

УДК 634.8:632.93

UDC 634.8:632.93

DOI 10.30679/2219-5335-2020-6-66-250-269

DOI 10.30679/2219-5335-2020-6-66-250-269

**ВИНОГРАД И ФИЛЛОКСЕРА:
ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ
АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЙ
НА БИОХИМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ КОРНЕВОЙ
СИСТЕМЫ ВИНОГРАДА**

**GRAPES AND PHYLLOXERA:
INFLUENCE OF PHYSIOLOGICALLY
ACTIVE SUBSTANCES
THE BIOCHEMICAL
FEATURES OF GRAPE
ROOT SYSTEM**

Казакхмедов Рамидин Эфендиевич
д-р биол. наук
зам. директора по науке
ведущий научный сотрудник
зав. лабораторией биотехнологии,
физиологии и продуктов переработки
винограда
e-mail: kre_05@mail.ru;

Kazakhmedov Ramidin Efendievich
Dr. Sci. Biol.
Deputy Chief for Science
Leading Research Associate
Head of Biotechnology,
Physiology and Grape Processing
Products Laboratory
e-mail: kre_05@mail.ru;

*Дагестанская селекционная опытная
станция виноградарства и овощеводства –
филиал Федерального государственного
бюджетного научного учреждения
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Дербент, Республика Дагестан, Россия*

*Daghestan Selection Testing
Station of Viticulture and Horticulture –
branch of the Federal State
Budgetary Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Winemaking»,
Derbent, Daghestan Republic, Russia*

Цель работы – выявить влияние
совместного применения жасмоновой
кислоты с перспективными физиологически
активными соединениями различного
механизма действия на биохимические
особенности корней винограда в связи
с устойчивостью к филлоксере.

Работа выполнялась на производственно-
экспериментальной баз ДСОСВиО филиала
СКФНЦСВВ. Объект исследований –
однолетние растения сортов Бианка,
Ркацители, Молдова, Агадаи, Первенец
Магарача, Декабрьский, Подарок Магарача,
Антей магарачский, Кобер 5 ББ,
двухлетние растения сорта Агадаи на фоне
филлоксеры; физиологически активные
соединения различного механизма
действия: ФАС - 1 – ЦАС; ФАС - 2 – НАС;
ФАС - 3 – ЭАС; ФАС - 4 – ЖАС (жасмоно-
вая кислота). Исследовано влияние жасмо-
новой кислоты на процессы сопротивления

The aim of the work is to identify
the effect of joint application of jasmonic
acid with promising physiologically active
compounds of various mechanisms
of action on the biochemical characteristics
of grape roots in connection with resistance
to phylloxera. The work was carried out
on the production and experimental basis
of the DSTSVH branch of the CFSCHVW.
The object of research is annual plants
of the grape varieties Bianca, Rkatsiteli,
Moldova, Agadai, Pervenets Magaracha,
Decemberskiy, Podarok Magaracha,
Antey Magaracskiy, Cober 5 BB,
two-years Agadai plants against
the background of phylloxera;
physiologically active substances
of various mechanisms of action:
FAS-1-JSAS; FAS-2-NAS; FAS-3-EAS;
FAS-4-JAS (jasmonic acid). The influence
of jasmonic acid the processes

винограда вредителю при отдельном и совместном применении с препаратами ЦАС, НАС и ЭАС. Изучен характер изменения содержания БАВ в корнях при атаке филлоксеры и обработке ФАС у толерантных сортов винограда, что позволяет приблизиться к пониманию механизма формирования устойчивости на биохимическом уровне. Сорта винограда толерантные к корневой филлоксере имеют разный биохимический и гормональный статусы вне заражения вредителем, которые изменяются в различной степени в ответ на заражение филлоксерой и обработку ФАС. Результаты исследований свидетельствуют о сопряженности и вовлеченности углеводного, аминокислотного и фенольного обменов в процесс ответной реакции и приспособление виноградного растения к вредителю при соответствующем гормональном статусе, но процесс не носит однозначный и однонаправленный характер. Эффекты применения ЖАС (повышение содержания АБК, Ароматических аминокислот тирозин и фенилаланин, лежащих в основе шикиматного метаболического пути) позволяют предположить усиление действия ЦАС+НАС+ЭАС на устойчивость винограда к корневой филлоксере.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, ФИЛЛОКСЕРА, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА, УСТОЙЧИВОСТЬ, ИУК, АБК, АМИНОКИСЛОТЫ, ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, УГЛЕВОДЫ

of grape resistance to the vermin when used separately and in combination with JSAC, NAS and EAS preparations was studied. The nature of changes in the BAS content in the roots during phylloxera attack and FAS treatment in tolerant grape varieties has been studied, which allows us to get closer to understanding the mechanism of resistance formation at the biochemical level. Grape varieties that are tolerant to root phylloxera have different biochemical and hormonal statuses outside of vermin infection, which change to varying degrees in response to phylloxera infection and FAS treatment. The results of research indicate that carbohydrate, amino acid, and phenolic metabolism is associated and involved in the process of response and adaptation of the grape plant to the vermin with the corresponding hormonal status, but it is not unambiguous and unidirectional. Effects of the use of ZHAS (increasing the content of ABA, aromatic amino acids, tyrosine and phenylalanine, which are the basis of the shikimate metabolic pathway), allow to suggest an increase in the action of JSAC + NAS + EAS on the resistance of grapes to root phylloxera.

