

УДК 634.8.06:57.023

UDC 634.8.06: 57.023

DOI 10.30679/2219-5335-2023-4-82-125-148

DOI 10.30679/2219-5335-2023-4-82-125-148

**МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ
ГОМЕОСТАЗА РАСТЕНИЙ
ВИНОГРАДА В УСЛОВИЯХ
ВОДНОГО ДЕФИЦИТА**

**REGULATION MECHANISMS
OF GRAPE PLANT HOMEOSTASIS
UNDER WATER DEFICIT
CONDITIONS**

Клименко Виктор Павлович
д-р с.-х. наук, доцент
заведующий лабораторией генетики,
биотехнологий селекции
и размножения винограда
e-mail: vikklim@magarach-institut.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7452-0776>

Klimenko Viktor Pavlovich
Dr. Sci. Agr., Docent
Head of the Laboratory of Genetics,
Biotechnology of Grape Breeding
and Propagation
e-mail: vikklim@magarach-institut.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7452-0776>

*Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки
«Всероссийский национальный
научно-исследовательский институт
виноградарства и виноделия
«Магарач» РАН»,
Ялта, Республика Крым, Россия*

*Federal State Budget
Scientific Institution
«All-Russian National
Research Institute
of Viticulture and Winemaking
«Magarach» of the RAS»,
Yalta, Republic of Crimea, Russia*

Целью данного аналитического обзора является обобщение результатов исследований в области регуляторных механизмов толерантности винограда к засухе для обоснования подходов к устранению воздействия стрессовых факторов и сведению к минимуму его пагубных последствий. Рассмотрены общие представления о реакции растений винограда на стресс засухи, а также вопросы генетического контроля, распределения сухих веществ и вторичного метаболизма в условиях водного дефицита, воздействия на растения комплекса стрессов, генотипической детерминации засухоустойчивости, роли виноградных подвоев в адаптации растений к засухе. Система адаптации винограда к дефициту влаги является сложным комплексом определенных генов, которые регулируют различные пути, связанные с защитой от стресса. Понимание различий в засухоустойчивости между существующими генотипами создает предпосылки для получения новых засухоустойчивых сортов. Комплексная характеристика ряда физиолого-

Summarizing the results of research in the field of regulatory mechanisms of drought resistance in grapes for substantiate approaches to eliminating the impact of stress factors and minimizing their detrimental effects is the aim of this analytical review. There are considered the overall conceptions about the responses of grape plants against drought stress, as well as issues of genetic control, distribution of dry matter and secondary metabolism under water deficit conditions, influence of complex stresses on plants, genotypic determination of drought tolerance and significance of grape rootstocks in plant adaptation to drought. The adaptation system of grapes to water deficit is a complex set of specific genes that regulate various pathways associated with protection against stress. Understanding the differences in drought tolerance between existing genotypes creates the background for the development of new drought-resistant varieties.

биохимических свойств позволяет оценить генотипы винограда на засухоустойчивость. Все большую актуальность приобретает изучение принципов координации между биотическими и абиотическими реакциями на стресс. Использование засухоустойчивых подвоев является важной стратегией адаптации к условиям водного дефицита. Для регулирования растениями водопотребления осуществляется координация действий между привоем и подвоем. С целью устранения основных биотических и абиотических факторов стресса для винограда рекомендуется применение биотехнологических подходов. Перспективными представляются эксперименты в условиях *in vitro* с использованием полиэтиленгликоля для моделирования стресса засухи. Проведенные исследования винограда в условиях водного дефицита предоставили ценную информацию для дальнейших научных изысканий. Выявленные механизмы регуляции гомеостаза растений найдут применение при разработке стратегий современной селекции для повышения устойчивости винограда к засухе.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, ЗАСУХА, СТРЕСС, МЕХАНИЗМЫ, ГЕНЫ, ПОДВОИ, БИОТЕХНОЛОГИИ

A comprehensive characterization of a number of physiological and biochemical properties makes it possible to evaluate grape genotypes for drought resistance. The study of the principles of coordination between biotic and abiotic responses against stress is becoming increasingly important. The use of drought-resistant rootstocks is an important strategy for adapting to water deficit conditions. Coordination between scion and rootstock is carried out to regulate water use by plants. The application of biotechnological approaches is recommended in order to eliminate the main biotic and abiotic stress factors for grapes. *In vitro* experiments using polyethylene glycol to simulate drought appear promising. The conducted investigations of grapes in water deficit conditions provided valuable information for further scientific research. The identified regulation mechanisms of plant homeostasis are to be used in the development of modern breeding strategies to increase the resistance of grapes against drought.

Key words: GRAPE, DROUGHT, STRESS, MECHANISMS, GENES, ROOTSTOCKS, BIOTECHNOLOGY

Введение. Виноград является экономически важной культурой и, благодаря способности успешно произрастать в различных климатических условиях, имеет широкое географическое распространение. К сожалению, растения винограда подвержены как биотическим, так и абиотическим стрессам, что приводит к значительным потерям. Многие виноградники расположены в регионах с сезонной засухой, а имеющиеся сценарии глобального изменения климата предполагают повышение температуры и усиление дефицита воды в этих зонах [1, 2]. Дефицит воды, связанный с изменением климата, представляет собой угрозу стабильности виноградарства в нынешних районах возделывания. Изменение климата влияет на фи-

зиологию винограда, оказывая сильное воздействие на урожайность, качество и типичность вина [3]. Происходят существенные изменения фенологических циклов винограда [4, 5]. Адаптация виноградарства к таким вызовам мотивирует более глубокое понимание того, как виноград ведет себя в условиях засухи [6]. Высокий адаптационный потенциал сортов и подвоев винограда позволяет надеяться на успешное и стабильное развитие виноградарства, важным условием которого все больше становится эффективность использования воды [7].

Селекция винограда в направлении эффективного водопотребления является особенно актуальной, но необходимы дополнительные стратегии, включая поиск подходящего растительного материала. Решение этой проблемы требует всесторонних знаний о физиологическом воздействии засухи на продукцию и последствиях дефицита влаги для виноградных растений, о генетической изменчивости механизмов, участвующих в контроле водного статуса растений [8]. Целью данного аналитического обзора является обобщение результатов исследований в области регуляторных механизмов толерантности винограда к засухе для обоснования подходов к устранению воздействия стрессовых факторов и сведению к минимуму его пагубных последствий.

Реакция растений винограда на стресс засухи. Жизненная форма винограда – кустарниковая лиана, поэтому растения рода *Vitis* имеют длинные сосуды, вариация размеров которых предполагает генетическую специфичность реакции на засуху. Адаптация растений к засушливой среде зависит от компромисса между эффективностью проводящих пучков и низкой чувствительностью к кавитации [8]. Виноград обычно описывают как объект, более уязвимый для кавитации, возникающей при высоком пороге водного потенциала, по сравнению с другими растениями. Закрытие устьиц в ответ на дефицит влаги контролируется абсцизовой кислотой (АБК). Для винограда характерным является жесткий контроль потерь во-

ды посредством регуляции устьиц, осморегуляции и поддержания фотосинтеза для развития ягод и роста корней. Осморегуляция является единственным механизмом, который активируется при любом уровне водного стресса в клетках растений. Отсутствие корреляции между проявлениями индуцированной и внутренней осморегуляции указывает на то, что индуцированная осморегуляция может использовать различные механизмы, которые активируются во время засухи [9].

Путем моделирования гидравлической целостности растений винограда и синдромов засухоустойчивости определены идеотипы с увеличенной продолжительностью периода без гидравлического сбоя [10]. Результаты исследования показали, что в целом, основные факторы, повышающие толерантность к водному дефициту, имеют тенденцию к снижению транспирации растений и увеличению запаса гидравлической безопасности. Принято считать, что транспирация в ночное время является важнейшим условием потери воды, но проведенное исследование показало, что ночная транспирация не имеет существенного значения для усугубления риска водного стресса и гидравлического сбоя в виноградном растении [11]. Хотя устойчивость к эмболии ксилемы традиционно считается статической, проведено исследование, которое представило убедительные доказательства того, что виноградные растения могут изменять свои гидравлические характеристики в течение вегетационного периода, чтобы снизить водный потенциал ксилемы без ущерба для газообмена, тургора листьев или целостности ксилемы [12].

