

УДК 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2021-6-72-145-159

**МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ
ИЗМЕНЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ
ВИНОГРАДА В АКТИВАЦИИ
ЗАЩИТНЫХ РЕАКЦИЙ
НА АБИОТИЧЕСКИЕ СТРЕССЫ
ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА ***

Ненько Наталия Ивановна
д-р с.-х. наук, профессор
главный научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

Киселева Галина Константиновна
канд. биол. наук
старший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: galina-kiseleva-1960@mail.ru

Ильина Ирина Анатольевна
д-р техн. наук, профессор
заместитель директора по науке
e-mail: kubansad@kubannet.ru

Соколова Виктория Викторовна
канд. с.-х. наук
заведующая научно-образовательным
сектором
e-mail: KudryshovaVV@yandex.ru

Запорожец Наталья Михайловна
канд. с.-х. наук
учёный секретарь
e-mail: nat_zaporozhec@mail.ru

Караваяева Алла Витальевна
младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: alla.karavaeva.65@mail.ru

UDC 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2021-6-72-145-159

**METABOLIC CHANGES
IN DIFFERENT GRAPE VARIETIES
IN THE ACTIVATION
OF PROTECTIVE REACTIONS
TO ABIOTIC STRESS
OF THE SUMMER PERIOD ***

Nenko Nataliya Ivanovna
Dr. Sci. Agr., Professor
Chief Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

Kiseleva Galina Konstantinovna
Cand. Biol. Sci.
Senior Research Associate
of Plant of Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: galina-kiseleva-1960@mail.ru

Irina Irina Anatolyevna
Dr. Tech. Sci., Professor
Deputy Chief for Science
e-mail: kubansad@kubannet.ru

Sokolova Viktoria Viktorovna
Cand. Agr. Sci.
Head of Scientific
Educational Sector
e-mail: KudryshovaVV@yandex.ru

Zaporozhets Natalia Mikhailovna
Cand. Agr. Sci.
Scientific Secretary
e-mail: nat_zaporozhec@mail.ru

Karavaeva Alla Vitalevna
Junior Research Associate
of Plant of Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: alla.karavaeva.65@mail.ru

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и администрации Краснодарского края в рамках научного проекта № 19-44-230021 p_a и при исполнении гос. задания

* This work was carried out by financial support of the Russian Foundation for Basic Research and the Administration of the Krasnodar Territory within the framework of the scientific project of the scientific project № 19-44-230021 p_a and when performing state tasks

Схаляхо Татьяна Вячеславовна
младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: tShalyho@mail.ru

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Краснодар, Россия*

В связи с изменением климата возникает необходимость совершенствования сортимента винограда, адаптированного к условиям юга России. Цель работы – выявить физиолого-биохимические показатели, связанные с формированием защитных реакций различных сортов винограда на действие стрессоров летнего периода, на основании их выделить адаптивные сорта для возделывания в Анапо-Таманской зоне Краснодарского края. Адаптационная устойчивость винограда к повышенным температурам достигалась увеличением содержания связанной воды и пролина. Установлено, что показатель отношения связанной воды к свободной, обуславливающий устойчивость к засухе у сортов Красностоп АЗОС, Кристалл, Зариф выше, чем у других изучаемых сортов и составлял к концу лета 5,23-5,24. У сортов Достойный, Красностоп АЗОС, Алиготе отмечены максимальные количества пролина (52,41-66,14 мкг/г сырого веса), задействованного в реализации стресс-протекторных механизмов. Адаптивные изменения водорастворимых белков и сахаров сыграли решающую роль в формировании высокотемпературной устойчивости в летний период. Минимальное снижение содержания растворимых белков (в 1,3 раз) в течение лета отмечено у сортов Достойный и Кристалл, свидетельствующее об их высокой адаптационной способности. У неустойчивого сорта Алиготе обнаружено максимальное снижение содержания

Shalyakho Tatiana Vyacheslavovna
Junior Research Associate
of Plant of Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: tShalyho@mail.ru

*Federal State Budget
Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Wine-making»,
Krasnodar, Russia*

In connection with climate change, it is necessary to improve the assortment of grapes adapted to the conditions of the south of Russia. The purpose of the work is to identify physiological and biochemical indicators associated with the formation of protective reactions of various grape varieties to the effect of summer stressors; to identify adaptive varieties for cultivation in the Anapo-Taman zone of the Krasnodar region on the basis of them. Adaptive resistance of grapes to high temperatures was achieved by increasing the content of bound water and proline. It was found that the indicator of the ratio of bound water to free water, which determines the resistance to drought in the varieties Krasnostop AZOS, Kristall, Zarif, is higher than in other studied varieties and was 5.23-5.24 by the end of summer. The varieties Dostoinyi, Krasnostop AZOS, Aligote showed the maximum amounts of proline (52.41-66.14 µg/g raw weight), involved in the implementation of stress-protective mechanisms. Adaptive changes in water-soluble proteins and sugars played a decisive role in the formation of high-temperature stability in summer. A minimal decrease in the content of soluble proteins (by 1.3 times) during the summer was noted in the Dostoinyi and Kristall varieties, indicating their high adaptive ability. The unstable Aligote variety showed a maximum decrease in the content of soluble proteins

