Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(4):528-536
DOI 10.18699/VJ16.163

Применение ДНК-маркеров в современных селекционно-генетических исследованиях винограда

Е.Т. Ильницкая ✉, М.В. Макаркина

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства», Краснодар, Россия

В последнее время все более важную роль приобретают ДНК-технологии, которые эффективно могут быть использованы для оптимизации селекции. Виноград *Vitis vinifera* L. – одно из древнейших и ценнейших культурных растений. В статье приведен обзор основных мировых достижений в области генетики и селекции винограда с периода секвенирования генома виноградного растения. Процесс создания новых форм винограда, как и всех культурных растений, базируется на использовании существующего генетического разнообразия. По этой причине проблема детального изучения генофонда рода *Vitis*: дикорастущих популяций и сортов, созданных человеком на протяжении длительной истории возделывания данной культуры, – с каждым годом становится все актуальней. Геном винограда – четвертый из секвенированных ядерных геномов высших растений. Работами различных исследовательских коллективов был определен и картирован ряд генов и локусов количественных признаков виноградного растения, а также наборы ДНК-маркеров генов хозяйственно ценных признаков. Основные успехи достигнуты в изучении генов, определяющих устойчивость к наиболее вредоносным грибным патогенам *Plasmopara vitikola*, *Erysiphe necator*. Достижения в области генетического картирования и использование ДНК-маркеров в процессе традиционной селекции позволили уточнить генетический механизм бессемянности – важного признака в селекции столовых сортов винограда. Изучению генетического контроля содержания веществ, определяющих органолептические свойства вин, также был посвящен ряд работ. Все чаще находит применение маркер-ориентированная селекция (marker assisted selection, MAS). Маркеры, связанные с генами резистентности к болезням, в настоящее время используются для выбраковывания восприимчивых сеянцев на начальном этапе крупномасштабных селекционных программ, проводимых в Германии, Италии и США. Таким образом, успехи в молекулярной биологии винограда создают благоприятную среду для активного использования ДНК-маркерных технологий на этой культуре.

Ключевые слова: геном винограда; ДНК-маркеры; идентификация генов; молекулярное маркирование; маркерная селекция.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:
Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В. Применение ДНК-маркеров в современных селекционно-генетических исследованиях винограда. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(4):528-536. DOI 10.18699/VJ16.163

HOW TO CITE THIS ARTICLE:
Ilnitskaya E.T., Makarkina M.V. Application of DNA markers in molecular breeding and genetic studies of grapevine. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(4):528-536. DOI 10.18699/VJ16.163

REVIEW
Received 13.02.2016 г.
Accepted for publication 06.03.2016 г.
© AUTHORS, 2016

✉ e-mail: ilnitskaya79@mail.ru

Application of DNA markers in molecular breeding and genetic studies of grapevine

E.T. Ilnitskaya ✉, M.V. Makarkina

North Caucasian Regional Research Institute of Horticulture and Viticulture, Krasnodar, Russia

DNA technology has increasingly become more and more important over last years. They can be used to improve the breeding of agricultural plants. Grapevine is one of the oldest and most important cultured plants. This article presents a review of the world's main achievements in grapevine genetics and marker-assisted selection after the *Vitis* genome sequence. The process of creating new forms of grapes, as well as all crops, is based on the use of existing genetic diversity. For this reason, the problem of a detailed study of the gene pool of the genus *Vitis*, wild populations and varieties created by men during the long cultivation history of this crop becomes more and more important every year. The genome of *Vitis vinifera* L. is the fourth sequenced nuclear genome of higher plants. A number of genes and quantitative trait loci were identified and mapped by various research groups, and so were sets of DNA markers for the genes of economically valuable traits. The genes for resistance to the most harmful fungal pathogens *Plasmopara vitikola*, *Erysiphe necator* are the most studied. Advancements in genetic mapping and the use of DNA markers in traditional breeding made it possible to refine the genetic mechanism of seedlessness, an important trait in the breeding of table grapes. The study of the genetic control of the content of substances that determine the organoleptic properties of wines has also progressed. Marker-assisted selection (MAS) is used in practice increasingly. Markers associated with disease resistance genes currently used for elimination of susceptible seedlings at the initial stage of large-scale breeding programs carried out in Germany, Italy and the United States. Thus, advances in molecular biology of grapevines creates a conducive situation for active use of DNA-marker technology in this culture.

Key words: grapevine genome; DNA markers; identification of genes; molecular marking; marker-assisted selection.

Виноград – одно из древнейших и ценнейших культурных растений. Семейство Виноградные (Vitaceae) объединяет несколько родов. Наиболее известен род *Vitis*, к которому, собственно, и относятся все основные возделываемые виды. Считается, что культивировать виноград начали путем одомашнивания диких популяций *Vitis vinifera* L. (This et al., 2006). Распространение сохранившегося дикого подвида культурного винограда (*Vitis vinifera* ssp. *silvestris* Gmel.) во всей Европе резко сократилось, и в некоторых европейских странах он охраняется законом как исчезающий вид. Это сокращение было обусловлено двумя основными факторами: вредителями и болезнями, поражающими виноградники в Европе с момента их завоза во второй половине XIX в. из Америки, а также уменьшением естественной среды обитания под влиянием антропогенного воздействия (Arrigo, Arnold, 2007).

Селекция новых сортов винограда, как и всех культурных растений, основана на использовании генетического разнообразия – естественного и созданного человеком. С каждым годом все актуальнее становится проблема углубленного изучения генофонда рода *Vitis*, его видового биологического разнообразия, дикорастущих популяций и сортов, появившихся в результате длительной истории возделывания данной культуры. Понимание генетических и молекулярных особенностей существующего естественного разнообразия рода *Vitis* дает информацию и инструменты для генетического улучшения, необходимого для противостояния новым негативным факторам, с сохранением при этом необходимого качества ягод винограда (Martínez-Zapater, 2010).

