

УДК 634.8: 575.162: 632.9

DOI 10.30679/2219-5335-2021-2-68-79-93

**К ВОПРОСУ О ГЕНЕТИКЕ
УСТОЙЧИВОСТИ ВИНОГРАДА
К ФИЛЛОКСЕРЕ
(*DAKTULOSPHEIRA VITIFOLIAE*)**

Котляр Виктория Константиновна
младший научный сотрудник
лаборатории сортоизучения
и селекции винограда
e-mail: mayyuyiva@gmail.com

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

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

Виноградная филлоксера *Daktulosphaira vitifoliae* представляет собой небольшое инвазивное сосущее насекомое, которое оказывает существенное физическое и экономическое влияние на возделывание винограда. Вредоносность корневой формы филлоксеры различна для европейских и американских сортов. Европейским сортам она причиняет значительно больший ущерб. Данный патоген был завезён в Европу на американских подвоях, изначально импортированных на континент как устойчивый материал для борьбы с оидиумом и милдью. Во Франции в 1868 году вредитель опустошил французскую винодельческую промышленность, уничтожив более 1 миллиона га непривитых виноградников. Вредный организм эволюционировал совместно с североамериканскими сортами *Vitis* spp., и генетическая устойчивость к этому патогену существует у нескольких видов винограда из этой группы. Молекулярно-генетические маркеры приносят много новых методик и вносят большой вклад в биологические науки и сельское хозяйство. Метод

UDC 634.8: 575.162: 632.9

DOI 10.30679/2219-5335-2021-2-68-79-93

**ON THE GENETICS
OF GRAPE RESISTANCE
TO PHYLLOXERA
(*DAKTULOSPHEIRA VITIFOLIAE*)**

Kotlyar Victoria Konstantinovna
Junior Research Associate
of Cultivar's Study and Breeding
of Grapes Laboratory
e-mail: mayyyiva@gmail.com

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

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

Grape phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* is a small invasive sucking insect that has a significant physical and economic impact the cultivation of grapes. The harmfulness of the root form of phylloxera is different for European and American varieties. It causes much more damage to European varieties. This pathogen was introduced to Europe on American rootstocks, originally imported to the continent as a resistant material for the control of powdery mildew and downy mildew. In France, in 1868, a vermin ravaged the French wine industry, destroying more than 1 million hectares of non-grafted vineyards. The vermin evolved together with the North American varieties *Vitis* spp. And genetic resistance to this pathogen exists in several species of rapes from this group. Molecular genetic markers bring many new techniques and make a great contribution to the biological sciences, especially agriculture.

маркер-опосредованного отбора особенно перспективен для селекции многолетних культур. В настоящее время идентифицирован ряд генов, отвечающих за устойчивость к филлоксере, обозначенных как *Rdv1-8*. Так, гены *Rdv1-3* были идентифицированы в генплазме *V. cinerea*, а гены *Rdv6-8* – в генплазме *M. rotundifolia*. Гены *Rdv3* и *Rdv4* влияют на устойчивость к поражению листовой формой филлоксеры. Использование существующих методов и последних достижений в области молекулярных и геномных методов могло бы привести к созданию сортов, не восприимчивых к корневой форме филлоксеры. Селекция винограда с использованием сложных межвидовых скрещиваний дает возможность сочетания устойчивости к болезням и вредителям, качества урожая и устойчивости к абиотическим стрессам.

Ключевые слова: DAKTULOSPHEIRA VITIFOLIAE, ВИНОГРАД, ДНК-МАРКЕРЫ, ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ

The marker-assisted selection method is particularly promising for the breeding of perennial crops. Currently, a number of genes responsible for resistance to phylloxera, designated as *Rdv1-8*, have been identified. *Rdv1-3* genes were identified in the *V. cinerea*, and *Rdv6-8* genes is in the *M. rotundifolia*. The *Rdv3* and *Rdv4* genes affect resistance to leaf phylloxera. The use of existing ways and the latest advances in molecular and genomic methods could lead to the creation of varieties that are immune to the root form of phylloxera. Grape breeding using complex interspecific crosses make possibility to combine resistance to diseases and vermins, crop quality and resistance to abiotic stresses.

Key words: DAKTULOSPHEIRA VITIFOLIAE, GRAPES, DNA-MARKERS, RESISTANCE GENES

Введение. Виноградная филлоксера *Daktulosphaera vitifoliae* (семейство *Phylloxeridae*) представляет собой небольшое инвазивное сосущее насекомое, которое оказывает существенное физическое и экономическое влияние на возделывание винограда *Vitis vinifera* L. [1]. *D. vitifoliae* была непреднамеренно импортирована в крупные виноградники континентальной Европы на американских подвоях, изначально завезенных для борьбы с оидиумом и милдью [2].

Обнаружение виноградной филлоксеры во Франции в 1868 году и ее последующее распространение в течение следующего десятилетия хорошо задокументированы. Вредитель опустошил французскую винодельческую промышленность, уничтожив более 1 миллиона га непривитых виноградников *V. vinifera* к началу века и вызвал другие социально-экономические последствия. За последние 150 лет филлоксера распространилась почти во все основные винодельческие регионы мира, включая Северную и Южную Америку, Азию, Европу, Ближний Восток, Африку и Австралию [3, 4].

Вредный организм эволюционировал совместно с североамериканскими сортами *Vitis* spp., и генетическая устойчивость к этому патогену была выявлена у нескольких видов винограда этой группы. Устойчивые сорта и гибридные подвои стали активно использовать, и в настоящее время они играют важную роль в борьбе с филлоксерой там, где возделывают *V. vinifera* [5].

Использование привитой культуры на филлоксероустойчивых подвоях – основной способ решения проблемы с корневой филлоксерой в настоящее время. Однако переход на привитую культуру винограда не решил проблему полностью, так как выявились некоторые негативные последствия при эксплуатации привитых насаждений. Существует и вопрос совместимости, взаимовлияния генотипов в сортоподвойных комбинациях.

