

УДК 634.8:581.41:575.22

UDC 634.8:581.41:575.22

DOI 10.30679/2219-5335-2020-2-62-14-24

DOI 10.30679/2219-5335-2020-2-62-14-24

**ИЗУЧЕНИЕ  
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ  
И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ  
ДИКОРАСТУЩЕГО ВИНОГРАДА  
НА ТЕРРИТОРИИ  
ЗАПОВЕДНИКА УТРИШ\***

**STUDY  
OF MORPHOLOGICAL  
AND GENETIC INDICATORS  
OF WILD GRAPES  
IN THE TERRITORY  
OF THE «UTRISH» RESERVED AREA\***

Ильницкая Елена Тарасовна<sup>1</sup>  
канд. биол. наук  
зав. лабораторией сортоизучения  
и селекции винограда  
e-mail: [ilnitskaya79@mail.ru](mailto:ilnitskaya79@mail.ru)

Il'nitskaya Elena Tarasovna<sup>1</sup>  
Cand. Biol. Sci.  
Head of Laboratory of Cultivar's study  
and Breeding of Grapes  
e-mail: [ilnitskaya79@mail.ru](mailto:ilnitskaya79@mail.ru)

Горбунов Иван Викторович<sup>2</sup>  
канд. биол. наук  
зав. лабораторией виноградарства  
и виноделия

Gorbunov Ivan Viktorovich<sup>2</sup>  
Cand. Sci. Biol.  
Head of Laboratory of Viticulture  
and Winemaking

Макаркина Марина Викторовна<sup>1</sup>  
младший научный сотрудник  
лаборатории сортоизучения  
и селекции винограда

Makarkina Marina Victorovna<sup>1</sup>  
Junior Research Associate  
of Laboratory of Cultivar's Study  
and Breeding of Grapes

Токмаков Сергей Вячеславович<sup>1</sup>  
канд. биол. наук  
научный сотрудник  
лаборатории  
селекционно-биотехнологической

Tokmakov Sergey Vyacheslavovich<sup>1</sup>  
Cand. Biol. Sci.  
Research Associate  
of Breeding and Biotechnology  
Laboratory

Михайловский Станислав Сергеевич<sup>2</sup>  
младший научный сотрудник  
лаборатории виноградарства  
и виноделия

Mikhailovskiy Stanislav Sergeevich<sup>2</sup>  
Junior Research Associate  
of Laboratory of Viticulture  
and Winemaking

Панкин Михаил Иванович<sup>1</sup>  
д-р с.-х. наук, доцент  
ведущий научный сотрудник  
функционального научного центра  
«Виноградарство и виноделие»

Pankin Mikhail Ivanovich<sup>1</sup>  
Dr. Sci. Agr., Docent  
Leading Research Associate  
of Functional Scientific Center  
«Viticulture and Wine-making»

---

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

\* 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).

<sup>1</sup>Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия», Краснодар, Россия

<sup>2</sup>Анапская зональная опытная станция виноградарства и виноделия – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия», Анапа, Россия

В статье приведены данные изучения дикорастущих форм винограда Кубани в целях выявления источников устойчивости к различного рода биотическим и абиотическим стресс-факторам. Дикорастущие формы винограда могут представлять как теоретическую, так и практическую ценность для селекции. Целью представляемой работы было изучение морфо-биологического и генетического разнообразия растений винограда рода *Vitis* L., произрастающих на территории государственного природного заповедника Утриш на Черноморском побережье Краснодарского края. Территория заповедника вызывает интерес для исследований диких форм винограда так как является местом древних поселений. В результате проведенной экспедиции найден дикорастущий виноград в урочище «Водопадная щель» на территории заповедника «Утриш» в количестве 10 популяций, внешне устойчивых к воздействию абиотических и биотических стресс-факторов среды. Проведено морфо-биологическое изучение растений винограда и дана характеристика их экологических условий произрастания. Представлено ампелографическое описание форм по 10 признакам. С целью изучения генетического разнообразия найденных форм проведён ДНК-маркерный анализ

