

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Генетический полиморфизм аборигенных абхазских сортов винограда

Е.Т. Ильницкая¹✉, М.В. Макаркина¹, И.В. Степанов¹, И.И. Супрун¹, С.В. Токмаков¹, В.Ш. Айба², М.А. Авидзба², В.К. Котляр¹

¹ Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия

² Институт сельского хозяйства Академии наук Абхазии, Сухум, Абхазия

✉ Ilnitskaya79@mail.ru

Аннотация. Аборигенные сорта винограда различных стран мира – важная часть генофонда культуры. Особый интерес вызывают генотипы наиболее древних регионов виноградарства. Территории субтропической зоны Грузии и центральной части Абхазии относят к одному из центров возникновения культурной виноградной лозы. Целью работы было генотипирование аборигенных абхазских сортов винограда, изучение их генетического разнообразия на основе данных ДНК-профилеирования и сравнение с генотипами местных сортов других регионов виноградарства. Образцы растений были отобраны на территории Республики Абхазия в частных подворьях и в коллекции агрофирмы «Вина и воды Абхазии». Генотипирование абхазских сортов Авасирхва, Агбиз, Ажапш, Ажизхква, Ажикваца, Атвиж, Атыркуаж, Ачкыкаж, Качич выполнено с помощью 14 ДНК-маркеров, девять из которых являются стандартными микросателлитными маркерами, рекомендованными для паспортизации сортов винограда. Для уточнения размеров идентифицированных аллелей в работе использовали ДНК сортов винограда с известным аллельным составом по анализируемым локусам. Статистический анализ данных показал, что фактическая гетерозиготность по анализируемым локусам превысила ожидаемую, что говорит о генетическом полиморфизме исследуемой выборки сортов. Оценка генетического сходства внутри анализируемой группы по результатам генотипирования по 14 локусам показала отличие сортов Качич и Ажапш от остальных абхазских сортов. Полученные ДНК-профили абхазских сортов были проверены на предмет соответствия ДНК-паспортам сортов винограда, представленных в международной базе данных. Грузинские сорта Ажизхква и Цица оказались синонимами по паспортам ДНК; у двух сортов из базы данных (итальянский *Albana bianca* и грузинский *Оджалеси*) обнаружены отличия в ДНК-паспортах от сортов Атыркуаж и Ажикваца соответственно только по одному аллелю. При сравнении идентифицированных абхазских генотипов винограда показано их отличие от выборки дагестанских, донских, греческих, турецких, итальянских, испанских и французских сортов и генетическое сходство с генотипами винограда Грузии.

Ключевые слова: *Vitis vinifera* L.; местные сорта винограда; генетическое разнообразие; SSR-локусы.

Для цитирования: Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Степанов И.В., Супрун И.И., Токмаков С.В., Айба В.Ш., Авидзба М.А., Котляр В.К. Генетический полиморфизм аборигенных абхазских сортов винограда. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(8):797-804. DOI 10.18699/VJ21.092

Genetic polymorphism of local Abkhazian grape cultivars

Е.Т. Ilnitskaya¹✉, M.V. Makarkina¹, I.V. Stepanov¹, I.I. Suprun¹, S.V. Tokmakov¹, V.Ch. Aiba², M.A. Avidzba², V.K. Kotlyar¹

¹ North-Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Winemaking, Krasnodar, Russia

² Institute of Agriculture of the Academy of Sciences of Abkhazia, Sukhum, Abkhazia

✉ Ilnitskaya79@mail.ru

Abstract. Local grape cultivars from different countries of the world are an important part of the gene pool of this culture. Of particular interest are the genotypes of the most ancient regions of viticulture. The territories of the subtropical zone of Georgia and the central part of Abkhazia belong to one of the centers of origin of the cultural grapevine. The purpose of the work was to genotype native Abkhazian grape cultivars, to study their genetic diversity based on DNA profiling data and to compare them with the genotypes of local varieties of other viticultural regions. Samples of plants were taken on the territory of the Republic of Abkhazia in private farmsteads and in the collection of the agricultural firm "Vina i Vody Abkhazii" ("Wines and Waters of Abkhazia"). The genotyping of the Abkhazian cultivars Avasirhva, Agbizh, Azhapsh, Azhizhkvakva, Azhikvaca, Atvizh, Atyrkuazh, Achkykazh, Kachich was carried out using 14 DNA markers, 9 of which are standard microsatellite markers recommended for the identification of grape varieties. To improve our knowledge about the sizes of the identified alleles, we used the DNA of grape cultivars with a known allelic composition at the analyzed loci. Statistical analysis of the data showed that the observed heterozygosity for the analyzed loci exceeded expected values, which indicates a genetic polymorphism of the studied sample of varieties. Evaluation of genetic similarity within the analyzed group based on the results of genotyping at 14 loci showed that the cultivars Kachich and Azhapsh differed from the other Abkhazian varieties. The obtained DNA profiles of the Abkhazian cultivars were checked for compliance with DNA-fingerprints of grape varieties in the *Vitis* International Variety Catalogue. The Georgian varieties Azhizhkvakva and Tsitska turned out to be synonyms according to DNA profiles, two varieties from

the Database (Italian Albana bianca and Georgian Ojaleshi) have differences in DNA-fingerprints from the varieties Atyrkuazh and Azhikvatsa only in one allele, respectively. When comparing the identified Abkhazian grape genotypes, their difference from the sample of Dagestan, Don, Greek, Turkish, Italian, Spanish, and French varieties and genetic similarity with the genotypes of Georgian grapes were shown.

Key words: *Vitis vinifera* L.; local grape varieties; genetic diversity; SSR-loci.

