УДК 577.2:575.11:634.8.09

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДНК-МАРКЕРОВ В СЕЛЕКЦИИ ВИНОГРАДА

PROSPECTS OF USING DNA-MARKERS IN GRAPEVINE BREEDING

Т.Д. Козина, Е.Т. Ильницкая, М.В. Макаркина

T.D. Kozina, E.T. Ilitskaya, M.V. Makarkina

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия, e-mail: ilnitskaya79@mail.ru

Federal State Scientific Budget Institution «North-Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Winemaking», Krasnodar, Russia, e-mail: ilnitskaya79@mail.ru

Аннотация. ДНК-маркеры активно применяются для паспортизации генотипов, идентификации сортов, в филогенетических исследованиях, для оценки генетического разнообразия, картирования генов и т. д. В статье представлен аналитический обзор достижений применения молекулярных маркеров в генетике винограда как основы для селекционных работ. Приводится информация о картированных генах и локусах количественных признаков винограда (QTL), об идентифицированных ДНК-маркерах. Показано, что при помощи ДНК-маркеров была осуществлена идентификация генетических детерминант, определяющих такие признаки как устойчивость к патогенам (*Agrobacterium sp.*, *Plasmopara viticola*, *Erysiphe necator*, *Guignardia bidwellii* и др), а также показателей качества винограда (структура мякоти ягод, размер ягод, бессемянность и т.д.). Также были разработаны наборы ДНК-маркеров для многих идентифицированных генов. ДНК-маркеры используют для идентификации генов ценных признаков в гибридных популяциях и при подборе родительских форм – доноров генов. Метод ДНК-маркирования применяют в селекции для ускорения переноса хозяйственно-ценных генов и создания новых сортов с требуемыми признаками. Прогресс молекулярно-генетических исследований в последние десятилетия открывает новые возможности для селекции винограда. Целесообразность использования ДНК-маркеров и их подбор для исследований должны оцениваться прецизионно для конкретной селекционной программы.

Ключевые слова: виноград, ДНК-маркеры, селекция, гены ценных признаков

Summary. DNA-markers are actively used for the fingerprinting of genotypes, identification of varieties, in phylogenetic studies, for assessing genetic diversity, for mapping genes, etc. The article presents an analytical review of the achievements in the use of molecular markers in grape genetics as a basis for breeding works. Information is given about mapped genes and quantitative traits loci of grapes (QTL), about identified DNA-markers. It is shown that, using DNA-markers, was implemented the identification of genetic determinants determining such traits as resistance to pathogens (*Agrobacterium sp.*, *Plasmopara viticola*, *Erysiphe necator*, *Guignardia bidwellii*, etc.), as well as grape quality indicators (berry pulp structure, berry size, seedlessness, etc.). Also, sets of DNA-markers have been developed for many of the identified genes. DNA-markers are used to identify genes of valuable traits in hybrid populations and to select the parental forms - gene donors. The DNA-marking method is used in the breeding to accelerate the transfer of economically valuable genes and create new varieties with the required traits. The progress of molecular genetic research in recent decades opens up new opportunities for grape breeding. The expediency of using DNA-markers and their selection for research should be assessed precisely for a specific breeding program.

Keywords: grape, DNA-markers, breeding, genes of valuable traits

DOI: 10.32904/2712-8245-2021-16-18-26

Введение. Виноград (*Vitis vinifera* L.) является одной из важнейших и древних сельскохозяйственных культур, возделываемых человеком. Урожай винограда обладает хорошими вкусовыми качествами, отличается диетическими и лечебными свойствами, используется для производства вина и т. д. Существует множество сортов винограда, но селекция активно ведётся во многих странах с целью создания новых форм, соответствующих современным требованиям к этой культуре.

