УДК 634.1:631.527:634.861477.71
DOI https://doi.org/10.32782/2226-0099.2026.151.12

УСПАДКУВАННЯ ЗАБАРВЛЕННЯ ЯГОДИ СЕРЕД НАЩАДКІВ ЧЕРВОНОЯГІДНИХ СОРТІВ ВИНОГРАДУ

Куліджанов Е.В. *– к.с.-г.н., доцент,*
доцент кафедри садівництва, виноградарства, біології та хімії,
Одеський державний аграрний університет,
директор,
Південний міжрегіональний центр Державної установи «Держґрунтохорона»
orcid.org/0000-0003-2808-0199

У статті наведено результати гібридологічного аналізу популяцій винограду від схрещувань чортів з чорною та білою ягодою. Аналіз літературних джерел свідчить про те, вказана ознака залишається недостатньо вивченою попри великий обсяг проведених досліджень. Ознака забарвленості є досить складною; один й той самий колір ягоди може бути зумовлений як і індивідуальною дією одного локусу, так і спільною дією двох локусів. Дані про можливе зчеплення цих локусів відсутні. Отже, розподіл по фенотипах не обов'язково відповідає розподілу по генотипах. Складнощів додають ті обставини, що колір ягоди може не збігатися із кольором пігменту; колір пігменту, виділеного з ягоди, коливається в певних межах. Тому виникає необхідність у додаткових методах ідентифікації, за якого розподіл фенотипів відповідав би розподілу генотипів. Проте, одна з давніх гіпотез висунута О.М. Негрулєм у 1936 р. теж має під собою певну основу, та частково підтверджується експериментальними даними. За результатами проведеного гібридологічного аналізу встановлено що в частині з проаналізованих популяцій зафіксовано схеми розщеплення притаманні гіпотезі О.М. Негруля щодо дигенної природи ознаки забарвлення. Разом із тим, частина популяцій продемонструвала інші схеми розщеплення, або схеми, для яких важко підібрати теоретично обґрунтовану схему розщеплення. Через зазначені нюанси, найбільш безспірним є розподіл популяцій на фенотипові класи «забарвлені-незабарвлені» (або «білі-небілі). Таке розщеплення відбувається за локусом fh, та є поліалельним (flavanone 3-hydroxylase), F3'H (flavonoid 3'-hydroxylase), and F3'5'H (flavonoid 3',5'-hydroxylase). Окремим питанням є наявність так званих Myb або Myc факторів що впливають на експресію генів забарвлення та відповідно біосинтез антоціанів. За результатами гібридологічного аналізу у шести схрещувань з десяти виявлено розщеплення на сіянці із забарвленою та незабарвленою ягодою у співвідношенні 1:1. Згідно наших припущень, та описаних у літературі генетичних механізмів, інші співвідношення не мають теоретичної основи (3:1 або 1:3). Наявні відхилення, особливо збільшення кількості незабарвлених сіянців, можна пояснити, кількома причинами. Це може бути або недосконалий облік гібридів із слабкозабарвленою ягодою, або дією тих самих фактів Myb або Myc, що стримують синтез антоціанів. Через наявність білоягідних нащадків у гібридних популяціях, можна припустити, що усі сорти із чорною ягодою є гетерозиготами із рецесивним алелем fh.

Ключові слова: *виноград культурний (Vitis vinifera L.), забарвлення ягоди, успадкування ознаки, генетичне розщеплення, антоціани, гібридні популяції, транскрипційні фактори MYB.*

Kulidzhanov E.V. Inheritance of berry color among the progeny of red-berried grape varieties

The article presents the results of a genetic segregation analysis of grapevine populations derived from crosses between black- and white-berried cultivars. A review of the available literature indicates that berry coloration remains an insufficiently understood trait despite

© Куліджанов Е.В., 2026
Стаття поширюється на умовах ліцензії CC BY 4.0

extensive research efforts. The inheritance of berry color is complex, as the same phenotypic expression may be determined either by the action of a single locus or by the interaction of two loci. Information regarding possible linkage between these loci is currently lacking. Consequently, phenotypic segregation does not necessarily reflect the underlying genotypic segregation.

