

УДК 634.84: 575.113.2

DOI 10.30679/2219-5335-2022-3-75-85-96

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ДИКОРАСТУЩИХ ФОРМ ВИНОГРАДА
НА ТЕРРИТОРИИ ТОНКОГО МЫСА
ГОРОДА ГЕЛЕНДЖИК***

Ильницкая Елена Тарасовна¹
канд. биол. наук
зав. лабораторией сортознания
и селекции винограда

Макаркина Марина Викторовна¹
младший научный сотрудник
лаборатории сортознания
и селекции винограда

Горбунов Иван Викторович²
канд. биол. наук
научный сотрудник лаборатории
виноградарства и виноделия

Котляр Виктория Константиновна¹
младший научный сотрудник
лаборатории сортознания
и селекции винограда

Кожевников Евгений Анатольевич¹
младший научный сотрудник
селекционно-биотехнологической
лаборатории

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

UDC 634.84: 575.113.2

DOI 10.30679/2219-5335-2022-3-75-85-96

**MORPHOLOGICAL
AND GENETIC CHARACTERISTICS
OF WILD-GROWING VINES
ON TONKIY CAPE TERRITORY
OF GELENDZHIK CITY***

Ilnitskaya Elena Tarasovna¹
Cand. Biol. Sci.
Head of Laboratory of Cultivar's study
and Breeding of Grapes

Makarkina Marina Victorovna¹
Junior Research Associate
of Laboratory of Cultivar's Study
and Breeding of Grapes

Gorbunov Ivan Viktorovich²
Cand. Biol. Sci.
Research Associate of Viticulture
and Wine-making Laboratory

Kotlyar Victoria Konstantinovna¹
Junior Research Associate
of Laboratory of Cultivar's Study
and Breeding of Grapes

Kozhevnikov Evgeniy Anatol'evich¹
Junior Research Associate
of Breeding and Biotechnology
Laboratory

*¹Federal State Scientific
Budget Institution
«North-Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Winemaking»,
Krasnodar, Russia*

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

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

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

На территории Краснодарского края виноград возделывается с древности. Однако изучение генофонда местного дикорастущего винограда остается открытым вопросом. Данная работа посвящена изучению дикорастущих лоз винограда, обнаруженных в районе Тонкого мыса города Геленджика. Эколого-географические и природно-климатические условия данной территории можно рассматривать как благоприятное место для произрастания дикого винограда. Было обнаружено 7 форм дикорастущего винограда, имеющих некоторые сходства и отличия о эколого-биологическим и морфологическим показателям. Большинство исследуемых форм двудомные растения – есть образцы как с мужским типом цветка, так и с женским. На одном экземпляре соцветия не были обнаружены. С найденных форм винограда был отобран материал для проведения ДНК-анализа. ДНК выделяли методом ЦТАБ из гербаризованных верхушек. Выполнено генотипирование дикорастущих форм по микросателлитным локусам VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VrZag62, VrZag79, которые используются как стандартный набор для ДНК-паспортизации сортов винограда, а также по локусам UDV737 и CenGen6, которые сцеплены с генами устойчивости к милдью *Rpv3* и оидиуму *Ren9*, соответственно. Целевые фрагменты, размер которых указывает на наличие генов устойчивости, по ДНК-маркерам UDV737 и CenGen6 не обнаружены. Полученные ДНК-профили по микросателлитным локусам показали генетические различия форм в анализируемой выборке. В среднем идентифицировано 5 типов аллелей на локус. Кластерный анализ данных

²Anapa Zonal Experimental Station of Viticulture and Wine-making – Branch of Federal State Budgetary Scientific Institution «North-Caucasus Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making», Anapa, Russia