Key words: GRAPES, PHYLLOXERA, PHYSIOLOGICALLY ACTIVE COMPOUNDS, JASMONIC ACID, STABILITY, FVA, ABA, AMINO ACIDS, PHENOLIC COMPOUNDS, CARBOHYDRATES

Введение. Следует признать, что филлоксера остается одной из важных проблем современного виноградарства [1-3], так как привитая культура не достигла цели в полной мере. В этой связи в настоящее время сохранило актуальность также мнение талантливого ученого П.Н. Недова, с кем посчастливилось автору обсуждать проблему в конце 80-х годов прошлого

столетия, ...«до настоящего времени еще не внедрен в широкое производство метод борьбы, обеспечивающий применение корнесобственной культуры высококачественных сортов европейского винограда (в зоне сплошного заражения) с сохранением рентабельности насаждений» [4].

На основе анализа литературных источников, результатов собственных исследований, с учетом биологических особенностей филлоксеры и виноградного растения, мы полагаем логичным и целесообразным не использовать термин «борьба» при разработке способов повышения продуктивности и срока эксплуатации филлоксерных насаждений винограда, а ориентироваться на «сосуществование винограда с филлоксерой». Глубокая специализация филлоксеры не позволяет уничтожить вредителя, не повреждая в той или иной степени само виноградное растение. Наш основной подход к решению проблемы, как мы и раньше отмечали, лучше выражают слова Фреда (1880) (цит. по Далмассо М, 1959) – *«цель...в установлении равновесия между новым развитием корневой системы растения и повреждениями, наносимыми филлоксерой, т.е. уничтожение достаточного количества вредителя с тем, чтобы корневая система процветала и давала бы вознаграждающую затраты продукцию».*

Как отмечалось, переход на привитую культуру также не решил проблему в полной мере. Основным фундаментальным решением является выведение новых устойчивых сортов на основе достижений генетики и селекции. Однако наличие в настоящее время востребованных высококачественных европейских сортов винограда со слабой устойчивостью к филлоксере делают актуальными исследования, направленные на повышение физиологического иммунитета к опаснейшему вредителю.

Цель настоящей работы – выявить влияние совместного применения жасмоновой кислоты с перспективными физиологически активными соединениями различного механизма действия на биохимические особенности корней винограда в связи с устойчивостью к филлоксере.

Объекты и методы исследований. Работа выполнялась на производственно-экспериментальной базе ДСОСВиО филиала СКФНЦСВВ. Исследования проводились с использованием лабораторных и вегетационных опытов. В соответствии с определенной задачей производилась постановка специального опыта по общепринятым или собственным методикам на их основе [1, 5, 6]. На опытных участках проводились необходимые мероприятия: агротехнические и по защите от болезней и вредителей (кроме филлоксеры) согласно принятому плану их проведения на станции.

Объект исследований – однолетние растения винограда сортов Бианка, Ркацители, Молдова, Агадаи, Первенец Магарача, Декабрьский, Подарок Магарача, Антей магарачский, Кобер 5 ББ, двухлетние растения сорта Агадаи на фоне филлоксеры; физиологически активные соединения различного механизма действия: ФАС - 1 – ЦАС; ФАС - 2 – НАС; ФАС - 3 – ЭАС; ФАС - 4 – ЖАС (жасмоновая кислота). Повторность – 10 кратная. Срок применения ФАС – достижение побегами длины 15-20 см. Способ применения ФАС – опрыскивание листовой поверхности саженцев. Определение биохимических, гормональных особенностей корневой системы опытных растений под влиянием ФАС – на базе лаборатории станции и ЦКП «Приборно-аналитический» СКФНЦСВВ: углеводы (сахароза, глюкоза, фруктоза), фенолкарбоновые кислоты (хлорогеновая, кофейная), ИУК, АБК, аскорбиновая и аминокислоты – методом капиллярного электрофореза.

Обсуждение результатов. Ранее нами (2012) было выдвинуто несколько гипотез и установлено, что физиологически активные соединения гормональной природы и трофического характера проявили себя эффективными в усилении разрастания элементов корневой системы (ЦАС), положительном изменении биохимического состава корней (НАС), повышении трофического потенциала корневой системы (ЭАС) при некорневом их при-

менении на определенных стадиях развития виноградного растения, что может лежать в основе практического их применения для повышения срока эксплуатации корнесобственных насаждений винограда в зоне сплошного заражения филлоксерой [7-9] (рис. 1).



Рис.1. Схема – модель, лежащая в основе фрагмента исследований

Нашими исследованиями 2015-2018 гг. были выявлены биохимические особенности элементов корневой системы различных по устойчивости к корневой филлоксере сортов винограда, в том числе на фоне заражения филлоксерой и при применении ФАС. Предположено, что ключевое значение в попытках генотипа противостоять вредителю имеет не столько абсолютное содержание БАВ в элементах корневой системы, сколько количественный и качественный характер изменения их содержания в ответ на заражение (атаку) филлоксерой. Представлял интерес характер изменения БАВ в корнях при атаке филлоксеры и обработке ФАС у различных толерантных сортов винограда, что позволило бы приблизиться к пониманию механизма формирования устойчивости на биохимическом уровне. Эталонном служил сорт Агадаи, восприимчивый к корневой филлоксере. Нами проанализированы не только

абсолютное содержание БАВ и гормонов в корнях различных сортов винограда, но и их соотношение, так как адаптация растений к стрессорам происходит на фоне смены гормонального статуса, и, как правило, с резким увеличением гормонов ингибирующего действия (АБК).

