

УДК 634.8:581.1

DOI 10.30679/2219-5335-2019-2-56-110-121

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО
И ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА
НА АКТИВНОСТЬ
АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ
ВИНОГРАДА**

Луцкий Евгений Олегович¹
магистрант
кафедры биохимии
и физиологии

Сундырева Мария Андреевна²
канд. с.-х. наук
старший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений

Хаблюк Виктор Викторович¹
канд. биол. наук
заведующий кафедрой физиологии
и биохимии растений

¹*Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Кубанский государственный университет», Краснодар, Россия*

²*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия», Краснодар, Россия*

Изменение климата на планете характеризуется усилением засушливости в регионах, где традиционно возделывается виноград, который является одной из важнейших сельскохозяйственных культур в мире. Вегетация винограда проходит при высоких температурах, почвенной и атмосферной засухе. В таких условиях на растения влияет сочетание абиотических и биотических стрессов, вызывая защитные реакции, уникальные для каждой комбинации стрессовых факторов. Цель исследований – изучение изменения активности антиоксидантных ферментов винограда

UDC 634.8:581.1

DOI 10.30679/2219-5335-2019-2-56-110-121

**INFLUENCE OF WATER
AND TEMPERATURE STRESS
THE ACTIVITY
OF ANTIOXIDANT ENZYME
OF GRAPES**

Lutskiy Evgeniy Olegovich¹
Master student
of the Department of Biochemistry
and Physiology

Sundyreva Maria Andreyevna²
Cand. Agr. Sci.
Senior Research Associate
of the Laboratory of Plant Physiology
and Biochemistry

Khablyuk Viktor Viktorovich¹
Cand. Biol. Sci.
Head of the Department
of Plant Physiology and Biochemistry

¹*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Kuban State University», Krasnodar, Russia*

²*Federal State Budgetary Scientific Institution «North-Caucasian Federal Scientific Center for Horticulture, Viticulture, Winemaking», Krasnodar, Russia*

Climate change on the planet is characterized by increased aridity in the regions where grapes are traditionally cultivated, the grapes is one of the most important crop in the world. Grapes vegetation takes a place at high temperatures, soil and atmospheric drought. Under such conditions, the plants are affected by a combination of abiotic and biotic stresses, causing the defensive reactions that are unique to each combination of stress factors. The aim of the research is to study the changes in the activity of antioxidant enzymes of various grape

различных сортов при воздействии осмотического и высокотемпературного стрессового воздействия. Объектами исследования являлись листья различных сортов винограда, подверженные влиянию моделируемой засухи и высокой температуры. Для моделирования засухи листья подсушивали в течение 2 часов при комнатной температуре. Для моделирования высокотемпературного стресса листья винограда в стаканах с дистиллированной водой выдерживали в термостате 2 часа при температуре +50 °С. Различные изоформы фермента обладают разной активностью при изменении условий среды, поэтому образование изоферментов с отличающейся молекулярной массой может служить свидетельством адаптивной реакции растений на стресс. Установлено, что для большинства изучаемых сортов винограда кратковременное воздействие стресса приводило к уменьшению числа изоформ пероксидазы, снижению активности супероксиддисмутазы, фенолоксилирующей пероксидазы. Активность аскорбат-пероксидазы изменялась меньше, чем активность двух других ферментов. Содержание МДА, косвенно характеризующее развитие вторичного окислительного стресса, выражено повышалось у всей изучаемой группы сортов. Такая реакция растений может быть связана с активацией сигнальных каскадов в растениях, требующей повышения уровня вторичного окислительного стресса, для дальнейшего формирования защитной реакции. Проведенными нами исследованиями показано, что различные сорта винограда чувствительны к разным типам стрессового воздействия. Данные исследования будут продолжены в направлении изучения реакций виноградных растений при более длительном времени воздействия указанных стрессовых факторов.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, СТРЕСС, ВТОРИЧНЫЙ СТРЕСС, АНТИОКСИДАНТНЫЕ ФЕРМЕНТЫ, ДИНАМИКА