Further complications arise from the fact that berry skin color does not always correspond directly to the color of the pigments present, while the coloration of pigments extracted from berries may vary within a certain range. Therefore, additional approaches are required to accurately identify genotypes and establish a closer correspondence between phenotypic and genotypic classifications.

Nevertheless, the hypothesis proposed by O.Negrul in 1936 appears to have a sound theoretical basis and is partially supported by experimental evidence. The results of the present segregation analysis demonstrated that several of the analyzed populations exhibited segregation patterns consistent with O.Negrul's hypothesis concerning the digenic inheritance of berry coloration. At the same time, other populations displayed alternative segregation patterns or patterns that could not be readily explained by existing genetic models.

Considering these factors, the most reliable classification appears to be the division of populations into the phenotypic categories "colored" and "non-colored" (or "white" and "non-white"). This segregation is associated with genetic variation in flavonoid hydroxylase genes involved in anthocyanin biosynthesis, particularly F3H (flavanone 3-hydroxylase), F3'H (flavonoid 3'-hydroxylase), and F3'5'H (flavonoid 3',5'-hydroxylase). The inheritance of berry pigmentation is therefore likely influenced by multiple allelic variants and their interactions within the flavonoid biosynthetic pathway. An additional factor that should be considered is the activity of MYB and MYC transcription factors, which regulate the expression of structural genes involved in anthocyanin biosynthesis and consequently affect berry coloration..

The segregation analysis revealed that six out of ten crosses produced progeny with colored and non-colored berries in a 1:1 ratio. Based on our interpretation of the available genetic mechanisms described in the literature, alternative segregation ratios such as 3:1 or 1:3 do not appear to have a clear theoretical basis in the studied material. The observed deviations, particularly the increased proportion of non-colored seedlings, may be attributed to several factors. These include possible inaccuracies in the classification of weakly pigmented berries, as well as the regulatory effects of MYB and MYC factors that may suppress anthocyanin accumulation.

The occurrence of white-berried offspring in the hybrid populations suggests that all black-berried cultivars included in the study may be heterozygous carriers of the recessive fh allele.

Key words: *Vitis vinifera, berry color inheritance, berry pigmentation, genetic segregation, anthocyanins, hybrid populations, flavonoid biosynthesis, MYB transcription factors.*

Постановка проблеми. Вивчення механізму, за яким успадковується забарвлення виноградної ягоди та м'якушу (соку), залишається предметом уваги багатьох дослідників. Від перших гіпотез щодо цього механізму [1, с. 45] проведено багато дослідницької роботи, виявлено біохімічний ланцюг, відповідальний за синтез антоціанів виноградної ягоди. Встановлено, що на біохімічному рівні відміни між генотипами полягають у здатності синтезувати антоціанідини (ціанідин, дельфінідин, пеларгонідин). Наступним рівнем є різниця у здатності перетворювати одні антоціанідини в інші – ціанідин–пеонідин, пеларгонідин–мальвідин, дельфінідин-петунідин [2, 3].

Через низький вміст пеларгонідину є припущення:

– останній синтезується, але його синтез пригніюється (можливо, фактором *Myb*);

– наявність мальвідину у кількостях, співствних із кількостями інших антоціанів, свідчить про те, пеларгонідин, як сировина для мальвідину, теж виробляється у великих кількостях. Проте, можливо, що причиною низької кількості пеларгонідину є не фактор (або не тільки фактор) *Myb*, а саме перетворення пеларгонідину на мальвідин.

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Фактори, що впливають на характер успадкування забарвлення ягоди, є предметом всебічного вивчення у сучасних

дослідженнях. Загалом встановлено, що 2 локуси – *FHfh* та *OMTomt* – у взаємодії контролюють синтез антоцианів [2, 3], табл. 1.

