УДК 575.11: 634.84

UDC 575.11: 634.84

DOI 10.30679/2219-5335-2021-2-68-66-78

DOI 10.30679/2219-5335-2021-2-68-66-78

**ИССЛЕДОВАНИЕ ДИКОРАСТУЩИХ
ФОРМ ВИНОГРАДА
ИЗ ТРЕХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ
ТОЧЕК АБХАЗИИ***

**STUDY OF WILD-GROWING
FORMS OF GRAPE VINES
FROM THREE GEGRAPHIC
PLACES IN ABKHAZIA***

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

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

Макаркина Марина Викторовна
младший научный сотрудник
лаборатории сортоизучения
и селекции винограда

Makarkina Marina Victorovna
Junior Research Associate
of Cultivar's Study and Breeding
of Grapes Laboratory

Красильников Александр Андреевич
канд. с.-х. наук
старший научный сотрудник
заведующий отделом
проектно-изыскательское
технологическое
и конструкторское бюро

Krasilnikov Alexandr Andreyevich
Cand. Agr. Sci.
Senior Research Associate
Head of the Department
Project and Search
Technological
and Construction Bureau

Котляр Виктория Константиновна
младший научный сотрудник
лаборатории сортоизучения
и селекции винограда

Kotlyar Victoria Konstantinovna
Junior Research Associate
of Cultivar's Study and Breeding
of Grapes Laboratory

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

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

Айба Вахтанг Шутиевич
канд. с.-х. наук
зав. отделом виноградарства
и микровиноделия

Aiba Vakhtang Chuteevich
Cand. Agr. Sci.
Head of the Department
of Viticulture and Microwinemaking

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Академии наук Абхазии в рамках научного проекта № 19-516-40001 Абх_а.

* The study was carried out with financially support of the Russian Fund of Thorough Research and the Abkhazia Academy of Sciences within the framework of the scientific project No. 19-516-40001 Abkh_a.

*Государственное
научное учреждение
«Институт сельского хозяйства
Академии наук Абхазии»,
Сухум, Абхазия*

Территория Республики Абхазия признана одним из регионов возникновения культурной виноградной лозы. Здесь есть множество аборигенных сортов и дикорастущих форм винограда. Изучение генофонда винограда на молекулярно-генетическом уровне даёт возможность более полно оценить генетическое разнообразие сортов и форм, выявить близкие и отдалённые генотипы. Цель данной работы – изучение дикорастущих форм винограда Абхазии. Поиск дикорастущих форм был проведён в Гудаутском, Гагрском и Сухумском районах Республики Абхазии, в местностях отдалённых и достаточно изолированных от возделываемых виноградников. Для исследования было отобрано 7 образцов. Выполнено описание найденных форм винограда по морфологическим признакам. ДНК выделяли методом ЦТАБ из апикальных частей побегов виноградных растений. Генотипирование проведено с помощью 11 SSR-маркеров: VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79, UDV737 и GF09-46. Амплифицированные продукты ПЦР-реакции оценивали методом капиллярного электрофореза с использованием автоматического генетического анализатора ABI Prism 3130 с последующим определением размеров с помощью программ GeneMapper и PeakScanner, корректируя значения с учётом данных референсных генотипов с известным аллельным составом. Статистическая обработка данных полиморфизма микросателлитных локусов проведена в программе GenAlEx 6.5. Анализ полученных ДНК-профилей в международной базе данных ДНК-паспортов сортов винограда совпадений не обнаружил. Выявлено, что три анализируемых образца, собранных

*State Scientific
Institution
«Institute of Agriculture
of Abkhazia Sciences Academy»,
Sukhum, Abkhazia*

