

Мария Андреевна Сундырева<sup>1✉</sup>, Евгений Олегович Луцкий<sup>2</sup>, Максим Олегович Баранов<sup>3</sup>

<sup>1,2,3</sup>Северо-Кавказский ФНЦ садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия

<sup>1</sup>Mari.sundy@bk.ru

<sup>2</sup>chrisoreduferudo@gmail.com

<sup>3</sup>feakermaax97@yandex.ru

## АКТИВАЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ ИММУННЫЙ ОТВЕТ ВИНОГРАДА, ЗАСУХОЙ, ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРОЙ И ИХ КОМБИНАЦИЕЙ

Цель исследования – изучение влияния засухи, высокотемпературного стресса и их комбинации на транскрипционные реакции винограда различного происхождения, определяющие иммунный ответ. Исследование проведено на сортах винограда различного происхождения в моделируемых стрессовых условиях. Методы исследования общепринятые. Происхождение сорта винограда оказывало влияние на устойчивость к разным стрессовым факторам. Сорт Каберне-Совиньон в равной степени повреждался засухой, высокой температурой и их комбинированным действием (увеличение EL на 22 %). Сорта Молдова и Курчанский повреждались засухой (увеличение EL на 21 и 19 % соответственно), сорт Морозко повреждался засухой на 31 % и температурой на 45 %. Экспрессия генов «иммунного ответа» PR2, PR3, STS согласована с преобладающей устойчивостью сорта винограда к засухе или высокой температуре. При комбинировании засухи и высокой температуры уровень экспрессии данных генов снижался относительно воздействия отдельных стрессов, возрастала экспрессия генов NCED и MYC2, которые обуславливают ответную реакцию на абиотический стресс. Каждый сорт демонстрировал индивидуальные особенности приспособления к засухе, высокотемпературному стрессу и их комбинации. Установлено, что в условиях высоких температур и засухи защитные реакции против патогенов активно функционируют, а комбинированное действие двух факторов снижает уровень «иммунной» защиты сортов винограда евро-американского происхождения (Молдова, Кутузовский). Для сорта евро-американского происхождения Морозко было характерно повышение экспрессии генов PR5 и PR10, связанных с иммунным ответом, при комбинированном действии абиотических стрессоров, что может обеспечивать усиленные защитные реакции.

**Ключевые слова:** виноград, засуха, высокотемпературный стресс, комбинированный стресс, экспрессия генов, иммунный ответ, PR гены, NCED, MYC2

**Для цитирования:** Сундырева М.А., Луцкий Е.О., Баранов М.О. Активация экспрессии генов, обеспечивающих иммунный ответ винограда, засухой, высокой температурой и их комбинацией // Вестник КрасГАУ. 2025. № 3. С. 41–51. DOI: 10.36718/1819-4036-2025-3-41-51.

**Благодарности:** работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ, проект № 23-26-00280.

Maria Andreevna Sundryeva<sup>1✉</sup>, Evgeniy Olegovich Lutsky<sup>2</sup>, Maxim Olegovich Baranov<sup>3</sup>

<sup>1,2,3</sup>North Caucasus FSC for Horticulture, Viticulture, Winemaking, Krasnodar, Russia

<sup>1</sup>mari.sundy@bk.ru

<sup>2</sup>chrisoreduferudo@gmail.com

<sup>3</sup>feakermaax97@yandex.ru

## DROUGHT, HIGH TEMPERATURE AND THEIR COMBINATIONS ACTIVATE THE EXPRESSION OF GENES THAT PROVIDE THE IMMUNE RESPONSE OF GRAPES

The aim of the study is to investigate the effect of drought, high-temperature stress and their combination on the transcriptional reactions of grapes of different origins that determine the immune response. The study was conducted on grape varieties of different origins under simulated stress conditions. The methods of the study are generally accepted. The origin of the grape variety affected resistance to different stress factors. The Cabernet Sauvignon variety was equally damaged by drought, high temperature and their combined effect (EL increase by 22 %). The Moldova and Kurchansky varieties were damaged by drought (EL increase by 21 and 19 %, respectively), the Morozko variety was damaged by drought by 31 % and temperature by 45 %. Expression of the PR2, PR3, STS "immune response" genes is consistent with the predominant resistance of the grape variety to drought or high temperature. When drought and high temperature were combined, the expression level of these genes decreased relative to the effects of individual stresses, while the expression of the NCED and MYC2 genes, which determine the response to abiotic stress, increased. Each variety demonstrated individual features of adaptation to drought, high-temperature stress, and their combination. It was found that under conditions of high temperatures and drought, defense reactions against pathogens actively function, and the combined effect of the two factors reduces the level of "immune" protection of Euro-American grape varieties (Moldova, Kutuzovsky). The Morozko variety of Euro-Amur origin was characterized by an increase in the expression of the PR5 and PR10 genes associated with the immune response under the combined effect of abiotic stressors, which can provide enhanced defense reactions.

**Keywords:** grapes, drought, high-temperature stress, combined stress, gene expression, immune response, PR genes, NCED, MYC2

**For citation:** Sundyрева МА, Lutsky EO, Baranov MO. Drought, high temperature and their combinations activate the expression of genes that provide the immune response of grapes. *Bulletin of KSAU*. 2025;(3):41-51. (In Russ.). DOI: 10.36718/1819-4036-2025-3-41-51.