Стресс засухи воспринимается и передается сложной сигнальной системой растений и в конечном итоге активирует адаптивные реакции и регулирует экспрессию генов реакции на засуху. Результаты проведенного исследования показали, что ген *VvWRKY30* положительно контролирует реакцию на засуху, регулируя сигнальный путь АБК, модулируя метаболизм пролина и растворимых сахаров, а также активируя системы погло-

щения активных форм кислорода (АФК) [13]. Изучение дифференциально экспрессирующихся генов (ДЭГ) представило существенные доказательства того, что система адаптации винограда к условиям водного дефицита является сложной иерархической структурой, состоящей из генов, которые регулируют различные пути, связанные с защитой от стресса [14]. Из 12451 ДЭГ оказался активированным 8021 ген, а 4430 транскриптов были инактивированы. Значительное повышение активности ферментов АФК, в том числе ферментов стресса и родственных им белков, а также индукция различных гормонов свидетельствуют о защитной функции этих соединений при стрессе засухи. Механизмы регуляции определенных генов, таких как гены синтеза хлорофилла, системы АФК, белков теплового шока и других путей, связанных с защитой от стресса, помогают растениям преодолевать последствия засухи.

Необходимым ключом к пониманию реакции виноградных растений на стресс засухи является информация о том, как происходит перераспределение сухих веществ в условиях водного дефицита. Изучение изменений в распределении сухих веществ и в содержании неструктурных углеводов (НСУ) при засухе как в надземных, так и в подземных многолетних тканях растения винограда дает представление о стратегиях распределения углеводов в стрессовые периоды. Засушливые условия вызвали резкое сокращение удлинения побегов и развития общей площади листовой поверхности у растений сорта Мерло в пользу большего распределения биомассы в направлении корней, где также сохранялась большая часть запасов НСУ [15]. Содержание сухих веществ в многолетних органах увеличилось у растений при стрессе из-за замедления роста, перераспределения запасов углеводов и возможных анатомических модификаций. Растения, подвергшиеся стрессу засухи, показали более высокое содержание НСУ в черешках листьев, что подтверждает гипотезу о том, что НСУ участвуют в качестве совместимых растворимых веществ в осмотической регуляции. Со-

общается о механизме, опосредованном геном *VlbZIP30*, который связывает засухоустойчивость винограда и лигнификацию, активируя экспрессию генов биосинтеза лигнина и увеличивая отложение лигнина [16]. Трансгенные растения винограда, сверхэкспрессирующие ген *VlbZIP30*, демонстрировали отложение лигнина во вторичной ксилеме побега, что является результатом повышенной экспрессии генов *VvPRX4* и *VvPRX72*. Сверхэкспрессия гена *VlbZIP30* улучшает устойчивость к засухе, характеризующуюся снижением скорости потери воды, поддержанием эффективной скорости фотосинтеза и повышенным содержанием лигнина в листьях в условиях засухи. Ген *VlbZIP30* напрямую связывается с *cis*-элементом G-box в промоторах гена биосинтеза лигнина *VvPRX N1* и гена реакции на засуху *VvNAC17* для регулирования их экспрессии.

Вторичный метаболизм способствует адаптации растений к окружающей среде. У красных сортов винограда водный дефицит модулирует накопление флавоноидов, что приводит к серьезным количественным и композиционным изменениям в профиле антоцианов. Исследование влияния дефицита влаги на белые сорта показывает, что ягоды реагируют на засуху, модулируя несколько вторичных метаболических путей и стимулируя синтез фенилпропаноидов, зеаксантина и монотерпенов с потенциальным воздействием на антиоксидантный потенциал винограда и вина [17]. Анализ секвенирования РНК, проведенный на ягодах, собранных на трех стадиях развития, показал, что дефицит влаги влияет на экспрессию 4889 генов. Водный дефицит модулировал 18 фенилпропаноидных, 16 флавоноидных, 9 каротиноидных и 16 терпеноидных структурных генов, что указывает на транскрипционную регуляцию этих метаболических путей в плодах, подверженных засухе.

Воздействие на виноград комплекса стрессов. В естественных условиях на растения часто оказывает свое действие комплекс стрессов, вызывающий физиологические, метаболические или транскрипционные реакции, уникальные для данной комбинации факторов. Изучение таких

стрессов в контролируемой среде, позволяющее разделить эффекты отдельных стрессов, может пролить свет на важные механизмы гомеостаза растений. Выявлены особенности реакции сортов винограда Турига Насионал и Тринкадейра при различных комбинациях засухи, жары и высокой освещенности [18]. В целом реакция на условия, включающие засуху, существенно отличалась от реакции на условия без засухи. Часто засуха сопровождается высокими температурами и высоким уровнем дефицита давления пара, которые также приводят к окислительному стрессу. Как и при засухе, удаление АФК, стабильность клеточных мембран, экспрессия аквапоринов (АП) и осмотическая адаптация являются защитными механизмами, которые позволяют растениям справляться с этими стрессами [6].

После достижений в изучении сигнальных путей отдельных стрессов все большую актуальность приобретает выявление пересечения молекулярных путей между биотическими и абиотическими реакциями на стресс и понимание принципов регуляции в комбинированных реакциях. Растения координируют антагонистические потребности при воздействии комбинации различных стрессов, используя связь первоначальной реакции на стресс со стрессоустойчивостью широкого спектра или приоритетом конкретной стрессоустойчивости [19].

Факторы окружающей среды, в том числе стресс от засухи, могут модулировать иммунные реакции растений и устойчивость к патогенам. При изучении иммунных реакций в условиях водного дефицита растения толерантного к засухе сорта Мускат александрийский демонстрировали повышенное накопление фитоалексинов и активацию генов *PR*, накапливали более высокий уровень аминокислот, а также экспрессировали более низкий уровень гена *NCED2*, участвующего в биосинтезе АБК, по сравнению с растениями чувствительного сорта Шардоне [20]. Пути аминоксидазы меди и полиаминоксидазы участвуют в регуляции эффективности фотосинтеза, а также иммунного ответа и устойчивости виноградного растения к последующей атаке фитопатогенов. Полученные результаты откры-

вают новые возможности для лучшего понимания взаимосвязи между механизмами засухоустойчивости и иммунным ответом у винограда.

Генотипическая детерминация засухоустойчивости винограда.

Детальное изучение различий в засухоустойчивости между существующими генотипами может повысить стабильность производства винограда посредством оптимального выбора растительного материала для конкретного региона и выявить основные факторы, ответственные за эти различия, для создания новых засухоустойчивых сортов. Засухоустойчивость должна включать в себя как способность поддерживать продуктивность кустов в течение текущего сезона вегетации, так и способность избегать негативных последствий стресса в течение многих последующих сезонов [21]. Комплексная характеристика физиолого-биохимических свойств, таких, как содержание АБК и белков с пероксидазной активностью, позволяет оценить генотипы винограда на засухоустойчивость [22]. Показатели водного потенциала, соотношение хлорофиллов и каротиноидов, содержание пролина также можно рассматривать в качестве надежных критериев оценки адаптации сортов к стрессовым факторам [23, 24]. Установлено, что качественный и количественный состав изоформ пероксидаз имеет сортовую особенность, что может быть связано со степенью жаро- и засухоустойчивости [25]. При исследовании растений сортов винограда Перлет, Халили и Гизил Узюм, выращенных в стрессовых условиях засухи, генотипы значительно влияли на морфологические и физиологические показатели, в то же время активность ферментов аскорбатпероксидазы, глутатионпероксидазы и каталазы увеличивалась с повышением уровня засухи [26]. Эффекты влияния взаимодействия факторов засухи и сортов на активность ферментов, а также величина параметров флуоресценции хлорофилла значительно отличались от контроля.

