

Д.О. Мынбаева<sup>1\*</sup>, Б.Н. Усенбеков<sup>1,2</sup>, А.К. Амирова<sup>1,2</sup>, Ж.К. Жунусбаева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан;

<sup>2</sup>Институт биологии и биотехнологии растений, Алматы, Казахстан

\*Автор для корреспонденции: dana\_1206@mail.ru

## Пирикулярриоз риса и методы борьбы

Поражения риса, вызываемые *Magnaporthe grisea*, являются основной болезнью, наносящей ущерб почти во всех странах, выращивающих рис. Экономическая значимость риса огромная, для более половины населения мира рис служит как основной источник калорий. В годы эпифитотий пирикулярриоз может нанести разрушительное влияние на производство риса в мире. На данный момент этот патоген превратился в новаторскую модельную систему для исследования взаимодействия «хозяин-патоген». Вспышка заболевания зависит от климатических условий различных регионов. Возникновение болезни и симптомы варьируются от страны к стране. Восприимчивые сорта несут огромные потери урожая риса. Основной причиной нарушения устойчивости риса к пирикулярриозу является высокая способность патогена к изменчивости. Вирулентные патотипы вызывают тяжелую форму заболеваемости. При исследовании патогенности возбудителя можно определить патотипы, используя коллекцию различных сортов риса, которые обычно отличаются друг от друга, неся различные гены устойчивости. В настоящее время селекционерами мира широко практикуется полигенная (пирамидирование генов) устойчивость вместо традиционной моногенной. Выращивание сортов, полученных путем скрещивания устойчивых сортов с восприимчивыми, с использованием молекулярного контроля перехода генов на каждом этапе, может служить высокоэффективным методом борьбы с пирикулярриозом. Генетическая гетерогенность *M. grisea* должна учитываться при скрининге устойчивых к пирикулярриозу генотипов риса с помощью морфологического, фитопатологического анализов и молекулярной характеристики.

**Ключевые слова:** *Oryza sativa*, пирикулярриоз, *Magnaporthe grisea*, патоген, возбудитель, гены устойчивости, восприимчивость, злаки.

### Введение

Рис (*Oryza sativa*) — злаковая культура, из семейства *Poaceae*, произрастающая в Азии. К основным регионам рисосеяния в мире относятся Восточная и Южная Азия. Китай (более 209 млн метрических тонн) является ведущим мировым производителем риса, за ним следуют Индия, Индонезия, Бангладеш, Вьетнам и остальные страны мира (ФАО, 2019). Рис является преобладающим основным продуктом питания в 17 странах Азии и обеспечивает 36 % от мирового диетического потребления калорий. В ближайшие годы ожидается резкое увеличение спроса на рис. Исследование, проведенное Исследовательским институтом продовольственной и сельскохозяйственной политики, показывает, что спрос на шлифованный рис составляет 496 млн т в 2020 г. Более того население Азии по-прежнему отличается огромной численностью, где наблюдается значительный показатель неудовлетворенности спроса на рис, несмотря на это, производство риса остается на низком уровне. Как известно, абиотические, так и биотические факторы отрицательно влияют на урожай и вызывают значительные потери урожая. К абиотическим факторам относятся засуха, холод, кислотность, засоление, а к биотическим — вредители, сорняки и болезни. Более 70 % заболеваний вызываются грибами, вирусами, бактериями и нематодами. Среди различных болезней риса пирикулярриоз является самым разрушительным заболеванием в мире. Во всем мире это приводит к потере урожая риса на 70–80 %. Повреждение грибом метелки приводит к частичной или полной потере полезных веществ в зернах риса [1]. Заболевание вызывает возбудитель *Magnaporthe grisea* (Anamorph *Pyricularia grisea* Sacc., синоним *Pyricularia oryzae* Cav.). Повреждение листьев и метелки указывает на то, что она вызывает повреждение как вегетативных, так и репродуктивных органов растений риса. В зависимости от местоположения и условий окружающей среды заболеваемость, а также тяжесть протекания пирикулярриоза риса ежегодно меняются. Рис выращивают обычно в теплых или прохладных субтропических регионах с высокой влажностью. Тропический влажный климат в Азии весьма благоприятен для эпидемий пирикулярриоза риса. Развитию пирикулярриоза способствует ряд факторов, таких как относительно высокая влажность (более 80 %), низкая температура (15–26°C), пасмурная погода, более

влажные или дождливые дни, более продолжительная продолжительность росы, слабое движение ветра, наличие побочных хозяев и чрезмерные дозы азотных удобрений [2, 3].

Поскольку патоген может сохраняться в различных отходах послеуборочной природы справиться с ним становится проблематично. Более того разнообразие вирулентности возбудителя пирикулярриоза затрудняет селекцию на устойчивость. Таким образом, в селекции риса на устойчивость к пирикулярриозу необходимо использовать контроль молекулярными методами.

По прогнозам ФАО (на момент 03.06.2022 г. опубликования последних данных <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/ru/>), прогнозируется увеличение потребления злаковых культур, в том числе и риса. Потребление продуктов питания напрямую зависит от неуклонного роста численности населения Земли (табл. 1).

Таблица 1

## Прогнозы ФАО по производству риса по всему миру на 2023 год

Годы	Производство, млн т	Отношение мировых запасов к использованию, %
2013/14	490,9	35,4
2014/15	490,5	35,5
2015/16	489,0	34,9
2016/17	497,1	34,9
2017/18	499,9	35,3
2018/19	508,2	37,2
2019/20	502,9	36,5
2020/21	517,0	36,7
2021/22	520,8	36,9
2022/23	519,5	36,4

Источник: <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/ru/>.

На данном этапе изучения и развития риса пирикулярриоз является основной и опасной болезнью риса во всех рисосеющих регионах мира. Поскольку рис занимает второе место среди злаковых культур (рис. 1), а также по потреблению калорий, для всех селекционеров мира изучение влияния данной болезни становится основной задачей.

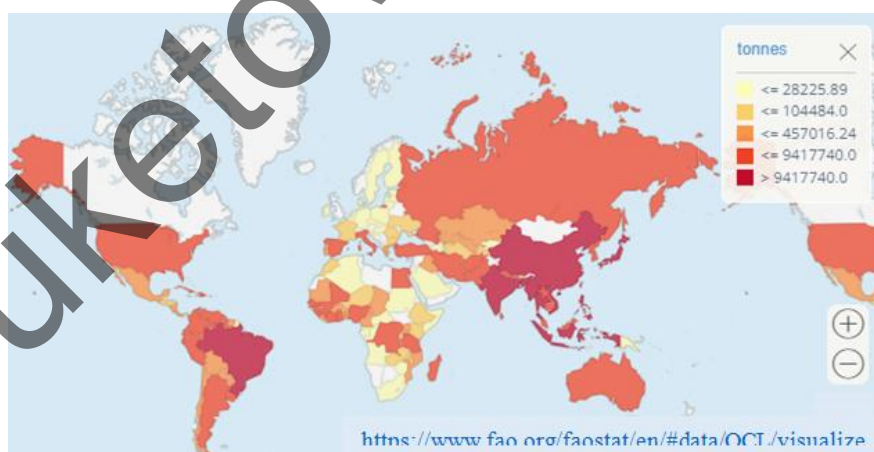


Рисунок 1. Объемы производства риса по всему миру (рисовые поля на долю стран)

*Биология возбудителя и развития болезни*

Возбудителем пирикулярриоза риса является гриб *Magnaporthe grisea*. Это нитчатые аскомицеты, способные размножаться как половым, так и бесполом путем. Половое размножение происходит, когда два штамма с противоположными типами спаривания встречаются, чтобы сформировать плодовую структуру, известную как перитеций, в которой образуются аскоспоры [4]. Бесполой жизненный цикл начинается, когда гифы гриба образуют структуры плодоношения и споры, создавая кони-

дии размером 20–22 мкм × 10–12 мкм, с 2 перегородками, полупрозрачные и слегка затемненные. В таблице 2 предоставлена более подробная характеристика возбудителя.

