

УДК 581 : 576.5 : 634.224

UDC 581 : 576.5 : 634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2019-5-59-65-77

DOI 10.30679/2219-5335-2019-5-59-65-77

**МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ
У СОРТОВ ЯБЛОНИ
С РАЗЛИЧНОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ
К ПАРШЕ В ОТВЕТНОЙ РЕАКЦИИ
НА ВОЗДЕЙСТВИЕ СТРЕССОРОВ
ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА**

**METABOLIC CHANGES
OF APPLE-TREE VARIETIES
WITH DIFFERENT STABILITY
TO A SCAB AS A RESPONSE
REACTION TO THE INFLUENCE
OF SUMMER STRESSES**

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

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

Ненько Наталья Ивановна
д-р с.-х. наук
зав. лабораторией физиологии
и биохимии растений
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

Nenko Natalia Ivanovna
Dr. Sci. Agr.
Head of Laboratory of Physiology
and Biochemistry of Plants
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

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

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

Ульяновская Елена Владимировна
д-р с.-х. наук
зав. лабораторией сортоизучения
и селекции садовых культур
e-mail: ulyanovskaya_e@mail.ru

Ulyanovskaya Elena Vladimirovna
Dr. Sci. Agr.
Head of Laboratory of Variety study
and Breeding of Garden crops
e-mail: ulyanovskaya_e@mail.ru

*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*

В условиях Краснодарского края
выявлены метаболические изменения
у сортов яблони, различающихся
по устойчивости к парше и засухе.
С использованием физиолого-
биохимических методов и применением
капиллярного электрофореза изучены

Under the conditions of the Krasnodar
Territory, metabolic changes in apple
varieties that differ in scab and drought
resistance have been identified.
Using physiological and biochemical
methods with capillary electrophoresis
the features of the apple tree's leaves

Особенности листового аппарата растений яблони в летний вегетационный период. По сезонной динамике содержания некоторых метаболитов (малонового диальдегида, хлорогеновой кислоты, ионов кальция) проведена сравнительная оценка ответной реакции сортов яблони с различной устойчивостью к парше на воздействие стрессоров летнего периода. Выявлено, что наименьшие количественные показатели содержания малонового диальдегида в стрессовых условиях августа отмечены у иммунных к парше сортов яблони Фортуна, Союз и у не иммунного к парше сорта Родничок и составляли 0,123-0,192 мкмоль/г сухой массы вещества, что свидетельствует об их устойчивости к окислительному стрессу. В течение летнего периода наибольшее количество хлорогеновой кислоты отмечено у иммунных к парше сортов. В период наибольшего воздействия стрессовых факторов, в августе, её содержание значительно повышается у не иммунных к парше сортов (в 1,14-1,55 раз). Это свидетельствует об индукции защитных реакций растений против патогена парши. По физиолого-биохимическим показателям выделены сорта Фортуна и Союз, обладающие сопряжённой высокой устойчивостью к засухе и патогену парши в условиях юга России. Метаболомная оценка сортов яблони по физиолого-биохимическим характеристикам является надёжным критерием устойчивости растений к стрессорам летнего периода и может быть использована в качестве косвенных методов диагностики сортов плодовых культур на адаптивность.

Ключевые слова: ЯБЛОНЯ, ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ, ПАРША, МЕТАБОЛИТЫ, МАЛОНОВЫЙ ДИАЛЬДЕГИД, ХЛОРОГЕНОВАЯ КИСЛОТА, ИОНЫ КАЛЬЦИЯ

are studied in the summer growing season. According to the seasonal dynamics of some metabolites (malonic dialdehyde, chlorogenic acid, calcium ions), a comparative assessment of the response of apple varieties with different resistance to scab under influence of summer stressors was conducted. It was revealed that the smallest quantitative indicators of malon dialdehyde content under stressful conditions of August were observed in apple varieties, immune to scab, like Fortune, Soyuz and non-scab immune Rodnichok variety and were 0.123-0.192 $\mu\text{mol} / \text{g}$ dry weight of the substance and it is indicating of their resistance to oxidative stress. During the summer period, the highest content of chlorogenic acid were observed in scab-immune apple varieties. In the period of the greatest impact of stress factors, in August, its content significantly increased in the varieties not immune to scab (1.14-1.55 times), that is plants indicating the induction of protective reactions against the scab pathogen. According to the physiological and biochemical indexes the apple variety Fortuna and the Union was identified as varieties with high resistance to drought and scab pathogen in the South of Russia. Metabolic assessment of apple varieties according to physiological and biochemical characteristics is a reliable criterion of plant resistance to summer stressors, and can be used as indirect diagnostics methods for adaptability of fruit crops varieties.