For citation: Il'nitskaya E.T., Makarkina M.V., Stepanov I.V., Suprun I.I., Tokmakov S.V., Aiba V.Ch., Avidzba M.A., Kotlyar V.K. Genetic polymorphism of local Abkhazian grape cultivars. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(8):797-804. DOI 10.18699/VJ21.092

Введение

Виноград *Vitis vinifera* L. возделывается человеком уже около 5000 лет и в настоящее время является наиболее экономически значимой плодово-ягодной культурой. Аборигенные сорта различных регионов мира – важная часть генофонда культуры. Повышенный интерес вызывают генотипы древнейших регионов виноградарства. Западное Закавказье и, особенно, субтропическая зона Грузии и центральная часть Абхазии признаны одним из центров возникновения культурной виноградной лозы. В этих регионах существует множество древних аборигенных сортов и встречаются дикие лозы винограда.

Для оценки разнообразия генофонда культурных растений, в том числе винограда, широко применяют молекулярно-генетические методы. Наиболее часто для этих целей используют микросателлитные (SSR) маркеры. Для ДНК-паспортизации генотипов винограда разработан стандартный набор из девяти микросателлитных локусов (Bowers et al., 1999; This et al., 2004; VIVC, 2021). Использование ДНК-маркеров при идентификации сортов винограда и изучении их полиморфизма позволило прояснить многие вопросы в отношении одноименных сортов-омонимов, а также выявить одинаковые генотипы с разными наименованиями-синонимами, определить наиболее генетически близкие и отдаленные формы (Crespan, Milani, 2001; Fossati et al., 2001; Vokurka et al., 2003; Santiago et al., 2005; Moreno-Sanz et al., 2008; Cipriani et al., 2010; Гориславец и др., 2015; Raimondi et al., 2015; Mandić et al., 2019; Papapetrou et al., 2020; Pastore et al., 2020). Например, при помощи генетического анализа 35 автохтонных сортов Боснии и Герцеговины по девяти стандартным микросателлитным локусам было обнаружено несколько синонимов и омонимов. Сравнение генотипов из Боснии и Герцеговины с сортами винограда Хорватии также выявило синонимы и омонимы среди этих двух групп (Mandić et al., 2019).

При проведении ПЦР-анализа крымских аборигенных сортов было обнаружено, что сорта Шабаш, Манжил ал и Шабаш крупноягодный имеют идентичные ДНК-профили. Сорт Шабаш крупноягодный является клоном сорта Шабаш, а сорт Манжил ал – это синоним сорта Шабаш (Гориславец и др., 2015).

Сто семьдесят восемь сортов винограда, от широко культивируемых до почти исчезнувших, собранных в Эмилии-Романье (Северная Италия), были проанализированы по 10 микросателлитным маркерам (Pastore et al., 2020). Полученные данные показали, что в регионе встречаются сорта, которые культивируются в других районах Италии и в других странах, но под иными, местными наименованиями. Также были выявлены и уникальные генотипы; 62 из 122 идентифицированных уникальных генотипов

не описаны в литературе, за исключением упоминаний в исторических документах. Вероятно, они принадлежат к местному генофонду и, возможно, являются автохтонами этого региона.

Коллекция из 1005 образцов винограда была генотипирована по 34 микросателлитным локусам (SSR) с целью анализа генетического разнообразия и изучения происхождения (Cipriani et al., 2010). Сравнение молекулярных профилей выявило 200 групп синонимии. Коррекция списка с учетом полных синонимов сократила базу данных до 745 уникальных генотипов.

Виноградарство и виноделие имеют особое значение для народа Абхазии. О древности виноградарства и виноделия этого края свидетельствует множество археологических и палеоботанических находок (Чамагуа, 1968). Здесь даже существует местный тип ведения культуры винограда – маглари (возделывание лиан на деревьях). Автохтонным сортам Абхазии характерны поздний период созревания и способность к длительному сохранению урожая на кустах. Славу абхазских вин в основном связывают с сортами Ауасырхуа (Авасирхва), Качич (Качичи), Амлаху.

В истории виноградарства Абхазии были периоды, обусловленные политическими и экономическими причинами, когда данная отрасль то усиленно развивалась, то приходила в упадок. Наибольший урон был нанесен при появлении в регионе филлоксеры: насаждения местных сортов активно уничтожались, значительные площади были засажены устойчивым американским сортом Изабелла. Многие сорта были утеряны и сохраняются в частных подворьях единичными кустами. Однако в последнее время интерес к аборигенным сортам растет, и молекулярно-генетические исследования могут быть использованы для ДНК-профилирования (паспортизации) местных сортов, оценки полиморфизма генотипов, уточнения происхождения неизвестных форм.

Целью исследования были генотипирование абхазских сортов винограда и оценка генетического разнообразия изученной выборки на основе полиморфизма микросателлитных локусов.

Материалы и методы

В работу были взяты растения, соответствующие ампелографическим описаниям абхазских сортов, приведенным в ампелографии (Ампелография СССР..., 1953, 1954, 1963, 1970). Некоторые образцы сортов, включенных в исследование, собраны в нескольких географических точках Абхазии (Качич, Авасирхва, Агбиж), другие взяты из коллекции агрофирмы ООО «Вина и воды Абхазии» (Атыркуаж, Аживкаца, Ативижь, Аживкваква, Ачкыкажь, Ажапшь) (табл. 1).