<sup>1</sup>Federal State Scientific Budget Institution «North-Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Winemaking», Krasnodar, Russia

<sup>2</sup>Anapa Zonal Experimental Station of Viticulture and Wine-making – branch of Federal State Budgetary Scientific Institution «North-Caucasus Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Winemaking», Anapa, Russia

The data of study of Kuban grapevines wild forms are presented to select the sources with resistance to various biotic and abiotic stress-factors. Wild forms of grapes can be both theoretical and practical value for breeding. The aim of the present work was to study the morpho-biological and genetic diversity of grape plants of the genus *Vitis* L., growing on the territory of the «Utrish» state nature reserved area on the Black Sea coast of the Krasnodar Territory. The territory of the reserved area is interested for the study of wild forms of grapes as it was the place of ancient settlements. As a result of the expedition, wild grapes were found in the district «Vodopadnaya shchel» in the «Utrish» nature reserved area in the amount of 10 populations that are outwardly resistant to the effects of abiotic and biotic environmental stress-factors. A morphological and biological Study of grape plants was carried out and a characteristic of their ecological conditions was given. An ampelographic description of the forms by 10 characteristics is presented. In order to study the genetic diversity of the found forms, a DNA-marker analysis of wild

дикорастущих растений винограда. Исследование выполнено с использованием микросателлитных маркеров, сцепленных с генами *Rpv3* и *Rpv10*, определяющими устойчивость к милдью. Присутствие функциональных аллелей данных генов в анализируемых образцах помогает раскрыть вопросы происхождения генотипов, что является одной из задач представляемого исследования. Указанные гены в найденных формах винограда не обнаружены. В целом, по результатам микросателлитного анализа, можно отметить, что часть образцов полиморфны между собой, другие же имеют высокую степень сходства. Работа по изучению дикорастущих форм винограда на данной территории проводится впервые.

*Ключевые слова:* ВИНОГРАД, ДИКОРАСТУЩИЕ ФОРМЫ, ПЦР-АНАЛИЗ, ДНК-МАРКЕРЫ

grape plants was carried out. The study was performed using microsatellite markers linked to the *Rpv3* and *Rpv10* genes, which determine resistance to downy mildew. The presence of functional alleles of these genes in the analyzed samples helps to reveal the origin of genotypes, which is one of the objectives of the study. The indicated genes were not found in the found grape forms. In general, according to the results of microsatellite analysis, it can be noted, that some of the samples are polymorphic to each other, while others have a high degree of similarity. The work on the study of wild forms of grapes in this area is carried out for the first time.

*Key words:* GRAPEVINE, WILD FORMS, PCR-ANALYSIS, DNA-MARKERS

**Введение.** Виноград – это уникальное растение, не только потому, что является одной из главных сельскохозяйственных культур, он имеет древние связи с историческим развитием культуры человечества [1].

Виноград *Vitis vinifera* L, как окультуренный вид, происходит из Евразии. Предком существующих сортов, согласно мировым исследованиям, считается дикий подвид культурного винограда (*V. vinifera ssp. silvestris* Gmel.) [2, 3]. Дикорастущие формы винограда в настоящее время представлены одичалыми лозами культурных сортов *V. vinifera* L и диким подвидом в некоторых регионах возникновения этой культуры.

Проведено множество исследований по изучению дикорастущих форм и аборигенных сортов винограда на территории Крыма, Дагестана, по берегам Дона, но крайне мало научных данных по происхождению и наличию кубанских дикорастущих и стародавних форм винограда [4-12].

Несмотря на широкое распространение и многообразие дикорастущего винограда, его генофонд на Кубани недостаточно изучен.

Дикорастущие растения, как правило, отличаются более высокой морозостойкостью, засухоустойчивостью, а также устойчивостью к засолению почв и различным патогенам. Благодаря таким характеристикам дикорастущие формы винограда могут представлять теоретическую и практическую ценность для селекции.

