

УДК 575.11: 634.8

DOI 10.30679/2219-5335-2019-2-56-84-92

**АПРОБАЦИЯ ДНК-МАРКЕРОВ
СЦЕПЛЕННЫХ С ГЕНОМ *REN3*
УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ
ВИНОГРАДА К ОИДИУМУ***

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

Макаркина Марина Викторовна
аспирант
младший научный сотрудник
лаборатории сортознания
и селекции винограда

Токмаков Сергей Вячеславович
канд. биол. наук
научный сотрудник
лаборатории генетики
и микробиологии

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

Наумова Людмила Георгиевна
канд. с.-х. наук,
вед. научный сотрудник
лаборатории ампелографии

*Всероссийский научно-исследовательский
институт виноградарства и виноделия
имени Я.И. Потапенко – филиал
Федерального государственного
бюджетного научного учреждения
«Федеральный Ростовский
аграрный научный центр»,
Новочеркасск, Россия*

UDC 575.11: 634.8

DOI 10.30679/2219-5335-2019-2-56-84-92

**APPROBATION OF DNA-MARKERS
LINKED TO *REN3* GENE
OF GRAPE VARIETIES RESISTANCE
TO POWDERY MILDEW**

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

Makarkina Marina Victorovna
Post-graduate student
Junior Research Associate
of Laboratory of Cultivar's Study
and Breeding of Grapes

Tokmakov Sergey Vyacheslavovich
Cand. Biol. Sci.
Research Associate
of Laboratory of Genetics
and Microbiology

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

Naumova Lyudmila Georgievna
Cand. Agr. Sci.
Leading Research Associate
of Ampelography Laboratory

*All-Russian Research Institute
named after Ya. I. Potapenko
for Viticulture and Winemaking –
branch of Federal State
Budget Scientific Institution
«Federal Rostov
Agricultural Research Center»,
Novocherkassk, Russia*

* Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Администрации Краснодарского края (грант № 16-44-230314 р_а).

Оидиум (мучнистая роса) – заболевание виноградной лозы, возбудителем которого является аскомицет *Erysiphe necator*. Патоген наносит значительный ущерб промышленному виноградарству по всему миру. Выращивание устойчивых сортов винограда – оптимальный способ сокращения пестицидного контроля заболевания и получения экологически чистого урожая. Генотипы, обладающие устойчивостью к оидиуму, в основном, относятся к северо-американской и азиатской группе видов винограда. В настоящее время актуальной задачей селекции и генетики винограда является поиск доноров резистентности и вовлечение их в процесс создания новых высокостойких и качественных сортов. На сегодняшний день определено более 10 крупных и менее значимых локусов устойчивости к оидиуму в геноме винограда. Локус *Ren3* был идентифицирован на 15 хромосоме в генотипах сортов винограда Регент и Виллар Блан. Были найдены и ДНК-маркеры, пригодные для детекции гена. Нами проведена апробация двух тесно сцепленных ДНК-маркеров (UDV116, GF15-28) на 11 генотипах винограда разного происхождения. В работу включили ДНК сортов Регент и Виллар Блан, в которых и был идентифицирован ген *Ren3* (положительные контроли), сортов Каберне-Совиньон и Шардоне (отрицательные контроли), а также 7 генотипов винограда – потенциальных носителей гена. Работа проведена методом ПЦР с разделением продуктов реакции методом капиллярного электрофореза с использованием автоматического генетического анализатора ABI Prism 3130. Целевые ПЦР-продукты, соответствующие литературным данным, определены в генотипах винограда Регент и Виллар Блан, а также в генотипах сортов Донус, Дунавски гымза и Сторгозия.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, ОИДИУМ, ГЕН УСТОЙЧИВОСТИ *REN3*, ДНК-МАРКЕРЫ