Генетические маркеры играют исключительно важную роль в изучении наследственной конституции организма и особенно в оценке исходного и селекционного материала, поскольку облегчают контроль за включением желаемых признаков от родительских форм в создаваемые сорта и гибриды (Конарев, 1983). Наиболее перспективно использование маркерных систем на основе полиморфных последовательностей нуклеотидов в молекуле ДНК, что позволяет оценить генетический полиморфизм на уровне генома. В настоящее время существует огромное разнообразие методов анализа полиморфизма ДНК (Хлесткина, 2013). Выбор маркерной системы зависит от конкретных целей, стоящих перед исследователем.

Цель работы – обзор основных мировых достижений в области генетики и селекции винограда с применением ДНК-маркерных технологий. Представленный материал может быть применим в научно-исследовательских работах по изучению отечественного генофонда винограда.

Исследование генома винограда

Выполнение исследований, характеризующихся высокой степенью точности, изучение целевых участков генома стали возможны во многом благодаря главному событию в молекулярной генетике винограда – секвенированию генома *Vitis vinifera* (Jaillon et al., 2007; Velasco et al., 2007). Исследования проводились на сорте «Pinot Noir». Геном винограда – четвертый из секвенированных ядерных геномов высших растений (первые три – арабидопсис, рис, тополь). Размер его относительно невелик: около 477 млн п. о. ($n = 19$). Для сравнения геном риса *Oryza sativa* – 430 Mb ($n = 12$).

В расшифрованном геноме обнаружено почти 30 тыс. генов. Значительная доля их – гены, участвующие в метаболизме терпенов и танинов – веществ, во многом определяющих вкус и аромат ягод и, соответственно, производимого вина. Также выявлено большое число кодирующих участков с высокой степенью гомологии к известным у других видов растений генам устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды. Значительная часть генов устойчивости сгруппирована в кластеры (Jaillon et al., 2007). В ходе секвенирования генома было определено около 2 млн SNP-сайтов, из которых 1,7 млн картированы, т. е. установлена их позиция в геноме. В одной из работ по идентификации микросателлитных последовательностей ядерного генома с длиной повтора более двух пар оснований было выявлено 26962 микросателлитых локусов и среди них определены SSR, содержащие три-, тетра- и пентаповторы (Cipriani et al., 2008). Наличие большого количества идентифицированных ДНК-маркеров разных типов (SSR, SNP) с установленной позицией в геноме дает возможность выполнения работ по картированию генов, детерминирующих хозяйственно ценные признаки. Это же позволяет проводить достоверную идентификацию и ДНК-паспортизацию сортов и клонов винограда.

Идентификация генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки

Работами различных исследовательских коллективов был определен и картирован ряд генов и локусов количественных признаков (QTL) винограда, а также наборы ДНК-маркеров для идентифицированных генов. Основные успехи достигнуты в изучении генов, определяющих такие признаки, как устойчивость к грибным патогенам, а также показатели качества продукции (таблица).

Устойчивость к *Plasmopara viticola* (милдью). Заболевание милдью, одно из наиболее значимых грибных заболеваний для европейского виноградарства, вызывается биотрофным оомицетом *Plasmopara viticola*. Поиск и подбор генотипов, обладающих естественной устойчивостью к инфекции – актуальная задача селекции.

Сорта винограда *V. vinifera* в основном восприимчивы к милдью (Staudt, Kassemeyer, 1995; Cadle-Davidson, 2008), за редким исключением: например, в геноме сорта «Chardonnay» был выявлен локус *Rpv11* (Bellin et al., 2009). Генотипы, обладающие устойчивость к милдью, относятся к видам винограда, происходящим из Северной Америки и Азии: *V. aestivalis*, *V. berlandieri*, *V. cinerea*, *Muscadinia rotundifolia* и др. (Alleweldt, Possingham, 1988; Wan et al., 2007). Программы селекции направлены на то, чтобы интродуцировать гены, определяющие устойчивость к *P. viticola*, в генотипы *V. vinifera*.

На сегодняшний день более 13 QTLs устойчивости к *P. viticola* с главными и минорными эффектами локализованы на хромосомах 4, 5, 7, 8, 9, 12, 14, 17, 18 (Merdinoglu et al., 2003; Fischer et al., 2004; Welter et al., 2007; Bellin et al., 2009; Marguerit et al., 2009; Moreira et

Genes that control traits of grape plants, their chromosomal locations, and DNA markers

Trait	Symbol	Chromosome	Associated marker	Reference
Resistance to:				
Agrobacterium sp. (plant tumors)	*Rcg1*	15	*UDV-015* *9M3-3*	Kuczmog et al., 2012
Daktulosphaira vitifoliae (phylloxera)	*Rdv1*	13	*Gf13_9* *VMC8e6*	Zhang et al., 2009
Xylella fastidiosa (Pierce's disease)	*Pdr1*	14	*VMCNg3h8* *VVIn64* *UDV-095* *VVIP26* *ctg1026876V* *MC2a5*	Riaz et al., 2006 Riaz et al., 2008 Riaz et al., 2009
Plasmopara viticola (downy mildew)	*Rpv1*	12	*VVIb32*	Merdinoglu et al., 2003
	Rpv3	18	*UDV-112* *UDV-305* *VMC7f2*	Welter et al., 2007 Bellin et al., 2009
	Rpv4	4	*VMC7h3* *VMCNg2e1*	Welter et al., 2007
	Rpv5	9	*VVIo52b*	Marguerit et al., 2009
	Rpv6	12	*VMC8G9*	Marguerit et al., 2009
	Rpv7	7	*UDV-097*	Bellin et al., 2009
	Rpv8	14	*Chr14V015*	Blasi et al., 2011
	Rpv9	7	*CCoAOMT*	Moreira et al., 2011
	Rpv10	9	*GF09-46*	Schwander et al., 2012
	Rpv11	5	*VVMD27* *CS1E104J11F* *VCHR05C*	Fischer et al., 2004 Bellin et al., 2009 Schwander et al., 2011
	Rpv12	14	*UDV-014* *UDV-304* *rgvvin180* *UDV-370*	Venuti et al., 2013
	Rpv13	12	*VMC1G3.2*	Moreira et al., 2011
Erysiphe necator (powdery mildew)	*Ren1*	13	*UDV-020* *VMC9h4-2* *VMCNg4e10.1*	Hoffmann et al., 2008
	Ren2	14	*CS25*	Dalbo et al., 2001
	Ren3	15	*UDV-015b* *VViv67*	Akkurt et al., 2007
	Ren4	18	*VMC7f2* *SNPs*	Riaz et al., 2013 Mahanil et al., 2012
	Run1	12	*VMC4f3.1* *VMC8g9*	Barker et al., 2005
	Run2 (*Run2.1, Run2.2*)	18	*VMC7f2* *VMCNg1e3VV* *In16*	Riaz et al., 2011
Guignardia bidwellii (black rot)	*Rgb1*	14	*Gf14-42*	Rex et al., 2014
	Rgb2	16	*VChr16c*	Rex et al., 2014
Xiphinema index (California dagger nematode)	*Xir1*	19	*VMC5a10* *1N2R3b* *M4F3R*	Xu et al., 2008 Hwang et al., 2010