Внедрение подвоев для борьбы с филлоксерой в девятнадцатом веке создало новый источник генетического разнообразия. Вместе с многочисленными доступными генотипами привоев может быть создано множество комбинаций «подвой - привой», которые потенциально являются фактором изменчивости и адаптации. Однако генетическое разнообразие подвоев используется плохо. Например, только пять подвоев (SO4, 110R, 3309C, 41B и 110Ru) составляют более 75 % насаждений во Франции [6-7].

Большинство коммерчески доступных подвоев, используемых в виноградарстве, обеспечивают ограниченные уровни устойчивости винограда к филлоксере, отчасти из-за адаптации биотипов филлоксеры к разным видам *Vitis*. Следовательно, существует острая необходимость в создании новых подвоев, более приспособленных к конкретным регионам выращивания винограда, с полной устойчивостью к биотипам филлоксеры винограда.

Кроме селекции новых подвоев есть решение вопроса и созданием сортов, пригодных для возделывания в корнесобственной культуре. Внедрение устойчивых сортов может снизить потребность в использовании инсектицидов, что ведет к повышению экономической и экологической устойчивости [8-11]. Проведенная недавно генетическая характеристика и ча-

стичная характеристика внутренней анатомии *D. vitifoliae* расширила знания об ее жизненном цикле, генетическом разнообразии, физиологии и географическом распределении.

Насекомое питается, вставляя игольчатый стилет в ткани листа или корня, в зависимости от стадии жизни, хозяина и генотипа. Виноградная филлоксера неоднократно зондирует ткани растений в поисках оптимального места для питания, таким образом нанося обширные повреждения [12]. Взрослые особи размножаются партеногенетически, а молодые насекомые мигрируют локально, образуя новые очаги заражения. Нимфы и взрослые особи питаются листьями, что приводит к образованию кармановидных галлов. У восприимчивых растений галлы можно обнаружить на листьях (обычно на пластинках, но также и на черешках), усиках и побегах [13, 14].

Для оценки степени повреждения листьев и корней филлоксерой существует специальная семибалльная шкала, доработанная Кларком и его коллегами в 2018 году (рис. 1, 2) [15]. Паразит способен вызывать изменения в организме хозяина, такие как поражение устьиц на поверхности листа [16]. У растений европейских и азиатских сортов филлоксера поражает только корни и, как правило, не имеет листовой формы [17-18].

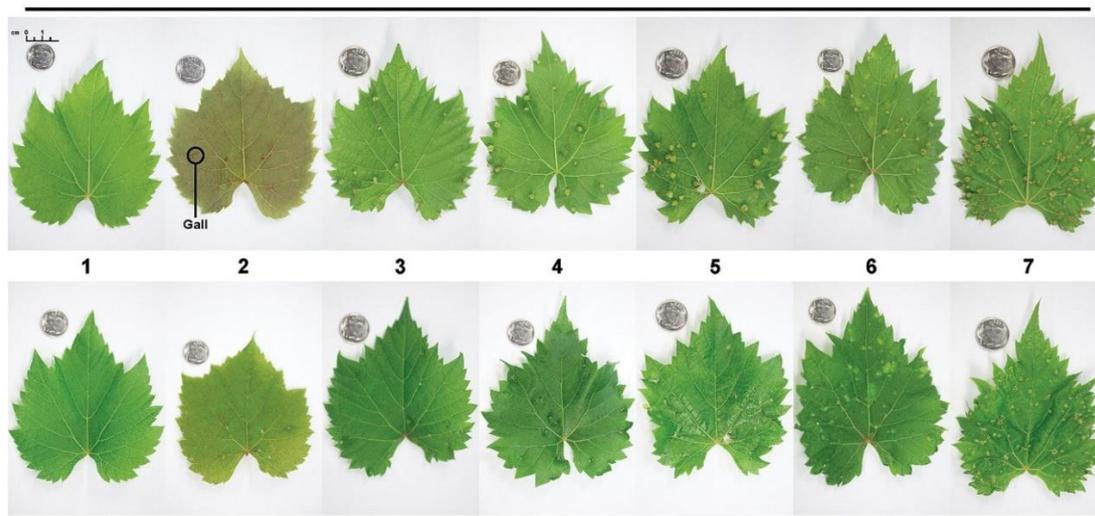


Рис. 1. Оценочная шкала степени поражения филлоксерой листьев винограда



Рис. 2. Оценочная шкала степени поражения филлоксерой
корневой системы винограда

Под воздействием секретов слюны корневой филлоксеры на корнях образуются галлы, наблюдается гидролиз органических соединений, превращение их в легкоусваиваемую филлоксерой форму. Вредоносность корневой формы филлоксеры различна для европейских и американских сортов. Европейским сортам она причиняет значительно больший ущерб, чем американским.

Традиционные европейские сорта, не обладающие устойчивостью, реагируют на укусы вредителя разрастанием тканей молодого корня. На корнях образуются своеобразные галлы - нодозитеты. Клетки в таких галлах богаты питательными веществами, но очень плохо защищены от внешней среды. Это приводит к быстрому заражению нодозитета грибами и бактериями и, соответственно, к отмиранию части корня. Если численность паразита очень высока, он переходит питаться не только на молодые, но и на более взрослые корни и образует вздутия, называемые туберозитетами.

Корни американских видов и сортов винограда также повреждаются филлоксерой, но они не реагируют на укусы филлоксеры появлением нодозитетов и туберозитетов, так как очень быстро образуют пробковую ткань и заживляют ранки от укусов насекомых [19].