Окреме місце серед пігментів винограду займає пеларгонідин. Дослідження Sha Xie и др. [5] свідчить про те, що дигідро флавонол 4-редуктаза **(**DFR) теоретично може перетворювати дигідрокаемпферол (DHK) на лейкопеларгонідин, але переважно перетворює дигідрокверцетин – на цианідин, та дигідромирицетин на дельфінідин**.** Проте, якщо мальвідин є похідним від пеларгонідину, наявність другого, принаймні за логікою, передбачає й наявність першого.

Таблиця 1

Відповідність між генотипами, та їх біохімічною та морфологічною експресією за забарвленням ягоди [4, с. 27]

Алель	**Пігмент, та забарвлення ягід за участі алелів**	
	omt	*OMT*
*f*h	білі	Білі
*F3'*H	Цианідин magenta	Пеонідин Magenta
*F3*H	Пеларгонідин red	Мальвідин Purple
*F3'5'*H	Дельфінідин purple	Петунідин Purple

Разом із тим, Shimazaki et al. [6]. вказують на присутність одночасно 5-ти пігментів, виключаючи пеларгонідин. Наведені авторами дані також свідчать про те, що колір самого пігменту, та колір ягоди з цим пігментом, різняться та співпадають одне з одним (рис). Окрім того, колір кожного окремо узятого пігменту не збігався із кольором ягоди (рис. 1). Таким чином, розділити генотипи із забарвленою ягодою, просто за фенотиповими ознаками, може бути складно, через варіювання кольору пігментів.

Для більш глибокого, та всебічного вивчення ознаки забарвлення ягоди необхідне уточнення підходу до ідентифікації фенотипів. Тут було б доцільно проводити таку ідентифікацію шляхом біохімічного аналізу та встановлення антоцианів, фактично наявних у ягодах винограду. Тоді можна було б вивчати успадкування не просто забарвлення, а конкретних пігментів, що зробило б отримувані результати точнішими та конкретнішими.

Аналіз наведених вище гіпотез та експериментальних даних дозволяє, на наш погляд, висунути наступне узагальнення про відповідність запропонованих раніше локусів/алелів та виявлених в останні роки ферментів, що відповідають за біосинтез антоцианів у ягодах винограду.

Білі ягоди – рецесив *fhfh, OMT* – або рецесивний або домінантний алель.

Червоні ягоди – алель *F3'H* гомозиготний або гетерозиготний з алелем *fh,* та при цьому рецесив за локусом *OMT* (цианідин). Проте, якщо пеонідин також має фенотип "magenta" [4, с. 24], то ягоди *OMT* та *omt* сортів або гібридів можуть бути схожі між собою.

Чорні ягоди:

– алелі *F3H* та *F3'5'H* незалежно від інших алелів у локусі (*F3'H* або *fh*), з рецесивом по локусу *OMT* (пеларгонідин та дельфінідин);

– алелі *F3H* та *F3'5'H* незалежно від інших алелів у локусі (*F3'H* або *fh*), з домінантним алелем по локусу *OMT* (мальвідин, петунідин);

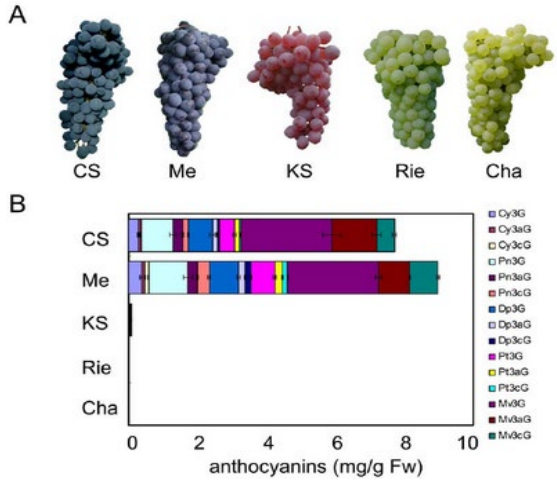


Рис. 1. Співставлення кольорів пігментів та ягід Shimazaki et al. (2011)
А – фенотиповий прояв наявних пігментів у ягодах
В – кольори виділених пігментів

– F3'H у поєднанні з нерецесиним алелем *OMT* – пеонідин, якщо його колір вважати чорним згідно Fei He, et al. 2010 [7, с. 9061–9062].

