

УДК 581:576.5:634.224

UDC 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2020-5-65-165-178

DOI 10.30679/2219-5335-2020-5-65-165-178

**ФИЗИОЛОГО-  
БИОХИМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА  
МОРОЗОСТОЙКОСТИ  
СОРТОВ ЯБЛОНИ  
ПОСЛЕ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО  
СТРЕССА**

**PHYSIOLOGICAL  
AND BIOCHEMICAL EVALUATION  
OF FROST RESISTANCE  
OF APPLE VARIETIES  
AFTER LOW-TEMPERATURE  
STRESS**

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

Ненько Наталия Ивановна  
д-р с.-х. наук  
зав. лабораторией  
физиологии и биохимии растений  
e-mail: [nenko.nataliya@yandex.ru](mailto: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](mailto:nenko.nataliya@yandex.ru)

Мишко Алиса Евгеньевна  
младший научный сотрудник  
лаборатории физиологии  
и биохимии растений  
e-mail: [mishko-alisa@mail.ru](mailto:mishko-alisa@mail.ru)

Mishko Alisa Evgenievna  
Junior Research Associate  
of Laboratory of Physiology  
and Biochemistry of Plants  
e-mail [mishko-alisa@mail.ru](mailto:mishko-alisa@mail.ru)

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

Karavaeva Alla Vitalevna,  
Junior Research Associate  
of Laboratory of Physiology  
and Biochemistry of Plants  
e-mail: [alla.karavaeva.65@mail.ru](mailto: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](mailto: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](mailto: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 настоящее время адаптационный потенциал  
устойчивости некоторых сортов плодовых

At present, the adaptive stability  
potential of some fruit varieties

культур недостаточен для ответной реакции на изменения климата в Северо-Кавказском регионе России. В связи с этим актуально создание сортов с повышенной экологической пластичностью и высоким адаптационным потенциалом. Физиолого-биохимические исследования состояния растений сортов яблони после воздействия искусственно вызванного низкотемпературного стресса позволит получить оценку изучаемых сортов яблони на устойчивость к критическим морозам в середине зимы. Проведенная нами сравнительная оценка устойчивости изучаемых сортов яблони к низкотемпературному стрессу выявила количественные изменения содержания малонового диальдегида в однолетнем приросте, аскорбиновой кислоты, антоцианов, халконов, активности пероксидазы. Установлено, что у различных сортов активность пероксидазы и содержание антиоксидантов в тканях побегов в условиях низкотемпературного стресса изменялись разнонаправленно, детоксикация активных форм кислорода (АФК) достигалась различными компонентами антиоксидантной защиты. У сорта яблони Прикубанское содержание малонового диальдегида в однолетних побегах почти не изменялось, что свидетельствует о большей стабильности клеточных мембран, достигнутой за счет повышенной активности пероксидазы. У сорта Родничок детоксикация АФК достигается за счет повышения содержания аскорбиновой кислоты в 3 раза. Сорта Рассвет и Прикубанское содержали наибольшее количество антоцианов и халконов, свидетельствующее об их большей устойчивости к морозам в середине зимы в сравнении с другими изучаемыми сортами. Анализ физиолого-биохимических показателей, полученных в результате проведенных нами исследований, показал, что устойчивостью (II компонент зимостойкости) обладает сорт яблони Прикубанское. Меньшую степень устойчивости к критическим температурам в середине зимы обладали сорта яблони Рассвет, Родничок, Айдаред.

is insufficient for a response to climate changes in the North Caucasus Region of Russia. In this regard, the creation of varieties with increased environmental plasticity and high adaptive potential is relevant. Physiological and biochemical studies of apple varieties state after artificially induced low-temperature stress will allow to assess the studied apple varieties for resistance to critical frosts in mid-winter. A comparative assessment of the apple variety resistance to low temperature stress showed that there were quantitative changes content of malon dialdehyde content in the one-year shoots, as well as ascorbic acid, anthocyanins, chalcones, and peroxidase activity. It is established that in various apple varieties, peroxidase activity and antioxidant content in the tissue of shoots under conditions of low temperature stress varied with difference, detoxification of active oxygen forms (AOF) was achieved by various components of antioxidant protection. In the Prikubanskoye apple variety, the content of malondialdehyde in the one-year shoots remained almost unchanged, indicating the greater stability of the cell membranes, achieved due to the increased activity of peroxidase. In the Rodnichok variety, AOF detoxification is achieved by increasing in the ascorbic acid content by 3 times. Varieties of Rassvet and Prikubanskoe had the highest content of anthocyanins and chalcones, that indicate their greater frost resistance in the middle of winter in comparison with other studied varieties. Analysis of the physiological and biochemical characteristics we have found as a result of our research showed that Prikubanskoe apple variety is resistant (II component of winter hardiness). The varieties of Rassvet, Rodnichok, Idared are of less resistant to the highest frost in the mid-winter.