В настоящее время ДНК-маркеры активно применяются для паспортизации генотипов, идентификации сортов, в филогенетических исследованиях, для выявления генетического разнообразия, картирования генов и т.д. Многие исследования направлены на изучение генов устойчивости виноградной лозы к вредителям и болезням, изучение бессемянности, морозоустойчивости. Например, при изучении генов устойчивости к милдью было определено наличие гена устойчивости *Rpv3* в исследуемых сортах винограда [1, 2, 3]. Кроме того, наличие гена *Rpv3* было идентифицировано в бессемянных сортах [4]. Также были проведены исследования генов устойчивости к милдью *Rpv10* (наследуемого от дикого амурского винограда) и *Rpv12* [5, 6, 7]. Данные результаты исследований полезны в селекции винограда для подбора исходных форм с целью созданию более устойчивых сортов к милдью. Многие работы направлены на диагностику бактериального рака винограда с использованием молекулярно-генетических методов для выявления возбудителя [8, 9, 10]. При исследовании устойчивости сортов винограда к оидиуму проводят апробацию ДНК-маркеров, тесно сцепленных с геном *Ren3* [11].

Многие исследования направлены на изучение признака бессемянности. Использование ДНК-маркеров для изучения бессемянности очень перспективно, так как позволяет отобрать гибридную популяцию, не дожидаясь вступления растений в плодоношение [12, 13, 14].

В селекционном процессе ДНК-маркеры используют для идентификации генов ценных признаков в гибридных популяциях и при подборе родительских форм – доноров генов. Метод ДНК-маркирования применяют в селекции для ускорения переноса хозяйственно-ценных генов и создания новых сортов с требуемыми признаками.

ДНК-маркирование локусов хозяйственно-ценных признаков винограда. Применение ДНК-технологий в селекции винограда стало возможно благодаря секвенированию его генома. Виноград – четвертая из культур цветковых растений с секвенированным ядерным геномом. Изучение генома проводилось на сорте «Pinot Noir» [15].

Благодаря данным исследованиям было идентифицировано большое количество ДНК-маркеров разных типов (SPN, SSR). Именно это дает возможность для маркирования локусов хозяйственно-ценных признаков, соответственно для генетико-селекционного улучшения винограда. Большинство из этих признаков являются количественными.

В работах многих ученых были определены и картированы локусы и гены количественных признаков винограда – QTL.

При помощи ДНК-маркеров была осуществлена идентификация генетических детерминант, определяющих такие признаки как устойчивость к патогенам (*Agrobacterium* sp. *Plasmopara viticola*, *Erysiphe necator*, *Guignardia bidwellii* и др), а также показатели качества винограда (структура мякоти ягод, размер ягод, бессемянность и т.д.). Также были разработаны наборы ДНК-маркеров для многих идентифицированных генов. Наличие известных ДНК-маркеров ценных признаков открывает возможности селекции винограда с помощью ДНК-маркерного отбора с целью создания новых сортов с заданными свойствами.

Устойчивость к бактериальному раку. Агробактерии (*Agrobacterium vitis* и *Agrobacterium tumefaciens*) вызывают бактериальный рак винограда. Агробактерии способны трансформировать растительные клетки генетически, что приводит к аномальной пролиферации клеток и образованию наростов. Сорта *Vitis vinifera* очень чувствительны ко многим вирулентным штаммам *Agrobacterium*, но некоторые виды *Vitis*, включая *Vitis amurensis*, имеют устойчивые генотипы.

В настоящее время ген, расположенный на хромосоме 15 и определяющий устойчивость *V. amurensis* к агробактериям, картирован. Впервые этот ген, получивший название *Rcgl*, был идентифицирован в ДНК винограда Кунбарат ((*V. vinifera* × *V. amurensis*) × Италия). Одновременно был разработан набор маркеров к этому гену [16].

Устойчивость к филлоксере. Виноградная филлоксера (*Daktulosphaira vitifoliae*) была завезена из Америки в Европу в середине XIX в. Появление этого вида насекомых в Европе нанесло большой вред виноградникам, потому что европейские сорта не обладают устойчивостью к данному вредителю.