На данном этапе исследований ставилась задача подбора ФАС с вероятным действием на увеличение содержания БАВ – продуктов вторичного метаболизма, которые могли бы снизить потенциал размножения филлоксеры, в частности изопреноидов, специфичных для определенных семейств, родов и видов растений (это главным образом моно-, сескви-, ди-, сестер- и тритерпеноиды), чья роль сводится к защите растений от различных неблагоприятных воздействий окружающей среды, в том числе от макро- и микровредителей.

В рамках данного фрагмента исследований были изучены особенности обмена ароматических аминокислот фенилаланин, тирозин, так как продукты их обмена дают начало множеству различных соединений, таких как фенилпропаноиды, алкалоиды (изохинолиновые, тропановые, протоалкалоиды), лигнины, меланины. Исходя из нашего предположения, было исследовано влияние жасмоновой кислоты (ЖАС) на процессы сопротивления винограда вредителю при отдельном и совместном применении с препаратами ЦАС, НАС и ЭАС. Предполагается, что жасмоновая кислота принимает участие в процессах репарации тканей растений, поврежденных фитофагами, а также в метаболических путях, обеспечивающих устойчивость растений к паразитам за счет экспрессии генов резистентности растений [10-20].

Исследования показали, что обработка растений сорта Агадаи раствором ЖАС незначительно снижает абсолютное содержание ауксинов при одновременном увеличении содержания АБК более чем в 3 раза (табл. 1).

Важно отметить, при этом соотношение ИУК/АБК снижается, что, видимо, следует признать положительной реакцией виноградного растения в

изучаемом аспекте, учитывая, что АБК, как известно, сама является индуктором эндогенной ЖАС при атаке фитофагами.

Таблица 1 – Содержание гормонов в корневой системе двухлетних растений сорта Агадаи при применении ФАС на фоне филлоксеры, 2019 г.

Вариант	АБК	% к контролю	ИУК	% к контролю	ИУК/АБК
Контроль – без обработки	1,63	100	5,51	100	3,38
ФАС (1+2+3) + ЖАС 50 мг/л	2,29	141(↑)	2,40	44(↓)	1,05
ЖАС 50 мг/л	5,05	310(↑)	4,14	75(↓)	0,82

Наши исследования на модельных растениях винограда показали, что чем более устойчив сорт к филлоксере, тем ниже содержание фенолкарбоновых кислот и углеводов в корнях и выше содержание аминокислот [21]. Препарат ауксинового действия изменяет соотношение биологически активных веществ (БАВ) и приближает его к показателям толерантного сорта.

Обработка ЖАС практически не влияет на содержание углеводов в корневой системе растений винограда, но оно повышается при ее совместном применении с ФАС (табл. 2).

Таблица 2 – Содержание углеводов (г/кг) в корневой системе 2 летних растений сорта Агадаи при применении ФАС на фоне филлоксеры, 2019 г.

Вариант	Фруктоза		Глюкоза		Всего
	г/кг	% к контролю	г/кг	% к контролю	
Контроль – без обработки	15,1	100	11,8	100	26,9
ФАС (1+2+3) + ЖАС 50 мг/л	26,1	173	19,3	164	45,4
ЖАС 50 мг/л	15,6	103	12,6	107	28,2

Содержание фенольных соединений при обработке ЖАС снижается более, чем в 5 раз, на фоне слабого повышения содержания аминокислот (табл. 3), что позволяет предположить возможное повышение толерантности к филлоксере, учитывая также обнаруженное увеличение содержания АБК в корнях (см. выше).

Таблица 3 – Содержание фенольных соединений (мг/кг) в корнях двухлетних растений сорта Агадаи при применении ФАС на фоне филлоксеры, 2019 г.

Вариант	Аскорбиновая кислота		Хлорогеновая кислота		Кофейная кислота		Сумма мг/кг
	мг/кг	% к контролю	мг/кг	% к контролю	мг/кг	% к контролю	
Контроль – без обработки	29,6	100	30,8	100	82,3	100	142,7
ФАС (1+2+3) + ЖАС 50 мг/л	3,2	11 (↓)	8,1	26 (↓)	35,0	43 (↓)	46,3
ЖАС 50 мг/л	5,7	19 (↓)	9,0	29 (↓)	9,5	12 (↓)	24,2

Содержание аминокислот в данном исследовании при обработке ЖАС отдельно и в смеси с ФАС не выявило существенных изменений, можно только констатировать, что оно не снижалось. Такая же тенденция в части изменения суммы 4 аминокислот - пролина, треонина, серина, а-аланина, составляющих более 90 % от суммарного содержания аминокислот в корнях опытных растений.

В аспекте направленности данного этапа исследований и в связи с применением ЖАС представляло теоретический интерес изменение содержания аминокислот тирозин (Тир.) и фенилаланин (ФА). Благодаря особому значению для метаболизма растений, который заключается не только в удовлетворении потребности в аминокислотах в процессе синтеза белков, три ароматические аминокислоты (триптофан, фенилаланин и тирозин) находятся под пристальным вниманием ученых.