*Ключевые слова:* ЯБЛОНЯ,  
НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫЙ СТРЕСС,  
АНТИОКСИДАНТНАЯ ЗАЩИТА,  
МАЛОНОВЫЙ ДИАЛЬДЕГИД,  
ПЕРОКСИДАЗА, МОРОЗОСТОЙКОСТЬ

*Key words:* APPLE-TREE,  
LOW-TEMPERATURE STRESS,  
ANTIOXIDANT PROTECTION,  
MALON DIALDEHYDE,  
PEROXIDASE, FROST RESISTANCE

**Введение.** В последние годы в Северо-Кавказском регионе России произошло существенное изменение климатических факторов, увеличилась частота наступления ранних морозов, длительных оттепелей в зимний период и др., в результате чего произошел сдвиг наступления фенологических фаз плодовых растений. В сложившихся условиях некоторые сорта не успевают адаптироваться к изменяющимся условиям среды, в том числе к зимним стрессам, происходит снижение их адаптационной устойчивости, приводящее к снижению урожайности [1, 2].

Исследования последних лет показывают, что адаптационный потенциал устойчивости у некоторых сортов плодовых культур недостаточен для ответной реакции на происходящие изменения климата. В связи с этим создание сортов с повышенной экологической пластичностью и высоким адаптационным потенциалом является актуальным. В решении этой задачи большое значение имеют физиолого-биохимические исследования, целью которых является выявление наиболее значимых показателей, связанных с морозоустойчивостью сортов.

Изучение повреждений сортов яблони после естественных морозов дают полезную информацию, но стрессы зимнего периода, вызывающие повреждения, изменчивы и случаются нечасто. Метод искусственного промораживания, имитирующий критические низкие температуры зимнего периода (в условиях Краснодарского края  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), дает ценную информацию для изучения морозостойкости.

Оценка сортов яблони по физиолого-биохимическим характеристикам, идентификация ключевых метаболитов и определение их активности после воздействия искусственно вызванного низкотемпературного стресса

позволит надежно оценить изучаемые сорта яблони на устойчивость ко II компоненту зимостойкости (устойчивость к критическим морозам в середине зимы).

В ответ на низкотемпературный стресс в клетках растений происходит накопление активных форм кислорода (АФК): супероксид-радикала, пероксида водорода, гидроксил-радикала и др. Одной из основных мишеней действия АФК являются липиды – основные компоненты клеточных мембран. АФК способны инициировать их перекисное окисление (ПОЛ), в результате чего происходит повреждение клеточных мембран, проявляющееся в увеличении проницаемости для ионов и органических веществ. Интенсивность перекисного окисления липидов – важный показатель физиологического состояния растений и их ответной реакции на стресс. Об интенсивности перекисного окисления липидов мембран можно судить по ряду образующихся при этом веществ: гидроперекисей, малонового диальдегиду (МДА) и др. [3, 4]. Так, повышенные количества малонового диальдегида в клетках при стрессовом воздействии свидетельствуют о деструкции липидных компонентов мембран в результате окислительного стресса и более слабой устойчивости растений к низким температурам [5, 6].

Для защиты растений от перекисного окисления липидов в клетке функционирует эффективная многоуровневая антиоксидантная система, включающая как высокомолекулярные, так и низкомолекулярные соединения. К ним относятся пероксидаза, аскорбиновая кислота и др. Механизм их действия состоит в том, что они «подставляют себя под удар» реактивных производных кислорода и, окисляясь, прерывают опасную для клетки цепь реакций [7, 8].

Уровень антиоксидантной защиты и способность быстро реагировать на опасную ситуацию увеличением антиоксидантных ферментов определяют устойчивость растений к стрессу. У устойчивых растений выше активность антиоксидантных ферментов и содержание аскорбиновой кислоты, антоцианов [9-11].