Обсуждение. Молекулярно-генетические маркеры приносят много новых методик и вносят большой вклад в биологические науки, особенно в сельском хозяйстве, роль их в обозримом будущем будет только возрастать. ДНК-маркеры могут значительно ускорить многие селекционные процессы. Например, для создания нового сорта теперь может потребоваться не 20-30 лет, а всего 8-10 лет. Также они способны обеспечить абсолютно новые подходы к некоторым целям, которые казались труднодостижимыми или даже невыполнимыми с помощью классических методов, таких как интрогрессия ценных признаков из дикой зародышевой плазмы в культурные сорта [20].

ДНК-маркеры – это генетические маркеры, позволяющие проводить анализ на уровне ДНК. ДНК-маркеры являются третьим поколением генетических маркеров. Им предшествовали белковые маркеры, а еще ранее – классические генетические маркеры (внешние признаки). Изначально генетические маркеры применялись для идентификации преимущественно морфологических признаков, поскольку они являлись долгое время самыми доступными и изученными [21]. Но сейчас ДНК-маркеры позволяют идентифицировать более комплексные и сложные признаки.

Преимущества маркер-опосредованной селекции наиболее значительны, когда целевым видам требуется много времени для достижения зрелости, их дорого выращивать и поддерживать большие селекционируемые популяции. Таким образом, метод маркер-опосредованного отбора особенно перспективен для селекции многолетних культур, поскольку их выращивание и оценка часто затратны и требуют много времени [22, 23].

Ярким примером возможности MAS (маркер-ассоциированной селекции) является создание высокопродуктивных межвидовых гибридов, которые сочетали бы высокое качество урожая *V. vinifera* и устойчивость к болезням, которая присуща диким видам винограда. Использование существующих методов и последних достижений в области молекулярных и геном-

ных методов могло бы восполнить пробелы в знаниях и привести к созданию сортов, невосприимчивых к корневой форме филлоксеры [24].

Картирование локусов количественных признаков (QTL) может помочь идентифицировать гены, лежащие в основе устойчивости, что приведет к пониманию их функции в устойчивости и к совершенствованию методов борьбы с насекомыми-вредителями. Маркеры, связанные с ценным признаком, могут быть использованы при выборе родительских форм или при скрининге сеянцев на наличие устойчивого потомства.

Одним из источников устойчивости к корневой форме филлоксеры можно считать сорт Bönner, который является результатом межвидового скрещивания *V. riparia* (Gm 183) и *V. cinerea* (Arnold). Сорт-подвой устойчив к филлоксере и не проявляет ни признаков клубнеобразования, ни узловатости. Локус *Rdv1*, основной идентифицированный QTL-локус, локализованный на хромосоме 13, коррелирует с фенотипом резистентности [25-27] (табл.).

Гены устойчивости винограда к поражению филлоксерой

Локус	Хромосома	Источник устойчивости	Сцепленный ДНК-маркер	Автор
<i>Rdv1</i>	13	<i>V. cinerea</i>	GF13_1, GF13_9	Zhang et al. (2009)
		<i>V. cinerea</i>	GF13-1, GF13-7	Hausmann et al. (2011)
<i>Rdv2</i>	14	<i>V. cinerea</i>	S14_4921219	Smith et al. (2018)
<i>Rdv3</i>	14	Не установлен	S14_5049399	Clark et al. (2018)
<i>Rdv4</i>	4	Не установлен		Clark et al. (2018)
<i>Rdv5</i>	5	Не установлен		Clark et al. (2018)
<i>Rdv6</i>	7	<i>M. rotundifolia</i>	3_5494608	Rubio et al. (2020)
<i>Rdv7</i>	3	<i>M. rotundifolia</i>		Rubio et al. (2020)
<i>Rdv8</i>	10	<i>M. rotundifolia</i>		Rubio et al. (2020)

В 2011 году коллектив ученых представил комплексную работу, посвященную идентификации этого гена на примере сорта Börner. Исследование при помощи SSR маркеров доказало, что источником гена устойчивости *Rdv1* является *V. cinerea* [28].

Следующий успех в изучении генов устойчивости к филлоксере отмечен в 2018 году, когда в гибриде от *V. cinerea* был идентифицирован ген *Rdv2*. Для картирования генетического фактора устойчивости к виноградной филлоксере в популяция гибридов F1 (*V. cinerea* x Рислинг (*V. vinifera*)) была проведена оценка на устойчивость к корневой филлоксере. Анализ наследуемости толерантности в потомстве показал, что *V. cinerea* содержал единственную аллель, связанную с устойчивостью, – *Rdv2*. После проведения SNP-анализа картирование показало, что ген устойчивости *Rdv2* локализован на 14 хромосоме [29].

Генетическая устойчивость филлоксеры к листовенной фазе ранее не была хорошо изучена, хотя доказательства устойчивости в гибридных семьях и образцах наблюдались в Университете Миннесоты. В том же 2018 году Кларк и его коллеги провели обширную работу по идентификации генов устойчивости к филлоксере, которые в последствии были обозначены как *Rdv3* и *Rdv4*. Они примечательны тем, что обеспечивают устойчивость к листовой форме филлоксеры.

Популяцию гибридных виноградных лоз оценивали на устойчивость к *D. vitifoliae* в теплице и в поле. Исследуемая семья была получена в результате скрещивания двух селекционных форм Университета Миннесоты со сложной родословной с множеством видов *Vitis*. Оба гена, *Rdv3* и *Rdv4*, были картированы в гибриде MN1264, из-за сложной родословной которого затруднительно точно определить, какой именно вид винограда является донором устойчивости. Кларком был обнаружен и картирован также ген, контролирующей резистентность к корневому типу филлоксеры, названный *Rdv5*. Однако его изначальный донор также не установлен [16].