Powdery mildew – a disease of the vine, the causative agent of which is the ascomycete *Erysiphe necator*. The pathogen causes the significant damage to industrial viticulture throughout the world. Growing of resistant grape varieties is the best way to reduce pesticide control of the disease and produce an environmentally friendly crop. Genotypes that are resistant to powdery mildew mainly belong to the North American and Asian grape species. Currently, the urgent task of the breeding and genetics of grapes is to search for donors of resistance and their involvement in the process of creating the new, highly resistant and high-quality varieties. To date, more than 10 major and minor loci of resistance to powdery mildew in the genome of grapes have been identified. Locus *Ren3* was identified on chromosome 15 in the genotypes of the Regent and Villard Blanc grape varieties. DNA-markers suitable for gene detection were also found. We have tested two closely linked DNA markers (UDV116, GF15-28) on 11 genotypes of grapes of different origin. The DNA of Regent and Villard Blanc, in which the *Ren3* gene was identified (positive controls), Cabernet Sauvignon and Chardonnay varieties (negative controls), as well as 7 genotypes of grapes – potential gene carriers, were included in the work. The work was carried out by PCR with the separation of reaction products by capillary electrophoresis using an automatic ABI Prism 3130 genetic analyzer. Target PCR products corresponding to the literature data are defined in the Regent and Villard Blanc grape genotypes, as well as in the genotypes of Donus, Dunavski Gymza and Storgosia genotypes.

Key words: GRAPEVINE, POWDERY MILDEW, *REN3* GENE OF RESISTANCE, DNA-MARKERS

Введение. Виноград – одна из древнейших и важнейших сельскохозяйственных культур. Значительный ущерб промышленному виноградарству наносят грибные болезни, одной из которых является оидиум (мучнистая роса). Заболевание оидиум вызывается аскомицетом *Erysiphe necator* (ранее *Uncinula necator*) [1], который распространяется по воздуху путём конидиального спороношения. Патоген способен поражать хлорофиллоносные ткани всех надземных органов виноградного растения: молодые побеги, листья, цветы, ягоды. Возбудитель оидиума относится к ксерофитным грибам, поэтому его распространению способствует жаркая и сухая погода [2].

Возделывание устойчивых сортов винограда – оптимальный способ сокращения пестицидного контроля заболевания и получения экологически чистого урожая. Однако основа современного высококачественного виноградарства – сорта *V. vinifera*, восприимчивы к *Erysiphe necator*. Генетическая устойчивость к оидиуму в основном наблюдается у североамериканской группы видов винограда, таких как *V. aestivalis*, *V. berlandieri*, *V. cinerea* и *V. labrusca*, и азиатской – *V. amurensis*, *V. bashinica*, *V. davidii*, *V. liubanensis*, *V. piazezkii* и *V. Romanetii* [3, 4].

В генотипах различных видов винограда с привлечением молекулярно-генетических методов был идентифицирован ряд локусов ДНК, отвечающих за устойчивость к оидиуму, и им присвоены символы *Run* и *Ren* (соответственно, как устойчивость к *Uncinula necator*, *Erysiphe necator*) [5-18]. Карттирование генов и идентификация ДНК-маркеров позволяют проводить работы по пирамидированию локусов устойчивости [19, 20].

Локус *Ren3* был идентифицирован на 15 хромосоме в генотипах сортов винограда Регент и Виллар Блан [7, 8]. Были найдены ДНК-маркеры, пригодные для детекции гена и для селекции с помощью ДНК-маркерного отбора [7, 11].

Представляемая работа выполнена с целью апробации ДНК-маркеров GF-15-28 и UDV116, сцепленных с геном *Ren3*, в условиях

используемого оборудования, реагентов и на генотипах различной селекции для последующего использования указанных маркеров в целях поиска доноров гена устойчивости в селекции.

Объекты и методы исследований. Для апробации ДНК-маркеров в работу включили ДНК сортов-контролей (Регент и Виллар Блан), в которых и был картирован ген *Ren3*. В качестве отрицательных контролей использовали ДНК сортов Каберне-Совиньон и Шардоне, которые не несут ген устойчивости. Также в исследование включили семь сортов, которые потенциально могут нести ген устойчивости *Ren3*, согласно их родословной.