растворимых белков к концу лета (в 3,4 раза). У сорта Зариф выявлены наименьшие изменения в содержании растворимых сахаров (уменьшение в 1,3 раза), свидетельствующие о повышенной адаптации к засушливым условиям. Установлено, что индукция защитных адаптационных механизмов более выражена у сортов Достойный, Красностоп АЗОС, Зариф, проявившими себя более адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2019-2020 гг.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, АДАПТАЦИЯ, ЛЕТНИЙ ПЕРИОД, ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ, СВЯЗАННАЯ ВОДА, ПРОЛИН

by the end of summer (3.4 times). The Zarif variety showed the smallest changes in the content of soluble sugars (a decrease of 1.3 times), indicating increased adaptation to arid conditions. It was found that the induction of protective adaptive mechanisms is more pronounced in the varieties Dostoynyi, Krasnostop AZOS, Zarif, which proved to be more adaptive in comparison with other studied varieties in the conditions of the summer period 2019-2020.

Key words: GRAPES, ADAPTATION, SUMMER PERIOD, PROTECTIVE REACTIONS, BOUNDED WATER, PROLINE

Введение. Абиотические стрессоры летнего вегетационного периода (жара и засуха) подавляют фотосинтез, дыхание и другие составляющие продукционного процесса винограда, что в конечном счете снижает его урожайность. Для эффективного возделывания сортов винограда важна не только их потенциальная продуктивность, но и способность противостоять различным стрессовым ситуациям и адаптироваться к ним.

Устойчивость к повышенным температурам и засухе является важной составляющей адаптивного потенциала регионального сортимента винограда [1-3]. В связи с этим изучение метаболических изменений винограда в ответ на действие стрессоров летнего периода, исследование физиолого-биохимических механизмов, лежащих в основе приспособительных реакций к повышенным температурам и недостатку осадков, является важным для разработки методов диагностики устойчивости, выявлению наиболее устойчивых сортов винограда для оптимизации селекционной работы в виноградарстве.

Проблема засухоустойчивости винограда находится в фокусе пристального внимания исследователей всего мира. Установлено, что недостаток влаги вызывает значительные и постепенно усиливающиеся изменения

большинства физиологических процессов у растений винограда. Жара и засуха влияют на многие процессы растительного организма, в том числе на интенсивность роста, показатели водного обмена, активность фотосинтетического аппарата и антиоксидантной системы [4-11].

При повышенных температурах происходит перегрев листовых тканей, приводящий к повышению интенсивности транспирации, уменьшению общего содержания воды и водному дефициту. По мнению некоторых исследователей повышение количества связанной воды в листовых тканях является показателем устойчивости растений в неблагоприятных условиях. Для засухоустойчивых сортов винограда характерны большие количества связанной формы воды [1].

Показано, что в условиях жары и засухи активируются гидролитические процессы, в частности протеолиз, что ведет к накоплению низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает под действием высоких температур. Обнаружено, что у винограда при дефиците воды активируются PDH, P5CS и другие гены, участвующие в метаболизме пролина [12].

В результате гидролиза крахмала в листьях накапливаются растворимые сахара, отток которых из листьев замедляется. Обнаружено, что в листьях винограда, находящихся в засушливых условиях, содержится больше сахаров, чем в листьях орошаемого винограда, в связи с чем происходит снижение интенсивности фотосинтеза [13]. Имеются сведения, что увеличение сахаров в замыкающих клетках устьиц в условиях водного стресса зависит от содержания абсцизовой кислоты [14].

Prinsi и др. установили, что подвой винограда, который больше накапливает сахаров, аминокислот и осмоиноподобных белков отличается большей засухоустойчивостью [15].

Расшифровка и изучение генома винограда позволила получить ценные сведения о функциях генов, способствующих лучшему пониманию физиологии данного растения. К настоящему времени сделан значительный прогресс в идентификации белков, связанных с водным стрессом у винограда [16]. Показано, что в условиях недостаточного водоснабжения при снижении гидравлической проводимости листа винограда на 30 % одновременно снижалась экспрессия некоторых изоформ аквапоринов [17, 18]

Цель данной работы – выявить физиолого-биохимические показатели, связанные с формированием защитных реакций различных сортов винограда на действие стрессоров летнего периода, на основании их выделить адаптивные сорта для возделывания в Анапо-Таманской зоне Краснодарского края.

