УДК 634.8: 575.113.2

DOI 10.30679/2219-5335-2022-6-78-195-207

ПОЛИМОРФИЗМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ГЕНОМ *REN1*, В ГЕНОТИПАХ ДИКОРАСТУЩИХ ФОРМ ВИНОГРАДА КУБАНИ*

Ильницкая Елена Тарасовна
канд. биол. наук,
зав. лабораторией сортоизучения
и селекции винограда
e-mail: ilnitskaya79@mail.ru

Макаркина Марина Викторовна
младший научный сотрудник
лаборатории сортоизучения
и селекции винограда
e-mail: konec_citatu@mail.ru

Кожевников Евгений Анатольевич
младший научный сотрудник
селекционно-биотехнологической
лаборатории
e-mail: zhenya.kozhevnikov.2017@bk.ru

Панкин Михаил Иванович
д-р с.-х. наук, доцент,
ведущий научный сотрудник
лаборатории управления
воспроизводством в ампелоценозах
и экосистемах
e-mail: PankinMI@mail.ru

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Краснодар, Россия*

UDC 634.8: 575.113.2

DOI 10.30679/2219-5335-2022-6-78-195-207

POLYMORPHISM OF MICROSATELLITE LOCI LINKED TO THE *REN1* GENE IN THE GENOTYPES OF WILD-GROWING VINES OF THE KUBAN REGION*

Ilnitskaya Elena Tarasovna
Cand. Biol. Sci.
Head of Laboratory of Cultivar's study
and Breeding of Grapes
e-mail: ilnitskaya79@mail.ru

Makarkina Marina Victorovna
Junior Research Associate
of Laboratory of Cultivar's Study
and Breeding of Grapes
e-mail: konec_citatu@mail.ru

Kozhevnikov Evgeny Anatol'evich
Junior Research Associate
of Breeding and Biotechnology
Laboratory
e-mail: zhenya.kozhevnikov.2017@bk.ru

Pankin Michail Ivanovich
Dr. Sci. Agr., Docent
Leading Research Associate
of Reproduction Control
in the Ampelocenoses
and Ecological Systems Laboratory
e-mail: PankinMI@mail.ru

*Federal State Scientific
Budget Institution
«North-Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Winemaking»,
Krasnodar, Russia*

* Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Администрации Краснодарского края (грант № 19-416-230025 р_а).

* This work was carried supported by the Russian Foundation for Basic Research and the Administration of the Krasnodar Territory (grant No. 19-416-230025 p_a).

Исследование дикорастущих форм винограда позволяет расширить фундаментальные знания о разнообразии генофонда винограда, также дикие формы изучают с целью выявления потенциальных источников устойчивости к стресс-факторам условий произрастания. Ген устойчивости к оидиуму *Ren1* – один из немногих генов устойчивости к патогенам, идентифицированных в *Vitis vinifera*. Также было обнаружено его присутствие в некоторых дикорастущих формах *V. vinifera* ssp. *silvestris* Gmel. Задачей данной работы было исследование дикорастущих форм винограда, найденных в Краснодарском крае, ДНК-маркерами гена устойчивости к оидиуму *Ren1* с целью поиска потенциальных доноров резистентности. Исследование проводилось на 35 генотипах дикорастущего винограда, отобранных в нескольких географических точках Краснодарского края вдоль береговой линии Черного моря и реки Кубань. Полиморфизм локуса *Ren1* изучали методом ПЦР с помощью косегрегирующих маркеров SC8-0071-014 и sc47-18 с последующей оценкой размера амплифицированных фрагметов методом капиллярного гель электрофореза на приборе Нанофор 05 и статистической обработкой в программе GenAlEx 6.5. В результате в изучаемой выборке генотипов выявлен достаточно высокий полиморфизм по исследуемым микросателлитным локусам (SC8-0071-014 – 18 типов аллелей, sc47-18 – 8 аллелей) – в среднем определено 13 аллелей на локус. В превалирующем большинстве генотипов определено гетерозиготное состояние по исследуемым локусам, что отражено показателями ожидаемой (He) и фактически выявленной (Ho) гетерозиготности: значения фактической превышают значения ожидаемой. Аллелей устойчивости гена *Ren1* не обнаружено ни в одном из исследуемых образцов дикого винограда.

