

УДК 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2022-5-77-154-168

**ВЛИЯНИЕ ГИПЕРТЕРМИИ  
НА АНТИОКСИДАНТНУЮ  
СИСТЕМУ *VITIS VINIFERA* L.\***

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

Хохлова Анна Александровна  
канд. биол. наук  
научный сотрудник  
центра коллективного пользования  
высокотехнологичным оборудованием  
e-mail: anemona2009@yandex.ru

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

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

UDC 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2022-5-77-154-168

**EFFECT OF HYPERTHERMIA  
ON THE ANTIOXIDANT SYSTEM  
OF *VITIS VINIFERA* L.\***

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

Khokhlova Anna Aleksandrovna  
Cand. Biol. Sci.  
Research Associate  
of Center for Collective Use  
of High-Tech Equipment  
e-mail: anemona2009@yandex.ru

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

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

\* Исследование выполнено при финансовой поддержке Кубанского научного фонда в рамках научного проекта № МФИ-20.1/19

\* The research is carried out with the financial support of the Kuban Science Foundation in the framework of the scientific project № МФИ-20.1/19

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

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

Поиск ускоренной оценки устойчивости сортов винограда к экстремально повышенным температурам (гипертермии) приобретает особую актуальность в связи с усиливающейся нестабильностью климата в Анапо-Таманской зоне виноградарства. Цель данной работы – провести сравнительную оценку ответной реакции сортов винограда на искусственно вызванный высокотемпературный стресс (гипертермию) по активности пероксидазы, содержанию пролина, аскорбиновой кислоты и выделить сорта с повышенной устойчивостью к высоким температурам. Объекты исследований – сорта винограда различного эколого-географического происхождения: Кристалл (контроль) – евро-амуро-американского происхождения; Красностоп АЗОС, Достойный – евро-американского происхождения; Восторг – амуро-американского происхождения; Зариф – восточного происхождения; Алиготе – западно-европейского происхождения. Выявлено, что исследованные сорта отвечали на гипертермию стимуляцией функционирования антиоксидантной системы, защитный эффект которой определялся как активацией пероксидазы, так и накоплением пролина, аскорбиновой кислоты. Обнаружено, что у сорта Достойный важную роль в подавлении окислительного стресса сыграла пероксидаза – увеличение ее активности в 5,09 раза; в отличие от других сортов, у которых у величение отмечено в 1,08-1,97 раза. У остальных сортов поддержание окислительно-восстановительного баланса достигалось за счет повышения содержания пролина, аскорбиновой кислоты. Недостаточная активность пероксидазы в условиях гипертермии у сортов Кристалл и Зариф компенсировалось повышением содержания пролина – в 2,65 и 7,64 раза соответственно. Показано, что у сортов Кристалл и Достойный аскорбиновая кислота

The search for an accelerated assessment of the resistance of grape varieties to extremely high temperatures (hyperthermia) is of particular relevance due to the increasing climate instability in the Anapo-Taman viticulture zone. The purpose of this work is to conduct a comparative assessment of the response of grape varieties to artificially induced high-temperature stress (hyperthermia) in terms of peroxidase activity, the content of proline, ascorbic acid, and to identify varieties with increased resistance to high temperatures. The objects of research are grape varieties of various ecological and geographical origin: Kristall (control) – Euro-Amur-American origin; Krasnostop AZOS, Dostoynyi – Euro-American origin; Vostorg – Amur-American origin; Zarif – Eastern origin; Aligote – Western European origin. Studied varieties respond to hyperthermia by stimulating the functioning of the antioxidant system, the protective effect of which is determined both by the activation of peroxidase and by the accumulation of proline, ascorbic acid. It was found that peroxidase played an important role in the suppression of oxidative stress in the variety Dostoynyi – an increase in its activity by 5.09 times; unlike other varieties, in which an increase was noted by 1.08-1.97 times. In other varieties, the maintenance of redox balance is achieved by increasing the content of proline, ascorbic acid. Insufficient peroxidase activity under conditions of hyperthermia in varieties Kristall and Zarif was compensated by an increase in proline content – by 2.65 and 7.64 times, respectively. It was presented that in the varieties Kristall and Dostoynyi, ascorbic acid showed its protective effect

проявила свой защитный эффект наряду с пролином – увеличение ее содержания в 2,31 и 2,66 раза соответственно. У сорта Зариф в стрессовых условиях наблюдали увеличение аскорбиновой кислоты в 8,35 раза. Установлено, что сорта Зариф, Достойный, Кристалл, в отличие от других изучаемых сортов, обладают большей устойчивостью к экстремально повышенным температурам летнего периода.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, ГИПЕРТЕРМИЯ, АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА, ПЕРОКСИДАЗА, ПРОЛИН, АСКОРБИНОВАЯ КИСЛОТА

along with proline – an increase in its content by 2.31 and 2.66 times, respectively. In the Zarif variety under stress conditions, an increase in ascorbic acid by 8.35 times was observed. It has been established that the varieties Zarif, Dostoinyi, Kristall, unlike other studied varieties, are more resistant to extremely high temperatures in the summer period.