Объекты и методы исследований. Исследования проводились в 2019-2020 гг. на базе ампелографической коллекции ФГБНУ АЗОСВиВ, расположенной в г.-к. Анапа, квартал технических сортов винограда на черноземе южном карбонатном. Растения 1995 года посадки, подвой Кобер 5ББ. Формировка – двусторонний высокоштамбовый спиральный кордон АЗОС. Схема посадки 3 x 2,5 м.

Объектами исследований являлись сорта винограда различного эколого-географического происхождения: межвидовые гибриды европейско-американского происхождения Достойный, Красностоп АЗОС, Восторг, западно-европейского происхождения – Алиготе, восточно-европейского происхождения – Зариф. Контроль – засухоустойчивый сорт Кристалл – межвидовой гибрид евро-амуро-американского происхождения. Ежемесячно отбирали полностью сформированные листья с трех кустов винограда каждого сорта в 5-кратной повторности. Пробы листьев отбирали с седьмого-девятого узла плодоносящих боковых побегов. Для физиолого-биохимических анализов с листовой пластинки удаляли основные жилки, после

чего листья измельчали ножницами. Содержание свободной и связанной воды в листьях определяли рефрактометрическим методом [19]. Содержание фотосинтетических пигментов, растворимых белков определяли спектрофотометрическим методом. Растворимые сахара определяли с использованием антронового реактива фотокалориметрическим методом на ФЭК-56 [20]. Содержание пролина определяли методом капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р согласно методике, основанной на получении электрофореграммы с помощью прямого детектирования поглощающих компонентов пробы [21]. Экспериментальные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики [22]. Работа выполнена на приборном обеспечении Центра коллективного пользования технологичным оборудованием по направлениям: геномные и постгеномные технологии, физиолого-биохимические и микробиологические исследования; почвенные, агрохимические и экотоксикологические исследования; пищевая безопасность.

Обсуждение результатов. В летний период 2019 г. самыми засушливыми были июнь и август – 5,0 и 8,0 мм осадков. Среднемесячные дневные температуры воздуха составляли +21 °С, максимальные +39 °С. В летний период 2020 г. среднемесячное количество выпавших осадков в июне составляло 7,7 мм; в июле – 2,3 мм, в августе – 2,7 мм. Среднемесячные дневные температуры воздуха составляли +24,4 °С, максимальные +36 °С.

Известно, что если засуха приходится на первую половину лета, то снижается прирост, плохо развивается листовой аппарат, осыпается завязь. Если засуха приходится на вторую половину лета, то плохо закладываются генеративные органы, снижается накопление запасных веществ, что влияет на зимостойкость виноградной лозы [7].

Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы, и

увеличивается содержание связанной воды. К концу лета у всех изучаемых сортов увеличивалась доля связанной формы воды, т. е. увеличивался показатель отношения связанной воды к свободной. В начале лета в июне 2019-2020 гг. показатели отношения связанной воды к свободной варьировали от 1,24 у сорта Алиготе до 4,57 у сорта Красностоп АЗОС. В июле содержание связанной формы воды зависело не только от генотипических особенностей сорта, но и от количества выпавших осадков (рис. 1).