В 2009 году J. Zhang с коллегами идентифицировали локус *Rdv1*, определяющий устойчивость к филлоксере, на генетической карте хромосомы 13. Этот ген был обнаружен в ДНК винограда, полученного от скрещивания V3125 (*V. vinifera* «Schiava grossa» × «Riesling») и сорта «Börner». Устойчивость к филлоксере была унаследована от *V. cinerea*. Также в этой работе были определены ДНК-маркеры, сцепленные с геном *Rdv1* [17]. Позднее были определены гены устойчивости *Rdv2* – *Rdv8* [18, 19, 20].

Устойчивость к *Xylella fastidiosa*. Болезнь Пирса – одна из самых вредоносных заболеваний винограда в Северной Америке. У зараженных растений сосуды ксилемы блокируются бактерией *Xylella fastidiosa*. За несколько лет после заражения растения погибают от высыхания. У аборигенных американских видов винограда имеется устойчивость к этой болезни. В 2006 году у винограда вида *V. arizonica* был обнаружен ген устойчивости – *PdR1*, идентифицированный на генетической карте 14 хромосомы [21]. Позднее были разработаны маркеры для селекции (VVIP26, ctg1026876 и VMC2a5), сцепленных с геном *PdR1* [22].

Устойчивость к милдью. Заболевание вызывается биотрофным оомицетом *Plasmopara viticola*. Патоген поражает все зеленые органы винограда: побеги, листья, соцветия, усики и ягоды. Заражение происходит при попадании зооспор в межклеточное пространство, где они прорастают и дает начало мицелию. Развитие гриба внутри листа или других органов винограда, приводит к нарушению жизнедеятельности клетки. Из-за потери влаги на листьях образуются пятна. Вследствие ослабления растений снижается урожайность. Устойчивостью к милдью обладают разные генотипы сортов винограда из Азии и Северной Америки: *V. berlandieri*, *V. aestivalis*, *V. cinerea* и другие, а также вид *Muscadinia rotundifolia*. В настоящее время в геноме винограда идентифицировано около 30 генов и локусов устойчивости к милдью. Многие из этих генов картированы, для них идентифицированы ДНК-маркеры. Наибольшее значение из идентифицированных генов и локусов устойчивости, имеющих большое фенотипическое варьирование, представляют гены *Rpv1*, *Rpv2*, *Rpv3*, *Rpv8*, *Rpv10*, *Rpv12*.

У винограда *M. rotundifolia* был впервые обнаружен локус, обладающий устойчивостью к милдью (*Rpv1*), расположенный на 12 хромосоме [23]. В этом же генотипе был идентифицирован ген *Rpv2*, локализованный на хромосоме 18 [24].

Позднее в генотипе сорта Бьянка на 18 хромосоме был обнаружен ген, обозначенный как *Rpv3*, происходящий от североамериканских видов винограда. Были также определены микросателлитные маркеры, тесно связанные с геном *Rpv3*: UDV305, UDV737 [25].

В сорте «Ruprecht» был найден локус *Rpv8*, который объяснял до 86 % фенотипического проявления признака устойчивости к *P. viticola* в анализируемой гибридной популяции, ген расположен на 14 хромосоме и наследуется от *V. amurensis* [26]. В других работах на хромосоме 14 был идентифицирован ген *Rpv12*, унаследованный от *V. amurensis*. Он определяет около 78,7 % фенотипической дисперсии [27]. Около 50 % фенотипической изменчивости определяет ген *Rpv10*, картированный на хромосоме 9, также наследуемый от *V. amurensis*. *Rpv10* впервые был выявлен в сорте «Solaris», так же в этом сорте на хромосоме 5 был исследован ген *Rpv11* с минорным эффектом [28].

