




Резистентность к возбудителю пирикулярриоза и морфобиологические особенности генотипов коллекции *Oryza sativa* L. из разных эколого-географических групп в условиях Кубанской зоны рисосеяния


Т.Л. Коротенко , О.А. Брагина, И.И. Супрун, Ж.М. Мухина, Ю.В. Епифанович, А.А. Петрухненко, Т.А. Хорина

Всероссийский научно-исследовательский институт риса, Краснодар, Россия

Самая распространенная и вредоносная болезнь сельскохозяйственной культуры рис – это «ожог», вызываемый грибом *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr, возбудителем пирикулярриоза риса. Актуальным направлением современной отечественной селекции риса является создание высокоурожайных сортов, устойчивых к этому патогену. Для решения поставленной задачи важен поиск источников и доноров устойчивости к краснодарской популяции гриба среди экотипов различного эколого-географического происхождения. Оценка коллекционного разнообразия риса на устойчивость к пирикулярриозу проведена как на естественном фоне, так и на инфекционно-провокационном. Иммунологическую оценку и фенотипирование проводили в 2015–2017 гг. на 154 сортах вида *Oryza sativa* L. из семи эколого-географических зон возделывания культуры. За годы исследований интенсивность развития болезни по сортам варьировала от 1.1 до 77.8 %. Выявлены различия по устойчивости сортов риса к патогену между экологическими группами и странами. Большинство изученных образцов риса проявляли среднюю устойчивость, выделена 51 резистентная форма. Устойчивые формы чаще встречались среди генплазмы из Китая, Италии, Филиппин и Кореи, а неустойчивые – из африканских стран, Японии, Приморья и Вьетнама. Выделены интродуцированные образцы, резистентные к заболеванию и адаптированные к почвенно-климатическим условиям и технологиям выращивания риса на Кубани, которые включены в селекционную схему создания устойчивых к патогену сортов риса с расширением их генетической основы. Приведены данные вариации морфологических признаков и скорости развития растений сортов международной селекции из 24 стран в условиях юга России. Представлены результаты сравнения генплазмы риса отечественной и зарубежной селекции по степени устойчивости к патогену в условиях естественного заражения в полевом опыте за пять лет. В результате оценки степени устойчивости растений к краснодарской популяции патогена из международного набора сортов-дифференциаторов генов вирулентности гриба определены эффективные гены устойчивости к патогену для селекционных программ юга России и молекулярно-генетического анализа коллекционного разнообразия риса: *Pi-1*, *Pi-z*, *Pi-ta*, *Pi-z5*, *Pi-9*, *Pi-5(t)*, *Pi-t*, *Pi-19*.

Ключевые слова: рис; коллекция; пирикулярриоз; иммунологическая оценка; фенотипирование; гены устойчивости; сорта-дифференциаторы.

Resistance to the blast agent and the morphobiological features of genotypes in the *Oryza sativa* L. collection from various ecological and geographical groups in conditions of Kuban zone of rice growing

T.L. Korotenko , O.A. Bragina, I.I. Suprun, Zh.M. Mukhina, Yu.V. Epifanovich, A.A. Petrukhnenko, T.A. Khorina

All-Russian Rice Research Institute, Krasnodar, Russia

The most common and harmful disease of the agricultural crop rice is a “burn” caused by the fungus *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr, the causative agent of rice blast. The important direction of modern domestic rice breeding is the development of high-yielding varieties resistant to blast. To solve the problem, it is important to search for sources and donors of resistance to the Krasnodar population of the pathogen among ecotypes of different ecological and geographical origin. Evaluation of the rice collection diversity for resistance to blast was carried out both on a natural background and on an infectious-provocative one. Immunological evaluation and phenotyping were carried out in 2015–2017 on 154 varieties of the *Oryza sativa* L. species from 7 ecological and geographical cultivation zones. Over the years of research, the range of variation in the intensity of the disease development in varieties was in the range from 1.1 to 77.8 %. The differences in the resistance of rice varieties to the pathogen between ecological groups and countries have been found. Most of the studied samples have shown medium resistance, there were isolated 51 resistant forms. Most often stable forms were found among the germplasm from China, Italy, the Philippines and Korea, and the unstable ones were from African countries, Japan, Primorye and Vietnam. Introduced samples resistant to the disease were identified and adapted to soil and climatic conditions and rice cultivation technologies of the Kuban, they were included in the breeding scheme for developing pathogen-resistant rice varieties with the extension of their genetic basis. The article presents data on the variation of morphological traits and the rate of development of plants of international

varieties from 24 countries in the conditions of the south of Russia. The results of the comparison of germplasm of domestic and foreign varieties according to the degree of resistance to the pathogen in conditions of natural infection in the field experiment for five years are presented. As a result of the evaluation of plant resistance to the Krasnodar population of the pathogen, the effective genes for resistance to the pathogen for breeding programs of the south of Russia and the molecular genetic analysis of the rice collection variety were determined: *Pi-1*, *Pi-z*, *Pi-ta*, *Pi-z5*, *Pi-9*, *Pi-5(t)*, *Pi-t*, *Pi-19*.

Key words: rice; collection; blast; immunological evaluation; phenotyping; genes of resistance; differentiator varieties.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

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 эколого-географических групп в условиях Кубанской зоны рисосеяния. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(1):69-78. DOI 10.18699/VJ18.333

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Korotenko T.L., Bragina O.A., Suprun I.I., Mukhina Zh.M., Epifanovich Yu.V., Petrukhnenko A.A., Khorina T.A. Resistance to the blast agent and the morphobiological features of genotypes in the *Oryza sativa* L. collection from various ecological and geographical groups in conditions of Kuban zone of rice growing. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(1):69-78. DOI 10.18699/VJ18.333 (in Russian)

Сельскохозяйственная культура рис имеет большое значение в мировой экономике и продовольственной безопасности 116 рисопроизводящих стран. Это обусловлено высокой адаптивностью культуры к условиям произрастания и мировыми тенденциями использования. Н.И. Вавилов считал центром происхождения *Oryza sativa* индийский очаг, где рис находится «в культуре в огромном сортовом разнообразии и дико». По происхождению и приспособленности к климату выявлено восемь эколого-географических групп (ЭГГ) *O. sativa* L., в которых растительные формы риса значительно отличаются друг от друга по биологическим, морфологическим и хозяйственно ценным признакам (Вавилов, 1926; Гушин, 1930; Ляховкин, 2005). Поиск родительских форм с ценными признаками, отвечающими требованиям нового сорта, среди генетического разнообразия культуры всегда остается актуальным (Соколова, 1969).

Основной рисопроизводящий регион России (80 % от общего объема производства риса) – Краснодарский край. Сортосмена и использование новых высокоурожайных сортов риса позволили получить за последние семь лет дополнительную прибыль в размере 7 млрд руб. (Гаркуша и др., 2015).