Биосинтетический путь, который начинается с фосфоенолпирувата и эритрозо-4-фосфата, был назван по характерному промежуточному метаболизму шикиматным путем. В шикиматном пути возникают дополнительно промежуточные продукты для биосинтеза большого числа других растительных соединений. Этот метаболический путь представляет собой некую «границу» между первичным и вторичным обменом веществ. Триптофан

тормозит свой собственный синтез и стимулирует синтез тирозина и фенилаланина. Фенилаланин или тирозин соответственно ингибируют свой собственный синтез. Таким образом, удается избежать накопления ненужной аминокислоты, в то время как остальные продолжают синтезироваться. Тирозин с фенилаланином и триптофан имеют общего предшественника – хоризмовая→префеновая кислоты. Соответственно, через эти метаболические вилки могут реализовываться различные эффекты ФАС в наших исследованиях (рис. 2).

Важно отметить, что одним из механизмов действия ФА является регуляция биосинтеза алкалоидов через ферментную систему в самом начале фенилпропаноидного пути, который, в свою очередь, является одним из этапов в стресс-индуцированном ответе растений на воздействие патогенов [8].



Рис.2 Метаболические вилки обмена хоризмовой кислоты

В начале исследований (2012 г.) нами была выдвинута гипотеза, что определенные ФАС могут служить индуктором синтеза БАВ с инсектокаррицидными свойствами, антибактериальной и антигрибковой активностью в отношении возбудителей гниения корней винограда при повреждении филлоксерой. На данном этапе исследований предполагаем, что таковыми могут быть соединения вторичного обмена, предшественниками которых могут являться фенилаланин и тирозин – фенольные соединения и алкалоиды.

Исследования показали, что внекорневая обработка опытных растений раствором ЖАС повышала содержание тирозина (более чем в 5 раз) и фенилаланина (более чем в 3 раза). Аналогичным было влияние совместного применения ФАС и ЖАС, но несколько слабее – в 2,8 и 1,6 раз, соответственно. Важно отметить, что изменение содержания ароматических аминокислот было идентично изменению содержания АБК по вариантам, которое тоже увеличивалось (в 2,3-5,1 раз) и проходило на фоне уменьшения содержания хлорогеновой кислоты (более чем в 3 раза) (табл. 4)

Таблица 4 – Содержание аминокислот (мг/кг) в корнях двухлетних растений сорта Агадаи при применении ФАС на фоне филлоксеры, 2019 г.

Вариант	Аминокислоты	в т.ч.				Сумма пролина, треонина, серина, аланина		АБК		Хлорогеновая кислота	
		тирозин		фенилаланин		мг/кг	%	мг/кг	%	мг/кг	%
		мг/кг	%	мг/кг	%						
Контроль без обработки	479,3	0,47	100	0,30	100	430	100	1,63	100	30,8	100
ФАС (1+2+3)+ ЖАС 50 мг/л	480,9	1,33	283	0,49	162	439	102	2,29	140	8,1	26
ЖАС 50 мг/л	522,6	2,41	513	0,97	323	454	103	5,05	310	9,0	29

Таким образом, физиологические эффекты применения ЖАС (повышение содержания АБК, ароматических аминокислот тирозин и фенилаланин, лежащих в основе шикиматного метаболического пути – связующего звена между первичным и вторичным обменом веществ на фоне снижения

содержания фенолкарбоновых кислот), позволяют предположить усиление действия смеси ЦАС+НАС+ЭАС на устойчивость винограда к корневой филлоксере при совместном использовании с ЖАС.

На основании исследований 2018 года мы предположили, что однозначных механизмов устойчивости у сортов винограда к филлоксере не существует, и каждый сорт формирует толерантность включая специфические элементы устойчивости, в свою очередь, определяемыми его генетическими особенностями.

На данном этапе была расширена группа исследуемых сортов, обладающих биологической и установленной полевой устойчивостью к корневой филлоксере. Эталонном служили восприимчивый к филлоксере сорт Агадаи и иммунный подвойный сорт Кобер 5 ББ.

По абсолютному содержанию АБК и ИУК в корнях исследуемых сортов винограда нами не обнаружено какой-либо закономерности в сортовом разрезе, в связи с чем было проанализировано соотношение ИУК/АБК как более объективного показателя оценки гормонального статуса корней. Более того, в 2018 году была установлена более высокая информативность изменений содержания БАВ, чем абсолютных показателей их содержания вне заражения филлоксерой и без применения ФАС.

Исследования показали, что на сорте Агадаи атака филлоксеры снижает соотношение ИУК/АБК в корнях, то есть повышает содержание АБК, а совместная обработка ФАС и ЖАС существенно не изменяет этот показатель. При отсутствии филлоксеры самым низким соотношением ИУК/АБК отличился Кобер 5ББ, а высоким – сорта Декабрьский, Молдова и Бианка. Также низкими, чем у Агадаи, и близкими к Кобер 5ББ значениями соотношения гормонов выделились Антей магарачский и Первенец Магарача. Соотношение ИУК/АБК у сортов Ркацители и Подарок Магарача близки к показателю сорта Агадаи.

Следовательно, толерантные к корневой филлоксеры сорта винограда изначально имеют различный гормональный статус при отсутствии заражения филлоксерой.

При заражении филлоксерой наблюдается следующая картина: у сортов с высоким соотношением ИУК/АБК вне заражения (Декабрьский, Молдова, Бианка) данный показатель снижается, и, наоборот, у сортов с низким соотношением ИУК/АБК (сорта селекции «Магарач») отмечалось увеличение величины соотношения данных гормонов. Обработка ФАС +ЖАС на фоне филлоксеры оказывает неоднозначное влияние на соотношение гормонов, что еще раз свидетельствует о специфической реакции толерантных сортов не только на атаку филлоксеры, но и на экзогенное применение ФАС и ЖАС (табл. 5).