**Acknowledgments:** the work was carried out with the financial support of the RSF grant, project № 23-26-00280.

**Введение.** Виноград – многолетняя сельскохозяйственная культура, имеющая большое экономическое значение в мире. Зона виноградарства России характеризуется умеренно континентальным климатом с тенденцией увеличения частоты стрессовых явлений [1]. Ограничение развития большинства фитопатогенов происходит в условиях дефицита осадков и температуры, превышающей 32–35 °С [2–4]. Засуха усиливает развитие бактериального патогена *X. fastidiosa* [5], однако снижает развитие возбудителя милдью *Plasmopara viticola* [6]. Летом наблюдается комбинированное действие засухи и жары, и ответ растения на один стрессовый фактор может как усиливать защитные реакции против другого воздействия, так и ослаблять их [7] из-за перекрытия реакций на отдельные стрессоры [8]. Стрессовые реакции являются затратными процессами, поэтому происходит «приоритизация» адаптации к тому или иному воздействию [9, 10]. В условиях высокой температуры развитие патогенов подавлено внешними условиями, и потребность в иммунных реакциях растения снижается. Засуха оказывает как положительное, так и отрица-

тельное влияние на развитие патогенов в связи с особенностями физиологического ответа растения на водный дефицит [5, 6]. Абиотические воздействия могут оказывать ингибирующее и стимулирующее воздействие на «иммунный статус» винограда и, как следствие, влиять на последующее развитие фитопатогенов.

**Цель исследования** – изучение влияния засухи, высокотемпературного стресса и их комбинации на транскрипционные реакции винограда различного происхождения, определяющие иммунный ответ.

**Объекты, материалы и методы.** Объектами исследования были растения винограда сортов Каберне-Совиньон (*V. vinifera* L.), Молдова (Гузаль кара × Виллар блан), Кутузовский (Молдавский × Датье де Сен-Валье), Курчанский (Мускат кубанский × Саперави северный), Морозко (Мицар × Саперави северный).

Эксперимент проводили на саженцах винограда 4-месячного возраста в 4-литровых горшках со смесью коммерческого грунта, торфа и вермикулита в соотношении 2 : 1 : 1. Экспериментальные условия создавали в климатической камере. Контрольные условия – (23 ± 0,5) °С

днем и  $(20 \pm 0,5)$  °С ночью, полив ежедневный. Засуха –  $(23 \pm 0,5)$  °С днем и  $(20 \pm 0,5)$  °С ночью, полив отсутствовал в течение 3 недель. Высоко-температурный стресс поддерживали в течение 2 сут: с 6:00 до 11:00 – 30 °С, с 11:00 до 16:00 – 40 °С, с 16:00 до 20:00 – 30 °С, с 20:00 до 06:00 – 25 °С. При комбинированном стрессе растения 2 сут выдерживали в условиях высокой температуры на фоне засухи.

Повреждение тканей растений определяли по выходу электролитов (EL) из листовых дисков массой 0,1 г кондуктометрическим методом [11]. Развитие окислительного стресса оценивали в экстракте растительной ткани 0,5 % ТХУК по содержанию ТБК-активных веществ (TBARS) спектрофотометрическим методом [12]. Экспрессию генов определяли методом количественной ПЦР. Тотальная РНК выделена с помощью модифицированного СТАВ-метода [13]. Синтез кДНК и ПЦР в реальном времени прове-

ден с использованием коммерческих наборов MMLV RT kit (Евроген) и qPCRmix-HS SYBR (Евроген) согласно рекомендациям производителя. Относительную экспрессию генов рассчитывали методом  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  [14], референсный ген – фактор элонгации  $\alpha$ . Последовательности праймеров генов приведены в таблице (F – прямой праймер, R – обратный праймер).

Все измерения проведены в 3–5 повторах, в 1 повторе 3 растения. Данные представлены как среднее  $\pm$  стандартная ошибка. Тест Дункана был проведен для оценки достоверности различий между вариантами эксперимента при уровне значимости ниже 0,05. На рисунках достоверные различия представлены в виде строчных латинских букв. Статистические расчеты и анализ главных компонент выполнены в программе Statistica. Работа выполнена на базе ЦКП «Приборно-аналитический» ФГНУ СКФНЦСВВ.

**Нуклеотидные последовательности праймеров**  
**Nucleotide sequences of primers**

Ген 1	F, 5'-3' 2	R, 5'-3' 3
Фактор элонгации $\alpha$ (EF $\alpha$ )	GAA CTG GGT GCT TGA TAG GC	ACC AAA ATA TCC GGA GTA AAA GA
Стильбенсинтаза (STS)	ATC GAA GAT CAC CCA CCT TG	CTT AGC GGT TCG AAG GAC AG
Халконсинтаза (CHS)	GTT CTG GTC GTC TGC TCT G	CCA GTC GCT GAT GCC TATC
Фенилаланин-аммиаклиаза (PAL)	TGA ACA ATG GCG AAA GTG AGA A	TCT CTT GCG CTC TCA ACC TCT T
Аллоксид циклаза (АОС)	CTA CAC GGG AGA CCT GGA GAAG	CTC CCT TCT TCC CTG GAA CAT T
Аллоксид синтаза (АОС)	CGG CGG AGA ATA AAC AGT GC	GAC TTG AAA AGC ACA GCG GAT
Синтетаза жасмонил-L-аминокислот (JAR1)	TGG GAT CAT GAC TGG CTC	TGT CCT CCT CAG CAC TCC CCC
Транскрипционный фактор MYC2 (MYC2)	ACT GGG GTC TGG TCT TGT TAG C	TGA GGC TGC TCC AAT GTC G
Транскрипционный фактор NPR1 (NPR1)	GAC CAC AAC CGA GCT TCT TGA TCT	ATA ATC TTG GGC TCT TTC CGC ATT
Рецептор АБК (PYL4)	CCG TCG TCC AGC AAA TCG	ACA TCT CCA TCG CCA ACA AC
АБК-зависимая протеинкиназа (SnRK)	ACC CAT CCC AAA GTG TAG AAG AG	TCA TCA GCG TCA ATG TCA TCA AG
9-цис-эпоксикаротиноид диоксигеназа (NCED)	CCT CTG TCT CAC CGC AAT GG	AGA GAG TGA TGG ACG GGC TG
АБК альдегидоксидаза (AAO3)	ATT GCT TCA GGG TTC ATC CG	AGC TCG ATA CGT TTC AAA CA
Белок теплового шока (HSP17)	AGA AGA AGA GCC AGA AGA GAA G	ACA CAC GAA GCG ACC AAG
Осмотин (OSM)	ACT GCA ACT TCG ATG CGT CA	TGC GAA TTC GGC TAA GGT GT

Окончание табл.