Key words: APPLE-TREE, DROUGHT RESISTANCE, SCAB, METABOLITES, MALON DIALDEHYDE, CHLOROGENIC ACID, CALCIUM IONS

Введение. В настоящее время в южной зоне садоводства Российской Федерации получение высоких стабильных урожаев яблони ограничивается участвовавшими в последнее время эпифитотиями парши и засухами на фоне высоких критических температур летнего периода. Эти стрессоры негативно влияют на рост и развитие растений яблони, происходит осыпание листьев и плодов, снижается закладка генеративных органов, приводящая к снижению урожайности на 15-30 % [1-3]. Заболевание паршой, возбудителем которой является гриб *Venturia inae qualis (Cooke) G. Winter*, может снижать урожайность яблони до 40 %, а в годы эпифитотий теряется до 80 % урожая [4]. В связи с этим изучение метаболических изменений сортов яблони с различной устойчивостью к парше при активации защитных реакций на стрессовые условия летнего вегетационного периода является особо актуальным.

Абиотические стрессы летнего вегетационного периода (жара и низкая влагообеспеченность) снижают интенсивность физиологических процессов, что отрицательно отражается на метаболизме и продуктивности растений. Изменения активности листовых тканей могут служить показателем способности растений адаптироваться к воздействию повышенных температур и низкой водообеспеченности. По сезонной динамике содержания отдельных метаболитов можно судить об интенсивности физиолого-биохимических изменений, происходящих в тканях растений яблони в процессе адаптации их к засушливым условиям возделывания [5].

Метаболомная оценка сортов яблони по физиолого-биохимическим характеристикам является надежным критерием устойчивости к стрессорам летнего периода и может быть использована в качестве косвенных методов диагностики сортов на адаптивность. Данный подход обеспечит возможность повышения результативности и эффективности осуществления ускоренного отбора сортов яблони, перспективных для возделывания в южном регионе России. Изучение физиолого-биохимических особенно-

стей сортов яблони с различной устойчивостью к парше, выявление показателей, обуславливающих адаптацию к стрессорам летнего периода, – главное решение этой задачи.

Одним из показателей, отражающих состояние метаболизма, является содержание малонового диальдегида (МДА) – продукта деградации полиненасыщенных жирных кислот в мембранах клеток растения под воздействием активных форм кислорода, характеризующего степень повреждающего действия стресс-фактора. По данным некоторых авторов, в листьях однолетних побегов летних сортов яблони в условиях гипертермии и засухи наблюдалось повышение МДА до 50% [6, 7]. Показано, что увеличение содержания МДА в листьях яблони на 73 % выше контроля вызвано интоксикационной нагрузкой на техногенное загрязнение среды [8].

Хлорогеновой кислоте отводится большая роль в устойчивости растений против патогенов, поскольку она участвует в окислительном метаболизме, являясь предшественником лигнина, способствующего утолщению клеточных стенок и затруднению проникновения патогена в клетки. В листьях восприимчивых к парше сортов яблони содержание хлорогеновой кислоты увеличивается с увеличением степени заражения патогеном [9].

Катионы кальция, взаимодействуя с отрицательно заряженными группами фосфолипидов, стабилизируют клеточные мембраны. При нарастающем действии стрессора (засухи) происходит повышение проницаемости мембран, выход ионов кальция из клеточных стенок в цитоплазму, в результате чего возрастает ее вязкость. Повышение концентрации внутриклеточного кальция обеспечивает реализацию комплекса реакций, приводящих к адаптации к засухе [10].

Цель настоящей работы – по содержанию отдельных метаболитов (малонового диальдегида, хлорогеновой кислоты, катионов кальция) провести сравнительную оценку ответной реакции сортов яблони с различной устойчивостью к парше на воздействие стрессоров летнего периода; вы-

явить сорта, обладающие сопряженной устойчивостью к засухе и патогену парши в условиях юга России.