Немаловажную роль в снижении урожайности зерновых культур играют грибные болезни. Поражая надземные части растения, они вызывают отмирание тканей. Во всех рисосеющих странах, в том числе в России, основным патогеном, приводящим к значительным потерям урожая риса, является гриб *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr – возбудитель пирикулярриоза (*Pyricularia oryzae* Br. et Cav.). Пирикулярриоз риса возглавляет десятку наиболее опасных заболеваний и является одной из причин голода в странах Азии и Африки. Ввиду высокой спонтанной изменчивости гриба *M. grisea*, его полевые популяции обычно представлены смесью рас с различной вирулентностью и агрессивностью (Bidaux, 1978; Горбунова и др., 1987; Ковалевская, 1990; Волкова, Мухина, 2004;

Касьянов, 2008). Известно более 30 физиологических рас возбудителя, отличающихся своей агрессивностью к отдельным сортам риса. Наиболее многочисленные расы патогена обнаружены в США, Индии и на Филиппинах (Telebanco-Yanoria et al., 2008; Pandey, 2016; <https://www.syngenta.kz/news/ris/pirikulyariroz-risa/>). В настоящее время у риса выявлено свыше 100 генов и более 350 локусов количественных признаков, детерминирующих устойчивость к *P. oryzae* (Tanweer et al., 2015; <http://www.shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/top/top.jsp>).

Характер проявления пирикулярриоза зависит от агроклиматических условий и генотипа. В условиях влажной теплой погоды на восприимчивых сортах риса часто обнаруживаются все формы поражения: узловая, метельчатая и листовая. Специалисты отмечают, что под действием других микроорганизмов патоген в почве обычно погибает, но хорошо перезимовывает на ее поверхности (Романова и др., 2009). Урожайность зерна значительно снижается при раннем заражении восприимчивых сортов, причем в разных странах ежегодные потери урожая риса могут варьировать от 5 до 90 % (Гаркуша и др., 2015; Дубина и др., 2015; Дубина, 2016). По данным иммунологов, цикличность появления эпифитотий пирикулярриоза в Краснодарском крае составляет 10–12 лет. В рисоводческой отрасли региона известна эпифитотия 2013 г., когда пирикулярриозом оказалось поражено более 20 % посевов, а потери урожая зерна превысили 100 тыс. т (Зеленский, 2016). Для защиты растений от патогена во многих странах эффективно используют фунгициды. Одновременно применяют и экологически безопасные способы борьбы с болезнями: сортосмению, расширение генетического разнообразия, внедрение сортов с эффективными генами устойчивости к патогену, вовлечение в селекционный процесс иммунных генотипов (Ковалев и др., 2006; Зеленский, 2013; Дубина и др., 2015).

Практически во всех рисосеющих странах ведется селекция на устойчивость риса к этой болезни. Специалисты

отмечают, что длительная устойчивость к пирикулярриозу не может быть обеспечена присутствием одного гена расоспецифической устойчивости, так как популяции гриба обладают способностью быстро мутировать и поражать формально устойчивые сорта (Witcombe, Nash, 2000; Sopaway-Vormans et al., 2003; Коновалова, Соболева, 2010). Продолжительность «полевой жизни» сортов с расоспецифическим типом устойчивости ограничена тремя-пятью годами (Коломиец, Коваленко, 1991; Санин, Назарова, 2010; Зеленский, 2016). С другой стороны, сорта, обладающие только полевой (горизонтальной) устойчивостью (несущие QTL – количественные локусы), могут частично поражаться болезнью на естественном фоне и при искусственном заражении, при этом растение проявляет среднюю устойчивость к патогену. Некоторые ученые пришли к заключению, что горизонтальная (полевая) устойчивость не расоспецифична, наследуется полигенно, действует в равной степени против всех рас и обеспечивает частичную, наиболее длительную защиту риса от пирикулярриоза (Bidaux, 1978; Коломиец, Коваленко, 1991; Зеленский, 2013, 2016).

С 1982 г. на базе грузинского филиала ВНИИ фитопатологии был открыт инфекционный питомник для оценки риса на устойчивость к пирикулярриозу, где сотрудники ряда институтов, в том числе ВНИИ риса, вели целенаправленную работу по созданию иммунных сортов. Итогом многолетних экспериментов стали сорта с расоспецифической устойчивостью к патогену: Паритет, Бластоник, Витязь, Водолей, Талисман и Снежинка (Зеленский, 2011). Отечественной селекцией создан ряд сортов с полевой устойчивостью к пирикулярриозу: Лидер, Атлант, Гамма, Кумир, Южный, Олимп, Виктория, Партнер и др. Специфика селекции устойчивых к грибным болезням сортов риса заключается в выборе реципиентной родительской формы, подборе эффективных генов устойчивости для формирования иммунитета и прогнозе стабильности устойчивости сорта с этой комбинацией генов (Tanweer et al., 2015; Зеленский, 2016). Однако растения риса с наиболее благоприятным сочетанием генов устойчивости встречаются редко, при этом резистентность может отрицательно коррелировать с хозяйственно ценными признаками. В настоящее время по приоритетным проблемам селекции во ВНИИ риса ведется создание «признаковых коллекций», куда включены генотипы, различающиеся географическим и генетическим происхождением и позволяющие преодолеть уязвимость культуры к внешним стрессам (Коротенко и др., 2014, 2017).

Цель работы: в экологических условиях Краснодарского края провести фенотипирование сортов риса из различных рисосеющих регионов мира по устойчивости к местной популяции патогена пирикулярриоза и изучить их разнообразие, выделить источники признака и определить эффективные гены устойчивости для молекулярно-генетического анализа генофонда.

Материалы и методы

Полевые исследования выполняли в 2015–2017 гг. на экспериментальном орошаемом участке института (г. Краснодар) в мелкоделяночном опыте коллекционного питомника УНУ «Коллекция ВНИИ риса». Фитопатологическую

оценку образцов риса проводили на провокационном фоне инфекционного питомника лаборатории земледелия. Закладку опыта, учеты и наблюдения, визуальные оценки осуществляли согласно общепринятым методикам: «Методики опытных работ по селекции, семеноводству, семеноведению и контролю за качеством семян риса» (Сметанин и др., 1972); «Методические указания по изучению мировой коллекции риса и классификатор рода *Oryza* L.» (1982). Оценка устойчивости к возбудителю пирикулярриоза *P. oryzae* – по методике ВНИИ фитопатологии (Москва) (Методические указания..., 1988).

Для обработки экспериментальных данных применяли методы математической статистики: параметры описательной статистики (среднее арифметическое для каждой группы, стандартное отклонение, ошибку средней, размах варьирования), наименьшую существенную разность (HCP_{05}) рассчитывали однофакторным дисперсионным анализом; коэффициенты корреляции Пирсона между признаками – корреляционным анализом, построение диаграмм и гистограмм выполняли графическим методом с использованием пакетов программ Microsoft Excel и Statistica 6.0. Предварительно в течение пяти лет в коллекционном питомнике при равных условиях выращивания в условиях естественного заражения был проведен скрининг по типу реакции более 1500 интродуцированных сортов риса. Для оценки растений на искусственном инфекционном фоне были выбраны зарубежные формы семи эколого-географических групп (ЭГГ). При подборе сортов и дифференциации рисосеющих стран по ЭГГ происхождения риса использовали информационный ресурс института «Банк данных образцов коллекции риса посевного *Oryza s. L.*».