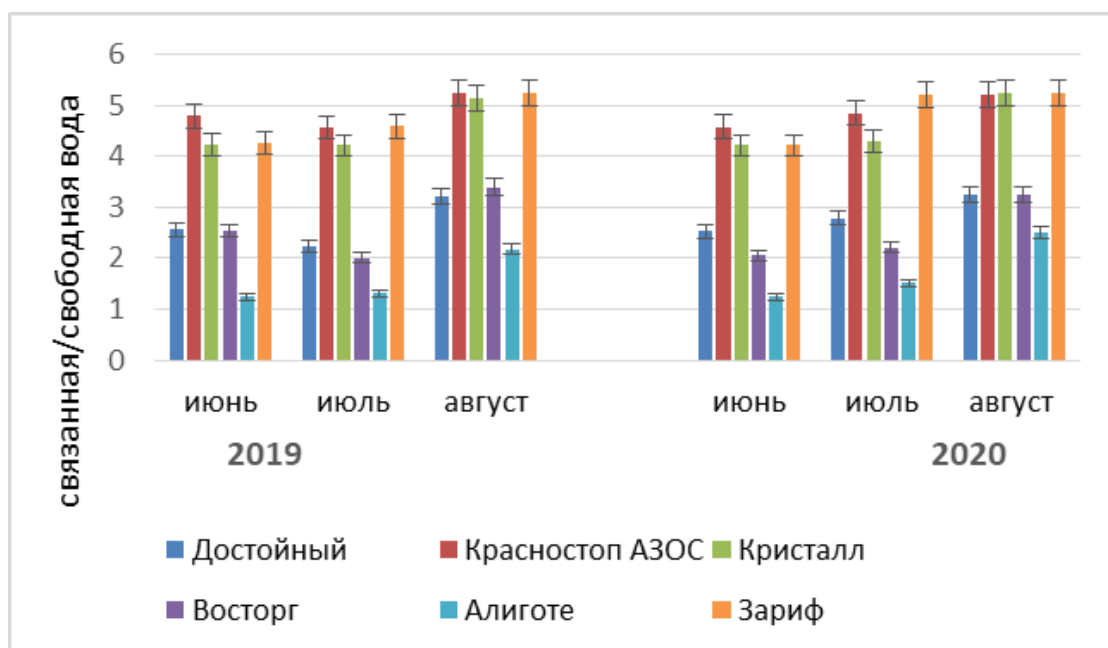


Рис. 1. Соотношение форм воды (связанной к свободной) в листьях сортов винограда различного эколого-географического происхождения в летний период 2019-2020 гг.

Так, во влажный июль 2019 года, когда выпало 60 мм осадков, доля связанной воды была меньше, и показатель соотношения форм воды у всех сортов был ниже, чем в 2020 г. В июле 2019-2020 гг. показатели соотношения форм воды варьировали от 1,31 у сорта Алиготе до 5,21 у сорта Зариф. В августе 2019-2020 гг. показатели соотношения форм воды варьировали от 2,18 у сорта Алиготе до 5,24 у сортов Кристалл и Зариф.

Итак, показатель соотношения форм воды в течение летнего периода у сортов Красностоп АЗОС, Кристалл, Зариф был выше, чем у других изучаемых сортов и составлял к концу лета 5,23-5,24.

При недостатке воды в листьях винограда происходит снижение содержания растворимых белков, вследствие их оттока в корни. Изучение динамики содержания растворимых белков в листьях различных сортов винограда показало, что их содержание зависело от количества выпавших осадков. Так, во влагообеспеченный июль 2019 года (60 мм осадков) содержание растворимых белков увеличилось у всех изучаемых сортов винограда, а в засушливый июль 2020 г. (2,3 мм осадков) – уменьшилось. К концу лета 2019 г., в период минимального количества осадков на фоне высоких температур воздуха до 39 °С содержание растворимых белков в листьях сорта винограда Алиготе понизилось в 3,4 раза, свидетельствующее о его неустойчивости. Минимальное снижение белков отмечено у сорта Красностоп АЗОС – в 1,7 раз; у сортов Достойный и Зариф отмечено снижение в 2,5 раз (табл.).

Максимальное снижение содержания растворимых белков к концу лета 2020 года отмечено по-прежнему у сорта Алиготе – в 2 раза, свидетельствующее о его неустойчивости. У сортов Достойный и Кристалл это снижение было в 1,3 раз, у остальных сортов – в 1,4-1,6 раз.

Большее снижение белков в конце лета 2019 года по сравнению с 2020 годом, по-видимому, можно объяснить тем, что в 2019 году июль был влажным, а август засушливым и белковые комплексы не могли быстро адаптироваться к резкой смене водообеспеченности.

Напротив, в 2020 году июль и август были почти одинаковыми по количеству осадков (2,3 и 2,7 мм соответственно), и растворимые белки у всех изучаемых сортов снизились в меньшей степени. Эти выводы согласуются с исследованиями R. Rivas и др., изучающими засухоустойчивость проростков древесного растения *Moringa oleifera* Lam., которые констатируют, что

после первой засухи происходит модификация клеточного метаболизма и вторую засуху растения переносят легче [4].

Динамика содержания растворимых белков в листьях сортов винограда различного эколого-географического происхождения в летний период 2019-2020 гг.

Сорт	Достойный	Красностоп АЗОС	Кристалл	Восторг	Алиготе	Зариф
2019 год						
июнь	6,12±2,11	6,24±1,25	8,04±2,05	7,21±3,04	7,21±2,04	8,51±2,91
июль	8,02±0,51	7,28±1,17	12,32±3,08	8,54±2,05	8,08±1,28	11,3±3,24
август	3,15±0,37	4,12±0,28	4,27±0,31	3,25±1,81	2,34±0,27	4,52±1,25
НСР ₀₅	1,27	2,53	1,82	2,04	1,53	2,81
2020 год						
июнь	8,24±1,27	12,51±0,82	11,31±0,32	11,26±4,28	8,24±2,04	10,31±4,02
июль	7,15±0,25	9,24±2,01	8,51±1,03	8,51±0,56	7,21±1,43	9,23±0,82
август	5,21±1,28	6,31±2,34	6,37±1,24	5,01±1,87	3,57±0,53	6,51±2,76
НСР ₀₅	2,51	1,53	1,84	3,10	1,26	1,23

Распад белков, как правило, сопровождается увеличением концентрации суммы свободных аминокислот, в особенности пролина. Так, накопленный в результате гидролиза белка пролин взаимодействует с поверхностными гидрофильными остатками белков и увеличивает их растворимость, защищая от денатурации. В результате клетка удерживает больше воды, что повышает жизнеспособность растений в условиях засухи и высокой температуры [12].