On the territory of Krasnodar region, grapevines have been cultivated since ancient times. However, the study of the gene pool of local wild grapes remains an open question. This study is devoted to the research of wild growing grapevines found in the area of Tonkiy cape of Gelendzhik city. The ecological-geographical and climatic conditions of this territory can be considered as a favorable place for the growth of wild grapevines. Seven samples of vines were found, having some similarities and differences in ecological, biological and morphological indicators. Most of the studied samples are dioecious plants – there are samples with male and female flower types. No inflorescences were found on the one specimen. The material for DNA analysis was selected from the found grape samples. DNA was isolated by CTAB method from herbarized apical leaves. Genotyping of wild-growing forms was performed by microsatellite loci: VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VrZag62, VrZag79 which are used as a standard set for grape varieties DNA fingerprinting, as well as by loci UDV737 and CenGen6, which are linked to locus of resistance to downy mildew *Rpv3* and powdery mildew *Ren9*, respectively. Target fragments, the size of which indicates the presence of resistance genes, were not detected by DNA markers UDV737 and CenGen6. The obtained DNA profiles on microsatellite loci showed genetic differences of the vines in the analyzed sample. On average, 5 types of alleles per locus were identified. Cluster analysis

ДНК-профилирования показал, что одна из найденных форм отличается от остальных наиболее значимо, остальные образцы по результатам анализа были распределены в два подкластера из двух и четырех генотипов.

Ключевые слова: ДИКОРАСТУЩИЕ ФОРМЫ ВИНОГРАДА, ДНК-МАРКЕРЫ, ПОЛИМОРФИЗМ

of DNA profiling data showed that one of the found vines differs from the rest most significantly, the remaining samples were distributed into two subclusters of two and four genotypes according to the results of the analysis.

Key words: WILD-GROWING VINES, DNA MARKERS, POLYMORPHISM

Введение. Виноград *Vitis* произрастает практически по всему миру. Наибольшая экономическая и социальная значимость исторически принадлежит *Vitis vinifera* L. Это единственный вид рода, происходящий из Евразии, и, предположительно, впервые он появился около 65 миллионов лет назад. Дикие и культурные формы, соответственно *Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris* (C.C. Gmel.) Hegi и *V. vinifera* L. subsp. *vinifera*, отличаются рядом признаков, включая и репродуктивную биологию. Дикая виноградная лоза двудомна и перекрестно опыляется, в то время как одомашненный виноград в большинстве случаев является гермафродитом и способен к самоопылению [1]. Были ли первые вина сделаны из дикого или уже культивированного винограда – неизвестно [2].

Изучение дикорастущих форм винограда представляет собой как фундаментальную задачу в целях изучения генетического разнообразия мирового генофонда культуры, но может вносить вклад в решение проблемы так называемой «эрозии генов», когда в результате длительной селекции человеком культурные сорта утратили ряд генетических локусов, которые могут присутствовать в диких формах.

На современном этапе науки изучение генетического разнообразия культуры ведётся с привлечением ДНК технологий [3-8]. Так, например, результаты исследования Grassi et al. (2003) [9], Imazio et al., 2006 [10], Arroyo-García et al., 2006 [11] и позже Riaz et al. (2018) [3] по микросателлитному (SSR) анализу диких и культивируемых виноградных лоз свидетель-

ствуют о наличии по крайней мере двух отдельных событий одомашнивания винограда: одно в Закавказье, а другое в Западной Европе.

Краснодарский край в настоящее время занимает лидирующую позицию в виноградовинодельческой отрасли Российской Федерации. Возделывание винограда на территории края велось и в давние исторические времена [12, 13]. Однако вопрос изучения местного генофонда дикорастущего винограда открыт.

Данная работа посвящена изучению дикорастущих лоз винограда, обнаруженных в районе Тонкого мыса г. Геленджика Краснодарского края.

Объекты и методы исследований. При обследовании территории «Сафари-парк» (район Тонкого мыса, г. Геленджик) было обнаружено 7 образцов дикорастущего винограда, которые и были включены в молекулярно-генетическое изучение. Эколо-географические и природно-климатические условия данной территории можно рассматривать как благоприятное место для произрастания диких форм винограда.

ДНК выделяли методом ЦТАБ из гербаризированных верхушек исследуемых образцов винограда [14].