The territory of the Abkhazia Republic is recognized as one of the regions of the cultural vine origin. Here there are many native varieties and wild forms of grapes. The study of the grape gene pool at the molecular genetic level makes it possible to much more fully assess the genetic diversity of varieties and forms, to identify closer and distant genotypes. The purpose of this work is to study the wild-growing vines in Abkhazia. The search for wild forms of grapes was carried out in the Gudautskiy, Gagrskiy and Sukhumskiy districts of the Republic of Abkhazia, in areas remote and fairly isolated from cultivated vineyards. 7 samples were selected for the study. The description of the found vines by morphological characteristics has been carried out. DNA was extracted from the apical parts of vine shoots by the CTAB method. Genotyping was performed using 11 SSR markers: VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79, UDV737 and GF09-46. The amplified PCR reaction products were assessed by capillary electrophoresis using an ABI Prism 3130 automatic genetic analyzer, with following size determination using the GeneMapper and PeakScanner software, correcting the values taking into account the data of reference genotypes with known allelic composition. Statistical processing of microsatellite loci polymorphism data was performed using the GenAlEx 6.5 program. Analysis of the DNA profiles obtained in the international database of DNA passports of grape varieties do not show any coincidences. It is revealed that the three analyzed

в одной географической точке, являются идентичными по ДНК-профилям и по ампелографическому описанию. Одна из найденных форм, вероятно, является межвидовым гибридом. Статистическая обработка данных Полиморфизма микросателлитных локусов показала, что фактическая гетерозиготность изученной выборки незначительно ниже ожидаемой гетерозиготности: 0,618 и 0,687, соответственно.

Ключевые слова: СОРТА ВИНОГРАДА, ПОЛИМОРФИЗМ SSR-ЛОКУСОВ, ДИКОРАСТУЩИЕ ФОРМЫ

samples collected at one geographical point are identical in terms of DNA profiles and ampelographic description. One of the vines found is probably an interspecific hybrid. Statistical processing of microsatellite locus polymorphism data showed that the observed heterozygosity of the sample studied is slightly lower than the expected heterozygosity: 0.618 and 0.687 respectively.

Key words: GRAPEVINE VARIETIES, SSR LOCUS POLYMORPHISM, WILD-GROWING VINES

Введение. Территория Абхазии расположена в географической зоне, которую относят к одному из центров происхождения культурного винограда. По этой причине местный генофонд представляет особый интерес для изучения как ампелографов, так и генетиков. Ещё Н.И. Вавилов писал: «Основным очагом формообразования дикого и культурного винограда является Закавказье. Огромное число разнообразных аборигенных сортов винограда в Грузии, Армении, Азербайджане, представляющих поразительную гамму многообразия по окраске, форме плодов, семян, говорит за сосредоточение здесь формообразовательного процесса» [1].

Негруль отмечал, что среди абхазских сортов встречаются переходные формы, занимающие промежуточное положение между диким и культурным виноградом [2]. Большое значение имеют дикие родственники сельскохозяйственных культур как уникальные источники генетической изменчивости для селекционных программ.

Изучение дикорастущих форм винограда в древних регионах возделывания этой культуры активно ведётся в последние годы на молекулярно-генетическом уровне [3-10]. Исследования данного рода проводились и на территории Российской Федерации [11-13]. Изучение местного генофонда различных регионов виноградарства (включая аборигенные сорта и дикорастущие экземпляры) на молекулярно-генетическом уровне даёт возмож-

ность более полно оценить генетическое разнообразие сортов и форм, выявить более близкие и отдалённые генотипы.

Целью данной работы было изучение дикорастущих форм винограда Абхазии с привлечением метода молекулярно-генетического анализа.

Объекты и методы исследований. Для молекулярно-генетического анализа было отобрано 7 образцов дикорастущего винограда. ДНК выделяли методом ЦТАБ из апикальных частей побегов виноградных растений [14]. Генотипирование выполнено по 11 микросателлитным локусам, 9 из которых являются стандартными для ДНК-паспортизации сортов винограда (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79.) [15, 16]. Два ДНК-маркера – UDV737 и GF09-46 включили в исследование как сцепленные с генами устойчивости к милдью *Rpv3* и *Rpv10*, наследуемыми от североамериканских видов винограда и амурского винограда, соответственно [17, 18].

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием прибора BioRad (США) по следующей схеме: 10 секунд при +95 °С; 30 секунд при +55 °С для VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, UDV737; при +58 °С – VrZAG62, VrZAG79, при +60 °С – VVMD25, VVMD28, VVMD32, GF09-46; 30 секунд при +72 °С; завершающий цикл – 3 минуты при +72 °С.