Территория заповедника Утриш на побережье Краснодарского края вызывают интерес для подобного рода исследований, так как является местом древних поселений [13]. Работа по изучению дикорастущих форм винограда на данной территории проводится впервые.

Цель исследования – изучить морфо-биологическое и генетическое разнообразие растений винограда рода *Vitis* L., произрастающих в местах древних поселений территории государственного природного заповедника Утриш Краснодарского края.

**Объекты и методы исследований.** Экспедиционные исследования по поиску дикорастущих форм винограда, изучению экологических условий произрастания, морфо-биологических особенностей их вегетативных и генеративных органов проводились в апреле-ноябре 2019 года на территории государственного заповедника «Утриш».

Изучение осуществлялось маршрутно-рекогносцировочным методом. При помощи традиционной методики геоботанических исследований изучены: рельеф местообитаний, структура и флористический состав фитоценологических сообществ, в которых произрастают дикорастущие формы винограда, дана краткая характеристика растительности [14].

Тип климата территории заповедника можно определить как средиземноморский с влиянием климата умеренных широт [15]. Средняя годовая температура воздуха составляет – 12,1-12,2 °С, средняя температура

января – 2-3 °С, июля – 23,3-23,5 °С. Средняя годовая величина осадков находится в пределах 570-700 мм.

Материалом для исследования послужили 10 растений дикорастущего винограда, найденные в районе Водопадной Щели на территории заповедника Утриш. По методике ампелографического описания сортов культурного винограда изучены морфологические признаки вегетативных и генеративных органов его дикорастущих форм.

Молекулярно-генетический анализ проводили на образцах ДНК, выделенных из молодых верхушек побегов найденных экземпляров винограда с применением методики экстракции на основе ЦТАБ-буфера [16]. В работе по идентификации гена *Rpv10* использовали тесно сцепленный микросателлитный ДНК-маркер GF09-46 [17]. Для выявления гена *Rpv3* – маркеры UDV-305, UDV-737, позволяющие идентифицировать аллельное состояние гена устойчивости [18].

В качестве контрольных генотипов в исследования были включены образцы ДНК сортов, которые являются носителями генов устойчивости: Сей Виллар 12-375 (*Rpv3*) и Морозко (*Rpv10*) [18, 19]. ПЦР проводили в соответствии с ранее отработанными параметрами реакции [20].

Аmplификацию ДНК осуществляли прибором BioRad (США). Разделение и оценка размеров продуктов ПЦР проведены с использованием автоматического генетического анализатора ABI Prism 3130 и специального программного обеспечения GeneMapper и PeakScanner.

**Обсуждение результатов.** При обследовании территории заповедника Утриш в районе Водопадной щели найдено 10 образцов дикорастущих форм винограда. На южном макросклоне по левому борту Водопадной щели обнаружено 6 растений винограда, на противоположном склоне, по правому борту – 4 растения (табл. 1).

Таблица 1 – Морфологические особенности дикорастущих форм винограда (Водопадная щель, заповедник Утрищ)