varieties under the influence of osmotic and high-temperature stresses. The objects of study were the leaves of different grape varieties, under the influence of simulated drought and high temperature. To simulate a drought, the leaves were dried for 2 hours at room temperature. To simulate the high-temperature stress, the grape leaves in the glasses with distilled water were kept in a thermostat for 2 hours at a temperature of +50 °C. Different enzyme isoforms have different activity when the environmental conditions change, so the formation of several isoenzymes with different molecular weights may show the adaptive response of plants to stress. It is found that for the most of the studied grape varieties, short-term exposure to stress led to decrease in the number of peroxidase isoforms, and decrease in the activity of superoxide dismutase and a phenolic oxidizing peroxidase. The activity of ascorbate peroxidase changed less than the activity of the other two enzymes. The content of MDA, which indirectly characterizes the development of secondary oxidative stress, was markedly increased in all studied grape varieties. This reaction may be associated with the activation of signaling cascades in the grape plants, which requires an increase in the level of secondary oxidative stress, for the further formation of protective reaction. Our study have shown that different grape varieties are sensitive to different types of stress. These research will continue to study the reactions of grape plants at a longer exposure time of studied stress factors.

Key words: GRAPVINE, STRESS, SECONDARY STRESS, ANTIOXIDANT ENZYMES, DYNAMICS

Введение. Растения могут поддерживать рост и развитие, улавливая изменения в окружающей среде и активно реагируя через механизмы, работающие на молекулярном, клеточном и физиологическом уровнях [1]. Каждый стрессовый фактор приводит к специфической ответной реакции.

Общей реакцией виноградных растений на абиотический и биотический стресс является формирование вторичного окислительного стресса за счет образования активных форм кислорода (АФК), главным образом супероксидного радикала и перекиси водорода. АФК с одной стороны обеспечивают передачу стрессового сигнала и активацию каскадов защитных реакций [2], но, с другой стороны, могут приводить к повреждению макромолекул, нарушению функционирования клеток и гибели целого организма, поэтому контроль образования и утилизации АФК является жизненно важным для растений, у которых антиоксидантный гомеостаз меняется в течение цикла их развития. Антиоксидантный гомеостаз поддерживается в листьях, обеспечивая баланс между фотосинтезом и дыханием, устойчивость винограда к экстремальным условиям [3].

Изменение климата на планете характеризуется усилением засушливости в регионах, где традиционно возделывается виноград, который является одной из важнейших сельскохозяйственных культур в мире [4]. Вегетация винограда проходит при высоких температурах, почвенной и атмосферной засухе [5]. В таких условиях на растения влияет сочетание абиотических и биотических стрессов, вызывая защитные реакции, уникальные для каждой комбинации стрессовых факторов.

Антиоксидантную систему растений составляют: аскорбиновая кислота и ее производные, глутатион, каротиноиды, антиоксидантные ферменты, такие как супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидазы, глутатионредуктаза и пероксиредоксины [6]. При абиотическом стрессе существенно возрастает экспрессия генов антиоксидантных ферментов [7, 8].

Большое значение имеют антиоксидантные свойства фенольных соединений, в большом количестве содержащихся в органах и тканях винограда [9, 10]. Антиоксидантная система обеспечивает очистку растений от АФК, образующихся в избытке в условиях стресса и приводящих к повреждению липидов, белков и ДНК [11]. В то же время, АФК взаимодействуют с регуляторными молекулами-мишенями, которые активируют сигнальные каскады, приводящие либо к запрограммированной гибели клеток, либо к акклиматизации [12].

Ключевыми ферментами антиоксидантной системы являются каталаза, пероксидазы, супероксиддисмутазы. Супероксиддисмутаза преобразует супероксидный радикал в перекись водорода, которая затем может ферментативно разлагаться каталазой или восстанавливаться пероксидазой за счет окисления разнообразных субстратов, в том числе фенольных соединений, аскорбиновой кислоты, глутатиона и др. [13-15].

Цель исследований – изучение изменения активности антиоксидантных ферментов винограда различных сортов при воздействии высушивания и высокотемпературного стресса.

Объекты и методы исследований. В проводимых нами исследованиях объектами являлись листья различных сортов винограда, подверженные стрессовому влиянию моделируемой засухи и высокой температуры.

Для моделирования засухи листья исследуемых растений подсушивали в течение 2 часов при комнатной температуре.

Для моделирования высокотемпературного стресса листья винограда помещали черешками в стаканы с дистиллированной водой и выдерживали в термостате 2 часа при температуре +50 °С. Контрольные и опытные листья растирали в жидком азоте и хранили их также в жидком азоте в сосудах Дьюара до проведения анализов.