Ключевые слова: ДИКОРАСТУЩИЕ ФОРМЫ ВИНОГРАДА, ОИДИУМ, *REN1*, ДНК-МАРКЕРЫ, ПОЛИМОРФИЗМ

The study of wild-growing vines allows to expand fundamental knowledge about the diversity of the grape gene pool, and wild vines are also studied in order to identify potential sources of resistance to stress factors of growing conditions. Powdery mildew resistance gene *Ren1* is one of the few pathogen resistance genes identified in *Vitis vinifera*. Its presence has also been found in some vines of *V. vinifera* ssp. *silvestris* Gmel. The aim of this work was to study wild-growing vines found in the Krasnodar region with DNA markers of *Ren1* powdery mildew resistance gene in order to search for potential donors of resistance. The study was conducted on 35 genotypes of wild growing vines, selected at several geographical points of the Krasnodar region along the coastline of the Black Sea and the Kuban River. Polymorphism of *Ren1* locus was studied by PCR using cosegregated markers SC8-0071-014 and sc47-18, followed by assessment of the size of amplified fragments by capillary gel electrophoresis on a Nanofor 05 device and statistical processing in the GenAlEx 6.5 program. As a result, in the studied sample of genotypes, a rather high polymorphism was revealed for studied microsatellite loci (SC8-0071-014 – 18 types of alleles, sc47-18 – 8 alleles) – an average of 13 alleles per locus was determined. In the prevailing majority of genotypes, the heterozygous state was determined for the studied loci, which is reflected in the indicators of expected (He) and observed (Ho) heterozygosity: the observed values exceed the expected ones. The resistance alleles of *Ren1* gene were not found in any of the studied samples of wild grapes.

Key words: WILD-GROWING VINES, POWDERY MILDEW, *REN1*, DNA MARKERS, POLYMORPHISM

Введение. Растения рода *Vitis* произрастают практически по всему миру. Наибольшая экономическая и историческая значимость принадлежит винограду *Vitis vinifera L.* – виду, происходящему из Евразии. К этому виду относят как культурные сорта подвида *V. vinifera* ssp. *sativa* D. C., так и дикий виноград *V. vinifera* ssp. *silvestris* Gmel.

На современном этапе науки изучение генетического разнообразия культуры, анализ автохтонных сортов и диких форм различных регионов ведётся с привлечением ДНК технологий [1-6]. Исследование дикорастущих форм винограда позволяет расширить фундаментальные знания о разнообразии генофонда винограда, также дикие формы изучают с целью выявления потенциальных источников устойчивости к стресс-факторам условий произрастания (биотических и абиотических).

Краснодарский край в настоящее время занимает лидирующую позицию в виноградовинодельческой отрасли Российской Федерации. Возделывание винограда на территории края велось и в давние исторические времена [7, 8]. Однако вопрос изучения местного генофонда дикорастущего винограда мало проработан.

Одним из значимых сезонных заболеваний для Северо-Кавказского региона является оидиум [9]. Оидиум вызывает аскомицет *Erysiphe necator* (ранее *Uncinula necator*) [10]. Патоген представляет собой глобальную угрозу для виноградарства, поскольку для инфекции нет ограничивающих факторов таких как конкретные условия влажности и температуры. Генетическая устойчивость к оидиуму в основном наблюдается у североамериканской группы сортов винограда, таких как *V. aestivalis*, *V. berlandieri*, *V. cinerea* и *V. labrusca*, и азиатской – *V. amurensis*, *V. bashinica*, *V. davidii*, *V. liubanensis*, *V. piazezkii* и *V. romanetii* [11, 12]. В настоящее время ряд локусов устойчивости к *Erysiphe necator* под наименованиями *Ren* и *Run* идентифицирован и картирован [13-24].

Ген устойчивости к оидиуму *Ren1* – один из немногих генов устойчивости к патогенам, идентифицированных в *Vitis vinifera* [25]. Впервые *Ren1* был обнаружен в сорте Кишмиш Ваткана, позже данный локус устойчивости был идентифицирован и в сорте Джанджал кара [14, 15]. ДНК-маркеры для гена *Ren1* разработаны [14, 15]. Так как данный локус происходит от *Vitis vinifera L.*, то существует вероятность его присутствия и в дикорастущих формах. Данное предположение послужило проведению Riaz и др. (2020) исследования гена *Ren1* в дикорастущих формах винограда Средней Азии с использованием ДНК-маркерного анализа [26]. Были определены формы *V. vinifera* ssp. *silvestris* Gmel., обладающие устойчивостью к оидиуму, и молекулярно-генетический анализ показал, что устойчивость определяется *Ren1*, также были получены новые данные о полиморфизме микросателлитных локусов, косегрегирующих с геном устойчивости.