Таблица 1. Список сортов винограда, использованных в исследовании

№ п/п	Сорт	Страна происхождения	№ п/п	Сорт	Страна происхождения
1	Наринс	Турция	34	Сибирьковский	Дон (Россия)
2	Василико		35	Цимлянский черный	
3	Бойязкере		36	Варюшкин	
4	Япынджак		37	Красностоп золотовский	
5	Папазкарасы		38	Брусковатенький	
6	Хасандеде		39	Шилохвостый	
7	Хороз Караси		40	Каберне Совиньон	Франция
8	Ачлади	Греция	41	Шардоне	
9	Котсифали		42	Мерло	
10	Мандилария		43	Совиньон Блан	
11	Акики		44	Алиготе	
12	Дафни		45	Пино нуар	
13	Фокиано		46	Монтепульчано	Италия
14	Какотругис		47	Санджовезе	
15	Мцване кахури	Грузия	48	Неббиоло	
16	Ркацители		49	Лакрима	
17	Тавквери		50	Верментино	
18	Цоликоури		51	Гарганега	
19	Александраули		52	Темпранильо	Испания
20	Чинури		53	Парельяда	
21	Оджалеша		54	Скьява грасса	
22	Саперави		55	Гарнача	
23	Месхури мцване		56	Альбилло	
24	Алый Терский	Дагестан (Россия)	57	Залема	
25	Асыл Кара		58	Качич	Абхазия
26	Риш баба		59	Атыркуажь	
27	Сарах		60	Авасирхва	
28	Шавраны		61	Атвижь	
29	Баят Капы		62	Ажижквакв	
30	Агадаи		63	Ачкыкажь	
31	Гок ала		64	Ажапшь	
32	Тавлинский поздний		65	Агбиж	
33	Кукановский	Дон (Россия)	66	Ажикваца	

ДНК выделяли из листьев коронки однолетних побегов трех-пяти типичных растений сорта методом на основе ЦТАБ-буфера (Rogers, Bendich, 1985). Для ДНК-паспортизации использовали стандартный набор из девяти микросателлитных (SSR) маркеров, рекомендованный для идентификации генотипов винограда (Bowers et al., 1999; This et al., 2004; VIVC, 2021). Для более полной оценки полиморфизма изучаемой выборки дополнительно включили в работу пять SSR-маркеров (UDV737, GF09-46, ScORGF15-02, GF15-42, CenGen6) (Di Gaspero et al., 2012; Schwander et al., 2012; van Heerden et al., 2014; Zender et al., 2017). ДНК-фингерпринтинг сортов Ажижквакв,

Качич и Авасирхва по девяти стандартным микросателлитным локусам был выполнен нами ранее (Ильницкая и др., 2019–2021).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в реакционной смеси объемом 20 мкл, содержащей 50 нг геномной ДНК, 1.5 единицы Taq-полимеразы, 1× буфер для Taq-полимеразы с сульфатом аммония и магнием, 2 mM MgCl₂, по 0.2 mM каждого dNTP (дезоксинуклеотидтрифосфаты) («СибЭнзим-М», Москва) и 200 мкМ каждого из праймеров (ООО «Синтол», Москва), с использованием прибора BioRad (США), придерживаясь следующего протокола: начальная денатурация – 10 с при

+95 °C; далее 34 цикла синтеза: денатурация – 10 с при +95 °C, отжиг праймеров – 30 с при +55 °C для маркеров VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, UDV737, CenGen6, при +58 °C для VrZAG62, VrZAG79, ScORGF15-02, GF15-42, при +60 °C для VVMD25, VVMD28, VVMD32, GF09-46, элонгация – 30 с при +72 °C; завершающий цикл (финальная элонгация) – 3 мин при +72 °C.

Разделение и анализ длин продуктов ПЦР осуществляли методом капиллярного электрофореза с помощью генетического анализатора ABI Prism 3130. Амплифицированные фрагменты выравнивали относительно контрольных (референсных) генотипов, включенных нами в работу, с известным аллельным составом по анализируемым локусам: Пино нуар (для маркеров VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79), Саперави северный (GF09-46), Seyve Vilar 12-375 (UDV737), Регент (ScORGF15-02, GF15-42, CenGen6).

Статистическую обработку данных полиморфизма локусов в исследованной выборке сортов проводили в программе GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2012). Оценка генетических взаимосвязей была выполнена в программе PAST 2.17c с помощью метода попарного внутригруппового невзвешенного среднего (UPGMA) и метода главных координат (PCoA) (Hammer et al., 2001).

Для изучения генетического сходства автохтонных сортов Абхазии с местным генофондом винограда других зон виноградарства в работу включили выборку сортов, которые относятся к аборигенным формам Грузии, Греции, Дагестана, Дона (Ростовская область РФ), Испании, Италии, Франции, Турции (см. табл. 1). Указанные регионы вино-

градарства также имеют древнюю историю возделывания культуры *V. vinifera* L., географическую близость или исторические связи с Абхазией. ДНК-профили генотипов местных сортов по девяти SSR-локусам, стандартным для генотипирования *V. vinifera*, взяты нами из международной базы данных *Vitis* International Variety Catalogue (VIVC). Байесовский анализ проведен в программе Structure 2.3.4 с использованием 66 генотипов (см. табл. 1), оптимальное число кластеров установлено методом Evanno, расчет выполнен в онлайн-программе Structure Harvester (Evanno et al., 2005; Earl, vonHoldt, 2012).