Признак	Номер популяции									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Форма верхушки молодого побега	открытая наполовину	широко открытая	слегка открытая	открытая наполовину	открытая наполовину	открытая полностью	слегка открытая	слегка открытая	широко открытая	открытая наполовину
Паутинистое опушение верхушки молодого побега	среднее	среднее	густое	среднее	среднее	редкое	среднее	среднее	очень густое	редкое
Щетинистое опушение междоузлий	очень редкое	редкое	среднее	среднее	редкое	очень редкое	редкое	редкое	очень редкое	очень редкое
Форма листа	пяти-угольная	округлая	дельто-видная	пяти-угольная	сердце-видная	пяти-угольная	пяти-угольная	дельто-видная	пяти-угольная	пяти-угольная
Глубина верхних боковых вырезок листа	средняя	средняя	глубокая	очень глубокая	очень глубокая	мелкая	средняя	мелкая	средняя	средняя
Расположение лопастей черешковой выемки листа	слегка открытые	широко открытые	широко открытые	очень широко открытые	широко открытые	очень широко открытые	широко открытые	широко открытые	открытые наполовину	широко открытые
Форма зубчиков листа	выпукло вогнутая	прямо выпуклая	выпукло вогнутая	выпуклая	выпукло вогнутая	выпукло вогнутая	прямо выпуклая	выпуклая	выпукло вогнутая	выпуклая
Паутинистое опушение между главными жилками на нижней стороне пластинки	густое	редкое	густое	среднее	среднее	редкое	редкое	редкое	редкое	среднее
Окраска кожицы ягоды (без налета)	темно-красно-фиолетовая	темно-красно-фиолетовая	темно-красно-фиолетовая	темно-красно-фиолетовая	темно-красно-фиолетовая	красная	красная	красная	красная	красная
Антоциановая окраска мякоти ягоды	средняя	средняя	средняя	средняя	средняя	слабая	слабая	слабая	слабая	слабая

С целью изучения генетического разнообразия найденных форм проведён ДНК-маркерный анализ дикорастущих растений винограда. Исследование выполнено с использованием микросателлитных маркеров, сцепленных с генами *Rpv3* и *Rpv10*, определяющими устойчивость к милдью (одному из наиболее вредоносных грибных заболеваний винограда). Функциональные аллели *Rpv3* происходят от северо-американских видов винограда; ген имеет семь гаплотипов устойчивости, которые могут быть определены с помощью ДНК-маркеров UDV-305 и UDV-737 [18]. Ген *Rpv10* берёт своё начало в генплазме дикого амурского винограда *V. amurensis* [17]. Таким образом, в случае присутствия функциональных аллелей данных генов в анализируемых образцах раскрываются вопросы происхождения генотипов, что является одной из задач представляемого исследования. Однако в образцах ДНК десяти дикорастущих форм винограда, гены устойчивости *Rpv10* и *Rpv3* обнаружены не были (табл. 2).

Так, аллелью локуса GF09-46, коррелирующей с наличием устойчивости к милдью, определяемой геном *Rpv10*, является аллель с размером 416 пар нуклеотидов [17]. В анализируемых образцах идентифицированы аллели 395, 423 и 425 пар нуклеотидов. По образцу №5 не получено ПЦР-продуктов. Семь консервативных гаплотипов *Rpv3* гена, наследуемых от разных северо-американских видов и определяющих устойчивость к милдью, соответствуют следующим аллельным состояниям локусов UDV305 и UDV737: *Rpv3*<sup>299-279</sup> (наследуется от *V. rupestris*), *Rpv3*<sup>null-297</sup> (*V. rupestris* или *V. lincecumii*), *Rpv3*<sup>321-312</sup> (*V. labrusca* или *V. riparia*), *Rpv3*<sup>null-271</sup> (*V. labrusca* или *V. riparia*), *Rpv3*<sup>361-299</sup> (*V. rupestris*), *Rpv3*<sup>299-314</sup> (*V. rupestris*), *Rpv3*<sup>null-287</sup> (*V. rupestris* или *V. labrusca*) [18]. Ни одна из перечисленных аллелей не обнаружена в исследуемых генотипах (см. табл. 2).

Семь консервативных гаплотипов *Rpv3* гена, наследуемых от разных северо-американских видов и определяющих устойчивость к милдью, со-

ответствуют следующим аллельным состояниям локусов UDV305 и UDV737:  $Rpv3^{299-279}$  (наследуется от *V. rupestris*),  $Rpv3^{null-297}$  (*V. rupestris* или *V. lincecumii*),  $Rpv3^{321-312}$  (*V. labrusca* или *V. riparia*),  $Rpv3^{null-271}$  (*V. labrusca* или *V. riparia*),  $Rpv3^{361-299}$  (*V. rupestris*),  $Rpv3^{299-314}$  (*V. rupestris*),  $Rpv3^{null-287}$  (*V. rupestris* или *V. labrusca*) [18]. Ни одна из перечисленных аллелей не обнаружена в исследуемых генотипах (табл. 2). В целом, по результатам микросателлитного анализа, даже с использованием всего трёх маркеров, можно отметить, что часть образцов полиморфны между собой, а некоторые – очень близки: образцы 1 и 2; образцы 9 и 10