Сорта винограда в отношении водопотребления иногда классифицируют как изогидрические и анизогидрические. Результаты исследования

17 сортов показали, что сорта винограда, скорее всего, обладают как изогидрическим, так и анизогидрическим поведением устьиц, в зависимости от интенсивности водного дефицита [27]. Анизогидрическое поведение растений способствует поддержанию фотосинтеза при засухе, такие растения могут быть более устойчивыми к кавитации, чем изогидрические, и легко восстанавливаются после частичной кавитации [8]. В то время как анизогидрические сорта рекомендуются в случае коротких периодов умеренного дефицита влаги, изогидрические сорта больше подходят для длительных периодов сильной засухи. При исследовании реакции сортов винограда Монтепульчано и Санджовезе на стресс водного дефицита получены доказательства молекулярной основы дифференциации между изогидрическими и анизогидрическими генотипами, положительные ассоциации обнаружены среди фотосинтетических, физиологических и транскрипционных модификаций [3]. В частности, полногеномное исследование транскрипции показало, что изогидрическое поведение зависит от скорости ответа транскриптома после воздействия стрессом, генной модуляции, связанной с АБК, и экспрессии генов белков теплового шока, а также реверсии профиля экспрессии генов при возобновлении полива. И наоборот, ферменты, удаляющие АФК, молекулярные шапероны и гены, связанные с абиотическим стрессом, индуцируются раньше и сильнее у анизогидрических сортов.

Для выявления основных признаков засухоустойчивости и определения последовательности их пороговых значений водного потенциала для сортов винограда с контрастным поведением в отношении водопотребления проведено исследование, которое демонстрирует интерактивность отношений между гидравлическими характеристиками листа [28]. Растения подверженного стрессу засухи сорта Семильон демонстрировали максимальную транспирацию и минимальную чувствительность устьичной проводимости (УП) кроны к дефициту давления пара. Увеличение потребления воды связано с гидравлическими характеристиками, обеспечивающими

ми газообмен при более низком водном потенциале, тем не менее, растения всех сортов закрывали устьица до образования эмболии листьев. Моделирование показало, что растениям устойчивого к засухе сорта Гренаш требуется больше времени для достижения порога гидравлического сбоя из-за консервативного использования воды. Анализ микрочипов выявил широкую реакцию растений сорта Италия на стрессовые условия засухи, характеризующуюся модуляцией 1037 генов, участвующих в биологических процессах, таких как организация клеточной стенки, метаболизм углеводов, реакция АФК, реакция на гормональный и осмотический стресс [29]. Напротив, реакция растений сорта Осенний Королевский была ограничена модуляцией только 29 генов, в основном участвующих в реакции на стресс, метаболизме азота и передаче гормонального сигнала. В отличие от растений сорта Италия, у которых в ответ на дефицит влаги проявилось 25 АБК-чувствительных ДЭГ, в растениях сорта Осенний Королевский только два гена идентифицировано как ДЭГ. АБК-восприятие и передача сигналов являются главными факторами, опосредующими специфическое для сорта поведение при ранней реакции на засуху.

Роль виноградных подвоев в адаптации растений к засухе. В то время как выбор привойных сортов часто определяется их характеристиками в конкретных климатических условиях, специфика подвоев предполагает более гибкие решения для адаптации виноградного растения к засухе [8]. В результате проведенных исследований установлено, что устойчивые к засухе подвои повышают адаптационный потенциал привитых растений [30]. Использование засухоустойчивых подвоев, таких как Польшен 1103, в качестве промежуточного подвоя может быть важной стратегией адаптации к условиям водного дефицита благодаря контролю морфологических, химических, физиологических и анатомических реакций привоя [31].

Засухоустойчивость виноградных подвоев связана с быстрым восстановлением роста и гидравлической проводимости тонких корней вблизи

кончика корня при возобновлении полива за счет ограничения конкурирующих участков вдоль корневого цилиндра [32]. Моделирование транспирации всего привитого виноградного растения, которая объединяет как химические, так и гидравлические сигналы при модулировании устьичного контроля, позволило выявить два основных параметра, дифференцирующих подвой по толерантности к засухе, биосинтетическую активность АБК и гидравлическую проводимость между ризосферой и границей почва-корень, определяемую архитектурой корневой системы [33].

В ходе изучения физиологических и транскриптомных реакций на дефицит влаги у четырех разных генотипов оказалось, что растения подвоя Рэмси поддерживали более высокий уровень УП и фотосинтеза, чем другие генотипы [34]. В листьях подвоя Рэмси ряд генов АП демонстрировал дифференциальную и уникальную реакцию на засуху. Анализ совместной экспрессии генов идентифицировал набор основных генов реакции на водный дефицит с генами биосинтеза и передачи сигналов АБК, *NCED3*, *RD29B* и *ABI1*, в качестве потенциальных генов-концентраторов. Количество транскриптов многих метаболических и сигнальных генов АБК, наряду с генами, связанными с метаболизмом липидов, галактинолсинтазами и белками семейства MIP, значительно увеличивалось из-за дефицита влаги.

На распределение корней и архитектуру корневой системы больше влияет тип почвы и система выращивания, чем генотип подвоя, который оказывает большее влияние на плотность корней [8]. Значительная вариабельность между подвоями по анатомии корневых сосудов может влиять на различия в гидравлической проводимости корней и уязвимости корней к кавитации. Вода следует также меж- и внутриклеточными путями, которые находятся под контролем белков водных каналов, встроенных в АП. В настоящее время установлена роль АБК в контроле экспрессии и активности АП. Хотя экспрессия некоторых генов АП, таких как ген *VvPIP1;1*, в корнях коррелирует с гидравлической проводимостью и транспирацией рас-

тения, ситуация с привитым растением намного сложнее, необходимо принимать во внимание также эффекты привоя. Исследование взаимодействия привоя и подвоя показало, что генотипы привоя влияют на многие параметры привитого растения, в том числе на диаметр корневой системы, распределение корней на глубине 21-80 см и соотношение тонких и толстых корней [35]. Привой играет важную роль в росте, развитии и распределении корней винограда, хотя механизм этого влияния остается неясным.

Для регулирования растениями водопотребления необходима координация действий между привоем и подвоем. В связи с этим применен подход полногеномного поиска ассоциаций (ПГИА) на специальной панели картографирования ассоциаций, включающей различные виды рода *Vitis*, чтобы проанализировать генетическую основу признаков, связанных с транспирацией, и идентифицировать геномные области, связанные с механизмами засухоустойчивости [36]. Анализ экспрессии генов показал, что из 13 генов-кандидатов три гена, *VIT_13s0019g03040*, *VIT_17s0000g08960* и *VIT_18s0001g15390*, действительно индуцировались стрессом засухи.

Моделирование процессов, происходящих в привитом виноградном растении, показывает, как подвой влияет на апертуру устьиц привоя путем скоординированных процессов между параметрами корней, гидравлическими и химическими сигналами [37]. Засухоустойчивый генотип демонстрировал существенное изменение диаметра ксилемного канала кончиков корней при умеренном дефиците влаги, в то время как чувствительный к засухе генотип вообще не реагировал. Транскриптомный анализ идентифицировал генотип-специфические транскрипты, которые регулируются уровнем водного дефицита, анализ выявил 24 значимых гена.

В ходе изучения молекулярных, биохимических и физиологических реакций, индуцированных засухой, установлена повышенная адаптивность трансплантата Каберне Совиньон/М4 к условиям водного дефицита, которая подтверждается более интенсивным поглощением воды из почвы,

снижением влияния засухи на общую биомассу корней, снижением накопления АБК и высокой способностью поддерживать скорость ассимиляции CO₂ и УП [38]. На молекулярном уровне исследована экспрессия стресс-зависимых генов, в том числе генов, участвующих в биосинтезе АБК (*VviNCED3*), передаче сигналов АБК (*VviPP2C9*, *VviPP2C4*, *VviSnRk2.6*), регуляции экспрессии генов (*VviABF2*) и открытия устьиц (*VviSIRK*, *VviMYB60*). Результаты показали тесную корреляцию между уровнем экспрессии генов и накоплением АБК в корнях и листьях.

Биотехнологические подходы к созданию генотипов винограда, устойчивых к засухе. Современные представления о передаче сигналов, метаболизме и экспрессии генов, которые опосредуют адаптацию растений к условиям водного дефицита, необходимо использовать в селекционных программах, направленных на повышение засухоустойчивости винограда. Селекционные программы, которые раньше занимали много времени при использовании традиционных методов гибридизации, с развитием молекулярных методов и биотехнологий стали проектами, которые позволяют достигать желаемых результатов за гораздо более короткое время [39, 40]. С целью устранения основных биотических и абиотических факторов стресса для винограда и сведения к минимуму их пагубных последствий рекомендуется применение биотехнологических подходов.