Содержание малонового диальдегида определяли по реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК). 100 мг растительного материала гомогенизировали в 1,5 мл 20 % трихлоруксусной кислоты, центрифугировали при 10000 g в течение 15 мин при 4 °С. К отобранному 0,3 мл супернатанта добавляли 1,2 мл 0,5 % тиобарбитуровой кислоты в 20 % трихлоруксусной кислоте. Реакционную смесь инкубировали 30 мин при 95 °С, охлаждали, центрифугировали 15 мин при 10000 g. Оптическую плотность супернатанта определяли при 532 нм и 600 нм. В качестве контроля использовали раствор тиобарбитуровой кислоты в трихлоруксусной кислоте [16].

Экстракция белка. 200 мг растительного материала растирали в жидком азоте. Экстракцию растворимых белков проводили 0,066 М К/Na-фосфатным буфером pH 7,8, содержащим 1 мМ дитиотриитола (DTT), 0,5 мМ фенолметилсульфонилфторида (PMSF) в DMSO (диметилсульфоксид), 1-3 мг поливинилпирролидона (ПВП).

Определение активности супероксиддисмутазы (СОД). Ферментный препарат, полученный после экстракции белков из образцов использовали для определения СОД. Реакционная смесь объемом 2 мл содержала 40 мкл ферментного препарата; 40 мМ Трис-НСl буфера, pH 7,8; 10мМ L-метионина; 54 мкМ нитросинего тетразоля; 0,025 % Тритон X-100 и 3 мкМ рибофлавина. Реакцию проводили при освещении люминесцентными лампами модели F36W/54 в течение 30 мин. В качестве контроля использовали реакционную смесь без ферментного препарата. Оптическую плотность раствора измеряли при 560 нм на спектрофотометре UNICO 2800 UV/VIS [16].

Определение активности каталазы. Реакционная смесь объемом 2 мл содержала 0,05 М К/Na- фосфатного буфера, pH 7,8; 30 мкл супернатанта. Непосредственно перед измерением в реакционную смесь добавляли

0,1 мл 0,1 М пероксида водорода. Динамику изменения оптической плотности регистрировали на спектрофотометре в течение 2 мин при длине волны 240 нм. Показания снимали каждые 2 с. В качестве контроля нами был использован исходный буфер.

Определение активности пероксидазы проводили по Бояркину с модификациями. Реакционная смесь содержала 0,98 мл 0,2 М Na-ацетатного буфера, 20 μ л экстракта, 0,5 мл 0,25 % раствора уксуснокислого бензидина. Смесь помещали в кювету спектрофотометра. Измерение проводили при длине волны 590 нм в течение 2 минут. Реакцию запускали введением 500 μ л 0,3 % перекиси водорода [17].

Определение изоформ пероксидазы. Для разделения белков использовали стандартную процедуру электрофореза в нативном полиакриламидном геле (ПААГ), 12 %. После электрофореза гели окрашивали с помощью специальных растворов для визуализации ферментов. Для обнаружения пероксидазы гель выдерживали в 0,5 % уксусной кислоте в течение 15 минут, затем на 15 минут заливали 50 мл 0,5 % уксусной кислоты, содержащей 125 мг бензидина. После этого гель промывали 0,5 % уксусной кислотой и заливали 0,1 % раствором перекиси водорода. После проявления синих полос гель сканировали [18].

Обсуждение результатов. Активность супероксиддисмутазы в листьях различных сортов винограда при разнотипных воздействиях снижалась, что может быть связано с ингибированием активности фермента при достаточно кратковременном двухчасовом стрессовом воздействии (рис. 1).

Содержание МДА, косвенно характеризующее развитие вторичного окислительного стресса [16], выраженно повышается у всей изучаемой группы сортов. Наиболее значительное повышение содержания МДА у сортов винограда Красностоп АЗОС, Кристалл и Зариф вызывает выдерживание листьев при высокой стрессовой температуре, а для сортов Достойный, Восторг и

Алиготе – подсушивание. Таким образом, различные сорта винограда проявляют чувствительность к разным типам стрессового воздействия (рис. 2).