Объекты и методы исследований. Исследования были проведены в 2016-2018 гг. в промышленных плодоносящих насаждениях опытно-производственного хозяйства «Центральное» (г. Краснодар), Центре коллективного пользования приборно-аналитический, лаборатории физиологии и биохимии растений ФГБНУ СКФНЦСВВ. Объектами исследования служили сорта яблони разного эколого-географического происхождения, разной ploидности и различной устойчивости к парше: Эрли Мак, Дейтон (США), Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок (Россия). Сорта Союз и Родничок – триплоидные ($2n=3x$), остальные – диплоиды ($2n=2x$). Сорта Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок – 2000 года посадки на подвое М 9 (2 x 5); сорта Эрли Мак, Дейтон – 1998 года посадки на подвое М 9 (2 x 5). Иммунные к парше сорта яблони – Рассвет, Фортуна, Союз, Дейтон; не иммунные к парше сорта – Родничок, Эрли Мак, Пирос.

Удобным объектом для получения комплекса информационных показателей растения является лист – наиболее пластичный вегетативный орган, реагирующий на изменение экологических факторов. Для исследований ежемесячно отбирали полностью сформированные листья с трех деревьев (со средней части однолетних приростов) каждого сорта, в 3-кратной биологической повторности. Каждая повторность состояла из 10 листьев. Использовали современные высокоточные физиолого-биохимические методы исследования: метод капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р (содержание ионов кальция, хлорогеновой кислоты); спектральный метод (содержание малонового диальдегида) согласно методикам [11-14]. Измерения проводили в 3-кратной аналитической повторности. Экспериментальные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики [15].

Обсуждение результатов. Метеоусловия летнего вегетационного периода 2016-2018 гг. в ОПХ «Центральное» (г. Краснодар) различались по годам исследования: в июле и августе 2016 года температура воздуха достигала +37 °С, в 2017-2018 гг. +39 °С. Количество выпавших осадков в августе по сравнению с июнем и июлем снижалось и в августе 2016 г. составляло 33,5 мм, в 2017-2018 гг. – 12 мм и 11 мм, соответственно.

Неблагоприятное действие засухи состоит в первую очередь в обезвоживании и нарушении метаболических процессов. Такие реакции растений развиваются в ответ на недостаточное снабжение водой или комплексное действие водного дефицита, интенсивного света и перегрева.

Первичное действие абиотических факторов на растение осуществляется на физико-химическом уровне и главным образом на уровне клеточных мембран. После первичного повреждения мембран начинается их лизис, при котором происходит расщепление и уменьшение содержания фосфолипидов и накопление свободных жирных кислот, которые вступают в реакции перекисного окисления с участием свободных радикалов [16].

В наших исследованиях интенсивность перекисного окисления липидов определяли по накоплению малонового диальдегида (МДА) в листовом аппарате яблони. В летний вегетационный период выявлено увеличение содержания малонового диальдегида с максимальными значениями в августе. Наибольшие количественные показатели содержания МДА в стрессовых условиях августа 2016-2018 гг. отмечены у не иммунных к парше сортов яблони Эрли Мак, Пирос – 0,401-0,409 мкмоль/г сухой массы вещества, свидетельствующие о неустойчивости данных сортов к окислительному стрессу (рис. 1).

У иммунных к парше сортов Рассвет, Дейтон содержание МДА составляло 0,321-0,349 мкмоль/г сухой массы вещества. Наименьшие количественные показатели содержания МДА в стрессовых условиях августа

отмечены у иммунных к парше сортов яблони Фортуна, Союз и у не иммунного к парше сорта Родничок и составляли 0,123-0,192 мкмоль/г, что свидетельствовало об их устойчивости к окислительному стрессу.