ПЦР-смесь общим объемом 20 мкл содержала: 50 нг геномной ДНК, 1,5 единицы Tag-полимеразы, 1хбуфер для Tag-полимеразы с сульфатом аммония и магнием, 2мМ MgCl₂, по 0,2 мМ каждого dNTP (дезоксинуклеотидтрифосфаты) (СибЭнзим-М, Москва) и 200 мкМ каждого из праймеров (ООО «Синтол», Москва).

Результаты ПЦР-анализа визуализировали методом капиллярного электрофореза с помощью генетического анализатора ABI Prism 3130 и программ GeneMapper и PeakScanner. В качестве референсных генотипов использовали ДНК сортов: Пино нуар (для маркеров VVS2, VVMD5,

VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79), Саперави северный (GF09-46), Seyve Villard 12-375 (UDV737), так как аллельный состав данных сортов по анализируемым локусам известен. Статистическая обработка данных полиморфизма микросателлитных локусов проведена в программе GenAlEx 6.5 [19].

Обсуждение результатов. Поиск дикорастущих форм винограда был проведён в Гудаутском, Гагрском и Сухумском районах Республики Абхазия, в местностях отдалённых и достаточно изолированных от возделываемых виноградников. В целом было найдено 9 дикорастущих лиан, две из которых имели плоды с лабрусковидным привкусом, которым явно являются сеянцами от американских сортов винограда (возможно, распространённого в Абхазии сорта Изабелла или сортов-подвоев), их в исследования не включали. В изучение были отобраны 7 образцов дикорастущих форм.

Морфологически образцы из разных мест сбора отличались друг от друга, а на территории Анакопийской крепости было собрано 5 образцов, четыре из которых очень схожи друг с другом (табл. 1, рис. 1-3).

Таблица 1 – Морфологические признаки дикорастущих форм

Образец	Характеристики							
	Место сбора	Молодой побег			Сформировавшийся лист			
		Открытость верхушки	Антоциановая окраска	Опушение верхушки	Форма листовой пластины	Паутинистое опушение между главными жилками на нижней стороне пластинки листа	Расположение лопастей черешковой выемки	Форма зубчиков листа
1	2	3	4	5	6	7	8	9
№1	Окрестности села Дурипш, Гудаутский район	Открытая наполовину	нет	Присутствует на верхней и нижней стороне	Лист слабонерассечённый, дельтовидной формы, с тремя четко выраженными лопастями	Паутинистое опушение	Черешковая выемка широко открытая, лировидная.	Зубчики треугольные, выпуклые с заострением на конце
№2	Правый берег р. Бзыбь, село Бзыбь, Гагрский район	Открытая наполовину	нет	Слабое паутинистое опушение	Лист среднего размера, среднерассечённый и рассечённый, трех или пятилопастный, сердцевидный	Слабое паутинистое опушение.	Черешковая выемка открытая, яйцевидная	Зубчики треугольные, куполовидные, с заострением на конце

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
№3	Территория Анакопийской крепости, восточная часть Гудаутского района	Полностью открытая	нет	Густое паутинистое опушение на нижней стороне листовой пластинки	Лист практически цельный, округлый	Плотное паутинистое, войлочное	Черешковая выемка открытая, редко слегка открытая	Зубцы на краях листовой пластины большие, тупоугольные с выпуклыми сторонами
№4		Открытая наполовину	есть	Опушение отсутствует	Лист пятилопастный, среднерассеченный	Отсутствует, либо очень слабое	Черешковая выемка открытая	Зубчики на краю листовой пластинки заостренные, пиловидные, с выпуклыми сторонами
№5		Открытая наполовину	есть	Опушение отсутствует	Лист пятилопастный, среднерассеченный	Отсутствует	Черешковая выемка открытая	Небольшие пиловидные зубчики с выпуклыми сторонами
№6		Открытая наполовину	есть	Опушение отсутствует	Листовая пластинка среднерассеченная	отсутствует	Черешковая выемка открытая	Небольшие пиловидные зубчики с выпуклыми сторонами
№7		Открытая наполовину	есть	Опушение отсутствует	Листовая пластинка пятиугольная, среднерассеченная	отсутствует	Черешковая выемка открытая	Зубчики небольшие, с выпуклыми сторонами, с заостренным кончиком.