End of Table

Trait	Symbol	Chromosome	Associated marker	Reference
Flower sex	*Sex*	2	*VVMD34*	Lowe, Walker, 2006
			VVIb23	Riaz et al., 2006
			VVS3 *APT*	Dalbó et al., 2000 Fechter et al., 2012
			SNP4C_1 *VVIb23*	Battilana et al., 2013
Fleshless berry	*Flb*	18	*VMC2A3*	Fernandez et al., 2006
Seedlessness	*Sdi*	18	*VMC6f11*	Arroyo-García, Martínez-Zapater, 2004
			VMC7f2	Cabezas et al., 2006
			p3_VvAGL11 *SCC8*	Mejía et al., 2011 Doligez et al., 2002
Berry size	*Be size*	18	*SCC8*	Doligez et al., 2002
			VMC7f2	Cabezas et al., 2006 Mejia et al., 2007 Costantini et al., 2008
Berry skin colour	*Ufgt*	16	*UFGT*	Fischer et al., 2004
Veraison	*Ver*	16	*VMC1E11*	Fischer et al., 2004
Monoterpene content and Terpenol content	*DXS*	5	*DXS1*	Battilana et al., 2009 Duchêne et al., 2009
Linalool content		10	*cnd41* *VrZAG67/VVIH01*	Battilana et al., 2009
		10	*VrZAG64* *VMC3d7*	Duchêne et al., 2009
		2	*VVIo55*	
Nerol content and Geraniol content		10 1	*VrZAG64* *VVIm25б* *VVIn61*	Duchêne et al., 2009

al., 2011; Schwander et al., 2012). Большинству из этих локусов присвоены генные символы (таблица).

Первым картированным геном устойчивости к милдью был *Rpv1*, расположенный на хромосоме 12 и происходящий от *M. rotundifolia* (Merdinoglu et al., 2003). От *M. rotundifolia* в хромосому 18 *V. vinifera* был интрогрессирован и другой ген, *Rpv2* (Wiedemann-Merdinoglu et al., 2006). Позднее в хромосоме 18 в районе локализации гена *Rpv2* был картирован ген *Rpv3* (Fischer et al., 2004; Welter et al., 2007). Однако впоследствии было показано, что и гены устойчивости *Rpv2* и *Rpv3* находятся в различных районах хромосомы (Bellin et al., 2009). Исследование устойчивых сортов среди североамериканских представителей рода *Vitis*, обладающих геном *Rpv3*, выявило наличие семи консервативных гаплотипов (Di Gaspero et al., 2012).

Главный локус, *Rpv8*, объясняющий до 86 % фенотипического проявления признака устойчивости к милдью, был картирован на хромосоме 14 (Blasi et al., 2011). Ген *Rpv10* на хромосоме 9 был выявлен в сорте «Solaris», и было показано, что он определяет до 50 % наблюдаемой фенотипической изменчивости и унаследован от *V. amurensis (*Schwander et al., 2012). В этой же работе на хромосоме 5 сорта «Solaris» был описан ген *Rpv11* с минорным эффектом. Другими исследователями на хромосоме 14 был картирован QTL, также унаследованный от *V. amurensis* (Venuti et al., 2013). Этот *QTL*, определяющий 78,7 % фенотипической дисперсии, обозначили *Rpv12*. Однако есть предположения, что локусы *Rpv12* и *Rpv8* являются аллельными вариациями одного и того же гена. В непосредственной близости от *Rpv1* с использованием картирующей популяции «Moscato Bianco» × *V. riparia*

был идентифицирован локус *Rpv13* (Moreira et al., 2011). В ряде работ были описаны QTL на хромосомах 8, 12, 15 и 17, отличающиеся минорными эффектами в отношении патогена милдью (Welter et al., 2007; Bellin et al., 2009; Marguerit et al., 2009; Zyprian et al., 2009; Blasi et al., 2011; Moreira et al., 2011).

Устойчивость к *Erysiphe necator* (оидиум). Заболевание оидиум вызывается аскомицетом *Erysiphe necator* (ранее *Uncinula necator*) (Braun et al., 2002), распространяется по воздуху путем конидиального спороношения. Поскольку инфекция не ограничивается конкретными условиями влажности и температуры, патоген представляет собой глобальную угрозу для виноградарства.

Генетическая устойчивость к оидиуму в основном наблюдается у северо-американской 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* (Alleweldt, Possingham, 1988; Wan et al., 2007).