Перспективным представляется проведение биотехнологических экспериментов в условиях *in vitro*. Основным достоинством такого подхода является то, что он позволяет проводить тестирование сортов круглогодично в контролируемых условиях. Предложен метод определения жаро- и засухоустойчивости сортов и подвоев винограда в условиях *in vitro*, реакции растений *in vitro* на стрессы являлись аналогичными реакциям растений *in vivo* [41]. В результате исследования влияния различных концентраций полиэтиленгликоля (ПЭГ) и сорбитола на 8 сортов винограда в условиях *in vitro* оказалось, что влияние этих факторов на характеристики рас-

тений всех сортов было значительным, сорта демонстрировали дифференцированную реакцию [42]. С целью оценки засухоустойчивости четыре виноградных подвоя выращивали на среде DKW с добавлением различных концентраций ПЭГ как фактора стресса [43]. В ответ на увеличение концентрации ПЭГ длина побегов, количество узлов, количество листьев на побеге, масса побегов, общее содержание хлорофилла и выживаемость снижались, в то время как общее количество пролина, процент дефолиации и индекс повреждения постепенно увеличивались. Для изучения реакции растений сортов винограда Белый бессемянный и Флейм бессемянный на стресс от засухи проведен эксперимент в условиях *in vitro* с использованием ПЭГ 6000 [44]. Результаты показали, что при уровне стресса 1%-ного раствора ПЭГ растения сорта Флейм бессемянный справились со стрессом от засухи лучше, чем растения сорта Белый бессемянный, судя по характеристикам длины побега, количества листьев на побеге, сухой массы, хлорофилла а, хлорофилла b, растворимых углеводов и каллусообразования. Тем не менее, у растений сорта Белый бессемянный оказалось значительно более высокое содержание пролина, незначительное снижение относительного содержания воды и меньшее сокращение длины побегов и сырой массы при 2 %-ном уровне стресса ПЭГ. Для определения засухоустойчивости шести винных сортов винограда в условиях *in vitro* стресс засухи индуцировали на эксплантах, культивируемых *in vitro*, с помощью различных доз ПЭГ 8000 в течение 6 недель [45]. Обработка ПЭГ приводила к значительному снижению сырой и сухой массы, количества побегов и листьев, длины побегов, а также к большему оттоку электролитов и снижению относительного содержания воды. Содержание пролина в эксплантах увеличивалось с увеличением дозы ПЭГ. В то время как реакция растений на обработку ПЭГ различалась у сортов при обработке 2 %-ным раствором ПЭГ, при более высоких концентрациях наблюдалось значительное увеличение перекисного окисления липидов у всех сортов.

Разработана модель на основе максимального фотохимического квантового выхода ФС II (F_v/F_m), которая демонстрирует хорошую надежность для оценки устойчивости различных генотипов винограда к комбинированному стрессу засухи и холода [46]. В этой системе использовали культуру ткани винограда вида *V. amurensis* и сорта Мускат гамбургский (*V. vinifera*), 6 %-ный раствор ПЭГ и режим градиентного охлаждения для моделирования стресса от засухи и холода. Во время моделирования комбинированного стресса образцы вида *V. amurensis* имели значительно более низкое значение температуры оттока 50 % электролитов, чем образцы сорта Мускат гамбургский, и проявили более высокую устойчивость к стрессам засухи и холода.

Стрессы, вызванные вирусными заболеваниями и засухой, часто возникают одновременно, поэтому проведено изучение реакции выращенных в условиях *in vitro* проростков винограда (*V. vinifera*) на вирусы, ассоциированные со скручиванием листьев виноградной лозы (GLRaV-3), и на ПЭГ-индуцированный стресс засухи [47]. Комплексный стресс от вирусной инфекции и засухи имел гораздо более серьезные последствия, чем отдельные стрессы. В инфицированных GLRaV-3 проростках *in vitro* из семян сорта винограда Каберне Совиньон обнаружили 11 пиков, связанных с антоцианами, но пики были значительно выше у инфицированных проростков, подвергшихся стрессу от засухи, вызванной ПЭГ. Анализ корреляции накопления антоцианов с уровнями экспрессии родственных генов показал, что инфекция GLRaV-3 была определяющим фактором повышенного накопления антоцианов. Это накопление активировало повышенную регуляцию двух ключевых генов, *MYB1* и *UFGT*, и уровни их экспрессии дополнительно повышались в результате стресса, вызванного засухой.

С появлением технологий редактирования генов и усовершенствованных трансгенных методов развитие сельскохозяйственных культур находится на пороге революционных изменений. Задействование более

широкого генофонда в сочетании с растущими возможностями молекулярной селекции на основе локусов количественных признаков, однонуклеотидного полиморфизма (ОНП) и ПГИА открыли многообещающие перспективы для создания новых сортов [48]. Например, ОНП, идентифицированные посредством ПГИА, можно использовать для разработки новых аллелей с помощью технологий редактирования генов и последующего быстрого повышения засухоустойчивости сельскохозяйственных культур. С целью выявления предполагаемых интрогрессивных областей между шестью дикими видами рода *Vitis*, которые являются источником для селекции виноградных подвоев, создали эталонную сборку генома из вида *V. arizonica* и ресеквенировали 130 образцов [49]. В результате исследования ассоциации ОНП с климатическими переменными и наличием возбудителей болезни Пирса (*Xylella fastidiosa*) оказалось, что интрогрессия обусловлена адаптацией к биотическим и абиотическим стрессорам.

Разработка высокопроизводительных инструментов фенотипирования, позволяющих проводить скрининг популяций на наличие основных корневых признаков, используемых в качестве параметров модели, имеет решающее значение для интеграции как физиологического, так и генетического моделирования в будущие программы генетического улучшения подвоев [50]. Применение современных инструментов селекции, таких как геномный отбор или фенотипный отбор представляется особенно многообещающим. Чрезвычайно важной для обеспечения устойчивости к будущим экологическим и экономическим кризисам становится биоинформационная инженерия, основанная на технологиях чтения, записи и редактирования ДНК [51]. Способность смягчить последствия изменения климата во многом зависит от картирования тех уникальных биологических путей, которые обуславливают стабильное получение продукции.

Выводы. Проведенные исследования растений винограда в условиях водного дефицита предоставили ценную информацию для дальнейших научных изысканий и являются еще одним шагом вперед к познанию генетической основы, которая модулирует реакцию на абиотические стрессы.

Адаптация виноградарства к изменениям климата требует комплексного, междисциплинарного подхода. Устойчивость к засухе может быть приобретена, скорее всего, с помощью различных механизмов. Выявленные механизмы регуляции гомеостаза растений предстоит использовать при разработке стратегий современной селекции для повышения устойчивости винограда к засухе, подразумевающих, прежде всего, новые селекционные технологии на основе биотехнологических подходов. Оптимизация передачи сигналов и распределения веществ между подземными и надземными органами растений позволит создавать сорта, способные противостоять абиотическим стрессам. Необходима дальнейшая работа по устранению существующих пробелов в знаниях о взаимодействии привоя, подвоя и окружающей среды, а также по изучению метаболизма растений и экспрессии генов, которые опосредуют адаптацию винограда к засухе.

Литература

1. Burgess A.J. Wine without water: improving grapevine tolerance to drought // *Plant Physiol.* 2022. Vol. 190(3). P. 1550-1551. DOI: 10.1093/plphys/kiac381.
2. Morales-Castilla I., García de Cortázar-Atauri I., Cook B.I., Lacombe T., Parker A., Van Leeuwen C., Nicholas K.A., Wolkovich E.M. Diversity buffers winegrowing regions from climate change losses // *PNAS.* 2020. Vol. 117(6). P. 2864-2869. DOI: 10.1073/pnas.1906731117
3. Dal Santo S., Palliotti A., Zenoni S., Tornielli G.B., Fasoli M., Paci P., Tombesi S., Frioni T., Silvestroni O., Bellincontro A., d'Onofrio C., Matarese F., Gatti M., Poni S., Pezzotti M. Distinct transcriptome responses to water limitation in isohydric and anisohydric grapevine cultivars // *BMC Genom.* 2016. Vol. 17. P. 1-19. DOI: 10.1186/s12864-016-3136-x.
4. Петров В.С., Алейникова Г.Ю., Новикова Л. Ю., Наумова Л.Г., Лукьянова А.А. Влияние изменений климата на фенологию винограда [Электронный ресурс] // *Плодоводство и виноградарство Юга России.* 2019. № 57(3). С. 29-50. Режим доступа: <http://journalkubansad.ru/pdf/19/03/03.pdf> DOI: 10.30679/2219-5335-2019-3-57-29-50 (дата обращения: 29.05.2023).
5. Петров В.С., Марморштейн А.А., Лукьянова А.А. Адаптивная фенологическая реакция интродуцированных сортов винограда *occidentalis* C. Negr. на изменения погодно-климатических условий Юга России [Электронный ресурс] // *Плодоводство и*

виноградарство Юга России. 2022. Т. 73(1). С. 62-76. Режим доступа: <http://journal.kubansad.ru/pdf/22/01/06.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2022-1-73-62-76 (дата обращения: 29.05.2023).