Таблица 5 – Содержание фитогормонов (мг/кг) в корнях различных по устойчивости к филлоксеры сортов винограда, 2019 г.

Вариант	Контроль			Филлоксеры			Филлоксеры + ФАС (1+2+3+4)		
	АБК	ИУК	ИУК/ АБК	АБК	ИУК	ИУК/ АБК	АБК	ИУК	ИУК/ АБК
Агадаи	1,9	3,0	1,58	1,4	1,0	0,71	2,8	2,1	0,80
Антей магарачский	3,9	2,6	0,67	1,7	7,4	4,35	0,4	6,7	16,8
Бианка	3,1	9,7	3,13	3,9	7,2	1,85	2,8	3,8	1,4
Декабрьский	1,1	6,8	6,18	0,6	2,2	3,67	1,0	0,4	0,4
Кобер 5 ББ	2,7	1,3	0,48	2,2	4,7	2,14	1,6	2,9	1,8
Молдова	1,0	5,1	5,10	3,7	1,6	0,43	2,6	2,0	0,8
Первенец Магарача	4,6	2,94	0,64	4,1	4,1	1,00	0,78	2,0	2,6
Подарок Магарача	1,0	1,5	1,50	1,9 5	7,8	4,00	2,26	1,2	0,5
Ркацители	2,2	4,	1,82	1,8	4,8	2,67	2,2	4,	1,8

Сорта Бианка и Молдова отличались относительно низким содержанием углеводов, в сравнении с другими толерантными сортами и контрольным сортом Агадаи, вне заражения филлоксерой. Напротив, сорта Первенец

Магарача, Подарок Магарача и Декабрьский имели высокое содержание углеводов, так же как и сорт Кобер 5ББ. Следует отметить, что в данном исследовании только в корнях иммунного сорта Кобер 5ББ обнаружена сахароза, наряду с фруктозой и глюкозой (табл. 6).

Таблица 6 – Содержание углеводов (г/кг) в корнях различных по устойчивости к филлоксере сортов винограда, 2019 г.

Вариант	Контроль			Филлоксера			Филлоксера + ФАС (1+2+3+4)		
	Фруктоза	Глюкоза	Сумма	Фруктоза	Глюкоза	Сумма	Фруктоза	Глюкоза	Сумма
Агадаи	8,3	1,8	10,1	0,9	0,4	1,1	8,1	0,9	9,0
Антей магарачский	8,1	4,0	12,1	1,0	3,0	4,0	1,8	0,4	2,2
Бианка	2,7	1,8	4,5	12,1	9,7	21,8	13,8	18,9	32,7
Декабрьский	10,0	11,5	22,5	3,6	1,1	4,7	9,2	0,6	9,8
Кобер 5 ББ	10,6	8,3	4,8* 23,7	1,5	1,3	1,0* 3,8	7,5	2,8	10,3
Молдова	3,2	2,6	5,8	2,0	2,7	4,7	7,8	10,0	17,8
Первенец Магарача	7,2	5,0	12,2	1,9	6,8	8,7	6,0	1,7	7,7
Подарок Магарача	6,6	10,6	17,2	8,2	2,5	10,7	6,0	1,7	7,7
Ркацители	4,8	2,6	7,4	5,7	1,8	7,5	4,6	1,1	5,7

* – сахароза, г/кг

При заражении филлоксерой у сорта Бианка содержание углеводов повышается, у сорта Молдова не изменяется, а у сортов с высоким содержанием углеводов до атаки филлоксеры и контрольных (восприимчивого сорта Агадаи и иммунного сорта Кобер 5 ББ) – уменьшается.

Обработка ФАС + ЖАС на фоне заражения филлоксерой увеличивает содержание углеводов в корнях сортов Бианка (более 2 раз), Молдова (в 3,5 раз), Декабрьский (в 2 раза), Кобер 5ББ (более 2,5 раз) и у восприимчивого сорта Агадаи – (в 8 раз), что указывает на увеличение содержания углеводов в большей степени у восприимчивого сорта, в сравнении с толерантными.

Возможно, повышение трофического потенциала корней под влиянием ФАС позволило корнесобственным растениям сорта Агадаи восстановить жизнеспособность на фоне филлоксеры в нашем полевом опыте на предыдущем этапе исследований.

У сорта Ркацители и сортов с присутствием его в генеалогии (сибсы Первенец Магарача, Подарок Магарача), а также сорта Антей магарачский, снижение содержания углеводов при атаке филлоксеры не восстанавливалось при применении ФАС+ ЖАС (см. табл. 6)

Таким образом, можно предположить, что толерантность сорта винограда к корневой форме филлоксеры сопряжена с низким содержанием углеводов, что было также выявлено нами ранее. Вероятно, более высокий трофический потенциал, в том числе за счет накопления углеводов в корнях, становится актуальным при атаке и хроническом фоне филлоксеры, что позволяет сосуществовать растению винограда с филлоксерой. Возможно, повышение содержания углеводов при изначально низком их содержании в корнях (Бианка) после атаки филлоксеры является приспособительной реакцией винограда к вредителю. Аналогично можно ожидать, что высокое содержание углеводов изначально и снижение его после атаки и на фоне филлоксеры тоже носит приспособительный характер. И в этой связи повышение содержания углеводов после применения ФАС (и ЖАС) в аспекте изучаемой проблемы следует признать положительным процессом, который, в свою очередь, возможно, и лежит в том числе в основе повышения толерантности (и урожайности) в наших полевых исследованиях на сортах Агадаи и Мускат дербентский.