ДНК маркерный анализ выполнен по 6 высокополиморфным микросателлитным (SSR) локусам (VVMD5, VVMD7, VVMD27, VVMD28, VrZAG62, VrZAG79), которые входят в число стандартных маркеров для ДНК-паспортизации сортов винограда [15, 16]. В работу включили также ДНК-маркер UDV737, сцепленный с локусом *Rpv3* и *CenGen6* – детектирующий локус *Ren9*, данные гены отвечают за устойчивость к милдью и оидиуму, соответственно, и наследуются от североамериканских видов винограда [17, 18]. В качестве контролей при ДНК-анализе использовали сорта с известным аллельным профилем: *Pinot noir* – при ДНК-паспортизации, *Seyve Villard 12-375* – при анализе локусов, сцепленных с генами устойчивости.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили по ранее отработанным протоколам [19, 20] с использованием амплификатора Eppendorf MasterCycler nexus GX2 (Германия).

Амплифицированные фрагменты ДНК разделяли и измеряли методом капиллярного электрофореза с помощью генетического анализатора Нанофор 05 (Институт аналитического приборостроения РАН, Санкт-Петербург, Россия). Идентифицированные ДНК-фрагменты корректировали в соответствии с известными размерами аллелей контрольных генотипов.

Молекулярно-генетические исследования выполнены на оборудовании ЦКП «Геномные и постгеномные технологии» ФГБНУ СКФНЦСВВ.

Статистическую обработку данных проводили в программе GenAlEx 6.5 [21]. Дендрограмму строили с помощью программы PAST 2.17c [22].

Обсуждение результатов. В результате экспедиционных исследований территории обнаружено 7 форм дикорастущего винограда, имеющих некоторые сходства и отличия по эколого-биологическим и морфометрическим показателям. Так, например, образцы Г1-Г3, обитающие вдоль ручья на небольшом расстоянии друг от друга, имеют значительные отличительные морфо-биологические особенности. Остальные (Г4-Г7) находятся далеко друг от друга и от первых трех экземпляров. Все исследуемые растения дикорастущего винограда на данной территории имеют разный диаметр лозы у основания: от 5-ти до 12-ти см. Можно предположить, что и по возрасту они разные. Есть достаточно возрастные формы, о чем говорят и следы неоднократного отмирания и возобновления роста лозы.

Большинство исследуемых экземпляров – двудомные, среди них были найдены образцы как с мужскими цветками (мужской тип цветения), так и женские (женский тип цветка) растения. На одном экземпляре соцветия не были обнаружены.

Было изучено более 40 количественных и качественных морфопризнаков на растениях дикорастущего винограда, часть которых имела наибольшие показатели изменчивости относительно других. Паутинистое опушение нижней стороны листовой пластинки варьирует от среднего до очень сильного, глубина верхних боковых вырезок листовой пластины – от средних до очень глубоких, форма листа встречается дельтовидная, пятиугольная, округлая (табл. 1).

Таблица 1 – Морфологические признаки растений
дикорастущего винограда

Морфологический признак	Номер популяции						
	Г1	Г2	Г3	Г4	Г5	Г6	Г7
Форма листовой пластинки	пяти-угольная	дельто-видная	округлая	пяти-угольная	пяти-угольная	дельто-видная	округлая
Окраска листа	светло-зеленая	светло-зеленая	светло-зеленая	зеленая	зеленая	зеленая	светло-зеленая
Глубина верхних вырезок листа	средняя	мелкая	мелкая	мелкая	средняя	глубокая	средняя
Паутинистое опушение нижней стороны сформированного листа	слабое	среднее	сильное	сильное	слабое	сильное	среднее
Гофрированность листа	средняя	слабая	слабая	средняя	слабая	средняя	средняя
Отношение длины черешка к длине средней жилки листа	равны	равны	меньше	равны	равны	больше	меньше
Тип цветка	-	♀	♂	♀	♀	♂	♂

С найденных образцов винограда был отобран материал для проведения ДНК-анализа. Выполнено генотипирование дикорастущих форм по микросателлитным локусам VVMD5, VVMD7, VVMD27, VVMD28, VrZag62, VrZag79, которые используются для ДНК-паспортизации сортов винограда, а также по локусам UDV737 и CenGen6, которые сцеплены с генами устойчивости милдью *Rpv3* и оидиуму *Ren9*. Целевые фрагменты, размер которых указывает на наличие генов устойчивости, по ДНК-маркерам UDV737 и CenGen6 не обнаружены при изучении дикорастущих генотипов. Полученные ДНК-профили по микросателлитным локусам показали генетические различия форм в анализируемой выборке. Было выполнено сравнение полученных ДНК-профилей дикорастущих форм по SSR локусам, используемым для fingerprinтинга генотипов винограда с ДНК-паспортами, представленными в международной Базе данных VIVC (Vitis International Variety Catalogue) [23]; совпадений не выявлено.