Рубио и его коллеги смогли успешно идентифицировать гены устойчивости к корневой филлоксере *Rdv6*, *Rdv7*, *Rdv8*, которые происходят из вида *M. rotundifolia*. Эти недавно выявленные локусы, связанные с признаками устойчивости, теперь должны быть протестированы в альтернативных скрещиваниях с *M. rotundifolia*. В будущем валидированные маркеры в этих локусах могут позволить использовать их в маркерном селекционном подходе для получения новых подвоев с длительной устойчивостью [30]. Эти результаты открывают перспективу развития селекции с помощью маркеров в направлении создания подвоев винограда на основе гибридной формы F1 (VRH8771), полученной от устойчивого материала *Muscadinia* x *Vitis* [31].

Маркирование генов устойчивости было бы невозможным без методов картирования генома. С 1995 года было опубликовано несколько генетических карт виноградной лозы. Первые карты были основаны на доминантных маркерах RAPD и AFLP [32-37]. Затем в рамках международной совместной деятельности консорциума The International Vitis Microsatellite.

Consortium (VMC) (Франция) и дополнительными усилиями со стороны частных компаний было разработано большое количество полиморфных SSR с высоким уровнем полиморфизма [38-39]. Недавно созданные карты основаны на локусах SSR [40-43]. Они могут быть дополнены однонуклеотидными полиморфизмами (SNP) [44, 45] или маркерами, полученными из анализа EST [46-48], помимо этого имеет место и геномное секвенирование [49].

Заключение. Учитывая биологию филлоксеры, необходимо ориентироваться не на борьбу с ней, а на сосуществование виноградного растения с вредителем и усилить работу по поиску способов повышения физиологической устойчивости и иммунитета винограда [50].

Селекция винограда с использованием сложных межвидовых комбинаций дает преимущество возможности сочетания устойчивости к болезням и вредителям, качества ягод и устойчивости к абиотическим стрессам [51].

Литература

1. Benheim D., Rochfort S., Robertson E., Potter I.D., Powell K.S. Grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*)—a review of potential detection and alternative management options // *Annals of Applied Biology*. 2012. № 161(2). С. 91-115.
2. Gale G. Saving the vine from phylloxera: a never-ending battle. In *Wine: A Scientific Exploration* // Eds Sandler and R. Pindler. London: Taylor and Francis. 2002. pp. 70–91.
3. Bignon V., Caroli E., Galbiait R. Stealing to survive: crime and income shocks in 19th century France // *Paris School of Economics. Working Paper Series*. 2011. P. 33.
4. Banerjee A., Duflo E., Postel-Vinay G., Watts T. Long run health impacts of income shocks: wine and phylloxera in 19th century France // *Massachusetts Institute of Technology, Department of Economics, Working Paper Series*. 2007. P. 1–29.
5. Granett J., Walker M.A., Kocsis L., Omer A.D. Biology and management of grape phylloxera // *Annual Review of Entomology*. 2001. № 46. P. 387–411
6. Ollat N., Peccoux A., Papura D., Esmenjaud D., Marguerit E., Tandonnet J.P., Bordenave L., Cookson S.J., Barrieu F., Rossdeutsch L., Lecourt J., Lauvergeat V., Vivin P., Bert P.F., Delrot S. Rootstocks as a component of adaptation to environment. // *Grapevine in a changing environment: a molecular and ecophysiological perspective*, 1st edn. Wiley, Chichester. 2016. P. 68–108. ISBN 978-1-118-73605-0
7. Delrot S., Grimplet J., Carbonell-Bejerano P., Schwandner A., Bert P.F, Bavaresco L., Vezzulli S. Genetic and Genomic Approaches for Adaptation of Grapevine to Climate Change // *In Genomic Designing of Climate-Smart Fruit Crops*. Springer, Cham. 2020. P. 157-270.
8. Sleezer S., Johnson D.T., Lewis B., Goggin R., Rothrock C., Savin M. Foliar grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch), seasonal biology, predictive model and management in the Ozarks region of the United States // *Acta Horticulturae*. 2010. № 904. P. 151–156.
9. Barba P., Cadle-Davidson L., Harriman J., Glaubitz J.C., Brooks S., Hyma K. Reisch B. Grapevine powdery mildew resistance and susceptibility loci identified on a high-resolution SNP map // *Theoretical and Applied Genetics*. 2014. № 127. P. 73–84.
10. Teh S.L., Fresnedo-Ramírez J., Clark M.D., Gadoury D.M., Sun Q., Cadle-Davidson L., Luby J.J. (2017) Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps // *Molecular Breeding*. 2017. № 37(1). P. 1-13.
11. Yang S., Fresnedo-Ramírez J., Sun Q., Manns D.C., Sacks G.L., Mansfield A.K., Luby J.J., Londo J.P., Reisch B.I., Cadle-Davidson L.E., Fennell, A.Y. Next generation mapping of enological traits in an F2 interspecific grapevine hybrid family // *PLoS One*. 2016. № 11(3). e0149560.
12. Hyma K., Barba P., Wang M., Londo J.P., Acharya C.B., Mitchell S.E., Sun Q., Reisch B., Cadle-Davidson L. Heterozygous mapping strategy (HetMappS) for high resolution genotyping-by-sequencing markers: a case study in grapevine // *PLoS One*. 2015. № 10. e0134880.
13. Blank L., Wolf T., Eimert K., Schröder M.B. Differential gene expression during hypersensitive response in phylloxera-resistant rootstock ‘Börner’ using custom oligonucleotide arrays // *Journal of Plant Interactions*. 2009. № 4. P. 261–269.
14. Forneck A., Huber L. (A)sexual reproduction – a review of life cycles of grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2019. № 13. P. 1-10.
15. Lund K.T., Riaz S., Walker M.A. Population structure, diversity and reproductive mode of the grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) across its native range // *PLoS One*. 2017. № 12(1). e0170678.
16. Clark M.D., Teh S.L., Burkness E., Moreira L., Watson G., Yin L., Luby J.J. Quantitative trait loci identified for foliar phylloxera resistance in a hybrid grape population // *Australian journal of grape and wine research*. 2018. Vol. 24. №. 3. P. 292-300.
17. Nabity P.D., Haus M.J., Berenbaum M.R., DeLucia E.H. Leaf-galling phylloxera on grapes reprograms host metabolism and morphology // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. № 110. P. 16663–16668.