Материалом для исследования послужили 154 сорта-образца риса коллекции ВНИИ риса из 24 стран, 2 сорта-стандарта (восприимчивый Победа 65 и устойчивый Авангард), а также 6 сортов из международного набора сортов-дифференциаторов (Китай, Япония, Индия, Филиппины) и 26 моногенных линий риса (Япония и Филиппины) с известными генами устойчивости для идентификации рас возбудителя пирикулярриоза: *Pi-1*, *Pi-3*, *Pi-9*, *Pi-19*, *Pi-20*, *Pi-33*, *Pi-40*, *Pi-a*, *Pi-b*, *Pi-i*, *Pi-k*, *Pi-kh*, *Pi-kp*, *Pi-ks*, *Pi-km*, *Pi-sh*, *Pi-t*, *Pi-ta*, *Pi-ta2*, *Pi-z*, *Pi-z5*, *Pi-zt*, *Pi-5(t)*, *Pi-7(t)*, *Pi-11(t)*, *Pi-12(t)*.

Ежегодный сбор инфицированного пирикулярриозом материала на полях рисосеющих хозяйств восьми районов Краснодарского края обеспечил высокое качество синтетической популяции патогена. Иммунологическая оценка сортов на резистентность к данному заболеванию базировалась на создании жесткого искусственного инфекционного фона. Для заражения использован природный изолят гриба *M. grisea*, который выделяли из образцов растений с хорошо выраженными симптомами заболевания. Чашки с образцами экспонировали в термостате при температуре 27 ± 1 °С. Наблюдение за ростом гриба начинали через 48 ч под биноклярной лупой при 20–50-кратном увеличении. После появления спорония под микроскопом при увеличении $\times 120$ визуально определяли идентичность конидий гриба виду *M. grisea*. При достижении колониями гриба диаметра от 0.5 до 0.75 от размера чашки Петри их рассеивали. Сухой споровый

материал получали из чистой 14-дневной культуры гриба со споруляцией не ниже 20 млн конидий на чашку Петри. Растения инокулировали суспензией спор в наиболее уязвимые фазы развития риса: кущение (5–7 листьев), выметывание–цветение. Норма расхода сухого спорового материала – 5 мг/м² при 100 % всхожести спор, на делянку – 2.5 мг. Заражение проводили в вечерние часы, в период выпадения росы и при отсутствии ветра.

Устойчивость сортообразцов риса определяли по поражению листьев, узлов, стеблей и метелки и оценивали индекс развития болезни (ИРБ, %). Поражаемость растений листовой формой пирикулярриоза определяли через 10 и 20 дней после инокуляции, а узлов и метелки растений риса – в фазу молочно-восковой и полной спелости зерна. Учитывали два показателя: тип реакции (в баллах) и интенсивность поражаемости растений (в %). Использовали балльную шкалу Международного института риса (IRRI) по степени поражения растений, где 0 – поражение отсутствует (тип устойчивости: высокоустойчивые); 1–3 балла – единичные коричневые точки (устойчивые формы); 5–6 баллов – типичные пятна пирикулярриоза, поражено от 10 до 25 % площади листа (среднеустойчивые); 7–9 баллов – поражено от 50 до 100 % площади листа (восприимчивые и неустойчивые формы). По индексу ИРБ сорта классифицируют на категории: устойчивые – 0–25 %, среднеустойчивые – 25.1–50 %, неустойчивые – более 50 %.

Результаты

Основные этапы данной работы – изучение и выявление источников устойчивости риса к пирикулярриозу среди видового разнообразия коллекции *Oryza s. L.* На рис. 1 представлены формы проявления болезни: листовая и метельчатая. Считают, что устойчивость сорта к грибным болезням на всех этапах патологического процесса определяется генетическими, морфологическими, анатомическими и физиологическими факторами. По морфобиологическим и селекционным параметрам значительный объем изучаемых экотипов коллекции отличается от возделываемых в регионе сортов риса.

В период с 1956 г. по настоящее время собран генофонд коллекции ВНИИ риса, который включает 6.9 тыс. образцов подвидов *indica* и *japonica* *Oryza s. L.* 82 разновидностей из восьми эколого-географических рисосеющих зон, адаптированных к агроклиматическим условиям юга России. В рабочую коллекцию включены стародавние и современные отечественные образцы (92 %), остальные – представители из стран ближнего зарубежья. Интродукционный фонд коллекции включает генотипы из 40 стран мира. Более половины (51 %) – это сорта европейской ЭГГ, наиболее многочисленная группа (34 %) – филиппинские сорта, а доля остальных не превышает 10 % (рис. 2). Согласно А.Г. Ляховкину (2005), к подвиду *japonica* (*sativa*) относятся сорта восточной, европейской, среднеазиатской и иранской групп, а к подвиду *indica* – южноазиатской, филиппинской, африканской и латиноамериканской (южная зона мирового рисосеяния). Однако анализ паспортных данных сортов коллекции ВНИИ риса по таксономической принадлежности свидетельствует, что сорта обоих подвидов имеются среди всех ЭГГ, что является резуль-

татом тенденции современной селекции этой культуры в рисосеющих странах.

Полевая оценка в коллекционном питомнике сортов риса из рабочей коллекции, национальной коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова и интродукционного фонда в условиях естественного заражения показала, что большинство зарубежных сортов (в пределах 47.8–49.4 %) характеризовалось высокой и средней устойчивостью к пирикулярриозу. Неустойчивых образцов (9 баллов) за годы исследований выявлено не было (табл. 1). Между тем среди генетического разнообразия из отдаленных рисосеющих регионов форм, восприимчивых к краснодарской популяции пирикулярриоза, наблюдалось больше (в среднем 4.3 %), чем среди образцов местной селекции (в среднем 1.6 %).

Примечательно, что большинство образцов зарубежной селекции в климатических условиях 2014–2015 гг. оценены как среднеустойчивые и восприимчивые к патогену пирикулярриоза, а условия выращивания 2016–2017 гг. отмечены как благоприятные для культуры – более 80 % образцов показали резистентность к возбудителю *P. oryzae* на естественном фоне.

Дальнейшие исследования были направлены на выявление иммунных форм на инфекционном фоне и фенотипирование сортов риса из 24 стран (табл. 2). Среди исследуемых на провокационном фоне 154 сортов были представители семи ЭГГ: из восточной группы – 19 сортов, южноазиатской – 20, филиппинской – 32, среднеазиатской – 10, европейской – 63, африканской – 5, латиноамериканской – 5 сортов. Изучаемая группа сортов была представлена 26 ботаническими разновидностями; 11.6 % образцов относились к подвиду *indica*, 88.4 % – к подвиду *japonica*. Выявлены географические закономерности в проявлении устойчивости растений к возбудителю пирикулярриоза: сорта латиноамериканского, филиппинского и среднеазиатского происхождения обладали большей резистентностью. Относительно высокие средние значения развития болезни отмечены в южноазиатской и африканской группах. Источники устойчивости к патогену местной популяции гриба выделены практически из всех ЭГГ рисосеяния, кроме африканской (Египет, Нигерия, Мадагаскар).