Рис. 1. Образец дикорастущего винограда №1, 2020 год, Абхазия

Рис. 2. Образец дикорастущего винограда №2, 2020 год, Абхазия

Молекулярно-генетический анализ позволил получить более углублённые данные о разнообразии форм. Генотипирование было выполнено по 9 микросателлитным локусам, которые используются в мировой практике для ДНК-паспортизации винограда (<https://www.vivc.de/index.php?r=aboutvivc%2Fssrmarker>) и двум дополнительным (табл. 2).

Анализ полученных ДНК-профилей исследуемых образцов в международной базе данных ДНК-паспортов сортов винограда совпадений не выявил [20]. Образцы 4, 5 и 6 являются идентичными по полученным ДНК-профилям. Вероятно, побеги принадлежат одному растению, сбор их был произведён у подножия Анакопийской крепости в зарослях у обрыва, и точно определить это в природных условиях не было возможности (рис. 3). Образец №7 отличается только по локусу VVS2 от 4,5 и 6 образца (см. табл. 2). Возможно, это клоноизменённый побег (почковая мутация) того же растения или же отдельное, очень генетически близкое растение. Для анализа полиморфизма SSR-локусов в изученной выборке, мы сформировали популяцию как образец 1, образец 2, образец 3, образец 4-6, образец 7, согласно данным ДНК-анализа.

Таблица 2 – Результаты генотипирования дикорастущих форм винограда

	Идентифицированные аллели SSR-локусов, пары нуклеотидов										
	VVS2	VVMD5	VVMD7	VVMD25	VVMD27	VVMD28	VVMD32	VrZAG62	VrZAG79	UDV737	GF09-46
Образец №1	123 155	240 254	251 253	239 249	180 210	226 244	250 250	190 192	237 259	303 303	406 423
Образец №2	133 151	234 234	239 247	239 239	190 190	260 260	248 262	194 196	239 251	293 293	395 395
Образец №3	137 145	234 234	239 239	249 249	180 180	234 234	248 262	194 204	251 251	285 285	395 425
Образец №4	141 143	228 234	249 249	239 251	186 186	228 234	248 262	196 200	237 253	285 293	395 395
Образец №5	141 143	228 234	249 249	239 251	186 186	228 234	248 262	196 200	237 253	285 293	395 395
Образец №6	141 143	228 234	249 249	239 251	186 186	228 234	248 262	196 200	237 253	285 293	395 395
Образец №7	139 141	228 234	249 249	239 251	186 186	228 234	248 262	196 200	237 253	285 293	395 395

Рис. 3. Место произрастания образцов № 4-№7, 2020 год, Абхазия

Наиболее полиморфным в изученной выборке оказался локус VVS2: выявлено 9 типов аллелей (табл. 3). Наименьший полиморфизм показали локусы VVMD25, VVMD32 и UDV737 (идентифицировано 3 вида аллелей). В среднем – 4,6 аллели на локус. Фактическая гетерозиготность была незначительно ниже ожидаемой гетерозиготности: 0,618 и 0,687, соответственно (табл. 3).

Таблица 3 – Характеристика микросателлитных локусов в исследованной выборке дикорастущих форм винограда

Локус	Na	Ne	Ho	He
VVS2	9,000	8,333	1,000	0,880
VVMD5	4,000	2,381	0,600	0,580
VVMD7	5,000	3,571	0,400	0,720
VVMD25	3,000	2,632	0,600	0,620
VVMD27	4,000	3,333	0,200	0,700
VVMD28	5,000	3,846	0,600	0,740
VVMD32	3,000	2,778	0,800	0,640
VrZAG62	6,000	5,000	1,000	0,800
VrZAG79	5,000	4,167	0,800	0,760
UDV737	3,000	2,778	0,400	0,640
GF09-46	4,000	1,923	0,400	0,480
Среднее	4,636	3,704	0,618	0,687

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

В работе Zdunić и соавторов (2013), при сравнении популяции дикорастущего винограда (*Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris*) и культурных сортов (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) было показано, что генетическое разнообразие дикого винограда немного ниже, чем наблюдаемое у культивируемого винограда, вероятно по причине жёсткого естественного отбора [5].

