

Растениеводство, защита и биотехнология растений

УДК 575.22:634.84

DOI: 10.31857/S250026272202003X, EDN: GABHAW

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ АВТОХТОННЫХ СОРТОВ ВИНОГРАДА (*Vitis vinifera* L.) РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП***А.В. Секридова¹, Е.Н. Кислин², кандидат биологических наук,
В.А. Захарин³, П.Н. Харченко¹, академик РАН, И.А. Шиллов¹, доктор биологических наук**¹Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии,
127550, Москва, ул. Тимирязевская, 42
E-mail: ishilov@rambler.ru²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190031, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 44
E-mail: vitisamurensis@yandex.ru³ООО «Дом Захарыных»,
295015, Симферополь, ул. Шмидта, 9
E-mail: info@interfin-wine.com

Создание устойчивых к многочисленным заболеваниям и изменяющимся метеорологическим условиям сортов с высоким качеством ягод – главная задача в селекции винограда на сегодняшний день. Один из вариантов её решения – гибридизация современных сортов *Vitis vinifera* L. с дикими и/или древними образцами винограда, которые выращивали на начальном этапе освоения этой сельскохозяйственной культуры. Всестороннее изучение генетических ресурсов винограда чрезвычайно необходимо для осмысленного выбора кандидатов для скрещиваний. Цель исследований – установление филогенетических связей между выбранными 50 сортами и дикими представителями вида *Vitis vinifera* L.; проверка адекватности применения модели эколого-географических групп древних автохтонных сортов винограда к сделанной выборке; определение происхождения некоторых крымских и других автохтонных сортов винограда. Работу проводили на основе микросателлитного анализа ДНК по 9 утверждённым Международной организацией виноградарства и виноделия (OIV) SSR-маркерам (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VVMD28, VVMD25, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79) с использованием ранее разработанной технологии генетической идентификации сортов винограда. Она включает в себя мультиплексную ПЦР по всем маркерам с последующим электрофоретическим анализом полученных фрагментов ДНК в одном капилляре генетического анализатора. Для каждого исследуемого представителя вида *V. vinifera* L. получали генетический профиль в виде индивидуального набора длин фрагментов ДНК, что позволило с использованием математического метода «ближайших соседей» (Neighbor Joining) построить дендрограмму, отражающую филогенетические связи внутри выборки сортов. Модель эколого-географических групп древних автохтонных сортов в исследованной выборке не отражает филогенетические взаимосвязи между образцами. Распространение культурных сортов винограда на начальном этапе развития виноградарства шло с востока на запад. Изученные автохтонные крымские сорта винограда не происходят от местных диких форм *V. vinifera* L., а были интродуцированы из других областей.

MOLECULAR GENETIC ANALYSIS OF AUTOCHTHONOUS GRAPE VARIETIES (*Vitis vinifera* L.) FROM DIFFERENT ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL PROLES**A.V. Sekridova¹, E.N. Kislin², V.A. Zaharin³, P.N. Kharchenko¹, I.A. Shilov¹**¹All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology,
127550, Moskva, ul. Timiryazevskaya, 42
E-mail: ishilov@rambler.ru²Vavilov Federal Research Center All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
190031, Sankt-Peterburg, ul. B. Morskaya, 44
E-mail: vitisamurensis@yandex.ru³LLC «Valery Zaharin»,
295015, Simferopol', ul. Shmidta, 9
E-mail: info@interfin-wine.com

The creation of varieties resistant to different diseases and changing climate conditions as well as high-quality berries is the main goal of grape breeders. One of the approaches is the hybridization of cultivated *Vitis vinifera* L. varieties with wild and/or ancient accessions. A comprehensive study of the grapes genetic resources is highly necessary for a choosing of candidates for breeding process. The purposes of our study were: determination of phylogenetic relationships between the 50 varieties and wild representatives of the *Vitis vinifera* L. species; compliance checking of the model of ecological and geographical groups to the varieties we have selected; determination of the origin of some Crimean and other autochthonous grape varieties. The study was conducted on the basis of microsatellite DNA analysis for 9 SSR markers approved by the International Organization of Viticulture and Winemaking (OIV) (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VVMD28, VVMD25, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79) using the technology of genetic identification of grape varieties developed and published by us earlier. This technology includes multiplex PCR for all markers followed by electrophoretic analysis of the obtained DNA fragments in one capillary of a genetic analyzer. For each studied sample we obtained a genetic profile in the form of an individual set of lengths of DNA fragments, which allowed us to use the mathematical method of «Neighbor Joining» to construct a dendrogram reflecting phylogenetic relationships within our sample of varieties. As a result of our work, it was found that the model of ecological and geographical groups of ancient autochthonous varieties in the studied sample

*Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Разработка новых технологий генетического анализа растительных форм сельскохозяйственных растений для ускорения и контроля селекционного процесса» (проект № 0574-2019-0003).

does not reflect the phylogenetic relationships between the samples. The spread of cultivated grape varieties at the initial stage of the development of viticulture went from east to west. The studied autochthonous Crimean grape varieties were introduced from other regions, and do not originate from local wild forms of *V. vinifera* L.

Ключевые слова: *Vitis vinifera*, виноград, эколого-географические группы, микросателлитный анализ ДНК, SSR, филогенетические связи, автохтонные сорта.

Виноград – важнейшая сельскохозяйственная культура, выращиваемая человечеством не одно тысячелетие. Все его известные сорта относятся к роду *Vitis* (семейства *Vitaceae*). Этот род включает в себя более 60 видов, около 20 из них введено в культуру. Для сельскохозяйственной отрасли чрезвычайно значим евроазиатский вид – *Vitis vinifera* L., представители которого культивируются и подвергаются селекции наиболее длительное время, а также обладают наилучшими ценными качествами ягод.

Современная классификация различает два подвида *Vitis vinifera*: *sativa* D. C. (включает в себя все культурные сорта) и *silvestris* Gmel. (представлен различными формами вида, произрастающими в дикой природе). Основное различие по биоморфологическим признакам между этими подвидами заключается в строении цветка [1] и форме семени [2]. Культурный виноград, *V. vinifera subsp. sativa* D. C., преимущественно обладает цветками обоеполого типа и лишь у небольшого количества сортов есть цветки функционально женского типа. Семя у представителей *V. vinifera subsp. sativa* D. C. вытянутое с выраженным носиком. Дикий подвид *V. vinifera subsp. silvestris* Gmel. характеризуется мужским или женским типом цветка его представителей и округлым семенем с отсутствующим или невыраженным носиком. В целом ягоды диких форм *Vitis vinifera* L. чёрного цвета и значительно мельче плодов сортового винограда. В исследовании [3] было подтверждено происхождение представителей подвида *V. vinifera subsp. sativa* D. C. от диких сородичей *V. vinifera subsp. silvestris* Gmel. Большинство современных сортов винограда произошли в результате трёх основных селекционных процессов: отбора и выращивания человеком диких представителей *V. vinifera subsp. silvestris* Gmel.; последовательного скрещивания культурных сортов *V. vinifera subsp. sativa* D. C. с местными дикими образцами *V. vinifera subsp. silvestris* Gmel.; скрещивания различных сортов винограда [4, 5].

Основная задача селекции винограда – выведение новых сортов, устойчивых к заболеваниям и изменяющимся погодно-климатическим условиям, с сохранением высокого качества конечной продукции. На сегодняшний день известно более 30 различных болезней, поражающих представителей *V. vinifera subsp. sativa* D. C. [6, 7]. Впервые виноградники массово пострадали от повреждающего воздействия филлоксеры, завезённой в Европу из Америки на корнях саженцев в XIX столетии [8]. С этого времени в виноградарстве стали активно использовать филлоксероустойчивые подвои, а в селекционную работу привлекать такие виды рода *Vitis*, как, например, *V. riparia* Michx., *V. vulpina* L., *V. rupestris* Scheel, *V. labrusca* L., проявляющие большую устойчивость к болезням и вредителям, чем *V. vinifera subsp. sativa* D. C. Однако неуклонно увеличивающееся число заболеваний винограда и их повсеместное распространение, которые приводят к исчезновению многих хозяйственно ценных сортов, вызывают необходимость поиска новых селекционных решений. Перспективным направлением в селекции на повышение устойчивости винограда может стать гибридизация современных культурных сортов *V. vinifera subsp. sativa* D. C. с более

Key words: *Vitis vinifera*, grapes, ecological and geographical proles, microsatellite DNA analysis, SSR, genetic pedigree, autochthonous varieties.