18. Кискин П.Х. Филлоксера. Кишинев: Штиинца, 1977. С. 54-125.
19. Колмыков А.Е., Талаш А.И. Развитие филлоксеры на виноградниках и меры борьбы с вредителем [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2015. № 32(2). С. 181-188. URL: <http://journal.kubansad.ru/pdf/15/02/15.pdf>. (дата обращения: 11.03.2021).
20. Арестова Н.О., Рябчун И.О. Филлоксера винограда // Защита и карантин растений. 2017. № 2. С. 34-36.
21. Paterson A.H., Tanksley S.D., Sorrells M.E. DNA markers in plant improvement // *Advances in agronomy*. Academic Press. 1991. Vol. 46. P. 39-90.
22. Конарев А.В. Использование молекулярных маркеров в работе с генетическими ресурсами растений // *Сельскохозяйственная биология*. 1998. № 5. С. 3-25.
23. Deyett E., Pouzoulet J., Yang J.I., Ashworth V.E. Assessment of Pierce's disease susceptibility in *Vitis vinifera* cultivars with different pedigrees // *Plant Pathology*. 2019. Vol. 68. № 6. P. 1079-1087.
24. Migicovsky Z., Myles S. Exploiting wild relatives for genomics-assisted breeding of perennial crops // *Frontiers in plant science*. 2017. Vol. 8. P. 460.
25. Powell K.S., Cooper P.D., Forneck A. The biology, physiology and host-plant interactions of grape phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* // *Advances in insect physiology*. 2013. Vol. 45. P. 159-218.
26. Forneck A., Walker M.A., Blaich R. Ecological and genetic aspects of grape phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* (Hemiptera: Phylloxeridae) performance on rootstock hosts // *Bulletin of entomological research*. 2001. Vol. 91. № 6. P. 445.
27. Zyprian E., Töpfer R., Hausmann L., Eibach R. Sequencing of the phylloxera resistance locus Rdv1 of cultivar 'Börner' // In X International Conference on Grapevine Breeding and Genetics. 2010. № 1046. P. 73-78.
28. Hausmann L., Eibach R., Zyprian E., Töpfer, R. Genetic analysis of phylloxera root resistance in cultivar 'Börner' // *Acta Horticulturae*. 2011. № 904. P. 47-52.
29. Smith H.M., Clarke C.W., Smith B.P., Carmody B.M., Thomas M.R., Clingeffer P.R., Powell, K.S. Genetic identification of SNP markers linked to a new grape phylloxera resistant locus in *Vitis cinerea* for marker-assisted selection // *BMC plant biology*. 2018. № 18(1). P. 1- 13.
30. Rubio B., Lalanne-Tisné G., Voisin R., Tandonnet J.P., Portier U., Van Ghelder C., Esmenjaud D. Characterization of genetic determinants of the resistance to phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae*, and the dagger nematode *Xiphinema index* from muscadine background // *BMC Plant Biology*. 2020. № 20. P. 1-15.
31. Bernadette R., Guillaume L.T., Roger V. Characterization of genetic determinants of the resistance to phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae*, and the dagger nematode *Xiphinema index* from muscadine background // *Research Square*. 2020. PREPRINT (Version 2) available at <https://doi.org/10.21203/rs.2.15851/v2>
32. Zhang J., Hausmann L., Eibach R., Welter L.J., Töpfer R., Zyprian, E.M. A framework map from grapevine V3125 (*Vitis vinifera* 'Schiava grossa' × 'Riesling') × ootstock cultivar 'Börner' (*Vitis riparia* × *Vitis cinerea*) to localize genetic determinants of phylloxera root resistance // *Theoretical and applied genetics*. 2009. № 119(6). P. 1039-1051.
33. Lodhi M.A., Daly M.J., Ye G.N., Weeden N.F., Reisch B.I. A molecular marker based linkage map of *Vitis* // *Genome*. 1995. № 38. P. 786-794
34. Dalbó M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Steinkellner H., Sefc K.M., Reisch B.I. A gene controlling sex in grapevine placed on a molecular marker-based genetic map // *Genome*. 2000. № 43. P. 333-340.
35. Doligez A., Bouquet A., Danglot Y., Lahogue F., Riaz S., Meredith C.P., Edwards K.J., This P. Genetic mapping of grapevine (*Vitis vinifera* L.) applied to the detection of QTLs for seedlessness and berry weight // *Theor Appl Genet*. 2002. № 105. P. 780-795.

36. Fischer B., Salakhutdinov I., Akkurt M., Eibach R., Edwards K.J., Toepfer R., Zyprian E.M. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factor on a molecular map of grapevine // *Theor Appl Genet.* 2004. № 108. P. 505–515.

37. Doucleff M., Jin Y., Gao F., Riaz S., Krivanek A.F., Walker M.A. A genetic linkage map of grape, utilizing *Vitis rupestris* and *Vitis arizonica* // *Theor Appl Genet.* 2004. № 109. P. 1178–1187.

38. Merdinoglu D., Butterlin G., Bevilacqua L., Chiquet V., Adam-Blondon A.F., Decrooca S. Development and characterization of a large set of microsatellite markers in grapevine (*Vitis vinifera* L.) suitable for multiplex PCR // *Mol Breed.* 2005. № 15. P. 349–366.

39. Di Gaspero G., Cipriani G., Marrazzo M.T., Andretta D., Castro M.J., Peterlunger E., Testolin R. Isolation of (AC)_n -microsatellites in *Vitis vinifera* L. and analysis of genetic background in grapevines under marker assisted selection // *Mol Breed.* 2005. № 15. P. 11–20.