Т а б л и ц а 2

**Морфологическая характеристика возбудителя пирикулярноза риса**

Признаки патогена	Размер, форма, цвет	Литература
Внешний вид колонии	Диаметр от 68,40 до 83,50 мм	[5, 6]
	Колонии кольцеобразной формы с неровной поверхностью и мягкими краями, серовато-черного цвета	
	Средняя длина от 21,3 до 28,5 мкм и средняя ширина от 7,4 до 14,8 мкм	
Конидий	Грушевидная форма, узкий кончик, округлое основание, от прозрачного до светло-оливкового, 18–23 × 8–10 мкм	[6]
	15–32 мкм в длину и 6–9 мкм в ширину	
	Длина от 17,6 до 24,0 мкм и ширина от 8,0 до 9,6 мкм	
Хламидоспоры (геммы)	5–12 мкм в диаметре, толстостенные	

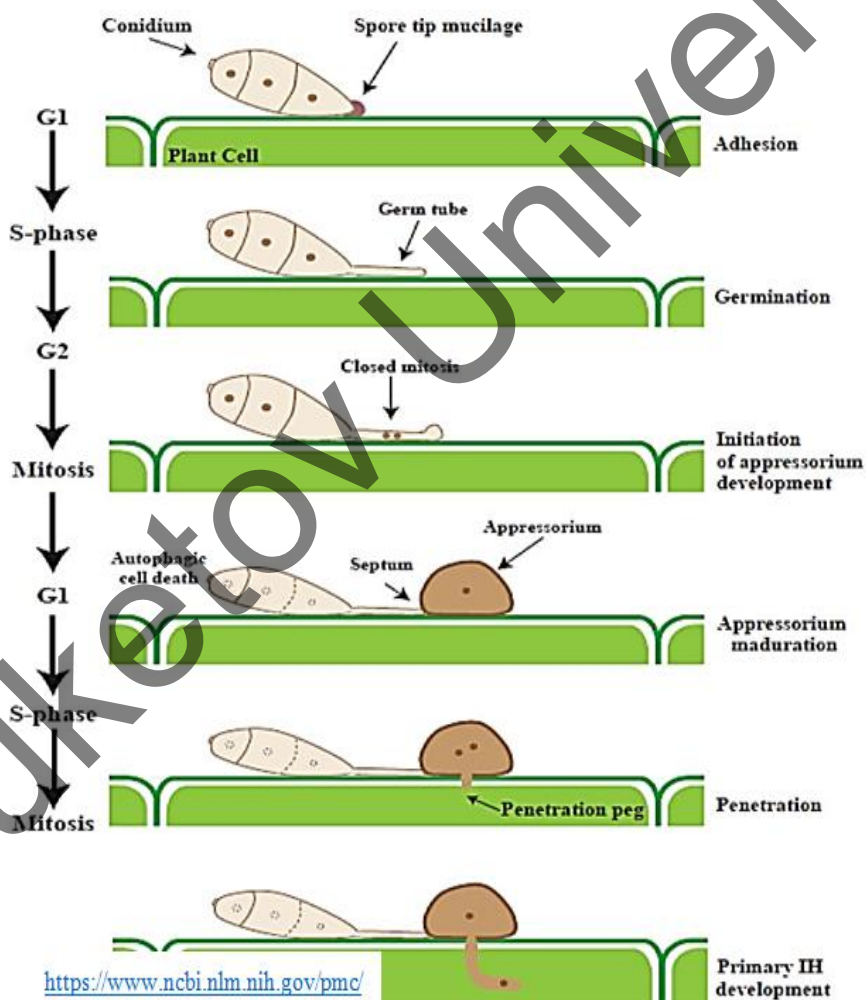


Рисунок 2. Схематическое изображение прогрессирувания клеточного цикла во время развития аппрессориума у гриба *M. grisea*

Гриб заражает растение спорами, прорастающими и образующими аппрессориум (специальная грибковая клетка, с помощью которой происходит заражение) на поверхностных участках растения, а затем распространяющимися гаусториями (питательная структура) в клетки растения. Во время попада-

ния спор на листья и другие ткани восприимчивого растения, они прорастают и развивают апрессорий, который проникает в растительную клетку, образуя колышек для проникновения. Давление в апрессории увеличивается, и структура взрывается, вызывая проникновение через клеточную стенку внутрь клетки [4–6]. Грибок разрастается межклеточными или внутриклеточными гифами внутри листа и образует различные поражения. Первоначальное заражение происходит на листьях обычно в период кущения и проявляется в виде ромбовидных, круглых или веретенообразных поражений с заостренными концами. Как только грибковые гифы закрепляются на растении-хозяине, начинается процесс споруляции и производства бесполок спор [7]. Возбудитель завершает свой жизненный цикл в течение одной недели. Каждая из фаз (спорообразование, высвобождение, прорастание и проникновение) играет важную роль во время эпифитотии и требует различных условий.

Фаза споруляции является первым шагом, способствующим развитию заражения пирикулярриозом листьев, поскольку она обеспечивает появление инокулята [7, 8]. Заражение растений риса происходит в основном между стадиями всходов и позднего кущения. Поражения начинаются с небольших пропитанных водой участков на молодых листьях и быстро увеличиваются во влажных теплых условиях до ромбовидной формы с сине-серым оттенком, которые являются спорами грибов (рис. 2). Однако в естественных условиях на спороношение большое влияние оказывают возраст урожая и размер поражения, а также сорт риса. В случае тяжелых или множественных инфекций поражения могут срастаться, покрывая большую часть листа [9].

#### *Благоприятные условия для распространения болезни*

*Magnaporthe grisea* особенно хорошо развивается во влажных теплых условиях, в длительные периоды росы (более 9 ч), усиливающиеся из-за тумана, тени или частых небольших дождей. Кроме того, для заражения требуется как минимум 8 ч влаги. Пасмурная погода, высокая относительная влажность (93–99 %), низкая ночная температура 15–20°C, большая продолжительность росы являются наиболее благоприятными условиями для возникновения пирикулярриоза. Питание растения также влияет на заражение патогеном, поскольку восприимчивость увеличивается с более высокими дозами азота, поскольку это способствует более активному вегетативному росту на ранней стадии и увеличивает тяжесть протекания пирикулярриоза. Также известно, что уровень азота вызывает увеличение толщины полога, что приводит к более высокому уровню влажности, но это явление наиболее опасно в горных или осушенных условиях. Гриб образует множество спор на стеблевидных структурах, называемых спорангиями, в присутствии благоприятной среды и восприимчивого хозяина и вызывает многочисленные новые инфекции на поле и соседних полях. Споры переносятся ветром и водой на большие расстояния. Иными условиями, благоприятствующими пирикулярриозу, являются песчаные почвы и поля, обсаженные деревьями [9]. Указаны случаи выявления отрицательной корреляции между содержанием калия в листьях риса в фазы всхода в трубку и цветения и развитием болезни. При внесении калийной подкормки на этой фазе увеличивается устойчивость растений к пирикулярриозу [10].