*Key words:* GRAPES, HYPERTHERMIA, ANTIOXIDANT SYSTEM, PEROXIDASE, PROLINE, ASCORBIC ACID

**Введение.** В связи с усиливающейся нестабильностью климата в Анапо-Таманской зоне виноградарства и интенсификацией селекционного процесса поиск ускоренной оценки устойчивости сортов винограда к экстремально повышенным температурам (гипертермии) приобретает особую актуальность [1, 2].

Имеющиеся к настоящему времени многочисленные исследования показывают, что метод искусственного моделирования высокотемпературного стресса в контролируемых условиях является широко распространенным и информативным для выявления устойчивых сортов среди большинства возделываемых растений, в том числе и винограда [3-12].

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что для каждого вида и сорта растения повышение температуры до определенного уровня и определенный период ее воздействия является критичным и может приводить к различным повреждениям, в первую очередь к ингибированию процессов фотосинтеза и дыхания, что является крайне негативным для роста, развития и продуктивности растений. Поэтому жара и засуха стали важными лимитирующими факторами для возделывания сельскохозяйственных культур во всем мире [7, 13-15].

Перегрев растительных тканей оказывает отрицательное воздействие на метаболизм растений, вызывая нарушение клеточного гомеостаза и ос-

новых физиологических процессов, приводящее к ускоренному образованию активных форм кислорода (АФК). АФК представляют собой токсичные молекулы, способные нарушать функцию клеток, вплоть до нанесения достаточного ущерба, приводящего к их гибели [11].

В адаптации растений к экстремально высоким температурам важная роль отводится работе антиоксидантных систем, способных обеспечить защиту от АФК, образующихся при повреждении клеток от стресса. Антиоксиданты, такие как пероксидаза, пролин, аскорбиновая кислота, органические кислоты участвуют в удалении активных форм кислорода [8, 11, 16].

На сегодня получено немало фактов, свидетельствующих о том, что адаптация растений к гипертермии коррелирует с усилением активности пероксидазы. Так, высокотемпературный стресс способствовал росту активности пероксидазы у яблони [3, 12].

У растений винограда сорта *Hongti* при температурном воздействии 40 °С отмечено увеличение пероксидазной активности в 5,6 раза в сравнении с контрольным вариантом при воздействии температуры 28 °С [4].

Другой антиоксидант – пролин регулирует окислительно-восстановительный потенциал клетки, участвует в инактивации свободных радикалов, образуя с ними долгоживущие конъюгаты. Тепловой стресс при воздействии температуры 40 °С увеличивал содержание пролина у растений картофеля [5]. Повышенная концентрация пролина при тепловом стрессе была обнаружена у растений ячменя [6].

Аскорбиновая кислота (АК) тоже является признанным антиоксидантом, ее содержание увеличивалось на воздействие как холодового, так и теплового стресса у клеток мезофилла листа винограда [17].

Показано, что экзогенное применение салициловой кислоты для увеличения термотолерантности винограда сорта *Jingxiu* вызывало повышение активности антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы, пероксидазы, каталазы, а также увеличивало содержание аскорбиновой кислоты через 1 час после воздействия температуры 38 °С [8].

В соответствии с выше сказанным устойчивые к высокотемпературному стрессу растения обладают повышенной активностью антиоксидантных ферментов, более высоким содержанием пролина, аскорбиновой кислоты. Изучение перечисленных антиоксидантов, оценка их вклада в антиоксидантную защиту и устойчивость растений к гипертермии представляется интересным для выявления жаростойких сортов винограда в селекционных целях.

Цель настоящей работы – провести сравнительную оценку ответной реакции сортов винограда на искусственно вызванный высокотемпературный стресс (гипертермию) по активности пероксидазы, содержанию пролина, аскорбиновой кислоты и выделить сорта с повышенной устойчивостью к высоким температурам.