Результаты и обсуждение

Результаты генотипирования девяти абхазских сортов винограда (Качич, Атыркуажь, Авасирхва, Атвижь, Ажижквква, Ачкыкажь, Ажапшь, Агбиж, Ажикваца) по 14 микросателлитным локусам представлены в табл. 2. Идентифицированные профили каждого сорта по девяти SSR-локусам (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79) были проверены в международной базе данных ДНК-паспортов сортов винограда *Vitis* International Variety Catalogue (VIVC, 2021). Выявлено, что аллельный состав ДНК-профиля сорта винограда Ажижквква по девяти микросателлитным локусам полностью соответствует ДНК-профилю грузинского аборигенного сорта винограда Цицка, представленному в базе данных (Ильницкая и др., 2021). Указанные сорта схожи по фенотипическим признакам и, возможно, являются сортами-синонимами или клоновыми вариациями. ДНК-профиль сорта винограда Ажикваца тоже показал близкое соответствие ДНК-профилю грузин-

Таблица 2. ДНК-профили абхазских сортов винограда

Сорт	Длина фрагмента, п. н.													
	VVS2	VVMD5	VVMD7	VVMD25	VVMD27	VVMD28	VVMD32	VrZAG62	VrZAG79	UDV737	GF09-46	ScORGF15-02	GF15-42	CenGen6
Качич	153	234	239	239	186	234	262	194	237	291	395	240	179	271
	155	240	249	267	193	248	272	196	255	291	425	240	185	285
Атыркуажь	133	228	247	241	180	234	250	194	237	295	425	195	177	263
	143	234	249	255	190	236	272	200	251	295	425	240	177	277
Авасирхва	141	234	239	239	184	234	248	200	251	285	395	240	193	273
	145	242	249	249	190	248	262	204	257	285	413	240	199	299
Атвижь	137	228	239	239	184	236	258	188	251	285	413	240	193	263
	145	234	239	249	193	236	262	188	255	295	425	240	199	301
Ажижквква	143	228	239	239	186	236	262	194	251	285	423	240	193	273
	145	236	253	255	188	258	272	196	251	289	425	240	197	277
Ачкыкажь	143	228	239	239	186	236	262	200	251	285	395	240	179	277
	145	228	249	255	193	251	262	204	255	295	413	240	185	303
Ажапшь	123	234	239	240	184	226	262	196	247	285	395	240	179	275
	155	234	249	267	193	248	272	204	255	291	423	240	179	289
Агбиж	143	234	233	239	180	234	248	188	237	285	395	195	193	263
	153	240	239	267	190	236	262	204	239	285	425	240	193	301
Ажикваца	141	234	241	239	180	228	262	194	237	285	395	240	177	277
	153	242	247	255	184	236	262	208	251	289	395	240	179	283

ского аборигенного сорта винограда Оджалеш: отличие найдено только по одному аллелю в локусе VrZAG79 (VIVC, 2021).

Грузия является географически наиболее близким соседом и страной с древней культурой виноградарства, поэтому генетическое сходство аборигенных сортов этих регионов вполне ожидаемо. Однако мы обнаружили также сходство сорта Атыркуажь с автохтонным итальянским сортом винограда *Albana bianca*: ДНК-профили идентичны, за исключением одного аллеля в локусе VrZAG79 (VIVC, 2021). *Albana bianca* достаточно распространенный сорт и под другими названиями встречается в разных странах (VIVC, 2021). Изучение ампелографических характеристик стародавнего итальянского сорта *Albana bianca*, представленных в литературе, показывает определенное фенотипическое сходство с сортом Атыркуажь. Из-за отсутствия у нас образцов ДНК сорта *Albana bianca* сравнить генотипы по большому количеству SSR-локусов и уточнить уровень их генетического сходства не было возможности.

В целом генотипы аборигенных сортов показали достаточно высокий полиморфизм. Среднее значение фактической гетерозиготности ($H_o = 0.810$) превысило значение ожидаемой ($H_e = 0.712$) в исследованной выборке из девяти абхазских сортов винограда по 14 микросателлитным локусам (табл. 3). Наименее полиморфным оказался локус ScORGF15-02: выявлено только 2 аллеля. По наиболее полиморфному локусу CenGen6 было идентифицировано 11 аллелей. Отметим, что в ДНК-профиле сорта винограда Ажапшь в локусе VVMD25 идентифицирован очень редкий аллель размером 240 п. н., который ранее описан только у одного сорта из представленных в базе данных VIVC.

Для оценки генетического сходства изученных абхазских сортов был проведен кластерный анализ на основе данных генотипирования SSR-маркерами. Анализируемые сорта разделились на два кластера, один из которых содержит семь из девяти изучаемых сортов и внутри которого Агбиж, Атыркуажь, Ажикваца сгруппировались в отдельный подкластер, а Авасирхва, Атвижь, Ачкыкажь, Ажикваква – в другой (рис. 1). Важно отметить, что генотипы сортов Ажапшь и Качич выделились в отдельный кластер. Локализация девяти абхазских сортов в пространстве главных координат показала, что сорта Ажапшь и Качич группируются вместе и располагаются более отдаленно от других семи сортов (рис. 2).

Для более широкого понимания генетической структуры популяции сортов винограда Абхазии и взаимосвязей с мировым генофондом мы сравнили их с генотипами аборигенных сортов других регионов виноградарства (Грузия, Греция, Дагестан, Дон (Ростовская область РФ), Испания, Италия, Франция, Турция). ДНК-профили сортов по девяти стандартным SSR-локусам взяты из международной базы данных VIVC. Байесовский анализ показал наибольшую степень сходства сортов Абхазии с сортами винограда Грузии (рис. 3). Причем три генотипа среди грузинских сортов показали сходство с другими группами сортов (Тавквери, Саперави, Месхури мцване), группа же абхазских сортов более однородна.

Таблица 3. Характеристика микросателлитных локусов в исследованной выборке абхазских сортов винограда

Локус	Na	Ne	Ho	He
VVS2	8.000	6.231	1.000	0.840
VVMD5	5.000	3.306	0.778	0.698
VVMD7	6.000	3.375	0.889	0.704
VVMD25	6.000	4.050	1.000	0.753
VVMD27	6.000	5.400	1.000	0.815
VVMD28	7.000	4.154	0.889	0.759
VVMD32	5.000	2.656	0.778	0.623
VrZAG62	6.000	5.400	0.889	0.815
VrZAG79	6.000	3.857	0.889	0.741
UDV737	4.000	2.945	0.556	0.660
GF09-46	4.000	3.306	0.778	0.698
ScORGF15-02	2.000	1.246	0.222	0.198
GF15-42	6.000	4.765	0.667	0.790
CenGen6	11.000	8.100	1.000	0.877
Среднее	5.857	4.199	0.810	0.712

Примечание. Na – общее число выявленных аллелей; Ne – эффективное число аллелей; Ho и He – фактическая и ожидаемая гетерозиготность соответственно.