Кроме того, дренаж воды способствует образованию нитратов, что приводит к стрессу от засухи. Согласно Y. Kato с соавторами [11], рис более восприимчив к засухе, чем другие злаки, из-за его неспособности регулировать потерю транспирационной воды, слабость, которая может быть ускорена атакой риса пирикулярриозом. Напротив, посев в воду (посадка на очень влажную почву) рекомендуется, так как это уменьшит передачу болезни от семян к проросткам. Как сообщают Н.К. Manandhar с соавторами [12], управление водными ресурсами посредством затопления также рекомендуется для уменьшения площади поражения, в отличие от случаев нехватки воды.

Патоген может продолжать жить в растениях от одного посевного сезона к другому в тропиках или выживать в умеренной зоне на послеуборочных остатках больных растений [13]. Семена, как вторичные хозяева, также могут выступать в роли потенциального источника первичного инокулята. Возбудитель зимует в виде спор на зараженных растительных остатках. Весной грибок производит новые споры, которые повторно заражают рис. Споры разносятся ветром и каплями дождя и распространяются на большие расстояния.

#### *Цикл болезни пирикулярриоза риса*

R. Sasaki впервые сообщил о наличии штаммов *M. grisea* с дифференциальной патогенностью [14]. При инокуляции *M. grisea* на листьях риса наблюдалась переменная патогенность. Симптомы появляются на листьях сначала в виде точечных пятен, а затем расширяются, продолговатые некро-

тические пятна превращаются в узкие или слегка эллиптические поражения, длиной более 3 мм, с коричневым краем, окруженные мертвыми поверхностями пепельного цвета.

Согласно С.А. Мазурину с соавторами, различают три формы пирикулярриоза, такие как листовая, стеблевая и метельчатая формы [15]. При поражении *M. grisea* подвергаются разрушению почти все органы растений риса, это листья, стебли, шейку, узлы и метелки, на всех стадиях роста и развития из-за своей полициклической природы. При приземлении переносимых по воздуху конидии на растения риса, они прилипают к поверхности через липкую слизь, образующуюся во время гидратации из верхнего отдела кончика конидия [16, 17]. Конидии прорастают, когда на поверхности растения-хозяина присутствует достаточная влажность. Зародышевая трубка выходит из сужающегося конца конидии и разрастается по поверхности растения.

Апрессорий содержат подобные хитину и меланину молекулы в клеточной стенке хозяина, а присутствие глицерина повышает тургорное давление, что позволяет проникать в кутикулу и клеточную стенку растения риса, продуцируемого апрессориями [18]. Апрессорий проходят через устьица в растение риса. Гифы пирикулярриозных грибов проникают в ткани растений и в конечном итоге вызывают поражения. Инвазия и колонизация тканей растений обусловлена грибковыми гифами, которые вторгаются в плазматическую мембрану, а также в клетки эпидермиса. Специализированные питательные структуры или питательные гифы образуются во время ранней инвазии в ткани, чтобы помочь колонизировать ткани и получать питательные вещества из живых тканей растений. Гифы перемещаются в различные растительные клетки через плазмодесмы. Поражения проявляются в течение 3–4 дней после заражения [16, 17]. В условиях высокой влажности пирикулярриоз быстро образует споры и выделяет большое количество конидии. Конидии обычно передаются ветром или брызгами дождя на соседние растения риса, запуская новый цикл болезни [19]. Заболевание также может проявиться в виде коричневых ромбовидных поражений на семенах риса [20, 21]. Ниже в таблице 3 приведены симптомы пирикулярриоза риса.

Т а б л и ц а 3

Симптомы, вызываемые пирикулярриозом риса

Поражаемая часть растения	Симптомы пирикулярриоза	Литература
Листья	Очаги серо-зеленые, водянистые с зеленой каймой, бледного загара с некротическими каймами	[21]
	На молодых листьях фиолетовые пятна, веретенообразные образования с серым центром и от фиолетового до коричневого конца, на старых листьях коричневые пятна	
	Первичные поражения имеют цвет от белого до серо-зеленого с более темными краями, более старые поражения выглядят как бело-серые, окруженные красно-коричневым концом и имеют форму ромба	
Основание метелки	Шейка поражается инфекцией у основания метелки, и она начинает гнить	[22]
	Треугольные пурпурные поражения, расширяющиеся по обе стороны шейного узла, зараженные более молодые узлы создают белые метелки по цвету.	
	Поражения часто представляют собой серовато-коричневое обесцвечивание ветвей метелки, треугольные пурпурные поражения, сопровождающиеся расширением по обеим сторонам шейки. Метелки становятся белыми, когда молодые шейки заражены	

В настоящее время имеются достаточно исследований на патогенность возбудителя пирикулярриоза. Например, в исследовании, проделанном индонезийскими учеными совместно с филиппинскими и японскими научными институтами, описывается характер а также тип возбудителя, влияние на различные сорта риса с различными генами устойчивости, деление возбудителей на изоляты, создание единой тест-системы защиты от пирикулярриоза и т.д. Индонезия отличалась от других стран по реакции на пирикулярриоз. В других изученных до настоящего времени странах частоты встречаемости изолятов *M. grisea*, вирулентных к разновидностям возбудителя, варьировались, высокие значения обнаруживаются в конкретных рисовых экосистемах или регионах [22, 23].

*Методы борьбы с пирикулярриозом*

Разделяют несколько способов борьбы с пирикулярриозом, такие как управление питанием, химический метод, биологический метод.

Почва с высоким содержанием органического вещества и биологической активностью демонстрирует лучший статус плодородия, что предотвращает заражение [24]. Таким образом, управление питательными веществами играет важную роль в борьбе с пирикулярриозом риса. Регуляция доз питательных веществ как азот (N) и кремний (Si) влияют на заболеваемость и развитие заболеваний. Несколько исследований показали, что интенсивное использование азотных удобрений повышает восприимчивость растений риса к пирикулярриозу [25]. D.H. Long с соавторами показали, что применение азота в определенных дозах уменьшало чрезмерный вегетативный рост в начале сезона и тяжесть протекания пирикулярриоза. Кроме того, исследования воздействия азотных удобрений и их связи с пирикулярриозом также подтвердили необходимость обработки расщепленным азотом чувствительного сорта [26]. Также следует упомянуть, что увлажнение листа быстро увеличивает рост пирикулярриоза основания метелки [27].

Кремний широко известен как «полезный элемент» для растений. Исследования показывают, что внесение кремния в почву приводит к локализации на поверхности листьев, которые действуют как физический барьер против взрыва [28]. Накопление большого количества кремнезема на побегах риса приводит к меньшей заболеваемости пирикулярриозом. Эту теорию подтвердили ученые из Федерального университета Уберландии (Бразилия) [29]. Кроме того, применение кремния демонстрирует потенциал устойчивости к пирикулярриозу, но не увеличивает урожайность риса [30]. Кремний дорого обходится в применении против данной болезни, что является экономически невыгодным. Таким образом, кремний является одним из лучших средств управления питательными веществами в борьбе с устойчивостью к пирикулярриозу. Точно так же затопление рисового поля создает анаэробные условия, которые устраняют болезни, поскольку вода создает неблагоприятные условия для патогенов [31]. Среди злаков рис наиболее восприимчив и имеет низкую способность переносить потери воды при поражении пирикулярриозом риса.