В период с 2016 года по 2020 учеными были идентифицированы следующие гены устойчивости к милдью: *Rpv14*, локализованный на хромосоме 5, выделен из генплазмы винограда *V. cinerea* [29]. В ДНК винограда *V. piasezkii* найдены гены *Rpv14* (хромосома 18) и *Rpv16*. В 2018 году ученым К. Divilov и другими было идентифицировано 5 новых генов устойчивости к милдью – *Rpv17*, *Rpv18*, *Rpv19*, *Rpv20*, *Rpv21* [30]. В 2019 году в генплазме *V. amurensis* на хромосоме 15 были идентифицированы гены *Rpv25* и *Rpv26* [31], а также ген *Rpv27* в генплазме винограда *V. aestivalis*, расположенный на хромосоме 18 [32]. В 2020 году были идентифицированы гены *Rpv22*, *Rpv23* и *Rpv24* [33], в ДНК *V. rupestris* на хромосоме 10 был картирован ген *Rpv28* [34].

Представляет большой интерес исследование, связанное с идентификацией генов устойчивости *Rpv29*, *Rpv30* и *Rpv31*, так как оно предоставляет доказательства наличия локусов устойчивости к *P. viticola* в зародышевой плазме *V. vinifera*. Преимущества наличия генов устойчивости к милдью в генплазме *V. vinifera* заключается в возможности проведения скрещиваний с культурными сортами, позволяющих избежать неприятных характеристик в потомстве, которые обычно присущи американским виноградным лозам [35].

Устойчивость к оидиуму. Оидиум (*Erysiphe necator*) вызывается аскомицетом, распространяется путем конидиального спороношения. У азиатской и северо-американской групп видов винограда наблюдается генетическая устойчивость к этому заболеванию, например, у видов *V. berlandier*, *V. labrusca* и *V. amurensi*, *V. romanetii* и других.

У различных видов винограда были идентифицированы несколько генов, которые отвечают за устойчивость к *Erysiphe necator*: *Run* и *Ren*. Локус *Run1* идентифицирован на хромосоме 12 (наследуется от *M. Rotundifolia*) [36]. Локус *Ren1* был идентифицирован на хромосоме 13 (наследуется от *V. vinifera*) [37].

Позже М.А. Dalbó (2001) исследовал локус устойчивости, расположенный на хромосоме 14 – *Ren2*. На хромосоме 15, в сортах винограда «Regent» был картирован ген *Ren3*. Выявленный на хромосоме 14 локус устойчивости к оидиуму (*Ren5*) объясняет около 58 % фенотипической изменчивости [38].

В 2016 году в генплазме винограда *V. piasezkii* были идентифицированы гены *Ren6*, расположенный на хромосоме 9, и *Ren7*, локализованный на хромосоме 19 [39]. На хромосоме 18 был идентифицирован ген *Ren8* [40]. В 2017 году были идентифицированы гены *Ren9* (хромосома 15) и *Ren10* (хромосома 2) [41, 42].

Тип цветка. У винограда тип цветка определяется одним локусом, расположенным во второй группе сцепления – *Sex*. В селекции винограда особенно важны маркеры, связанные с геном *Sex*, например, в селекционных программах на устойчивость к вредителям или болезням гены устойчивости передаются от диких двудомных видов винограда, в обоеполые цветки *V. vinifera*. Учеными были разработаны сцепленные маркеры VVIb23 и VVS3 [43]. В маркер-ориентированной селекции данные маркеры можно использовать, чтобы определить растения с мужским типом цветка. Были также идентифицированы два гена (*VviFSEX*, *VviAPRT3*), которые вместе позволяют различать мужские, женские растения и растения – гермафродиты *Vitis* [44].

Структура мякоти ягод. При изучении структуры мякоти ягод была определена мутация бесплотности ягоды – *fleshless berry (flb)*, расположенная на хромосоме 18. Эта мутация ухудшает разделение и дифференцировку мезокарпических клеток (образуют мякоть в ягодах). Происходит снижение веса плода в 10 раз, при этом фертильность, размер и качество семян не страдают. Для исследования этой мутации были определены связанные микросателлитные маркеры [45].