В каждой ЭГГ имелись как резистентные, так и неустойчивые формы, причем среднеустойчивых форм оказалось больше. Корреляционным анализом взаимосвязи между устойчивостью к патогену пирикулярриоза и таксономической принадлежностью сорта не выявлено ($r = 0.14$, $p < 0.05$). Изучение выборки генотипов риса из различных регионов мира показало их значительную вариабельность по морфобиологическим признакам и резистентности к патогену местной популяции пирикулярриоза (см. табл. 2, рис. 3). На фоне искусственного заражения между сортами наблюдался высокий полиморфизм по интенсивности развития болезни, ИРБ варьировал от 1.1 до 77.8 %. С использованием фитопатологического теста из коллекции выделено 38 неустойчивых форм. Значительная вариабельность степени поражения грибом *M. grisea* в период вегетации риса отмечена у генотипов из Украины, Румынии, России, Казахстана, Филиппин, Приморья (см. рис. 3). По нашим данным, в рассматриваемой выборке

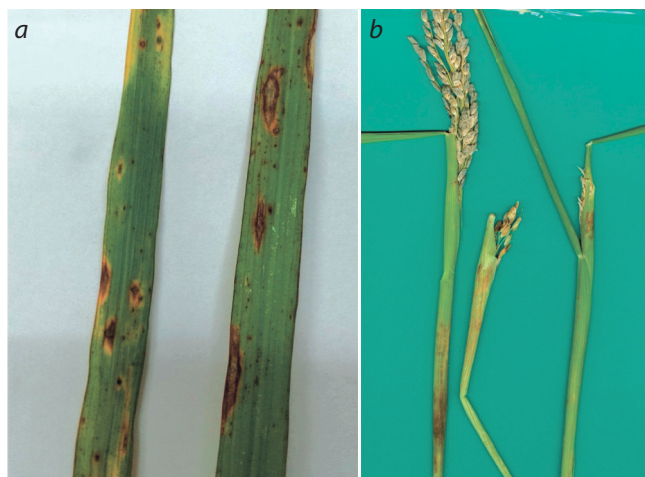


Fig. 1. Infection of rice by *Pyricularia oryzae* conidia: (a) leaf damage, (b) panicle damage.

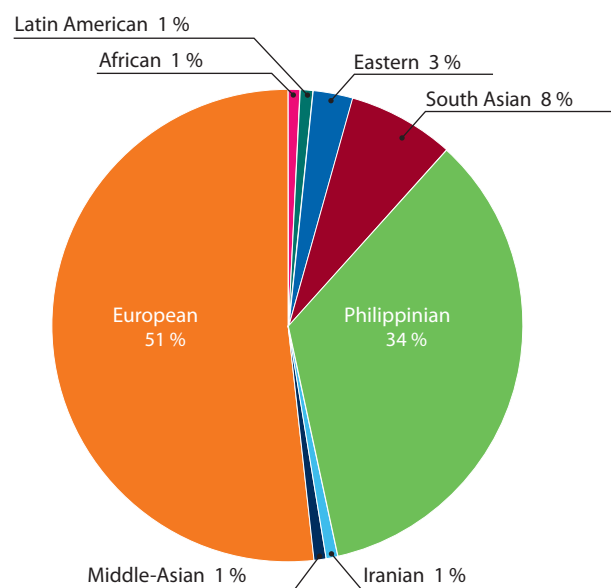


Fig. 2. Origins of rice accessions in the collection of the All-Russia Rice Research Institute as of 2017.

доля устойчивых сортов с относительно низкими показателями степени поражения выше из стран: Япония, Корея, Китай, Италия, США и Бразилия, где интенсивно ведется селекция на иммунитет к грибным болезням.

Распространение генов устойчивости риса к пирикулярриозу в районах мирового рисосеяния определяется разнообразием возделываемых сортов. Г.Л. Зеленский (Зеленский, Шаталова, 2013; Зеленский, 2016) отмечает, что в Индии, Китае, США и некоторых африканских странах, где выращивают множество сортов и сложились благоприятные для развития патогена климатические условия, обнаруживается наибольшее число генов устойчивости и максимальное разнообразие генов вирулентности *P. oryzae*, подавляющих устойчивость сортов риса.

Кроме того, сообщается, что иммунологические изменения сортов могут происходить и в связи с изменением условий их выращивания (Зеленский, Шаталова, 2013).

Table 1. Percentages of rice accessions (Russia-bred, from the national VIR collection, and introduced) belonging to different grades of rice blight resistance in the field conditions of the Kuban region

Year	Susceptible (7 points)	Medium-resistant (5–6 points)	Resistant (1–3 points)
Experimental collection			
2012	0.7	66.7	32.6
2013	1.3	64.3	34.4
2014	1.8	65.6	32.6
2015	3.7	21.4	74.9
2016	1.3	15.6	83.1
2017	0.8	17.1	82.1
Mean	1.6	41.8	56.6
National VIR collection			
2012	1.8	53.5	44.7
2013	0.6	61.2	38.2
2014	1.7	81.6	16.7
2015	3.7	62.6	33.7
2016	2.2	16.1	81.7
2017	2.3	16.3	81.4
Mean	2.1	48.5	49.4
Introduction			
2012	4.2	55.5	40.3
2013	9.3	34.0	56.7
2014	2.1	77.7	20.2
2015	9.2	77.3	13.5
2016	0.7	13.8	85.5
2017	0.4	28.5	71.1
Mean	4.3	47.8	47.9

На фоне сильного поражения восприимчивого сорта-стандарта Победа 65 (ИРБ = 68.9 %) был выделен 51 устойчивый генотип, что составило 33 % от числа изученных. У устойчивого стандартного сорта Авангард величина ИРБ составляла 8.7 %, тогда как у других резистентных форм она варьировала от 1.1 до 24.4 %. Проведенные исследования позволили оценить генотипические особенности образцов и отобрать наиболее перспективные для отечественной селекции. Представленная выборка сортов (табл. 3) – это резистентные к местной популяции патогена формы риса, адаптированные к экологическим условиям региона, различающиеся происхождением, габитусом и морфобиологическими особенностями растений.