Образцы ДНК выделяли методом с применением ЦТАБ-буфера из молодых листьев апикальной части побегов растений, произрастающих на Российской ампелографической коллекции (г. Анапа) и на ампелографической коллекции Всероссийского НИИ виноградарства и виноделия имени Я.И. Потапенко (г. Новочеркаск). ПЦР проводили в конечном объеме 20 мкл с использованием реагентов производства ООО «СибЭнзим» (Россия, Новосибирск). Нуклеотидная последовательность праймерных пар взята из литературных источников [11]. Олигонуклеотиды праймеров использовали с флуоресцентной меткой FAM (UDV 116) и R6G (GF-15-28) – производства ООО «Синтол» (Россия, Москва).

ПЦР осуществляли согласно стандартной процедуре, с выполнением предварительной оптимизации параметров (температура отжига праймеров, длительность циклов отжига праймеров и элонгации ампликона, общее количество циклов). Оптимальными условиями ПЦР в условиях используемого оборудования и реагентов нами были приняты следующие: начальная денатурации – 3 минуты при 95 °C, далее 34 цикла: денатурация при 95 °C – 10 секунд, этап отжига при 58 °C – 30 секунд, элонгация при 72 °C – 30 секунд; заключительный этап – элонгация 3 минуты при 72°C.

Работу выполняли с использованием автоматического генетического анализатора ABI Prism 3130. Анализ ПЦР-продуктов методом фрагментного анализа на автоматическом генетическом анализаторе позволяет получать высокоточные данные, которые соответствуют требованиям, предъявляемым в мире к работам подобного плана. Коррекцию значений размеров идентифицированных аллелей проводили в соответствии с известными данными из литературных источников по контрольным сортам [11].

Обсуждение результатов. Апробация ДНК-маркеров UDV116 и GF15-28 проведена успешно, получены целевые продукты (табл.).

Таблица – Результаты ДНК-маркерного анализа гена *Ren3* в изучаемых генотипах винограда

Сорт	Происхождение	Размеры ПЦР-продуктов, пар нуклеотидов			
		UDV116	GF15-28		
Регент	Диана x Шамбурсен	143	152	344	377
Виллар Блан	Зейбель 6468 x Зейбель 6905	143	152	344	377
Каберне-Совиньон	Стародавний французский сорт <i>Vitis vinifera</i>	132	152	368	377
Шардоне	Стародавний французский сорт <i>Vitis vinifera</i>	137	152	368	377
Декабрьский	Корна нягра x Виллар блан	126	152		377
Донус	Виллар блан x Дружба	122	143	344	363
Дунавска гымза	(Мавруд x Пино нуар) x Виллар блан	122	143	344	369
Дунавски лазур	Ркацители x Виллар блан	122	152	364	377
Поморийски бисер	Мискет червен x Виллар блан	136	152	341	377
Русбол	Виллар блан x Сверхранний бессемянный	133	152	363	377
Сторгозия	(Мавруд x Пино нуар) x Виллар блан	143	152	344	377

Целевым фрагментом по маркеру UDV116 является ПЦР-продукт размером 143 пары нуклеотидов. Кроме ДНК сортов-контролей продукт данного размера был обнаружен в 3 из 7 анализируемых сортов: Донус, Дунавска гымза, Сторгозия (см. табл.).

По маркеру GF15-28 целевым фрагментом является ПЦР-продукт в 344 п.н. Фрагмент указанного размера по данным капиллярного электрофореза обнаружен в ДНК сортов Регент и Виллар Блан, что соответствует литературным данным, а также в сортах Донус, Дунавска гымза и Сторгозия.

Таким образом, по результатам проведённого ДНК-маркерного анализа можно сделать предположение о наличие гена *Ren3* в генотипах сортов винограда Донус (сорт селекции ВНИИВиВ им. Я.И. Потапенко, Россия) и Дунавска гымза и Сторгозия (сорта болгарской селекция, Институт виноградарства и виноделия).