Интересно, что анализ локуса UDV737 выявил аллель размером 303 п.н. в образце №1, данная аллель встречается редко. Так, при анализе 580 генотипов винограда различного происхождения данная аллель была идентифици-

рована только в пяти, причём два генотипа являются межвидовыми гибридами с участием североамериканских видов и *V. vinifera*, один – *V. brevipedunculata* (азиатский дикий вид), и в одном армянском сорте *V. vinifera* [17].

В целом анализ идентифицированных аллелей образца №1 в международной базе данных ДНК-паспортов сортов винограда и сравнение ДНК-профиля с другими найденными дикорастущими образцами позволило сформулировать предположение, что данная форма (образец №1) отличается генетически от остальных образцов и, возможно, является сеянцем сорта-подвоя. Дальнейшие исследования позволят уточнить этот вопрос.

Следует отметить, что генотипирование по локусу GF09-46 аборигенных сотов винограда Абхазии (неопубликованные данные) показало присутствие у большинства сортов аллели размером 395 п.н. в гетерозиготном состоянии. В сорте Саперави северный выявлено, что локус GF09-46 содержит аллели 395 и 416 п.н., причем аллель 395 унаследована от сорта Саперави (древний грузинский сорт) [21].

Можно сделать заключение, что для генотипов винограда данного региона характерна указанная аллель в локусе GF09-46. В образце №1 были идентифицированы аллели 406 и 423. Аллель 423 широко распространена, а аллель 406 ранее была нами выявлена только в межвидовых гибридах, что также подтверждает предположение о том, что образец №1 имеет межвидовое происхождение [21].

Заключение. В трёх географических точках Абхазии проведён поиск дикорастущих форм винограда. В исследование были включены семь образцов. Проведено описание основных ампелографических признаков листа и побега найденных форм и выполнено генотипирование по 11 микросателлитным локусам.

Идентифицировано в среднем 4,6 аллели на локус. Три образца из одного места сбора имеют идентичные ДНК-профили и ампелографиче-

ские признаки и, вероятно, принадлежат одному растению. На основании проведённых исследований выдвинуто предположение, что образец №1 не относится к *V. vinifera* и является межвидовым гибридом.