Недавние экспериментальные исследования показали, что антоцианы могут участвовать в дезактивации активных форм кислорода. Так, низкие температуры вызвали усиление перекисного окисления липидов в мутантах *Arabidopsis*, не содержащих антоцианы, по сравнению с дикими родительскими формами растений [12].

Цель настоящей работы – изучить влияние низкотемпературного стресса на интенсивность перекисного окисления липидов и активность антиоксидантной защиты изучаемых сортов яблони; оценить сорта яблони на устойчивость к критическим морозам в середине зимы (II компонент зимостойкости).

**Объекты и методы исследований.** Исследования проводили в 2018-2019 гг. на базе лаборатории физиологии и биохимии растений и ЦКП «Приборно-аналитический» ФГБНУ СКФНЦСВВ. Объектами исследования служили однолетние побеги яблони следующих сортов:

- Рассвет – сорт раннелетнего срока созревания селекции СКЗНИИСиВ, иммунный к парше; скороплодность высокая, в плодоношение на подвое М9 вступает на 2-й год после посадки; плодоношение регулярное, плоды достигают массы 135-160 г;

- Родничок – сорт летнего срока созревания селекции СКЗНИИСиВ; высокая полевая устойчивость к парше, высокая засухо- и морозоустойчивость; скороплодный, на подвое М9 плодоношение на 2-й год после посадки, плоды достигают массы 210 г;

- Айдаред – сорт зимнего срока созревания американской селекции; зимостойкость средняя, засухоустойчивость высокая, не устойчив к парше; в плодоношение вступает на среднерослых подвоях на 5-6 год, плодоношение регулярное;

- Прикубанское – сорт зимнего срока созревания селекции СКЗНИИСиВ; засухоустойчивость высокая, морозоустойчивость выше

средней, относительно устойчив к парше; в плодоношение вступает на 3-4 год, плоды достигают массы 210-250 г.

Однолетние побеги были отобраны в ОПХ Центральное (г. Краснодар). Для исследования коры с побегов яблони каждого сорта (в средней части) вырезали кусочки длиной 15-20 мм, рассекали продольно на 2 отрезка и отделяли кору от древесины. Исследования проводили в 3-кратной биологической повторности, каждая повторность состояла из 10 кусочков.

Использовали физиолого-биохимические методы исследования: спектральный метод (содержание малонового диальдегида, антоцианов, халконов); активность пероксидазы с использованием спектрофотометра Unico 2800 («United Products & Instruments», США); метод капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р (содержание аскорбиновой кислоты) согласно методикам [13, 14]. Измерения проводили в 3-кратной аналитической повторности. Искусственному промораживанию побегов предшествовало выдерживание их в холодильной камере при температуре +4 °С в течение 5 дней. Промораживание проводили в морозильной камере Gronland в течение 24 часов при температуре -20 °С с последующим выдерживанием побегов при температуре 4 °С в течение 5 дней. Экспериментальные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики [15].

**Обсуждение результатов.** В процессе исследований интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в однолетних побегах яблони определяли по накоплению малонового диальдегида (МДА) – одного из основных конечных продуктов ПОЛ. Показано, что в середине зимы до искусственного промораживания наибольшие повреждения мембран были отмечены в побегах сортов яблони Прикубанское и Родничок. Уровень накопления малонового диальдегида у этих сортов составлял 0,198 и 0,192 мк моль/г сырого вещества, соответственно (рис. 1). У сортов Рас-

свет и Айдаред меньшее повреждение мембран связано, вероятно, с более поздним выходом из состояния глубокого покоя и с меньшей интенсивностью физиологических процессов.