6. Dayer S., Reingwirtz I., McElrone A.J., Gambetta G.A. Response and recovery of grapevine to water deficit: from genes to physiology // *The Grape Genome. Compendium of Plant Genomes*. Cham: Springer, 2019. P. 223-245. DOI: 10.1007/978-3-030-18601-2_11.

7. Клименко В.П. Толерантность сортов винограда к ожидаемым стрессам водного дефицита // «Магарач». Виноградарство и виноделие. 2023. Т. 25(2). С. 145-154. DOI: 10.34919/IM.2023.25.2.007. EDN: RRUOSV

8. Simonneau T., Lebon E., Coupel-Ledru A., Marguerit E., Rossdeutsch L., Ollat N. Adapting plant material to face water stress in vineyards: which physiological targets for an optimal control of plant water status? // *OENO One*. 2017. Vol. 51(2). P. 167-179. DOI: 10.20870/oeno-one.2016.0.0.1870.

9. David M., Tița A., Toma I.D., Ciobotea C.-M., Bănuță M.F. Pollen grain expression of osmotic adjustment as a screening method on drought tolerance in several wine and table grape genotypes (*Vitis vinifera* L.) // *Not. Scien. Biol.* 2020. Vol. 12(4). P. 869-883. DOI: 10.15835/nsb12410843

10. Dayer S., Lamarque L.J., Burlett R., Bortolami G., Delzon S., Herrera J.C., Cochard H., Gambetta G.A. Model-assisted ideotyping reveals trait syndromes to adapt viticulture to a drier climate // *Plant Physiol.* 2022. Vol. 190(3). P. 1673-1686. DOI: 10.1093/plphys/kiac361.

11. Dayer S., Herrera J.C., Dai Z., Burlett R., Lamarque L.J., Delzon S., Bortolami G., Cochard H., Gambetta G.A. Nighttime transpiration represents a negligible part of water loss and does not increase the risk of water stress in grapevine // *Plant Cell Environ.* 2021. Vol. 44(2). P. 387-398. DOI: 10.1111/pce.13923.

12. Sorek Y., Greenstein S., Netzer Y., Shtein I., Jansen S., Hochberg U. An increase in xylem embolism resistance of grapevine leaves during the growing season is coordinated with stomatal regulation, turgor loss point, and intervessel pit membranes // *New Phytol.* 2021. Vol. 229(4). P. 1955-1969. DOI: 10.1111/nph.17025.

13. Zhu D., Che Y., Xiao P., Hou L., Guo Y., Liu X. Functional analysis of a grape WRKY30 gene in drought resistance // *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2018. Vol. 132. P. 449-459. DOI: 10.1007/s11240-017-1341-1.

14. Haider M.S., Zhang C., Kurjogi M.M., Pervaiz T., Zheng T., Zhang C., Lide C., Shanguan L., Fang J. Insights into grapevine defense response against drought as revealed by biochemical, physiological and RNA-Seq analysis // *Nature. Scientific Reports*. 2017. Vol. 7(1). 13134. DOI: 10.1038/s41598-017-13464-3.

15. Vuerich M., Braidotti R., Sivilotti P., Alberti G., Casolo V., Braidot E., Boscutti F., Calderan A., Petrusa E. Response of Merlot grapevine to drought is associated to adjustments of growth and nonstructural carbohydrates allocation in above and underground organs // *Water*. 2021. Vol. 13(17). 2336. DOI: 10.3390/w13172336.

16. Tu M., Wang X., Yin W., Wang Y., Li Y., Zhang G., Li Z., Song J., Wang X. Grapevine VlbZIP30 improves drought resistance by directly activating VvNAC17 and promoting lignin biosynthesis through the regulation of three peroxidase genes // *Nature. Horticulture Research*. 2020. Vol. 7. 150. DOI: 10.1038/s41438-020-00372-3.

17. Savoi S., Wong D.C.J., Arapitsas P., Miculan M., Bucchetti B., Peterlunger E., Fait A., Mattivi F., Castellarin S.D. Transcriptome and metabolite profiling reveals that prolonged drought modulates the phenylpropanoid and terpenoid pathway in white grapes (*Vitis vinifera* L.) // *BMC Plant Biol.* 2016. Vol. 16. 67. DOI: 10.14288/1.0361788.

18. Carvalho L.C., Coito J.L., Gonçalves E.F., Chaves M.M., Amâncio S. Differential physiological response of the grapevine varieties Touriga Nacional and Trincadeira to combined heat, drought and light stresses // *Plant Biol.* 2016. Vol. 18 (Suppl.1). P. 101-111. DOI: 10.1111/plb.12410

19. Saijo Y., Loo E.P. Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses // *New Phytol.* 2020. Vol. 225(1). P. 87-104. DOI: 10.1111/nph.15989.

20. Hatmi S., Gruau C., Trotel-Aziz P., Villaume S., Rabenoelina F., Baillieul F., Eullaffroy P., Clément C., Ferchichi A., Aziz A. Drought stress tolerance in grapevine involves activation of polyamine oxidation contributing to improved immune response and low susceptibility to *Botrytis cinerea* // *J Exp Bot.* 2015. Vol. 66(3). P. 775-787. DOI: 10.1093/jxb/eru436.

21. Gambetta G.A., Herrera J.C., Dayer S., Feng Q., Hochberg U., Castellarin S.D. The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance // *J Exp Bot.* 2020. Vol. 71(16). P. 4658-4676. DOI: 10.1093/jxb/eraa245.

22. Ненько Н.И., Ильина И.А., Петров В.С., Сундырева М.А., Соколова В.В., Запорожец Н.М., Киселева Г.К., Схаляхо Т.В. Устойчивость сортов винограда к засухе // *Вестник российской сельскохозяйственной науки.* 2023. № 5. С. 40-45. DOI: 10.30850/vrsn/2019/5/40-45. EDN: VFCCES

23. Киселева Г.К., Ильина И.А., Петров В.С., Запорожец Н.М., Соколова В.В. Физиолого-биохимические особенности листа винограда в связи с адаптацией к засухе и повышенным температурам // *Плодоводство и ягодоводство России.* 2023. Т. 72. С. 35-42. DOI: 10.31676/2073-4948-2023-72-35-42 EDN: НУКВWZQ

24. Стаматиди В.Ю., Рыфф И.И. Особенности изменения водных потенциалов у сортов винограда Мускат белый и Цитронный Магарача в условиях Южного берега Крыма при различных гидротермических факторах // *Современное садоводство.* 2022. № 4. С. 1-12. DOI: 10.52415/23126701_2022_0401 EDN: NMBVMC

25. Киселева Г.К., Ильина И.А., Соколова В.В., Запорожец Н.М., Луцкий Е.О., Вялков В.В. Использование изоформ пероксидаз для выявления сортов винограда, устойчивых к жаре и засухе // *Плодоводство и виноградарство Юга России [Электронный ресурс].* 2023. Т. 80(2). С. 156-169. Режим доступа: <http://journalkubansad.ru/pdf/23/02/11.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2023-2-80-156-169 (дата обращения: 27.04.2023).

26. Aazami M.A., Shamsinow E., Aghdam M.B.H.P. Evaluation some of the physiological and biochemical changes in three grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) in response to drought stress // *Applied Biology.* 2021. Vol. 34 (3). P. 58-81. DOI: 10.22051/jab.2021.31265.1370

27. Levin A.D., Williams L.E., Matthews M.A. A continuum of stomatal responses to water deficits among 17 wine grape cultivars (*Vitis vinifera*) // *Funct Plant Biol.* 2019. Vol. 47(1). P. 11-25. DOI: 10.1071/FP19073.