В проведенных нами исследованиях содержание пролина увеличивалось к концу лета у всех сортов винограда при нарастании стрессовых условий. В июне оно составляло 3,95-18,54 мкг/г сырого веса в зависимости от сортовой принадлежности (рис. 2). В июле 2019 года с высокой водообеспеченностью – 9,15-20,51 мкг/г сырого веса.

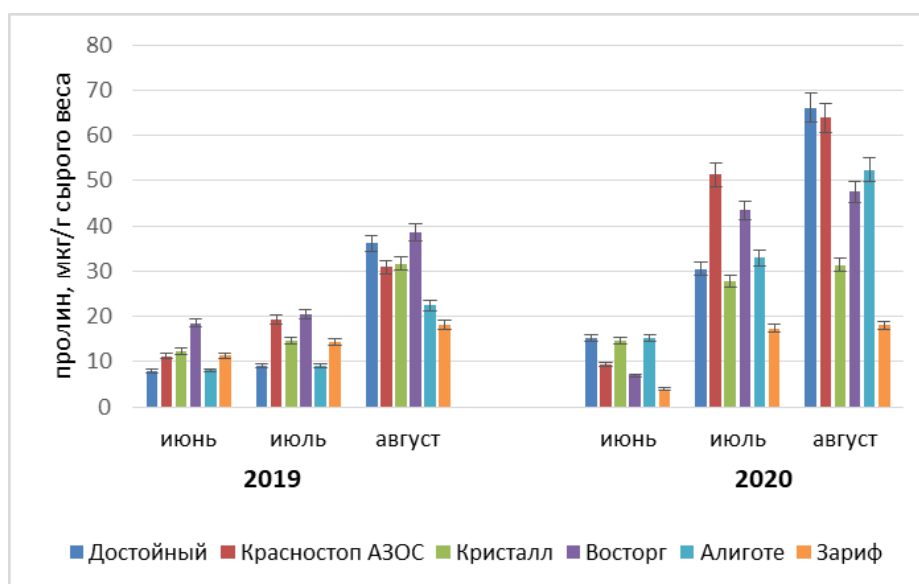


Рис. 2. Содержание пролина в листьях сортов винограда различного эколого-географического происхождения в летний период 2019-2020 гг.

В июле 2020 года с низкой водообеспеченностью содержание свободного пролина имело повышенные значения – 17,3-51,3 мкг/г сырого веса, то есть зависело от количества выпавших осадков. В августе содержание пролина было максимальным и составляло 18,10-66,14 мкг/г сырого веса. Наибольшие количества пролина отмечены в июле и августе 2020 года у сортов Достойный, Красностоп АЗОС, Алиготе (52,41-66,14 мкг/г сырого веса). У этих сортов пролин сыграл важную роль в корректировке метаболических взаимодействий, выполняя защитную функцию при адаптации.

В условиях пониженного водоснабжения в результате усиления гидролитических процессов, в частности гидролиза крахмала, возрастает количество растворимых сахаров. Это происходит потому, что процессы роста клеток и транспорта сахарозы в поглощающие ткани корня подавляются несмотря на пониженную скорость ассимиляции углерода [13].

В наших исследованиях содержание растворимых сахаров в начале летнего периода 2019 г. у различных сортов винограда составляло 4,54-7,46 мг/г сухого веса, в 2020 г. – 4,96-5,86 мг/г сухого веса (рис. 3).