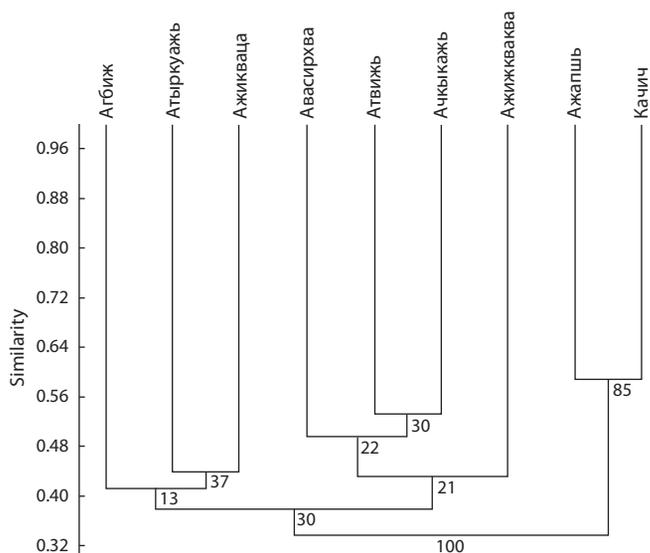


Рис. 1. Дендрограмма генетического сходства абхазских аборигенных сортов винограда по данным ДНК-профилирования.

В узлах ветвления указаны значения бутстреп-поддержки (в %), рассчитанные на основе 50 000 случайных выборок.

Выделяется своей однородностью и отличием от других также группа французских сортов, взятых нами в исследование. В группе итальянских сортов наиболее близок к абхазским генотип сорта Неббиоло, который имеет немало синонимов и характеризуется поздним сроком созревания. Среди греческих сортов можно отметить генотип

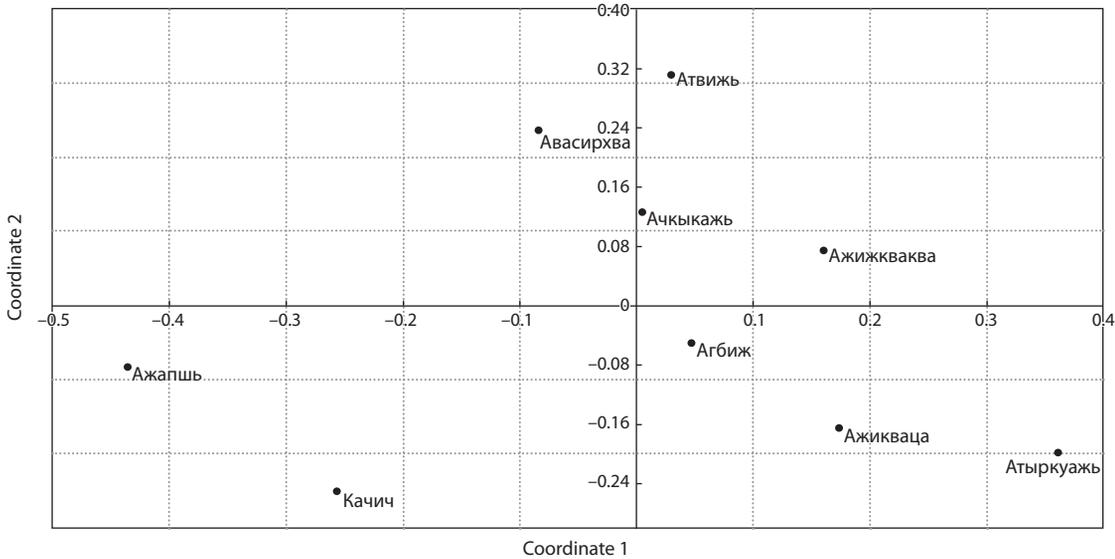


Рис. 2. Распределение абхазских сортов винограда в пространстве главных координат по данным ДНК-профилерования.