1	2	3
Патогенез-связанный белок 1 (PR1)	CCC AGA ACT CTC CAC AGG A	GCA GCT ACA GTG TCG TTC CA
$\beta$ -1,3-глюканаза (PR2)	TGC TGT TTA CTC GGC ACT TG	CTG GGG ATT TCC TGT TCT CA
Хитиназа (PR3)	TAT CCA TGT GTC TCC GGT CA	TGA ATC CAA TGC TGT TTC CA
Тауматин-подобный белок (PR5)	TTC ACC CCC AGC TAT GCA G	GCA TCG AAG TTG CAG TTG GT
Рибонуклеаза-подобный белок (PR10)	CGT TAA GGG CGG CAA AGA G	GCA TCA GGG TGT GCC AAG A

**Результаты и их обсуждение.** Восприимчивость сортов винограда к воздействию стрессоров определяли по уровню повреждения тканей на основе выхода электролитов (EL) и степени перекисного окисления липидов на основе содержания ТБК-активных соединений (TBARS). Для сорта Каберне-Совиньон был характерен выраженный рост EL при всех типах воздействия, при этом разница между ними отсутствовала. Сорта Молдова и Курчанский повреждались засухой, сорт Морозко больше повреждался высокой температурой. Такие особенности могут объясняться наследуемыми от видов рода *Vitis* североамериканского происхождения высокой засухо- и жаростойкостью для Молдовы и низкой жаростойкостью *V. amurensis* для сорта Морозко [15, 16]. EL в листьях сортов Молдова, Курчанский и Морозко был ниже при комбини-

рованном действии засухи и высокой температуры, чем при действии наиболее повреждающего стрессора (рис. 1, А), что может объясняться закаливанием растений засухой перед температурным воздействием [17].

Засуха не влияла на содержание TBARS у сортов Каберне-Совиньон и Морозко, провоцировала рост окислительных процессов у Молдовы и Курчанского. При высокотемпературном воздействии TBARS было ниже либо равно таковому у винограда на фоне засухи, а при комбинированном стрессе наблюдалось выраженное увеличение содержания TBARS, что свидетельствует о значительной генерации АФК (рис. 1, Б), которая может быть обусловлена ингибированием антиоксидантных ферментов избытком  $H_2O_2$  [18, 19] и превышением способности растения к адаптации [20].

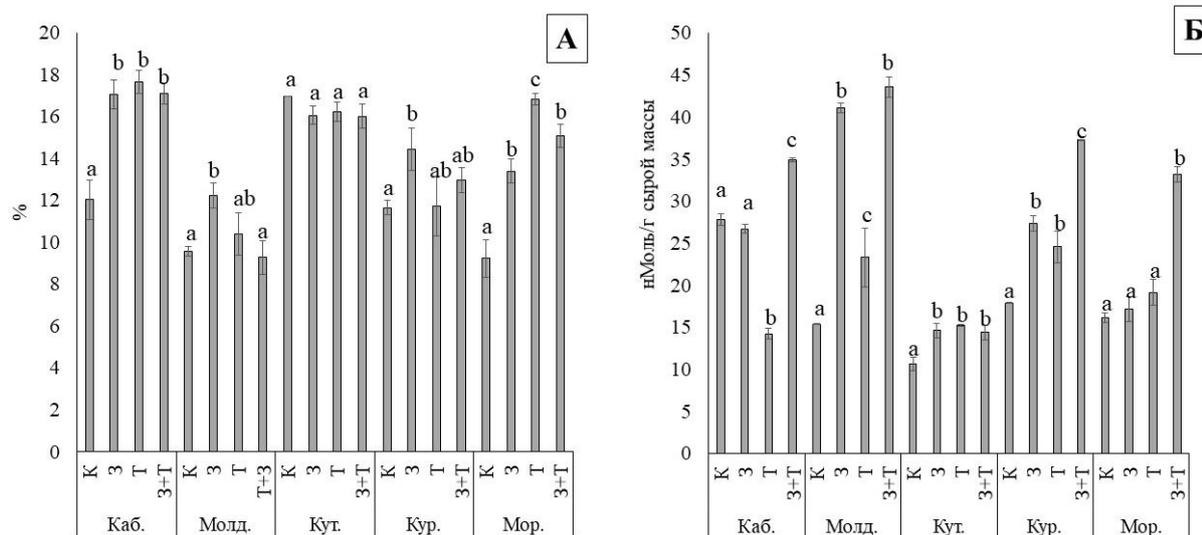


Рис. 1. Выход электролитов (А) и содержание МДА (Б) в листьях винограда (латинскими буквами обозначены значимые статистические различия между вариантами стрессоров по отдельному сорту при  $p = 0,05$ )

Electrolyte output (A) and MDA content (B) in grape leaves (Latin letters indicate significant statistical differences between the variants of stressors for a particular variety at  $p = 0.05$ )

Согласно анализу главных компонент, разделение сортов винограда в условиях засухи, температурного стресса и при их комбинировании по экспрессии генов, участвующих в иммунных реакциях, было представлено главной компонентой 1 (PC1), и доля объясненной дисперсии составила 45 %. Наибольший вклад в PC1 вносят изменения экспрессии генов MYC2, NCED, PR1, SnRK, PYL4, STS, JAR1. Для сортов Кутузовский и Курчанский было выражено значительное смещение по главной компоненте 2 (PC2), где наибольший вклад вносили изменения различия в экспрессии генов CHS (46 %),

PR10 (37 %), PR3 (37 %), PR5 (29 %). Различия по главным компонентам у сортов Каберне-Совиньон и Молдова минимальны, а у сортов Морозко и Кутузовский наблюдались существенные изменения под воздействием стрессоров (рис. 2).