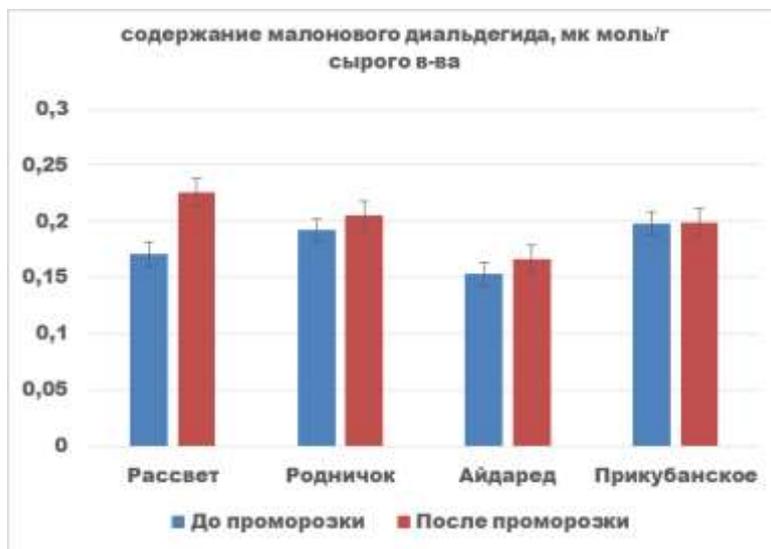


Рис. 1. Содержание малонового диальдегида в однолетних побегах яблони в модельном опыте по искусственному промораживанию

После искусственного промораживания у сортов Рассвет, Родничок, Айдаред интенсивность перекисного окисления липидов увеличилась в 1,09-1,32 раза. У сорта Прикубанское содержание малонового диальдегида почти не изменилось и составляло 0,199  $\mu\text{mol/g}$  сырого вещества. Отсутствие изменений в интенсивности ПОЛ у этого сорта, позволяющее предположить большую стабильность клеточных мембран, достигается благодаря антиоксидантной системе защиты, важным звеном которой является пероксидаза.

Пероксидазы – чувствительные индикаторы самых различных неблагоприятных воздействий внешней среды на растения. В клетках растений пероксидазы катализируют окисление пероксидом водорода фенольных соединений, жирных кислот, аминокислот и аминов, терпенов, восстановленного глутатиона [16].

Уровень активности пероксидазы после низкотемпературного стресса у сорта Прикубанское снизился в 2,41 раз в связи с обезвреживанием промежуточных продуктов ПОЛ – гидроперекисей (рис. 2). У сортов Айдаред и Родничок активность фермента снизилась в 1,56-1,78 раз, у сорта Рассвет отмечено небольшое увеличение активности пероксидазы (в 1,03 раза), нейтрализующей перекись водорода. Этому могло способствовать накоплению пероксида и, как следствие, к развитию окислительного стресса, что подтверждает обнаруженное нами увеличение интенсивности ПОЛ в 1,32 раза.

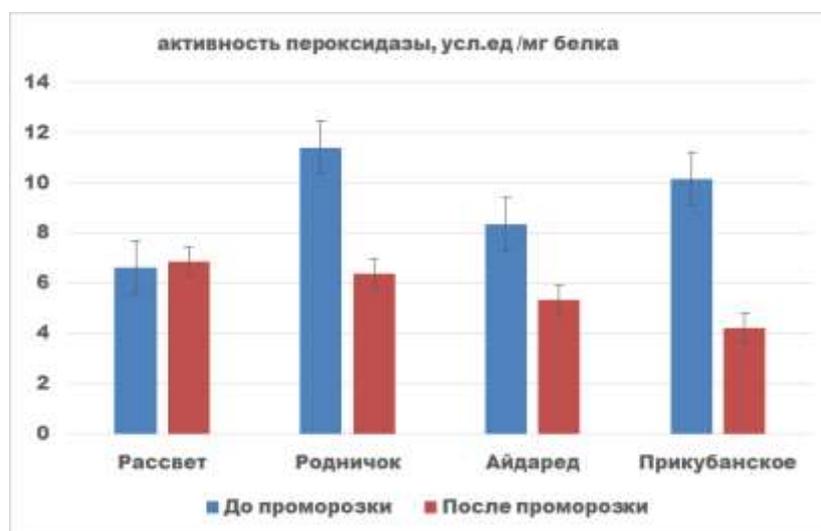


Рис. 2. Активность пероксидазы в однолетних побегах яблони в модельном опыте по искусственному промораживанию

Способность поддерживать баланс АФК в клетках побега при продолжительном действии низкой температуры говорит об эффективной работе системы антиоксидантной защиты. У сорта Прикубанское роль пероксидазы велика. У остальных сортов поддержание окислительно-восстановительного баланса, очевидно, достигается за счет активации других компонентов антиоксидантной защиты.

Несмотря на важную роль ферментов, в частности пероксидаз в детоксикации АФК при стрессах, стоит признать, что энзиматическая анти-

оксидантная система не обеспечивает полную защиты клетки от гибели. Это связано, прежде всего, с тем, что ферменты расположены в различных тканевых структурах и клеточных компартментах, имеют разную субстратную специфичность и сродство с активными формами кислорода. Кроме того, при действии стрессов на растения наблюдается быстрая инактивация конститутивного пула антиоксидантных ферментов [17].