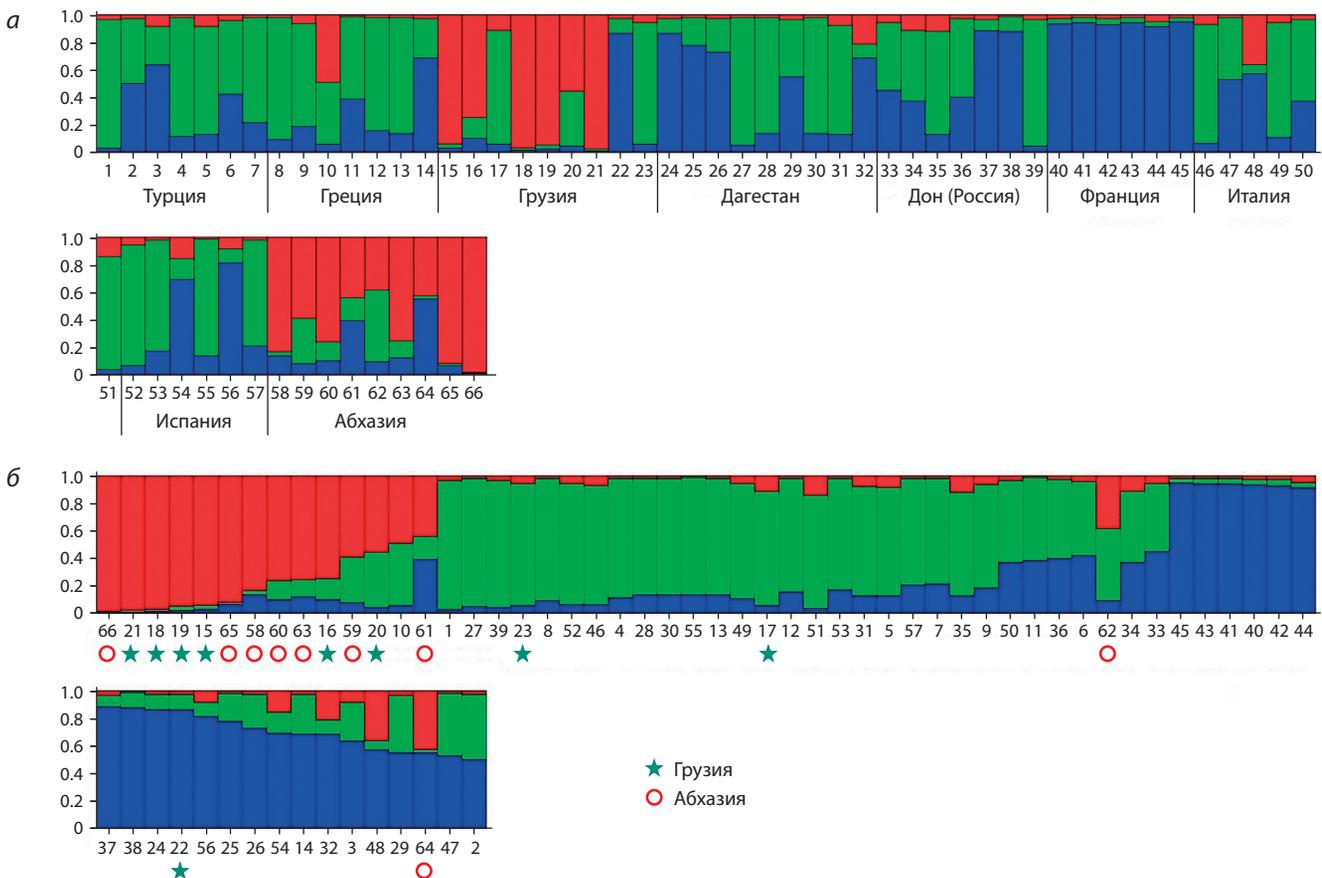


Рис. 3. Популяционная структура 66 сортов винограда, полученная на основании генотипирования с помощью девяти SSR-маркеров: а – группировка сортов по происхождению; б – кластеризация по генетическому сходству. Вертикальная ось обозначает вероятность отнесения каждого генотипа к предполагаемому кластерам, обозначенным разными цветами.

1 – Наринс, 2 – Василико, 3 – Бойязкере, 4 – Япынджак, 5 – Папазкарасы, 6 – Хасандеде, 7 – Хороз Караси, 8 – Ачлади, 9 – Котсифали, 10 – Мандилария, 11 – Акики, 12 – Дафни, 13 – Фокиано, 14 – Какотругис, 15 – Мцване кахури, 16 – Ркацители, 17 – Тавквери, 18 – Цоликоури, 19 – Александраули, 20 – Чинури, 21 – Оджалеши, 22 – Саперави, 23 – Месхури мцване, 24 – Альый Терский, 25 – Асыл Кара, 26 – Риш баба, 27 – Сарах, 28 – Шавраны, 29 – Баят Капы, 30 – Агадаи, 31 – Гок ала, 32 – Тавлинский поздний, 33 – Кукановский, 34 – Сибирьковский, 35 – Цимлянский черный, 36 – Варюшкин, 37 – Красностоп золотовский, 38 – Брусковатенький, 39 – Шилохвостый, 40 – Каберне Совиньон, 41 – Шардоне, 42 – Мерло, 43 – Совиньон Блан, 44 – Алиготе, 45 – Пино нуар, 46 – Монтепульчано, 47 – Санджовезе, 48 – Неббиоло, 49 – Лакрима, 50 – Верментино, 51 – Гарганега, 52 – Темпранильо, 53 – Парельяда, 54 – Скъява гросса, 55 – Гарнача, 56 – Альбилло, 57 – Залема, 58 – Качич, 59 – Атыркуажь, 60 – Авасирхва, 61 – Атвижь, 62 – Ажикквава, 63 – Ачкыкажь, 64 – Ажашь, 65 – Агбиж, 66 – Ажикваца.

сорта Мандилария, который отличается от остальных в этой группе и схож по структуре с сортами Абхазии. Это может свидетельствовать о генетических взаимосвязях генофонда винограда Греции и Абхазии. Известно, что во времена Древней Греции в определенный период территория Абхазии находилась под властью Греции. Тогда, возможно, и мог происходить обмен генофондом винограда.

Большинство сортов Грузии и Абхазии формируют единую группу и отличаются от других генотипов (см. рис. 3, б). Два сорта, Ажижквква и Ажапшь, находятся вне этой группы, однако в структуре этих генотипов виден значимый вклад гипотетической популяции (обозначена красным цветом), который превалирует в группе грузинских и абхазских сортов.

Заключение

Проведено генотипирование аборигенных абхазских сортов винограда Авасирхва, Агбиж, Ажапшь, Ажижквква, Ажикваца, Атвижь, Атыркуажь, Ачкыкажь, Качич с использованием 14 ДНК-маркеров, в том числе 9 маркеров, общепринятых для ДНК-паспортизации сортов винограда. При сравнении выявленных ДНК-профилей с ДНК-профилями в международной базе данных показано совпадение аллельного состава по микросателлитным локусам VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZAG62, VrZAG79 сорта Ажижквква с грузинским аборигенным сортом Цицка, сорт Ажикваца отличается на один аллель от грузинского сорта Оджалеша. Сорт Атыркуажь также имеет отличие по одному аллелю из девяти изученных от итальянского сорта винограда Albana bianca.