Литература

1. Вавилов Н.И. Избранные произведения в двух томах. Том 1. / под ред. Ф.Х. Бахтеева. Л.: Наука, 1967. 433 с.
2. Негруль А.М. Происхождение культурного винограда и его классификация // АмпелогRAFIA СССР. М.: Пищепромиздат, 1946. Т. 1. С. 159-216.
3. Ergul A., Perez-Rivera G., Gokhan S., Kazan K., Arroyo-Garcia R. Genetic diversity in Anatolian wild grapes (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) estimated by SSR markers // Plant Genetic Resources. 2011. Vol 9. P. 375-383.
4. De Andrés M.T., Benito A., Pérez-Rivera G., Ocete R., Lopez M.A., Gaforio L., Muñoz G., Cabello F., Martínez Zapater J.M., Arroyo-García R. Genetic diversity of wild grapevine populations in Spain and their genetic relationships with cultivated grapevines: Genetic diversity of wild grapevine populations from Spain // Mol. Ecol. 2012. Vol. 21. P. 800-816.
5. Zdunić G. Precce J.E., Aradhya M., Velasco D., Koehmstedt A., G. S., Dangl. Genetic diversity and differentiation within and between cultivated (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) and wild (*Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris*) grapes // Vitis. 2013. Vol. 52. P. 29-32.
6. Biagini B., De Lorenzis G., Imazio S., Failla O., Scienza A. Italian wild grapevine (*Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris*) population: Insights into eco-geographical aspects and genetic structure // Tree Genet. Genomes. 2014. Vol. 10. P. 1369-1385.
7. Bitz L., Zinelabidine L.H., Rühl E.H., Bitz O. Microsatellite analysis of traditional eastern grapevine varieties and wild accessions from Geisenheim collection in Germany // Vitis. 2015. Vol. 54. P. 17-21.
8. Riaz S., De Lorenzis G., Velasco D., Pitcher A., Maghradze D., Bobokashvili Z., Musayev M., Zdunić G., Laucou V., Walker M. A., Osvaldo F., Preece J., Aradhya M., Arroyo-García R. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Mediterranean basin and Central Asia // BMC Plant Biology. 2018. Vol. 18. P. 137.
9. 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.
10. Cunha J., Ibáñez J., Teixeira-Santos M., Brazão J., Feveteiro P., Martínez-Zapater J.M., Eiras-Dias J.E. Genetic Relationships Among Portuguese Cultivated and Wild *Vitis vinifera* L. Germplasm // Front. Plant. Sci. 2020. Vol. 11. P. 127.
11. Поиск и оценка дикорастущих форм винограда, произрастающих на территории Ялтинского горно-лесного природного заповедника, с использованием молекулярных маркеров / С.М. Гориславец [и др.] // Магарач. Виноградарство и виноделие. 2017. № 1. С. 19-21.
12. Изучение морфологических и генетических показателей дикорастущего винограда на территории заповедника «Утриш» [Электронный ресурс] / Е.Т. Ильницкая [и др.] // 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: 05.03.2021).

13. Gorbunov I.V., Ilitskaya E.T., Lukyanov A.A., Mikhailovsky S.S., Makarkina M.V., Pankin M.I. and Bykhalova O.N. Variety of wild-growing grapes of the Utrish reserve // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science (EES). 2020. Vol. 548. P. 042050.
14. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues, Plant Molecular Biology. 1985. Vol. 19(1). P. 69-76.
15. This P., Jung A., Boccacci P., Borrego J., Botta R., Costantini L., Crespan M., Dangi G.S., Eisenheld C., Ferreira-Monteiro F., Grando S., Ibañez J., Lacombe T., Laucou V., Magalhães R., Meredith C.P., Milani N., Peterlunger E., Regner F., Zulini L., Maul E. Development of a standard set of microsatellite reference alleles for identification of grape cultivars // Theor. Appl. Genet. 2004. Vol.109. P. 1448-1458.
16. This P. Microsatellite markers analysis // Minutes of the First Grape Gen06 Work-shop, March 22nd and 23rd, INRA, Versailles (France). 2007. P. 3-42.
17. 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. P. 227-286.
18. 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 // Theor. Appl. Genet. 2012. 124(1). P. 163-176.
19. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. Bioinformatics 2012. Vol. 28. P. 2537-2539.
20. Julius Kuhn-Institut. International Variety Catalogue VIVC. Режим доступа: <http://www.vivc.de>. (дата обращения: 11.02.2021).
21. Ilitskaya 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. Vavilov N.I. Izbrannye proizvedeniya v dvuh tomah. Tom 1. / pod red. F.H. Bahteeva. L.: Nauka, 1967. 433 s.
2. Negrul' A.M. Proiskhozhdenie kul'turnogo vinograda i ego klassifikatsiya // Ampelografiya SSSR. M.: Pishchepromizdat, 1946. T. 1. C. 159-216.
3. Ergul A., Perez-Rivera G., Gokhan S., Kazan K., Arroyo-Garcia R. Genetic diversity in Anatolian wild grapes (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) estimated by SSR markers // Plant Genetic Resources. 2011. Vol 9. P. 375-383.
4. De Andrés M.T., Benito A., Pérez-Rivera G., Ocete R., Lopez M.A., Gaforio L., Muñoz G., Cabello F., Martínez Zapater J.M., Arroyo-García R. Genetic diversity of wild grapevine populations in Spain and their genetic relationships with cultivated grapevines: Genetic diversity of wild grapevine populations from Spain // Mol. Ecol. 2012. Vol. 21. P. 800-816.
5. Zdunić G. Precce J.E., Aradhya M., Velasco D., Koehmstedt A., G. S., Dangi. Genetic diversity and differentiation within and between cultivated (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) and wild (*Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris*) grapes // Vitis. 2013. Vol. 52. P. 29-32.
6. Biagini B., De Lorenzis G., Imazio S., Failla O., Scienza A. Italian wild grapevine (*Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris*) population: Insights into eco-geographical aspects and genetic structure // Tree Genet. Genomes. 2014. Vol. 10. P. 1369-1385.
7. Bitz L., Zinelabidine L.H., Rühl E.H., Bitz O. Microsatellite analysis of traditional eastern grapevine varieties and wild accessions from Geisenheim collection in Germany // Vitis. 2015. Vol. 54. P. 17-21.