Тобто, в роботі Fei He, et al., пеонідин зумовлює чорне забарвлення, а в роботах S. Cardoso (2011) [4, с. 24] – рожеве (magenta). Тому згідно (Fei He, et al. 2010) при схрещуванні білоягідних та червоноягідних сортів, в нащадків можуть бути білі, червоні та чорні ягоди, а згідно S.Cardoso [4, с. 24] чорних ягід не може бути. Також, якщо згідно Cardoso пеонідин та цианідин мають однакове забарвлення, то при схрещуванні червоних сортів між собою можуть вищеплюватися тільки червоно- та білоягідні форми (Табл. 2).

Таблиця 2

Вірогідність появи нащадків із чорною ягодою згідно існуючих гіпотетичних механізмів успадкування*

S. Cardoso, 2011					
Генотип ♀	Фенотип ♀	Генотип ♂	Фенотип ♂	Нащадки із забарвленням	
fhfh, OMT	Білі	*F3'H omt*	червоні (рожеве)	*F3'H OMT* *F3'H omt*	червоні
fhfh, OMT	Білі	*F3'H OMT*	червоні (рожеве)	*F3'H OMT*	червоні
Fei He, et al. 2010					
fhfh, omt	Білі	*F3'H omt*	червоні (рожеве)	*F3'H OMT* *F3'H omt*	червоні
fhfh, OMT	Білі	*F3'H omt*	червоні (рожеве)	*F3'H OMT*	чорні

Мальвідін та петунідін, таким чином, можуть синтезуватися з пеларгонідіну та/або дельфінідіну, а пеонідін – з цианідіну. Одночасна присутність вихідних та похідних пігментів не відкидається. Не виключено, що одночасна наявність

цианідину та петунідину може ідентифіккуватися як колір, темніший та інтенсивніший за рожевий (червоний або чорний).

Далі можна припустити максимальну кількість антоціанів які одночасно можуть бути присутні у чорній ягоді – 4, (два з групи цианідин-пеларгонідин-дельфінідин, та два з групи пеонідин-мальвідин-петунідин) мінімальна – 1 (тільки з групи цианідин-пеларгонідин-дельфінідин). Це можливо за умови, якщо вихідні пігменти не повністю перетворюються на похідні, та можуть бути виявлені аналітичними методами [7].

Окремим залишається питання забарвлення м'якушу. Можливо, це є властивістю одного з пігментів, або це може бути окремий генетичний механізм, який контролює локалізацію пігментів по тканинах. Втім, якщо існує такий окремий механізм, то мав би існувати фенотип м'якушу із забарвленням "magenta". Якщо такий не існує, то скоріше за все, здатність локалізуватися у м'якушу притаманна одному з генотипів “red” або “purple”.

Слід також зазначити, що сам факт забарвленості зумовлений локусом FH, а локус OMT зумовлює різноманітність пігментів. Отже, якщо пристати на цю гіпотезу, то вивчення механізму забарвленості – це вивчення випадку, який за припущенням є однолокусним із трьома алелями. Крім того, є ще одне запитання щодо забарвленості соку (м’якушу). Це може бути, або додатковий локус, або дія локусу OMT, що призводить до синтезу одного з пігментів, який так локалізується. А сама по собі локалізація може бути наслідком або властивостей цього пігменту, або якогось іншого механізму, навіть плейотропним ефектом локусу OMT.

