* L.) breeding lines through marker-assisted introgression and pyramiding of brown planthopper, blast, bacterial leaf blight resistance, and aroma genes / X. Wang, X. Guo, X. Ma, et al. // *Agromony*. 2021. Vol. 11. Article 2525. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4395/11/12/2525> (дата обращения: 18.12.2021). doi: 10.3390/agronomy11122525.
25. Оценка продуктивности удвоенных гаплоидов риса, отобранных в ходе маркер-ориентированной селекции на устойчивость к пирикулярриозу / К.С. Мельничук, С.С. Гученко, М.В. Ромашова и др. // *Рисоводство*. 2021. № 2(51). С. 6–11. doi: 10.33775/1684-2464-2021-5-2-6-11.

Поступила в редакцию 29.11.2021  
После доработки 27.12.2021  
Принята к публикации 25.01.2022