древними сортами и/или с дикими формами *V. vinifera subsp. silvestris* Gmel. Этот подход может увеличить аллельное разнообразие и привести к появлению виноградной продукции с новыми свойствами.

Известный советский учёный Александр Михайлович Негруль в своей работе [9] на основе биоморфологических исследований сделал вывод о происхождении древних (так называемых автохтонных) сортов винограда, выращиваемых в определённых регионах, от соответствующих, произрастающих в этих регионах форм *V. vinifera subsp. silvestris* Gmel. Таких регионов, а следовательно, и групп автохтонных сортов, А. М. Негруль выделял три: западно-европейский регион (группа), восточный регион (группа) и регион (группа) бассейна Чёрного моря. Они были названы эколого-географическими группами сортов винограда, отражающими происхождение культурного винограда (рис. 1).

группа бассейна Чёрного моря	Западно-европейская группа	Восточная группа
Proles pontica Negr.	Proles occidentalis Negr.	Proles orientalis Negr.
Ареал		
Грузия, Малая Азия, Греция, Болгария, Венгрия, Румыния, Бессарабия	Франция, Германия, Испания, Португалия	Средняя Азия, Афганистан, Иран, Армения, Азербайджан

Рис. 1. Эколого-географические группы автохтонных сортов винограда.

Потребность виноградарства в изучении и сохранения генетического разнообразия рода *Vitis*, а также давний интерес к происхождению и определению филогенетических связей древних и культивируемых сортов привели к развитию в этой сфере сельского хозяйства молекулярно-генетических методов [10, 11, 12]. Один из широко применяемых методов при таких исследованиях – микросателлитный анализ ДНК или анализ с использованием SSR (simple sequence repeat) ДНК-маркеров [13, 14]. SSR-маркеры – это небольшие участки ДНК (до 100 п.н.), которые состоят из повторяющихся мотивов в 1-6 нуклеотидов и отличаются по размеру у разных аллелей. В виноградарстве SSR-маркеры в основном применяют для паспортизации и идентификации сортов [13], ДНК-маркирования генов ценных признаков, картирования ДНК локусов [15]. Международная организация виноградарства и виноделия (OIV – Organisation internationale de la vigne et du vin) утвердила минимальный набор из девяти микросателлитных маркеров (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VVMD28, VVMD25, VVMD32, VrZAG62 и VrZAG79), необходимых для идентификации сорта или дикой формы рода *Vitis*. На основе этого набора была составлена база данных генетических профилей сортов винограда Международного каталога сортов винограда (IVVC – *Vitis* international variety catalogue), доступная в интернете (<http://www.vivc.de/index.php?r=eva-analysis-mikrosatelliten-vivc%2Findex>). Также с помощью микросателлитного анализа ДНК были проведены работы по определению родства и происхождения сортов винограда [16, 17].