**Объекты и методы исследований.** Данные исследования проведены в летний вегетационный период 2022 г. на базе ампелографической коллекции «Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия» (СКФНЦСВВ), расположенной в г. Анапа. Растения 1995 года посадки, подвой Кобер 5ББ. Формировка – двусторонний высокоштамбовый спиральный кордон АЗОС. Схема посадки 3 × 2,5 м, почва – чернозем южный (карбонатный).

Объекты исследований: межвидовые гибриды винограда различного эколого-географического происхождения: Кристалл (контроль) – евро-амуро-американского происхождения; Красностоп АЗОС, Достойный – евро-американского происхождения; Восторг – амуро-американского происхождения; Зариф – восточного происхождения; Алиготе – западно-европейского происхождения. Листья винограда отбирали в течение летнего вегетационного периода (по 5 листьев каждого сорта в трех повторностях).

Моделирование высокотемпературного стресса (гипертермии) проводили по методике, использованной П.С. Прудниковым [9, 10]. Варианты эксперимента включали в себя: контроль – изолированные листья растений в ем-

кости с водой при температуре 28 °С; гипертермия – листья растений в емкости с водой в термостате при температуре 55 °С. Время экспозиции 1 час.

Содержание малонового диальдегида определяли по реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) согласно методике [18]. Активность пероксидазы определяли колориметрическим методом, основанном на определении скорости реакции окисления бензидина с использованием спектрофотометра Unico 2800 («United Products & Instruments», США) по методике [19].

Содержание пролина, аскорбиновой кислоты определяли методом капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р согласно методикам, основанным на получении электрофореграмм с помощью прямого детектирования поглощающих компонентов пробы [20, 21]. Исследования проведены 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 (СКФНЦСВВ). Статистический анализ проводили по Б.А. Доспехову [22]. Расчеты выполняли с использованием программного пакета Microsoft Excel 2010.

***Обсуждение результатов.*** В проведенных нами исследованиях интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли по накоплению малонового диальдегида (МДА) – продукта деградации полиненасыщенных жирных кислот в мембранах клеток под воздействием активных форм кислорода, характеризующего степень повреждающего низкотемпературного воздействия на растения.

Показано, что до воздействия гипертермии конститутивное содержание малонового диальдегида различалось у сортов, и составляло 0,49-1,03 мкМоль/г сырого веса (рис. 1).

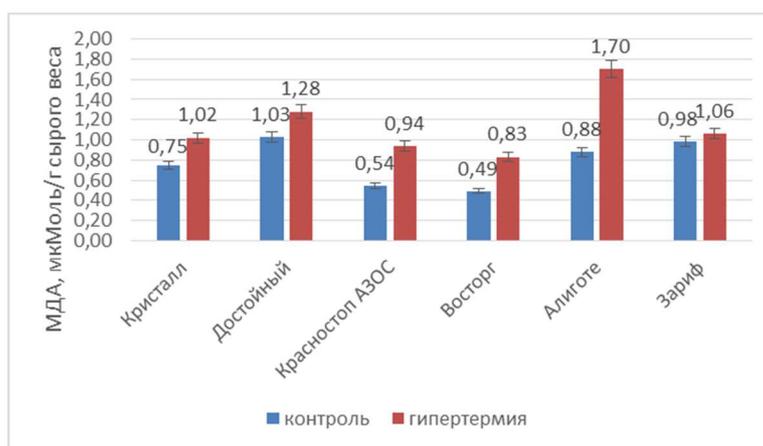


Рис. 1. Влияние гипертермии на содержание МДА в листе винограда  
НСР<sub>0,5</sub>: контроль – 0,58; – гипертермия – 1,56

После воздействия гипертермии наибольшее повышение уровня МДА обнаружено у сортов Алиготе, Красностоп АЗОС, Восторг, и, следовательно, эти сорта получили и наибольшие повреждения клеточных мембран. Так, у сортов Алиготе содержание МДА увеличилось в 1,93 раза, а у сортов Красностоп АЗОС, Восторг – в 1,70 и 1,69 раза соответственно. В то время как у других изучаемых сортов это повышение отмечено в 1,08-1,36 раза. Наименьшие повреждения клеточных мембран – увеличение содержания МДА в 1,08 раза, свидетельствующее об их устойчивости отмечены у сорта Зариф. Следующие по устойчивости следовали сорта Достойный, Кристалл – увеличение уровня МДА в 1,24 и 1,36 раза соответственно.