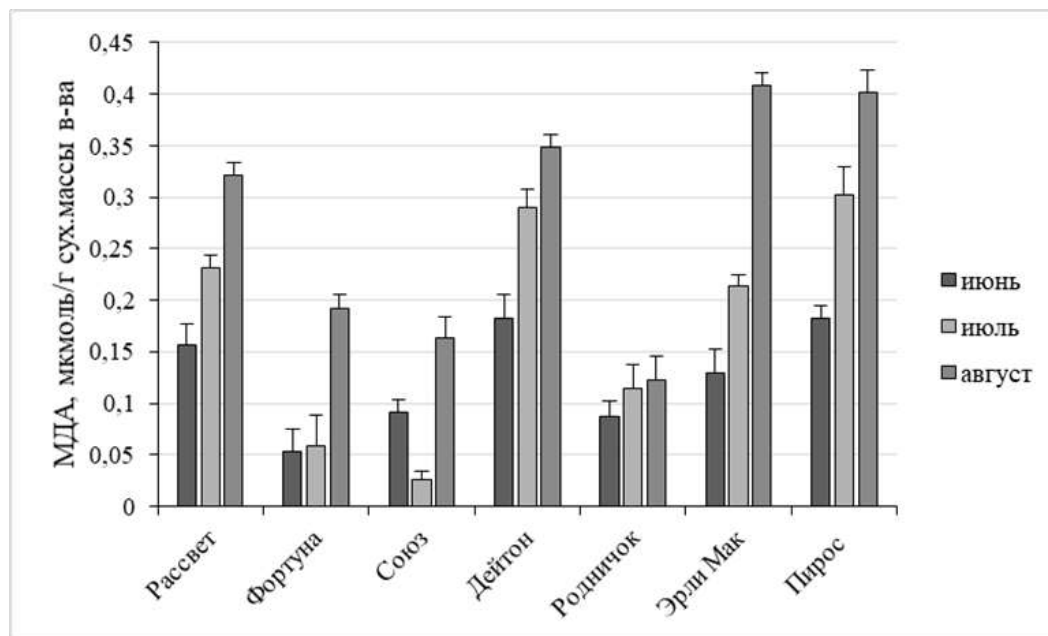


Рис. 1. Динамика содержания малонового диальдегида в листьях иммунных и не иммунных к парше сортов яблони в летний период 2016-2018 гг. НСР_{0,05}: июнь – 0,022; июль – 0,131; август – 0,145.

Экстремальные температуры летнего периода и сопровождающая их засуха приводят к адаптивным изменениям гормональной системы регуляции растений, происходит накопление ингибиторов роста фенольной природы, в частности хлорогеновой кислоты. Хлорогеновая и кофейная кислоты участвуют в синтезе флавоноидов в растениях, а фенольные соединения – эффективные антиоксиданты, повышающие устойчивость плодовых растений к стрессовым факторам. Фенолкарбоновые кислоты, прерывая цепные реакции липидов, способствуют стабилизации клеточных мембран [17].

В течение летнего периода 2016-2018 годов содержание хлорогеновой кислоты у иммунных к парше сортов яблони составляло 152,1-178,2 мкг/г сырого вещества; у не иммунных к парше 30,8-86,7 мкг/г сырого вещества (рис. 2).

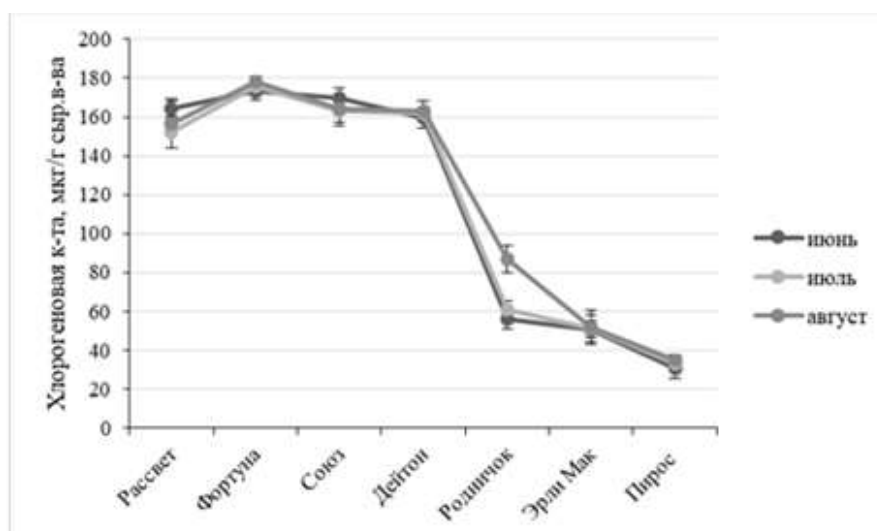


Рис. 2. Динамика содержания хлорогеновой кислоты в листьях иммунных и не иммунных к парше сортов яблони в летний период 2016-2018 гг.