В генотипах различных видов винограда были идентифицированы несколько локусов, отвечающих за устойчивость к оидиуму, и им присвоены символы *Run* (устойчивость к *Uncinula necator*) и *Ren* (*Erysiphe necator*). Первый из этих локусов, *Run1*, был определен и картирован на хромосоме 12 (Pauquet et al., 2001; Donald et al., 2002; Merdinoglu et al., 2003; Barker et al., 2005). Было установлено, что этот локус тесно связан с локусом *Rpv1* (Merdinoglu et al., 2003). В сорте винограда «Kishmish vatkana» *V. vinifera* на хромосоме 13 был идентифицирован локус *Ren1* (Hoffmann et al., 2008). S. Riaz с коллегами (2011, 2013) определили несколько локусов на хромосоме 18 в различных донорах устойчивости: *Run2.1* (*M. rotundifolia «*Magnolia*»*), *Run2.2* (*M. rotundifolia «*Trayshed*»*) и *Ren4* (*V. romanetii* «C166-043»). Гены *Run2.1* и *Run2.2* были унаследованы от *M. rotundifolia*, но аллели, связанные с двумя фланкирующими маркерами, отличаются для сортов «Trayshed» и «Magnolia». *Run2.1*, *Run2.2* и *Ren4* на генетической карте находятся в той же области на хромосоме 18, что и *Rpv3*. M.A. Dalbó с коллегами (2001) исследовали локус устойчивости на хромосоме 14, позже названный *Ren2*, в популяции, полученной от скрещивания сортов винограда «Horizon» и «Illinois 547-1». Устойчивый родительский сорт «Illinois 547-1» представляет собой гибрид между *V. rupestris* и *V. cinerea*. Локус *Ren3* был идентифицирован на хромосоме 15 в сортах винограда «Regent» *V. vinifera* (Fischer et al., 2004; Akkurt et al., 2007; Welter et al., 2007) и «Villard Blanc» (Akkurt et al., 2007).

Вид *M. rotundifolia* характеризуется комплексной устойчивостью к оидиуму, антракнозу, серой гнили и др. (Olmo, 1986; Olien, 1990). На основе впервые созданной генетической карты *M. rotundifolia* сорта «Regale» с использованием 177 *SSR*-маркеров в группе сцепления 14 впервые был выявлен локус устойчивости к *E. necator* (*Ren5*), обусловливающий 58 % фенотипического проявления признака (Blanc et al., 2012). Примечательно, что *Ren5* находится в доверительном интервале *Rpv8* – локуса устойчивости к милдью из *V. amurensis* (Blasi et al., 2011). Сравнение генетических карт *V. vinifera* ($2n = 38$) и *M. rotundifolia* ($2n = 40$) показало высокую коллинеарность их геномов.

Устойчивость к *Xylella fastidiosa* (болезнь Пирса). Одним из самых вредоносных заболеваний виноградной лозы в Северной Америке является болезнь Пирса (БП), вызываемая бактерией *Xylella fastidiosa*. Зараженные растения погибают от высыхания за несколько лет, после того как сосуды ксилемы блокируются деятельностью бактерий. Устойчивость к БП присутствует у аборигенных американских сортов вида *Vitis*, ген устойчивости (*PdR1*), расположенный в 14-й группе сцепления, был обнаружен у растений вида *V. arizonica* (Riaz et al., 2006). В 2009 г., исследуя две популяции виноградных растений, S. Riaz с коллегами отобрали для маркер-ориентированной селекции три маркера, *VVIP26*, *ctg1026876* и *VMC2a5*, сцепленных с геном *PdR1* (Riaz et al., 2009).

Устойчивость к *Daktulosphaira vitifoliae* (*Phylloxera vastatrix* Planch) (филлоксера). Паразит был завезен из Америки в Европу в середине XIX в. С этого времени селекция винограда направлена на поиск и создание сортов, устойчивых к филлоксере. Корневая форма вредителя наносит ощутимый урон корнесобственным виноградникам не только вида *V. vinifera* L., но и сортам межвидового происхождения. Филлоксероустойчивые подвои, полученные от гибридизации американских диких видов винограда (преимущественно *V. riparia*), были успешно использованы для европейского виноградарства. Так, гибриды *V. berlandieri* × *V. riparia* являются признанными подвойными филлоксероустойчивыми сортами. Сорт «Börner» (гибрид *V. riparia* и *V. cinerea*) проявляет типичную гиперчувствительную реакцию с развитием местного некроза (Van Heeswijck et al., 2003), что проявляется как высокая или абсолютная устойчивость. J. Zhang с коллегами (2009), изучая популяцию, полученную от скрещивания *V3125* (*V. vinifera* «Schiava grossa» × «Riesling») × сорт «Börner», идентифицировали на генетической карте хромосомы 13 локус *Rdv1*. В этой же работе были определены два ДНК-маркера (*Gf13_9*, *VMC8e6*), которые сцеплены с геном *Rdv1* и могут быть использованы для маркер-ориентированной селекции.

Что касается признаков качества, физиологических показателей и особенностей развития растений винограда, в этом направлении значимых результатов пока не много, однако работы активно ведутся.

Пол цветка виноградного растения. Контроль пола растения регулируется одним локусом, обозначенным *Sex* и расположенным во второй группе сцепления (Dalbó et al., 2000). Маркеры, тесно связанные с геном *Sex*, определяющим пол цветка, важны в селекции винограда, особенно в селекционных программах, в которых гены устойчивости к болезням или вредителям передаются от диких двудомных видов *Vitis* в обоеполые растения культурного вида *V. vinifera*. Работами ученых были идентифицированы тесно сцепленные маркеры *VVIb23* и *VVS3* (Dalbó et al., 2000; Riaz et al., 2006; Battilana et al., 2013) и внутригенные маркерные последовательности (Fechter et al., 2012). ДНК-маркеры могут быть использованы в маркер-ориентированной селекции на стадии проростков, для того чтобы определить

нежелательные растения, с мужским типом цветка, и сэкономить, таким образом, время и ресурсы, затрачиваемые в полевых экспериментах.