Содержание и динамика фенольных соединений при заражении филлоксерой и обработке ФАС в настоящем исследовании аналогичны, а у некоторых сортов идентичны изменению содержания углеводов, что, на наш взгляд, свидетельствует о сопряженности и вовлеченности углеводного и

фенольного обменов в процесс ответной реакции и приспособление виноградного растения к вредителю (табл. 7).

Таблица 7 – Содержание фенольных соединений (мг/кг) в корнях различных по устойчивости к филлоксере сортов винограда, 2019 г.

Сорт	Контроль	Филлоксера	Филлоксера + ФАС (1+2+3+4)
Агадаи	65,4	65,4	58,5
Антей Магарачский	94,7	154,8	59,5
Бианка	100,7	74,7	6,0
Декабрьский	26,3	75,9	114,5
Кобер 5 ББ	166,2	17,2	50,8
Молдова	61	31,9	54,1
Первенец Магарача	61,6	130,6	91,8
Подарок Магарача	115,1	30,8	126
Ркацители	70,1	176	69,9

Содержание аминокислот вне заражения филлоксерой у изучаемых сортов различно и не позволяет выявить четкую закономерность в сравнении с сортами-эталоном Агадаи и Кобер 5ББ. Более высоким абсолютным содержанием аминокислот выделились толерантные сорта Антей магарачский, Декабрьский, Молдова и Ркацители. При этом высоким содержанием тирозина отличились Антей магарачский, Декабрьский и Бианка, а также Кобер 5 ББ. При атаке филлоксеры у всех изучавшихся сортов суммарное содержание аминокислот снижается, и, напротив, у иммунного сорта Кобер 5 ББ – повышается. Важно отметить, что высокое содержание тирозина сохраняется на фоне филлоксеры у сортов Антей магарачский, Декабрьский и снижается у Кобер 5ББ и Бианка. Особо следует отметить, что у сортов, у которых изначально при отсутствии филлоксеры не обнаруживался тирозин, при заражении филлоксерой тирозин синтезировался в корнях и, более того, у некоторых сортов достигал высоких значений (Первенец Магарача, Агадаи) (табл. 8).

Таблица 8 – Содержание аминокислот (мг/кг) в корнях различных по устойчивости к филлоксере сортов винограда, 2019 г.

Сорт	Контроль					Филлоксера					Филлоксера + ФАС (1+2+3+4)				
	Сумма	В Т.Ч.				Сумма	В Т.Ч.				Сумма	В Т.Ч.			
		тирозин	%	фенилаланин	%		тирозин	%	фенилаланин	%		тирозин	%	фенилаланин	%
Агадаи	205	0,7	0,34	0	0,00	77,1	4,7	6,10	0	0,00	261	0,8	0,31	0	0,00
Антей магарачский	993,7	5,2	0,52	0,9	0,09	246,5	9,3	3,77	7,4	3,00	372,2	0,6	0,16	0,9	0,24
Бианка	134,5	5,1	4,2	1,0	1,63	94,1	0,8	0,85	0,5	0,53	300,2	0,8	0,27	0,6	0,20
Декабрьский	1467,3	10,8	0,74	3,5	0,24	483,1	11,5	2,38	7,0	1,45	69,3	6,8	9,81	0	0,00
Кобер 5 ББ	172,3	4,0	2,32	0,9	0,52	435,3	1,1	0,25	0,1	0,02	-	0	0,00	-	0,00
Молдова	372	0	0,00	1,4	0,38	110,1	0,3	0,27	0,1	0,09	194	1	0,52	0,1	0,05
Первенец Магарача	94,6	0	0,00	0,9	0,95	78,7	6,3	8,01	0	0,00	431	2,4	0,56	0,3	0,07
Подарок Магарача	162	0	0,00	0	0,00	134,2	2,3	1,71	2,6	1,94	133,6	3,3	2,47	1,1	0,82
Ркацители	803	1,1	0,14	3	0,37	48,7	0,1	0,21	0	0,00	190,7	2,1	1,10	6,5	3,41

Ранее нами было установлено [21], что биохимическая основа толерантности и иммунности сортов винограда различна, что подтверждается результатами данного этапа исследований.

Следовательно, снижение содержания аминокислот в корнях может являться приспособительной реакцией винограда к филлоксере, однако для эффективного сосуществования с филлоксерой и долгосрочной выносливости, на наш взгляд, для виноградного растения актуально более высокое содержание аминокислот или возможность поддержания определенного их уровня, позволяющего растению сохранить жизнеспособность и продуктивность. В этой связи большое практическое значение имеет факт повышения суммарного содержания аминокислот у большинства изучавшихся сортов после обработки ФАС на фоне филлоксеры.

Заключение. Изучен характер изменения содержания БАВ в корнях при атаке филлоксеры и обработке ФАС у различных толерантных сортов винограда, что позволяет приблизиться к пониманию механизма формирования устойчивости на биохимическом уровне. По абсолютному содержанию АБК и ИУК в корнях исследуемых сортов нами не обнаружено какой-либо закономерности в сортовом разрезе. Толерантные к корневой филлоксере сорта изначально имеют различный гормональный статус при отсутствии заражения филлоксерой.