НСР_{0,5}: июнь – 4,31; июль – 3,24; август – 5,12.

В результате проведенных исследований выявлено, что в начале летнего вегетационного периода (в июне) наибольшее содержание хлорогеновой кислоты в листьях отмечено у иммунных к парше сортов яблони Рассвет, Фортуна, Союз, Дейтон в отличие от не иммунных к парше сортов и составляло 159,4-173,2 мкг/г сырой массы вещества. Повышенное содержание хлорогеновой кислоты у иммунных сортов может рассматриваться как запуск механизма преадаптации растений к возможному инфицированию. Присутствующая конститутивно хлорогеновая кислота не всегда является причиной устойчивости, ее накопление может быть постинфекционным для развития более высокой устойчивости растений [9].

В августе, в период засухи, количественные показатели содержания хлорогеновой кислоты у иммунных сортов яблони изменились незначительно, а у не иммунных повысились в сравнении с июнем и составили 35,1-86,7 мкг/г сырой массы вещества, что свидетельствует об индукции защитных реакций против патогена парши. Следовательно, у не иммунных к парше сортов идет некоторое увеличение содержания хлорогеновой кислоты в течение летнего периода в ответ на инфицирование, и это способ-

ствует утолщению клеточных стенок за счет накопления лигнина и затруднению проникновения патогена в клетки. Содержание лигнина у иммунных к парше сортов яблони составляло 4,1-5,9 % от массы сырого вещества; у не иммунных – 3,0-4,3 % (рис. 3).

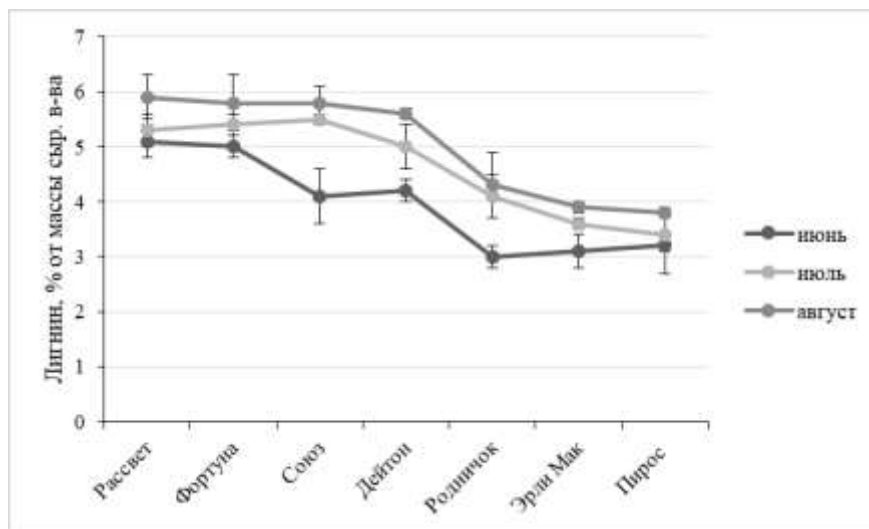


Рис. 3. Динамика содержания лигнина в листьях иммунных и не иммунных к парше сортов яблони в летний период 2016-2018 гг.

НСР_{0,5}: июнь – 0,30; июль – 0,20; август – 0,30.

У иммунных сортов накапливалось большее количество лигнина в сравнении с не иммунными, вероятно за счет повышенного количества конститутивной хлорогеновой кислоты.

Общеизвестна роль ионов кальция в поддержании коллоидно-химических свойств протоплазмы, регуляции ее гидратации и вязкости. В течение трех последних десятилетий накопились сведения о защитных реакциях, индуцируемых ионами кальция в условиях действия стресс-факторов различной природы.