Задачей данной работы было исследование дикорастущих форм винограда, найденных в Краснодарском крае, ДНК-маркерами гена устойчивости к оидиуму *Ren1* с целью поиска потенциальных доноров гена.

Объекты и методы исследований. Ген устойчивости к оидиуму (*Ren1*) изучали на 35 генотипах дикорастущих форм винограда, отобранных в нескольких географических точках Краснодарского края вдоль береговой линии Черного моря (Большой Утриш (образцы Л1-Л6 (Лобанова щель), В1-В10 (Водопадная щель), А1-А3 (Атмачева щель), Ш1-Ш5 (Широкая щель) и окрестности города Геленджика (Г1-Г7)) и правого берега Кубани (К1, К2, К4, К5 (Красный лес (Государственный природный заказник) [27-29].

ДНК экстрагировали системой буферов на основе катионного детергента ЦТАБ (цетилтриметиламмоний бромид) из верхушек отобранных побегов винограда.

Аллельное состояние локуса *Ren1* изучали методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с помощью наиболее показательных (вследствие их косегрегирующего наследования с целевым геном) маркеров SC8-0071-014 и sc47-18 с использованием амплификатора Eppendorf MasterCycler nexus GX2 (Германия) по экспериментально выведенному протоколу амплификации. ПЦР смесь объемом 20 мкл содержала следующие компоненты: 50-100 нг матрицы ДНК, 1,5 ед. активности Taq-полимеразы, 1х буфер для Taq-полимеразы с сульфатом аммония и магнием, 2 мМ MgCl2, dNTP по 0,2 мМ каждого (СибЭнзим-М, Москва) и 200 мкМ каждого праймера (ООО «Синтол», Москва). В качестве референса (контроля) использовали ДНК сорта Кишмиш ваткана.

Амплифицированные фрагменты маркерных областей разделяли методом капиллярного гель электрофореза на приборе Нанофор 05 (Институт аналитического приборостроения РАН, Санкт-Петербург, Россия). Размер ПЦР-продуктов оценивали на обработанных электрофореграммах ПО GenMarker v 3.1.

Полученные в результате генотипирования данные были статистически обработаны в программе GenAlEx 6.5.

Молекулярно-генетические анализы выполнены с использованием оборудования ЦКП Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия по направлению «Геномные и постгеномные технологии».

Обсуждение результатов. Проанализировано ДНК 35 дикорастущих форм винограда на предмет наличия в них гена *Ren1* с помощью микросателлитных маркеров sc47-18 и SC8-0071-014. Согласно литературным данным, целевыми аллелями микросателлитных локусов, коррелирующими с наличием аллели резистентности гена *Ren1* у дикорастущих форм винограда, являются – 239 и 246 (sc47-18) и 141 и 143 (SC8-0071-014) [26]. Аллели, ука-

зывающие на наличие локуса устойчивости, в исследуемой нами выборке генотипов не выявлены (табл. 1).

Таблица 1 – Идентифицированные аллели микросателлитных локусов sc47-18 и SC8-0071-014 гена *Ren1* устойчивости к оидиуму

№ п/п	Образец	*Ren1*			
		sc47-18		SC8-0071-014	
	Кишмиш ваткана (контроль)	231	**249**	**143**	160
1	Л1	217	225	158	164
2	Л2	217	242	164	164
3	Л3	222	244	170	202
4	Л4	242	244	170	202
5	Л5	225	242	158	160
6	Л6	225	236	158	160
7	В1	222	242	174	200
8	В2	222	242	174	200
9	В3	222	242	174	200
10	В4	222	242	174	200
11	В5	222	242	174	200
12	В6	222	244	174	202
13	В7	222	244	174	202
14	В8	222	242	174	200
15	В9	222	242	174	200
16	В10	222	242	174	200
17	А1	242	242	162	200
18	А2	236	236	162	206
19	А3	225	242	200	206
20	Ш1	217	242	174	174
21	Ш2	236	242	204	206
22	Ш3	236	236	204	206
23	Ш4	236	236	204	206
24	Ш5	222	242	162	174
25	Г1	222	236	166	173
26	Г2	236	242	162	166
27	Г3	236	236	189	205
28	Г4	236	242	162	205
29	Г5	242	253	162	166
30	Г6	236	244	199	201
31	Г7	236	242	162	205
32	К1	244	244	186	201
33	К2	236	244	166	201
34	К4	236	244	166	201
35	К5	220	220	137	166