Структура мякоти ягод. Мутация бесплотности ягоды *flb* (fleshless berry), найденная в сорте винограда «Ugni Blanc» *(V. vinifera)*, ухудшает дифференциацию и разделение внутренних мезокарпических клеток, которые образуют мякоть в ягодах. Эта мутация снижает вес плода в 10 раз без какого-либо влияния на фертильность или размер и количество семян. Для того чтобы определить характер наследования гена *flb* и положение его на молекулярно-генетической карте, были созданы картирующие популяции от скрещивания сортов «Chardonnay» и «Ugni Blanc» (Fernandez et al., 2006). Оценка фенотипического расщепления по типу завязи в потомстве выявила участие в контроле данного признака одного домининантного гена. Были определены связанные с данным геном микросателлитные маркеры, и локус *flb* был картирован в группе сцепления 18.

Бессемянность. Бессемянность винограда – полное отсутствие семян в ягоде или наличие только их зачатков. Существует два типа бессемянности: стеноспермокарпический – семя при опылении образуется, но на каком-то этапе прекращает свое развитие, величина и степень развитости рудиментов семян зависят от сортовых особенностей и условий формирования; партенокарпический – образование ягоды происходит без опыления, рудименты отсутствуют, ягоды при этом округлой формы и мелкого размера.

Бессемянность является одним из самых востребованных признаков столового винограда (*V. vinifera* L.), а разработка новых бессемянных сортов является дорогостоящим и трудоемким процессом. Так, сорт «Sultanina» – один из основных источников признака стеноспермокарпического типа бессемянности в селекции столового винограда, в нем идентифицирован ген *Sdi* как отвечающий за проявление признака бессемянности (Doligez et al., 2002). Исследования данного вопроса определили наличие локуса-ингибитора развития крупных семян (*Sdi*) на хромосоме 18 с доминирующим эффектом бессемянности (Adam-Blondon et al., 2001; Korpas et al., 2009; Mahanil et al., 2012; Akkurt et al., 2013).

Ранее для использования в маркер-ориентированной селекции были разработаны четыре диагностических молекулярных маркера для выявления бессемянных стеноспермокарпических сортов винограда: два SCAR-маркера: SCC8 (Lahogue et al., 1998) и SCF27 (Mejía, Hinrichsen, 2003) и два микросателлитных ген-специфических маркера: VMC7F2 (Cabezas et al., 2006) и VMC6F11(Arroyo-García, Martínez-Zapater, 2004). Несмотря на то что эти маркеры могут быть эффективны для идентификации генов, контролирующих бессемянность, слабое сцепление с локусом *Sdi* и отсутствие амплификации маркеров ограничивают их применение для сортов с различным генетическим происхождением (Adam-Blondon et al., 2001; Korpas et al., 2009).

Достижения в области генетического картирования и использование ДНК-маркеров в процессе традиционной селекции позволили уточнить генетический механизм бессемянности. Наиболее широко распространенная модель, предложенная для генетического контроля развития стеноспермокарпических семян, предполагает участие трех независимых и взаимодополняющих рецессивных генов, регулирующих доминирование локуса ингибирования развития семян (*SDI*) (Costantini et al., 2008). Исследованиями N. Mejía с коллегами (2011) в качестве основного функционального гена-кандидата для признака бессемянности был определен ген *VvAGL11*, относящийся к семейству D-lineage MADS-box. В качестве наиболее полезного маркера для селекционных программ на бессемянность был предложен STS-маркер *p3-VvAGL11*, который относится к регуляторной области *VvAGL11* и включает в себя участок (GAGA)n. Однако разработавшие его авторы указали на необходимость проверки надежности данного маркера на более широком генофонде (Mejía et al., 2011). Маркер был проверен на коллекции из 101 сорта винограда различного генетического происхождения (Bergamini et al., 2013). Наибольшую эффективность для селекции на бессемянность, по мнению J. Li с коллегами (2015), несет совместное применение технологии культуры *in vitro* и маркер-ориентированной селекции.

Применение ДНК-маркеров в селекции винограда

Все более важную роль в последнее время приобретают ДНК-технологии, которые можно эффективно применять для оптимизации селекции, а именно: маркер-ориентированная селекция (marker assisted selection, MAS). Некоторые инструменты маркер-ориентированной селекции уже становятся популярными. Маркеры, связанные с генами резистентности к болезням, в настоящее время используются для отбраковывания восприимчивых сеянцев на начальном этапе крупномасштабных селекционных программ, проводимых в Германии, Италии и США (Di Gaspero et al., 2007; Eibach et al., 2007; Rias et al., 2008). Это один из немногих методов для ежегодного сканирования тысячи новых генотипов, так как выращивание многолетних древесных культур требует затраты времени, площадей и труда, применения сложных протоколов фенотипирования.

Использование маркеров для пирамидирования генов является одним из важных преимуществ маркер-ориентированной селекции, по сравнению с методами традиционной селекции. Так, одним из примеров успешного практического применения молекулярных маркеров в селекции винограда является работа немецких ученых по пирамидированию генов устойчивости в потомстве, полученном от скрещивания сортов «VHR 3082-1-42» и «Regent» (Eibach et al., 2007). VHR 3082-1-42 (*Muscadinia rotundifolia* × *Vitis vinifera*) несет гены *Run1*, определяющий устойчивость к оидиуму, и *Rpv1*, связанный с устойчивостью к милдью (Pauquet et al., 2001). Сорт «Regent», выпущенный в Германии в 1996 г. для промышленного возделывания, обладающий комплексной устойчивостью, несет гены *Rpv3* и *Ren3*, контролирующие устойчивость к милдью и оидиуму. Из потомства F_2 с помощью молекулярных маркеров к этим генам были отобраны образцы, содержащие оба гена устойчивости.

Сравнение фенотипических данных с результатами молекулярного анализа показало четкую зависимость между степенью устойчивости и наличием аллелей генов резистентности (Eibach et al., 2007).

Успехи в области молекулярной генетики винограда создают благоприятную среду для более активного использования ДНК-маркерных технологий и в российской науке. Секвенирование генома и клонирование генов позволяют создавать ДНК-маркеры для практической селекции и проводить научно-исследовательскую работу с применением молекулярно-генетических методов. Уже разработанные маркеры хозяйственно ценных генов могут быть апробированы на генофонде отечественных сортов, что раскроет эффективность конкретных маркерных систем для исследования образцов различного происхождения. Идентификация генов устойчивости к патогенам с помощью ДНК-маркеров в существующих коллекциях сортов и форм винограда сформирует более углубленные знания о накопленном генофонде и перспективах его использования в селекционном процессе.