Окончательные выводы, подтверждающие наличие гена, могут быть сделаны на основе фитопатологического теста. Локус устойчивости *Ren3* в указанных генотипах мог быть унаследован напрямую от сорта Виллар блан, который является одной из родительских форм каждого из этих сортов, согласно их родословным. Более того, в генотипе сорта Донус (Виллар блан х Дружба), донор гена присутствует и в родословной второй родительской формы: Дружба (Мускат Гамбургский х Виллар Блан) х (Заря Севера х Мускат гамбургский).

Заключение. Проведена апробация ДНК-маркеров, сцепленных с геном устойчивости к оидиуму *Ren3*: UDV116 и GF15-28. Подобраны оптимальные условия ПЦР, определены целевые продукты. В сортах винограда Донус, Дунавска гымза и Сторгозия по данным ДНК-маркерного анализа обнаружен ген *Ren3*.

Литература

1. Gadoury D. M., Cadle Davidson L.A.N.C.E., Wilcox W.F., Dry I.B., Seem R.C., Milgroom M.G. Grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*): a fascinating system for the study of the biology, ecology and epidemiology of an obligate biotroph // Mol Plant Pathol. 2012. Vol. 13(1). P. 1-16.
2. Алексеева К.Л., Воблова О.А., Сокиркина Е.И. Диагностика грибных болезней винограда и химические меры их контроля. М.: Контент, 2009. 48 с.
3. Alleweldt G., Possingham J.V. Progress in grapevine breeding // Theor Appl Genet. 1988. Vol. 75. P. 669-673.
4. Wan Y., Schwaninger H., He P., Wang Y. Comparison of resistance to powdery mildew and downy mildew in Chinese wild grapes // Vitis. 2007. Vol. 46. P. 132-136.
5. Hoffmann S., Di Gaspero G., Kovács L., Howard S., Kiss E., Galbács Z., TestolinR., KozmaP. Resistance to *Erysiphe necator* in the grapevine «Kishmishvatkana» is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth // Theor Appl Genet. 2008. Vol. 116(3). P. 427-438.
6. Dalbó M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Wilcox W.F., Reisch B.I. Markerassisted selection for powdery mildew resistance in grapes // J Am Soc Hortic Sci. 2001. Vol. 126(1). P. 83-89.
7. 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. Vol. 20(4). P. 359-374.
8. Akkurt M., Welter L., Maul E., Töpfer R., Zyprian E. Development of SCAR markers linked to powdery mildew (*Uncinula necator*) resistance in grapevine (*Vitis vinifera* L. and *Vitis* sp.) // Mol Breed. 2007. Vol. 19(2). P. 103-111.
9. van Heerden C. J., Burger P., Vermeulen A., Prins R. Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a «Regent»×«Red Globe» population // Euphytica. 2014. Vol. 200(2). P. 281-295.
10. Zyprian E., Ochßner I., Schwander F., Šimon S., Hausmann L., Bonow-Rex M., Moreno-Sanz P., Grando M.S., Wiedemann-Merdinoglu S., Merdinoglu D., Eibach R., Töpfer R. Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines // Mol Genet Genomics. 2016. Vol. 291(4). P. 1573-1594.
11. Zendler D., Schneider P., Töpfer R., Zyprian E. Fine mapping of *Ren3* reveals two loci mediating hypersensitive response against *Erysiphe necator* in grapevine // Euphytica. 2017. Vol. 213(3). P. 68-90.
12. Riaz S., Tenscher A.C., Ramming D.W., Walker M.A. Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding // Theor Appl Genet. 2011. Vol. 122(6). P. 1059-1073.
13. Mahanil S., Ramming D., Cadle-Davidson M., Owens C., Garris A., Myles S., Cadle-Davidson L. Development of marker sets useful in the early selection of *Ren4* powdery mildew resistance and seedlessness for table and raisin grape breeding // Theor Appl Genet. 2012. Vol. 124(1). P. 23-33.
14. Blanc S., Wiedemann-Merdinoglu S., Dumas V., Mestre P., Merdinoglu D. A reference genetic map of *Muscadinia rotundifolia* and identification of *Ren5*, a new major locus for resistance to grapevine powdery mildew // Theor Appl Genet. 2012. Vol. 125(8). P. 1663-1675.
15. Pap D., Riaz S., Dry I.B., Jermakow A., Tenscher A.C., Cantu D., Oláh R., Walker M.A. Identification of two novel powdery mildew resistance loci, *Ren6* and *Ren7*, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii* // BMC Plant Biol. 2016. Vol. 16(1). P. 170-188.