Фермеры также используют химические пестициды в борьбе с пирикулярриозом. В результате проведенных экспериментов Н. Jamal с соавторами сделали вывод, что манкоцеб эффективен против пирикулярриоза при определенной концентрации [32]. Группа исследователей сообщила, что опрыскивание листьев изопропиололаном уменьшило заболеваемость [33]. При применении изопропиололана урожайность как зерна, так и соломы увеличилась по сравнению с другим контролем. Эксперимент, проведенный Р.В. Magar с соавторами в Читване, Непал, показал, что комбинация трициклазола и гексаконазола, при использовании на стадии фазы выхода в трубку с недельным интервалом продемонстрировала самый высокий контроль над болезнями (87,03 и 79,62 % при поражении листьев и основания метелки, соответственно) и самые высокие показатели урожайности (4,23 т/га) [34]. Необходимо отметить, что в борьбе с пирикулярриозом методы обращения к химическим веществам не являются ни практичными, ни экологически безопасными.

При биологическом методе борьбы отмечается роль некоторых биологических агентов, которые смогли подавить рост возбудителя болезни. Гриб *Trichoderma spp.* ингибировал рост мицелия пирикулярриозного гриба [35]. В исследовании, проведенном в Китае, было доказано, что эндофитный штамм *Bacillus tequilensis* под названием GYLH001, выделенный из Дягиля даурского (*Angelica dahurica*), обладает большим потенциалом в качестве биологической борьбы с пирикулярриозом риса [36]. Аналогично бактериям, выделенным из рисовой почвы, было обнаружено, что псевдомонада *EA105* наиболее эффективно подавляла рост *M. grisea*. Обнаружен эффект подавления роста *M. grisea* псевдомонадой *EA105* аналогично некоторым бактериям, выделенным из рисовой почвы [37]. По сравнению с другими методами биологический контроль оказывает минимальное пагубное воздействие на окружающую среду [38].

Наряду с традиционными методами борьбы с данной болезнью применяются современные методы Marker assisted selection (MAS). На сегодняшний день идентифицировано около 100 генов устойчивости к *Magnaporthe oryzae*, и многие из них были клонированы: *Pb-1, Pia, Pib, Pid-2, Pid-3, Pik, Pik-h / Pi-54, Pik-m, Pik-p, Pish, Pit, Pita, Piz-t, Pi-1, Pi-2, Piz-5, Pi-5, Pi-9, Pi-21, Pi-25, Pi-36, Pi-37, Pi-35, Pi-64, Pi-56, Pi-63* и *PiCO-39* [39–47]. Большинство генов устойчивости обеспечивает непоражаемость риса только к определенным расам патогена. При создании устойчивых сортов путем скрещивания восприимчивых с устойчивыми сортами проводится контроль переноса генов молекулярными

маркерами. Для идентификации определенных генов устойчивости используются микросателлитные маркеры. Определяются определенные локусы генов и тесно связанные с ними маркеры, например, для гена *Pi2* будут использованы RM 527 и SSR 140, для *Pi-1* — RM 224, для гена *Pi-33* — RM 72 и RM 310 [48]. Линии, проявившие устойчивость ко всем указанным расам и сохранившие высокие технологические качества зерна, проходят дальнейшие испытания на урожайность как перспективные сорта. Во все годы испытаний проводят полный технологический анализ зерна всех линий [49].

Как известно, большинство генов устойчивости к пирикулярриозу определяют непоражаемость растений ограниченным числом рас патогена. В этом случае используется метод интрогрессии нескольких генов (пирамидирование) в восприимчивые сорта. Также выбирают гены, детерминирующие устойчивость широкого спектра действия, такие как *Pi-1*, *Pi-2*, *Pi-33* [50].

В Казахстане рис возделывается в двух регионах: Кызылординской (70–80 тыс. га) и Алматинской областях (15–20 тыс. га). Согласно М. Койшибаеву пирикулярриоз впервые был выявлен в Кызылординской области в начале 1930-х гг., и 50–60 лет упоминаний о болезни не последовало. Затем в 1998 г. очаги заметили в 2–3 районах Кызылординской области. По данным территориальной инспекции МСХ РК пирикулярриоз был выявлен в 2006 г. на 30,3 % площади (12 тыс. га), характер распространения был очаговым. Так, в Сырдарьинском районе Кызылординской области массовый посев риса сорта «Маржан» был прекращен из-за неустойчивости сорта к пирикулярриозу. В связи с тем, что рис растет на затопленной водой земле, создается местный определенный микроклимат с высоким показателем влажности, что повышает шансы развития и распространения данной болезни. Так, в 2009 г. *Magnaporthe grisea* поразил 4,1 тыс. га, а в 2011 г. 1,6 тыс. га посевов [51].

В Научно-исследовательском институте проблем биологической безопасности КН МОН РК проводились исследования морфокультуральных особенностей роста возбудителя пирикулярриоза *Magnaporthe grisea*. Изучены влияние различных питательных сред на рост возбудителя и методы культивирования гриба в условиях *in vitro*. Показано, что состав питательной среды может оказывать как отрицательное, так и положительное влияние на ростовые характеристики гриба. В будущем знания в этой области могут быть использованы в селекции на устойчивость к пирикулярриозу, а именно при создании инфекционных фонов, для заражения растений требуется немалое количество инокулюма [52].

В связи с глобальным изменением климата и высокой изменчивостью вирулентности патогена исследование пирикулярриоза риса является актуальным, а также перспективным направлением, так как болезнь в стране может развиваться в любой посевной сезон. Также причиной вспышки болезни может служить завезенный из других стран посевной материал. В Казахстане нет отечественных сортов риса, которые могли бы проявить устойчивость одновременно к нескольким расам патогена.

В РГП «Институт биологии и биотехнологии растений» КН МОН РК начаты исследования по созданию устойчивых к пирикулярриозу линий для селекции отечественных сортов риса в рамках проекта AP14869300 — «Повышение устойчивости риса к *Magnaporthe oryzae* с использованием маркер ассоциированной селекции (MAS)».

#### Список литературы

- 1 FAO Cereal Supply and Demand Brief [Электронный ресурс]. — Режим доступа: <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/ru/>
- 2 Barnwal M.K. Field evaluation of rice genotypes for resistance and new fungicides for control of blast (*Pyricularia oryzae*) / M.K. Barnwal, V.K. Singh, R.B. Sharma, B.N. Singh // Ind. Phytopathol. — 2012. — Vol. 65(1). — P. 56–59.
- 3 Chen H.L. Pathotypes of *Magnaporthe oryzae* in rice fields of central and southern China / H.L. Chen, B.T. Chen, D.P. Zhang, Y.F. Xie, Q. Zhang // Plant Disease. — 2001. — Vol. 85 — P. 843–850.
- 4 Dean R.A. The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea* / R.A. Dean, N.J. Talbot, D.J. Ebbole et al. // Nature. — 2005. — Vol. 434. — P. 980–986.
- 5 Srivastava D. Morphological and molecular characterization of *Pyricularia oryzae* causing blast disease in rice (*Oryza sativa*) from North India / D. Srivastava, M.D. Shamim, D. Kumar, P. Pandey, N.A. Khan, S.N. Singh // Int. J. Sci. and Res. Publications. — 2014. — Vol. 4 (7). — P. 2250–3153.
- 6 Gashaw G. Morphological, physiological and biochemical studies on *Pyricularia grisea* isolates causing blast disease on finger millet in Ethiopia / G. Gashaw, T. Alemu, K. Tesfaye // J. App. Biosci. — 2014. — Vol. 74. — P. 6059–6071.
- 7 Kim C.K. Blast management in high input, high yield potential, temperate rice ecosystems / C.K. Kim, R.S. Zeigler // Rice Blast Disease. — CAB International, Wallingford, 1994. — P. 120–131.