Conflct of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

Adam-Blondon A.F., Lahogue-Esnault F., Bouquet A., Boursiquot J.M., This P. Usefulness of two SCAR markers for marker-assisted selection of seedless grapevine cultivars. Vitis. 2001;40(3):147-156.

Akkurt M., Cakir A., Shidfar M., Mutaf F., Söylemezoğlu G. Using seedlessness-related molecular markers in grapevine breeding for seedlessness via marker-assisted selection into Muscat of Hamburg × Sultani progeny. Turk. J. Biol. 2013;37:101-105. DOI 10.3906/biy-1206-31.

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. Breeding. 2007;19(2):103-111. DOI 10.1007/s11032-006-9047-9.

Alleweldt G., Possingham J.V. Progress in grapevine breeding. Theor. Appl. Genet. 1988;75:669-673. DOI 10.1007/BF00265585.

Arrigo N., Arnold C. Naturalised Vitis rootstocks in Europe and consequences to native wild grapevine. PLoS ONE. 2007;2(6):e521. DOI 10.1371/journal.pone.0000521.

Arroyo-García R., Martínez-Zapater J.M. Development and characterization of new microsatellite markers for grape. Vitis. 2004;43(4):175.

Barker C.L., Donald T., Pauquet J., Ratnaparkhe M.B., Bouquet A., Adam-Blondon A.F., Dry I. Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, *Run1*, using a bacterial artificial chromosome library. Theor. Appl. Genet. 2005;111(2):370-377. DOI 10.1007/s00122-005-2030-8.

Battilana J., Costantini L., Emanuelli F., Sevini F., Segala C., Moser S., Grando M.S. The 1-deoxy-d-xylulose 5-phosphate synthase gene co-localizes with a major QTL affecting monoterpene content in grapevine. Theor. Appl. Genet. 2009;118(4):653-669. DOI 10.1007/s00122-008-0927-8.

Battilana J., Lorenzi S., Moreira F.M., Moreno-Sanz P., Failla O., Emanuelli F., Grando M.S. Linkage mapping and molecular diversity at the flower sex locus in wild and cultivated grapevine reveal a prominent SSR haplotype in hermaphrodite plants. Mol. Biotechnol. 2013;54(3):1031-1037. DOI 10.1007/s12033-013-9657-5.

Bellin D., Peressotti E., Merdinoglu D., Wiedemann-Merdinoglu S., Adam-Blondon A.F., Cipriani G., Di Gaspero G. Resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine «Bianca» is controlled by a major dominant gene causing localised necrosis at the infection site. Theor. Appl. Genet. 2009;120(1):163-176. DOI 10.1007/s00122-009-1167-2.

Bergamini C., Cardone M.F., Anaclerio A., Perniola R., Pichierri A., Genghi R., Antonacci D. Validation assay of p3_VvAGL11 marker in a wide range of genetic background for early selection of stenospermocarpy in *Vitis vinifera* L. Mol. Biotechnol. 2013;54(3):1021-1030. DOI 10.1007/s12033-013-9654-8.

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;125(8):1663-1675. DOI 10.1007/s00122-012-1942-3.

Blasi P., Blanc S., Wiedemann-Merdinoglu S., Prado E., Rühl E.H., Mestre P., Merdinoglu D. Construction of a reference linkage map of *Vitis amurensis* and genetic mapping of *Rpv8*, a locus conferring resistance to grapevine downy mildew. Theor. Appl. Genet. 2011;123(1):43-53. DOI 10.1007/s00122-011-1565-0.

Braun U., Cook R.T.A., Inman A.J., Shin H.D. The taxonomy of the powdery mildew fungi. The powdery mildews: a comprehensive treatise. Eds R.R. Belanger, W.R. Bushnell, A.J. Dik, T.L.W. Carver. St Paul: APS Press, 2002:13-45.

Cabezas J.A., Cervera M.T., Ruiz-García L., Carreño J., Martínez-Zapater J.M. A genetic analysis of seed and berry weight in grapevine. Genome. 2006;49(12):1572-1585. DOI 10.1139/g06-122.

Cadle-Davidson L. Variation within and between *Vitis spp.* for foliar resistance to the downy mildew pathogen *Plasmopara viticola.* Plant Dis. 2008;92:1577-1584. DOI 10.1094/ PDIS-92-11-1577.

Cipriani G., Marrazzo M.T., Di Gaspero G., Pfeiffer A., Morgante M., Testolin R. A set of microsatellite markers with long core repeat optimized for grape (*Vitis* spp.) genotyping. BMC Plant Biol. 2008;8(1):127. DOI 10.1186/1471-2229-8-127.

Costantini L., Battilana J., Lamaj F., Fanizza G., Grando M.S. Berry and phenology-related traits in grapevine (*Vitis vinifera* L.): from quantitative trait loci to underlying genes. BMC Plant Biol. 2008;8(38):17. DOI 10.1186/1471-2229-8-38.

Dalbó M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Steinkellner H., Sefc K.M., Reisch B.I. A gene controlling sex in grapevines placed on a molecular marker-based genetic map. Genome. 2000;43(2):333-340. DOI 10.1139/g99-136.

Dalbó M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Wilcox W.F., Reisch B.I. Marker-assisted selection for powdery mildew resistance in grapes. J. Am. Soc. Horticult. Sci. 2001;126(1):83-89.

Di Gaspero G., Cipriani G., Adam-Blondon A.F., Testolin R. Linkage maps of grapevine displaying the chromosomal locations of 420 microsatellite markers and 82 markers from R-gene candidates. Theor. Appl. Genet. 2007;114:1249-1263. DOI 10.1007/s00122-007-0516-2.

Di Gaspero G., Copetti D., Coleman C., Diego Castellarin S., 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;124:227-286. DOI 10.1007/s00122-011-1703-8.