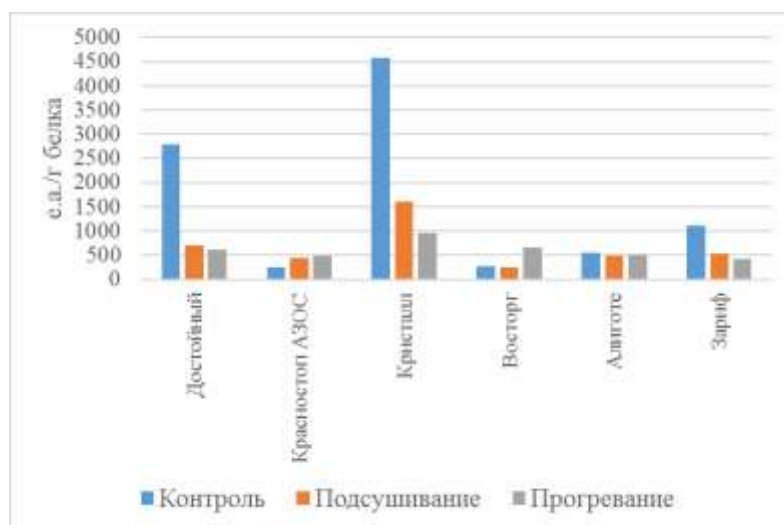


Рис. 1. Активность супероксиддисмутазы в листьях винограда

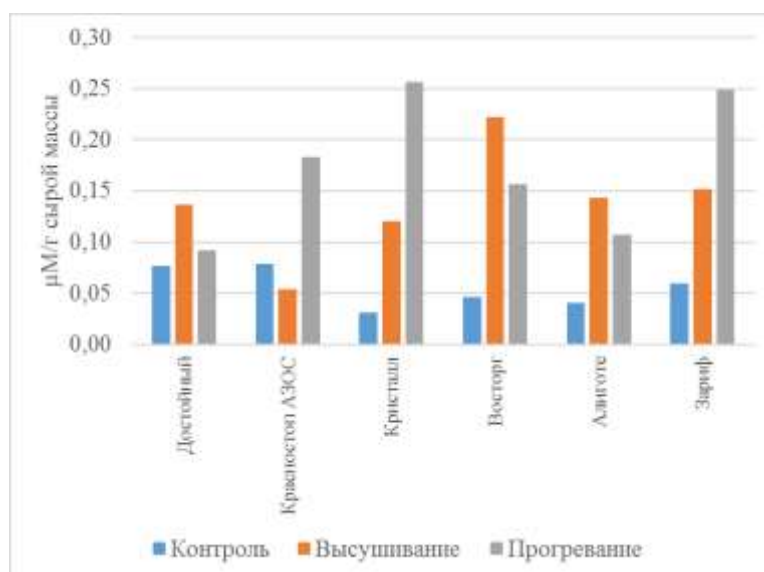


Рис. 2. Содержание малонового диальдегида в листьях винограда

Активность бензидиноксилирующей пероксидазы в листьях винограда находилась на низком уровне, исключение составлял сорт Кристалл. Для большинства сортов характерно снижение активности пероксидазы при кратковременных стрессовых воздействиях, что согласуется с изменением содержания МДА в листьях винограда (рис. 3).