Таблица 2 – Результаты ДНК-маркерного анализа дикорастущих форм винограда на наличие генов устойчивости к милдью *Rpv10* и *Rpv3*

Образец	<i>Rpv 10</i>	<i>Rpv 3</i>	
	GF09-46, п. н.	UDV-305	UDV-737
<i>Rpv10</i> Контроль (Морозко)	<b>416:423</b>		
<i>Rpv3</i> Контроль (Сей Виллар 12-375)		<b>299:361</b>	<b>279:299</b>
Образец 1	395:423	327	289:295
Образец 2	395:423	325	289:295
Образец 3	395	326	289:295
Образец 4	395	297:326	289:295
Образец 5		297:324	292
Образец 6	423:425	294:321	289
Образец 7	423	302:325	289
Образец 8	425	303:327	289:293
Образец 9	395:423	325	289:291
Образец 10	395:423	326	289:291

Изучение морфо-биологических и генетических характеристик найденных форм будет продолжено.



**Заключение.** В результате впервые проведенных исследований по изучению дикорастущих форм винограда Кубани и выявлению среди них источников устойчивости к различного рода биотическим и абиотическим стресс-факторам найден дикорастущий виноград в урочище Водопадная щель на территории заповедника «Утриш» в количестве 10 популяций.

Обнаруженные растения внешне устойчивы к воздействию абиотических и биотических стресс-факторов среды. Проведено морфо-биологическое изучение растений винограда и подробное описание их экологических условий произрастания. Выполнен ДНК-маркерный анализ генотипов растений на наличие генов устойчивости к милдью *Rpv10* и *Rpv3*, указанные гены в найденных формах винограда не обнаружены.

Учитывая слабую изученность дикорастущих форм винограда, важно проводить исследования по поиску доноров хозяйственно-ценных признаков, актуальных для современных целей селекции данной культуры, и уточнению происхождения этих форм при помощи генетических методов в целях изучения разнообразия генофонда *Vitis L.*

### Литература

1. Звягин А.С., Трошин Л.П. О происхождении дикого и культурного винограда // Труды КубГАУ. № 25. 2010. С. 84-88.
2. Olmo H.P. The origin and domestication of vinifera grape // The origin and ancient history of wine. Gordon and Breach, Luxembourg. 1995. P. 31-43.
3. This P., Lacombe T., Thomas M.R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes // Trends Genetics. 2006. Vol. 22. P. 511-519.
4. Поиск и оценка дикорастущих форм винограда, произрастающих на территории Ялтинского горно-лесного природного заповедника, с использованием молекулярных маркеров / Гориславец С.М. и др. // Магарач. Виноградарство и виноделие. 2017. № 1. С. 19-21.
5. Пирмагомедов П.М. Изучение местных сортов и дикорастущего винограда в Табасаранском районе Дагестанской АССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 537 / Пирмагомедов Пирмагомед Муталимович. Москва, 1970. 20 с.
6. Характеристика некоторых аборигенных дагестанских сортов винограда методом SSR-анализа и по основным ампелографическим признакам листьев / Ильницкая Е.Т., Супрун И.И., Наумова Л.Г., Токмаков С.В., Ганич В.А. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 6. С. 617-622.