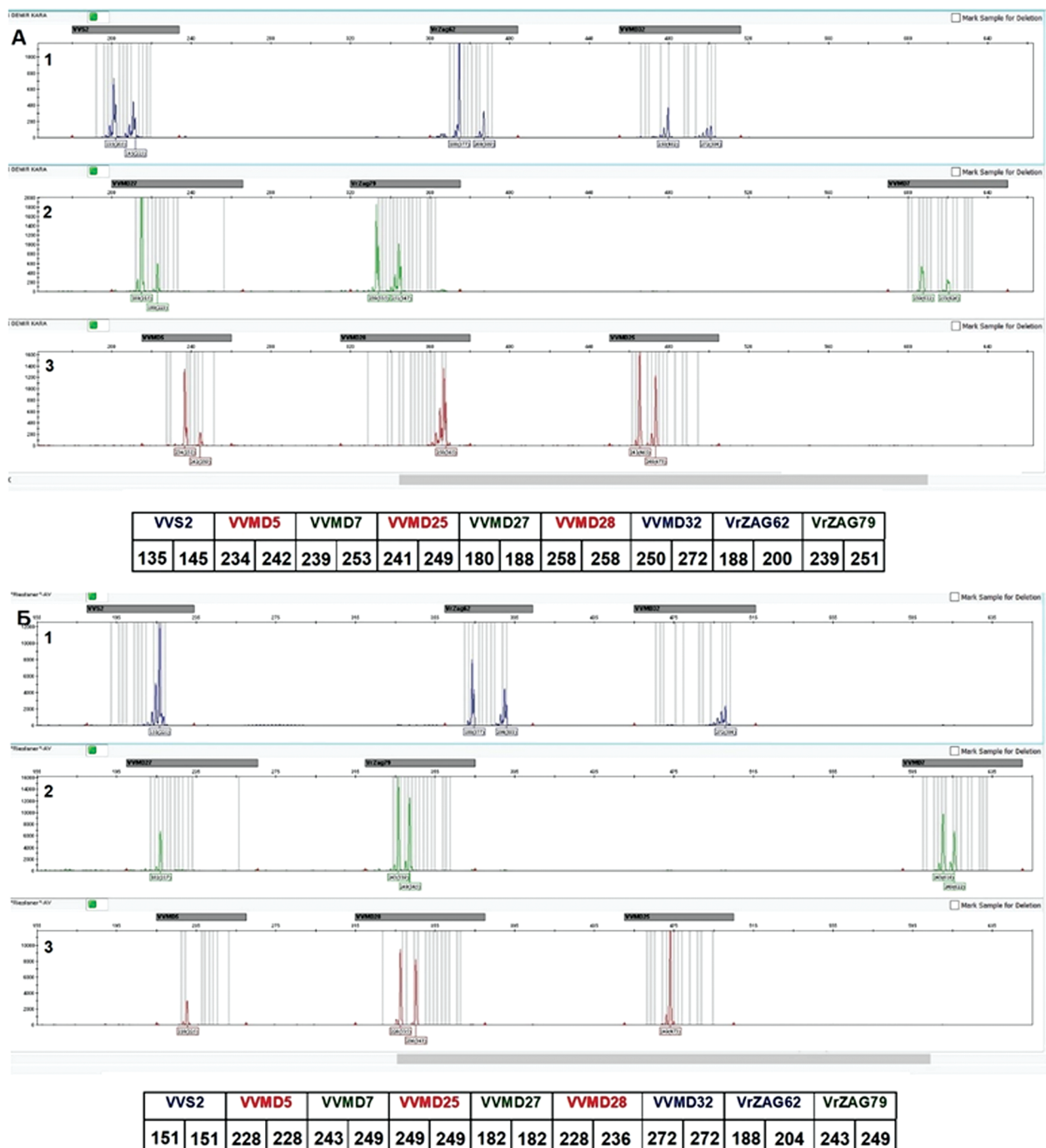


Рис. 2. Пример генетических профилей образцов винограда Демир Кара (А) и Русланер (Б). Пики, находящиеся на разных координатных плоскостях, соответствуют разным флуоресцентным красителям (1 – FAM, 2 – R6G, 3 – ROX), которые введены в состав амплифицированных фрагментов, содержащих микросателлиты. По оси Y отложены относительные значения интенсивности флуоресценции в RFU (Relative Fluorescence Units), по оси X — значения длин фрагментов в п.н. В табличном формате приведены полученные длины фрагментов микросателлитных локусов в п.н. Порядок их записи соответствует международной базе данных VIVC (<http://www.vivc.de/index.php?r=eva-analysis-mikrosatelliten-vivc%2Findex>).

В нашей лаборатории была создана не существовавшая ранее удобная для использования технология генотипирования сортов и диких форм рода *Vitis* [18], которая позволяет быстро и надёжно получать генетические профили в формате базы данных «Международный каталог сортов винограда» (VIVC). Один из ключевых элементов технологии, определяющих точность и воспроизводимость анализа, – применение на стадии электрофореза

дополнительного стандарта длин – аллельной лестницы, состоящей из фрагментов ДНК анализируемых микросателлитных локусов. К преимуществам этой технологии следует отнести возможность стандартизации и автоматизации анализа в формате 96-луночного планшета, что позволяет проводить массовые анализы. Появление такого инструмента открывает новые возможности для оперативного решения различных задач виноградарства

(определение омонимов и синонимов, идентификация спорных сортовых образцов различных виноградарских и винодельческих хозяйств, контроль посадочного материала, определение происхождения сортов, защита авторских прав селекционеров и др.).