Гены NCED, SnRK, PYL4 обеспечивают синтез и рецепцию абсцизовой кислоты (АБК), JAR1, MYC2 – синтез и сигналинг жасмоновой кислоты, PR1, 2, 3, 5, 10 – патогенез-связанные белки, обеспечивающие подавление роста и развития патогенов, гены STS, CHS и PAL – гены фенольного обмена растений.

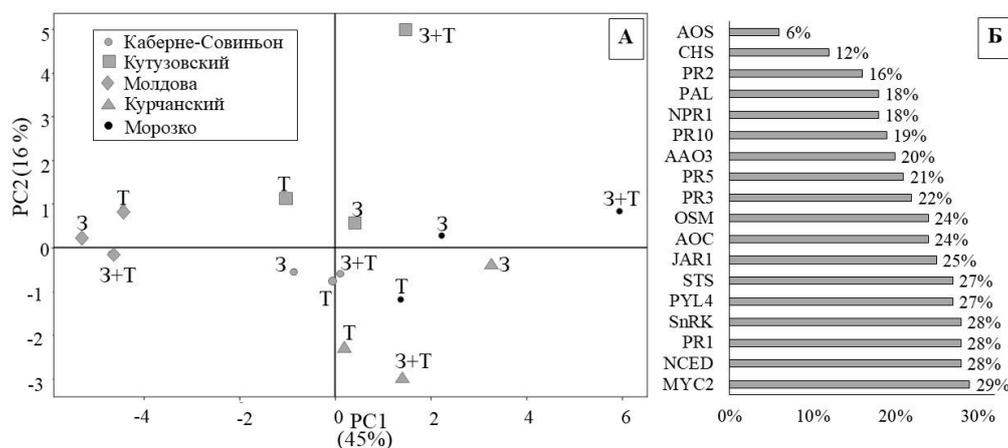


Рис. 2. Анализ главных компонент сортов винограда после воздействия засухи, высокой температуры и их сочетания (А): PC1 – главная компонента 1; PC2 – главная компонента 2; 3 – засуха; Т – температурный стресс; 3 + Т – комбинированное действие засухи и температурного стресса (коэффициент объясненной дисперсии PC1 = 45 %, коэффициент объясненной дисперсии PC2 = 16 %; вклад относительной экспрессии 19 генов в главную компоненту 1 (Б))

Analysis of the main components of grape varieties after exposure to drought, high temperature and their combination (A): PC1 – main component 1; PC2 – main component 2; H – drought; T – temperature stress; H + T – combined effect of drought and temperature stress (coefficient of explained dispersion PC1 = 45 %, coefficient of explained PC2 variance = 16 %; contribution of the relative expression of 19 genes to the main component 1 (B))

Экспрессия генов «иммунитета» значительно отличалась между сортами винограда как по относительному уровню, так и по наличию или отсутствию разницы при воздействии разных стрессоров. Экспрессия большинства генов существенно возрастала при воздействии стрессоров, за исключением экспрессии генов PYL4 и PR10, когда изменения были либо минимальными, либо наблюдалось снижение их экспрессии (рис. 3).

Типы стрессоров инициировали различия в уровне экспрессии генов у винограда. У сорта Каберне-Совиньон наблюдалась разница в экспрессии 3 генов при разных стрессовых усло-

виях, у сортов Молдова и Кутузовский – 8 генов, у Курчанского стрессовые воздействия по-разному изменяли уровень экспрессии 5 генов, а у сорта Морозко – 13 генов. В условиях комбинированного стресса проявлялись различия в экспрессии гена NCED, а у сортов межвидового происхождения и MYC2. Данные различия были согласованы со значительным увеличением содержания TBARS, характеризующим развитие вторичного окислительного стресса. АБК – ведущий регулятор ответных реакций на засуху и тепловой стресс, и ключевым ферментом, определяющим биосинтез АБК, является 9-цис-эпокси-каротиноиддиоксигеназа (NCED) [21]. При зара-

жении винограда оидиумом наблюдается выраженное увеличение экспрессии генов, связанных в том числе с синтезом и сигналингом АБК [22], а экзогенная обработка АБК повышала устойчивость винограда к милдью, что обусловлено взаимодействием регуляторных путей жасмоната и АБК посредством PYL4 [23]. В то же время в зависимости от комбинации внешних условий АБК может подавлять экспрессию генов, связанных с синтезом и сигналингом салициловой, жасмоновой кислот и этилена – ключевых регуляторов «иммунной реакции» растений [22, 24], и содержание АБК значимо выше у чувствительного к милдью сорта винограда в сравнении с устойчивым сортом [25]. Фактор транскрипции MYC2 является основным регулятором сигнальной ветви жасмоновой кислоты, участвующей в ответных реакциях на множественные стрессовые факторы, главным образом биотические. MYC2 индуцирует экспрессию генов, обеспечивающих синтез и трансформацию жасмоновой кислоты, а промежуточное соединение в цепи образования жасмоновой кислоты – 12-оксофитодиеновая кислота – усиливает закрывание устьиц и повышает засухоустойчивость [26]. Ком-

бинированное действие засухи и жары у всех изучаемых сортов винограда оказывает существенную нагрузку на растения, что проявляется в защитной реакции, регулируемой АБК. Для сортов межвидового происхождения было характерно усиление защитных реакций посредством жасмонат-зависимых процессов.

Под воздействием засухи наблюдали значимо больший уровень экспрессии генов PR1, PR2, PR3, PAL, STS, CHS у Морозко, что было согласовано с меньшей восприимчивостью сорта к дефициту воды. Менее восприимчивый к температурным воздействиям сорт Молдова демонстрировал более выраженное увеличение экспрессии генов PR2, PR3, PR5, STS, CHS в условиях высокой температуры. У сорта Кутузовский, который практически не повреждался засухой и высокой температурой в сравнении с контролем, одинаково высоким был уровень экспрессии PR2, PR3 и STS. Для сорта евро-амурского происхождения Морозко характерно повышение экспрессии генов PR5 и PR10, связанных с иммунным ответом, при комбинированном действии абиотических стрессоров.