- 8 Webster R.K. Rice blast / R.K. Webster, P.S. Gunnell // Compendium of rice Diseases. — American phytopathological Society, StPaul MN, 1992. — P. 14–17.
- 9 Management of Rice Blast. Agropedia. — 2019. — [Электронный ресурс]. — Режим доступа: <http://agropedia.iitk.ac.in/content/management-rice-blast>
- 10 Зеленский Г.Л. Рис: от растения до диетического продукта / Г.Л. Зеленский, О.В. Зеленская. — Кубань: Кубан. гос. аграр. ун-т им. И.Т. Трубилина, 2022. — 87 с.
- 11 Kato Y. Enhancing grain yield of rice (*Oryza sativa* L.) under upland conditions in Japan / Y. Kato, H. Satoshi, K. Akiniko, J. Abe, K. Urasaki, J. Yamagishi // 4<sup>th</sup> International Crop Science Congress. — Brisbane, Australia, 2014. — P. 137.
- 12 Manandhar H.K. Seedborn infection of rice by *Pyricularia oryzae* and its transmission to seedlings / H.K. Manandhar, J. Lyngs, V. Simegaardperterson, S.B. Marthur // Plant Disease. — 1998. — Vol. 82. — P. 1093–1099.
- 13 Lee F.N. Rice breeding programs, blast epidemics and blast management in the United States / F.N. Lee, R.S. Zeigler, S. Leong, P.S. Teng. — CAB International, Wallingford, UK. In: Rice Blast Disease, 1994. — P. 489–500.
- 14 Sasaki R. Existence of strains in rice blast fungus / R. Sasaki // J. Plant. Protect. Tokyo. — 1992. — Vol. 9. — P. 631–634.
- 15 Мазурин С.А. Рисоводство / С.А. Мазурин, В.Н. Чирков, Х.У. Урманова, С.А. Мазурин, У. Мулладжанов, М.Т. Когай, К.И. Коновалов, П.А. Пулина, М.П. Сборщикова, И.А. Сомов. — Ташкент, 1981. — С. 180, 181.
- 16 Agrios G.N. Plant pathology. — Elsevier Academic Press, 2006. — P. 398–400.
- 17 Wilson R.A. Under pressure: Investigating the biology of plant infection by *Magnaporthe oryzae* / R.A. Wilson, N.J. Talbot // Nature Review Microbiol. — 2009. — Vol. 7 (3). — P. 185–95.
- 18 De Jong J.C. Glycerol generates turgor in rice blast / J.C. De Jong, B.J. McCormack, N. Smirnov, N.J. Talbot // Nature. — 1997. — Vol. 389. — P. 471–483.
- 19 Bonman J.M. Durable resistance to rice blast disease—environmental influences / J.M. Bonman // Euphytica. — 1992. — Vol. 63(1–2). — P. 115–123.
- 20 Tasfia M. Climate changing / M. Tasfia // Sc Thesis. — Dhaka, Bangladesh, 2017. — 151 p.
- 21 Ramesh S.B. Studies on management of rice blast through host plant resistance and fungicides / S.B. Ramesh // M.Sc. Thesis. — Hyderabad, India, 2015. — 65 p.
- 22 Hajimo K. Rice Blast Disease / K. Hajimo // Pesticide Outlook. — 2001. — Issue 1. — P. 23–25.
- 23 Kadeawi S. Pathogenicity of isolates of the rice blast pathogen (*Pyricularia oryzae*) from Indonesia / S. Kadeawi, A. Swaruno Nasution, A. Hairmansis et al. // Plant Disease. — 2021. — Vol. 105(3). — P. 675–683.
- 24 Luong M.C. Impacts of nutrition management on insects pests and disease of Rice / M.C. Luong, D. Hoang, T. Phan, C. Jiaan, K.L. Heong // Omon rice. — 2003. — Vol. 11. — P. 93–102.
- 25 Kingsolver C.H. Rice blast epidemiology / C.H. Kingsolver, T.H. Barksdale, M.A. Marchetti // Bulletin of the Pennsylvania Agricultural Experimental Station, 1984. — Vol. 853. — P. 29.
- 26 Long D.H. Effect of nitrogen fertilization on disease progress of rice blast on susceptible and resistant cultivars / D.H. Long, F.N. Lee, D.O. Tebeest // Plant Disease. — 2000. — Vol. 84. — P. 403–409.
- 27 Sere Y. Importance of varietal improvement for blast disease control in Africa: JIRCAS / Y. Sere, A.A. Sy, M. Sie, A. Onasanya, S.K. Akator, B. Kabore. — Tsukuba, Japan: International Research Center for Agriculture Sciences, 2011. — P. 77–90.
- 28 Ishiguro K. Review of research in Japan on the roles of silicon in conferring resistance against rice blast / K. Ishiguro // Studies in Plant science. — 2001. — Vol. 8. — P. 277–291.
- 29 Guilherme B.B. Potassium Silicate as Foliar spray and Rice Blast Control / B.B. Guilherme, H.K. Gaspar, N. Antonio, C. Lisias // Journal of Plant Nutrition. — 2008. — Vol. 31 (2). — P. 231–237.
- 30 Siregar A.F. Influence of water management and silica application on rice growth and productivity in central Java, Indonesia / A.F. Siregar, I.A. Sipahutar, H. Husnai, H. Wibowo, K. Sato, T. Wakatsuki // J Agric Sci. — 2016. — Vol. 8. — P. 86–96.
- 31 Koutroubas K.S. Blast disease influence on agronomic and quality traits of rice varieties under Mediterranean conditions / K.S. Koutroubas, D. Ntanos, E. Lupotto // Turk. J. Agric. — 2009. — Vol. 33. — P. 487–494.
- 32 Jamal-u-Ddin H. In-vitro evaluation of fungicides, plant extracts and bio-control agents against rice blast pathogen *Magnaporthe oryzae* / H. Jamal-u-Ddin, A.M. Lodhi, M.A. Pathan, M.A. Khanzada, G.S. Shah // Pakistan Journal of Botany. — 2012. — Vol. 44 (5). — P. 1775–1778.
- 33 Varma C. Management of rice blast through new fungicidal formulations / C. Varma, P. Santhakumari // Indian Phytopathol. — 2012. — Vol. 65 (1). — P. 87–88.
- 34 Magar P.B. Use of chemicals for the management of rice blast (*Pyricularia grisea*) disease at Jyotinagar, Chitwan, Nepal / P.B. Magar, B. Acharya, B. Pandey // International Journal of Applied Science and Biotechnology. — 2015. — Vol. 3 (3). — P. 474–478.
- 35 Quazzani T.A. In vitro effect of pH and temperature on the ability of *Trichoderma* spp. to reduce the growth of *Pyricularia oryzae* / T.A. Quazzani, A. Mouria, A. Douira, R. Benkirane, A. Mlaiki, M. El-Yachioui // J. CAB. Direct. — 1998. — Vol. 96. — P. 19–24.
- 36 Li H. Isolation and evaluation of endophytic *Bacillus tequilensis* GYLH001 with potential application for biological control of *Magnaporthe oryzae* / H. Li, Y. Gua, Y. Dong, L. Zhao, S. Rong, W. Che // PLoS ONE. — 2018. — Vol. 13 (10). — P. 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203505>