8. Riaz S., De Lorenzis G., Velasco D., Pitcher A., Maghradze D., Bobokashvili Z., Musayev M., Zdunić G., Laucou V., Walker M. A., Osvaldo F., Preece J., Aradhyia M., Arroyo-García R. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Medi-terranean basin and Central Asia // BMC Plant Biology. 2018. Vol. 18. P. 137.
9. De Michele R., La Bella F., Gristina A.S., Fontana I., Pacifico D., Garfi G., Motisi A., Crucitti D., Abbate L., Carimi F. Phylogenetic Relation-ship Among Wild and Cultivated Grapevine in Sicily: A Hotspot in the Middle of the Mediterranean Basin // Front. Plant. Sci. 2019. Vol. 10. P. 1506.
10. Cunha J., Ibáñez J., Teixeira-Santos M., Brazão J., Fevereiro P., Martínez-Zapater J.M., Eiras-Dias J.E. Genetic Relationships Among Portu-guese Cultivated and Wild *Vitis vinifera* L. Germplasm // Front. Plant. Sci. 2020. Vol. 11. P. 127.
11. Poisk i ochenka dikorastushchih form vinograda, proizrastayu-shchih na territorii Yaltinskogo gorno-lesnogo prirodnogo zapovednika, s ispol'zovaniem molekulyarnyh markerov / S.M. Gorislavec [i dr.] // Magarach. Vinogradarstvo i vinodelie. 2017. № 1. S. 19-21.
12. Izuchenie morfologicheskikh i geneticheskikh pokazatelej dikorastushchego vinograda na territorii zapovednika «Utrish» [Elektron-nyj resurs] / E.T. Il'nitskaya [i dr.] // 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: 05.03.2021).
13. Gorbunov I.V., Il'nitskaya E.T., Lukyanov A.A., Mikhailovsky S.S., Makarkina M.V., Pankin M.I. and Bykhalova O.N. Variety of wild-growing grapes of the Utrish reserve // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science (EES). 2020. Vol. 548. P. 042050.
14. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues, Plant Molecular Biology. 1985. Vol. 19(1). P. 69-76.
15. This P., Jung A., Boccacci P., Borrego J., Botta R., Costantini L., Crespan M., Dangl G.S., Eisenheld C., Ferreira-Monteiro F., Grando S., Ibañez J., Lacombe T., Laucou V., Magalhães R., Meredith C.P., Milani N., Peterlunger E., Regner F., Zulini L., Maul E. Development of a standard set of microsatellite reference alleles for identification of grape cultivars // Theor. Appl. Genet. 2004. Vol.109. P. 1448-1458.
16. This P. Microsatellite markers analysis // Minutes of the First Grape Gen06 Work-shop, March 22nd and 23rd, INRA, Versailles (France). 2007. P. 3-42.
17. 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 grape-vine breeding for downy mildew resistance. Theor. Appl. Genet. 2012. Vol. 124. P. 227-286.
18. 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 // Theor. App. Genet. 2012. 124(1). P. 163-176.
19. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. Bioinformatics 2012. Vol. 28. P. 2537- 2539.
20. Julius Kuhn-Institut. International Variety Catalogue VIVC. Rezhim dostupa: <http://www.vivc.de>. (data obrashcheniya: 11.02.2021).
21. 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.