В целом в изучаемой выборке генотипов выявлен достаточно высокий полиморфизм по исследуемым микросателлитным локусам – в среднем определено 13 аллелей на локус (табл. 2). При этом в локусе SC8-0071-014 идентифицировано 18 типов аллелей. Внутри групп, выделяемых по месту сбора образцов, полиморфизм разнится. Так, например, образцы, обозначенные как B1-B10 (место произрастания лоз – Водопадная щель заповедника Большой Утриш), по анализируемым локусам показали практически одинаковые профили, в то время как три образца A1-A3, собранные в урочище Атмачева щель (Большой Утриш) имеют различные между собой профили в локусах sc47-18 и SC8-0071-014 (табл. 1).

В превалирующем большинстве генотипов определено гетерозиготное состояние по исследуемым локусам, что отразилось на показателях ожидаемой (He) и фактической (Ho) гетерозиготности: значения фактической превышают значения ожидаемой (табл. 2).

Таблица 2 – Характеристика микросателлитных локусов в генотипах исследуемых дикорастущих форм винограда

Локус	N	Na	Ne	Ho	He
sc47-18	35	8	4,851	0,800	0,794
SC8-0071-014		18	10,652	0,943	0,906
Среднее		13	7,752	0,871	0,850

Примечание: N – количество образцов, Na – общее число выявленных аллелей, Ne – эффективное число аллелей, Ho – фактическая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность

Наиболее часто встречаемой аллелью в локусе sc47-18 является 242. В локусе SC8-0071-014 с наибольшей частотой встречается аллель 174. К редким аллелям (встречаются единично) можно отнести 253 в локусе sc47-18 и 137, 173, 186, 189 и 199 в локусе SC8-0071-014 (табл. 3).

Таблица 3 – Частота встречаемости выявленных аллелей в исследуемой выборке дикорастущих форм винограда

Локус	Аллель	Частота встречаемости
sc47-18	217	0,043
	220	0,029
	222	0,186
	225	0,057
	236	0,243
	242	0,300
	244	0,129
	253	0,014
SC8-0071-014	137	0,014
	158	0,043
	160	0,029
	162	0,100
	164	0,043
	166	0,086
	170	0,029
	173	0,014
	174	0,186
	186	0,014
	189	0,014
	199	0,014
	200	0,143
	201	0,057
	202	0,057
	204	0,043
	205	0,043
	206	0,071

Выводы. Выполнен ДНК-анализ 35 генотипов дикорастущих форм винограда, обнаруженных на территории Краснодарского края, с использованием микросателлитных маркеров, сцепленных с геном устойчивости к оидиуму *Ren1*. Исследуемая выборка генотипов оказалась полиморфной по анализируемым микросателлитным локусам: в локусе SC8-0071-014 было обнаружено 18 типов аллелей, в sc47-18 – 8 аллелей. ПЦР-фрагменты размеров, которые, согласно литературным данным, коррелируют с наличием *Ren1* не были обнаружены.

Литература

1. Riaz S., De Lorenzis G., Velasco D., Koehmstedt A., Maghradze D., Bobokashvili Z., Musayev M., Zdunic G., Laucou V., Walker M.A., Failla O., Preece J.E., Aradhya M., Arroyo-Garcia R. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Mediterranean basin and Central Asia // BMC Plant Biol. 2018. Vol. 18(1). P. 137. DOI: https://doi.org/10.1038/s41438-020-0335-z

2. Gorislavets S.M., Volodin V.A., Volkov Y.A., Kolosova A.A., Spotar G.Y., Stranishevskaya E.P., Risovannaya V.I. Genetic diversity assessment of Crimean wild grape forms based on microsatellites polymorphism // VIII International Scientific and Practical Conference on Biotechnology as an Instrument for Plant Biodiversity Conservation. 2018. Vol. 1324. P. 305-314.