- 37 Spence C. Natural rice rhizospheric microbes suppress rice blast infections / C. Spence, E. Alff, C. Johnson, C. Ramos, N. Donofrio, V. Sundaresan // BMC Plant Biology. — 2014. — Vol. 14 (130).
- 38 Hyakumachi M. Recent studies on biological control of plant diseases in Japan / M. Hyakumachi, H. Takahashi, Y. Matsubara, N. Someya, M. Shimizu, K. Kobayashi // Journal of General Plant Pathology. — 2014. — Vol. 80 (4). — P. 287–302.
- 39 Miah G. Marker-assisted introgression of broad-spectrum blast resistance genes into the cultivated MR219 rice variety / G. Miah, M.Y. Rafii, M.R. Ismail, A.B. Puteh, H.A. Rahim, M.A. Latif // J. Sci. Food Agric. — 2017. — Vol. 97. — P. 2810–2818.
- 40 Jiang H. Development and evaluation of improved lines with broad-spectrum resistance to rice blast using nine resistance genes / H. Jiang, Z. Li, J. Liu, Z. Shen, G. Gao, Q. Zhang // Rice. — 2019. — Vol. 12(1). — P. 29. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0292-z>
- 41 Jain P. Deciphering signaling network in broad spectrum near isogenic lines of rice resistant to *Magnaporthe oryzae* / P. Jain, H. Dubey, P.K. Singh, A.U. Solanke, A.K. Singh, T.R. Sharma // Sci. Rep. — 2019. — Vol. 9 (1). — P. 16939. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50990-8>
- 42 Wu Y. 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, L. Yu, C. Pan, Y. Li, X. Zhang, N. Huang, H. Ji, Z. Dai, X. Chen, A. Li // Rice. — 2019. — Vol. 12 (1). — P. 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0264-3>
- 43 Yang D. Improving rice blast resistance of Feng39S through molecular marker-assisted backcrossing / D. Yang, J. Tang, D. Yang, Y. Chen, J. Ali, T. Mou // Rice. — 2019. — Vol. 12(1). — P. 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0329-3>
- 44 Wang L. Large-scale identification and functional analysis of NLR genes in blast resistance in the Tetep rice genome sequence / L. Wang, L. Zhao, X. Zhang, Q. Zhang, Y. Jia, G. Wang, S. Li, D. Tian, W.H. Li, S. Yang // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2019. — Vol. 116. — P. 18479–18487. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910229116>
- 45 Ramalingam J. Improvement of stable restorer lines for blast resistance through functional marker in rice (*Oryza sativa* L.) / J. Ramalingam, S. Palanisamy, G. Alagarasan, V.G. Renganathan, A. Ramanathan, R. Saraswathi // Genes. — 2020. — Vol. 11. — P. 1266. <https://doi.org/10.3390/genes11111266>
- 46 Peng M. Characterization and evaluation of transgenic rice pyramided with the Pi Genes Pi5, Pi25 and Pi54 / M. Peng, X. Lin, X. Xiang, H. Ren, X. Fan, K. Chen // Rice. — 2021. — Vol. 14(1). — P. 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12284-021-00512-w>
- 47 Devanna N.B. The blast resistance gene Pi54of cloned from *Oryza officinalis* interacts with Avr-Pi54 through its novel non-LRR domains / N.B. Devanna, J. Vijayan, T.R. Sharma // PLoS One. — 2014. — Vol. 9(8). — P. 104–140.
- 48 Kumar K.G. Marker Assisted Backcross Gene Introgression of Major Genes for Blast Resistance in Rice / K.G. Kumar, Sh. Hittalmani, S. Shashidharhe // Advances in Rice Blast Research. — 2000. — P. 43–53.
- 49 Jodon N.E. Two new rice varieties developed at Crowley Station / N.E. Jodon, A.E. Sonnier, W.O. McIlarath // LA Agr. — 1971. — Vol. 14(3). — P. 4–5.
- 50 Мухина Ж.М. Использование ДНК-маркеров для изучения разнообразия растительных ресурсов / Ж.М. Мухина. — Краснодар: Просвещение–Юг, 2008. — С. 48, 49.
- 51 Койшыбаев М. Болезни риса в Казахстане / М. Койшыбаев // Защита и карантин растений. — 2013. — № 12. — С. 34–36.
- 52 Рсалиев А.С. Морфолого-культуральные особенности роста гриба *Pyricularia oryzae* на агаризованных питательных средах / А.С. Рсалиев, Н.Т. Амирханова, Ж.У. Пақратдинова, Г.Ш. Ысқақова // Новости науки Казахстана. — 2015. — № 3. — С. 97–110.

Д.О. Мынбаева, Б.Н. Усенбеков, А.К. Амирова, Ж.К. Жунусбаева

## Күріш пирикулярриозы және күресу әдістері

*Magnaporthe grisea* саңырауқұлағы тудыратын зақымданулар күріш өсіретін барлық елдерде кездесетін негізгі ауру болып табылады. Әлем экономикасында күріштің алатын орны маңызды және жер шары халқының жартысынан астамы үшін күріш негізгі калория көзі. Жылдар бойы эпифитотия пирикулярриозы егіс алқаптарына кері әсерін тигізіп, өнімділіктің азаюына алып келді. Қазіргі таңда бұл патоген-иесімен патогеннің өзара әрекеттесуін зерттеуге арналған жаңашылдық модульдік жүйеге айналды. Аурудың пайда болуы түрлі аймақтардағы ауа-райы және климат жағдайларына тікелей байланысты. Әр елде аурудың пайда болуы мен белгілері әртүрлі. Ауруға сезімталдылық танытатын күріш сорттары жиналатын егіннің айтарлықтай шығынға ұшырауына алып келеді. Күріштің пирикулярриозға төзімділігінің бұзылуының негізгі себебі қоздырғыштың өзгергіштік қабілетінің жоғарылауы болып табылады. Вирулентті патотиптер аурудың ауыр формасын тудырады. Патогенділікті зерттеу барысында, әртүрлі төзімділік гендерін тасымалдайтын және бір-бірінен морфо-физиологиялық сипаттамалары бойынша ерекшеленетін коллекциялық күріш сорттарын пайдаланып қоздырғыш патотиптерін анықтауға болады. Ауруға қарсы төзімділікті зерттеуде, әлем селекционерлері арасында дәстүрлі моногенді емес полигенді (бірнеше генді тасымалдау) төзімділік селекциясы танымал. Әр кезеңде гендер тасымалдануын молекулалық маркерлермен бақылау әдісін қолдана отырып, төзімді сорттарды ауруға сезімтал сорттармен будандастырудан алынған сорттарды өсіру пирикулярриозбен күресудің тиімді әдісіне айналуы мүмкін. Пирикулярриозға төзімділікті

анықтау бойынша күріш генотиптеріне скрининг жүргізу кезінде морфологиялық, фитопатологиялық және молекулалық талдаулар көмегімен *M. Grisea*-ның генетикалық гетерогенділігі ескерілу керек.