В ряде случаев низкомолекулярные органические антиоксиданты (аскорбиновая кислота, антоцианы, халконы и др.) способны более эффективно осуществлять защиту метаболизма от АФК. Обладая способностью обратимо окисляться и восстанавливаться, аскорбиновая кислота является признанным антиоксидантом, она способна реагировать с супероксидным и гидроксильными радикалами и тем самым снижать их концентрацию в клетке. Аскорбиновой кислоте отводится большая роль в устойчивости растений к низким температурам.

Известно, что высокозимостойкие сорта яблони накапливали больше аскорбиновой кислоты, чем менее зимостойкие [9]. До промораживания побегов большее количество аскорбиновой кислоты в них отмечено у сорта Родничок – 222 мкг/г сырого вещества, наименьшее – у сорта Айдаред (50 мкг/г сырого вещества) (рис. 3).

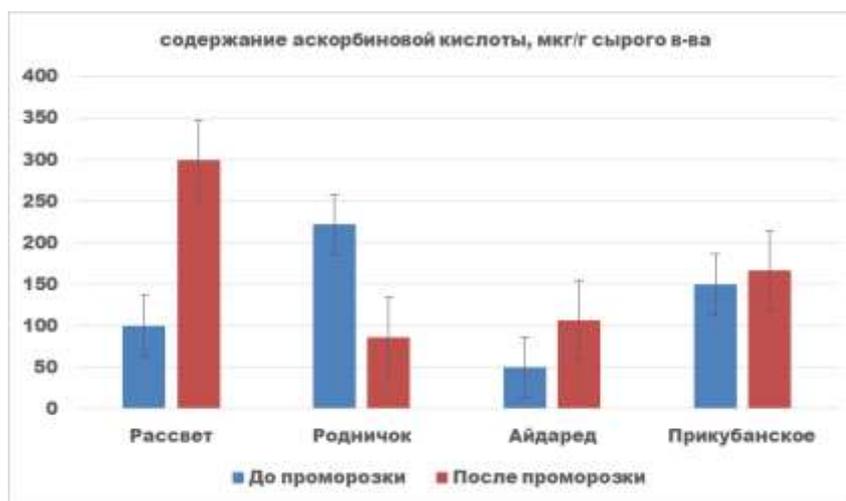


Рис. 3. Содержание аскорбиновой кислоты в коре однолетних побегов яблони в модельном опыте по искусственному промораживанию

После промораживания у изучаемых сортов, за исключением Родничка, содержание аскорбиновой кислоты повысилось в 1,1-3 раза. Возможно, снижение количества аскорбиновой кислоты в побегах у сорта Родничок в 2,6 раза связано с высокой активностью пероксидазы. У остальных сортов повышение содержания аскорбиновой кислоты связано с детоксикацией АФК в условиях низкотемпературного стресса.

Антоцианы и халконы – эффективные антиоксиданты, повышающие устойчивость плодовых растений к стрессовым факторам. В большинстве случаев тканевая локализация антоцианов и халконов (антохлоров) ограничивается корой. Наибольшее количество антоцианов и халконов накапливалось в коре побегов у зимостойких сортов яблони [18]. В наших исследованиях наибольшее содержание данных соединений до промораживания обнаружено у сортов Рассвет и Прикубанское, свидетельствующее об их большей морозостойкости в середине зимы в сравнении с другими изучаемыми сортами (рис. 4, 5).