Толерантность сорта сопряжена с низким содержанием углеводов, что было также выявлено нами ранее. Вероятно, более высокий трофический потенциал, в том числе за счет накопления углеводов в корнях, при атаке и хроническом фоне филлоксеры позволяет сосуществовать растению винограда с филлоксерой. Возможно, повышение содержания углеводов при изначально низком их содержании в корнях (Бианка) после атаки филлоксеры является приспособительной реакцией винограда к вредителю. Аналогично, можно ожидать, что высокое содержание углеводов изначально и снижение

его после атаки и на фоне филлоксеры тоже носит приспособительный характер. В этой связи повышение содержания углеводов после применения ФАС (и ЖАС) следует признать положительным процессом.

Динамика содержания фенольных соединений при заражении филлоксерой и обработке ФАС в настоящем исследовании аналогичны, а у некоторых сортов идентичны изменению содержания углеводов.

Снижение содержания аминокислот в корнях может являться приспособительной реакцией винограда к филлоксере, однако, для эффективного сосуществования с филлоксерой и долгосрочной выносливости, на наш взгляд, для виноградного растения актуально более высокое содержание аминокислот или возможность поддержания определенного их уровня, позволяющего растению сохранить жизнеспособность и продуктивность. Большое практическое значение имеет факт повышения суммарного содержания аминокислот у большинства исследуемых сортов после обработки ФАС на фоне филлоксеры.

Сорта винограда толерантные к корневой филлоксере имеют разный биохимический и гормональный статусы вне заражения вредителем, которые изменяются в различной степени в ответ на заражение и обработку ФАС. Результаты исследований свидетельствуют о сопряженности и вовлеченности углеводного, аминокислотного и фенольного обменов в процесс ответной реакции и приспособление виноградного растения к вредителю при соответствующем гормональном статусе, но не носит однозначный и однонаправленный характер.

Эффекты применения ЖАС (повышение содержания АБК, ароматических аминокислот тирозин и фенилаланин, лежащих в основе шикиматного метаболического пути – связующего звена между первичным и вторичным обменом веществ на фоне снижения содержания фенолкарбоновых кислот) позволяют предположить усиление действия ЦАС+НАС+ЭАС на устойчивость винограда к корневой филлоксере при совместном применении с жасмоновой кислотой.

Литература

1. Топалэ Ш.Г., Даду К.Я. Филлоксера – проблема мирового виноградарства // Виноделие и виноградарство. 2007. № 5. С.15-18.
2. Y.-P. Du, Q.-L. Zheng, H. Zhai, E.-S. Jiang, Z.-Y. Wang, Selectivity of *Phylloxera viticola* Fitch (Homoptera: Phylloxeridae) to grape with different resistance and the identification of grape root volatiles, *Acta Entomol. Sinica* 52 (2009) 537–543.
3. Kirchmair M, Huber L, Porten M., Rainer J., Strasser H., Biokontrol. *Metarhiziumanisopliae* aepotential agent for the control of grape phylloxera. М, 2004, том 49. – № 3. – С. 295-303.
4. Недов П.Н. Иммуниетет винограда к филлоксере и возбудителям гниения корней. Кишинев: Штиинца, 1977. 171 с.
5. Лазаревский М.А. Изучение сортов винограда. Ростов-на-Дону: Ростовск. ун-та, 1963. 151 с.
6. Недов П.Н. Новые методы фитопатологических и иммунологических исследований в виноградарстве. Кишинёв: Штиица, 1985. 139 с.
7. Казахмедов Р.Э., Шихсефиев А.Т. Влияние физиологически активных соединений на развитие элементов корневой системы модельных растений винограда // Проблемы развития АПК региона. 2015. № 3. С. 40-43.
8. Казахмедов Р.Э., Шихсефиев А.Т. Биохимическая основа толерантности винограда и гормональная регуляция физиологической устойчивости к филлоксере // Проблемы развития АПК региона. 2016. № 4. С. 22-25
9. Казахмедов Р. Э. Физиологические аспекты повышения толерантности винограда к корневой филлоксере. *Агрохимия*. 2019. № 6. С. 18-26.
10. Жасмоновая кислота и устойчивость томатов к галловой нематоды / Н.И. Васюкова [и др.] // Доклады Академии наук. 2009. Т. 428. № 3. С. 420-422.
11. Влияние жасмоновой кислоты на продуктивность и устойчивость растений проса к неблагоприятным абиотическим факторам / А.А. Вайнер [и др.] // *Агрохимия*. 2015. № 4. С. 62-67;
12. Babenko L.M., Kosakivska L.V., Skatema T. D. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes / *Biotechnologia Acta*. – 2015. – Т.8. – № 2. – С.36-51
13. Хлопцева Р.И. Индуцирование устойчивости томата к насекомым вредителям с помощью обработок жасмоновой кислотой; Влияние на урожайность. (США) / *Экологическая безопасность в АПК. Реферативный журнал*. 2002. № 2. С. 694
14. Экспрессия защитных белков в растениях томата, зараженных галловой нематодой, в ответ на обработку жасмоновой кислотой / Ж.В. Удалова [и др.] // *Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями*. 2013. № 14. С.384-387;
15. Раневая репарация растительных тканей / Н.И. Васюкова [и др.] // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2011. Т. 47. № 3. С. 253-258;
16. Wang L., Wu J. The essential role of jasmonic acid in plant herbivore interactions using the wild tobacco *Nicotiana attenuate* as a model. // *J. Gen. Genomics*. – 2013 – 40 – p. 597-606.
17. Wasternack C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. // *Ann Bot*. – 2007 – 100 – p. 681-697.
18. Wasternack C., Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Annals Bot*. – 2013 – 111 – p. 1021-1058.
19. Wasternack C. Action of jasmonates in plant stress responses and development – applied aspects. *Biotechnol. Adv*. – 2014 – 32 – p. 31-39;
20. Васюкова Н. И., Озерецковская О. Л. Жасмонат-зависимая защитная сигнализация в тканях растений. // *Физиология растений*. 2009. 56 (5). С. 643-653.
21. Влияние фенилаланина на биосинтез протобербириновых алкалоидов в культуре клеток василистника малого / Г.Б. Карягина [и др.]. // *Физиология растений*. 2007. Т. 54. № 2. С. 300-305.