Бессемянность. Бессемянность у винограда – это особая форма стерильности, при этом в ягоде либо полностью отсутствуют семена, либо имеются только их зачатки. Существуют два типа бессемянности, которые могут возникнуть в винограде: партенокарпия и стenosпермокарпия. Партенокарпия образуется если ягода формируется из завязи без оплодотворения, зародыш не развивается. Ягоды характеризуются мелкими размерами. При стenosпермокарпии оплодотворение и образование зародыша идет, но образование семени останавливается: семя прекращает свое развитие, остается мелким и мягким.

Локус *VvAGL11* был предложен N. Mejía с коллегами (2011) как основной функциональный ген, контролирующий отсутствие семян в виноградной лозе [46].

В настоящее время для селекционных программ на бессемянность самым оптимальным маркером является STS-маркер *p3-VvAGL11*, который относится к регуляторной области *VvAGL11*. Данный маркер был проверен на коллекции винограда различного генетического происхождения [47, 48].

Качество урожая. В вопросе качества урожая для виноделия также есть определённые успехи. Определены гены *Ufgt* и *5-GT*, влияющие на содержание антоцианов [49, 50]. Концентрация IBMP (isobutyl-methoxypyrazine) регулируется геном *VvOMT3* [51]. Содержание линалоола и монотерпена контролируется генами *Lin* и *Mt*, соответственно [52].

Выводы. Прогресс молекулярно-генетических исследований в последние десятилетия открывает новые возможности для селекции винограда. Использование ДНК-маркеров может оптимизировать процесс подбора родительских форм и отбора перспективных генотипов в гибридном потомстве. Однако целесообразность использования ДНК-маркеров и их подбор для исследований должны оцениваться прецизионно для конкретной селекционной программы.

Литература

1. Изучение новых гибридных форм винограда традиционными методами селекции и с использованием ДНК-маркеров / Е.Т. Ильницкая, Е.Г. Пята, М.В. Антоненко, М.В. Макаркина, А.В. Прах // Наука Кубани. 2018. № 2. С. 49–55.
2. ДНК-диагностика гена *RPV3*, определяющего устойчивость винограда к возбудителю милдью / Е.Т. Ильницкая, М.В. Макаркина, С.В. Токмаков, Л.Г. Наумова // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 22(6). С. 703–707.
3. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В. ДНК-маркерная идентификация гена устойчивости к милдью *RPV3* в сортах и формах винограда // Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2019. Т. 25. С. 183–186.
4. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В. ДНК-маркерная идентификация гена устойчивости к милдью *Rpv3* в бессемянных сортах винограда // Биотехнология и селекция растений. 2019. № 2. С. 15–19.
5. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В. Апробация ДНК-маркера гена устойчивости виноградного растения к милдью *Rpv10* // Русский виноград. 2016. № 4. С. 14–18.
6. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В. Апробация ДНК-маркеров, сцепленных с геном *Rpv12* устойчивости винограда к милдью // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2019. № 55/01. С. 36–44.