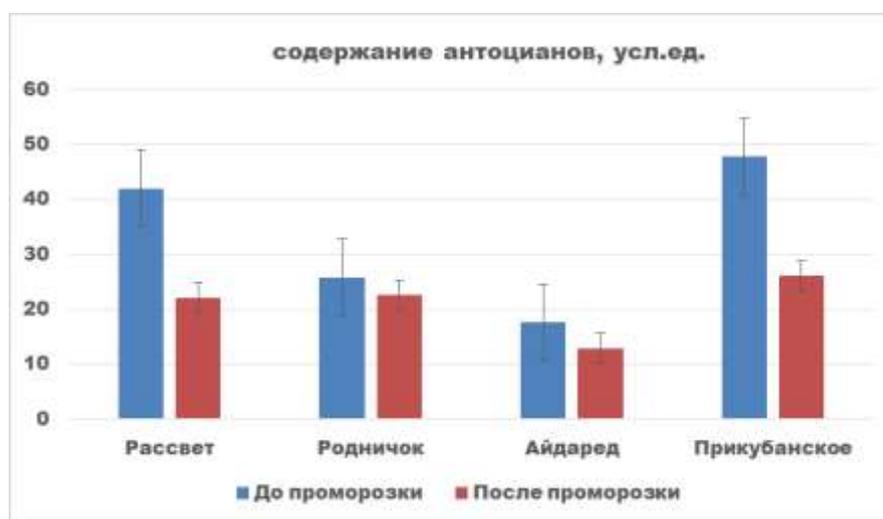


Рис. 4. Содержание антоцианов в коре однолетних побегов яблони в модельном опыте по искусственному промораживанию

После промораживания содержание антоцианов в коре побегов уменьшилось, в большей степени у сортов Рассвет и Прикубанское –

в 1,9 и 1,8 раз соответственно. Снижение уровня антоцианов в данном случае, связано с активным участием этих криопротекторов в формировании защитного ответа на воздействие низкотемпературного стресса. Подобный результат был получен у розы эфиромасличной в фазу глубокого покоя после холодной обработки [19].

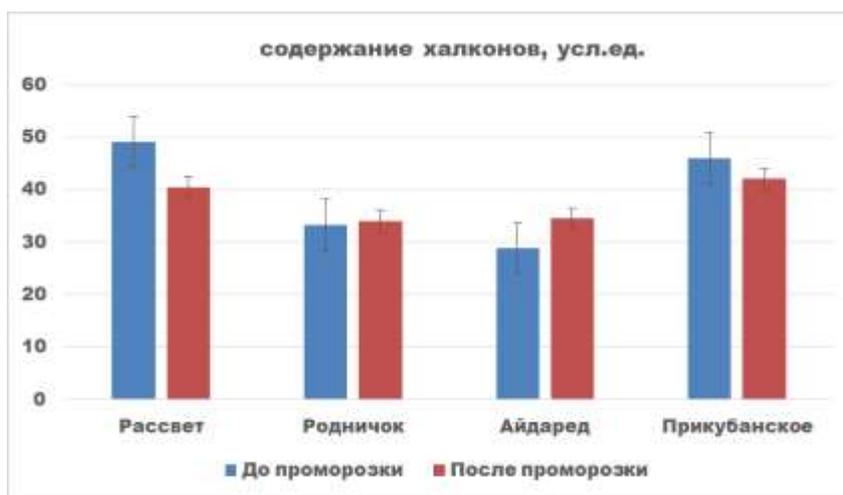


Рис. 5. Содержание халконов в коре однолетних побегов яблони в модельном опыте по искусственному промораживанию

Содержание халконов после промораживания у изучаемых сортов изменялось по-разному. У сортов Рассвет и Прикубанское уменьшалось в 1,2 и 1,1 раза, соответственно, что свидетельствует об активном их участии в формировании защитного ответа на воздействие низкотемпературного стресса. У сортов Родничок и Айдаред содержание халконов увеличивалось в 1,5 и 1,2 раза, соответственно, вероятно, это связано с активацией их биосинтеза во время действия низких температур. Подобный факт отмечен у декоративных форм яблони в период зимнего покоя [20].

**Выводы.** Проведены физиолого-биохимические исследования сортов яблони после воздействия искусственно смоделированного низкотемпературного стресса для оценки на устойчивость к критическим морозам в середине зимы (II компонент зимостойкости).

Выявлены количественные изменения в содержании малонового диальдегида, аскорбиновой кислоты, антоцианов, халконов, активности пероксидазы в коре однолетних приростов. Эти изменения являются составной частью защитного механизма, позволяющего сортам яблони сформировать ответные реакции на воздействие стрессовых низких температур.

Установлено, что у изучаемых сортов яблони детоксикация АФК достигается различными компонентами антиоксидантной защиты. Физиолого-биохимическими признаками устойчивости к критическим морозам в середине зимы (II компонент зимостойкости), исходя из показателей интенсивности перекисного окисления липидов и антиоксидантной активности, обладает сорт Прикубанское. Меньшей степенью устойчивости характеризуются сорта Рассвет, Родничок, Айдаред.