*Кілт сөздер:* *Oryza sativa*, пирикулярриоз, *Magnaporthe grisea*, патоген, қоздырғыш, орнықтылық гендері, сезімталдық, дәнді дақылдар.

D.O. Mynbayeva, B.N. Usenbekov, A.K. Amirova, Zh.K. Zhunusbayeva

## Rice blast and control methods

Rice infections caused by *Magnaporthe grisea* are a major disease that wreaks havoc in almost all rice-growing countries. The economic importance of rice is huge, for more than half of the world's population, rice serves as the main source of calories. During epiphytotic years, blast can have a devastating effect on world rice production. Nowadays, this pathogen has evolved into an innovative model system for investigating host-pathogen interactions. The outbreak of the disease depends on the climatic conditions of different regions. The occurrence of the disease and symptoms vary from country to country. Susceptible varieties suffer huge losses in the rice crop. The main reason for the violation of rice resistance to blast is the high ability of the pathogen to variability. Virulent pathotypes cause severe morbidity. When examining the pathogenicity of the pathogen, pathotypes can be determined using a collection of different varieties of rice, which usually differ from each other, carrying different resistance genes. At present, the world's breeders widely practice polygenic (gene pyramiding) resistance instead of the traditional monogenic one. Cultivation of varieties obtained by crossing resistant varieties with susceptible ones using molecular control of gene transfer at each stage, which can serve as a highly effective method for combating blast. The genetic heterogeneity of *M. grisea* should be considered when screening for blast-resistant rice genotypes using morphological, phytopathological and molecular characterization analyses.

*Keywords:* *Oryza sativa*, pyriculariosis, *Magnaporthe grisea*, pathogen, resistance genes, susceptibility, cereals.

## References

- 1 FAO Cereal Supply and Demand Brief. Retrieved from <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/ru/> [in Russian].
- 2 Barnwal, M.K., Singh, V.K., Sharma, R.B. & Singh, B.N. (2012). Field evaluation of rice genotypes for resistance and new fungicides for control of blast (*Pyricularia oryzae*). *Ind. Phytopathol.*, 65(1); 56–59.
- 3 Chen, H.L., Chen, B.T., Zhang, D.P., Xie, Y.F. & Zhang, Q. (2001). Pathotypes of *Magnaporthe oryzae* in rice fields of central and southern China. *Plant Disease*, 85; 843–850.
- 4 Dean, R.A., Talbot, N.J., Ebbole, D.J. et al. (2005). The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Nature*, 434; 980–986.
- 5 Srivastava, D., Shamim, M.D., Kumar, D., Pandey, P., Khan, N.A. & Singh, S.N. (2014). Morphological and molecular characterization of *Pyricularia oryzae* causing blast disease in rice (*Oryza sativa*) from North India. *Int. J. Sci. and Res. Publications*, 4 (7); 2250–3153.
- 6 Gashaw, G., Alemu, T. & Tesfaye, K. (2014). Morphological, physiological and biochemical studies on *Pyricularia grisea* isolates causing blast disease on finger millet in Ethiopia. *J. App. Biosci.*, 74; 6059–6071.
- 7 Kim, C.K. & Zeigler, R.S. (1994). Blast management in high input, high yield potential, temperate rice ecosystems. *Rice Blast Disease*. CAB International, Wallingford, 120–131.
- 8 Webster, R.K. & Gunnell, P.S. (1992). Rice blast. *Compendium of rice Diseases*. American phytopathological Society, StPaul MN, 14–17.
- 9 Management of Rice Blast. Agropedia (2019). Retrieved from <http://agropedia.iitk.ac.in/content/management-rice-blast>
- 10 Zelenskii, G.L. & Zelenskaia, O.V. (2022). *Ris: ot rasteniia do dieticheskogo produkta [Rice: from plant until dietary product]*. Kuban: Kubanskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet imeni I.T. Trubilina [in Russian].
- 11 Kato, Y., Satoshi, H., Akiniko, K., Abe, J., Urasaki, K. & Yamagishi, J. (2014). Enhancing grain yield of rice (*Oryza sativa* L.) under upland conditions in Japan. *4<sup>th</sup> International Crop Science Congress*. Brisbane, Australia, 137.
- 12 Manandhar, H.K., Lyngs, J., Simegaardperterson, V. & Marthur, S.B. (1998). Seedborn infection of rice by *Pyricularia oryzae* and its transmission to seedlings. *Plant Disease*, 82; 1093–1099.
- 13 Lee, F.N., Zeigler, R.S., Leong, S. & Teng, P.S. (1994). *Rice breeding programs, blast epidemics and blast management in the United States*. CAB International, Wallingford, UK. In: Rice Blast Disease, 489–500.
- 14 Sasaki, R. (1992). Existence of strains in rice blast fungus. *J. Plant. Protect. Tokyo*, 9; 631–634.
- 15 Mazurin, S.A., Chirkov, V.N., Urmanova, Kh.U., Mazurin, S.A., Mulladzhinov, U., Kogai, M.T., Konovalov, K.I., Pulina, P.A., Sborshchikova, M.P. & Somov, I.A. (1981). *Risovodstvo [Rice growing]*. Tashkent, 180, 181 [in Russian].