40. Riaz S., Dangl G.S., Edwards K.J., Meredith C.P. A Microsatellite based framework linkage map of *Vitis vinifera* L // *Theor Appl Genet.* 2004. № 108. P. 864–872.

41. Doligez A., Adam-Blondon A.F., Cipriani G., Di Gaspero G., Laucou V., Merdinoglu D., Meredith C.P., Riaz S., Roux C., This P. An integrated SSR map of grapevine based on five mapping populations // *Theor Appl Genet.* 2006. № 113. P. 369–382.

42. Welter L.J., Göktürk-Baydar N., Akkurt M., Maul E., Eibach R., Töpfer R., Zyprian E.M. Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.) // *Mol Breed.* 2007. № 20. P. 359–374.

43. Troggio M., Malacarne G., Coppola G., Segala C., Cartwright D.A., Pindo M., Stefanini M., Mank R., Moroldo M., Morgante M., Grando M.S., Velasco R. A dense single-nucleotide polymorphism based genetic linkage map of grapevine (*Vitis vinifera* L.) anchoring Pinot noir bacterial artificial chromosome contigs // *Genetics.* 2007. № 176. P. 2637–2650.

44. Lamoureux D., Bernole A., LeClainche I., Tual S., Thareau V., Paillard S., Legeai F., Dossat C., Wincker P., Oswald M., Merdinoglu D., Vignault C., Delrot S., Caboche M., Chalhoub B., Adam-Blondon A.F. Anchoring of a large set of markers onto a BAC library for the development of a draft physical map of the grapevine genome // *Theor Appl Genet.* 2006. № 113. P. 344–356.

45. Riaz S., Krivanek A.F., Xu K., Walker M.A. Refined mapping of the Pierce's disease resistance locus, PdR1, and sex on the extended genetic map of *Vitis rupestris* × *V. arizonica* // *Theor Appl Genet.* 2006. № 113. P. 1317–1329.

46. Ablett E., Seaton G., Scott K., Shelton D., Graham M.W., Baverstock P., Lee S.L., Henry R. Analysis of grape ESTs: global gene expression patterns in leaf and berry // *Plant Sci.* 2000. № 159. P. 87–95.

47. Moser C., Segala C., Fontana P., Salakhutdinov I., Gatto P., Pindo M., Zyprian E., Toepfer R., Grando M.S., Velasco R. Comparative analysis of expressed sequence tags from different organs of *Vitis vinifera* L // *Funct Integr Genomics.* 2002. № 5. P. 208–217.

48. Peng F.Y., Reid K., Liao N., Schlosser J., Lijavetzky D., Holt R., Martinez Zapater J.M., Jones S., Marra M., Bohlmann J., Lund S.T. Generation of ESTs in *Vitis vinifera* wine grape (Cabernet Sauvignon) and table grape (Muscat Hamburg) and discovery of new candidate genes with potential roles in berry development // *Gene.* 2007. № 402. P. 40–50.

49. Salmaso M., Malacarne G., Troggio M., Faes G., Stefanini M., Grando M.S., Velasco R. A grapevine (*Vitis vinifera* L.) genetic map integrating the position of 139 expressed genes // *Theor Appl Genet.* 2008. № 116. P. 1129–1143.

50. Казахмедов Р.Э. Филлоксера и виноград: концепция сохранения и расширения корнесобственной культуры в Дагестане // *Русский виноград.* 2018. Т. 7. С. 247–255.

51. Nability, P.D., Haus, M.J., Berenbaum, M.R. and DeLucia, E.H. Leaf-galling phylloxera on grapes reprograms host metabolism and morphology // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 2013. № 110. P. 16663–16668.