Успех селекции риса на иммунитет зависит не только от генетического потенциала родительских форм, но и от надежности генов устойчивости к природной популяции гриба *M. grisea* в региональном аспекте и научно обоснованно-

Table 2. Variation of traits in rice accessions studied in the Kuban region with regard to origin (countries and ecogeographical groups). Data are averaged over 2015–2017

Ecogeographical group	Country of origin	Disease grade	Vegetation duration, min–max	Plant height, cm, min–max	Resistance score	
					to the agent in the field	to lodging*
1. Eastern	Russia, Primorskiy Kray	51.1	90–105	77–90	1–3	1–5
	Korea	22.8	108–135	84–95	1–3	1–3
	Japan	38.3	95–100	47–82	1–3	3–5
	Group mean	37.4±4.2	101.1±3.1	81.9±6.3		
2. South-Asian	Azerbaijan	55.1	110–118	106–110	1	3–5
	India	41.4	118–130	90–95	1	1–3
	Vietnam	62.7	120–125	95–118	1	1–3
	China	27.6	95–135	69–107	1–3	1–3
	Turkey	38.7	110–125	85–112	1–3	1
	Thailand	29.8	118–122	84–92	1	1
	Group mean	43.6±1.7	114.2±2.7	91.3±5.4		
3. Philippines	Philippines (IRRI varieties)	34.8	105–150	65–115	1–3	1
	Group mean	34.8±5.2	124.6±5.2	91.0±5.2		
4. Middle-Asian	Kazakhstan	35.7	95–110	54–130	1–5	1–3
	Uzbekistan	10.5	115–118	86–98	1–3	3–5
	Group mean	22.2±1.3	105.7±1.7	88.9±9.5		
5. European	Russia, Krasnodar	35.8	95–123	67–120	1–5	1–5
	Russia, Rostov	45.0	105–120	82–120	1–3	1–3
	Hungary	55.6	110–112	96–100	1	1–7
	Italy	32.9	112–122	74–92	1	1
	France	33.8	108–110	91–95	1	1–3
	Romania	33.9	106–118	67–110	1–3	1–3
	Greece	26.7	115–120	87–94	1	1
	Bulgaria	46.7	100–108	91–96	1	1–5
	Ukraine	37.9	98–116	82–102	1–3	1–5
Group mean	38.7±3.1	110.0±2.5	88.1±7.2			
6. African	Egypt	39.3	125–132	83–89	1	1
	Madagascar	63.4	108–130	96–110	1–3	1–3
	Nigeria	63.3	115–150	86–90	1	1–3
	Group mean	54.8±1.4	121.0±4.2	94.4±3.7		
7. Latin American	United States	30.6	120–132	68–96	1–3	1
	Brazil	17.8	125–130	78–93	1	1
	Group mean	24.2±1.7	126.4±2.0	82.0±3.1		

* Lodging resistance scoring: 1, highly resistant; 3, resistant; 5–medium-resistant; 7, prone.

ванного их использования (Tanweer et al., 2015; Зеленский, 2016). Генотипы источников иммунитета с известными генами (международный набор сортов-дифференциаторов) поступил в коллекцию ВНИИ риса из IRRI и широко используется для молекулярно-генетических и селекционных работ. Результаты трехлетнего испытания сортов

зарубежной селекции, индикаторов генов устойчивости (носителей генов), представлены в табл. 4.

Характер изменчивости типа реакции некоторых сортов-дифференциаторов, обладающих различными генами устойчивости, на заражение в разные годы исследований указывает на недостаточную эффективность этих генов

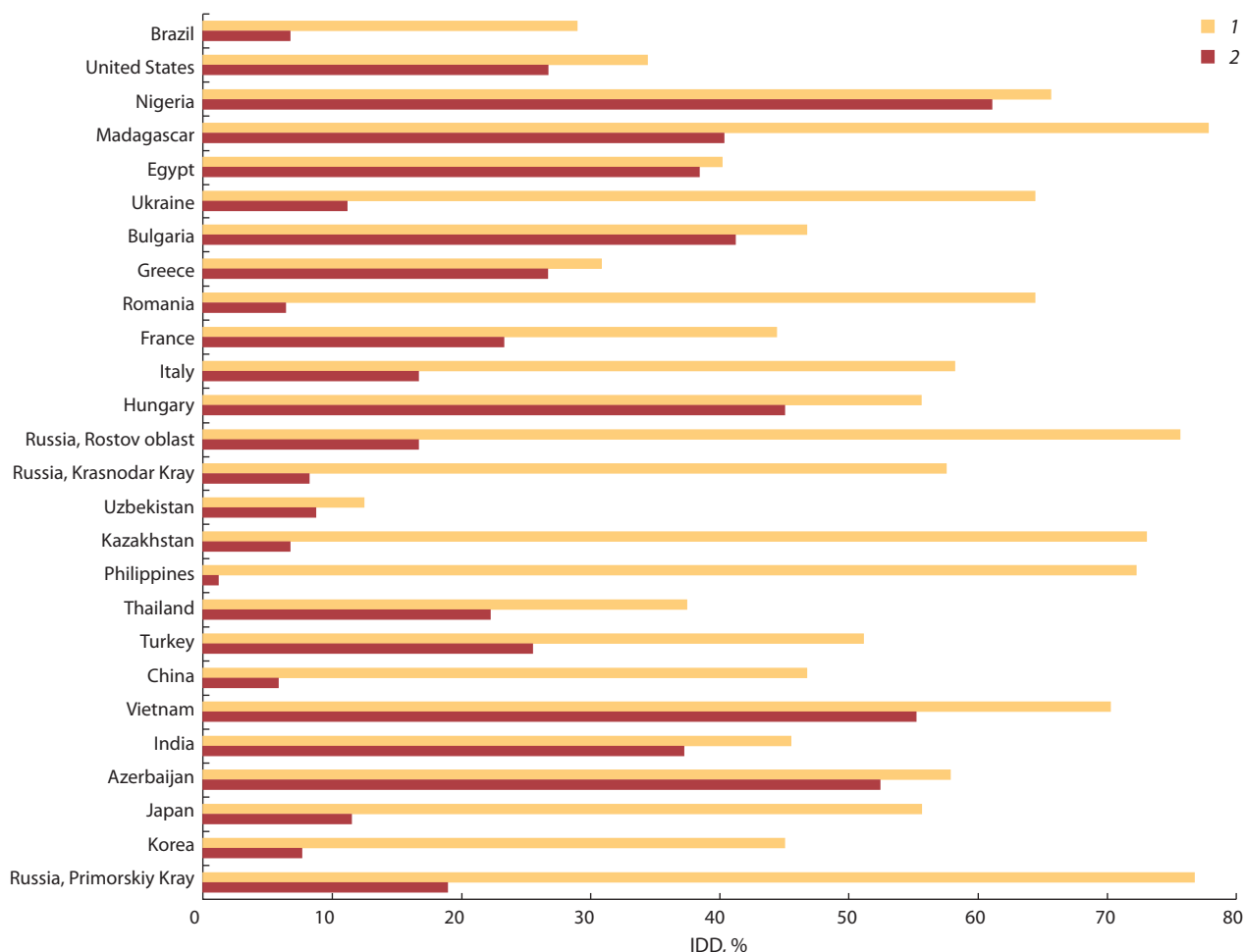


Fig. 3. Variation in disease gradation in rice varieties from 24 countries infected by the Krasnodar population of the rice blight agent. 1 – the maximum value; 2 – min.

к патогену красnodарской популяции. Согласно данным мониторинга в период 2015–2017 гг., в экологических условиях Краснодарского края симптомы заражения патогеном *P. oryzae* отсутствовали во всех случаях у сортодифференциаторов с генами: *Pi-1*, *Pi-z*, *Pi-ta*, *Pi-z5*, *Pi-9*, *Pi-5(t)*, *Pi-t*, *Pi-19*.