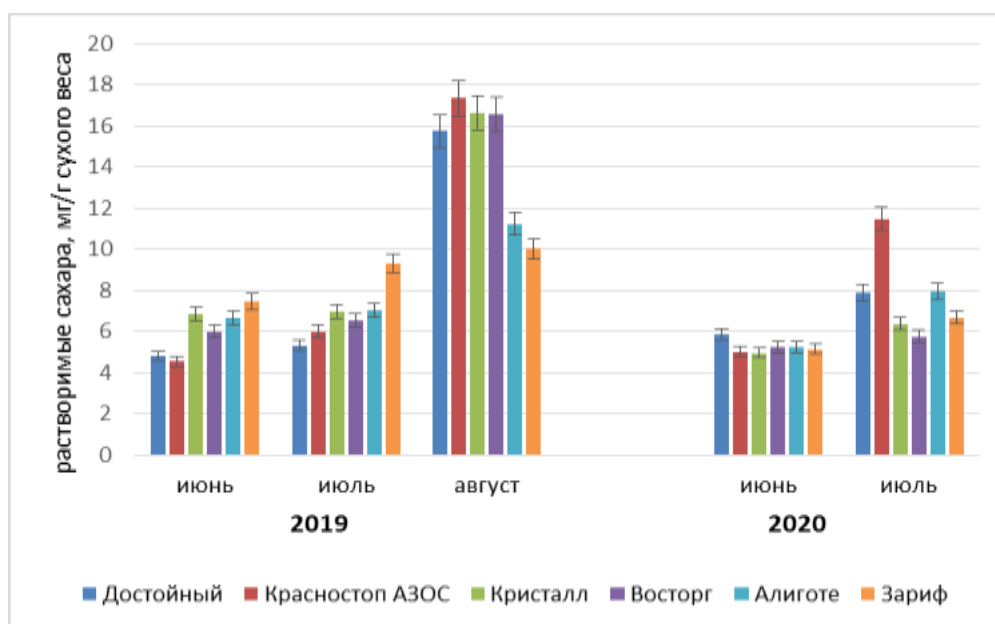


Рис. 3. Содержание растворимых сахаров в листьях сортов винограда различного эколого-географического происхождения в летний период 2019-2020 гг.

К концу лета независимо от выпавших осадков содержание растворимых сахаров увеличилось в 2019 году до 10,02-17,35 мг/г сухого веса; в 2020 году – до 13,60-14,75 мг/г сухого веса. В 2019 году минимальное уменьшение (в 1,3 раза) содержания растворимых сахаров отмечены у сорта Зариф, свидетельствующее о повышенной адаптации сорта к засушливым условиям. У остальных изучаемых сортов содержание растворимых сахаров к концу лета увеличивалось в 2,3-3,2 раза.

Выводы. Проведенные физиолого-биохимические исследования сортов винограда различного эколого-географического происхождения выявили сортовые различия в содержании свободной и связанной форм воды, растворимых белков, сахаров, пролина в листовых тканях, объясняемые формированием защитных реакций на погодно-климатические условия лета 2019-2020 гг.

Адаптационная устойчивость винограда к повышенным температурам достигалась увеличением содержания связанной формы воды и аминокислоты пролина. Установлено, что показатель отношения связанной

воды к свободной, обуславливающий устойчивость к засухе, у сортов Красностоп АЗОС, Кристалл, Зариф был выше, чем у других изучаемых сортов и составлял к концу лета 5,23-5,24. У сортов Достойный, Красностоп АЗОС, Алиготе отмечены максимальные количества пролина (52,41-66,14 мкг/г сырого веса), которые сыграли важную роль в корректировке метаболических взаимодействий при индукции механизмов устойчивости.

Адаптивные изменения водорастворимых белков и сахаров указывают на их важную роль в формировании высокотемпературной устойчивости в летний период. Показано, что минимальное снижение содержания растворимых белков (в 1,3 раз) в течение лета отмечено у сортов Достойный и Кристалл, свидетельствующее об их высокой адаптационной способности. У неустойчивого сорта Алиготе обнаружено максимальное снижение содержания растворимых белков к концу лета (в 3,4 раза). У сорта Зариф выявлены наименьшие изменения в содержании растворимых сахаров (уменьшение в 1,3 раза), свидетельствующие о повышенной адаптации сорта к засушливым условиям. У остальных изучаемых сортов содержание растворимых сахаров к концу лета увеличивалось в 2,3-3,2 раза.

Показано, что индукция защитных адаптационных механизмов более выражена у сортов Достойный, Красностоп АЗОС, Зариф, которые проявили себя более адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2019-2020 гг.

Литература

1. Засухоустойчивость сортов винограда различного эколого-географического происхождения / Н.И. Ненько [и др.] // Садоводство и виноградарство. 2020. № 5. С. 37-41. DOI: 10.31676/0235-2591-2020-5-37-41.

2. Nenko N.I., Ilina I.A., Kiseleva G.K., Sundyreva M.A. Physiological and biochemical characteristics of grape varieties of different ecological and geographical origin to the stress factors of summer season / Austrian Journal of Technical and Natural Sciences. – 2017. – № 1-2. – P.3-11.

3. Nataliya Nenko, Galina Kiseleva, Irina Ilina, Viktoriya Sokolova, and Natalia Zaporozhets Grapes adaptive resistance to summer stresses in the conditions of climate change / E3S Web of Conferences 254, 02019 (2021) // International Scientific and Practical Conference “Fundamental and Applied Research in Biology and Agriculture: Current Issues, Achievements and Innovations” (FARBA 2021) <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202125402019>.

4. Rivas R., Oliveira M.T., Santos M.G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance / Plant Physiology and Biochemistry. – 2013. – № 63. – P. 200-208. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.026>.

5. Flexas J., Bota J., Cifre J. et al Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management / Annals of Applied Biology. – 2004. - № 144 (3). – P. 273-283. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00343.x>.

6. Cornic G., Fresneau C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought / Annals of Botany. – 2002. – № 89 (7). – P. 887-894. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf064>.