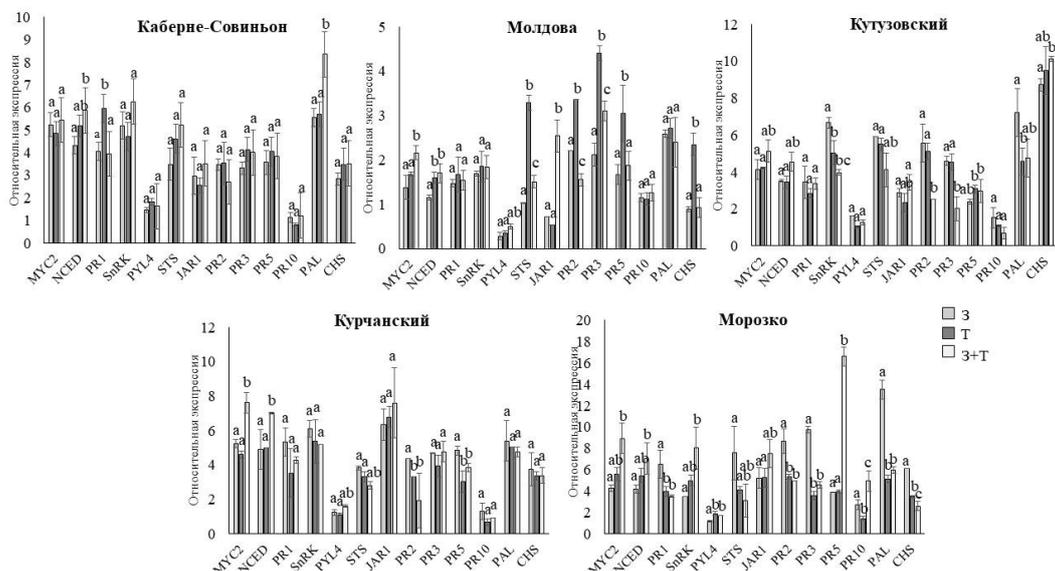


Рис. 3. Относительная экспрессия генов, участвующих в ответных реакциях на биотический стресс, в условиях засухи, высокотемпературного стресса и их комбинации: З – засуха; Т – температурный стресс; З + Т – комбинированное действие засухи и температурного стресса (латинскими буквами обозначены значимые статистические различия экспрессии генов винограда между воздействием разных типов стрессоров при  $p = 0,05$ )

Relative expression of genes involved in responses to biotic stress in conditions of drought, high-temperature stress and their combinations: З – drought; Т – temperature stress; З + Т – combined effect of drought and temperature stress (Latin letters indicate significant statistical differences in gene expression of grapes between the effects of different types of stressors at  $P = 0.05$ )

Стильбенсинтазы (STS) осуществляют биосинтез стильбенов – фенольных соединений, обладающих множественными биологическими функциями. Наиболее изученным является влияние стильбенов на устойчивость винограда к заражению фитопатогенами [27], однако велика их роль в устойчивости к абиотическим стрессам, обусловленная участием в контроле АФК [28]. Было показано, что у трансгенных растений табака с высокой устойчивостью к патогенам и высокотемпературному стрессу существенно возрастала экспрессия PR3, обусловленная более интенсивной генерацией АФК [29]. В условиях биотического стресса PR2 и PR3 экспрессируются в ответ на сигналы жасмоновой кислоты [30], которая связана в том числе с ответными реакциями на засуху. Было показано, что более высокое содержание стильбеновых фитоалексинов и повышенная экспрессия PR2 и хитиназ были характерны для сорта с высокой устойчивостью к засухе и *Botrytis cinerea* [31, 32].

**Заключение.** Происхождение сорта винограда оказывало влияние на устойчивость к разным стрессовым факторам. Сорт Каберне-Совиньон в равной степени повреждался засухой, высокой температурой и их комбинирован-

ным действием. Сорта Молдова и Курчанский повреждались засухой, сорт Морозко – засухой на 31 % и температурой на 45 %. Экспрессия генов «иммунного ответа» PR2, PR3, STS согласована с преобладающей устойчивостью сорта винограда к засухе или высокой температуре. При комбинировании засухи и высокой температуры уровень экспрессии данных генов снижался относительно воздействия отдельных стрессов, и возрастала экспрессия генов NCED и MYC2, которые обуславливают ответную реакцию на абиотический стресс. Каждый сорт демонстрировал индивидуальные особенности приспособления к засухе, высокотемпературному стрессу и их комбинации. В условиях высоких температур и засухи защитные реакции против патогенов активно функционируют, а комбинированное действие двух факторов снижает уровень «иммунной» защиты сортов винограда евро-американского происхождения (Молдова, Кутузовский). Для сорта евро-амурского происхождения Морозко характерно повышение экспрессии генов PR5 и PR10, связанных с иммунным ответом, при комбинированном действии абиотических стрессоров, что может обеспечивать усиленные защитные реакции.