Оценка генетической структуры популяции сортов винограда Абхазии и ее взаимосвязи с аборигенным генофондом других регионов виноградарства показала сходство абхазских сортов с грузинскими и отличие от остальных групп сортов ближних соседних регионов (дагестанских, донских, турецких) и более отдаленных регионов древнего виноградарства (греческих, итальянских, испанских и французских). Полученные результаты позволяют предполагать автохтонное происхождение местных сортов из популяций дикорастущего генофонда винограда.

Список литературы / References

Ампелография СССР. Стандартные и перспективные сорта винограда. Т. 2. (под ред. А.М. Фролова-Багрева). М.: Пищепромиздат, 1953.

[Frolov-Bagrev A.M. (Ed.) Ampelography of the USSR. Standard and promising grape varieties. Vol. 2. Moscow: Pishchepromizdat Publ., 1953. (in Russian)]

Ампелография СССР. Стандартные и перспективные сорта винограда. Т. 3. (под ред. А.М. Фролова-Багрева). М.: Пищепромиздат, 1954.

[Frolov-Bagrev A.M. (Ed.) Ampelography of the USSR. Standard and promising grape varieties. Vol. 3. Moscow: Pishchepromizdat Publ., 1954. (in Russian)]

Ампелография СССР. Малораспространенные сорта винограда. Т. 1. (под ред. А.М. Негруля и др.). М.: Пищепромиздат, 1963.

[Negrul A.M. et al. (Eds.) Ampelography of the USSR. Less common grape varieties. Vol. 1. Moscow: Pishchepromizdat Publ., 1963. (in Russian)]

Ампелография СССР. Справочный том (под ред. А.М. Негруля). М.: Пищ. пром-сть, 1970.

[Negrul A.M. et al. (Eds.) Ampelography of the USSR. Reference volume. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost' Publ., 1970. (in Russian)]

Гориславец С.М., Меметова Э.Ш., Рисованная В.И. ДНК-профилирование сортов винограда Манжил ал, Шабаш и Шабаш крупноядный и уточнение их генетических взаимосвязей на основе анализа микросателлитных локусов. *Магарач. Виноградарство и виноделие*. 2015;3:17-18.

[Goryslavets S.M., Memetova E.Sh., Risovannaya V.I. DNA profiling of grape varieties Mangil al, Shabash and Shabash krupnoyadnyi and clarification of their genetic relationships using microsatellite loci. *Magarach. Vinogradarstvo i Vinodelie = Magarach. Viticulture and Winemaking*. 2015;3:17-18. (in Russian)]

Ильницкая Е.Т., Айба В.Ш., Макаркина М.В., Токмаков С.В., Авидзба М.А. ДНК-профилирование аборигенного абхазского сорта винограда «Качич». *Садоводство и виноградарство*. 2019;6:9-13. DOI 10.31676/0235-2591-2019-6-9-13.

[Ilitskaya E.T., Ayba V.Sh., Makarkina M.V., Tokmakov S.V., Avidzba M.A. DNA-fingerprinting of local Abkhazian grape variety Kachich. *Sadovodstvo i Vinogradarstvo = Horticulture and Viticulture*. 2019;6:9-13. DOI 10.31676/0235-2591-2019-6-9-13. (in Russian)]

Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В., Красильников А.А., Айба В.Ш., Авидзба М.А. Генотипирование растений винограда сорта «Качич» из разных мест произрастания. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2020;61(1):33-43. DOI 10.30679/2219-5335-2020-1-61-33-43.

[Ilitskaya E.T., Makarkina M.V., Tokmakov S.V., Krasilnikov A.A., Aiba V.Ch., Avidzba M.A. Genotyping of grape plants of "Kachich" variety from different places of growing. *Plodovodstvo i Vinogradarstvo Yuga Rossii = Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2020;61(1):33-43. DOI 10.30679/2219-5335-2020-1-61-33-43. (in Russian)]

Ильницкая Е.Т., Макаркина М.В., Токмаков С.В., Айба В.Ш. Идентификация генотипа аборигенного абхазского сорта винограда Ажшквуакуа (Ажижквква). *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2021;67(1):91-101. DOI 10.30679/2219-5335-2021-1-67-91-101.

[Ilitskaya E.T., Makarkina M.V., Tokmakov S.V., Aiba V.Ch. Identification of the genotype of local Abkhazian grape cultivar Azhshkuakua (Azhizhkvakva). *Plodovodstvo i Vinogradarstvo Yuga Rossii = Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2021;67(1):91-101. DOI 10.30679/2219-5335-2021-1-67-91-101. (in Russian)]

Чамарга Е.И. Виноград Абхазии. Сухуми: Алашара, 1968.

[Chamagua E.I. Grapes of Abkhazia. Sukhumi: Alashara Publ., 1968. (in Russian)]

Bowers J., Dangel G., Meredith C.P. Development and characterization of additional microsatellite DNA markers for grape. *Am. J. Enol. Vitic.* 1999;50:243-246.

Cipriani G., Spadotto A., Jurman I., Di Gaspero G., Crespan M., Meneghetti S., Frare E., Vignani R., Cresti M., Morgante M., Pezzotti M., Pe E., Policriti A., Testolin R. The SSR-based molecular profile of 1005 grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions uncovers new synonymy and parentages, and reveals a large admixture amongst varieties of different geographic origin. *Theor. Appl. Genet.* 2010; 121:1569-1585. DOI 10.1007/s00122-010-1411-9.