Таким чином, візуальне визначення генотипу, що відповідає тому чи іншому забарвленню ягоди винограду, може стикнутися із деякими складнощами.

По-перше, це розбіжності в оцінці фенотипового прояву генотипів що продукують петунідин.

По-друге, це вірогідність візуального накладання кольорів різних пігментів, що ускладнює їхню ідентифікацію, а надалі – ідентифікацію самих генотипів.

Це свідчить про те, що необхідно враховувати існуючі невизначеності під час вивчення механізмів успадкування забарвлення ягоди. Втім, у наших минулих роботах наведено дані, які є проявом саме гіпотези [7], коли серед нащадків схрещування білі*червоні, з’являлися гібриди з чорною ягодою. Таким чином, стає очевидною необхідність, з одного боку, біохімічної ідентифікації фенотипів за забарвленням ягоди, а з іншої – за можливості – більш чіткого визначення назв кольорів для різних фенотипів. Це по суті є продовженням та уточненням вимог до ампелографічного опису сорту – уніфікованість, яка дозволяє однозначно уявити зовнішні ознаки за описом.

Молекулярногенетичні методи [8–12] дозволяють виявити наявність тих чи інших алелів що відповідають за забарвлення, проте цей метод є досить дорогим.

Мета та методика досліджень. Раніше ми вже вивчали [13] механізми успадкування забарвлення годи; проте вихідною точкою було припущення, що «чорна ягода» це одна ознака, тобто один пігмент, вплив одного алеля. Зараз, на підставі аналізу оприлюднених даних, йдеться про 3–4 алелі [4, 6, 7, 8–12]. Фенотипом є не просто колір, а конкретний пігмент Ідентифікація «чорних» пігментів, а точніше можливість розрізнити їх органолептичними методами, практично неможлива. Відповідно, ідентифікація чорноягідних фенотипів має відбуватися за допомогою біохімічних методів. Візуально можна розрізнити білі, червоні, та чорні ягоди. Відповідно, без біохімічної ідентифікації можна розділити та вивчати білі, червоні та чорні фенотипи. За такий розподіл відповідає локус *fhfh* зі всіма можливими

алелями. Виходячи з цього припущення, ми продовжили аналіз гібридних комбінацій, отриманих від схрещування сортів винограду із чорною ягодою між собою, та чорноягідних із білоягідними. Розщеплення за ознакою забарвлення у гібридних популяціях аналізувалося за методом хі-квадрат [13, с. 245, 14, с. 49].

Результати та обговорення. Викладені вище теоретичні положенняя дозволяють застосувати уточнений теоретичний підхід до інтерпретації отриманих експериментальних даних, а саме – розділити фенотипові прояви експресії обох локусів. Локус F3H- зумовлює співвідношення білих та забарвлених нащадків та – частково – червоних та чорних, а локус OMT- – співвідношення червоних та чорних. Такий підхід певною мірою дозволяє аналізувати окремо успадкування по першому локусу за моногібридною схемою. А співвідношення чорних та червоних – фенотипово – за дигібридною схемою.

Аналіз даних табл. 3 свідчить про наявність розщеплення на білі та забарвлені форми в обох схрещуваннях. Отже, усі три сорти є гетерозиготами за локусом F3H-. Оскільки усі батьківські форми забарвлені, один з алелів – *F3'5'H, або F3'H,* або *F3H,* другий алель є рецесивним. В обох схрещуваннях кожен батьківський сорт несе рецесивний алель, тобто всі є гетерозиготами. Отже найбільш вірогідне теоретичне співвідношення білих до забарвлених нащадків – 1:1.