Обсуждение

В отличие от азиатских стран, где рис произрастает и выращивается издревле, в России селекционные исследования этой культуры были начаты в 1926 г. на Дальнем Востоке, в Приморском крае. На Кубани Н.И. Вавиловым селекционный центр по рису был организован в 1931 г. (Краткий отчет..., 1971; Ляховкин, 2005; Ковалев, 2016). Анализ состава родословных отечественных сортов риса показал, что стародавние сорта по сравнению с современными создавались на основе более разнообразной генплазмы мировой коллекции ВИР. Ввиду «гонки за высокой урожайностью» наблюдалась «генетическая эрозия», увеличились нормы внесения минеральных удобрений под рис, что благоприятно для развития заболеваний данной культуры (Зеленский, Шаталова, 2013). Полагают, что поражаемость сортов болезнями связана с длительностью

их возделывания, у большинства иммунные свойства ослабевают (Ковалевская, 1990; Санин, Назарова, 2010; Зеленский, 2016). В наших исследованиях получены противоречивые данные: стародавние сорта Краснодарский 86, Кулон, Краснодарский 424, Снежинка, неоднократно пересеваемые, сохраняют высокую устойчивость к нынешним расам пирикулярриоза в регионе. В их родословной сорта: Балилла гр. гр. (Португалия), Каталая, Кендзо (Китай), Водяной рис (Маньчжурия). Учитывая, что современные сорта Новатор, Шарм, Флагман, Рапан, Диамант, возделываемые в Краснодарском крае, не обладают достаточной устойчивостью к пирикулярриозу, существует необходимость поиска доноров устойчивости среди широкого генетического разнообразия. Вероятно, ввиду генетической неоднородности коллекционного материала, эпифитотийная ситуация 2013 г. на полях Краснодарского края не нанесла существенного урона продуктивности растений в коллекционном питомнике. Отмечено лишь увеличение доли восприимчивых сортов среди интродукции до 9.3 % (см. табл. 1).

По результатам иммунологической оценки выявлена очень низкая устойчивость к красnodарской популяции патогена сортов из Приморья (Россия). Восприимчивыми

Table 3. Blight-resistant rice forms in the Kuban rice-growing region

Accession	Origin	IPB, %	Plant height, cm	Flowering–complete maturity interval, days	Botanical variety	Flag leaf area, cm ²	Flag leaf angle, deg	Pubescence, score*
Avangard-st.	Uzbekistan	8.7	98.0	78–118	<i>vulgaris</i>	37.5	45	7
Kulon	Russia	8.3	80.2	75–112	<i>italica</i>	33.4	80	5
Snezhinka	»	15.5	105.0	80–120	<i>gilanica</i>	20.7	120	3
Ми 07-980	Primorskiy Kray	18.9	81.0	57–95	<i>italica</i>	20.6	70	5
Long Ting 12	Japan	11.5	66.5	62–98	<i>italica</i>	16.3	45	5
Ishikari	»	24.4	77.4	58–95	<i>italica</i>	14.5	70	5
Pyongyang 21	Korea	16.7	89.3	92–130	<i>italica</i>	22.4	30	5
Pyongyang 3	»	7.6	92.0	95–135	<i>s. vulgar</i>	19.0	20	5
Zhongyov 340	China	13.3	98.3	88–128	<i>gilanica</i>	28.0	10	1
Long ting 15	»	5.8	69.3	60–95	<i>italica</i>	20.5	30	5
Deshan B	»	6.2	79.5	71–105	<i>italica</i>	30.7	35	3
Pak-li	Kazakhstan	14.8	95.1	63–95	<i>mutica</i>	33.4	90	5
KazNllr 7	»	6.7	75.1	74–112	<i>n. apicul.</i>	34.8	40	5
Oceano	Italy	16.7	75.0	78–118	<i>gilanica</i>	29.5	80	1
Cristal	Romania	22.2	89.0	71–106	<i>italica</i>	31.9	80	3
Chirnogi 16	»	6.4	67.4	76–115	<i>italica</i>	20.6	80	5
84059-TR 787	France	22.3	91.2	73–108	<i>italica</i>	24.6	45	5
N15	Philippines	10.4	107.0	74–115	<i>sundens</i>	25.5	50	5
03485/02 363	»	3.3	84.3	101–140	<i>italica</i>	29.5	20	3
AA 3227/07	»	1.1	83.6	80–120	<i>italica</i>	22.6	20	3
AA 40418 Duar	»	3.4	110.0	75–110	<i>ochracea</i>	31.4	30	3
IR 73694-41	Thailand	22.2	84.3	78–118	<i>italica</i>	23.4	30	5
Onda	United States	18.9	94.0	72–110	<i>gilanica</i>	31.6	95	3
Blucbelle	Brazil	6.7	78.2	91–130	<i>isabelica</i>	18.0	30	3
HCP ₀₅		3.27	5.46					

* Flower glume pubescence scoring: 1, smooth; 3, slightly uneven; 5, uneven, 7, slightly pubescent.

к возбудителю пирикулярриоза среди изученных сортов оказались: Ханкайский 52, Ханкайский 429, Приморский 29, Дальневосточный (Приморье), Дон 4283 (Ростов), Lieto (Италия), Серпневий, Онтарио (Украина), Казер 6, Estraglum, Ару (Казakhstan), Dumarea (Румыния), WJ 8 (Вьетнам), N 50, ПВ-1 IRBLZ-FV, IRBLII-ZH, IRBL 20-IR 24, IRBLta2-IR64 (Филиппины), Ita-150 (Нигерия), 9658101 Пак-1 (Мадагаскар), Yachimiori, Fuku-Juki, Kito-kogane, Hashiri moshi (Япония), AA 30146/2011 (Африка).

Изучаемый набор сортов включал формы всех групп спелости. Размах изменчивости по скорости развития растений риса между сортами составил 45 дней (см. табл. 2). Скороспелость в условиях Кубани характерна сортам из Японии и Казахстана. Позднеспелые генотипы из Индии, Филиппин, Египта, Нигерии, США и Бразилии с периодом вегетации до 150 дней отнесены к фоточувствительным. Растения сортов риса из Азербайджана, Приморья, Узбекистана, Венгрии и Украины отличались низкой устойчивостью к полеганию. Среди низкорослых генотипов

из Японии и Филиппин выявлены холодоустойчивые формы. Примечательно, что исследуемые сорта риса ввиду широкого охвата территорий их происхождения, различающихся агроклиматическими условиями, были представлены разными морфотипами с высоким полиморфизмом признаков. При этом в каждой ЭГГ выявлены формы риса отечественного среднерослого морфотипа с компактной формой куста и вертикальной компактной метелкой. Вероятно, это результат селекции на урожайность в рисосеющих странах. Среди представителей вида морфотипы с эректоидным положением флагового листа – преимущественно из Китая, Филиппин и Кореи, а с наибольшей площадью листовой поверхности – из Турции, Вьетнама, Индии и США.