28. Dayer S., Herrera J., Dai Z., Burlett R., Lamarque L., Delzon S., Bortolami G., Cochard H., Gambetta G. The sequence and thresholds of leaf hydraulic traits underlying grapevine varietal differences in drought tolerance // *J Exp Bot.* 2020. Vol. 71(14). P. 4333-4344. DOI: 10.1093/jxb/eraa186.

29. Cardone M.F., Perniola R., Catacchio C.R., Alagna F., Rotunno S., Crupi P., Antonacci D., Velasco R., Ventura M., Bergamini C. Grapevine adaptation to drought: new candidate genes for the genotype-dependent response // *BIO Web of Conferences.* 2019. Vol. 15. 01016. DOI: 10.1051/bioconf/20191501016.

30. Сундырева М. А., Мишко А. Е., Сегет О. Л. Сорто-подвойные комбинации винограда как способ повышения адаптационного потенциала в летний период на территории Северо-Западного Предкавказья [Электронный ресурс] // *Плодоводство и виноградарство Юга России.* 2023. Т. 80(2). С. 170-179. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/23/02/12.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2023-2-80-170-179 (дата обращения: 27.04.2023).

31. Fayek M. A., Rashedy A.A., Ali A.E.M. Alleviating the adverse effects of deficit irrigation in Flame seedless grapevine via Paulsen interstock // *Rev. Bras. Frutic.* 2022. V. 44(1). 839. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0100-29452022839>.

32. Cuneo I. F., Barrios-Masias F., Knipfer T., Uretsky J., Reyes C., Lenain P.,

Brodersen C.R., Walker M.A., McElrone A.J. Differences in grapevine rootstock sensitivity and recovery from drought are linked to fine root cortical lacunae and root tip function // *New Phytol.* 2021. Vol. 229(1). P. 272-283. DOI: 10.1111/nph.16542.

33. Peccoux A., Loveys B., Zhu J., Gambetta G.A., Delrot S., Vivin P., Schultz H.R., Ollat N., Dai Z. Dissecting the rootstock control of scion transpiration using model-assisted analyses in grapevine // *Tree Physiol.* 2018. Vol. 38(7). P. 1026-1040. DOI: 10.1093/treephys/tpx153

34. Cochetel N., Ghan R., Toups H.S., Degu A., Tillett R.L., Schlauch K.A., Cramer G.R. Drought tolerance of the grapevine, *Vitis champinii* cv. Ramsey, is associated with higher photosynthesis and greater transcriptomic responsiveness of abscisic acid biosynthesis and signaling // *BMC Plant Biol.* 2020. Vol. 20. 55. DOI: 10.1186/s12870-019-2012-7.

35. Ferlito F., Distefano G., Gentile A., Allegra M., Lakso A. N., Nicolosi E. Scion–rootstock interactions influence the growth and behaviour of the grapevine root system in a heavy clay soil // *Aust. J. Grape Wine Res.* 2020. Vol. 26(1). P. 68-78. DOI: 10.1111/ajgw.12415

36. Trenti M., Lorenzi S., Bianchedi P., Grossi D., Failla O., Grando M.S., Emanuelli F. Candidate genes and SNPs associated with stomatal conductance under drought stress in *Vitis* // *BMC Plant Biol.* 2021. Vol. 21. 7. DOI: 10.1186/s12870-020-02739-z.

37. Peccoux A. Molecular and physiological characterization of grapevine rootstock adaptation to drought. Bordeaux: Université Bordeaux Segalen, 2011. 176 p.

38. Prinsi B., Simeoni F., Galbiati M., Meggio F., Tonelli C., Scienza A., Espen L. Grapevine rootstocks differently affect physiological and molecular responses of the scion under water deficit condition // *Agronomy.* 2021. Vol. 11(2). 289. DOI: 10.3390/Agronomy11020289.

39. Лиховской В.В., Зленко В.А., Хватков П.А., Малетич Г.К., Спотарь Г.Ю., Луцкай Е.А., Клименко В.П. Биотехнологические и молекулярно-генетические методы в селекции винограда // *Садоводство и виноградарство.* 2022. № 6. С. 5-15. DOI: 10.31676/0235-2591-2022-6-5-15. EDN: AGAJFF

40. Atak A. New perspectives in grapevine (*Vitis* spp.) breeding // *Plant breeding – new perspectives.* Ed. H.Wang. IntechOpen. 2022. DOI: 10.5772/intechopen.105194.

41. Рыфф И.И., Нилов Н.Г. Метод тестирования комплексной жаро- и засухоустойчивости *in vitro* // «Магарач». Виноградарство и виноделие. 2005. № 4. С. 9-10. EDN: YLBOSV

42. Arshad M. Study on drought resistance of several grapevine cultivars under *in vitro* conditions // *Journal of Plant Research.* 2019. Vol. 32 (1). P. 10-22.

43. Mohsen A.T., Stino R.G., Abdallatif A.M., Zaid N.M. *In vitro* evaluation of some grapevine rootstocks grown under drought stress // *Plant Archives.* 2020. Vol. 20 (Suppl. 1). P. 1029-1034.

44. Shirazi F., Gholami M., Sarikhani H. *In vitro* evaluation of drought tolerance in two grape (*Vitis vinifera* L.) cultivars // *J. plant physiol. breed.* 2020. Vol. 10(2). P. 133-145.

45. Altinci N.T., Cangi R. Drought tolerance of some wine grape cultivars under *in vitro* conditions // *JAFAG.* 2019. Vol. 36(2). P. 145-152. DOI: 10.13002/jafag4633.

46. Su L., Dai Z., Li S., Xin H. A novel system for evaluating drought-cold tolerance of grapevines using chlorophyll fluorescence // *BMC Plant Biol.* 2015. Vol. 15. 82. DOI: 10.1186/s12870-015-0459-8.

47. Cui Z.-H., Bi W.-L., Hao X.-Y., Li P.-M., Duan Y., Walker M.A., Xu Y., Wang Q.-C. Drought stress enhances up-regulation of anthocyanin biosynthesis in grapevine leafroll-associated virus 3-infected *in vitro* grapevine (*Vitis vinifera*) leaves // *Plant Disease.* 2017. Vol. 101. P. 1606-1615. DOI: 10.1094/PDIS-01-17-0104-RE.

48. Chater C.C.C., Covarrubias A.A., Acosta-Maspons A. Crop biotechnology for improving drought tolerance: targets, approaches, and outcomes // *Annual Plant Reviews.* 2019. Vol 2(1). P. 1-39. DOI: 10.1002/9781119312994.apr0669.

49. Morales-Cruz A., Aguirre-Liguori J.A., Zhou Y., Minio A., Riaz S., Walker A.M., Cantu D., Gaut B.S. Introgression among North American wild grapes (*Vitis*) fuels biotic and abiotic adaptation // *Genome Biol.* 2021. Vol. 22. 254. DOI: 10.1186/s13059-021-02467-z.

50. Fichtl L., Hofmann M., Kahlen K., Voss-Fels K.P., Saint Cast C., Ollat N., Vivin P., Loose S., Nsibi M., Schmid J., Strack T., Schultz H.R., Smith J., Friedel M. Towards grapevine root architectural models to adapt viticulture to drought // *Front. Plant Sci.* 2023. Vol. 14. 202. DOI: 10.3389/fpls.2023.1162506.

51. Dixon T.A., Williams T.C., Pretorius I.S. Bioinformational trends in grape and wine biotechnology // *Trends Biotechnol.* 2022. Vol. 40(1). P. 124-135. DOI: 10.1016/j.tibtech.2021.05.001.

References

1. Burgess A.J. Wine without water: improving grapevine tolerance to drought // *Plant Physiol.* 2022. Vol. 190(3). P. 1550-1551. DOI: 10.1093/plphys/kiac381.

2. Morales-Castilla I., García de Cortázar-Atauri I., Cook B.I., Lacombe T., Parker A., Van Leeuwen C., Nicholas K.A., Wolkovich E.M. Diversity buffers winegrowing regions from climate change losses // *PNAS.* 2020. Vol. 117(6). P. 2864-2869. DOI: 10.1073/pnas.1906731117

3. Dal Santo S., Palliotti A., Zenoni S., Tornielli G.B., Fasoli M., Paci P., Tombesi S., Frioni T., Silvestroni O., Bellincontro A., d'Onofrio C., Matarese F., Gatti M., Poni S., Pezzotti M. Distinct transcriptome responses to water limitation in isohydric and anisohydric grapevine cultivars // *BMC Genom.* 2016. Vol. 17. P. 1-19. DOI: 10.1186/s12864-016-3136-x.