Анализ полиморфизма SSR-локусов в изучаемой выборке дикорастущего винограда показал генетическое разнообразие. В среднем по локусам фактическая гетерозиготность превысила ожидаемую: 0,625 и 0,593 соответственно (табл. 2). Однако, по локусу VVMD5 фактическая гетерозиготность была значительно ниже ожидаемой – 0,429 против 0,745. В то же время по локусу VVMD7 наблюдается высокий уровень гетерозиготности: 1,000 и 0,653 – значения фактической и ожидаемой гетерозиготности, соответственно. Максимальная вариабельность в анализируемой выборке генотипов винограда определена по локусу CenGen6 – выявлено 9 типов аллелей. Наибольший полиморфизм исследуемых дикорастущих форм винограда (среди используемых стандартных маркеров для ДНК-паспортизации) выявлен в локусе VVS2 (6 типов аллелей). Интересно, что дикорастущие формы винограда, обнаруженные в Турции, также показали по локусу VVS2 наибольшую вариабельность среди используемых для

анализа стандартных ДНК-маркеров для фингерпринтинга [8]. Меньше всего типов аллелей выявлено по локусам VrZag62 и VrZag79 – по 3 аллеля. В среднем на локус идентифицировано по 5 типов аллелей (табл. 2).

Таблица 2 – Характеристика микросателлитных локусов в анализируемой выборке генотипов винограда

Локус	Количество выявленных разных аллелей	Фактическая гетерозиготность	Ожидаемая гетерозиготность
VVS2	6,000	0,714	0,684
VVMD5	5,000	0,429	0,745
VVMD7	5,000	1,000	0,653
VVMD27	5,000	0,571	0,551
VrZag62	3,000	0,429	0,357
VrZag79	3,000	0,286	0,255
CenGen6	9,000	0,857	0,857
UDV737	4,000	0,714	0,643
Среднее	5,000	0,625	0,593

На основе данных ДНК-профилирования был выполнен кластерный анализ генетического сходства найденных образцов (рис.). Видно, что образец Г4 достоверно отличается от остальных найденных форм – он выделен в отдельную ветвь по результатам анализа. Также в отдельный подкластер выделились образцы Г5 и Г7, наибольшим уровнем генетического сходства из анализируемой выборки характеризуются образцы Г1 и Г2. Интересно, что во второй подкластер из четырех форм (Г6, Г1, Г2, Г3) попали как образцы, которые были найдены достаточно близко друг от друга (Г1, Г2, Г3), так и образец Г6, который был обнаружен территориально более отдалённо от указанных трёх.