Аналогичный эффект наблюдали в исследованиях винограда сорта *Hongti*, но, в отличие от наших условий (у нас – изолированные листья), эксперимент проводился в вегетационных сосудах. При воздействии высоко-температурного стресса в 40 °С уровень МДА увеличивался в 2,47 раза в сравнении с контрольным вариантом при действии температуры 28 °С [4].

В проводимых нами исследованиях небольшие изменения в накоплении МДА у устойчивых сортов Зариф, Достойный, Кристалл достигались благодаря работе антиоксидантной системе защиты, в которой важную роль исполнил фермент пероксидаза. Пероксидазы широко распространены в ор-

ганоидах растительных клеток (хлоропластах, вакуолях, клеточных стенках), где они катализируют восстановление перекиси водорода до воды [23].

Многочисленными исследованиями, выполненными на растениях различной таксономической принадлежности, показана активация пероксидазы при тепловом стрессе. Так, выявлено повышение ее активности при тепловом стрессе у пшеницы, винограда [4, 11]. В исследованиях на вишне показано, что под воздействием температуры в 50 °С активность пероксидазы возросла на 50 % [9]. В то же время зарегистрированы разнонаправленные изменения активности пероксидазы в ответ на действие высоких температур, что не позволяет делать однозначные выводы о ее роли в адаптации растений к гипертермии [12].

Имеются также данные, что при воздействии высоких температур, превышающих предел выносливости данного вида или сорта, происходит резкий скачок в активности пероксидазы, патологический подъем ее активности (более, чем в 19-32 раза), что, однако, уже не диктуется защитно-приспособительной реакцией организма, так как реакции окисления выходят из-под контроля [11]. В наших исследованиях этот факт не обнаружен, все изучаемые сорта выдержали воздействие высокотемпературного стресса, патологического подъема в активности пероксидазы не наблюдалось.

В проведенных нами исследованиях конститутивная пероксидазная активность (POD) до воздействия гипертермии (контроль) составляла 1,02-2,15 у.е./ мг белка (рис. 2).

После воздействия гипертермии POD у различных сортов винограда изменялась разнонаправленно. У Красностопа АЗОС она существенно не изменилась, у Зарифа произошло незначительное повышение активности – в 1,45 раза. У сортов Кристалл, Восторг, Алиготе активность пероксидазы увеличилась в 1,86...1,97...1,72 раза соответственно. У сорта Достойный увеличение POD произошло в 5,09 раза, свидетельствующее о важной роли пероксидазы в подавлении окислительного стресса.

Полученные данные позволяют предположить, что у других изучаемых сортов поддержание окислительно-восстановительного баланса, очевидно, достигалось за счет активной работы других компонентов антиоксидантной защиты – пролина, аскорбиновой кислоты и др. В некоторых экспериментах проявлялось прямое антиоксидантное действие пролина, которое препятствовало формированию сигнала, индуцирующего антиоксидантные ферменты [10].

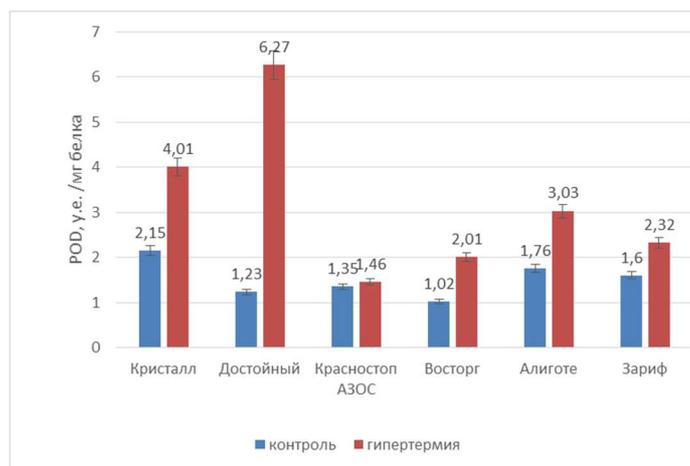


Рис. 2. Peroxidase активность в листьях винограда в эксперименте по гипертермии  
НСР<sub>0,5</sub>: контроль – 0,53; – гипертермия – 0,73

В проведенных нами исследованиях конститутивное содержание пролина до воздействия гипертермии в листьях составляло 5,1-20,2 мкг/г сырого веса в зависимости от сортовой принадлежности (рис. 3).