Высказано предположение о способности кальция быстро и обратимо связываться с белками и тем самым повышать их термостабильность. В этих случаях концентрация цитозольного кальция благодаря открыванию кальциевых каналов, как правило, повышается в десятки раз [18]. В наших исследованиях содержание катионов кальция в июне у изучаемых сортов яблони составляло 0,060-0,078 мкг/г сырого вещества. В период засухи

(в августе) у иммунных к парше сортов Фортуна, Союз и не иммунного сорта Родничок содержание катионов кальция почти не изменилось и составляло 0,065-0,078 мкг/г сырого вещества, что является свидетельством их устойчивости к стрессорам летнего периода. Увеличение содержания ионов кальция до 0,087-0,089 мкг/г обнаружено у не иммунных к парше сортов Эрли Мак и Пирос и рассматривается как активация механизмов устойчивости (рис. 4).

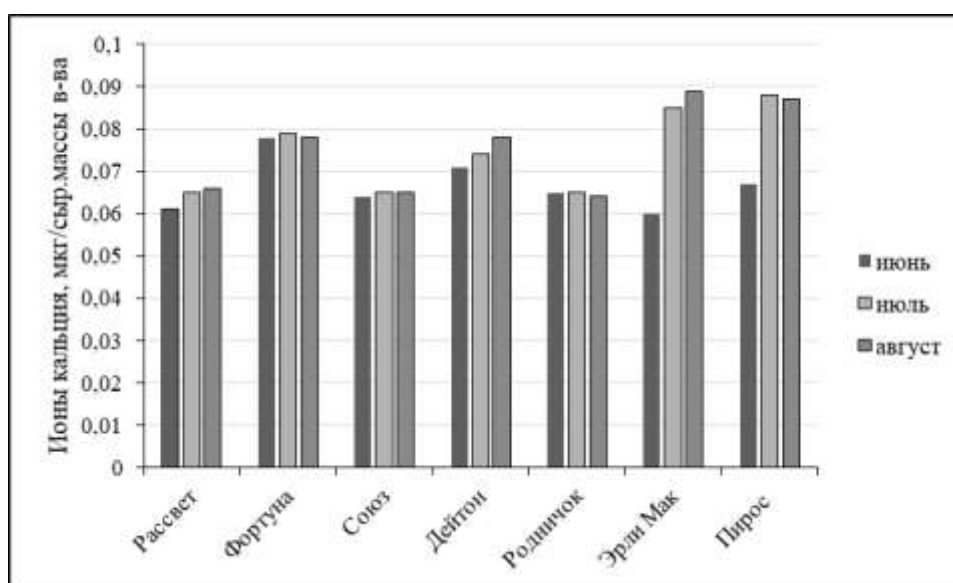


Рис. 4. Содержание ионов кальция в листьях иммунных и не иммунных к парше сортов яблони в летний период 2016-2018 гг.
НСР_{0,5}: июнь – 0,002; июль – 0,006; август – 0,005.

Метаболомная оценка сортов яблони по физиолого-биохимическим показателям – содержание малонового диальдегида, хлорогеновой кислоты, катионов кальция – показала, что в течение летнего вегетационного периода 2016-2018 гг. происходили количественные изменения их содержания в процессе адаптации к экстремальным абиотическим факторам (жаре и засухе). Эти изменения являются составной частью защитного механизма, позволившего растениям яблони сформировать ответные реакции на воздействие стрессоров летнего периода, сохранить листовой аппарат без некротических повреждений и его тургесцентность.

Выводы. В разные по условиям влагообеспеченности годы (2016-2018) выявлены метаболические изменения у сортов яблони, различающихся по устойчивости к парше и засухе.

Установлено, что в течение летнего вегетационного периода содержание малонового диальдегида и катионов кальция у всех изучаемых сортов увеличивалось и в августе, в период наибольшего воздействия стрессовых факторов, было максимальным. Наибольшие количественные показатели малонового диальдегида и катионов кальция отмечены у не иммунных к парше сортов Эрли Мак и Пирос, свидетельствующие об их неустойчивости к жаре и засухе.

Динамика содержания хлорогеновой кислоты различна у иммунных и не иммунных к парше сортов яблони. В летнюю вегетацию наибольшее содержание хлорогеновой кислоты наблюдалось у иммунных сортов яблони. В период наибольшего воздействия стрессовых факторов, в августе, ее содержание значительно увеличивается (в 1,14-1,55 раз) у не иммунных к парше сортов, что свидетельствует об индукции защитных реакций против патогена парши.