4. Petrov V.S., Aleinikova G.Yu., Novikova L.Yu., Naumova L.G., Lukyanova A.A. The influence of climate changes the grape phenology [Electronic resource] // *Fruit growing and viticulture of South Russia.* 2019. № 57(3). P. 29-50. Available at: <http://journalkubansad.ru/pdf/19/03/03.pdf> DOI: 10.30679/2219-5335-2019-3-57-29-50 (accessed date: 29.05.2023) ([in Russian](#)).

5. Petrov V.S., Marmorstein A.A., Lukyanova A.A. Adaptive phenological response of introduced grape varieties *occidentalis* C. Negr. on changes in weather and climatic conditions in the South of Russia [Electronic resource] // *Fruit growing and viticulture of South Russia.* 2022. Vol. 73(1). P. 62-76. Available at: <http://journalkubansad.ru/pdf/22/01/06.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2022-1-73-62-76 (accessed date: 29.05.2023) ([in Russian](#)).

6. Dayer S., Reingwartz I., McElrone A.J., Gambetta G.A. Response and recovery of grapevine to water deficit: from genes to physiology // *The Grape Genome. Compendium of Plant Genomes.* Cham: Springer, 2019. P. 223-245. DOI: 10.1007/978-3-030-18601-2_11.

7. Klimenko V.P. Tolerance of grape varieties to expected stresses of water deficit // *Magarach. Viticulture and winemaking.* 2023. Vol. 25(2). P. 145-154. DOI: 10.34919/IM.2023.25.2.007 EDN: RRUOSV ([in Russian](#)).

8. Simonneau T., Lebon E., Coupel-Ledru A., Marguerit E., Rossdeutsch L. Ollat N. Adapting plant material to face water stress in vineyards: which physiological targets for an optimal control of plant water status? // *OENO One.* 2017. Vol. 51(2). P. 167-179. DOI: 10.20870/oenone.2016.0.0.1870.

9. David M., Țița A., Toma I.D., Ciobotea C.-M., Bănuță M.F. Pollen grain expression of osmotic adjustment as a screening method on drought tolerance in several wine and table grape genotypes (*Vitis vinifera* L.) // *Not. Scien. Biol.* 2020. Vol. 12(4). P. 869-883. DOI: 10.15835/nsb12410843

10. Dayer S., Lamarque L.J., Burlett R., Bortolami G., Delzon S., Herrera J.C., Cochard H., Gambetta G.A. Model-assisted ideotyping reveals trait syndromes to adapt viticulture to a drier climate // *Plant Physiol.* 2022. Vol. 190(3). P. 1673-1686. DOI: 10.1093/plphys/kiac361.

11. Dayer S., Herrera J.C., Dai Z., Burlett R., Lamarque L.J., Delzon S., Bortolami G.,

Cochard H., Gambetta G.A. Nighttime transpiration represents a negligible part of water loss and does not increase the risk of water stress in grapevine // *Plant Cell Environ.* 2021. Vol. 44(2). P. 387-398. DOI: 10.1111/pce.13923.

12. Sorek Y., Greenstein S., Netzer Y., Shtein I., Jansen S., Hochberg U. An increase in xylem embolism resistance of grapevine leaves during the growing season is coordinated with stomatal regulation, turgor loss point, and intervessel pit membranes // *New Phytol.* 2021. Vol. 229(4). P. 1955-1969. DOI: 10.1111/nph.17025.

13. Zhu D., Che Y., Xiao P., Hou L., Guo Y., Liu X. Functional analysis of a grape WRKY30 gene in drought resistance // *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2018. Vol. 132. P. 449-459. DOI: 10.1007/s11240-017-1341-1.

14. Haider M.S., Zhang C., Kurjogi M.M., Pervaiz T., Zheng T., Zhang C., Lide C., Shangguan L., Fang J. Insights into grapevine defense response against drought as revealed by biochemical, physiological and RNA-Seq analysis // *Nature. Scientific Reports.* 2017. Vol. 7(1). 13134. DOI: 10.1038/s41598-017-13464-3.

15. Vuerich M., Braidotti R., Sivilotti P., Alberti G., Casolo V., Braidot E., Boscutti F., Calderan A., Petrusa E. Response of Merlot grapevine to drought is associated to adjustments of growth and nonstructural carbohydrates allocation in above and underground organs // *Water.* 2021. Vol. 13(17). 2336. DOI: 10.3390/w13172336.

16. Tu M., Wang X., Yin W., Wang Y., Li Y., Zhang G., Li Z., Song J., Wang X. Grapevine VlbZIP30 improves drought resistance by directly activating VvNAC17 and promoting lignin biosynthesis through the regulation of three peroxidase genes // *Nature. Horticulture Research.* 2020. Vol. 7. 150. DOI: 10.1038/s41438-020-00372-3.

17. Savoi S., Wong D.C.J., Arapitsas P., Miculan M., Bucchetti B., Peterlunger E., Fait A., Mattivi F., Castellarin S.D. Transcriptome and metabolite profiling reveals that prolonged drought modulates the phenylpropanoid and terpenoid pathway in white grapes (*Vitis vinifera* L.) // *BMC Plant Biol.* 2016. Vol. 16. 67. DOI: 10.14288/1.0361788.

18. Carvalho L.C., Coito J.L., Gonçalves E.F., Chaves M.M., Amâncio S. Differential physiological response of the grapevine varieties Touriga Nacional and Trincadeira to combined heat, drought and light stresses // *Plant Biol.* 2016. Vol. 18 (Suppl.1). P. 101-111. DOI: 10.1111/plb.12410.

19. Saijo Y., Loo E.P. Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses // *New Phytol.* 2020. Vol. 225(1). P. 87-104. DOI: 10.1111/nph.15989.

20. Hatmi S., Gruau C., Trotel-Aziz P., Villaume S., Rabenoelina F., Baillieux F., Eullaffroy P., Clément C., Ferchichi A., Aziz A. Drought stress tolerance in grapevine involves activation of polyamine oxidation contributing to improved immune response and low susceptibility to *Botrytis cinerea* // *J Exp Bot.* 2015. Vol. 66(3). P. 775-787. DOI: 10.1093/jxb/eru436.

21. Gambetta G.A., Herrera J.C., Dayer S., Feng Q., Hochberg U., Castellarin S.D. The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance // *J Exp Bot.* 2020. Vol. 71(16). P. 4658-4676. DOI: 10.1093/jxb/eraa245.

22. Nenko N.I., Ilyina I.A., Petrov V.S., Sundyrev M.A., Sokolova V.V., Zaporozhets N.M., Kiseleva G.K., Skhalyaho T.V. Resistance to drought of grape varieties // *Vestnik of the Russian Agricultural Science.* 2023. № 5. P. 40-45. DOI: 10.30850/vrsn/2019/5/40-45 EDN: VFCCES ([in Russian](#)).

23. Kiseleva G.K., Ilyina I.A., Petrov V.S., Zaporozhets N.M., Sokolova V.V. Physiological and biochemical features of the grape leaf in connection with adaptation to drought and high temperatures // *Pomiculture and small fruits culture in Russia.* 2023. Vol.72. P. 35-42. DOI: 10.31676/2073-4948-2023-72-35-42 EDN: HYKWZQ ([in Russian](#)).

24. Stamatidi V.Yu., Ryff I.I. Features of changes in water potentials in the grape cultivars Muscat Belyi and Tsitronnyi Magaracha in the conditions of the Southern coast of Cri-

mea under various hydrothermal factors // Contemporary horticulture. 2022. № 4. P. 1-12. DOI: 10.52415/23126701_2022_0401 EDN: NMBVMC ([in Russian](#)).

25. Kiseleva G.K., Ilina I.A., Sokolova V.V., Zaporozhets N.M., Lutsky E.O., Vyalkov V.V. The use of peroxidase isoforms to identify grape varieties resistant to heat and drought [Electronic resource] // Fruit growing and viticulture of South Russia. 2023. Vol. 80(2). P. 156-169. Available at: <http://journalkubansad.ru/pdf/23/02/11.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2023-2-80-156-169 (accessed date: 27.04.2023) ([in Russian](#)).