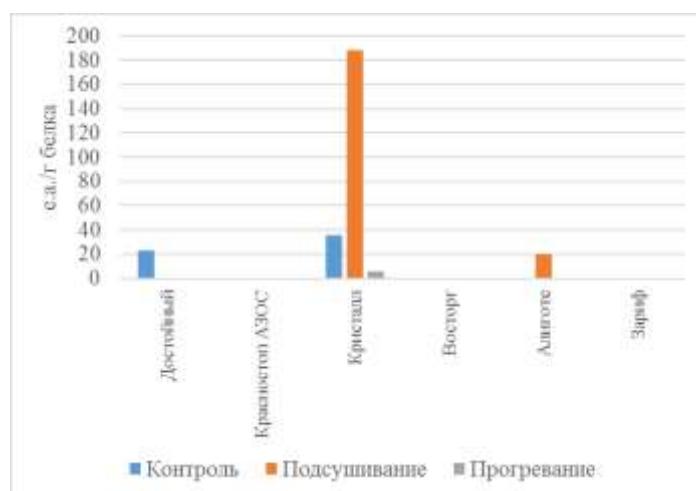


Рис. 3. Активность пероксидазы в листьях винограда

Аскорбат-пероксидаза – один из ключевых ферментов аскорбат-глутатионового цикла, обеспечивающего защиту растения от активных форм кислорода [19]. В нашем эксперименте было выявлено снижение активности аскорбат-пероксидазы при подсушивании и нагревании листьев винограда. Наиболее высокая активность этого фермента в листьях отмечена у сорта Кристалл. У всех изучаемых нами сортов винограда активность аскорбат-пероксидазы снижалась при двух типах воздействия, однако данные изменения были менее существенны, чем изменения активности супероксиддисмутазы. Для сортов Достойный и Алиготе характерно наименьшее снижение активности этого фермента (рис. 4).

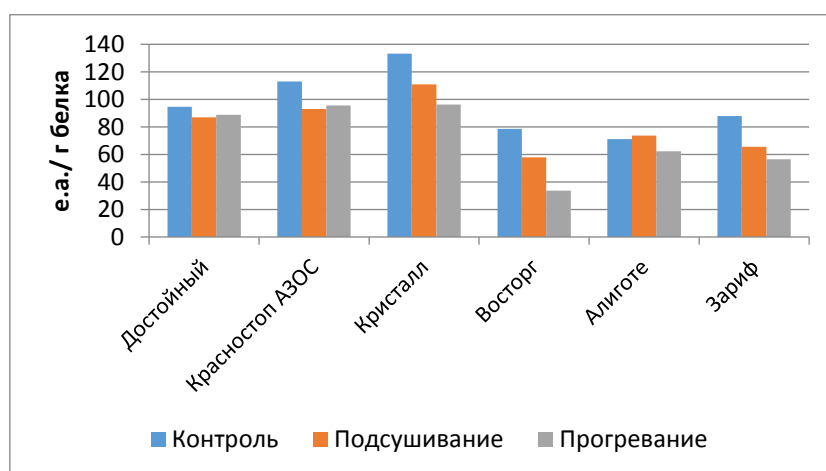
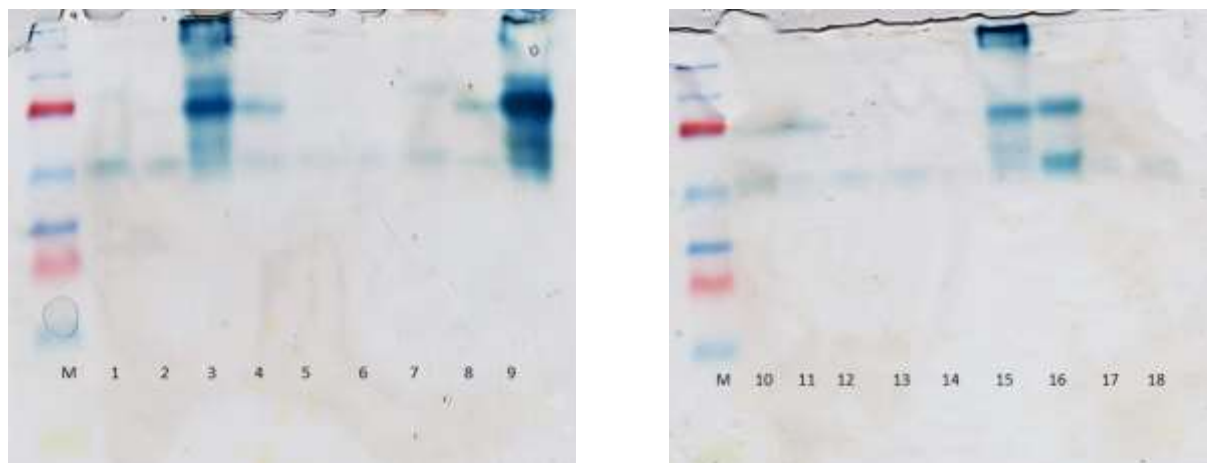


Рис. 4. Активность аскорбатпероксидазы в листьях винограда

Различные изоформы фермента обладают разной активностью при изменении условия среды, поэтому образование нескольких форм фермента или появление изоферментов с отличающейся молекулярной массой может служить свидетельством адаптивной реакции растений на стресс [20-21]. Для большинства изучаемых сортов винограда кратковременное воздействие стресса приводило к уменьшению числа изоформ пероксидазы. Исключение составили Восторг и Алиготе, у которых подсушивание провоцировало образование 1 и 2 дополнительных изоформ пероксидазы соответственно, а у сорта Восторг такая реакция прослеживалась и при прогревании (табл., рис. 5).