#### Список источников

1. Петров В.С., Алейникова Г.Ю., Новикова Л.Ю., и др. Влияние изменений климата на фенологию винограда // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2019. № 57 (3). С. 29–50. DOI: 10.30679/2219-5335-2019-3-57-29-50. EDN: HDLGEU.
2. Thind T.S., Arora J.K., Mohan C., et al. Epidemiology of powdery mildew, downy mildew and anthracnose diseases of grapevine // Diseases of fruits and vegetables. 2004. Vol. 1. P. 621–638. DOI: 10.1007/1-4020-2606-4\_14.
3. Baron C., Domke N., Beinhof M., et al. Elevated temperature differentially affects virulence, VirB protein accumulation, and T-pilus formation in different *Agrobacterium tumefaciens* and *Agrobacterium vitis* strains // Journal of bacteriology. 2001. Dec. P. 6852–6861. DOI: 10.1128/JB.183.23.6852-6861.2001.
4. Feil H., Purcel A. Temperature-dependent growth and survival of *Xylella fastidiosa* in vitro and in potted grapevines // Plant Disease. 2001. Vol. 85, № 12. P. 1230–1234. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.12.1230.
5. Valero M., Ibañez A., Morte A. Effects of high vineyard temperatures on the grapevine leafroll associated virus elimination from *Vitis vinifera* L. cv. Napoleon tissue cultures // Scientia Horticulturae. 2003. Vol. 97, № 3-4. P. 289–296. DOI: 10.1016/S0304-4238(02)00212-1. EDN: BFVHKP.
6. Choi H.-K., Iandolino A., da Silva F.G., et al. Water deficit modulates the response of *Vitis vinifera* to the Pierce's disease pathogen *Xylella fastidiosa* // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2013. Vol. 26, № 6. P. 643–657. DOI: 10.1094/MPMI-09-12-0217-R. EDN: ROUEEZ.
7. Heyman L., Chrysargyris A., Demeestere K., et al. Responses to drought stress modulate the susceptibility to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera* self-rooted cuttings // Plants. 2021. № 10. P. 273. DOI: 10.3390/plants10020273. EDN: SWHCJI.

8. Gupta A., Senthil-Kumar M. Concurrent stresses are perceived as new state of stress by the plants: overview of impact of abiotic and biotic stress combinations // *Plant Tolerance to Individual and Concurrent Stresses*. New Delhi: Springer India, 2017. P. 1–15. DOI: 10.1007/978-81-322-3706-8\_1.
9. Atkinson N.J., Urwin P.E. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field // *Journal of Experimental Botany*. 2012. Vol. 63, № 10. P. 3523–3543. DOI: 10.1093/jxb/ers100.
10. Wu Y., Deng Z., Lai J., et al. Dual function of Arabidopsis ATAF1 in abiotic and biotic stress responses // *Cell Res*. 2009. № 19. P. 1279–1290. DOI: 10.1038/cr.2009.108.
11. Berens M.L., Wolinska K.W., Spaepen S., et al. Balancing trade-offs between biotic and abiotic stress responses through leaf age-dependent variation in stress hormone cross-talk // *PNAS*. 2019. Vol. 116, № 6. P. 2364–2373. DOI: 10.1073/pnas.1817233116.
12. Jambunathan N. Determination and detection of reactive oxygen species (ROS), lipid peroxidation, and electrolyte leakage in plants. In: Sunkar R., editor. *Plant stress tolerance. Methods in Molecular Biology*. Humana Press, 2010. P. 639. DOI: 10.1007/978-1-60761-702-0\_18.
13. Hodges D.M., DeLong J.M., Forney C.F., et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds // *Planta*. 1999. № 207. P. 604–611. DOI: 10.1007/s004250050524. EDN: ATYTJV.
14. Сундырева М.А., Луцкий Е.О. Выделение и очистка тотальной РНК с помощью модифицированного метода СТАВ/LiCl из тканей винограда и садовых культур. В сб.: Егоров Е.А., Ильина И.А., Агеева Н.М., и др. *Современные инструментальные и полевые методы исследований плодовых культур и винограда, продуктов их переработки*. Краснодар: Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 2024. С. 23–31.
15. Schmittgen T., Livak K. Analyzing real-time PCR data by the comparative C(T) method // *Nat. Protocols*. 2008. Vol. 3, № 6. P. 1101–1108. DOI: 10.1038/nprot.2008.73.
16. Xu H., Liu G., Liu G., et al. Comparison of investigation methods of heat injury in grapevine (*Vitis*) and assessment to heat tolerance in different cultivars and species // *BMC Plant Biol*. 2014. № 14. P. 156. DOI: 10.1186/1471-2229-14-156. EDN: UROKPX.
17. Atak A. *Vitis* species for stress tolerance/resistance // *Genet Resour Crop Evol*. 2025. Vol. 72. P. 2425–2444. DOI: 10.1007/s10722-024-02106-z. EDN: WMAVRP.
18. Zha Q., Xi X., He Y., et al. Water limitation mitigates high-temperature stress injuries in grapevine cultivars through changes in photosystem II efficiency and antioxidant enzyme pathways // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019. Vol. 41, № 6. P. 83. DOI: 10.1007/s11738-019-2875-0. EDN: EMMCAJ.
19. Ozden M., Demirel U., Kahraman A. Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> // *Scientia Horticulturae*. 2009. Vol. 19, № 2. P. 163–168. DOI: 10.1016/j.scienta.2008.07.031.
20. Gill S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010. Vol. 48, № 12. P. 909–930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016. EDN: OLSVGT.
21. 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. Vol. 92, № 1. P. 2–10. DOI: 10.1080/14620316.2016.1211493. EDN: YDKMDV.
22. Dou F., Phillip F.O., Liu G., et al. Transcriptomic and physiological analyses reveal different grape varieties response to high temperature stress // *Front. Plant Sci*. 2024. Vol. 15. P. 1313832. DOI: 10.3389/fpls.2024.1313832. EDN: ERDTJS.
23. Pagliarani C., Moine A., Chitarra W., et al. The Molecular Priming of Defense Responses is Differently Regulated in Grapevine Genotypes Following Elicitor Application against Powdery Mildew // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21, № 18. P. 6776. DOI: 10.3390/ijms21186776. EDN: QDSMED.
24. Liu L., Liu CY., Wang H. The abscisic acid receptor gene VvPYL4 positively regulates grapevine resistance to *Plasmopara viticola* // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2020. Vol. 142. P. 483–492. DOI: 10.1007/s11240-020-01872-9. EDN: ECQQGZ.