26. Aazami M.A., Shamsinow E., Aghdam M.B.H.P. Evaluation some of the physiological and biochemical changes in three grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) in response to drought stress // Applied Biology. 2021. Vol. 34 (3). P. 58-81. DOI: 10.22051/jab.2021.31265.1370

27. Levin A.D., Williams L.E., Matthews M.A. A continuum of stomatal responses to water deficits among 17 wine grape cultivars (*Vitis vinifera*) // Funct Plant Biol. 2019. Vol. 47(1). P. 11-25. DOI: 10.1071/FP19073.

28. Dayer S., Herrera J., Dai Z., Burlett R., Lamarque L., Delzon S., Bortolami G., Cochard H., Gambetta G. The sequence and thresholds of leaf hydraulic traits underlying grapevine varietal differences in drought tolerance // J Exp Bot. 2020. Vol. 71(14). P. 4333-4344. DOI: 10.1093/jxb/eraa186.

29. Cardone M.F., Perniola R., Catacchio C.R., Alagna F., Rotunno S., Crupi P., Antonacci D., Velasco R., Ventura M., Bergamini C. Grapevine adaptation to drought: new candidate genes for the genotype-dependent response // BIO Web of Conferences. 2019. Vol. 15. 01016. DOI: 10.1051/bioconf/20191501016.

30. Sundryeva M.A., Mishko A.E., Seget O.L. Scion-rootstock combinations of grapes for increasing adaptation potential in the summer period in the North-Western Ciscaucasia [Electronic resource] // Fruit growing and viticulture of South Russia. 2023. Vol. 80(2). P. 170-179. Available at: <http://journalkubansad.ru/pdf/23/02/12.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2023-2-80-170-179 (accessed date: 27.04.2023) ([in Russian](#)).

31. Fayek M. A., Rashedy A.A., Ali A.E.M. Alleviating the adverse effects of deficit irrigation in Flame seedless grapevine via Paulsen interstock // Rev. Bras. Frutic. 2022. V. 44(1). 839. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0100-29452022839>.

32. Cuneo I. F., Barrios-Masias F., Knipfer T., Uretsky J., Reyes C., Lenain P., Brodersen C.R., Walker M.A., McElrone A.J. Differences in grapevine rootstock sensitivity and recovery from drought are linked to fine root cortical lacunae and root tip function // New Phytol. 2021. Vol. 229(1). P. 272-283. DOI: 10.1111/nph.16542.

33. Peccoux A., Loveys B., Zhu J., Gambetta G.A., Delrot S., Vivin P., Schultz H.R., Ollat N., Dai Z. Dissecting the rootstock control of scion transpiration using model-assisted analyses in grapevine // Tree Physiol. 2018. Vol. 38(7). P. 1026-1040. DOI: 10.1093/treephys/tpx153

34. Cochetel N., Ghan R., Toups H.S., Degu A., Tillett R.L., Schlauch K.A., Cramer G.R. Drought tolerance of the grapevine, *Vitis champinii* cv. Ramsey, is associated with higher photosynthesis and greater transcriptomic responsiveness of abscisic acid biosynthesis and signaling // BMC Plant Biol. 2020. Vol. 20. 55. DOI: 10.1186/s12870-019-2012-7.

35. Ferlito F., Distefano G., Gentile A., Allegra M., Lakso A. N., Nicolosi E. Scion-rootstock interactions influence the growth and behaviour of the grapevine root system in a heavy clay soil // Aust. J. Grape Wine Res. 2020. Vol. 26(1). P. 68-78. DOI: 10.1111/ajgw.12415

36. Trenti M., Lorenzi S., Bianchedi P., Grossi D., Failla O., Grando M.S., Emanuelli F. Candidate genes and SNPs associated with stomatal conductance under drought stress in *Vitis* // BMC Plant Biol. 2021. Vol. 21. 7. DOI: 10.1186/s12870-020-02739-z.

37. Peccoux A. Molecular and physiological characterization of grapevine rootstock adaptation to drought. Bordeaux: Université Bordeaux Segalen, 2011. 176 p.

38. Prinsi B., Simeoni F., Galbiati M., Meggio F., Tonelli C., Scienza A., Espen L.

Grapevine rootstocks differently affect physiological and molecular responses of the scion under water deficit condition // *Agronomy*. 2021. Vol. 11(2). 289. DOI: 10.3390/Agronomy11020289.

39. Likhovskoy V.V., Zlenko V.A., Khvatkov P.A., Maletich G.K., Spotar G.Yu., Lushchai E.A., Klimenko V.P. Biotechnological and molecular genetic methods in grape breeding // *Horticulture and viticulture*. 2022. № 6. P. 5-15. DOI: 10.31676/0235-2591-2022-6-5-15 EDN: AGAJFF ([in Russian](#)).

40. Atak A. New perspectives in grapevine (*Vitis* spp.) breeding // *Plant breeding – new perspectives*. Ed. H.Wang. IntechOpen. 2022. DOI: 10.5772/intechopen.105194.

41. Ryff I.I., Nilov N.G. An *in vitro* method to test multiple heat and drought resistance // *Magarach. Viticulture and winemaking*. 2005. № 4. P. 9-10. EDN: YLBOSV ([in Russian](#)).

42. Arshad M. Study on drought resistance of several grapevine cultivars under *in vitro* conditions // *Journal of Plant Research*. 2019. Vol. 32 (1). P. 10-22.

43. Mohsen A.T., Stino R.G., Abdallatif A.M., Zaid N.M. *In vitro* evaluation of some grapevine rootstocks grown under drought stress // *Plant Archives*. 2020. Vol. 20 (Suppl. 1). P. 1029-1034.

44. Shirazi F., Gholami M., Sarikhani H. *In vitro* evaluation of drought tolerance in two grape (*Vitis vinifera* L.) cultivars // *J. plant physiol. breed.* 2020. Vol. 10(2). P. 133-145.

45. Altinci N.T., Cangi R. Drought tolerance of some wine grape cultivars under *in vitro* conditions // *JAFAG*. 2019. Vol. 36(2). P. 145-152. DOI: 10.13002/jafag4633.

46. Su L., Dai Z., Li S., Xin H. A novel system for evaluating drought-cold tolerance of grapevines using chlorophyll fluorescence // *BMC Plant Biol.* 2015. Vol. 15. 82. DOI: 10.1186/s12870-015-0459-8.

47. Cui Z.-H., Bi W.-L., Hao X.-Y., Li P.-M., Duan Y., Walker M.A., Xu Y., Wang Q.-C. Drought stress enhances up-regulation of anthocyanin biosynthesis in grapevine leafroll-associated virus 3-infected *in vitro* grapevine (*Vitis vinifera*) leaves // *Plant Disease*. 2017. Vol. 101. P. 1606-1615. DOI: 10.1094/PDIS-01-17-0104-RE.

48. Chater C.C.C., Covarrubias A.A., Acosta-Maspons A. Crop biotechnology for improving drought tolerance: targets, approaches, and outcomes // *Annual Plant Reviews*. 2019. Vol 2(1). P. 1-39. DOI: 10.1002/9781119312994.apr0669.

49. Morales-Cruz A., Aguirre-Liguori J.A., Zhou Y., Minio A., Riaz S., Walker A.M., Cantu D., Gaut B.S. Introgression among North American wild grapes (*Vitis*) fuels biotic and abiotic adaptation // *Genome Biol.* 2021. Vol. 22. 254. DOI: 10.1186/s13059-021-02467-z.

50. Fichtl L., Hofmann M., Kahlen K., Voss-Fels K.P., Saint Cast C., Ollat N., Vivin P., Loose S., Nsibi M., Schmid J., Strack T., Schultz H.R., Smith J., Friedel M. Towards grapevine root architectural models to adapt viticulture to drought // *Front. Plant Sci.* 2023. Vol. 14. 202. DOI: 10.3389/fpls.2023.1162506.

51. Dixon T.A., Williams T.C., Pretorius I.S. Bioinformational trends in grape and wine biotechnology // *Trends Biotechnol.* 2022. Vol. 40(1). P. 124-135. DOI: 10.1016/j.tibtech.2021.05.001.