7. Ильницкая Е.Т., Токмаков С.В., Макаркина М.В. ДНК-маркерное определение генов устойчивости к милдью в новых сортах и отборных формах винограда селекции СКФНЦСВВ // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2018. Т. 50(2). С. 24–31.
8. Диагностика бактериального рака винограда с использованием молекулярно-генетических методов / М.В.Макаркина, И.А.Владимиров, Е.Т. Ильницкая, Т.В. Матвеева // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2016. № 41/05. С. 1–10.
9. Ильницкая Е.Т., Токмаков С.В., Макаркина М.В. Апробация ДНК-маркера, сцепленного с геном *Rcg1* // Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2017. Т. 13. С. 105–108.
10. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В. ДНК-маркерное исследование локуса *Rcg1* в генотипах винограда // Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2019. Т. 23. С. 40–44.
11. Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В. Апробация ДНК-маркеров, сцепленных с геном *Ren3* устойчивости сортов винограда к оидиуму // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2019. № 56/02. С. 84–92.
12. Апробация ДНК-маркера *p3_VvAGL11*, сцепленного с признаком бессемянности винограда / Е.Т.Ильницкая, М.В.Макаркина, С.В.Токмаков, Р.Barba, J.P. Weber // Научные труды СевероКавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2018. Т. 19. С. 109–112.
13. Ильницкая Е.Т., Макаркина М. В., Токмаков С.В. Изучение генотипов винограда ДНК-маркером *p3_VvAGL11*, сцепленного с признаком бессемянности // Магарач. Виноградарство и виноделие. 2018. № 4. С. 32–33.
14. Фенотипическое и генетическое изучение бессемянности у сортов винограда / Е.Т. Ильницкая, Е.Г. Пята, М.В. Макаркина, А.А. Марморштейн, Т.Д. Козина // Садоводство и виноградарство. 2020. № 1. С. 5–9.
15. A high-quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety / R. Velasco, A. Zharkikh, M. Troggio, D.A. Cartwright, A. Cestaro, D. Pruss et al. // PLOS ONE. 2007. Vol. 2(12). P. 1326.
16. Mapping of crown gall resistance locus *Rcg1* in grapevine / A. Kuczmog, A. Galambos, S. Horváth, A. Máta, P. Kozma, E. Szegedi, P. Putnoky // Theor. Appl. Genet. 2012. Vol. 125(7). P. 1565–1574.
17. 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 / J. Zhang, L. Hausmann, R. Eibach, L.J. Welter, R. Töpfer, E.M. Zyprian // Theoretical and applied genetics. 2009. Vol. 119(6). P. 1039–1051.
18. Genetic identification of SNP markers linked to a new grape *phylloxera* resistant locus in *Vitis cinerea* for marker-assisted selection / H. Smith, C. Clarke, B. Smith, B. Carmody, M. Thomas, P. Clingeffer, K. Powell // BMC Plant Biology. 2018. Vol.18. P. 1524.
19. Quantitative trait loci identified for foliar *phylloxera* resistance in a hybrid grape population: Foliar *phylloxera* resistance / M.D. Clark, S.L. Teh, E. Burkness, L. Moreira, G. Watson Yin L., W. Hutchison, J.J. Luby // Australian Journal of Grape and Wine Research. 2018. Vol. 24. P. 292–300.
20. Characterization of genetic determinants of the resistance to phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae*, and the dagger nematode *Xiphinema index* from muscadine background // B.Rubio, G. Lalanne-Tisné, R. Voisin et al. // BMC Plant Biol. 2020. Vol. 20. P.213.
21. Refined mapping of the Pierce's disease resistance locus, *PdR1*, and *Sex* on an extended genetic map of *Vitis rupestris* × *V. arizonica* / S.Riaz, A.F.Krivanek, K.Xu, M.A. Walker // Theoretical and applied genetics. 2006. Vol. 113(7). P. 1317–1329.
22. Using marker-assisted selection to breed Pierce's disease-resistant grapes / S. Riaz, A.C. Tenschler, R. Graziani, A.F. Krivanek, M.A. Walker // American journal of enology and viticulture. 2009. Vol. 60(2). P. 199–207.