References

1. Benheim D., Rochfort S., Robertson E., Potter I.D., Powell K.S. Grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*)—a review of potential detection and alternative management options // *Annals of Applied Biology*. 2012. № 161(2). S. 91-115.
2. Gale G. Saving the vine from phylloxera: a never-ending battle. In *Wine: A Scientific Exploration* // Eds Sandler and R. Pindler. London: Taylor and Francis. 2002. pp. 70–91.
3. Bignon V., Caroli E., Galbiait R. Stealing to survive: crime and in-come shocks in 19th century France // Paris School of Economics. Working Paper Series. 2011. P. 33.
4. Banerjee A., Duflo E., Postel-Vinay G., Watts T. Long run health impacts of income shocks: wine and phylloxera in 19th century France // Massachusetts Institute of Technology, Department of Economics, Working Paper Series. 2007. P. 1–29.
5. Granett J., Walker M.A., Kocsis L., Omer A.D. Biology and man-agement of grape phylloxera // *Annual Review of Entomology*. 2001. № 46. P. 387–411
6. Ollat N., Peccoux A., Papura D., Esmenjaud D., Marguerit E., Tan-donnet J.P., Bordenave L., Cookson S.J., Barrieu F., Rossdeutsch L., Lecourt J., Lauvergeat V., Vivin P., Bert P.F., Delrot S. Rootstocks as a component of adaptation to environment. // *Grapevine in a changing envi-ronment: a molecular and ecophysiological perspective*, 1st edn. Wiley, Chichester. 2016. P. 68–108. ISBN 978-1-118-73605-0
7. Delrot S., Grimplet J., Carbonell-Bejerrano P., Schwandner A., Bert P.F, Bavaresco L., Vezzulli S. Genetic and Genomic Approaches for Adap-tation of Grapevine to Climate Change // *In Genomic Designing of Climate-Smart Fruit Crops*. Springer, Cham. 2020. P. 157-270.
8. Sleezer S., Johnson D.T., Lewis B., Goggin R., Rothrock C., Savin M. Foliar grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch), seasonal biol-ogy, predictive model and management in the Ozarks region of the United States // *Acta Horticulturae*. 2010. № 904. P. 151–156.
9. Barba P., Cadle-Davidson L., Harriman J., Glaubitz J.C., Brooks S., Hyma K. Reisch B. Grapevine powdery mildew resistance and susceptibility loci identified on a high-resolution SNP map // *Theoretical and Applied Ge-netics*. 2014. № 127. P. 73–84.
10. Teh S.L., Fresnedo-Ramírez J., Clark M.D., Gadoury D.M., Sun Q., Cadle-Davidson L., Luby J.J. (2017) Genetic dissection of powdery mil-dew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps // *Molecular Breeding*. 2017. № 37(1). P. 1-13.
11. Yang S., Fresnedo-Ramírez J., Sun Q., Manns D.C., Sacks G.L., Mansfield A.K., Luby J.J., Londo J.P., Reisch B.I., Cadle-Davidson L.E., Fennell, A.Y. Next generation mapping of enological traits in an F2 inter-specific grapevine hybrid family // *PLoS One*. 2016. № 11(3). e0149560.
12. Hyma K., Barba P., Wang M., Londo J.P., Acharya C.B., Mitchell S.E., Sun Q., Reisch B., Cadle-Davidson L. Heterozygous mapping strategy (HetMappS) for high resolution genotyping-by-sequencing markers: a case study in grapevine // *PLoS One*. 2015. № 10. e0134880.
13. Blank L., Wolf T., Eimert K., Schröder M.B. Differential gene ex-pression during hypersensitive response in phylloxera-resistant rootstock ‘Börner’ using custom oligonucleotide arrays // *Journal of Plant Interactions*. 2009. № 4. P. 261–269.
14. Forneck A., Huber L. (A)sexual reproduction – a review of life cy-cles of grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* // *Entomologia Experi-mentalis et Applicata*. 2019. № 13. P. 1-10.
15. Lund K.T., Riaz S., Walker M.A. Population structure, diversity and reproductive mode of the grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) across its native range // *PLoS One*. 2017. № 12(1). e0170678.
16. Clark M.D., Teh S.L., Burkness E., Moreira L., Watson G., Yin L., Luby J.J. Quantitative trait loci identified for foliar phylloxera resistance in a hybrid grape population // *Australian journal of grape and wine research*. 2018. Vol. 24. №. 3. P. 292-300.
17. Nabity P.D., Haus M.J., Berenbaum M.R., DeLucia E.H. Leaf-galling phylloxera on grapes reprograms host metabolism and morphology // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. № 110. P. 16663–16668.

18. Kiskin P.H. Filloksera. Kishinev: Shtiinca, 1977. С. 54-125.
19. Kolmykov A.E., Talash A.I. Razvitiye filloksery na vinogradnikah i mery bor'by s vreditel'em [Elektronnyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2015. № 32(2). S. 181-188. URL: <http://journal.kubansad.ru/pdf/15/02/15.pdf>. (data obrashcheniya: 11.03.2021).
20. Arestova N.O., Ryabchun I.O. Filloksera vinograda // Zashchita i karantin rastenij. 2017. № 2. S. 34-36.
21. Paterson A.H., Tanksley S.D., Sorrells M.E. DNA markers in plant improvement // Advances in agronomy. Academic Press. 1991. Vol. 46. P. 39-90.
22. Konarev A.V. Ispol'zovanie molekulyarnykh markerov v rabote s geneticheskimi resursami rastenij // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 1998. № 5. S. 3-25.
23. Deyett E., Pouzoulet J., Yang J.I., Ashworth V.E. Assessment of Pierce's disease susceptibility in *Vitis vinifera* cultivars with different pedigrees // Plant Pathology. 2019. Vol. 68. № 6. P. 1079-1087.
24. Migicovsky Z., Myles S. Exploiting wild relatives for genomics-assisted breeding of perennial crops // Frontiers in plant science. 2017. Vol. 8. P. 460.
25. Powell K.S., Cooper P.D., Forneck A. The biology, physiology and host-plant interactions of grape phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* // Advances in insect physiology. 2013. Vol. 45. P. 159-218.
26. Forneck A., Walker M.A., Blauch R. Ecological and genetic aspects of grape phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* (Hemiptera: Phylloxeridae) performance on rootstock hosts // Bulletin of entomological research. 2001. Vol. 91. № 6. P. 445.
27. Zyprian E., Töpfer R., Hausmann L., Eibach R. Sequencing of the phylloxera resistance locus Rdv1 of cultivar 'Börner' // In X International Conference on Grapevine Breeding and Genetics. 2010. № 1046. P. 73-78.
28. Hausmann L., Eibach R., Zyprian E., Töpfer R. Genetic analysis of phylloxera root resistance in cultivar 'Börner' // Acta Horticulturae. 2011. № 904. P. 47-52.
29. Smith H.M., Clarke C.W., Smith B.P., Carmody B.M., Thomas M.R., Clingeleffer P.R., Powell K.S. Genetic identification of SNP markers linked to a new grape phylloxera resistant locus in *Vitis cinerea* for marker-assisted selection // BMC plant biology. 2018. № 18(1). P. 1- 13.
30. Rubio B., Lalanne-Tisné G., Voisin R., Tandonnet J.P., Portier U., Van Ghelder C., Esmenjaud D. Characterization of genetic determinants of the resistance to phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae*, and the dagger nematode *Xiphinema index* from muscadine background // BMC Plant Biology. 2020. № 20. P. 1-15.
31. Bernadette R., Guillaume L.T., Roger V. Characterization of genetic determinants of the resistance to phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae*, and the dagger nematode *Xiphinema index* from muscadine background // Research Square. 2020. PREPRINT (Version 2) available at <https://doi.org/10.21203/rs.2.15851/v2>
32. Zhang J., Hausmann L., Eibach R., Welter L.J., Töpfer R., Zyprian, E.M. A framework map from grapevine V3125 (*Vitis vinifera* 'Schiava grossa' × 'Riesling') × rootstock cultivar 'Börner' (*Vitis riparia* × *Vitis cinerea*) to localize genetic determinants of phylloxera root resistance // Theoretical and applied genetics. 2009. № 119(6). P. 1039-1051.
33. Lodhi M.A., Daly M.J., Ye G.N., Weeden N.F., Reisch B.I. A molecular marker based linkage map of *Vitis* // Genome. 1995. № 38. P. 786-794
34. Dalbó M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Steinkellner H., Sefc K.M., Reisch B.I. A gene controlling sex in grapevine placed on a molecular marker-based genetic map // Genome. 2000. № 43. P. 333-340.
35. Doligez A., Bouquet A., Danglot Y., Lahogue F., Riaz S., Meredith C.P., Edwards K.J., This P. Genetic mapping of grapevine (*Vitis vinifera* L.) applied to the detection of QTLs for seedlessness and berry weight // Theor Appl Genet. 2002. № 105. P. 780-795.
36. Fischer B., Salakhutdinov I., Akkurt M., Eibach R., Edwards K.J., Toepfer R., Zyprian E.M. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factor on a molecular map of grapevine // Theor Appl Genet. 2004. № 108. P. 505-515.