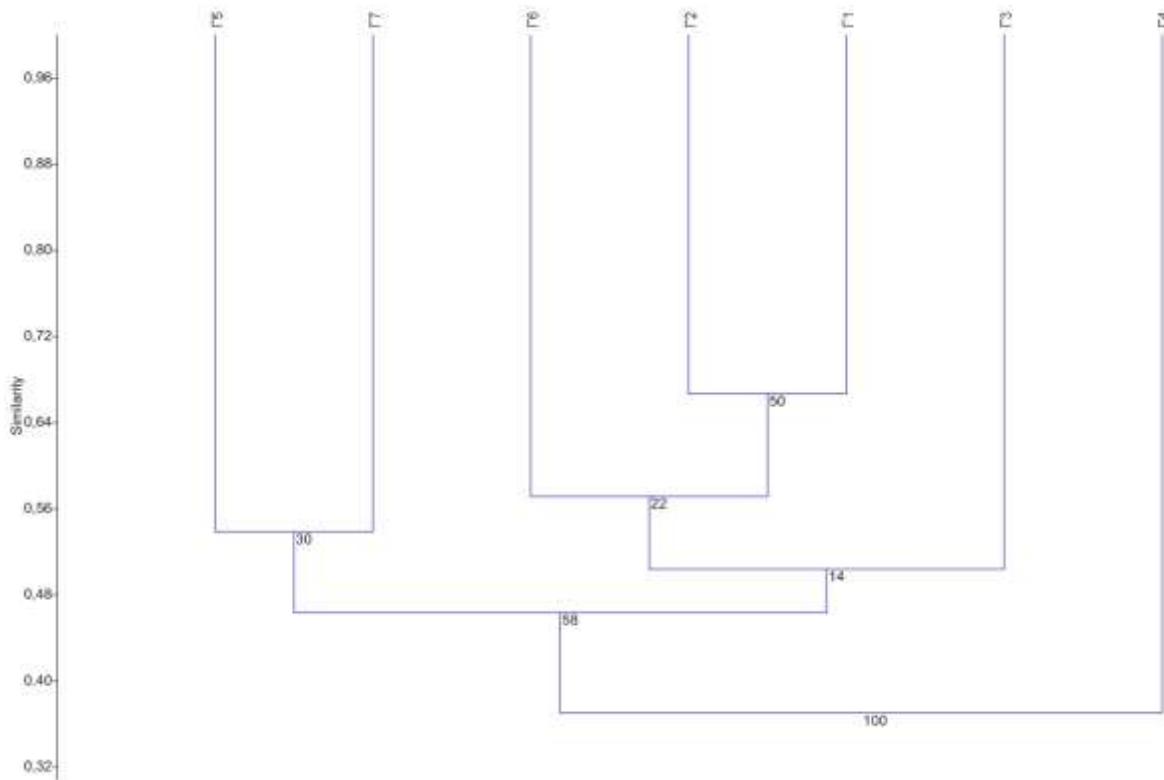


Рис. Дендрограмма генетического сходства найденных образцов винограда

Заключение. Найдены семь дикорастущих форм винограда при обследовании территории Тонкого мыса города Геленджик. Образцы характеризуются морфологическими и генетическими различиями. Кластерный анализ данных ДНК-профилирования показал, что одна из найденных форм отличается от остальных наиболее значительно, остальные образцы по результатам анализа были распределены в два подкластера из двух и четырех генотипов.

Литература

1. This P., Lacombe T., Thomas M.R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes // Trends Genet. 2006. Vol. 22(9). P. 511-519.
2. Bouby L., Wales N., Jalabadze M., Rusishvili N., Bonhomme V., Ramos-Madrigal J., Maghradze D. Tracking the history of grapevine cultivation in Georgia by combining geometric morphometrics and ancient DNA // Vegetat. History Archaeobot. 2021. Vol. 30(1). P. 63-76.