По физиолого-биохимическим показателям сорта яблони Фортуна, Союз выделены как сорта, обладающие сопряженной высокой устойчивостью к засухе и патогену парши в условиях юга России. Результаты исследований вносят заметный вклад в формирование общей теории засухоустойчивости и дополняют знания о механизмах защитного действия изучаемых физиолого-биохимических показателей к абиотическим (жара, засуха) и биотическим (парша) факторам летнего периода.

Литература

1. Nenko N.I., Kiseleva G.K., Ulianovskaya E.V. [et al.] Physiological and biochemical criteria of the apple-tree resistance to the summer period abiotic stresses / Eurasian journal of Biosciences. – 2018. – Т.12. – № 1. – Р. 55-61.
2. Ненько Н.И., Ульяновская Е.В., Киселева Г.К. Устойчивость яблони к экстремальным температурам и низкой влагообеспеченности / Вестник российской сельскохозяйственной науки. 2018. № 1. С. 27-30.

3. Адаптационная устойчивость яблони к гидротермическим условиям зимнего и летнего периодов / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, В.В. Шестакова [и др.] [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство юга России. 2017. № 45(3). С.33-48. Режим доступа: <http://journal.kubansad.ru/pdf/15/05/17>
4. Механизмы адаптации к стрессовым воздействиям летнего периода сортов яблони с различной устойчивостью к парше // Г.К. Киселева, Н.И. Ненько, А.Е. Мишко Е.В. Ульяновская, А.В. Караваева // Наука Кубани. 2018. № 3. С. 30-36.
5. Šircelj H., Tausz M., Grill D., Batič F. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters / *Scientia Horticulturae*. – 2007. – № 113(4). – P. 362-369. (doi.org/10.1016/j.scienta.2007.04.012).
6. Гольшкина Л.В., Красова Н.Г., Галашева А.М. Влияние гипертермии на активность ферментной системы пероксидазы в тканях однолетних побегов яблони // Современное садоводство. 2014. №4. С. 50-59.
7. Ma Y.-H., Ma F.-W., Zhang J.-K. [et al.] Effects of high temperature on activities and gene expression of enzymes involved in ascorbate–glutathione cycle in apple leaves / *Plant Science*. – 2008. – № 175. – P. 761-766.
8. Кузнецов М.Н., Прудников И.С. Особенности перекисного окисления липидов мембран в листьях яблони в условиях техногенного загрязнения // Сельскохозяйственная биология. 2009. №5. С. 69-72.
9. Petkovšek M.M., Usenik V., Štampar F. The role of chlorogenic acid in the resistance of apples to apple scab (*Venturia inaequalis* (Cooke) G. Wind. Aderh.) / *Research Reports Biotechnical Faculty University of Ljubljana*. – 2003. – № 81(2). – P. 233-242.
10. Колупаев Ю.Е. Кальций и стрессовые реакции растений / Вісник харківського національного аграрного університету, серія біологія. 2007. № 1(10). С. 24-41.
11. Методика определения массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, магния, кальция в побегах и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза / Ю.Ф. Якуба, И.А. Ильина, Г.К. Киселева [и др.] // Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда; под общ. ред. Н.И. Ненько. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. С. 62-67.
12. Методика определения массовой концентрации аскорбиновой, хлорогеновой и кофейной кислот в побегах и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза / Ю.Ф. Якуба, И.А. Ильина, М.В. Захарова, Г.В. Лифарь // Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда; под общ. ред. Н.И. Ненько. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. С. 68-72.
13. 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.
14. Лебедев П.Т., Усович П.Т. Методы исследования кормов, органов и тканей животных. М.: Россельхозиздат, 1976. 470 с.
15. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1979. 463 с.
16. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
17. Henfrey J. L., Vaab G., Schmitz M. Physiological stress responses in apple under replant conditions / *Scientia Horticulturae*. – 2015. – № 194. – P. 111-117.
18. Peiter E., Maathuis F., Mills L. [et al.] The vacuolar Ca²⁺ activated channel TPC1 regulates germination and stomatal movement / *Nature*. – 2005. – № 434. – P. 404-408.