Таблиця 3

Вірогідні схеми розщеплення за забарвленням ягоди в гібридних популяціях винограду (Чорні × чорні)

Комбінація схрещування	Сіянці що мають ягоди, шт				Теор. схема*	Хі-квадрат	
	білі	рожеві	чорні	небілі		факт	теор
Корна нягра × Мускат гамбурзький	11	5	4		4:3:9	12,29	5,99
	11	5	4		7:4:5	1,39	5,99
	11			9	1:1	0,17	3,84
Мускат гамбурзький × Кишмиш чорний	40	13	40		4:3:9	16,09	5,99
	40			53	1:1	0,04	3,84
	40			53	1:3	0,53	3,84
		13	40		1:3	0,0	3,84
		13	40		1:1	0,70	3,84

Розщеплення за ознакою забарвлення серед нащадків комбінації Корна нягра × Мускат гамбурзький відповідало схемі 1:1. У загальновідомі принципи вкладається також схема 1:3, хоча вона не притаманна аналізуючому схрещуванню. Схема розщеплення 3 (білі) : 1 (забарвлені) для моногібридного схрещування не є можливою.

Розщеплення серед нащадків комбінацій чорні*білі на фенотипи білі та небілі (ягоди) може йти по двох напрямках. Якщо алель в локусі F3H- буде один рецесивний алель (не більше), то схрещування буде виглядати як аналізуюче. Якщо будуть присутні будь-які домінантні алелі, то форм з білою ягодою не буде.

Очікуване розщеплення виявлено практично тільки серед нащадків сорту Мускат гамбурзький (табл. 4). У комбінаціях із сортами Чауш білий, Італія, Кишмиш Тарнау, Аскері, ідентифіковано схема розщеплення 1:1. Розщеплення 1:3 виявлено у схрещуваннях із сортом Аскері (також виявлено можливим). Крім того, співвідношення 1:1 виявлено в інших схрещуваннях – Дзвелішаві × Кишмиш зелений, Корна нягра × Гавтені, Агадаї × Кишмиш чорний, Корна нягра × Васарга біла, 6-1-60 (Чауш рожевий × Кишмиш чорний) × Кишмиш чорний. Розщеплення 1:3 виявлене серед нащадків ще 4 схрещувань.

Особливість вивченої ознаки полягає в її прояві. По-перше, розщеплення за локусом ОМТ можна остерігати тільки тоді, коли локус F3H містить алелі, що зумовлюють відсутність пігменту, або наявність цианідину, тобто ягода не є чорною. По-друге, один і той самий фенотип («чорна ягода») може бути зумовлений, як самостійною дією одного алеля *F3'5'H*, або спільною дією алелів *F3'H* або *F3H* разом з ОМТ з іншого локусу. Така невизначеність потребує уточнення підходу до ознаки «забарвлення ягоди», тобто, ідентифікувати тип антоціану, а точніше – фракційний склад антоцианів.

Якщо поділ на фенотипові класи відбувається візуально, то логічно розглядати окремо ознаку забарвлення за принципом «білі/небілі». На користь цього підходу свідчить певна безсистемність у схемі розщеплення серед гібридів.

Таблиця 4

Вірогідні схеми розщеплення за забарвленням ягоди в гібридних популяціях винограду (білі*чорні)

Комбінація схрещування	Сіянці що мають ягоди, шт				Теор. схема*	Хі-квадрат	
	білі	рожеві	чорні	небілі		факт	теор
Агадаї × Мускат гамбурзький	27	7	6		9:2:5	4,00	5,99
	27			13	1:1	4,9	3,84
	27			13	3:1	1,20	3,84
		7	6		1:1	0,08	3,84
Чауш білий Мускат гамбурзький	12	10	4		2:1:1	2,92	5,99
	12			14	1:1	0,15	3,84
		10	4		1:1	2,57	3,84
		10	4		3:1	0,1	3,84
Королева Мускат гамбургский	42	11	14		9:2:5	0,95	5,99
	42	11	14		2:1:1	4,58	5,99
	42			25	1:1	4,31	3,84
Дзвелішаві × Кишмиш зелений	15	3	3		8:4:4	3,86	5,99
		3	3		1:1	0.0	
	15			6	1:1	3,86	3,84
	15			6	3:1	0,14	3,84
Італія × Мускат гамбурзький	12	5	3		9:5:2	0,40	5,99
					2:1:1	2,43	5,99
		5	3		1:1	0,50	3,84
	12			8	1:1	0,8	3,84