3. De Michele R., La Bella F., Gristina A.S., Fontana I., Pacifico D., Garfi G., Motisi A., Crucitti D., Abbate L., Carimi F. Phylogenetic Relationship Among Wild and Cultivated Grapevine in Sicily: A Hotspot in the Middle of the Mediterranean Basin // Front. Plant. Sci. 2019. Vol. 10. P. 1506. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01506

4. Zdunić G., Lukšić K., Nagy Z.A., Mucalo A., Hančević K., Radić T., Butorac L., Jahnke G.G., Kiss E., Ledesma-Krist G., Regvar M., Likar M., Piltaver A., Žulj Mihaljević M., Maletić E., Pejić I., Werling M., Maul E. Genetic structure and relationships among wild and cultivated grapevines from central Europe and part of the western Balkan peninsula // Genes. 2020. Vol. 11(9). P. 962. DOI: https://doi.org/10.3390/genes11090962

5. Cunha J., Ibáñez J., Teixeira-Santos M., Brazão J., Fevereiro P., Martínez-Zapater J. M., Eiras-Dias J.E. Genetic relationships among Portuguese cultivated and wild *Vitis vinifera* L. germplasm // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 127. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00127

6. Kupe M., Ercisli S., Jovanović-Cvetković T., Eyduran S.P., Ayed R.B. Molecular characterization of wild grapes from northeastern part of Turkey // Genetika. 2021. Vol. 53(1), 93-102. DOI: https://doi.org/10.2298/GENSR2101093K

7. Негруль А.М., Гордеева Л.Н., Калмыкова Т.И Ампелография с основами виноградарства. Учеб. пособ. для технол. вузов. М.: Высшая школа, 1979. 396 с.

8. Фисенко Ю.Ф., Фисенко В.Н., Коваленко Ф.А. Виноделие Кубани. Краснодар: Краснодар. кн. изд-во, 1979. -160 с.

9. Юрченко Е.Г. Фитосанитарное состояние виноградников: проблемы и решения // Защита и карантин растений. 2021. № 10. С. 3-9. DOI: 10.47528/1026-8634_2021_10_3

10. Braun U., Cook R.T.A., Inman, A.J., Shin H.D. The taxonomy of the powdery mildew fungi // The Powdery Mildews: A Comprehensive Treatis. 2001. P. 13-55.

11. Alleweldt G, Possingham J.V. Progress in grapevine breeding // Theoretical and Applied Genetics. 1988. Vol. 75. P. 669-673.

12. Wan Y., Schwaninger H., He P., Wang Y. Comparison of resistance to powdery mildew and downy mildew in Chinese wild grapes // Vitis. 2007. Vol. 46. P. 132-136. DOI: https://doi.org/10.5073/vitis.2007.46.132-136

13. Barker C.L., Donald T., Pauquet J., Ratnaparkhe M.B., Bouquet A., Adam-Blondon A.-F., Thomas M.R., Dry I. Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, *Run1*, using a bacterial artificial chromosome library // Theoretical and Applied Genetics. 2005. Vol. 111. P. 370-377. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-005-2030-8

14. Hoffmann S., Di Gaspero G., Kovács L., Howard S., Kiss E., Galbács Z., Testolin R., Kozma P. Resistance to *Erysiphe necator* in the grapevine 'Kishmish vatkana' is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth // Theoretical and Applied Genetics. 2008. Vol. 116. P. 427-438. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-007-0680-4

15. Coleman C., Copetti D., Cipriani G., Hoffmann S., Kozma P., Kovács L., Morgante M., Testolin R., Di Gaspero G. The powdery mildew resistance gene *REN1* co-segregates with an NBS-LRR gene cluster in two Central Asian grapevines // BMC Genet. 2009. Vol. 10. P. 89. DOI: https://doi.org/10.1186/1471-2156-10-89

16. Riaz S., Tenscher A.C., Ramming D.W., Walker M.A. Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding // Theoretical and Applied Genetics. 2011. Vol. 122. P. 1059-1073. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-010-1511-6

17. Mahanil S., Ramming D., Cadle-Davidson M., Owens Ch., Garris A., Myles S., Cadle-Davidson L. Development of marker sets useful in the early selection of *Ren4* powdery mildew resistance and seedlessness for table and raisin grape breeding // Theoretical and Applied Genetics. 2012. Vol. 124. P. 23-33. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-011-1684-7

18. Feechan A., Anderson C., Torregrosa L., Jermakow A., Mestre P., Wiedemann-Merdinoglu S., Merdinoglu D., Walker A.R., Cadle-Davidson L., Reisch B., Aubourg S., Bentahar N., Shrestha B., Bouquet A., Adam-Blondon A.-F., Thomas M.R., Dry I.B. Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild North American grapevine species *Muscadinia rotundifolia* identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine // The Plant Journal. 2013. Vol. 76(4). P. 661-674. DOI: https://doi.org/10.1111/tpj.12327