7. Донские аборигенные сорта винограда / А.М. Алиев и др. Новочеркасск: ВНИИВиВ, 2013. 132 с.
8. Изучение генетического сходства донских аборигенных сортов винограда с применением SSR-анализа и по основным ампелографическим признакам листа / Е.Т. Ильницкая, С.В. Токмаков, И.И. Супрун, Л.Г. Наумова, В.А. Ганич. // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 1. С. 60-67.
9. Генетический полиморфизм редких и малораспространенных аборигенных донских генотипов *Vitis vinifera* L. / Е.Т. Ильницкая, Л.Г. Наумова, В.А. Ганич, С.В. Токмаков, М.В. Макаркина // Магарач. Виноградарство и виноделие. 2019. Т. 21. № 3. С. 191-197.
10. Heuertz M., Goryslavets S., Hausman J.F., Risovanna V. Characterization of grapevine accessions from Ukraine using microsatellite markers // American Journal of Enology and Viticulture. 2008. Vol. 59. P. 38-42.
11. Леонтьева О.А., Сулова Е.Г. Изучение биоразнообразия в лесах средиземноморского типа черноморского побережье Кавказа // Биогеография. География биоразнообразия. 2000. № 8. С. 38-42.
12. Звягин А.С., Трошин Л.П. Исследование дикого винограда *Vitis silvestris* Gmel. на Северном Кавказе // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2010. № 58. С. 376-387.
13. Биоразнообразии государственного природного заповедника «Утриш». Научные труды / под ред. А. Г. Крохмаль и др. Анапа, 2013. Т. 1. 2012. 340 с.
14. Полевая геоботаника / под ред. А.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т.3. 530 с.
15. Ткаченко Ю.Ю., Денисов В.И. Климат // Атлас. Государственный природный заповедник «Утриш». Научные труды. Анапа, 2013. Т. 2. С. 32-38.
16. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molecular Biology. 1985. Vol. 5(2). P. 69-76.
17. Schwander F., Eibach R., Fechter I., Hausmann L., Zyprian E., Töpfer R. *Rpv10*: a new locus from the Asian *Vitis* gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine // Theoretical and Applied Genetics. 2012. Vol. 124(1). P. 163-176.
18. di Gaspero G., Copetti D., Coleman C., Castellarin S.D., Eibach R., Kozma P., Lacombe T., Gambetta G., Zvyagin A., Cindrić P., Kovács L., Morgante M., Testolin R. Selective sweep at the *Rpv3* locus during grapevine breeding for downy mildew resistance // Theor. Appl. Genet. 2012. Vol. 124(2). P. 227-286.
19. Ильницкая Е.Т., Токмаков С.В., Макаркина М.В. ДНК-маркерное определение генов устойчивости к милдью в новых сортах и отборных формах винограда селекции СКФНЦСВВ // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2018. № 50(2). С. 24-31.
20. Ilnitskaya E. T., Tokmakov S.V., Makarkina M.V., Suprun I. Identification of downy mildew resistance genes *Rpv10* and *Rpv3* by DNA-marker analysis in a Russian grapevine germplasm collection // Acta Horticulturae. 2019. Vol. 1248. P. 129-134.

#### References

1. Zvyagin A.S., Troshin L.P. O proiskhozhdenii dikogo i kul'turnogo vinograda // Trudy KubGAU. № 25. 2010. S. 84-88.
2. Olmo H.P. The origin and domestication of vinifera grape // The origin and ancient history of wine. Gordon and Breach, Luxembourg. 1995. R. 31-43.
3. This P., Lacombe T., Thomas M.R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes // Trends Genetics. 2006. Vol. 22. R. 511-519.
4. Poisk i ocenka dikorastushchih form vinograda, proizrastayushchih na territorii Yaltinskogo gorno-lesnogo prirodnogo zapovednika, s ispol'zovaniem molekulyarnykh markerov / Gorislavec S.M. i dr. // Magarach. Vinogradarstvo i vinodelie. 2017. № 1. S. 19-21.

5. Pirmagomedov P.M. Izuchenie mestnyh sortov i dikorastushchego vinograda v Tabasaranskom rajone Dagestanskoj ASSR: avtoref. dis. ... kand. s.-h. nauk: 537 / Pirmagomedov Pirmagomed Mutalimovich. Moskva, 1970. 20 s.