Высокий полиморфизм по размерам листовой поверхности наблюдался в филиппинской, южноазиатской и европейской группах, наименьший – в восточной ЭГГ. Большее число восприимчивых к патогену форм риса выявлено среди сортов с высокими темпами развития рас-

Table 4. Phytopathological testing of a set of differentiation varieties of the races of *Magnaporthe grisea* to a local, synthetic pathogen population, 2015-2017

Gene of resistance to blast	Category of resistance to blast, based on the type of rice plant reaction		
	2015	2016	2017
<i>Pi-a</i>	Medium resistant	Resistant	Resistant
<i>Pi-k</i>	»	»	»
<i>Pi-ks</i>	»	»	Medium resistant
<i>Pi-kp</i>	»	»	Resistant
<i>Pi-1</i>	Resistant	»	»
<i>Pi-z</i>	»	»	»
<i>Pi-sh</i>	Medium resistant	»	»
<i>Pi-ta</i>	Resistant	»	»
<i>Pi-zt</i>	»	Medium resistant	Medium resistant
<i>Pi-b</i>	Medium resistant	»	Resistant
<i>Pi-z5</i>	Resistant	Resistant	»
<i>Pi-sh</i>	Medium resistant	»	Medium resistant
<i>Pi-9</i>	Resistant	»	Resistant
<i>Pi-ta2</i>	Medium resistant	»	Medium resistant
<i>Pi-7(t)</i>	Resistant	Medium resistant	Resistant
<i>Pi-5(t)</i>	»	Resistant	»
<i>Pi-3</i>	Medium resistant	»	»
<i>Pi-t</i>	Resistant	»	»
<i>Pi-19</i>	»	»	»
<i>Pi-20</i>	»	Medium resistant	»
<i>Pi-40</i>	Medium resistant	Resistant	»
No R gene	»	»	Medium resistant

Note. Category resistant - IDD < 25 %, medium resistant - IDD = 25,1-50 %.

тений, высокорослых морфотипов с длинным и широким флажковым листом, а также с неопушенными колосковыми чешуями и листовой пластиной. Однако корреляционный анализ признаков исследуемой выборки сортов не выявил существенной взаимосвязи между степенью поражения болезнью и высотой растений ($r = 0.24$), длительностью периода вегетации ($r = -0.18$), опушенностью зерна ($r = 0.12$). В числе резистентных форм – генотипы риса с антоциановыми маркерными признаками растения с генами: *Pg-1,2,3*; *Pin-1*, *Pj-a,b,c,d*; *Pl*, *Pla*, *Plg*, *Plm*, *Pmr*, *Pr*, *Px*. Полагают, что система генов биосинтеза антоцианов обуславливает антиоксидантные свойства данных соединений, способствующих устойчивости растений к воздействию широкого спектра возбудителей болезни (Дзюба, 2004; Рысбекова и др., 2015).

С 2004 г. в ФГБНУ «ВНИИ риса» ведется масштабная программа создания селекционного материала риса нового поколения с длительной устойчивостью к пирикулярриозу методом маркерной селекции (MAS) на основе введения эффективных генов устойчивости в высокоурожайные сорта, обладающие полевой устойчивостью. Ряд авторов отмечают, что гены *Pi-1*, *Pi-2*, *Pi-33*, *Pi-ta*, *Pi-b*, *Pi-40* формируют высокую устойчивость к краснодарской популяции патогена, а ген *Pi-9*, обладающий широким спектром

действия, обеспечивает высокую полевую устойчивость (Волкова, Мухина, 2004; Ковалев и др., 2006; Супрун, Ковалев, 2015; Дубина, 2016). По экспериментальным данным известно, что частота встречаемости генов устойчивости в подвидах *indica* и *japonica* неодинакова (Tanweer et al., 2015). Так, генотипирование 66 сортообразцов коллекции риса на наличие гена *Pi-ta* выявило его присутствие только в сортах IR 36 (IRRI) и K1 (Франция) (Ковалев и др., 2006; Супрун, Ковалев, 2015). В наших исследованиях сорт Снежинка (с генами *Pi-b*, *Pi-ta*, *Pi-z*) стабильно показывал устойчивость к пирикулярриозу в годы исследований. Из сортов ростовской селекции Боярин (с генами *Pi-2*, *Pi-33*) оценивался как среднеустойчивый, Вираз (с генами *Pi-2*, *Pi-33*, *Pi-1*) – как устойчивый, а устойчивость сорта Магнат (с генами *Pi-1*, *Pi-2*) варьировала от устойчивого к среднеустойчивому.

На основе полученных нами данных по эффективности генов устойчивости к краснодарской популяции патогена построена и реализуется селекционная схема создания устойчивых к пирикулярриозу исходных форм. В качестве реципиентной родителемской формы выступают высокоурожайные сорта селекции ВНИИ риса: Диамант, Кураж, Анаит, Фаворит, а в качестве доноров – линии иностранной селекции с эффективными генами устойчи-

ности: *Pi-1*, *Pi-z*, *Pi-ta*, *Pi-z5*, *Pi-9*, *Pi-5(t)*, *Pi-t*, *Pi-19*. По результатам проведенных исследований в условиях юга России для практической селекции риса на иммунитет рекомендованы источники устойчивости из эколого-географически отдаленных регионов, выделены образцы для изучения генетического контроля устойчивости к пирикулярнозу молекулярно-генетическими методами и получены данные об эффективности генов для ДНК-маркерной селекции.