16. Teh S.L., Fresnedo-Ramírez J., Clark M.D., Gadoury D.M., Sun Q., Cadle-Davidson L., Luby J.J. Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps // Mol Breed. 2017. Vol. 37(1). P. 1-16.
17. Barker C.L., Donald T., Pauquet J., Ratnaparkhe M.B., Bouquet A., Adam-Blondon A.F., Thomas M.R., Dry I. Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, *Run1*, using a bacterial artificial chromosome library // Theor Appl Genet. 2005. Vol. 111(2). P. 370-377.
18. Feechan A., Anderson C., Torregrosa L., Jermakow A., Mestre P., Wiedemann-Merdinoglu S., Merdinoglu D., Walker A.R., Cadle-Davidson L., Reisch B., Aubourg S., Bentahar N., Shrestha B., Bouquet A., Adam-Blondon A.F., Thomas M.R., Dry I.B. Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild North American grapevine species *Muscadinia rotundifolia* identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine // The Plant Journal. 2013. Vol. 76(4). P. 661-674.
19. Feechan A., Kocsis M., Riaz S., Zhang W., Gadoury D.M., Walker M.A., Dry I.B., Reisch B., Cadle-Davidson L. Strategies for *RUN1* deployment using *RUN2* and *REN2* to manage grapevine powdery mildew informed by studies of race specificity // Phytopathology. 2015. Vol. 105(8). P. 1104-1113.
20. Agurto M., Schlechter R.O., Armijo G., Solano E., Serrano C., Contreras R.A., Zuñiga G.E., Arce-Johnson P. *RUN1* and *REN1* pyramiding in grapevine (*Vitis vinifera* cv. Crimson Seedless) displays an improved defense response leading to enhanced resistance to Powdery mildew (*Erysiphe necator*) // Front Plant Sci. 2017. Vol. 8. P. 758-772.

Reference

1. Gadoury D. M., Cadle Davidson L.A.N.C.E., Wilcox W.F., Dry I.B., Seem R.C., Milgroom M.G. Grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*): a fascinating system for the study of the biology, ecology and epidemiology of an obligate biotroph // Mol Plant Pathol. 2012. Vol. 13(1). P. 1-16.
2. Alekseeva K.L., Voblova O.A., Sokirkina E.I. Diagnostika gribnyh boleznej vinograda i himicheskie mery ih kontrolya. M.: Kontehnt, 2009. 48 s.
3. Alleweldt G., Possingham J.V. Progress in grapevine breeding // Theor Appl Genet. 1988. Vol. 75. P. 669-673.
4. Wan Y., Schwaninger H., He P., Wang Y. Comparison of resistance to powdery mildew and downy mildew in Chinese wild grapes // Vitis. 2007. Vol. 46. P. 132-136.
5. Hoffmann S., Di Gaspero G., Kovács L., Howard S., Kiss E., Galbács Z., Testolin R., Kozma P. Resistance to *Erysiphe necator* in the grapevine «Kishmishvatkana» is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth // Theor Appl Genet. 2008. Vol. 116(3). P. 427-438.
6. Dalbó M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Wilcox W.F., Reisch B.I. Markerassisted selection for powdery mildew resistance in grapes // J Am Soc Hortic Sci. 2001. Vol. 126(1). P. 83-89.
7. 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. Vol. 20(4). P. 359-374.
8. Akkurt M., Welter L., Maul E., Töpfer R., Zyprian E. Development of SCAR markers linked to powdery mildew (*Uncinula necator*) resistance in grapevine (*Vitis vinifera* L. and *Vitis* sp.) // Mol Breed. 2007. Vol. 19(2). P. 103-111.