Цель исследований – установление филогенетических связей между некоторым выбранными автохтонными сортами и дикими представителями *V. vinifera* L., а также проверка адекватности применения модели эколого-географических групп к этой выборке.

Методика. Автохтонные сорта – один из наиболее перспективных объектов для виноградарства, виноделия и селекционной работы в связи с их длительным выращиванием на определенных территориях и районированием. Их исследуют многие российские и зарубежные учёные, в том числе с использованием микросателлитного анализа ДНК [19, 20, 21].

Источником геномной ДНК винограда, необходимой для проведения микросателлитного анализа, служили листья сортов *Vitis vinifera subsp. sativa* D. С. и диких представителей *Vitis vinifera subsp. silvestris* Gmel. Биологический материал был предоставлен Всероссийским национальным научно-исследовательским институтом виноградарства и виноделия «Магарач» (г. Ялта) – сорта Мерло, Каберне Совиньон, Пино Гри, Шардоне, Саперави, Ркацителли, Читискверцкха тетри, Тайфи розовый; Всероссийским институтом генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР; г. Санкт-Петербург) – сорта Рисланер, Кишмиш белый круглый, Темпранилья, Мурведер, Коринка чёрная, Коринка белая, Ахмар бу Ахмар, Ранний Магарача, Кишмиш чёрный; виноградарским хозяйством ООО «Дом Захарьных» (г. Симферополь, респ. Крым) – сорта Капитан Яни Кара, Шабаш, Фирский ранний, Демир Кара, Альбурла. Биологический материал винограда *Vitis vinifera*

subsp. silvestris Gmel. был собран в естественной среде обитания – образцы 1, 2, 3, 4, 5, ДК красн. муж.

Геномную ДНК винограда выделяли из участков ткани молодых листьев площадью 1 см² с применением модифицированного метода «СТАВ» (метода с использованием цетил-триметиламмоний бромид – cetyl trimethylammonium bromid) [22].

Фрагменты ДНК винограда, содержащие используемые микросателлитные маркеры, получали амплификацией с помощью мультиплексной ПЦР, которую проводили в одной пробирке по всем девяти участкам ДНК. Для определения длин фрагментов ДНК, содержащих микросателлитные повторы, в качестве маркера использовали универсальный коммерчески доступный стандарт LIZ600 (Applied Biosystems, США). Образец смеси мультиплексной ПЦР после амплификации вносили вместе со стандартом LIZ600 в один капилляр прибора. В отдельный капилляр генетического анализатора вносили пробу, содержащую дополнительный стандарт длин – аллельную лестницу (смесь фрагментов ДНК, состоящую из различных аллельных вариантов по всем девяти микросателлитным участкам) с универсальным стандартом LIZ600. Автоматический высокоразрешающий электрофорез в ПААГ проводили в денатурирующих условиях в генетическом анализаторе ABI Prism 3130xl (Applied Biosystems). Данные по электрофоретической подвижности фрагментов ДНК обрабатывали с использованием программного обеспечения GeneMapper ID-X (Applied Biosystems), определяли длину фрагментов (рис. 2). Генетический профиль каждого образца получали в трёх повторах.

Установленные генетические профили образцов винограда сравнивали с профилями, представленными в международной базе данных анализа микросателлитов винограда IVVC (<https://www.vivc.de/index.php?r=eva>