Рис. 3. Содержание пролина в листьях винограда в эксперименте по гипертермии  
НСР<sub>0,5</sub>: контроль – 1,43; – гипертермия – 2,71

После воздействия гипертермии содержание пролина в листьях сортов Кристалл и Зариф увеличилось в 2,65 и 7,64 раза соответственно, в листьях других сортов уровень пролина увеличился незначительно. Недостаточная активность пероксидазы в условиях гипертермии у сортов Кристалл и Зариф компенсировалась повышением содержания пролина, выполняющего в данном случае антиоксидантную функцию в подавлении окислительного стресса. Таким образом, у сортов Кристалл и Достойный вместо пероксидазы активным участником защитного ответа на окислительный стресс стал пролин.

Другим низкомолекулярным антиоксидантом и важным участником защитного ответа является аскорбиновая кислота. Выявлено, что аскорбиновая кислота непосредственно, и как субстрат аскорбатпероксидазы, защищает фотосинтетический аппарат от окислительных повреждений [24].

В наших исследованиях до воздействия гипертермии содержание аскорбиновой кислоты варьировало от 2,7 до 8,7 мкг/г сырого веса в зависимости от сорта (рис. 4).

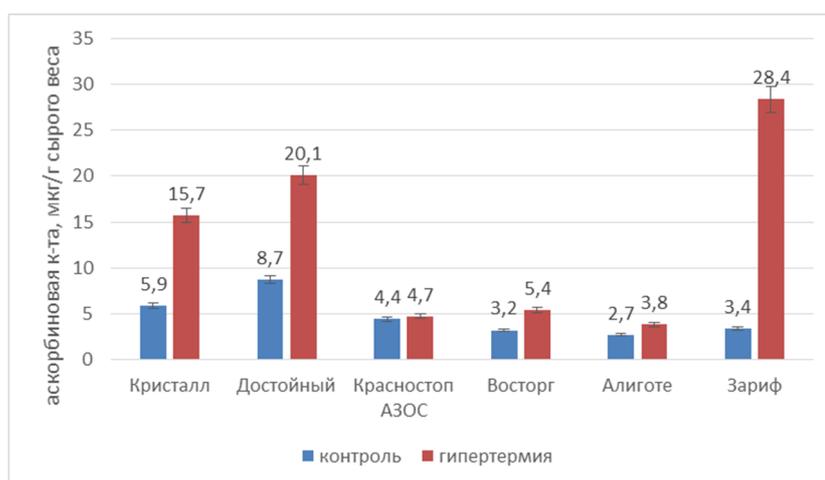


Рис. 4. Содержание аскорбиновой кислоты в виноградной лозе в эксперименте по гипертермии  
НСР<sub>0,5</sub>: НСР<sub>0,5</sub>: контроль – 2,93; – гипертермия – 0,75

После воздействия гипертермии у всех изучаемых сортов содержание аскорбиновой кислоты повысилось, что свидетельствует об участии ее в антиоксидантной защите. Но важную роль в детоксикации активных форм

кислорода в условиях высокотемпературного стресса она сыграла у сорта Зариф, где в стрессовых условиях ее увеличение наблюдали в 8,35 раза. У сортов Кристалл и Достойный аскорбиновая кислота также проявила свой защитный эффект наряду с пролином, отмечено увеличение ее содержания в 2,31 и 2,66 раза соответственно.

**Выводы.** Проведенная оценка ответной реакции сортов винограда различного эколого-географического происхождения на искусственно вызванную гипертермию выявила различную степень развития окислительного стресса в листьях винограда.

Обнаружено, что после воздействия гипертермии наименьшие повреждения клеточных мембран, определяемые по содержанию малонового диальдегида (МДА), отмечены у сорта Зариф – увеличение в 1,08 раза. Далее по устойчивости следовали сорта Достойный, Кристалл – увеличение уровня МДА в 1,24 и 1,36 раза соответственно.

Показано, что исследованные сорта винограда отвечали на стрессовое воздействие стимуляцией функционирования антиоксидантной системы, защитный эффект которой определялся как активацией пероксидазы, так и накоплением низкомолекулярных антиоксидантов (пролина, аскорбиновой кислоты). Выявлены различия в функционировании антиоксидантной защитной системы у изучаемых сортов винограда.