7. Conesa M.R., De La Rosa J.M., Domingo R., Banon S. Changes induced by water stress on water relations, stomatal behaviour and morphology of table grapes (cv. Crimson Seedless) grown in pots / Scientia Horticulturae. –2016. – № 202 (20). – P. 9-16. doi.org/10.1016/j.scienta.2016.02.002.

8. Carvalho L.C., Coito J.L., Colaço S., Sangiogo M., Amâncio S. Heat stress in grapevine: the pros and cons of acclimation / Plant, Cell and Environment. – 2015. – № 38. – P. 777-789. doi: 10.1111/pce.12445.

9. Fort K., Fraga J., Grossi D., Walker M.A. Early Measures of Drought Tolerance in Four Grape Rootstocks / Journal of the American Society for Horticultural Science. – 2017.– №142. – P.36-46 DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS03919-16>.

10. Filimon R.V., Rotaru L., Filimon R.M. Quantitative investigation of leaf photosynthetic pigments during annual biological cycle of *Vitis vinifera* L. table grape cultivars / South African Journal of Enology and Viticulture. – 2016. – № 37 (1). – P. 1-14. [scielo.org.za](https://doi.org/10.1002/ajev.2016.0370101).

11. Luo Y.Y., Li R.X., Jiang Q.S., Bai R. Changes in the chlorophyll content of grape leaves could provide a physiological index for responses and adaptation to UV- C radiation / Nordic Journal of Botany.– 2019. – №23 (14). – P.1-11. doi.org/10.1111/njb.02314.

12. Haider M.S., Zhang C., Kurjogi M.M. et al Insights into grapevine defense response against drought as revealed by biochemical, physiological and RNA-Seq analysis / – Sci. Rep. – 2017. – № 7. – P. 13134. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13464-3>.

13. Bobeica N., Poni S., Hilbert G. et al Differential responses of sugar, organic acids and anthocyanins to source-sink modulation in Cabernet Sauvignon and Sangiovese grapevines / Front Plant Sci. – 2015. – № 6. – P. 382. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00382>.

14. Wilkinson S., Davies W.J. ABA- based chemical signalling: the co- ordination of responses to stress in plants / Plant Cell Environ. – 2002. – № 25(2). – P.195-210. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00824.x>.

15. Prinsi B., Negri A.S., Failla O. et al Root proteomic and metabolic analyses reveal specific responses to drought stress in differently tolerant grapevine rootstocks / BMC Plant Biol. – 2018. – № 18. – P. 126. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1343-0>.

16. Xu W., Shen W., Ma J., Ya R., Zheng Q., Wu N. Role of an Amur grape CBL-interacting protein kinase VaCIPK02 in drought tolerance by modulating ABA signaling and ROS production / Environmental and Experimental Botany.– 2020. – № 172. – P. 103999 <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.103999>.

17. Dayer S., Tyerman S.D., Garnett T., Pagay V. Relationship between hydraulic and stomatal conductance and its regulation by root and leaf aquaporins under progressive water stress and recovery and exogenous application of ABA in *Vitis vinifera* L. ‘Syrah’ / Acta Horticulturae. – 2017. – № 1188. – P. 227-234 <https://doi.org/10.17660/actahortic.2017.1188.29>.

18. Pou A., Medrano H., Flexas J., Tyerman S.D. A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering / Plant Cell Environ. – 2013. – № 36. – P. 828-843. <https://doi.org/10.1111/pce.12019>.

19. Кушниренко М.Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штиинца, 1975. 215 с.

20. Ненько Н.И., Киселева Г.К. Физиолого-биохимические методы сортов плодовых культур для адаптивной селекции и промышленного возделывания // Современные методология, инструментарий оценки и отбора селекционного материала садовых культур и винограда. Краснодар, 2017. С. 66-78.

21. Якуба Ю.Ф., Ильина И.А., Захарова М.В., Лифарь Г.В. Методика определения массовой концентрации свободных аминокислот в побегах и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза // Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда / Под общей редакцией Н.И. Ненько. Краснодар: СКЗНИИСИВ, 2015. С. 80-86.

22. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1979. 463 с.

References

1. Zasuhojstojchivost' sortov vinograda razlichnogo ekologo-geograficheskogo proiskhozhdeniya / N.I. Nen'ko [i dr.] // Sadovodstvo i vinogradarstvo. 2020. № 5. S. 37-41. DOI: 10.31676/0235-2591-2020-5-37-41.

2. Nenko N.I., Ilina I.A., Kiseleva G.K., Sundyрева M.A. Physiological and biochemical characteristics of grape varieties of different ecological and geographical origin to the stress factors of summer season / Austrian Journal of Technical and Natural Sciences. – 2017. – № 1-2. – P.3-11.

3. Nataliya Nenko, Galina Kiseleva, Irina Ilina, Viktoriya Sokolova, and Natalia Zaporozhets Grapes adaptive resistance to summer stresses in the conditions of climate change / E3S Web of Conferences 254, 02019 (2021) // International Scientific and Practical Conference “Fundamental and Applied Research in Biology and Agriculture: Current Issues, Achievements and Innovations” (FARBA 2021) <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202125402019>.