Полученные результаты представляют интерес для их использования в селекционных программах в качестве диагностического показателя степени устойчивости растений к критическим морозам в середине зимы.

#### Литература

1. Nenko N.I., Kiseleva G.K., Ulyanovskaya E.V., Yablonskay E.K., Karavaeva A.V. Winter resistance of the apple tree varieties in the south of Russia / Austrian Journal of Technical and Natural Sciences. – 2018. – № 3-4. – P. 3-10.
2. К раскрытию механизма взаимодействия «генотип-среда» по фазам онтогенеза и использование его в селекции плодовых культур / И.А. Драгавцева [и др.] // Научные труды СКФНЦСВВ. Т. 25. Краснодар: ФГБНУ СКФНЦСВВ, 2019. С. 76-85.
3. Cheeseman J.M. Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship / Plant Stress. – 2007. – V. 1. – № 1. – P. 4-15.
4. Mullineaux Ph., Baker N. Oxidative stress: antagonistic signaling for acclimation or cell death? / Plant Physiol. – 2010. – № 154(2). – P. 521-525 (doi: 10.1104/pp.110.161406)
5. Прядехина Е.В., Лапшин П.В., Загоскина Н.В. Изменения в интенсивности перекисного окисления липидов и образовании флавоноидов у интактных и генномодифицированных растений картофеля (*Solanum tuberosum* L.) после низкотемпературного воздействия // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 3. С. 88-91.
6. Прудников П.С., Ожерельева З.Е., Кривушина Д.А., Гуляева А.А. Физиолого-биохимическая оценка зимостойкости сортов *Prunus domestica* L. // Современное садоводство. 2018. № 2. С. 15-21.
7. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / Trends Plant Sci. – 2002. – № 7. – P. 405-410 (doi: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9).
8. Arora A., Sairam R. K., Srivastata G. S. Oxidative stress and antioxidative system in plants / Current Science. – 2002. – Vol. 82. – P. 1227-1238.

9. Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрыпник Л. Н. Природные антиоксиданты (экологический аспект): монография. Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2011. 111 с.

10. Ahmed N.U., Park J.I., Jung H.J., Hur Y., Nou I.S. Anthocyanin biosynthesis for cold and freezing stress tolerance and desirable color in *Brassica rapa* / Functional & integrative Genomics. – 2015. – № 15. – P.383-394 (DOI 10.1007/s10142-014-0427-7)

11. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / Plant Physiol. Biochem. – 2010. – V. 48. – P. 909-930.

12. Harvaux M., Kloppstech K. The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis* npq and tt mutants / Planta. – 2001. – Vol. 213. – № 6. – P. 953-966.

13. Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда / Ненько Н.И., Ильина И.А., Воробьева Т.Н. [и др.] / под общ. ред. Н.И. Ненько. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. 115 с.

14. 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.

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

16. Chen S.-X., Schopfer P. Hydroxyl-radical production in physiological reactions. A novel function of peroxidase / Eur. J. Biochem. – 1999. – № 260. P. – 726-735.

17. Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястреб Т.О. Механизмы адаптации растений к гипотермии: роль антиоксидантной системы / Вісник харківського національного аграрного університету. – серія біологія. – 2018.– вип. 1 (43). – С. 6-33.

18. Об устойчивости яблони к неблагоприятным условиям зимнего периода / Н.Г. Красова [и др.] // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 1. С. 42-49.

19. О роли фенольных соединений в формировании защитного ответа новых сортов розы эфиромасличной на действие низких температур / И.В. Белова [и др.] // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: сб. докл. X Международного Симпозиума (14-19 мая 2018 г.). Москва, 2018. С. 40-45.

20. Содержание антоцианов и халконов в побегах крупноплодных сортов и крепов яблони в связи с зимостойкостью / И.В. Гончаровская [и др.]. // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: сб. докл. X Международного Симпозиума (14-19 мая 2018 г.). Москва, 2018. С. 106-110.

### Reference

1. Nenko N.I., Kiseleva G.K., Ulyanovskaya E.V., Yablonskay E.K., Karavaeva A.V. Winter resistance of the apple tree varieties in the south of Russia / Austrian Journal of Technical and Natural Sciences. – 2018. – № 3-4. – P. 3-10.

2. К raskrytiyu mekhanizma vzaimodejstviya «genotip-sreda» po fazam ontogeneza i ispol'zovanie ego v selekcii plodovyh kul'tur / I.A. Dragavceva [i dr.] // Nauchnye trudy SKFNCSVV. T. 25. Krasnodar: FGBNU SKFNCSVV, 2019. S. 76-85.