Crespan M., Milani N. The Muscats: a molecular analysis of synonyms, homonyms and genetic relationships within a large family of grapevine cultivars. *Vitis*. 2001;40(1):23-30. DOI 10.5073/vitis.2001.40.23-30.

Di Gaspero G., Copetti D., Coleman C., Castellarin S.D., Eibach R., Kozma P., Lacombe T., Gambetta G., Zvyagin A., Cindrić P., Kovács L., Morgante M., Testolin R. Selective sweep at the *Rpv3* locus during grapevine breeding for downy mildew resistance. *Theor. Appl. Genet.* 2012;124:227-286. DOI 10.1007/s00122-011-1703-8.

Earl D.A., vonHoldt B.M. Structure Harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno

- method. *Conserv. Genet. Resour.* 2012;4(2):359-361. DOI 10.1007/s12686-011-9548-7.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol. Ecol.* 2005;14(8):2611-2620. DOI 10.1111/j.1365-294x.2005.02553.x.
- Fossati T., Labra M., Castiglione S., Failla O., Scienza A., Sala F. The use of AFLP and SSR molecular markers to decipher homonyms and synonyms in grapevine cultivars: the case of the varietal group known as "Schiave". *Theor. Appl. Genet.* 2001;102:200-205. DOI 10.1007/s001220051636.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: PAleontological STatistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electronica.* 2001;4(1):1-9.
- Mandić A., Žulj Mihaljević M., Leko M., Primorac J., Beljo J. Synonyms and homonyms in Herzegovinian and Dalmatian grapevine cultivars. *Acta Hort.* 2019;1248:15-20. DOI 10.17660/ActaHortic.2019.1248.3.
- Moreno-Sanz P., Suárez B., Loureiro M.D. Identification of synonyms and homonyms in grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) from Asturias (Spain). *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 2008;83(6):683-688. DOI 10.1080/14620316.2008.11512444.
- Papapetrou M., Loukovitis D., Papadopoulos O., Kazlari Z., Peristeraki A., Arsenova S., Bardarova D., Doncheva D., Theocharis S., Karagiannidis C., Koundouras S., Giannakoula A., Aggelopoulos S., Chatziplis D. Genetic diversity of local Greek and Bulgarian grapevine (*Vitis vinifera* L.) varieties. *Diversity.* 2020;12(7):273. DOI 10.3390/d12070273.
- Pastore C., Fontana M., Raimondi S., Ruffa P., Filippetti I., Schneider A. Genetic characterization of grapevine varieties from Emilia-Romagna (northern Italy) discloses unexplored genetic resources. *Am. J. Enol. Vitic.* 2020;71(4):334-343. DOI 10.5344/ajev.2020.19076.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics.* 2012;28:2537-2539. DOI 10.1093/bioinformatics/bts460.
- Raimondi S., Ruffa P., De Lorenzis G., Imazio S., Fiori S., Failla O., Schneider A. Detection of grapevine synonyms in Lombardy and Piedmont regions (northern Italy). *Vitis.* 2015;54:31-36. DOI 10.5073/vitis.2015.54.special-issue.31-36.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Mol. Biol.* 1985;19(1):69-76. DOI 10.1007/BF00020088.
- Santiago J.-L., Boso S., Vilanova M., Martínez M.-C. Characterisation of cv. Albarin Blanco (*Vitis vinifera* L.). Synonyms, homonyms and errors of identification associated with this cultivar. *J. Int. Sci. Vigne Vin.* 2005;39(2):57-65. DOI 10.20870/oeno-one.2005.39.2.901.
- 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.
- This P., Jung A., Boccacci P., Borrego J., Botta R., Costantini L., Crespan M., Dangl G.S., Eisenheld C., Ferreira-Monteiro F., Grando S., Ibáñez J., Lacombe T., Laucou V., Magalhães R., Meredith C.P., Milani N., Peterlunger E., Regner F., Zulini L., Maul E. Development of a standard set of microsatellite reference alleles for identification of grape cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 2004;109:1048-1058. DOI 10.1007/s00122-004-1760-3.
- van Heerden C.J., Burger P., Vermeulen A., Prins R. Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a 'Regent' × 'RedGlobe' population. *Euphytica.* 2014;200:281-295. DOI 10.1007/s10681-014-1167-4.
- VIVC. *Vitis* International Variety Catalogue. Last modified: 2021-03-14. Julius Kühn-Institut, 2021. Available at: <https://www.vivc.de/index.php?r=site%2Findex>.
- Vokurka A., Maletic E., Benjak A., Karoglan-Kontic J., Pejic I. Application of molecular markers for analysis of presumed synonyms and homonyms within Croatian grapevine cultivars. *Acta Hort.* 2003;603:581-584. DOI 10.17660/ActaHortic.2003.603.77.
- Zendler D., Schneider P., Toepfer R., Zyprian E. Fine mapping of *Ren3* reveals two loci mediating hypersensitive response against *Erysiphe necator* in grapevine. *Euphytica.* 2017;213(3):68. DOI 10.1007/s10681-017-1857-9.

ORCID ID

E.T. Il'nitskaya orcid.org/0000-0002-2446-0971
M.V. Makarkina orcid.org/0000-0002-3397-0666
I.V. Stepanov orcid.org/0000-0002-6251-300X
I.I. Suprun orcid.org/0000-0003-0355-8395
S.V. Tokmakov orcid.org/0000-0002-2092-7757
V.K. Kotlyar orcid.org/0000-0002-4865-0323

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Академии наук Абхазии в рамках научного проекта № 19-516-40001 Абх_а.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 15.03.2021. После доработки 22.07.2021. Принята к публикации 22.07.2021.