9. van Heerden C. J., Burger P., Vermeulen A., Prins R. Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a «Regent»×«Red Globe» population // Euphytica. 2014. Vol. 200(2). P. 281-295.
10. Zyprian E., Ochßner I., Schwander F., Šimon S., Hausmann L., Bonow-Rex M., Moreno-Sanz P., Grando M.S., Wiedemann-Merdinoglu S., Merdinoglu D., Eibach R., Töpfer R. Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines // Mol Genet Genomics. 2016. Vol. 291(4). P. 1573-1594.
11. Zendler D., Schneider P., Töpfer R., Zyprian E. Fine mapping of *Ren3* reveals two loci mediating hypersensitive response against *Erysiphe necator* in grapevine // Euphytica. 2017. Vol. 213(3). P. 68-90.
12. Riaz S., Tenscher A.C., Ramming D.W., Walker M.A. Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding // Theor Appl Genet. 2011. Vol. 122(6). P. 1059-1073.
13. Mahanil S., Ramming D., Cadle-Davidson M., Owens C., Garris A., Myles S., Cadle-Davidson L. Development of marker sets useful in the early selection of *Ren4* powdery mildew resistance and seedlessness for table and raisin grape breeding // Theor Appl Genet. 2012. Vol. 124(1). P. 23-33.
14. Blanc S., Wiedemann-Merdinoglu S., Dumas V., Mestre P., Merdinoglu D. A reference genetic map of *Muscadinia rotundifolia* and identification of *Ren5*, a new major locus for resistance to grapevine powdery mildew // Theor Appl Genet. 2012. Vol. 125(8). P. 1663-1675.
15. Pap D., Riaz S., Dry I.B., Jermakow A., Tenscher A.C., Cantu D., Oláh R., Walker M.A. Identification of two novel powdery mildew resistance loci, *Ren6* and *Ren7*, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii* // BMC Plant Biol. 2016. Vol. 16(1). P. 170-188.
16. Teh S.L., Fresnedo-Ramírez J., Clark M.D., Gadoury D.M., Sun Q., Cadle-Davidson L., Luby J.J. Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps // Mol Breed. 2017. Vol. 37(1). P. 1-16.
17. Barker C.L., Donald T., Pauquet J., Ratnaparkhe M.B., Bouquet A., Adam-Blondon A.F., Thomas M.R., Dry I. Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, *Run1*, using a bacterial artificial chromosome library // Theor Appl Genet. 2005. Vol. 111(2). P. 370-377.
18. Feechan A., Anderson C., Torregrosa L., Jermakow A., Mestre P., Wiedemann-Merdinoglu S., Merdinoglu D., Walker A.R., Cadle-Davidson L., Reisch B., Aubourg S., Bentahar N., Shrestha B., Bouquet A., Adam-Blondon A.F., Thomas M.R., Dry I.B. Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild North American grapevine species *Muscadinia rotundifolia* identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine // The Plant Journal. 2013. Vol. 76(4). P. 661-674.
19. Feechan A., Kocsis M., Riaz S., Zhang W., Gadoury D.M., Walker M.A., Dry I.B., Reisch B., Cadle-Davidson L. Strategies for *RUN1* deployment using *RUN2* and *REN2* to manage grapevine powdery mildew informed by studies of race specificity // Phytopathology. 2015. Vol. 105(8). P. 1104-1113.
20. Agurto M., Schlechter R.O., Armijo G., Solano E., Serrano C., Contreras R.A., Zuñiga G.E., Arce-Johnson P. *RUN1* and *REN1* pyramiding in grapevine (*Vitis vinifera* cv. *Crimson Seedless*) displays an improved defense response leading to enhanced resistance to Powdery mildew (*Erysiphe necator*) // Front Plant Sci. 2017. Vol. 8. P. 758-772.