19. Zyprian E., Ochßner I., Schwander F. et al. Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines. Mol Genet Genomics 291, 1573–1594 (2016). https://doi.org/10.1007/s00438-016-1200-5

20. Pap, D., Riaz, S., Dry, I.B. et al. Identification of two novel powdery mildew resistance loci, *Ren6* and *Ren7*, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii*. BMC Plant Biol 16, 170 (2016). https://doi.org/10.1186/s12870-016-0855-8

21. Zendler, D., Schneider, P., Töpfer, R. et al. Fine mapping of *Ren3* reveals two loci mediating hypersensitive response against Erysiphe necator in grapevine. Euphytica 213, 68 (2017). https://doi.org/10.1007/s10681-017-1857-9

22. Zendler D, Töpfer R, Zyprian E. Confirmation and Fine Mapping of the Resistance Locus *Ren9* from the Grapevine Cultivar 'Regent' // Plants. 2021. Vol. 10(1). P. 24. DOI: https://doi.org/10.3390/plants10010024

23. Teh S., Fresnedo-Ramírez J., Clark M.D., Gadoury D.M., Sun Q., Cadle-Davidson L., Luby J.J. Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps // Mol Breeding. 2017. Vol. 37. P. 1. DOI: https://doi.org/10.1007/s11032-016-0586-4

24. Karn A., Zou C., Brooks S., Fresnedo-Ramírez J., Gabler F., Sun Q., Ramming D., Naegele R., Ledbetter C., Cadle-Davidson L. Discovery of the *REN11* locus from Vitis aestivalis for stable resistance to grapevine powdery mildew in a family segregating for several unstable and tissue-specific quantitative resistance loci // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. P. 733899. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2021.733899

25. Vitis international variety catalogue (VIVC). Table of Loci for Traits in Grapevine Relevant for Breeding and Genetics. Julius Kuhn-Institut, 2022. Режим доступа: https://www.vivc.de/docs/dataonbreeding/20220920_Table%20of%20Loci%20for%20Traits%20in%20Grapevine.pdf (дата обращения: 05.10.2022).

26. Riaz S., Menéndez C.M., Tenscher A., Pap D., Walker M.A. Genetic mapping and survey of powdery mildew resistance in the wild Central Asian ancestor of cultivated grapevines in Central Asia // Horticulture research. 2020. Vol. 7. P. 104. DOI: https://doi.org/10.1038/s41438-020-0335-z

27. Ильницкая Е. Т., Макаркина М. В., Горбунов И. В., Котляр В. К., Кожевников Е. А. Морфологические и генетические характеристики дикорастущих форм винограда на территории тонкого мыса города Геленджик [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2022. № 75(3). С. 85-96. URL: http://journalkubansad.ru/pdf/22/03/07.pdf. DOI: 10.30679/2219-5335-2022-3-75-85-96 (дата обращения: 05.10.2022).

28. Gorbunov I.V., Ilnitskaya E.T., Lukyanov A.A., Makarkina M.V., Mikhailovsky S.S., Pankin M.I. The Kuban grapes wild forms growing on the Red forest nature reserve territory // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Krasnoyarsk Science and Technology City Hall. Krasnoyarsk, Russian Federation, 2021. P. 42072. DOI: 10.1088/1755-1315/677/4/042072

29. Ильницкая Е.Т., Горбунов И.В., Макаркина М.В., Токмаков С.В., Михайловский С.С., Панкин М.И. Изучение морфологических и генетических показателей дикорастущего винограда на территории заповедника «Утриш» [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2020. № 62(2). С. 14-24. URL: http://journalkubansad.ru/pdf/20/02/02.pdf. DOI: 10.30679/2219-5335-2020-2-62-14-24 (дата обращения: 05.10.2022).

References

1. Riaz S., De Lorenzis G., Velasco D., Koehmstedt A., Maghradze D., Bobokashvili Z., Musayev M., Zdunic G., Laucou V., Walker M.A., Failla O., Preece J.E., Aradhya M., Arroyo-Garcia R. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Mediterranean basin and Central Asia // BMC Plant Biol. 2018. Vol. 18(1). P. 137. DOI: https://doi.org/10.1038/s41438-020-0335-z

2. Gorislavets S.M., Volodin V.A., Volkov Y.A., Kolosova A.A., Spotar G.Y., Stranishevskaya E.P., Risovannaya V.I. Genetic diversity assessment of Crimean wild grape forms based on microsatellites polymorphism // VIII International Scientific and Practical Conference on Biotechnology as an Instrument for Plant Biodiversity Conservation. 2018. Vol. 1324. P. 305-314.