25. Hazarika P., Singh H.R., Das D.K. Priming of plant's immune system: the future sustainable approach for tea improvement // *Discov. Plants*. 2024. Vol. 1. P. 31. DOI: 10.1007/s44372-024-00035-w. EDN: CNOMJE.
26. Amaro R., Diniz I., Santos H., et al. Hormone changes in tolerant and susceptible grapevine leaves under powdery mildew infection // *J Plant Growth Regul*. 2023. Vol. 42. P. 3606–3614. DOI: 10.1007/s00344-022-10823-x. EDN: VRSUIS.
27. Song C., Cao Y., Dai J., et al. The multifaceted roles of MYC2 in plants: toward transcriptional reprogramming and stress tolerance by jasmonate signaling. // *Front. Plant Sci*. 2022. Vol. 13. P. 868874. DOI: 10.3389/fpls.2022.868874. EDN: CJXHQ.
28. Ciaffi M., Paolacci A.R., Paolacci M., et al. Transcriptional regulation of stilbene synthases in grapevine germplasm differentially susceptible to downy mildew // *BMC Plant Biol*. 2019. Vol. 19. P. 404. DOI: 10.1186/s12870-019-2014-5. EDN: CJFLSZ.
29. Hanzouli F., Daldoul S., Zemni H., et al. Stilbene production as part of drought adaptation mechanisms in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) roots modulates antioxidant status // *Plant biology*. 2024. Vol. 27, № 1. P. 102–115. DOI: 10.1111/plb.13738. DOI: 10.1111/plb.13738. EDN: USSIQ.
30. Zhai N., Jia H., Liu D., et al. GhMAP3K65, a cotton raf-like map3k gene, enhances susceptibility to pathogen infection and heat stress by negatively modulating growth and development in transgenic *Nicotiana benthamiana* // *International Journal of Molecular Sciences*. 2017. Vol. 18, № 11. P. 2462. DOI: 10.3390/ijms18112462.
31. Islam Md.M., El-Sappah A.H., Ali H.M., et al. Pathogenesis-related proteins (PRs) countering environmental stress in plants: A review // *South African Journal of Botany*. 2023. Vol. 160. P. 414–427. DOI: 10.1016/j.sajb.2023.07.003. EDN: POCPMU.
32. Hatmi S., Gruau C., Trotel-Aziz P., et al. Drought stress tolerance in grapevine involves activation of polyamine oxidation contributing to improved immune response and low susceptibility to *Botrytis cinerea* // *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 66, № 3. P. 775–787. DOI: 10.1093/jxb/eru436.

### Reference

1. Petrov VS, Aleynikova GYu, Novikova LYu, et al. The influence of climate changes the grape phenology. *Fruit growing and viticulture of South Russia*. 2019;57(3):29-50. (In Russ). DOI: 10.30679/2219-5335-2019-3-57-29-50. EDN: HDLGEU.
2. Thind TS, Arora JK, Mohan C, et al. Epidemiology of powdery mildew, downy mildew and anthracnose diseases of grapevine. *Diseases of fruits and vegetables*. 2004;1:621-638. DOI: 10.1007/1-4020-2606-4\_14.
3. Baron C, Domke N, Beinhofer M, et al. Elevated temperature differentially affects virulence, VirB protein accumulation, and T-pilus formation in different *Agrobacterium tumefaciens* and *Agrobacterium vitis* strains. *Journal of bacteriology*. 2001;(Dec.):6852-6861. DOI: 10.1128/JB.183.23.6852-6861.2001.
4. Feil H, Purcel A. Temperature-dependent growth and survival of *Xylella fastidiosa* in vitro and in potted grapevines. *Plant Disease*. 2001;85(12):1230-1234. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.12.1230.
5. Valero M, Ibañez A, Morte A. Effects of high vineyard temperatures on the grapevine leafroll associated virus elimination from *Vitis vinifera* L. cv. Napoleon tissue cultures. *Scientia Horticulturae*. 2003;97(3-4):289-296. DOI: 10.1016/S0304-4238(02)00212-1. EDN: BFVHKP.
6. Choi H-K, Iandolino A, da Silva FG, et al. Water deficit modulates the response of *Vitis vinifera* to the Pierce's disease pathogen *Xylella fastidiosa*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2013;26(6):643-657. DOI: 10.1094/MPMI-09-12-0217-R. EDN: ROUEEZ.
7. Heyman L, Chrysargyris A, Demeestere K, et al. Responses to drought stress modulate the susceptibility to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera* self-rooted cuttings. *Plants*. 2021;(10):273. DOI: 10.3390/plants10020273. EDN: SWHCJI.
8. Gupta A, Senthil-Kumar M. Concurrent stresses are perceived as new state of stress by the plants: overview of impact of abiotic and biotic stress combinations. In: Senthil-Kumar M, editor. *Plant Tolerance to Individual and Concurrent Stresses*. New Delhi: Springer India, 2017. P. 1–15. DOI: 10.1007/978-81-322-3706-8\_1.