23. Genetic analysis of downy mildew resistance derived from *Muscadinia rotundifolia* / D. Merdinoglu, S. Wiedeman-Merdinoglu, P. Coste, V. Dumas, S. Haetty, G. Butterlin, C. Greif // *Acta horticulturae*. 2003. Vol. 603. P. 451-456.
24. Resistance to downy mildew derived from *Muscadinia rotundifolia*: genetic analysis and use of molecular markers for breeding / S. Wiedemann-Merdinoglu, E. Prado, C. Schneider, P. Coste, C. On-Imus, V. Dumas, D. Merdinoglu // *Proceedings of 5th International Workshop on Grapevine Downy Mildew and Powdery Mildew*, 18–23 June, San Michele all Adige. 2006. P. 28.
25. Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.) / L.J. Welter, N. Göktürk-Baydar, M. Akkurt, E. Maul, R. Eibach, R. Töpfer, E.M. Zyprian // *Mol. Breeding*, 2007. Vol. 20(4). P. 359–374.
26. Construction of a reference linkage map of *Vitis amurensis* and genetic mapping of *Rpv8*, a locus conferring resistance to grapevine downy mildew / P. Blasi, S. Blanc, S. Wiedemann-Merdinoglu, E. Prado, E.H. Rühl, P. Mestre, D. Merdinoglu // *Theoretical and applied genetics*. – 2011. – Vol. 123, Issue 1. – P. 43-53.
27. Historical introgression of the downy mildew resistance gene *Rpv12* from the Asian species *Vitis amurensis* into grapevine varieties / S. Venuti, D. Copetti, S. Foria, L. Falginella, S. Hoffmann, D. Bellin, P. Cindrić, P. Kozma, S. Scalabrin, M. Morgante, R. Testolin, G. Gaspero // *PLOS ONE*. 2013. Vol. 8(4). P. 1-7.
28. *Rpv10*: a new locus from the Asian *Vitis* gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine / F. Schwander, R. Eibach, I. Fechter, L. Hausmann, E. Zyprian, R. Töpfer // *Theoretical and applied genetics*. 2012. Vol. 124(1). P. 163-176.
29. Ochssner, I., Hausmann L., Toepfer R. *Rpv14*, a new genetic source for *Plasmopara viticola* resistance conferred by *Vitis cinerea* // *Vitis-Geilweilerhof*. 2016. Vol. 55(2). P. 79-81.
30. Single and multiple phenotype QTL analyses of downy mildew resistance in interspecific grapevines / K.Divilov, P.Barba, L.Cadle-Davidson, B.Reisch // *Theoretical and Applied Genetics*. 2018. Vol. 131(5). P. 1133-1143.
31. QTLs and candidate genes for downy mildew resistance conferred by interspecific grape (*V. vinifera* L. × *V. amurensis* Rupr.) crossing / H. Lin, H. Leng, Y. Guo, S. Kondo, Y. Zhao, G. Shi, X. Guo // *Scientia Horticulturae*. 2019. Vol. 244. P. 200–207.
32. Quantitative trait locus mapping of downy mildew and botrytis bunch rot resistance in a *Vitis aestivalis* -derived ‘Norton’-based population / S.D. Sapkota, L.L. Chen, S. Yang, K.E. Hyma, L.E. Cadle-Davidson, C.F. Hwang // *Acta Horticulturae*. 2019. Vol. 1248. P. 305–312.
33. Identifying *Plasmopara viticola* resistance Loci in grapevine (*Vitis amurensis*) via genotyping-by-sequencing-based QTL mapping / P. Fu, W. Wu, G. Lai, R. Li, Y. Peng, B. Yang, B Wang, L. Yin, J. Qu, S. Song, J. Lu // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020. Vol. 154. P. 1–17.
34. A Novel Grape Downy Mildew Resistance Locus from *Vitis rupestris* / G.Bhattacharai, A. Fennell, J.P. Londo, C. Coleman, L.G. Kovacs // *American Journal of Enology and Viticulture*. 2021. Vol. 72(1). P. 12-20.
35. *Rpv29*, *Rpv30* and *Rpv31*: three novel genomic loci associated with 2 resistance to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera* / M. Sargolzaei, G. Maddalena, N. Bitsadze, D. Maghradze, P.A. Bianco, O. Failla, S.L. Toffolatti, G. De Lorenzis // *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. P. 1–30.
36. Establishment of a local map of AFLP markers around the powdery mildew resistance gene *Run1* in grapevine and assessment of their usefulness for marker aided selection / J.Pauquet, A.Bouquet, P.This, A.F.Adam-Blondon // *Theoretical and applied genetics*. 2001. Vol. 103. P. 1201–1210.
37. Resistance to *Erysiphe necator* in the grapevine «Kishmish vatkana» is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth / S. Hoffmann, G.Di Gaspero, L. Kovács, S. Howard, E. Kiss, Z. Galbács, R. Testolin, P.Kozma // *Theoretical and applied genetics*. 2008. Vol. 116(3). P. 427–438.