- 16 Agrios, G.N. (2006). *Plant pathology*. Elsevier Academic Press, 398–400.
- 17 Wilson, R.A. & Talbot, N.J. (2009). Under pressure: Investigating the biology of plant infection by *Magnaporthe oryzae*. *Nature Review Microbiol*, 7 (3); 185–95.
- 18 De Jong, J.C., McCormack, B.J., Smirnoff, N. & Talbot, N.J. (1997). Glycerol generates turgor in rice blast. *Nature*, 389; 471–483.
- 19 Bonman, J.M. (1992). Durable resistance to rice blast disease-environmental influences. *Euphytica*, 63(1–2); 115–123.
- 20 Tasfia, M. (2017). *Climate changing. Sc Thesis*. Dhaka, Bangladesh.
- 21 Ramesh, S.B. (2015). *Studies on management of rice blast through host plant resistance and fungicides. M.Sc. Thesis*. Hyderabad, India.
- 22 Hajimo, K. (2001). Rice Blast Disease. *Pesticide Outlook*, 1; 23–25.
- 23 Kadeawi, S., Swaruno Nasution, A., Hairmansis, A. et al. (2021). Pathogenicity of isolates of the rice blast pathogen (*Pyricularia oryzae*) from Indonesia. *Plant Disease*, 105(3); 675–683.
- 24 Luong, M.C., Hoang, D., Phan, T., Jiaan, C. & Heong, K.L. (2003). Impacts of nutrition management on insects pests and disease of Rice. *Omon rice*, 11; 93–102.
- 25 Kingsolver, C.H., Barksdale, T.H. & Marchetti, M.A. (1984). Rice blast epidemiology. *Bulletin of the Pennsylvania Agricultural Experimental Station*, 853; 29.
- 26 Long, D.H., Lee, F.N. & Tebeest, D.O. (2000). Effect of nitrogen fertilization on disease progress of rice blast on susceptible and resistant cultivars. *Plant Disease*, 84; 403–409.
- 27 Sere, Y., Sy, A.A., Sie, M., Onasanya, A., Akator, S.K. & Kabore, B. (2011). *Importance of varietal improvement for blast disease control in Africa: JIRCAS. Tsukuba*, Japan: International Research Center for Agriculture Sciences, 77–90.
- 28 Ishiguro, K. (2001). Review of research in Japan on the roles of silicon in conferring resistance against rice blast. *Studies in Plant science*, 8; 277–291.
- 29 Guilherme, B.B., Gaspar, H.K., Antonio, N. & Lisias, C. (2008). Potassium Silicate as Foliar spray and Rice Blast Control. *Journal of Plant Nutrition*, 31 (2); 231–237.
- 30 Siregar, A.F., Sipahutar, I.A., Husnai, H., Wibowo, H., Sato, K. & Wakatsuki, T. (2016). Influence of water management and silica application on rice growth and productivity in central Java, Indonesia. *J Agric Sci*, 8; 86–96.
- 31 Koutroubas, K.S., Ntanos, D. & Lupotto, E. (2009). Blast disease influence on agronomic and quality traits of rice varieties under Mediterranean conditions. *Turk. J. Agric.*, 33; 487–494.
- 32 Jamal-u-Ddin, H., Lodhi, A.M., Pathan, M.A., Khanzada, M.A. & Shah, G.S. (2012). In-vitro evaluation of fungicides, plant extracts and bio-control agents against rice blast pathogen *Magnaporthe oryzae*. *Pakistan Journal of Botany*, 44 (5); 1775–1778.
- 33 Varma, C. & Santhakumari, P. (2012). Management of rice blast through new fungicidal formulations. *Indian Phytopathol.*, 65 (1); 87–88.
- 34 Magar, P.B., Acharya, B. & Pandey, B. (2015). Use of chemicals for the management of rice blast (*Pyricularia grisea*) disease at Jyotinagar, Chitwan, Nepal. *International Journal of Applied Science and Biotechnology*, 3 (3); 474–478.
- 35 Quazzani, T.A., Mouria, A., Douira, A., Benkirane, R., Mlaiki, A. & El-Yachioui, M. (1998). In vitro effect of pH and temperature on the ability of *Trichoderma* spp. to reduce the growth of *Pyricularia oryzae*. *J. CAB. Direct.*, 96; 19–24.
- 36 Li, H., Gua, Y., Dong, Y., Zhao, L., Rong, S. & Che, W. (2018). Isolation and evaluation of endophytic *Bacillus tequilensis* GYLH001 with potential application for biological control of *Magnaporthe oryzae*. *PLoS ONE*, 13 (10); 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203505>
- 37 Spence, C., Alff, E., Johnson, C., Ramos, C., Donofrio, N. & Sundaresan, V. (2014). Natural rice rhizospheric microbes suppress rice blast infections. *BMC Plant Biology*, 14 (130).
- 38 Hyakumachi, M., Takahashi, H., Matsubara, Y., Someya, N., Shimizu, M. & Kobayashi, K. (2014). Recent studies on biological control of plant diseases in Japan. *Journal of General Plant Pathology*, 80 (4); 287–302.
- 39 Miah, G., Rafii, M.Y., Ismail, M.R., Puteh, A.B., Rahim, H.A. & Latif, M.A. (2017). Marker-assisted introgression of broad-spectrum blast resistance genes into the cultivated MR219 rice variety. *J. Sci. Food Agric.*, 97; 2810–2818.
- 40 Jiang, H., Li, Z., Liu, J., Shen, Z., Gao, G. & Zhang, Q. (2019). Development and evaluation of improved lines with broad-spectrum resistance to rice blast using nine resistance genes. *Rice*, 12(1); 29. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0292-z>
- 41 Jain, P., Dubey, H., Singh, P.K., Solanke, A.U., Singh, A.K. & Sharma, T.R. (2019). Deciphering signaling network in broad spectrum near isogenic lines of rice resistant to *Magnaporthe oryzae*. *Sci. Rep.*, 9 (1); 16939. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50990-8>
- 42 Wu, Y., Xiao, N., Chen, Y., Yu, L., Pan, C., Li, Y., Zhang, X., Huang, N., Ji, H., Dai, Z., Chen, X. & Li, A. (2019). Comprehensive evaluation of resistance effects of pyramiding lines with different broad-spectrum resistance genes against *Magnaporthe oryzae* in rice (*Oryza sativa* L.). *Rice*, 12(1); 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0264-3>
- 43 Yang, D., Tang, J., Yang, D., Chen, Y., Ali, J. & Mou, T. (2019). Improving rice blast resistance of Feng39S through molecular marker-assisted backcrossing. *Rice*, 12(1); 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0329-3>
- 44 Wang, L., Zhao, L., Zhang, X., Zhang, Q., Jia, Y., Wang, G., Li, S., Tian, D., Li, W.H. & Yang, S. (2019). Large-scale identification and functional analysis of NLR genes in blast resistance in the Tetep rice genome sequence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 116; 18479–18487. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910229116>

- 45 Ramalingam, J., Palanisamy, S., Alagarasan, G., Renganathan, V.G., Ramanathan, A. & Saraswathi, R. (2020). Improvement of stable restorer lines for blast resistance through functional marker in rice (*Oryza sativa* L.). *Genes*, 11; 1266. <https://doi.org/10.3390/genes11111266>
- 46 Peng, M., Lin, X., Xiang, X., Ren, H., Fan, X. & Chen, K. (2021). Characterization and evaluation of transgenic rice pyramided with the Pi Genes Pib, Pi25 and Pi54. *Rice*, 14(1); 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12284-021-00512-w>
- 47 Devanna, N.B., Vijayan, J. & Sharma, T.R. (2014). The blast resistance gene Pi54of cloned from *Oryza officinalis* interacts with Avr-Pi54 through its novel non-LRR domains. *PLoS One*, 9(8); 104–140.
- 48 Kumar, K.G., Hittalmani, Sh. & Shashidharhe, S. (2000). Marker Assisted Backcross Gene Introgression of Major Genes for Blast Resistance in Rice. *Advances in Rice Blast Research*, 43–53.
- 49 Jodon, N.E., Sonnier, A.E. & Mcllarath, W.O. (1971). Two new rice varieties developed at Crowley Station. *LA Agr.*, 14(3); 4–5.
- 50 Mukhina, Zh.M. (2008). *Ispolzovanie DNK-markerov dlia izucheniia raznoobrazii rastitelnykh resursov [Use of DNA markers to study diversity of plant resources]*. Krasnodar: Prosveshchenie–Yug, 48, 49 [in Russian].
- 51 Koishybaev, M. (2013). Bolezni risa v Kazakhstane [Rice diseases in Kazakhstan]. *Zashchita i karantin rastenii — Plant Protection and Quarantine*, 12; 34–36 [in Russian].
- 52 Rsaliev, A.S., Amirkhanova, N.T., Pakhratdinova, Zh.U. & Yskakova, G.Sh. (2015). Morfologo-kulturalnye osobennosti rosta griba *Pyricularia oryzae* na agarizovannykh pitatelnykh sredakh [Morphological and cultural features of the growth of the fungus *Pyricularia oryzae* on agarized nutrient media]. *Novosti nauki Kazakhstana — News of Science of Kazakhstan*, 3; 97–110 [in Russian].