4. Rivas R., Oliveira M.T., Santos M.G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance / Plant Physiology and Biochemistry. – 2013. – № 63. – P. 200-208. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.026>.

5. Flexas J., Bota J., Cifre J. et al Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management / Annals of Applied Biology. – 2004. - № 144 (3). – P. 273-283. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00343.x>.

6. Cornic G., Fresneau C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought / Annals of Botany. – 2002. – № 89 (7). – P. 887-894. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf064>.

7. Conesa M.R., De La Rosa J.M., Domingo R., Banon S. Changes induced by water stress on water relations, stomatal behaviour and morphology of table grapes (cv. Crimson Seedless) grown in pots / Scientia Horticulturae. –2016. – № 202 (20). – P. 9-16. doi.org/10.1016/j.scienta.2016.02.002.

8. Carvalho L.C., Coito J.L., Colaço S., Sangiogo M., Amâncio S. Heat stress in grapevine: the pros and cons of acclimation / Plant, Cell and Environment. – 2015. – № 38. – P. 777-789. doi: 10.1111/pce.12445.

9. Fort K., Fraga J., Grossi D., Walker M.A. Early Measures of Drought Tolerance in Four Grape Rootstocks / Journal of the American Society for Horticultural Science. – 2017.– №142. – P.36-46 DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS03919-16>.

10. Filimon R.V., Rotaru L., Filimon R.M. Quantitative investigation of leaf photosynthetic pigments during annual biological cycle of *Vitis vinifera* L. table grape cultivars / South African Journal of Enology and Viticulture. – 2016. – № 37 (1). – P. 1-14. [scielo.org.za](https://doi.org/10.1080/00375310.2016.1168444).

11. Luo Y.Y., Li R.X., Jiang Q.S., Bai R. Changes in the chlorophyll content of grape leaves could provide a physiological index for responses and adaptation to UV- C radiation / *Nordic Journal of Botany*. – 2019. – №23 (14). – P.1-11. doi.org/10.1111/njb.02314.

12. Haider M.S., Zhang C., Kurjogi M.M. et al Insights into grapevine defense response against drought as revealed by biochemical, physiological and RNA-Seq analysis / – *Sci. Rep.* – 2017. – № 7. – P. 13134. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13464-3>.

13. Bobeica N., Poni S., Hilbert G. et al Differential responses of sugar, organic acids and anthocyanins to source-sink modulation in Cabernet Sauvignon and Sangiovese grapevines / *Front Plant Sci.* – 2015. – № 6. – P. 382. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00382>.

14. Wilkinson S., Davies W.J. ABA- based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants / *Plant Cell Environ.* – 2002. – № 25(2). – P.195-210. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00824.x>.

15. Prinsi B., Negri A.S., Failla O. et al Root proteomic and metabolic analyses reveal specific responses to drought stress in differently tolerant grapevine rootstocks / *BMC Plant Biol.* – 2018. – № 18. – P. 126. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1343-0>.

16. Xu W., Shen W., Ma J., Ya R., Zheng Q., Wu N. Role of an Amur grape CBL-interacting protein kinase VaCIPK02 in drought tolerance by modulating ABA signaling and ROS production / *Environmental and Experimental Botany*. – 2020. – № 172. – 103999 <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.103999>.

17. Dayer S., Tyerman S.D., Garnett T., Pagay V. Relationship between hydraulic and stomatal conductance and its regulation by root and leaf aquaporins under progressive water stress and recovery and exogenous application of ABA in *Vitis vinifera* L. ‘Syrah’ / *Acta Horticulturae*. – 2017. – № 1188. – P. 227-234 <https://doi.org/10.17660/actahortic.2017.1188.29>.

18. Pou A., Medrano H., Flexas J., Tyerman S.D. A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering / *Plant Cell Environ.* – 2013. – № 36. – P. 828-843. <https://doi.org/10.1111/pce.12019>.

19. Kushnirenko M.D. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кishinev: Shtiinca, 1975. 215 s.

20. Nen'ko N.I., Kiseleva G.K. Физиолого-биохимические методы сортов плодовых культур для адаптивной селекции и промышленного возделывания // *Современные методологии, инструментарий оценки и отбора селекционного материала садовых культур и винограда*. Краснодар, 2017. S. 66-78.

21. Yakuba Yu.F., Il'ina I.A., Zaharova M.V., Lifar' G.V. Методика определения массовой концентрации свободных аминокислот в побеге и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза // *Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда / Под общей редакцией N.I. Nen'ko*. Краснодар: SKZNIISiV, 2015. S. 80-86.

22. Dospikhov B.A. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). М., 1979. 463 s.