38. Marker-assisted selection for powdery mildew resistance in grapes / M.A Dalbó, G.N. Ye, N.F. Weeden, W.F. Wilcox, B.I. Reisch // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 2001. Vol. 126(1). P. 83–89.
39. Identification of two novel powdery mildew resistance loci, *Ren6* and *Ren7*, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii*/ D. Pap, S. Riaz, I.B. Dry, A. Jermakow, A.C. Tenscher, D. Cantu, R. Oláh, M.A. Walker // BMC Plant Biology. 2016. Vol. 16(1). P. 1–19.
40. Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines / E. Zyprian et. al. // Mol Genet Genomics. 2016. Vol. 291(4). P. 1573–94.
41. Fine mapping of *Ren3* reveals two loci mediating hypersensitive response against *Erysiphe necator* in grapevine / D. Zendle, P. Schneide, R. Töpfe, E. Zyprian // Euphytica. 2017. № 213. P. 1029.
42. Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps / S.L. Teh, J. Fresnedo-Ramírez, M.D. Clark, D.M. Gadoury, Q. Sun, L. Cadle-Davidson, J.J. Luby // Molecular Breeding. 2017. Vol. 37(1). P. 1–16.
43. A gene controlling sex in grapevines placed on a molecular marker-based genetic map / M.A. Dalbó, G.N.Ye, N.F. Weeden, H. Steinkellner, K.M. Sefc, B.I. Reisch // Genome. 2000. Vol. 43 (2). P. 333–340.
44. *VviAPRT3* and *VviFSEX*: Two Genes Involved in Sex Specification Able to Distinguish Different Flower Types in *Vitis*/ J.L.Coito, et. al. // Front Plant Sci. 2017. Vol. (8). P.98.
45. Somatic chimerism, genetic inheritance, and mapping of the fleshless berry (*flb*) mutation in grapevine (*Vitis vinifera* L.) / L. Fernandez, et.al. // Genome. 2006. Vol. 49(7). P. 721–728.
- 46., Molecular, genetic and transcriptional evidence for a role of *VvAGL11* in stenospermocarpic seedlessness in grapevine / N.Mejía et. al. // BMC Plant Biology. 2011. Vol. 11. P. 57–58.
47. Validation assay of p3_VvAGL11 marker in a wide range of genetic background for early selection of stenospermocarp in *Vitis vinifera* L. / C. Bergamini et.al. // Molecular Biotechnology. 2013. Vol. 54. P. 1021–1030.
48. Unraveling the Deep Genetic Architecture for Seedlessness in Grapevine and the Development and Validation of a New Set of Markers for VviAGL11-Based Gene-Assisted Selection / Ocarez N.et.al. // Genes (Basel). 2020. Vol. 11(2). P. 151.
49. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine / B.M.Fischer et.al. // Theor Appl Genet. 2004. Vol. 108. P.501–515.
50. Development of a molecular marker for an anthocyanin 5-*o*-glucosyltransferase homologous gene of *vitis* ssp. Correlated with anthocyanin 3,5-diglucoside formation in berry skin / L. Hausmann, K. Neuman, R. Eibach, E. Zyprian, R. Töpfer // Acta Hort. 2009. Vol. 827. P. 457–460.
51. A methyltransferase essential for the methoxypyrazine- derived flavour of wine / J.D. Dunlevy et.al. // Plant. 2003. Vol. 75. P. 606–617.
52. The 1-deoxy-D: -xylulose 5-phosphate synthase gene co-localizes with a major QTL affecting monoterpene content in grapevine / J.Battilana et.al. // Theor Appl Genet. 2009. Vol. 118(4). P. 653–669.