Количество изоформ пероксидазы в листьях винограда при различных типах стрессового воздействия

Сорт	Контроль	Подсушивание	Прогревание
Достойный	3	3	1
Красностоп АЗОС	2	2	1
Кристалл	8	7	5
Восторг	2	3	4
Алиготе	1	3	1
Зариф	1	1	1



М-маркер молекулярного веса; 1-Достойный; 2-Красностоп АЗОС; 3-Кристалл; 4-Восторг; 5-Алиготе; 6-Зариф; 7-Достойный подсушивание; 8-Красностоп АЗОС подсушивание; 9-Кристалл подсушивание; 10-Восторг подсушивание; 11-Алиготе подсушивание; 12-Зариф подсушивание; 13-Достойный прогревание; 14-Красностоп АЗОС прогревание; 15-Кристалл прогревание; 16-Восторг прогревание; 17-Алиготе прогревание; 18-Зариф прогревание.

Рис. 5. Изоформы пероксидазы в листьях винограда

Выводы. Проведённые исследования показали, что для большинства изучаемых сортов винограда характерно снижение активности антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы и пероксидазы, уменьшение числа изоформ пероксидазы, повышение содержания малонового диальдегида при кратковременном двухчасовом воздействии подсушивания и высокотемпературного стресса. Такая реакция растений может быть связана с активацией сигнальных каскадов в растениях, требующей повышения уровня вторичного окислительного стресса для дальнейшего формирования защитной реакции. Исследования будут продолжены в направлении изучения реакций виноградных растений при более длительном времени воздействия данных типов стрессовых факторов.

Литература

1. Специфические белки теплового и холодного стресса устойчивости сортов винограда различного эколого-географического происхождения к абиотическим факторам зимнего и летнего периодов / И.А. Ильина, Н.И. Ненько, В.С. Петров, В.В. Соколова, М.А. Сундырева // Садоводство и виноградарство. 2018. № 6. С. 19-25.
2. Ненько Н.И., Киселева Г.К., Ульяновская Е.В. Физиолого-биохимическая оценка сопряженной устойчивости сортов яблони различного эколого-географического происхождения к абиотическим стрессорам летнего периода в южном регионе России // Садоводство и виноградарство. 2015. № 1. С. 27-32.
3. Munné-Bosch S. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance. / Munné-Bosch, S., Queval, G., Foyer, C. H. // Plant Physiol. — 2013. Vol. 161. P. 5–19. doi: 10.1104/pp.112.205690.
4. Адаптивный и продукционный потенциал генофонда винограда в нестабильных условиях умеренно континентального климата юга России / В.С. Петров, Н.И. Ненько, И.А. Ильина, Е.Т. Ильницкая, М.А. Сундырева, Ю.Ф. Якуба // Вестник российской сельскохозяйственной науки. 2017. № 4. С. 25-29.
5. Егоров Е.А., Петров В.С. Создание устойчивых саморегулирующихся агроценозов винограда в условиях умеренно-континентального климата юга России // Вестник российской сельскохозяйственной науки. 2017. № 5. С. 51-54
6. Vidigal P. Peroxiredoxins are involved in two independent signaling pathways in the abiotic stress protection in *Vitis vinifera*. / Vidigal, P., Carvalho, R., Amâncio, S., and Carvalho, L. // Biol. Plant. 2013. Vol. 57. P. 675–683. doi: 10.1007/s10535-013-0346-9.
7. Carvalho L. Comparative transcriptomic profiling of *Vitis vinifera* under high light using a custom-made array and the affymetrix genechip. / Carvalho, L. C., Vilela, B. J., Mullineaux, P. M., Amâncio, S. L. // Mol. Plant. 2011. Vol. 6. P 1038–1051. doi:10.1093/mp/ssr027
8. Rocheta M [et al]. Heat and water stress induce unique transcriptional signatures of heat-shock proteins and transcription factors in grapevine. // Funct. Integr. Genomics. 2014. Vol. 14. P 135–148. doi: 10.1007/s10142-013-0338-z 7.