3. De Michele R., La Bella F., Gristina A.S., Fontana I., Pacifico D., Garfi G., Motisi A., Crucitti D., Abbate L., Carimi F. Phylogenetic Relationship Among Wild and Cultivated Grapevine in Sicily: A Hotspot in the Middle of the Mediterranean Basin // Front. Plant. Sci. 2019. Vol. 10. P. 1506. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01506

4. Zdunić G., Lukšić K., Nagy Z.A., Mucalo A., Hančević K., Radić T., Butorac L., Jahnke G.G., Kiss E., Ledesma-Krist G., Regvar M., Likar M., Piltaver A., Žulj Mihaljević M., Maletić E., Pejić I., Werling M., Maul E. Genetic structure and relationships among wild and cultivated grapevines from central Europe and part of the western Balkan peninsula // Genes. 2020. Vol. 11(9). P. 962. DOI: https://doi.org/10.3390/genes11090962

5. Cunha J., Ibáñez J., Teixeira-Santos M., Brazão J., Fevereiro P., Martínez-Zapater J. M., Eiras-Dias J.E. Genetic relationships among Portuguese cultivated and wild Vitis vinifera L. germplasm // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 127. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00127

6. Kupe M., Ercisli S., Jovanović-Cvetković T., Eyduran S.P., Ayed R.B. Molecular characterization of wild grapes from northeastern part of Turkey // Genetika. 2021. Vol. 53(1), 93-102. DOI: https://doi.org/10.2298/GENSR2101093K

7. Negrul' A.M., Gordeeva L.N., Kalmykova T.I Ampelografiya s osnovami vinogradarstva. Ucheb. posob. dlya tekhnol. vuzov. M.: Vysshaya shkola, 1979. 396 s.

8. Fisenko Yu.F., Fisenko V.N., Kovalenko F.A. Vinodelie Kubani. Krasnodar: Krasnodar. kn. izd-vo, 1979. -160 s.

9. Yurchenko E.G. Fitosanitarnoe sostoyanie vinogradnikov: problemy i resheniya // Zashchita i karantin rastenij. 2021. № 10. S. 3-9. DOI: 10.47528/1026-8634_2021_10_3

10. Braun U., Cook R.T.A., Inman, A.J., Shin H.D. The taxonomy of the powdery mildew fungi // The Powdery Mildews: A Comprehensive Treatis. 2001. P. 13-55.

11. Alleweldt G, Possingham J.V. Progress in grapevine breeding // Theoretical and Applied Genetics. 1988. Vol. 75. P. 669-673.

12. Wan Y., Schwaninger H., He P., Wang Y. Comparison of resistance to powdery mildew and downy mildew in Chinese wild grapes // Vitis. 2007. Vol. 46. P. 132-136. DOI: https://doi.org/10.5073/vitis.2007.46.132-136

13. Barker C.L., Donald T., Pauquet J., Ratnaparkhe M.B., Bouquet A., Adam-Blondon A.-F., Thomas M.R., Dry I. Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, Run1, using a bacterial artificial chromosome library // Theoretical and Applied Genetics. 2005. Vol. 111. P. 370-377. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-005-2030-8

14. Hoffmann S., Di Gaspero G., Kovács L., Howard S., Kiss E., Galbács Z., Testolin R., Kozma P. Resistance to Erysiphe necator in the grapevine 'Kishmish vatkana' is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth // Theoretical and Applied Genetics. 2008. Vol. 116. P. 427-438. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-007-0680-4

15. Coleman C., Copetti D., Cipriani G., Hoffmann S., Kozma P., Kovács L., Morgante M., Testolin R., Di Gaspero G. The powdery mildew resistance gene REN1 co-segregates with an NBS-LRR gene cluster in two Central Asian grapevines // BMC Genet. 2009. Vol. 10. P. 89. DOI: https://doi.org/10.1186/1471-2156-10-89

16. Riaz S., Tenscher A.C., Ramming D.W., Walker M.A. Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding // Theoretical and Applied Genetics. 2011. Vol. 122. P. 1059-1073. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-010-1511-6

17. Mahanil S., Ramming D., Cadle-Davidson M., Owens Ch., Garris A., Myles S., Cadle-Davidson L. Development of marker sets useful in the early selection of Ren4 powdery mildew resistance and seedlessness for table and raisin grape breeding // Theoretical and Applied Genetics. 2012. Vol. 124. P. 23-33. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-011-1684-7