3. Riaz S., De Lorenzis G., Velasco D., Koehmstedt A., Maghradze D., Bobokashvili Z., Musayev M., Zdunic G., Laucou V., Walker M.A., Failla O., Preece J.E., Aradhya M., Arroyo-Garcia R. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Mediterranean basin and Central Asia // BMC Plant Biol. 2018. Vol. 18(1). P. 137.
4. Gorislavets S.M., Volodin V.A., Volkov Y.A., Kolosova A.A., Spotar G.Y., Stranishevskaya E.P., Risovannaya V.I. Genetic diversity assessment of Crimean wild grape forms based on microsatellites polymorphism // VIII International Scientific and Practical Conference on Biotechnology as an Instrument for Plant Biodiversity Conservation. 2018. Vol. 1324. P. 305-314.
5. 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.
6. Zdunić G., Lukšić K., Nagy Z.A., Mucalo A., Hančević K., Radić T., Butorac L., Jahnke G.G., Kiss E., Ledesma-Krist G., Regvar M., Likar M., Piltaver A., Žulj Mihaljević M., Maletić E., Pejić I., Werling M., Maul E. Genetic structure and relationships among wild and cultivated grapevines from central Europe and part of the western Balkan peninsula // Genes. 2020. Vol. 11(9). P. 962.
7. Cunha J., Ibáñez J., Teixeira-Santos M., Brazão J., Fevereiro P., Martínez-Zapater J. M., Eiras- Dias J.E. Genetic relationships among Portuguese cultivated and wild *Vitis vinifera* L. germplasm // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 127.
8. Kupe M., Ercisli S., Jovanović-Cvetković T., Eydurhan S.P., Ayed R.B. Molecular characterization of wild grapes from northeastern part of Turkey // Genetika. 2021. Vol. 53(1), 93-102.
9. Grassi F., Labra M., Imazio S., Spada A., Sgorbati S., Scienza A., Sala F. Evidence of a secondary grapevine domestication centre detected by SSR analysis // Theor. Appl. Genet. 2003. Vol. 107(7). P. 1315-1320.
10. Imazio S., Labra M., Grassi F., Scienza A., Failla O. Chloroplast microsatellites to investigate the origin of grapevine // Genet. Resour. Crop Ev. 2006. Vol. 53(5). P. 1003-1011.
11. Arroyo-García R., Ruiz-García L., Bolling L., Ocete R., Lopez M.A., Arnold C., Ergul A., Söylemezoglu G., Uzun H.I., Cabello F., Ibáñez J., Aradhya M.K., Atanassov A., Atanassov I., Balint S., Cenis J.L., Costantini L., Gorislavets S., Grando M.S., Klein B.Y., McGovern P.E., Merdinoglu D., Pejic I., Pelsy F., Primikirios N., Risovannaya V., Roubelakis-Angelakis K.A., Snoussi H., Sotiri P., Tamhankar S., This P., Troshin L., Malpica J.M., Lefort F., Ibanez J. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms // Mol. Ecol. 2006. Vol. 15(12). P. 3707-3714.
12. Негруль А.М., Гордеева Л.Н., Калмыкова Т.И Ампелография с основами виноградарства. Учеб. пособ. для технол. вузов. М.: Высшая школа, 1979. 396 с.
13. Фисенко Ю.Ф., Фисенко В.Н., Коваленко Ф.А. Виноделие Кубани. Краснодар: Краснодар. кн. изд-во, 1979. 160 с.
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 Workshop, 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. van Heerden C. J., Burger P., Vermeulen A., Prins R. Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a ‘Regent’ 9 ‘RedGlobe’ population // *Euphytica*. 2014. Vol. 200. P. 281-295.
19. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Красильников А.А., Котляр В.К., Айба В.Ш. Исследование дикорастущих форм винограда из трех географических точек Абхазии [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2021. № 68(2). С. 66-78.
20. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Красильников А.А., Котляр В.К., Айба В.Ш. Исследование дикорастущих форм винограда из трех географических точек Абхазии [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2021. № 68(2). С. 66–78. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/21/02/06.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2021-2-68-66-78 (дата обращения: 01.04.2022).
21. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // *Bioinformatics*. 2012. Vol. 2. P. 2537-2539.
22. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electronica*. 2001. Vol. 4(1). P. 1-9.
23. Julius Kuhn-Institut. International Variety Catalogue VIVC. Режим доступа: <https://www.vivc.de> (дата обращения: 18.02.2022).

References

- This P., Lacombe T., Thomas M.R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes // *Trends Genet.* 2006. Vol. 22(9). P. 511-519.
2. Bouby L., Wales N., Jalabadze M., Rusishvili N., Bonhomme V., Ramos-Madrigal J., Maghradze D. Tracking the history of grapevine cultivation in Georgia by combining geometric morphometrics and ancient DNA // *Vegetat. History Archaeobot.* 2021. Vol. 30(1). P. 63-76.
 3. Riaz S., De Lorenzis G., Velasco D., Koehmstedt A., Maghradze D., Bobokashvili Z., Musayev M., Zdunic G., Laucou V., Walker M.A., Failla O., Preece J.E., Aradhya M., Arroyo-Garcia R. Genetic diversity analysis of cultivated and wild grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions around the Mediterranean basin and Central Asia // *BMC Plant Biol.* 2018. Vol. 18(1). P. 137.
 4. Gorislavets S.M., Volodin V.A., Volkov Y.A., Kolosova A.A., Spotar G.Y., Straniševskaya E.P., Risovannaya V.I. Genetic diversity assessment of Crimean wild grape forms based on microsatellites polymorphism // VIII International Scientific and Practical Conference on Biotechnology as an Instrument for Plant Biodiversity Conservation. 2018. Vol. 1324. P. 305-314.
 5. 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.
 6. Zdunić G., Lukšić K., Nagy Z.A., Mucalo A., Hančević K., Radić T., Butorac L., Jahnke G.G., Kiss E., Ledesma-Krist G., Regvar M., Likar M., Piltaver A., Žulj Mihaljević M., Maletić E., Pejić I., Werling M., Maul E. Genetic structure and relationships among wild and cultivated grapevines from central Europe and part of the western Balkan peninsula // *Genes*. 2020. Vol. 11(9). P. 962.
 7. Cunha J., Ibáñez J., Teixeira-Santos M., Brazão J., Fevereiro P., Martínez-Zapater J. M., Eiras- Dias J.E. Genetic relationships among Portuguese cultivated and wild *Vitis vinifera* L. germplasm // *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. P. 127.