References

1. Topale Sh.G., Dadu K.Ya. Filloksera – problema mirovogo vinogradarstva // Vinodelie i vinogradarstvo. 2007. № 5. S.15-18.
2. Y.-P. Du, Q.-L. Zheng, H. Zhai, E.-S. Jiang, Z.-Y. Wang, Selectivity of Phylloxera viticola Fitch (Homoptera: Phylloxeridae) to grape with different resistance and the identification of grape root volatiles, Acta Entomol. Sinica 52 (2009) 537–543.
3. Kirchmair M, Huber L, Porten M., Rainer J., Strasser H., Biokontrol. Metarhiziumanisopliaeapotent agent for the control of grape phylloxera. M, 2004, tom 49. - № 3. - S. 295-303.
4. Nedov P.N. Immunitet vinograda k filloksere i vzbuditelyam gnieniya kornej. Kishinev: Shtiinca, 1977. 171 s.
5. Lazarevskij M.A. Izuchenie sortov vinograda. Rostov-na-Donu: Rostovsk. un-ta, 1963. 151 s.
6. Nedov P.N. Novye metody fitopatologicheskikh i immunologicheskikh issledovanij v vinogradarstve. Kishinyov: Shtiica, 1985. 139 s.
7. Kazahmedov R.E., Shihsefiyev A.T. Vliyanie fiziologicheskikh aktivnykh soedinenij na razvitiye elementov kornevoj sistemy model'nykh rastenij vinograda // Problemy razvitiya APK regiona. 2015. № 3. S. 40-43.
8. Kazahmedov R.E., Shihsefiyev A.T. Biohimicheskaya osnova tolerantnosti vinograda i gormonal'naya regulyaciya fiziologicheskoy ustojchivosti k filloksere // Problemy razvitiya APK regiona. 2016. № 4. S. 22-25
9. Kazahmedov R. E. Fiziologicheskie aspekty povysheniya tolerantnosti vinograda k kornevoj filloksere. Agrohimiya. 2019. № 6. S. 18-26.
10. Zhasmonovaya kislota i ustojchivost' tomatov k gallovoj nematode / N.I. Vasyukova [i dr.] // Doklady Akademii nauk. 2009. T. 428. № 3. S. 420-422.
11. Vliyanie zhasmonovoy kisloty na produktivnost' i ustojchivost' rastenij prosa k neblagopriyatnym abioticheskim faktoram / A.A. Vajner [i dr.] // Agrohimiya. 2015. № 4. S. 62-67;
12. Babenko L.M., Kosakivska L.V., Skatema T. D. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes / Biotechnologia Acta. – 2015. – T.8. – № 2. – S.36-51
13. Hlopceva R.I. Inducirovanie ustojchivosti tomata k nasekomym vreditelyam s pomoshch'yu obrabotok zhasmonovoy kislotoj; Vliyanie na urozhajnost'. (SShA) / Ekologicheskaya bezopasnost' v APK. Referativnyj zhurnal. 2002. № 2. S. 694
14. Ekspressiya zashchitnykh belkov v rasteniyah tomata, zarzhennykh gallovoj nematodoj, v otvet na obrabotku zhasmonovoy kislotoj / Zh.V. Udalova [i dr.] // Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami. 2013. № 14. S.384-387;
15. Ranevaya reparaciya rastitel'nykh tkanej / N.I. Vasyukova [i dr.] // Prikladnaya biohimiya i mikrobiologiya. 2011. T. 47. № 3. S. 253-258;
16. Wang L., Wu J. The essential role of jasmonic acid in plant herbivore interactions using the wild tobacco Nicotiana attenuate as a model. // J. Gen. Genomics. – 2013 – 40 – r. 597-606.
17. Wasternack C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. // Ann Bot. – 2007 – 100 – r. 681-697.
18. Wasternack C., Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in Annals of Botany. Annals Bot. – 2013 – 111 – r. 1021-1058.
19. Wasternack C. Action of jasmonates in plant stress responses and development – applied aspects. Biotechnol. Adv. – 2014 – 32 – p. 31-39;
20. Vasyukova N. I., Ozereckovskaya O. L. Zhasmonat-zavisimaya zashchitnaya signalizaciya v tkanyah rastenij. // Fiziologiya rastenij. 2009. 56 (5). S. 643-653.
21. Vliyanie fenilalanina na biosintez protobirbinovykh alkaloidov v kul'ture kletok vasilistnika malogo / G.B. Karyagina [i dr.]. // Fiziologiya rastenij. 2007. T. 54. № 2. S. 300-305.