18. Feechan A., Anderson C., Torregrosa L., Jermakow A., Mestre P., Wiedemann-Merdinoglu S., Merdinoglu D., Walker A.R., Cadle-Davidson L., Reisch B., Aubourg S., Bentahar N., Shrestha B., Bouquet A., Adam-Blondon A.-F., Thomas M.R., Dry I.B. Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild North American grapevine species Muscadinia rotundifolia identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine // The Plant Journal. 2013. Vol. 76(4). P. 661-674. DOI: https://doi.org/10.1111/tpj.12327

19. Zyprian E., Ochßner I., Schwander F. et al. Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines. Mol Genet Genomics 291, 1573–1594 (2016). https://doi.org/10.1007/s00438-016-1200-5

20. Pap, D., Riaz, S., Dry, I.B. et al. Identification of two novel powdery mildew resistance loci, Ren6 and Ren7, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii*. BMC Plant Biol 16, 170 (2016). https://doi.org/10.1186/s12870-016-0855-8

21. Zendler, D., Schneider, P., Töpfer, R. et al. Fine mapping of Ren3 reveals two loci mediating hypersensitive response against Erysiphe necator in grapevine. Euphytica 213, 68 (2017). https://doi.org/10.1007/s10681-017-1857-9

22. Zendler D, Töpfer R, Zyprian E. Confirmation and Fine Mapping of the Resistance Locus Ren9 from the Grapevine Cultivar \'Regent\' // Plants. 2021. Vol. 10(1). P. 24. DOI: https://doi.org/10.3390/plants10010024

23. Teh S., Fresnedo-Ramírez J., Clark M.D., Gadoury D.M., Sun Q., Cadle-Davidson L., Luby J.J. Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps // Mol Breeding. 2017. Vol. 37. P. 1. DOI: https://doi.org/10.1007/s11032-016-0586-4

24. Karn A., Zou C., Brooks S., Fresnedo-Ramírez J., Gabler F., Sun Q., Ramming D., Naegele R., Ledbetter C., Cadle-Davidson L. Discovery of the REN11 locus from *Vitis aestivalis* for stable resistance to grapevine powdery mildew in a family segregating for several unstable and tissue-specific quantitative resistance loci // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. P. 733899. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2021.733899

25. Vitis international variety catalogue (VIVC). Table of Loci for Traits in Grapevine Relevant for Breeding and Genetics. Julius Kuhn-Institut, 2022. Rezhim dostupa: https://www.vivc.de/docs/dataonbreeding/20220920_Table%20of%20Loci%20for%20Traits%20in%20Grapevine.pdf (data obrashcheniya: 05.10.2022).

26. Riaz S., Menéndez C.M., Tenscher A., Pap D., Walker M.A. Genetic mapping and survey of powdery mildew resistance in the wild Central Asian ancestor of cultivated grapevines in Central Asia // Horticulture research. 2020. Vol. 7. P. 104. DOI: https://doi.org/10.1038/s41438-020-0335-z

27. Il'nickaya E. T., Makarkina M. V., Gorbunov I. V., Kotlyar V. K., Kozhevnikov E. A. Morfologicheskie i geneticheskie harakteristiki dikorastushchih form vinograda na territorii tonkogo mysa goroda Gelendzhik [Elektronnyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2022. № 75(3). S. 85-96. URL: http://journalkubansad.ru/pdf/22/03/07.pdf. DOI: 10.30679/2219-5335-2022-3-75-85-96 (data obrashcheniya: 05.10.2022).

28. Gorbunov I.V., Ilnitskaya E.T., Lukyanov A.A., Makarkina M.V., Mikhailovsky S.S., Pankin M.I. The Kuban grapes wild forms growing on the Red forest nature reserve territory // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Krasnoyarsk Science and Technology City Hall. Krasnoyarsk, Russian Federation, 2021. P. 42072. DOI: 10.1088/1755-1315/677/4/042072

29. Il'nickaya E.T., Gorbunov I.V., Makarkina M.V., Tokmakov S.V., Mihajlovskij S.S., Pankin M.I. Izuchenie morfologicheskih i geneticheskih pokazatelej dikorastushchego vinograda na territorii zapovednika «Utrish» [Elektronnyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2020. № 62(2). S. 14-24. URL: http://journalkubansad.ru/pdf/20/02/02.pdf. DOI: 10.30679/2219-5335-2020-2-62-14-24 (data obrashcheniya: 05.10.2022).