37. Doucleff M., Jin Y., Gao F., Riaz S., Krivanek A.F., Walker M.A. A genetic linkage map of grape, utilizing *Vitis rupestris* and *Vitis arizonica* // *Theor Appl Genet.* 2004. № 109. P. 1178–1187.

38. Merdinoglu D., Butterlin G., Bevilacqua L., Chiquet V., Adam-Blondon A.F., Decrooca S. Development and characterization of a large set of microsatellite markers in grapevine (*Vitis vinifera* L.) suitable for multi-plex PCR // *Mol Breed.* 2005. № 15. P. 349–366.

39. Di Gaspero G., Cipriani G., Marrazzo M.T., Andretta D., Castro M.J., Peterlunger E., Testolin R. Isolation of (AC)_n -microsatellites in *Vitis vinifera* L. and analysis of genetic background in grapevines under marker assisted selection // *Mol Breed.* 2005. № 15. P. 11–20.

40. Riaz S., Dangl G.S., Edwards K.J., Meredith C.P. A Microsatellite based framework linkage map of *Vitis vinifera* L // *Theor Appl Genet.* 2004. № 108. P. 864–872.

41. Doligez A., Adam-Blondon A.F., Cipriani G., Di Gaspero G., Laucou V., Merdinoglu D., Meredith C.P., Riaz S., Roux C., This P. An inte-grated SSR map of grapevine based on five mapping populations // *Theor Appl Genet.* 2006. № 113. P. 369–382.

42. Welter L.J., Göktürk-Baydar N., Akkurt M., Maul E., Eibach R., Töpfer R., Zyprian E.M. Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grape-vine (*Vitis vinifera* L.) // *Mol Breed.* 2007. № 20. P. 359-374.

43. Troglio M., Malacarne G., Coppola G., Segala C., Cartwright D.A., Pindo M., Stefanini M., Mank R., Moroldo M., Morgante M., Grando M.S., Velasco R. A dense single-nucleotide polymorphism based genetic linkage map of grapevine (*Vitis vinifera* L.) anchoring Pinot noir bacterial artificial chromosome contigs // *Genetics.* 2007. № 176. P. 2637-2650.

44. Lamoureux D., Bernole A., LeClainche I., Tual S., Thareau V., Paillard S., Legeai F., Dossat C., Wincker P., Oswald M., Merdinoglu D., Vignault C., Delrot S., Caboche M., Chalhoub B., Adam-Blondon A.F. Anchoring of a large set of markers onto a BAC library for the development of a draft physical map of the grapevine genome // *Theor Appl Genet.* 2006. № 113. P. 344–356.

45. Riaz S., Krivanek A.F., Xu K., Walker M.A. Refined mapping of the Pierce's disease resistance locus, PdR1, and sex on the extended genetic map of *Vitis rupestris* × *V. arizonica* // *Theor Appl Genet.* 2006. № 113. P. 1317–1329.

46. Ablett E., Seaton G., Scott K., Shelton D., Graham M.W., Baver-stock P., Lee S.L., Henry R. Analysis of grape ESTs: global gene expression patterns in leaf and berry // *Plant Sci.* 2000. № 159. P. 87–95.

47. Moser C., Segala C., Fontana P., Salakhutdinov I., Gatto P., Pindo M., Zyprian E., Toepfer R., Grando M.S., Velasco R. Comparative analysis of expressed sequence tags from different organs of *Vitis vinifera* L // *Funct Integr Genomics.* 2002. № 5. P. 208–217.

48. Peng F.Y., Reid K., Liao N., Schlosser J., Lijavetzky D., Holt R., Martinez Zapater J.M., Jones S., Marra M., Bohlmann J., Lund S.T. Generation of ESTs in *Vitis vinifera* wine grape (Cabernet Sauvignon) and table grape (Muscat Hamburg) and discovery of new candidate genes with poten-tial roles in berry development // *Gene.* 2007. № 402. P. 40–50.

49. Salmaso M., Malacarne G., Troglio M., Faes G., Stefanini M., Grando M.S., Velasco R. A grapevine (*Vitis vinifera* L.) genetic map integrating the position of 139 expressed genes // *Theor Appl Genet.* 2008. № 116. P. 1129–1143.

50. Kazahmedov R.E. Filloksera i vinogradnaya loza: kontsepsiya sokhraneniya i rasprostraneniya kornesobstvennoy kul'tury v Dagestane // *Russkiy vinograd.* 2018. T. 7. S. 247–255.

51. Nabity, P.D., Haus, M.J., Berenbaum, M.R. and DeLucia, E.H. Leaf-galling phylloxera on grapes reprograms host metabolism and morphology // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 2013. № 110. P. 16663–16668.