9. Tenore G. C. [et al]. Nutraceutical value and toxicological profile of selected red wines from Morocco. // *Food Chem.* 2011. Vol. 129. P 792–798. doi: 10.1016/j.foodchem.2011.05.022.
10. De Nisco [et al]. Nutraceutical properties and polyphenolic profile of berry skin and wine of *Vitis vinifera* L. (cv. Aglianico). // *Food Chem.* 2013. Vol. 140. P 623–629. doi:10.1016/j.foodchem.2012.10.123
11. Triantaphylidès C. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. Triantaphylidès, C., Havaux, M. // *Trends Plant Sci.* 2009. Vol. 14. P 219–228. doi:10.1016/j.tplants.2009.01.008
12. Ramel F. [et al]. Carotenoid oxidation products are stress signals that mediate gene responses to singlet oxygen in plants. // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2012. Vol. 109. P 5535–5540. doi: 10.1073/pnas.1115982109
13. Vidigal P. [et al]. Selective silencing of 2Cys and type-II B Peroxiredoxins discloses their roles in cell redox state and stress signaling. // *J. Integr. Plant Biol.* 2014. doi: 10.1111/jipb.12296.
14. Carvalho L. C [et al]. Heat stress in grapevine: the pros and cons of acclimation. // *Plant. Cell Environ.* 2014. doi:10.1111/pce.12445.
15. Sgherri C. [et al]. Antioxidative responses in *Vitis vinifera* infected by grapevine fanleaf virus // *J. Plant Physiol.* 2013. Vol. 170. P 121–128. doi: 10.1016/j.jplph.2012.09.016
16. Мolekulyarno-geneticheskie i biohimicheskie metody v sovremennoj biologii rastenij: sb. statej / pod red.: V.I. Kuznecova, V.V. Kuznecova, G.A. Romanova. 2-e izd. (el.). M.: Laboratoriya znaniy, 2015. 498 s.
17. Сундырева М.А., Савченко Т.В. Методы экстракции и анализа антиоксидантных ферментов вегетативных органов винограда // *Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда.* Краснодар, 2015. С. 19-31.
18. Инструментальные методы оценки исходного и селекционного материала винограда для высококачественного виноделия / Е.Т. Ильницкая, М.А. Сундырева, О.Н. Шелудько, А.В. Прах. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. 115 с.
19. Asada K. Ascorbate peroxidase – a hydrogen peroxide- scavenging enzyme in plants // *Physiologia Plantarum*, 1992. V.85. P. 235–241.
20. Shigeoka S., Ishikawa T., Tamoi M., et al. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes // *Journal of experimental botany*, 2002. V. 53. P. 1305–1319.
21. Almeselmani M., Deshmukh P.S., Sairam R.K., et. al. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress // *Plant Science*, 2006. V. 171. P. 382–388.

References

1. Специфические белки теплового и холодового стресса устойчивости сортов винограда различного эколого-географического происхождения к абиотическим факторам зимнего и летнего периодов / I.A. Il'ina, N.I. Nen'ko, V.S. Petrov, V.V. Sokolova, M.A. Sundryeva // *Садоводство и виноградарство.* 2018. № 6. С. 19–25.
2. Nen'ko N.I., Kiseleva G.K., Ul'yanovskaya E.V. Физиолого-биохимическая оценка сопряженной устойчивости сортов яблони различного эколого-географического происхождения к абиотическим стрессорам летнего периода в южном регионе России // *Садоводство и виноградарство.* 2015. № 1. С. 27–32.
3. Munné-Bosch S. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance. / Munné-Bosch, S., Queval, G., Foyer, C. H. // *Plant Physiol.* – 2013. Vol. 161. P. 5–19. doi: 10.1104/pp.112.205690.
4. Адаптивный и продукционный потенциал генфонда винограда в нестабильных условиях умеренно континентального климата юга России / V.S. Petrov, N.I. Nen'ko, I.A. Il'ina, E.T. Il'nickaya, M.A. Sundryeva, Yu.F. Yakuba // *Vestnik rossijskoj sel'skochozyajstvennoj nauki.* 2017. № 4. С. 25–29.