Обнаружено, что у сорта Достойный важную роль в подавлении окислительного стресса сыграла пероксидаза – увеличение ее активности в 5,09 раза; в отличие от других сортов, у которых увеличение отмечено в 1,08-1,97 раза. У остальных изучаемых сортов поддержание окислительно-восстановительного баланса достигалось за счет активной работы других компонентов антиоксидантной защиты – пролина, аскорбиновой кислоты.

Выявлено, что недостаточная активность пероксидазы в условиях гипертермии у сортов Кристалл и Зариф компенсировалась повышением содержания пролина. Так, после воздействия гипертермии содержание пролина в листьях сортов Кристалл и Зариф увеличилось в 2,65 и 7,64 раза соответственно, в то время как в листьях других сортов уровень пролина увеличился незначительно.

Показано, что у сортов Кристалл и Достойный аскорбиновая кислота проявила свой защитный эффект наряду с пролином – увеличение ее содержания в 2,31 и 2,66 раза соответственно. Но важную роль в детоксикации активных форм кислорода в условиях гипертермии аскорбиновая кислота сыграла у сорта Зариф, где в стрессовых условиях ее увеличение наблюдали в 8,35 раза.

Итак, по повышению активности пероксидазы, по содержанию МДА, пролина, аскорбиновой кислоты в условиях гипертермии сорт Зариф выделен как наиболее устойчивый к экстремально повышенным температурам. Далее по устойчивости следовали сорта Достойный, Кристалл. Установлено, что сорта Зариф, Достойный, Кристалл, в отличие от других изучаемых сортов, обладают большей устойчивостью к экстремально повышенным температурам летнего периода.

#### Литература

1. Ильина И.А., Ненько Н.И., Киселева Г.К., Соколова В.В., Яблонская Е.К. Экологическая оценка генофонда винограда по разнообразию компонентов жаростойкости // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2021. №170. С. 68-79. DOI: 10.21515/1990-4665-170-006 <http://ej.kubagro.ru/2021/06/pdf/06>. <https://elibrary.ru/item.asp?id=46353831>.

2. Активность пероксидазы в листьях винограда при высокотемпературном стрессе / Н.И. Ненько [и др.] // Научные труды СКФНЦСВВ. Т. 31. Краснодар: СКФНЦСВВ, 2021. С. 137-142. DOI 10.30679/2587-9847-2021-31-137-142 <https://doi.org/10.30679/2587-9847-2021-31-137-142>.

3. Ma Y.H., Ma F.W., Zhang J.K., Li M.J., Wang Y.H., Liang D. Effects of high temperature on activities and gene expression of enzymes involved in ascorbate-glutathione cycle in apple leaves. *Plant Science*. – 2008. – №175(6). – P. 761-766. DOI: 10.1016/j.plantsci.2008.07.010.

4. Xiao F., Yang Z.Q., Lee K.W. Photosynthetic and physiological responses to high temperature in grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves during the seedling stage, *The Journal of Horticultural Science and biotechnology*. – 2016. – № 92 (1). – P. 2-10. [doi.org/10.1080/14620316.2016.1211493](http://doi.org/10.1080/14620316.2016.1211493).

5. Sameena C., Sabina A. The effects of rising temperature on cell viability, relative water content and proline accumulation of Plants. // *Eco. Env. & Cons.* – 2021. – P. 214-218.

6. Georgieva K., Fedina I., Maslenkova L. and Peeva V. Response of chlorina barley mutants to heat stress under low and high light // *Functional Plant Biology.* – 2003. – № 30. – P. 515-524.

7. Hassan U., Umer Chattha M. M., Khan I., Chattha M., Barbanti L., Aamer M., Iqbal M.M., Nawaz M., Mahmood A., Ali A. and Asla M.T. Heat stress in cultivated plants: nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies – a review // *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology.* – 2021. – V. 155. – №. 2. – P. 211-234.

8. Wang L. J., Li S. H. Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves // *Plant Growth Regulation.* – 2006. – V. 48. – №. 2. – P. 137-144.

9. Прудников П. С., Гуляева А. А. Влияние гипертермии на гормональную систему и антиоксидантный статус *Prunus cerasus* L. // *Современное садоводство.* 2015. № 3 (15). С. 37-44.

10. Прудников П. С., Кривушина Д. А., Гуляева А. А. Реакция антиоксидантной системы и интенсивность перекисного окисления липидов *Prúnus cerásus* L. в ответ на действие гипертермии // *Вестник аграрной науки.* 2018. № 1 (70). С. 30-35.

11. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Ответ растений на гипертермию: молекулярно-клеточные аспекты // *Вестник Харьковского национального аграрного университета.* Серия: Биология. 2009. Вып.1 (16). С. 16-38.

12. Голышкина Л. В., Красова Н. Г., Галашева А. М. Влияние гипертермии на активность ферментной системы пероксидазы в тканях однолетних побегов яблони // *Современное садоводство.* 2014. № 4 (12). С. 50-59.

13. Hasanuzzaman M., Hossain M.A., Silva J.A., & Fujita M. Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defenses is a key factor // *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies.* – 2012. – № 10. – P. 261-315.

14. Sonal M., Agrawal D. and Jajoo A. Photosynthesis: Response to high temperature stress // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology.* -2014. - № 137. - P. 116-126.

15. Niu Y. and Xiang Y. An Overview of Biomembrane Functions in Plant Responses to High-Temperature Stress // *Front Plant Sci.* – 2018. – № 9. – P. 915.

16. Dar M.I., Naikoo M.I., Rehman F., Naushin F. and Khan F.A. Proline accumulation in plants: roles in stress tolerance and plant development // *Osmolytes and plants acclimation to changing environment: emerging omics technologies.* - Springer, New Delhi, 2016. - P. 155-166.

17. Wang L. J., Huang W. D., Li J. Y., Liu Y. F., & Shi Y. L. Peroxidation of membrane lipid and Ca<sup>2+</sup> homeostasis in grape mesophyll cells during the process of cross-adaptation to temperature stresses // *Plant Science.* – 2004. – V. 167. – № 1. – P. 71-77.

18. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений // Под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. М.: Бином. Лаборатория знаний, 2012. 487 с.

19. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И. Ермакова. Ленинград, 1987. 430 с.

20. Якуба Ю.Ф., Ильина И.А., Захарова М.В., Лифарь Г.В. Методика определения массовой концентрации аскорбиновой, хлорогеновой и кофейной кислот в побегах и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза / Под общ. ред. Н.И. Ненько // *Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда Краснодар: СКЗНИИСиВ,* 2015. С. 68-73.

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 / Под общ. ред. Н.И. Ненько // Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. С. 80-86.

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

23. Bania I., Mahanta R. Evaluation of peroxidases from various plant sources // International Journal of Scientific and Research Publications. – 2012. – №2(5). – P. 1-5.

24. Kaur R., Nayyar H. Ascorbic acid a potent defender against environmental stresses // Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling / Ed. P. Ahmad. – Academic Press is an imprint of Elsevier, 2014. – P. 235-287.

### References

1. Il'ina I.A., Nen'ko N.I., Kiseleva G.K., Sokolova V.V., Yablonskaya E.K. Ekologicheskaya ocenka genofonda vinograda po raznoobraziyu komponentov zharostjivosti // Politematicheskij setevoy elektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2021. №170. S. 68-79. DOI: 10.21515/1990-4665-170-006 <http://ej.kubagro.ru/2021/06/pdf/06>. <https://elibrary.ru/item.asp?id=46353831>

2. Aktivnost' peroksidazy v list'yah vinograda pri vysokotemperaturnom stresse / N.I. Nen'ko [i dr.] // Nauchnye trudy SKFNCSVV. T. 31. Krasnodar: SKFNCSVV, 2021. S.137-142. DOI 10.30679/2587-9847-2021-31-137-142 <https://doi.org/10.30679/2587-9847-2021-31-137-142>

3. Ma Y.H., Ma F.W., Zhang J.K., Li M.J., Wang Y.H., Liang D. Effects of high temperature on activities and gene expression of enzymes involved in ascorbate-glutathione cycle in apple leaves. Plant Science. – 2008. – №175(6). – P. 761-766. DOI: 10.1016/j.plantsci.2008.07.010

4. Xiao F., Yang Z.Q., Lee K.W. Photosynthetic and physiological responses to high temperature in grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves during the seedling stage, The Journal of Horticultural Science and biotechnology. – 2016. – № 92 (1). – P. 2-10. [doi.org/10.1080/14620316.2016.1211493](https://doi.org/10.1080/14620316.2016.1211493)

5. Sameena C., Sabina A. The effects of rising temperature on cell viability, relative water content and proline accumulation of Plants. // Eco. Env. & Cons. – 2021. – P. 214-218.

6. Georgieva K., Fedina I., Maslenkova L. and Peeva V. Response of chlorina barley mutants to heat stress under low and high light // Functional Plant Biology. – 2003. – № 30. – P.515-524.