Продовження таблиці 4

Комбінація схрещування	Сіянці що мають ягоди, шт				Теор. схема*	Хі-квадрат	
	білі	рожеві	чорні	небілі		факт	теор
Корна нягра Гавтені		9	10		1:1	0,05	3,84
	11			19	1:1	2,13	3,84
	11			19	1:3	2,17	3,84
	11	9	10		2:3:3	3,83	5,99
Мускат гамбурзький × Кишмиш Тарнау	18	13	14		2:1:1	1,84	5,99
	18			27	1:1	1,8	3,84
		13	14		1:1	0,01	3,84
Одеський ранній × Мускат гамбурзький							
	22			7	3:1	0,01	3,84
Агадаї × Кишмиш чорний	30			4	3:1	3,18	3,84
		2	2		1:1	0.0	3,84
Корна нягра × Васарга біла	17	33	42		2:3:3	3,26	5,99
		33	42		1:1	1,08	3,84
	17			75	1:3	2,09	3,84
Мускат гамбурзький × Аскері		5	7		1:1	0,33	3,84
	9			12	1:1	0,43	3,84
	9			12	1:3	3,57	3,84
6-1-60 (Чауш рожевий × Кишмиш чорний) × Кишмиш чорний		6	29		4:1:3	3,87	5,99
	23			35	1:1	2,48	3,84
	23	6	29		1:3	1,15	3,84

* – білі:рожеві:чорні

Розщеплення 3:1 виявлено, проте воно поки не має теоретичного обґрунтування.

Ще одним чутливим моментом може бути визначення межі між білими та світло-рожевим ягодами. Останні теж вважаються забарвленими, але через суб'єктивне сприйняття можуть здаватися білими.

Що стосується оцінки розщеплення за дигібридною схемою, то через зазначені зауваження таке розщеплення має вивчатися з результатами попереднього визначення фенотипових класів, але не органолептичним методом. Дійсно, певні співвідношення виявляються вірогідними, проте вони все ж таки не вкладаються в єдину систему, та базуються тільки на органолептичній оцінці фенотипів.

Висновки. Отримані нами дані щодо розщеплення гібридів винограду за ознакою забарвлення ягоди за принципом забарвлені/незабарвлені вкладаються в існуючі на сьогоднішній день уявлення про механізм успадкування цієї ознаки.

Виявляється очевидною потреба у методі ідентифікації антоцианів (тобто фенотипових класів), за можливості – не методом рідинної хроматографії, який є досить дорогим. Для цього можна використати більш розширену стандартну кольорову шкалу, замість дескриптора OIV, якщо це дозволить візуально розділяти різні антоциани, які на сьогоднішній день відповідають визначенню «чорний». Не виключено, що це може бути комплексний підхід – візуальна оцінка, певні нескладні прилади для розділення кольорів. В цьому разі необхідна певна стандартизація у назвах кольорів, та наявність відповідних кольорових шаблонів [15, 16].

Це дозволить продовжити дослідження ознаки забарвлення, зокрема у напряму механізму забарвлення м'якушу, та механізму прояву різної інтенсивності забарвлення.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Куліджанов Е. В. Успадкування забарвлення ягоди серед нащадків червоноягідних сортів винограду. *Таврійський науковий вісник*. 2022. № 124. С. 63–68. DOI: https://doi.org/10.32851/2226-0099.2022.124.9

2. Mazza G. Anthocyanins in grapes and grape products. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 1995. Vol. 35. P. 341. DOI: https://doi.org/10.1080/10408399509527704. URL: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7576162/ (дата звернення: 16.06.2026).