References

1. Nenko N.I., Kiseleva G.K., Ulianovskaya E.V. [et al.] Physiological and biochemical criteria of the apple-tree resistance to the summer period abiotic stresses / *Eurasian journal of Biosciences*. – 2018. – Т. 12. – № 1. – P. 55-61.

2. Nen'ko N.I., Ul'yanovskaya E.V., Kiseleva G.K. Uстойchivost' yabloni k ekstremal'nym temperaturam i nizkoj vlagoobespechennosti / Vestnik rossijskoj sel'skohozyajstvennoj nauki. 2018. № 1. S. 27-30.
3. Adaptacionnaya ustojchivost' yabloni k gidrotermicheskim usloviyam zimnego i letnego periodov / N.I. Nen'ko, G.K. Kiseleva, V.V. Shestakova [i dr.] [Elektron-nyj resurs] // Plodovodstvo i vinogradarstvo yuga Rossii. 2017. № 45(3). S.33-48. Rezhim dostupa: <http://journal.kubansad.ru/pdf/15/05/17>
4. Mekhanizmy adaptacii k stressovym vozdeystviyam letnego perioda sortov yabloni s razlichnoj ustojchivost'yu k parshe // G.K. Kiseleva, N.I. Nen'ko, A.E. Mishko, E.V. Ul'yanovskaya, A.V. Karavaeva // Nauka Kubani. 2018. № 3. S. 30-36.
5. Šircelj H., Tausz M., Grill D., Batič F. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters / Scientia Horticulturae. – 2007. – № 113(4). – P. 362-369. (doi.org/10.1016/j.scienta.2007.04.012).
6. 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. S. 50-59.
7. Ma Y.-H., Ma F.-W., Zhang J.-K. [et al.] Effects of high temperature on activities and gene expression of enzymes involved in ascorbate–glutathione cycle in apple leaves / Plant Science. – 2008. – № 175. – P. 761-766.
8. Kuznecov M.N., Prudnikov I.S. Osobennosti perekisnogo okisleniya lipidov membran v list'yah yabloni v usloviyah tekhnogenogo zagryazneniya // Sel'skohozyaj-stvennaya biologiya. 2009. №5. S. 69-72.
9. Petkovšek M.M., Usenik V., Štampar F. The role of chlorogenic acid in the resistance of apples to apple scab (*Venturia inaequalis* (Cooke) G. Wind. Aderh.) / Research Reports Biotechnical Faculty University of Ljubljana. – 2003. – № 81(2). – P. 233-242.
10. Kolupaev Yu.E. Kal'cij i stressovye reakcii rastenij / Visnik harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu, seriya biologiya. 2007. № 1(10). S. 24-41.
11. Metodika opredeleniya massovoj koncentracii kationov ammoniya, kaliya, natriya, magniya, kal'ciya v pobegah i list'yah plodovyh kul'tur i vinograda s primeneniem kapillyarnogo elektroforeza / Yu.F. Yakuba, I.A. Il'ina, G.K. Kiseleva [i dr.] // Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda; pod obshch. red. N.I. Nen'ko. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. S. 62-67.
12. Metodika opredeleniya massovoj koncentracii askorbinovoj, hlorogenovoj i kofejnoj kislot v pobegah i list'yah plodovyh kul'tur i vinograda s primeneniem kapillyarnogo elektroforeza / Yu.F. Yakuba, I.A. Il'ina, M.V. Zaharova, G.V. Lifar' // Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda; pod obshch. red. N.I. Nen'ko. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. S. 68-72.
13. 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.
14. Lebedev P.T., Usovich P.T. Metody issledovaniya kormov, organov i tkanej zhivotnyh. M.: Rossel'hozizdat, 1976. 470 s.
15. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy ob-rabotki rezul'tatov issledovaniy). M., 1979. 463 s.
16. Shakirova F.M. Nespecificheskaya ustojchivost' rastenij k stressovym faktoram i ee regulyaciya. Ufa: Gilem, 2001. 160 s.
17. Henfrey J. L., Baab G., Schmitz M. Physiological stress responses in apple under replant conditions / Scientia Horticultura. – 2015. – № 194. – P. 111-117.
18. Peiter E., Maathuis F., Mills L. [et al.] The vacuolar Ca²⁺ activated channel TPC1 regulates germination and stomatal movement / Nature. – 2005. – № 434. – P. 404-408.