7. Hassan U., Umer Chattha M. M., Khan I., Chattha M., Barbanti L., Aamer M., Iqbal M.M., Nawaz M., Mahmood A., Ali A. and Asla M.T. Heat stress in cultivated plants: nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies – a review // Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. – 2021. – V. 155. – №. 2. – P. 211-234.

8. Wang L. J., Li S. H. Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves //Plant Growth Regulation. – 2006. – V. 48. – №. 2. – P. 137-144

9. Prudnikov P. S., Gulyaeva A. A. Vliyanie gipertermii na gormonal'nuyu sistemu i antioksidantnyj status *Prunus cerasus* L. // Sovremennoe sadovodstvo. 2015. № 3 (15). S. 37-44.

10. Prudnikov P. S., Krivushina D. A., Gulyaeva A. A. Reakciya antioksidantnoj sistemy i intensivnost' perekisnogo okisleniya lipidov *Prunus cerasus* L. v otvet na dejstvie gipertermii // Vestnik agrarnoj nauki. 2018. № 1 (70). S. 30-35.

11. Karpec Yu.V., Kolupaev Yu.E. Otvet rastenij na gipertermiyu: molekulyarno-kletochnye aspekty // Vestnik Har'kovskogo nacional'nogo agrarnogo universiteta. Seriya: Biologiya. 2009. Vyp.1 (16). S. 16-38.

12. Golyshkina L. V., Krasova N. G., Galasheva A. M. Vliyanie gipertermii na aktivnost' fermentnoj sistemy peroksidazy v tkanyah odnoletnih pobegov yabloni // Sovremennoe sadovodstvo. 2014. № 4 (12). S. 50-59.

13. Hasanuzzaman M., Hossain M.A., Silva J.A., & Fujita M. Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defenses is a key factor // Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies. – 2012. – № 10. – P.261-315.

14. Sonal M., Agrawal D. and Jajoo A. Photosynthesis: Response to high temperature stress // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. -2014. - № 137. - P.116-126.

15. Niu Y. and Xiang Y. An Overview of Biomembrane Functions in Plant Responses to High-Temperature Stress // Front Plant Sci. – 2018. – №9. – P. 915.

16. Dar M.I., Naikoo M.I., Rehman F., Naushin F. and Khan F.A. Proline accumulation in plants: roles in stress tolerance and plant development // Osmolytes and plants acclimation to changing environment: emerging omics technologies. - Springer, New Delhi, 2016. - P. 155-166.

17. Wang L. J., Huang W. D., Li J. Y., Liu Y. F., & Shi Y. L. Peroxidation of membrane lipid and Ca<sup>2+</sup> homeostasis in grape mesophyll cells during the process of cross-adaptation to temperature stresses // Plant Science. – 2004. – V. 167. – № 1. – P. 71-77.

18. Molekulyarno-geneticheskie i biohimicheskie metody v sovremennoj biologii rastenij // Pod red. V.I.V. Kuznecova, V.V. Kuznecova, G.A. Romanova. M.: Binom. Laboratoriya znaniy, 2012. 487 s.

19. Metody biohimicheskogo issledovaniya rastenij / Pod red. A.I. Ermakova. Leningrad, 1987. 430 S.

20. Yakuba Yu.F., Il'ina I.A., Zaharova M.V., Lifar' G.V. Metodika opredeleniya massovoj koncentracii askorbinovoj, hlorogenovoj i kofejnoj kislot v pobegah i list'yah plodovyh kul'tur i vinograda s primeneniem kapillyarnogo elektroforeza / Pod obshch. red. N.I. Nen'ko // Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. S. 68-73.

21. Yakuba Yu.F., Il'ina I.A., Zaharova M.V., Lifar' G.V. Metodika opredeleniya massovoj koncentracii svobodnyh aminokislot v pobegah i list'yah plodovyh kul'tur i vinograda s primeneniem kapillyarnogo elektroforeza / Pod obshch. red. N.I. Nen'ko // Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. S. 80-86.

22. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy). M., 1979. 463 s.

23. Bania I., Mahanta R. Evaluation of peroxidases from various plant sources // International Journal of Scientific and Research Publications. – 2012. – №2(5). – P. 1-5.

24. Kaur R., Nayyar H. Ascorbic acid a potent defender against environmental stresses // Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling / Ed. P. Ahmad. – Academic Press is an imprint of Elsevier, 2014. – P. 235-287.