Doligez A., Bouquet A., Danglot Y., Lahogue F., Riaz S., Meredith C., 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(5):780-795. DOI 10.1007/s00122-002-0951-z.

Donald T.M., Pellerone F., Adam-Blondon A.-F., Bouquet A., Thomas M.R., Dry I.B. Identification of resistance gene analogs linked to a powdery mildew resistance locus in grapevine. Theor. Appl. Genet. 2002;104:610-618. DOI 10.1007/s00122-001-0768-1.

Duchêne E., Butterlin G., Claudel P., Dumas V., Jaegli N., Merdinoglu D. A grapevine (*Vitis vinifera* L.) deoxy-D-xylulose synthase gene colocates with a major quantitative trait loci for terpenol content. Theor. Appl. Genet. 2009;118(3):541-552. DOI 10.1007/s00122-008-0919-8.

Eibach R., Zyprian E., Welter L., Töpfer R. The use of molecular markers for pyramiding resistance genes in grapevine breeding. Vitis. 2007;46:120-124.

Fechter I., Hausmann L., Daum M., Sörensen T.R., Viehöver P., Weisshaar B., Töpfer R. Candidate genes within a 143 kb region of the flower sex locus in Vitis. Mol. Genet. Genomics. 2012;287(3):247-259. DOI 10.1007/s00438-012-0674-z.

Fernandez L., Doligez A., Lopez G., Thomas M.R., Bouquet A., Torregrosa L. Somatic chimerism, genetic inheritance, and mapping of the fleshless berry (flb) mutation in grapevine (Vitis vinifera L.). Genome. 2006;49(7):721-728. DOI 10.1139/G06-034.

Fischer B.M., Salakhutdinov I., Akkurt M., Eibach R., Edwards K.J., Töpfer R., Zyprian E.M. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine. Theor. Appl. Genet. 2004;108(3):501-515. DOI 10.1007/s00122-003-1445-3.

Hoffmann S., Di Gaspero G., Kovács L., Howard S., Kiss E., Galbács Z., Testolin R., Kozma P. Resistance to Erysiphe necator in the grapevine «Kishmish vatkana» is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth. Theor. Appl. Genet. 2008;116(3):427-438. DOI 10.1007/s00122-007-0680-4.

Hwang C.F., Xu K., Hu R., Zhou R., Riaz S., Walker M.A. Cloning and characterization of *XiR1*, a locus responsible for dagger nematode resistance in grape. Theor. Appl. Genet. 2010;121(4):789-799. DOI 10.1007/s00122-010-1349-y.

Jaillon O., Aury J.M., Noel B., Policriti A., Clepet C., Casagrande A., Valle G. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. Nature. 2007;449(7161):463-467. DOI 10.1038/nature06148.

Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(4/2):1044-1054.

Konarev V.G. Belki rastenij kak geneticheskie markery [Protein Plants as Genetic Markers]. M, Kolos Publ., 1983.

Korpas A., Baranek M., Pidra M., Hradilik J. Behaviour of two SCAR markers for seedlessness within Central European varieties of grapevine. Vitis. 2009;48(1):33.

Kuczmog A., Galambos A., Horvath S., Martai A., Kozma P., Szegedi E., Putnoky P. Mapping of crown gall resistance locus *Rcg1* in grapevine. Theor. Appl. Genet. 2012;125(7):1565-1574. DOI 10.1007/s00122-012-1935-2.

Lahogue F., This P., Bouquet A. Identification of a codominant scar marker linked to the seedlessness character in grapevine. Theor. Appl. Genet. 1998;97(5-6):950-959. DOI 10.1007/s001220050976.

Li J., Wang X.H., Wang X.P., Wang Y.J. Embryo rescue technique and its applications for seedless breeding in grape. Plant Cell Tiss. Org. 2015;120(3):861-880. DOI 10.1007/s11240-014-0656-4.

Lowe K.M., Walker M.A. Genetic linkage map of the interspecific grape rootstock cross Ramsey (*Vitis champinii*) × Riparia Gloire (*Vitis riparia*). Theor. Appl. Genet. 2006;112:1582-1592. DOI 10.1007/s00122-006-0264-8.

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;124(1):23-33. DOI 10.1007/s00122-011-1684-7.

Marguerit E., Boury C., Manicki A., Donnart M., Butterlin G., Némorin A., Decroocq S. Genetic dissection of sex determinism, inflorescence morphology and downy mildew resistance in grapevine. Theor. Appl. Genet. 2009;118(7):1261-1278. DOI 10.1007/s00122-009-0979-4.

Martínez-Zapater J.M., Carmona M.J., Díaz-Riquelme J., Fernández I., Lijavetzky D. Grapevine genetics after the genome sequence: Challenges and limitations. Australas. J. Grape Wine Res. 2010;16(s1):33-46. DOI 10.1111/j.1755-0238.2009.00073.x.

Mejía N., Gebauer M., Muñoz L., Hewstone N., Muñoz C., Hinrichsen P. Identification of QTLs for seedlessness, berry size, and ripening date in a seedless × seedless table grape progeny. Am. J. Enol. Viticult. 2007;58(4):499-507.

Mejía N., Hinrichsen P. A new, highly assertive scar marker potentially useful to assist selection for seedlessness in table grape breeding. Acta Horticulturae: Proc. the 8th Int. Conf. on Grape Genetics and Breeding. 2003;603:559-564. DOI 10.17660/ActaHortic.2003.603.74.

Mejía N., Soto B., Guerrero M., Casanueva X., Houel C., de los Ángeles Miccono M., Ramos R, Le Cunff L., Boursiquot J.-M., Hinrichsen P., Adam-Blondon A.-F. Molecular, genetic and transcriptional evidence for a role of VvAGL11 in stenospermocarpic seedlessness in grapevine. BMC Plant Biol. 2011;11:57-18. DOI 10.1186/1471-2229-11-57.