Acknowledgments

The study was supported by the Federal Agency for Scientific Organizations, program for development of gene pool collections, project 0685-2017-00022.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Bidaux J.M. Screening for horizontal resistance to rice blast (*Pyricularia oryzae*) in Africa. In: Buddenhagen I.W., Persley G.J. (Eds.). Rice in Africa. London: Acad. Press, 1978;159-174.
- Conaway-Bormans C.A., Marchetti M.A., Johnson C.W., Mc Clung A.M., Park W.D. Molecular markers linked to the blast resistance gene *Pi-z*, in rice for use in marker-assisted selection. *Theor. Appl. Genet.* 2003; 107:1014-1020.
- Dzyba V.A. *Genetika risa* [Rice Genetics]. Krasnodar: Sovetskaya Kuban' Publ., 2004. (in Russian)
- Dubina E.V. The introgression of genes of resistance to blast as a stabilizing factor in the resistance of rice plants to disease. *Vestnik zashchity rasteniy = Plant Protection News.* 2016;4(90):19-24. (in Russian)
- Dubina E.V., Mukhina Zh.M., Kharitonov E.M., Shilovskiy V.N., Kharchenko E.S., Esaulova L.V., Korkina N.N., Maksimenko E.P., Nikitina I.B. Development of blast resistant rice varieties using DNA-marker technologies. *Genetika = Genetics (Moscow).* 2015;51(8):881-886. DOI 10.7868/S0016675815060053. (in Russian)
- Garkusha S.V., Esaulova L.V., Gospadinova V.I. Problems of rice industry in Russian Federation and ways to solve them. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC.* 2015; 29(12):10-12. (in Russian)
- Gorbunova Yu.V. et al. (Eds). *Svodka po rasprostraneniyu ras i chastote vstrechaemosti genov virulentnosti pirikulyarioza risa na territorii osnovnykh risoseyushchikh rayonov SSSR v 1986 godu* [Summary of the distribution of races and frequency of occurrence of genes for rice blast virulence in the main rice-growing regions of USSR in 1986]. Golitsino, 1987. (in Russian)
- Guschin G.G. *Ris* [Rice]. Moscow; Leningrad: Sel'khozgiz Publ., 1930. (in Russian)
- Kasiyanov A.I. *Vrediteli risa: spravochnik* [Rice Pests: Manual]. Krasnodar: ARRI Publ., 2008. (in Russian)
- Kolomiets T.M., Kovalenko E.D. Study of blast resistance inheritance in varieties. *Immunitet sel'skookhozyaystvennykh kultur k vzbuditel'yam gribnykh bolezney* [Immunity of crops to fungal pathogens]. Moscow, 1991;167-171. (in Russian)
- Konovalova G.S., Soboleva O.N. Sources of resistance to the scald agent (*Rhynchosporium secalis*) among accessions from Southeastern Asia. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology.* 2010; 44(3):248-254. (in Russian)
- Korotenko T.L., Chukhir I.N., Khorina T.A., Petrukhnenko A.A. Genetic diversity of the rice collection and aspects of its use in soil and climatic conditions of Kuban zone of rice growing. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Works of Kuban State Agrarian University.* 2017;66:131-137. (in Russian)
- Korotenko T.L., Skazhennik M.A., Kharchenko E.S. Rice genetic sources of resistance to biotic and abiotic environmental factors. *Risovodstvo = Rice Growing.* 2014;2 (25):13-19. (in Russian)
- Kovalev V.S. Results of work on rice breeding in Russia. *Risovodstvo = Rice Growing.* 2016;3-4(32-33):6-8. (in Russian)
- Kovalev V.S., Mukhina Zh.M., Il'nitskaya E.T., Suprun I.I., Volkova S.A. Complex approach to rice breeding for resistance to blast with use of molecular markers. *Doklady Rossijskoj Akademii Sel'skookhozyajstvennykh Nauk = Reports of Russian Academy of Agricultural Science.* 2006;4: 10-12. (in Russian)
- Kovalevskaya V.A. Rice blast in Primorskiy region. *Sbornik trudov SO VASKhNIL* [Collection of works of the Siberian Branch of the Russian Academy of Agricultural Sciences]. Novosibirsk: PrimNIISH Publ., 1990;69-72. (in Russian)
- Kratkiy otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote VNII risa za 1967-1970 gg. [Report on ARRI Scientific Work for 1967-1970]. Krasnodar, 1971. (in Russian)
- Lyakhovkin A.G. Ecogeographical groups of *O. sativa* L. and the global varietal diversity. *Ris. Mirovoe proizvodstvo i genofond* [Rice. Global Production and Gene Pool]. St. Petersburg: Profi-Infom Publ., 2005. (in Russian)
- Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu mirovoy kolleksii risa i klassifikator roda *Oryza* L. [Guidelines on Studying the Global Rice Collection and Classifier of *Oryza* L.]. Leningrad: VIR Publ., 1982. (in Russian)
- Metodicheskie ukazaniya po diagnostike, uchetu i otsenke vredonosnosti pirikulyarioza risa [Methodical Guidelines for the Diagnosis, Accounting, and Severity Evaluation of Rice Blast]. Moscow: All-Union Research Institute of Phytopathology Publ., 1988. (in Russian)
- Pandey S. Screening of rice cultivars for quantification of apparent infection rate of leaf blast. *Middle East J. Agric. Res.* 2016;5(4):430-434. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/312136188>.
- Romanova T.S., Averiyarov A.A., Pasechnik T.D., Lapikova V.P., Beiker K.J. Rice resistance to blast caused by superficial moistening of leaves before infection. *Fiziologiya rasteniy = Plant Physiology (Moscow).* 2009;56(3):431-436. (in Russian)
- Rysbekova A.V., Kazkeev D.T., Usenbekov B.N., Zhanbyrbaev E.A., Moshan B.I., Sartbaeva I.A. Development of starting material in breeding exclusive rice varietals in Kazakhstan. *Molodoy uchenyy = Young Scientist.* 2015;9:2:59-60. (in Russian)
- Sanin S.S., Nazarova L.N. Phytosanitary situation in wheat crops in the Russian Federation (1991-2008). *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine.* 2010;2. (in Russian)
- Smetanin A.P., Dzyuba V.A., Aprod A.I. Metodiki opytnykh rabot po selektsii, semenovodstvu, semenovedeniyu i kontrolyu za kachestvom semyan risa [Experimental Methods in Breeding, Seed Production, Seed Studies, and Rice Seed Quality Control]. Krasnodar, 1972. (in Russian)
- Sokolova I.I. On the systematics of *Oryza* L. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii (kukuruzi i krupyanye kultury) = Works on applied botany, genetics and breeding (maize and cereals).* 1969; XLI(2):117-147. (in Russian)
- Suprun I.I., Kovalev V.S. Methodical diagram of multiplex DNA-marker identification of genes for rice blast resistance *Pi-40*, *Pi-b* and *Pi-ta*. *Vestnik rossijskoj sel'skookhozyaystvennoy nauki = Vestnik of the Russian Agricultural Science.* 2015;3:16-18. (in Russian)
- Tanweer F.A., Rafiq M.Y., Sijam K., Rahim H.A., Ahmed F., Latif M.A. Current advance methods for the identification of blast resistance genes in rice. *Biologies.* 2015;338(5):321-340. DOI 10.1016/j.crv.2015.03.001.
- Telebanco-Yanoria M.J.T., Ohsawa R., Senoo S., Kobayashi N., 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;127:355-363.
- Vavilov N.I. Centers of origin of cultural plants. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding.* Leningrad, 1926;1-2:248. (in Russian)
- Volkova S.A., Mukhina Zh.M. Study of biodiversity of the rice blast agent by phytopathological and molecular methods. *Risovodstvo = Rice Growing.* 2004;4:101-104. (in Russian)
- Witcombe J.R., Hash C.T. Resistance gene deployment strategies in cereal hybrids using marker-assisted selection: gene pyramiding, three-way hybrids, and synthetic parent populations. *Euphytica.* 2000;112:175-186.
- Zelenskiy G.L. History of rice breeding in Russia. Part 1. *Risovodstvo = Rice Growing.* 2011;18:84-89. (in Russian)
- Zelenskiy G.L. Control of Rice Blast by Developing Resistant Varieties. Krasnodar: KubGAU Publ., 2013. (in Russian)
- Zelenskiy G.L. Rice: Biological Bases of Breeding and Agricultural Techniques. Krasnodar: KubGAU Publ., 2016. (in Russian)
- Zelenskiy G.L., Shatalova M.V. New starting material for breeding for increasing performance. *Politematicheskij setevoy ehlektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Polythematic online scientific journal of Kuban State Agrarian University.* 2013;89(05):1025-1041. (in Russian)