3. Cheeseman J.M. Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship / Plant Stress. – 2007. – V. 1. – № 1. – P. 4-15.

4. Mullineaux Ph., Baker N. Oxidative stress: antagonistic signaling for acclimation or cell death? / Plant Physiol. – 2010. – № 154(2). – P. 521-525 (doi: 10.1104/pp.110.161406)

5. Pryadekhina E.V., Lapshin P.V., Zagoskina N.V. Izmeneniya v intensivnosti perekisnogo okisleniya lipidov i obrazovanii flavonoidov u intaktnyh i gennomodificirovannyh rastenij kartofelya (*Solanum tuberosum* L.) posle nizkotemperaturnogo vozdejstviya // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2014. № 3. S. 88-91.

6. Prudnikov P.S., Ozherel'eva Z.E., Krivushina D.A., Gulyaeva A.A. Fiziologo-biohimicheskaya ocenka zimostojkosti sortov *Prunus domestica* L. // *Sovremennoe sadovodstvo*. 2018. № 2. S. 15-21.
7. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / *Trends Plant Sci.* – 2002. – № 7. – P. 405-410 (doi: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9).
8. Arora A., Sairam R. K., Srivastata G. S. Oxidative stress and anti-oxidative system in plants / *Current Science.* – 2002. – Vol. 82. – R. 1227-1238.
9. Chupahina G. N., Maslennikov P. V., Skrypnik L. N. Prirodnye antioksidanty (ekologicheskij aspekt): monografiya. Kaliningrad: Izd-vo BFU im. I. Kanta, 2011. 111 s.
10. Ahmed N.U., Park J.I., Jung H.J., Hur Y., Nou I.S. Anthocyanin biosynthesis for cold and freezing stress tolerance and desirable color in *Brassica rapa* / *Functional & integrative Genomics.* – 2015. – № 15. – P.383-394 (DOI 10.1007/s10142-014-0427-7)
11. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / *Plant Physiol. Biochem.* – 2010. – V. 48. – P. 909-930.
12. Harvaux M., Kloppstech K. The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants / *Planta.* – 2001. – Vol. 213. – № 6. – P. 953-966.
13. Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issle-dovaniya plodovyh kul'tur i vinograda / Nen'ko N.I., Il'ina I.A., Vorob'eva T.N. [i dr.] / pod obsheh. red. N.I. Nen'ko. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. 115 s.
14. Molekulyarno-geneticheskie i biohimicheskie metody v sovremennoj biologii rastenij / Pod red. Vl. V. Kuznecova, V.V. Kuznecova, G.A. Romanova. M.: Binom. Laboratoriya znaniy, 2012. 487 s.
15. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy). M., 1979. 463 s.
16. Chen S.-X., Schopfer P. Hydroxyl-radical production in physiological reactions. A novel function of peroxidase / *Eur. J. Biochem.* – 1999. – № 260. P. – 726-735.
17. Kolupaev Yu.E., Gorelova E.I., Yastreb T.O. Mekhanizmy adaptacii rastenij k gipotermii: rol' antioksidantnoj sistemy / *Visnik harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu.* – seriya biologiya. – 2018.– vip. 1 (43). – S. 6-33.
18. Ob ustojchivosti yabloni k neblagopriyatnym usloviyam zimnego perioda / N.G. Krasova [i dr.] // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*. 2014. № 1. S. 42-49.
19. O roli fenol'nyh soedinenij v formirovanii zashchitnogo otveta novyh sortov rozy efiromaslichnoj na dejstvie nizkih temperatur / I.V. Belova [i dr.] // *Fenol'nye soedineniya: fundamental'nye i prikladnye aspekty: sb. dokl. H Mezhdunarodnogo Simpoziuma (14-19 maya 2018 g.)*. Moskva, 2018. S. 40-45.
20. Soderzhanie antocianov i halkonov v pobegah krupnoplodnyh sortov i krebov yabloni v svyazi s zimostojkost'yu / I.V. Goncharovskaya [i dr.]. // *Fenol'nye soedineniya: fundamental'nye i prikladnye aspekty: sb. dokl. H Mezhdunarodnogo Simpoziuma (14-19 maya 2018 g.)*. Moskva, 2018. S. 106-110.