3. Anthocyanins in Fruits, Vegetables and Grains / ed. by G. Mazza, E. Miniati. Boca Raton : CRC Press, 1993. P. 149–199. DOI: https://doi.org/10.1016/0963-9969(93)90093-X

4. Cardoso S. C. Genetics of Berry Colour and Anthocyanin Content Variation in Vitis vinifera L. : Dissertation presented in fulfillment of the requirements for the Degree of Doctor of Philosophy in Biology (Molecular Genetics). : Instituto de Tecnologia Química e Biológica da Universidade Nova de Lisboa, 2012. 182 p. URL:http://hdl.handle.net/10362/6181 (дата звернення: 16.06.2026). DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046021.

5. Xie S., Zhao T., Zhang Z., Meng J. Reduction of Dihydrokaempferol by Vitis vinifera Dihydroflavonol 4-Reductase to Produce Orange Pelargonidin-Type Anthocyanins/ *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2018. DOI: https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b05766.

6. Shimazaki M., Fujita K., Kobayashi H., Suzuki S. Pink-Colored Grape Berry Is the Result of Short Insertion in Intron of Color Regulatory Gene. *PLOS ONE*. 2011. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021308.

7. Hei F., Mu L., Yan G.-L., Liang N.-N., Pan Q.-H., Wang J., Reeves M. J., Duan C.-Q. Biosynthesis of Anthocyanins and Their Regulation in Colored Grapes. *Molecules.* 2010. Vol. 15, № 12. P. 9057–9091. DOI: https://doi.org/10.3390/molecules15129057.

8. Guo D.-L., Zhao H.-L., Li Q., Zhang G.-H., Jiang J.-F., Liu C.-H., Yi H.-Y. Genome-wide association study of berry-related traits in grape (Vitis vinifera L.) based on genotyping-by-sequencing markers. *Horticulture Research*. 2019. Vol. 6. Article 11. DOI: https://doi.org/10.1038/s41438-018-0089-z. URL: https://www.nature.com/hortres (дата звернення: 16.06.2026).

9. Jiang J., Fan X., Zhang Y., Tang X., Li X., Liu C., Zhang Z. Construction of a High-Density Genetic Map and Mapping of Firmness in Grapes (Vitis vinifera L.) Based on Whole-Genome Resequencing. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21. Article 797. DOI: https://doi.org/10.3390/ijms21030797.

10. Lei S., Li S., Jiang J., Tang X., Fan X., Zhang Y., Liu J., Liu C. New quantitative trait locus (QTLs) and candidate genes associated with the grape berry color trait identified based on a high-density genetic map. *BMC Plant Biology*. 2020. Vol. 20. Article 302. DOI: https://doi.org/10.1007/BF03042626. URL: https://rdcu.be/cBS1m (дата звернення: 16.06.2026).

11. Wang H., Yan A., Sun L., Sun G., Zhang X., Ren J., Xu H. Novel stable QTLs identification for berry quality traits based on high-density genetic linkage map construction in table grape. *BMC Plant Biology*. 2020. Vol. 20. Article 411. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-020-02630-x.

12. Correa J. et al. New stable QTLs for berry firmness in table grapes. *American Journal of Enology and Viticulture*. 2016. Vol. 67. P. 212–217.

13. Основи наукових досліджень в агрономії: підручник / В. О. Єщенко, та ін. ; за заг. ред. В. О. Єщенка ; 2-ге вид., перероб. і допов. Вінниця : Едельвейс і К, 2014. 332 с. ISBN 978-617-7237-14-2.

14. Генетика : підручник / А. В. Сиволоб та ін.; за ред. А. В. Сиволоба. Київ : Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008. 320 с. ISBN 978-966-439-108-2.

15. International Organisation of Vine and Wine (OIV). URL: https://www.oiv.int/en/what-we-do/amp/226 (дата звернення: 16.06.2026).

Дата першого надходження статті до видання: 27.07.2026
Дата прийняття статті до друку після рецензування: 19.10.2026
Дата публікації (оприлюднення) статті: 13.11.2026