9. Atkinson NJ, Urwin PE. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63 (10):3523-3543. DOI: 10.1093/jxb/ers100.
10. Wu Y, Deng Z, Lai J, et al. Dual function of Arabidopsis ATAF1 in abiotic and biotic stress responses. *Cell Res*. 2009;(19):1279-1290. DOI: 10.1038/cr.2009.108.
11. Berens ML, Wolinska KW, Spaepen S, et al. Balancing trade-offs between biotic and abiotic stress responses through leaf age-dependent variation in stress hormone cross-talk. *PNAS*. 2019;116(6):2364-2373. DOI: 10.1073/pnas.1817233116.
12. Jambunathan N. Determination and detection of reactive oxygen species (ROS), lipid peroxidation, and electrolyte leakage in plants. In: Sunkar R, editor. *Plant stress tolerance. Methods in Molecular Biology*. Humana Press, 2010. P. 639. DOI: 10.1007/978-1-60761-702-0\_18.
13. Hodges DM, DeLong JM, Forney CF, et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*. 1999;(207):604-611. DOI: 10.1007/s004250050524. EDN: ATYTJV.
14. Sundryeva MA, Luckij EO. Vydelenie i ochistka total'noj RNK s pomoshch'yu modifitsirovannogo metoda CTAB/LiCl iz tkanej vinograda i sadovyh kul'tur. In: Egorov EA, Il'ina IA, Ageeva NM, et al. *Sovremennye instrumental'nye i polevye metody issledovaniy plodovyh kul'tur i vinograda, produktov ih pererabotki*. Krasnodar: Severo-Kavkazskij federal'nyj nauchnyj centr sadovodstva, vinogradarstva, vinodeliya, 2024. P. 23–31. (In Russ.).
15. Schmittgen T, Livak K. Analyzing real-time PCR data by the comparative C(T) method. *Nat. Protocols*. 2008;3(6):1101-1108. DOI: 10.1038/nprot.2008.73.
16. Xu H, Liu G, Liu G, et al. Comparison of investigation methods of heat injury in grapevine (*Vitis*) and assessment to heat tolerance in different cultivars and species. *BMC Plant Biol*. 2014;(14):156. DOI: 10.1186/1471-2229-14-156. EDN: UROKPX.
17. Atak A. *Vitis* species for stress tolerance/resistance. *Genet Resour Crop Evol*. 2025;72:2425-2444. DOI: 10.1007/s10722-024-02106-z. EDN: WMAVRP.
18. Zha Q, Xi X, He Y, et al. Water limitation mitigates high-temperature stress injuries in grapevine cultivars through changes in photosystem II efficiency and antioxidant enzyme pathways. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019;41 (6):83. DOI: 10.1007/s11738-019-2875-0. EDN: EMMCAJ.
19. Ozden M, Demirel U, Kahraman A. Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. *Scientia Horticulturae*. 2009;19(2):163-168. DOI: 10.1016/j.scienta.2008.07.031.
20. Gill S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48(12):909-930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016. EDN: OLSVGT.
21. Xiao F, Yang ZQ, Lee KW. 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):2-10. DOI: 10.1080/14620316.2016.1211493. EDN: YDKMDV.
22. Dou F, Phillip FO, Liu G, et al. Transcriptomic and physiological analyses reveal different grape varieties response to high temperature stress. *Front. Plant Sci*. 2024;15:1313832. DOI: 10.3389/fpls.2024.1313832. EDN: ERDTJS.
23. Pagliarani C, Moine A, Chitarra W, et al. The Molecular Priming of Defense Responses is Differently Regulated in Grapevine Genotypes Following Elicitor Application against Powdery Mildew. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21 (18):6776. DOI: 10.3390/ijms21186776. EDN: QDSMED.
24. Liu L, Liu CY, Wang H. The abscisic acid receptor gene VvPYL4 positively regulates grapevine resistance to *Plasmopara viticola*. *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2020;142:483-492. DOI: 10.1007/s11240-020-01872-9. EDN: ECQQGZ.
25. Hazarika P, Singh HR, Das DK. Priming of plant's immune system: the future sustainable approach for tea improvement. *Discov. Plants*. 2024;1:31. DOI: 10.1007/s44372-024-00035-w. EDN: CNOMJE.
26. Amaro R, Diniz I, Santos H, et al. Hormone changes in tolerant and susceptible grapevine leaves under powdery mildew infection. *J Plant Growth Regul*. 2023; 42:3606-3614. DOI: 10.1007/s00344-022-10823-x. EDN: VRSUIS.

27. Song C, Cao Y, Dai J, et al. The multifaceted roles of MYC2 in plants: toward transcriptional reprogramming and stress tolerance by jasmonate signaling. *Front. Plant Sci.* 2022;13:868874. DOI: 10.3389/fpls.2022.868874. EDN: CJXHQ.
28. Ciaffi M, Paolacci AR, Paolacci M, et al. Transcriptional regulation of stilbene synthases in grapevine germplasm differentially susceptible to downy mildew. *BMC Plant Biol.* 2019;19:404. DOI: 10.1186/s12870-019-2014-5. EDN: CJFLSZ.
29. Hanzouli F, Daldoul S, Zemni H, et al. Stilbene production as part of drought adaptation mechanisms in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) roots modulates antioxidant status. *Plant biology.* 2025;27(1):102-115. DOI: 10.1111/plb.13738. EDN: USSIIQ.
30. Zhai N, Jia H, Liu D, et al. GhMAP3K65, a cotton raf-like map3k gene, enhances susceptibility to pathogen infection and heat stress by negatively modulating growth and development in transgenic *Nicotiana benthamiana*. *International Journal of Molecular Sciences.* 2017;18 (11):2462. DOI: 10.3390/ijms18112462.
31. Islam MdM, El-Sappah AH, Ali HM, et al. Pathogenesis-related proteins (PRs) countering environmental stress in plants: A review. *South African Journal of Botany.* 2023;160:414-427. DOI: 10.1016/j.sajb.2023.07.003. EDN: POCPMU.
32. Hatmi S, Gruau C, Trotel-Aziz P, et al. Drought stress tolerance in grapevine involves activation of polyamine oxidation contributing to improved immune response and low susceptibility to *Botrytis cinerea*. *Journal of Experimental Botany.* 2014;66 (3):775-787. DOI: 10.1093/jxb/eru436.

Статья принята к публикации 23.10.2024 / The article accepted for publication 23.10.2024.

Информация об авторах:

**Мария Андреевна Сундырева**<sup>1</sup>, заведующая лабораторией физиологии и биохимии растений, кандидат сельскохозяйственных наук

**Евгений Олегович Луцкий**<sup>2</sup>, младший научный сотрудник лаборатории физиологии и биохимии растений

**Максим Олегович Баранов**<sup>3</sup>, младший научный сотрудник лаборатории физиологии и биохимии растений

Information about the authors:

**Maria Andreevna Sundyreva**<sup>1</sup>, Head of the Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, Candidate of Agricultural Sciences

**Evgeniy Olegovich Lutsky**<sup>2</sup>, Junior Researcher, Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry

**Maxim Olegovich Baranov**<sup>3</sup>, Junior Researcher, Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry