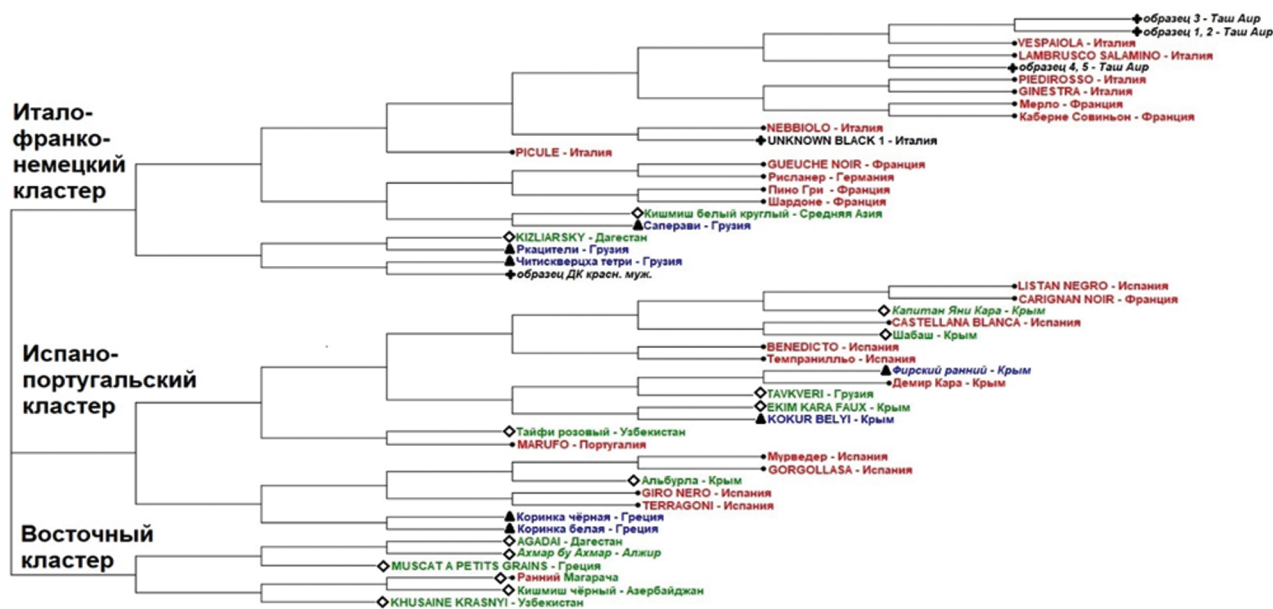


Рис. 3. Дендрограмма, отражающая филогенетические взаимосвязи сортов и диких форм винограда, традиционно выращиваемых и произрастающих в различных географических областях; точкой (•) отмечены сорта относимые к западно-европейской эколого-географической группе; ромбом (◊) – сорта восточной группы; треугольником (▲) – сорта группы бассейна Чёрного моря; крестом (✕) – дикие формы винограда, относящиеся к подвиду *V. vinifera silvestris* Gmel. Генетические профили сортов и форм винограда, названия которых записаны на дендрограмме в русской литературе, были получены нами и сопоставлены с профилями международной базы данных IVVC. Курсивом отмечены образцы, генетические профили которых отсутствуют в базе данных. Остальные полученные нами профили, совпали с имеющимися в указанной базе. Генетические профили сортов и форм винограда, названия которых записаны на дендрограмме в английской литературе, были взяты из международной базы данных IVVC.

analysis-mikrosatelliten-vivc%2Findex). Дендрограмму, отражающую филогенетические взаимосвязи между исследуемыми образцами *Vitis vinifera* L., строили с использованием программы DARwin 6 (CIRAD, Франция) методом «ближайших соседей» (Neighbor Joining).

Результаты и обсуждение. Результаты нашего исследования лишь частично соответствовали модели эколого-географических групп автохтонных сортов винограда, предложенной А.М. Негрулем, в части восточной группы (см. рис. 1). Анализ распределения изученных автохтонных сортов винограда, относящихся к разным эколого-географическим группам, по кластерам (группам) на основе молекулярно-генетического микросателлитного анализа ДНК показал, что образцы сгруппировались в три отдельных кластера отличающиеся по составу от эколого-географических групп и условно названные нами итало-франко-немецкий, испано-португальский и восточный (рис. 3). Сорта, традиционно относимые к западно-европейской эколого-географической группе (отмечены на дендрограмме точкой) вошли в итало-франко-немецкий и испано-португальский кластеры, которые также включают в себя часть сортов восточной группы (отмечены на дендрограмме ромбом) и группы бассейна Чёрного моря (отмечены на дендрограмме треугольником). К третьему кластеру относились только восточные сорта, что подтверждает предположение других исследователей о распространении *V. vinifera* subsp. *sativa* D. C. на начальном этапе выращивания винограда в качестве сельскохозяйственной культуры с востока на запад [23]. Необходимо также отметить, что для контроля распределения сортов по кластерам был проанализирован образец Ранний Магарача – гибрид сортов Кишмиш чёрный (восточная группа) × Мадлен Анжеви (западно-европейская группа). На дендрограмме он вошёл в восточный кластер. Между сортами Ранний Магарача и Кишмиш чёрный была отмечена минимальная генетическая дистанция, что подтверждает наличие близкородственных связей между этими образцами.

Несмотря на то, что исследованные крымские автохтонные сорта (Капитан Яни Кара, Шабаш, Фирский ранний, Демир Кара, Эким Кара, Кокур белый, Альбура) традиционно относят к разным эколого-географическим группам, на полученной дендрограмме они кластеризовались в одну испано-португальскую группу. В то же время, несколько диких форм *V. vinifera* subsp. *sylvestris* Gmel., собранных в Крыму в ущелье Таш Аир, принадлежность которых к подвиду *sylvestris* Gmel. была доказана по биоморфологическим признакам, вошли в другую итало-франко-немецкую группу, что свидетельствует в пользу древней интродукции исследованных автохтонных сортов на территорию Крыма из других областей. Вывод об интродукции крымских автохтонов был также сделан в работе А. М. Негруля [9] и открывает возможности для увеличения генетического разнообразия отечественных крымских сортов винограда путем использования в селекционной работе крымских образцов *V. vinifera* subsp. *sylvestris* Gmel.

Таким образом, в результате проведенных исследований было установлено, что модель эколого-географических групп древних автохтонных сортов в исследованной выборке не отражает филогенетические взаимосвязи между образцами. Распространение культурных сортов винограда на начальном этапе развития виноградарства шло с востока на запад. Изученные автохтонные крымские сорта винограда были интродуцированы из других областей, а не происходят от местных форм *V. vinifera* subsp. *sylvestris* Gmel.

Сделанные выводы позволяют по-новому взглянуть на происхождение автохтонных сортов винограда различных эколого-географических групп, а также могут быть использованы в селекционном процессе при выборе кандидатов для скрещиваний.

Литература

1. Zohary D. Domestication of the grapevine *Vitis vinifera* L. in the Near East // *The Origins and Ancient History of Wine* / ed. P.E. Mc Govern, S.J. Fleming, S.H. Katz. New York: Gordon and Breach Sciences Publisher. 1995. P. 23–30.
2. Evolution and history of grapevine (*Vitis vinifera*) under domestication: new morphometric perspectives to understand seed domestication syndrome and reveal origins of ancient European cultivars / J.-F. Terral, E. Tabard, L. Bouby, et al. // *Annals of Botany*. 2010. Vol. 105. P. 443–455. doi: 10.1093/aob/mcp298.
3. Levadoux L. Les populations sauvages et cultivees de *Vitis vinifera* L. *Annals d'Amelioration des Plantes*. 1956. Vol. 6. P. 59–118.
4. Genetic analysis of the grapevine genotypes of the Russian *Vitis ampelographic* collection using iPBS markers / A. Milovanov, A. Zvyagin, A. Daniyarov, et al. // *Genetica*. 2019. Vol. 147. P. 91–101. doi: 10.1007/s10709-019-00055-5.
5. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms / R. Arroyo-García, L. Ruiz-García, L. Bolling, et al. // *Molecular ecology*. 2006. Vol. 15(12). P. 3707–3714.
6. Принц Я.М. Вредители и болезни виноградной лозы. М.: Сельхозиздат, 1962. 247 с.
7. Алейникова Н.В., Галкина Е.С., Радионовская Я.Э. Болезни и вредители виноградной лозы. Ялта. 2018. 149 с.
8. Arrigo N., Arnold C. Naturalised *Vitis* rootstocks in Europe and consequences to native wild grapevine. *PLoS ONE*. 2007. Vol. 2(6). e521. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0000521> (дата обращения: 22.12.2021). doi: 10.1371/journal.pone.0000521.
9. Негруль А.М. Семейство Vitaceae Lindley (Ampelidaeе Кунт.) (очерк семейства виноградных и его главных видов с их краткой хозяйственной характеристикой) // *Ампелография СССР*. М.: Пищепромиздат, 1946. 1. С. 126–127.
10. A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety / R. Velasco, A. Zharkikh, M. Troggio, et al. // *PLoS ONE*. 2007. Vol. 2(12). e1326. URL: (дата обращения: 20.12.2021). doi: 10.1371/journal.pone.0001326.
11. Whole-genome sequencing and SNV genotyping of 'Nebbiolo' (*Vitis vinifera* L.) clones / G. Gambino, A. Dal Molin, P. Boccacci, A. Minio, et al. // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. 17294. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-017-17405-y> (дата обращения: 21.12.2021). doi: 10.1038/s41598-017-17405-y.
12. Bianchi D., Brancadoro L., De Lorenzis G. Genetic diversity and population structure in a *Vitis* spp. core collection investigated by SNP markers. *Diversity*. 2020. Vol. 12. 103. URL: <https://www.mdpi.com/1424-2818/12/3/103> (дата обращения: 20.12.2022). doi: 10.3390/d12030103.
13. A forensic perspective on the genetic identification of grapevine (*Vitis vinifera* L.) varieties using STR markers / S. Santos, M. Oliveira, A. Amorim, et al. // *Electrophoresis*. 2014. Vol. 35. P. 3201–3207. doi: 10.1002/elps.201400107.

14. Genetic diversity and population structure assessed by SSR and SNP markers in a large germplasm collection of grape / F. Emanuelli, S. Lorenzi, L. Grzeskowiak, et al. // *BMC Plant Biol.* 2013. Vol. 13. P. 39–56.
15. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В. Применение ДНК-маркеров в современных селекционно-генетических исследованиях винограда // *Вавиловский журнал селекции и генетики.* 2016. Т. 20. № 4. С. 528–536. doi: 10.18699/VJ16.163.
16. DNA-based genealogy reconstruction of Nebbiolo, Barbera and other ancient grapevine cultivars from northwestern Italy / S. Raimondi, G. Tumino, P. Ruffa, et al. // *Scientific Reports.* 2020. Vol. 10. 15782. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-020-72799-6> (дата обращения: 20.12.2022). doi: 10.1038/s41598-020-72799-6.
17. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Mediterranean basin and Central Asia / S. Riaz, G. De Lorenzis, D. Velasco, et al. // *BMC Plant Biology.* 2018. Vol. 18. 137. URL: <https://bmcpantbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12870-018-1351-0> (дата обращения: 21.12.2022). doi: 10.1186/s12870-018-1351-0.
18. Технология генетической идентификации сортов и диких форм винограда на основе мультилокусного микросателлитного анализа / А.В. Секридова, И.А. Шилов, Е.Н. Кислин и др. // *Биотехнология.* 2021. Т. 37. № 3. С. 85–95. doi: 10.21519/0234-2758-2021-37-3-85-95.
19. Использование универсальных флуоресцентно-меченых праймеров в генотипировании казахстанских сортов винограда по микросателлитным маркерам / К.П. Аубакирова, М.Е. Омашева, Н.А. Рябушкина и др. // *Биотехнология. Теория и практика.* 2013. № 2. С. 35–41. doi: 10.11134/btp.2.2013.6.
20. Microsatellite genotyping of cultivars of the Holy Land grapevine, *Vitis vinifera* ssp. *sativa* (Vitaceae) / B.Y. Klein, C. Ben-Yair, G.K. Bar-Gal, et al. // *Bot. J. Linn. Soc.* 2008. Vol. 156. P. 513–521. doi: 10.1111/j.1095-8339.2007.00751.x.
21. Genetic diversity of ancient grape cultivars of the Crimea region / S. Goryslavets, R. Bacilieri, V. Risovannaya, et al. // *Vitis.* 2015. Vol. 54. P. 37–41.
22. Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // *Focus.* 1990. Vol. 12. P. 13–15.
23. Genetic structure and domestication history of the grape / S. Myles, A.R. Boyko, C.L. Owens, et al. // *PNAS.* 2011. Vol. 108 (9). P. 3530–3535. doi: 10.1073/pnas.1009363108.

Поступила в редакцию 01.12.2022

После доработки 23.12.2022

Принята к публикации 25.02.2022