6. Harakteristika nekotoryh aborigennyh dagestanskih sortov vinograda metodom SSR-analiza i po osnovnym ampelograficheskim priznakam list'ev / E.T. Il'nickaya, I.I. Suprun, L.G. Naumova, S.V. Tokmakov, V.A. Ganich // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. 2017. T. 21. № 6. S. 617-622.

7. Donskie aborigennye sorta vinograda / A.M. Aliev i dr. Novocherkassk: VNIIViV, 2013. 132 s.

8. Izuchenie geneticheskogo skhodstva donskih aborigennyh sortov vinograda s primeneniem SSR-analiza i po osnovnym ampelograficheskim priznakam lista / E.T. Il'nickaya, S.V. Tokmakov, I.I. Suprun, L.G. Naumova, V.A. Ganich // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2016. T. 51. № 1. S. 60-67.

9. Geneticheskij polimorfizm redkih i malorasprostranennyh aborigennyh donskih genotipov *Vitis vinifera* L. / E.T. Il'nickaya, L.G. Naumova, V.A. Ganich, S.V. Tokmakov, M.V. Makarkina // Magarach. Vinogradarstvo i vinodelie. 2019. T. 21. № 3. S. 191-197.

10. Heuertz M., Goryslavets S., Hausman J.F., Risovanna V. Characterization of grapevine accessions from Ukraine using microsatellite markers // American Journal of Enology and Viticulture. 2008. Vol. 59. P. 38-42.

11. Leont'eva O.A., Suslova E.G. Izuchenie bioraznoobraziya v lesah sredizemnomorskogo tipa chernomorskogo poberezh'e Kavkaza // Biogeografiya. Geografiya bioraznoobraziya. 2000. № 8. S. 38-42.

12. Zvyagin A.S., Troshin L.P. Issledovanie dikogo vinograda *Vitis silvestris* Gmel. na Severnom Kavkaze // Politematicheskij setевой elektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2010. № 58. S. 376-387.

13. Bioraznoobrazie gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Utrish». Nauchnye trudy / Pod red. A. G. Krohmal' i dr. Anapa, 2013. T. 1. 2012. 340 s.

14. Polevaya geobotanika / pod red. A.M. Lavrenko, A.A. Korchagina. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1964. T.3. 530 s.

15. Tkachenko Yu.Yu., Denisov V.I. Klimat // Atlas. Gosudarstvennyj prirodnyj zapovednik «Utrish». Nauchnye trudy. Anapa, 2013. T. 2. S. 32-38.

16. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molecular Biology. 1985. Vol. 5(2). P. 69-76.

17. Schwander F., Eibach R., Fechter I., Hausmann L., Zyprian E., Töpfer R. Rpv10: a new locus from the Asian *Vitis* gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine // Theoretical and Applied Genetics. 2012. Vol. 124(1). P. 163-176.

18. di Gaspero G., Copetti D., Coleman C., Castellarin S.D., Eibach R., Kozma P., Lacombe T., Gambetta G., Zvyagin A., Cindrić P., Kovács L., Morgante M., Testolin R. Selective sweep at the *Rpv3* locus during grapevine breeding for downy mildew resistance // Theor. Appl. Genet. 2012. Vol. 124(2). P. 227-286.

19. Il'nickaya E.T., Tokmakov S.V., Makarkina M.V. DNK-markernoe opredelenie genov ustojchivosti k mild'yu v novyh sortah i otbornyh formah vinograda selekcii SKFNCSVV // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2018. № 50(2). S. 24-31.

20. Il'nitskaya E. T., Tokmakov S.V., Makarkina M.V., Suprun I. Identification of downy mildew resistance genes *Rpv10* and *Rpv3* by DNA-marker analysis in a Russian grapevine germplasm collection // Acta Horticulturae. 2019. Vol. 1248. P. 129-134.