Merdinoglu D., Wiedeman-Merdinoglu S., Coste P., Dumas V., Haetty S., Butterlin G., Greif C. Genetic analysis of downy mildew resistance derived from Muscadinia rotundifolia. ISHS Acta Horticulturae: VIII Int. Conf. on Grape Genetics and Breeding. Hungary, Kecskemet. 2003;2:451-456. DOI 10.17660/ActaHortic.2003.603.57.

Moreira F.M., Madini A., Marino R., Zulini L., Stefanini M., Velasco R., Grando M.S. Genetic linkage maps of two interspecific grape crosses (*Vitis spp.*) used to localize quantitative trait loci for downy mildew resistance. Tree Genet. Genomes. 2011;7(1):153-167. DOI 10.1007/s11295-010-0322-x.

Olien W.C. The muscadine grape: Botany, viticulture, history and current industry. Hort Sci. 1990;25:732-739.

Olmo H.P. The potential role of (*Vinifera* × *Rotundifolia*) hybrids in grape variety improvement. Experientia. 1986;42:921-926. DOI 10.1007/BF01941769.

Pauquet J., Bouquet A., This P., Adam-Blondon A.-F. 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. Theor. Appl. Genet. 2001;103:1201-1210. DOI 10.1007/s001220100664.

Rex F., Fechter I., Hausmann L., Töpfer R. QTL mapping of black rot (*Guignardia bidwellii*) resistance in the grapevine rootstock «Börner» (*V. riparia* Gm183 × *V. cinerea* Arnold). Theor. Appl. Genet. 2014;127(7):1667-1677. DOI 10.1007/s00122-014-2329-4.

Riaz S., Boursiquot J.M., Dangl G.S., Lacombe T., Laucou V., Tenscher A.C., Walker M.A. Identification of mildew resistance in wild and cultivated Central Asian grape germplasm. BMC Plant Biol. 2013;13(149):21.

Riaz S., Krivanek A.F., Xu K., Walker M.A. Refined mapping of the Pierce's disease resistance locus, *PdR1*, and *Sex* on an extended genetic map of *Vitis rupestris* × *V. arizonica*. Theor. Appl. Genet. 2006;113(7):1317-1329. DOI 10.1007/s00122-006-0385-0.

Riaz S., Tenscher A.C., Graziani R., Krivanek A.F., Ramming D.W., Walker M.A. Using marker-assisted selection to breed Pierce's disease-resistant grapes. Am. J. Enol. Viticult. 2009;60(2):199-207. DOI 10.1007/s00122-010-1511-6.

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;122(6):1059-1073. DOI 10.1007/s00122-010-1511-6.

Riaz S., Tenscher A.C., Rubin J., Graziani R., Pao S.S., Walker M.A. Fine-scale genetic mapping of two Pierce's disease resistance loci and a major segregation distortion region on chromosome 14 of grape. Theor. Appl. Genet. 2008;117(5):671-681. DOI 10.1007/s00122-008-0802-7.

Schwander F., Eibach R., Fechter I., Hausmann L., Zyprian E., Töpfer R. *Rpv10*: a new locus from the Asian Vitis gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine. Theor. Appl. Genet. 2012;124(1):163-176. DOI 10.1007/s00122-011-1695-4.

Schwander F., Eibach R., Zyprian E., Töpfer R. Localisation and fine-mapping of the downy mildew resistance locus *Rpv10* in grapevine. Berichte aus dem Julius Kühn-Institut. 2011;162:23.

Staudt G., Kassemeyer H.H. Evaluation of downy mildew resistance in various accessions of wild *Vitis species*. Vitis. 1995;34:225-228.

This P., Lacombe T., Thomas M.R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes. Trends Genet. 2006;22(9):511-519. DOI 10.1016/j.tig.2006.07.008.

Van Heeswijck R., Bondar A., Croser L., Franks T., Kellow A., Powell K. Molecular and cellular events during the interaction of

phylloxera with grapevine roots. Proc. Phylloxera Infested Vineyards. Eds E.H. Rühl, J. Schmid. Acta Hort. 2003;617:13-15. DOI 10.17660/ActaHortic.2003.617.1.

Velasco R., Zharkikh A., Troggio M., Cartwright D.A., Cestaro A., Pruss D., Skolnick M. A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety. PLoS ONE. 2007;2(12):e1326. DOI 10.1371/journal.pone.0001326.

Venuti S., Copetti D., Foria S., Falginella L., Hoffmann S., Bellin D., Di Gaspero D. Historical introgression of the downy mildew resistance gene *Rpv12* from the Asian species *Vitis amurensis* into grapevine varieties. PLoS ONE. 2013;8(4):1-7. DOI 10.1371/journal.pone. 0061228.

Wan Y., Schwaninger H., He P., Wang Y. Comparison of resistance to powdery mildew and downy mildew in Chinese wild grapes. Vitis. 2007;46:132-136.

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. Breeding. 2007;20(4):359-374. DOI 10.1007/s11032-007-9097-7.

Wiedemann-Merdinoglu S., Prado E., Schneider C., Coste P., On-Imus C., Dumas V., Merdinoglu D. Resistance to downy mildew derived from *Muscadinia rotunfifolia*: genetic analysis and use of molecular markers for breeding. Proc. 5th Int. Workshop on Grapevine Downy Mildew and Powdery Mildew. 2006:18-23.

Xu K., Riaz S., Roncoroni N.C., Jin Y., Hu R., Zhou R., Walker M.A. Genetic and QTL analysis of resistance to *Xiphinema index* in a grapevine cross. Theor. Appl. Genet. 2008;116(2):305-311. DOI 10.1007/s00122-007-0670-6.

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. Theor. Appl. Genet. 2009;119(6):1039-1051. DOI 10.1007/s00122-009-1107-1.

Zyprian E.M., Welter L.J., Akkurt M., Ebert S., Salakhutdinov I., Gokturk-Baydar N., Eibach R., Topfer R. Genetic analysis of fungal disease resistance in grapevine. Acta Hort. 2009;827:535-538. DOI 10.17660/ActaHortic.2009.827.93.