8. Kupe M., Ercisli S., Jovanović-Cvetković T., Eydurán S.P., Ayed R.B. Molecular characterization of wild grapes from northeastern part of Turkey // Genetika. 2021. Vol. 53(1), 93-102.
9. Grassi F., Labra M., Imazio S., Spada A., Sgorbati S., Scienza A., Sala F. Evidence of a secondary grapevine domestication centre detected by SSR analysis // Theor. Appl. Genet. 2003. Vol. 107(7). P. 1315-1320.
10. Imazio S., Labra M., Grassi F., Scienza A., Failla O. Chloroplast microsatellites to investigate the origin of grapevine // Genet. Resour. Crop Ev. 2006. Vol. 53(5). P. 1003-1011,
11. Arroyo-García R., Ruiz-García L., Bolling L., Ocete R., Lopez M.A., Arnold C., Ergul A., Söylemezoglu G., Uzun H.I., Cabello F., Ibáñez J., Aradhya M.K., Atanassov A., Atanassov I., Balint S., Cenis J.L., Costantini L., Gorislavets S., Grando M.S., Klein B.Y., McGovern P.E., Merdinoglu D., Pejic I., Pelsy F., Primikirios N., Risovannaya V., Roubelakis-Angelakis K.A., Snoussi H., Sotiri P., Tamhankar S., This P., Troshin L., Malpica J.M., Lefort F., Ibanez J. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms // Mol. Ecol. 2006. Vol. 15(12). P. 3707-3714.
12. Negru A.M., Gordeeva L.N., Kalmykova T.I Ampelografiya s osnovami vinogradarstva. Ucheb. posob. dlya tekhnol. vuzov. M.: Vysshaya shkola, 1979. 396 s.
13. Fisenko Yu.F., Fisenko V.N., Kovalenko F.A. Vinodelie Kubani. Krasnodar: Krasnodar. kn. izd-vo, 1979. 160 s.
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., Magalhaes 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 Workshop, 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. van Heerden C. J., Burger P., Vermeulen A., Prins R. Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a 'Regent' x 'RedGlobe' population // Euphytica. 2014. Vol. 200. P. 281-295.
19. Il'nickaya E.T., Makarkina M.V., Krasil'nikov A.A., Kotlyar V.K., Ajba V.Sh. Issledovanie dikorastushchih form vinograda iz trekh geograficheskikh tochek Abhazii [Elektronnyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2021. № 68(2). S. 66-78.
20. Il'nickaya E.T., Makarkina M.V., Krasil'nikov A.A., Kotlyar V.K., Ajba V.Sh. Issledovanie dikorastushchih form vinograda iz trekh geograficheskikh tochek Abhazii [Elektronnyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2021. № 68(2). S. 66-78. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/21/02/06.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2021-2-68-66-78 (data obrashcheniya: 01.04.2022).
21. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // Bioinformatics. 2012. Vol. 2. P. 2537-2539.
22. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. 2001. Vol. 4(1). P. 1-9.
23. Julius Kuhn-Institut. International Variety Catalogue VIVC. Rezhim dostupa: <https://www.vivc.de> (data obrashcheniya: 18.02.2022).