5. Egorov E.A., Petrov V.S. Sozdanie ustojchivyh samoreguliruyushchihsya agroce-
nozov vinograda v usloviyah umerenno-kontinental'nogo klimata yuga Rossii // Vestnik ros-
sijской sel'skohozyajstvennoj nauki. 2017. № 5. S. 51-54
6. Vidigal P. Peroxiredoxins are involved in two independent signaling pathways in
the abiotic stress protection in *Vitis vinifera*. / Vidigal, P., Carvalho, R., Amâncio, S., and Car-
valho, L. // Biol. Plant. 2013. Vol. 57. P. 675–683. doi: 10.1007/s10535-013-0346-9.
7. Carvalho L. Comparative transcriptomic profiling of *Vitis vinifera* under high light
using a custom-made array and the affymetrix genechip. / Carvalho, L. C., Vilela, B. J.,
Mullineaux, P. M., Amâncio, S L. // Mol. Plant. 2011. Vol. 6. P 1038–1051.
doi:10.1093/mp/ssr027
8. Rocheta M [et al]. Heat and water stress induce unique transcriptional signatures
of heat-shock proteins and transcription factors in grapevine. // Funct. Integr. Genomics. 2014.
Vol. 14. P 135–148. doi: 10.1007/s10142-013-0338-z 7.
9. Tenore G. C. [et al]. Nutraceutical value and toxicological profile of selected red
wines from Morocco. // Food Chem. 2011. Vol. 129. P 792–798. doi: 10.1016/j.food-
chem.2011.05.022.
10. De Nisco [et al]. Nutraceutical properties and polyphenolic profile of berry skin and
wine of *Vitis vinifera* L. (cv. Aglianico). // . Food Chem. 2013. Vol. 140. P 623–629.
doi:10.1016/j.foodchem.2012.10.123
11. Triantaphylidès C. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and sig-
naling. Triantaphylidès, C., Havaux, M. // Trends Plant Sci. 2009. Vol. 14. P 219-228.
doi:10.1016/j.tplants.2009.01.008
12. Ramel F. [et al]. Carotenoid oxidation products are stress signals that mediate gene
responses to singlet oxygen in plants. // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2012. Vol. 109.
P 5535-5540. doi: 10.1073/pnas.1115982109
13. Vidigal P. [et al]. Selective silencing of 2Cys and type-IIB Peroxiredoxins discloses
their roles in cell redox state and stress signaling. // J. Integr. Plant Biol. 2014. doi:
10.1111/jipb.12296.
14. Carvalho L. C [et al]. Heat stress in grapevine: the pros and cons of acclimation. //
Plant. Cell Environ. 2014. doi:10.1111/pce.12445.
15. Sgherri C. [et al]. Antioxidative responses in *Vitis vinifera* infected by grapevine
fanleaf virus // J. Plant Physiol. 2013. Vol. 170. P 121–128. doi: 10.1016/j.jplph.2012.09.016
16. Molekulyarno-geneticheskie i biohimicheskie metody v sovremennoj biologii ras-
tenij: sb. statej / red.: V.I. Kuznecov, red.: V.V. Kuznecov, red.: G.A. Romanov. 2-e izd. (el.).
M.: Laboratoriya znaniy, 2015. 498 s.
17. Sundyreva M.A., Savchenko T.V. Metody ekstrakcii i analiza antioksidantnyh fer-
mentov vegetativnyh organov vinograda // Sovremennye instrumental'no-analiticheskie
metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda. Krasnodar, 2015. С. 19-31.
18. Instrumental'nye metody ocenki iskhodnogo i selekcionnogo materiala vinograda
dlya vysokokachestvennogo vinodeliya / E.T. Il'nickaya, M.A. Sundyreva, O.N. Shelud'ko,
A.V. Prah. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. 115 s
19. Asada K. Ascorbate peroxidase – a hydrogen peroxide- scavenging enzyme in
plants // Physiologia Plantarum, 1992. V.85. P. 235-241
20. Shigeoka S., Ishikawa T., Tamoi M., et al. Regulation and function of ascorbate
peroxidase isoenzymes // Journal of experimental botany, 2002. V. 53. P. 1305-1319
21. Almeselmani M., Deshmukh P.S., Sairam R.K., et. al. Protective role of antioxidant
enzymes under high temperature stress // Plant Science, 2006. V. 171. P. 382-388