УДК 581 : 576.5 : 634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2021-4-70-115-128

**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ
МЕХАНИЗМЫ ОТВЕТА
РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ
НА ЖАРУ И ЗАСУХУ**

Ненько Наталия Ивановна
д-р с.-х. наук, профессор
главный научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

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

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

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

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

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

Неблагоприятное действие температурных колебаний в течение лета сказывается на продуктивности и урожайности яблони, что актуализирует необходимость селекции на адаптивность и повышение устойчивости к абиотическим стресс-факторам.

UDC 581 : 576.5 : 634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2021-4-70-115-128

**PHYSIOLOGICAL
AND BIOCHEMICAL MECHANISMS
OF RESPONSE OF APPLE VARIETIES
ON THE HEAT AND DROUGHT**

Nenko Nataliya Ivanovna
Dr. Sci. Agr., Professor
Chief Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

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

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

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

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

The adverse effect of temperature fluctuations during the summer affects the productivity and yield of the apple tree, which actualizes the need for breeding for adaptability and increasing resistance to abiotic stress factors. Physiological

Физиолого-биохимические исследования раскрывают механизмы защитного ответа на действие стрессоров. Цель настоящей работы – изучить особенности физиолого-биохимических ответных защитных реакций различных сортов яблони на стрессовые условия летнего периода, выделить наиболее устойчивые сорта для использования в селекционных целях. Объекты исследования – 6 сортов яблони различного эколого-географического происхождения: Айдаред, Интерпрайс (США), Лигол (Польша), Орфей, Прикубанское (Россия, СКФНЦСВВ), Флорина (Франция). Показано, что уменьшение содержания водорастворимых сахаров связано с угнетением ассимиляционных процессов в листовых тканях на фоне действия повышенных температур и недостатка осадков. Установлено, что у сортов Интерпрайс, Орфей содержание пролина увеличилось в течение лета в 1,7-2,9 раз, свидетельствующее об активном участии в осмотической регуляции. Содержание абсцизовой кислоты увеличивалось в период повышенных температур и засухи у сортов Флорина, Орфей, Айдаред в 1,21-2,08 раз в зависимости от сорта, свидетельствующее об участии этого фитогормона в осмотической коррективке. Наибольший вклад органических кислот в осмотическую регуляцию отмечен у сортов Орфей и Прикубанское. Наименьшая жаростойкость, определенная по утечке электролитов, отмечена у сортов Флорина, Айдаред, Лигол. На основании обобщенных данных сорта яблони Интерпрайс, Орфей и Прикубанское проявили себя более адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2020 г. Полученные результаты представляют интерес для использования в селекционных целях в качестве диагностических показателей степени устойчивости к стрессам летнего периода.

Ключевые слова: ЯБЛОНЯ, АДАПТИВНОСТЬ, ЗАСУХА, ЛЕТНИЙ ПЕРИОД, ОСМОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ, СТРЕСС

and biochemical studies disclose the mechanisms of a protective response to the action of stressors. The purpose of this work is to study the peculiarities of the physiological and biochemical response of the various types of apple trees on the stressful conditions of the summer period, allocate the most stable varieties for use in breeding purposes. Objects of research – 6 varieties of apple trees of various ecological and geographical origin: Idared, Interprais (USA), Ligol (Poland), Orfey, Prikubanskoe (Russia, NCFSCHVW), Florina (France). It is shown that a decrease in the content of water-soluble sugars is associated with the oppression of assimilative processes in the leafy tissues against the background of the action of elevated temperatures and the lack of precipitation. It has been established that in varieties Interprais and Orfey content of the proline increased during the summer in 1.7-2.9 times, indicating active participation in osmotic regulation. The content of abscise acid increased during the period of elevated temperatures and droughts in Florina, Orfey and Idared varieties in 1.21-2.08 times depending on the variety indicating the participation of this phytohormone in osmotic adjustment. The largest contribution of organic acids in osmotic regulation is marked at the Orfey and Prikubanskoe varieties. The smallest heat resistance defined by the leakage of electrolytes is marked at Florina, Idared and Ligol varieties. Based on the generalized data, apple tree varieties Interprais, Orfey and Prikubanskoe showed themselves more adaptive in comparison with other studied varieties in the summer of 2020. The obtained results are of interest for using them in breeding purposes as a diagnostic indicators of the degree of resistance to the stress of the summer period.

Key words: APPLE, ADAPTATION, DROUGHT, SUMMER PERIOD, OSMOTIC REGULATION, STRESS

Введение. Устойчивость к жаре и засухе является важной составляющей адаптивного потенциала сорта. На основании многолетнего мониторинга метеорологических условий в Краснодарском крае выявлено, что за последние тридцать лет в весенне-летний период (апрель-август) наступление высоких положительных температурных максимумов (выше +30 °С) возросло на 63 %. На фоне относительно стабильной годовой суммы осадков (700-800 мм) уменьшилось выпадение осадков в важные фазы жизнедеятельности растений: закладки и дифференциации цветковых почек, завязывания и роста плодов – июль-август [1].

Неблагоприятное действие этих факторов сказывается в конечном счете на продуктивности и урожайности растений, что актуализирует необходимость селекции плодовых культур, в том числе и яблони на адаптивность, повышение устойчивости к абиотическим стресс-факторам на фоне меняющегося климата. Неоценимую помощь в решении этой задачи оказывают физиолого-биохимические исследования, выявляющие механизмы ответных защитных реакций на действие стрессоров.

Повышенные температуры и низкая водообеспеченность вызывают окислительные повреждения растений из-за индуцированного жарой дисбаланса между фотосинтезом и дыханием, что вызывает нарушение всех основных физиологических функций. Накопление и динамика содержания многих метаболитов характеризует стрессовое состояние растений. Отечественные и зарубежные исследователи используют в качестве надежных критериев устойчивости растений к жаре и засухе содержание углеводов, пролина, абсцизовой, органических кислот.

Получены сведения о том, что в засуху происходит снижение фотосинтезирующей деятельности яблони, общей фиксации углерода, поскольку процесс фотосинтеза очень чувствителен к высоким температурам [2].

В условиях умеренной засухи отмечено повышение содержания растворимых углеводов в основном из-за повышенной концентрации сорбита

в листьях яблони [3]. Сахарные спирты (маннит и сорбит) являются основными фотосинтетическими продуктами, которые участвуют в защитном ответе многих высших растений на высокотемпературный стресс [4].

Метаболизм сорбита и крахмала в листьях яблони в условиях водного стресса может регулироваться комбинированным действием многих растительных гормонов, например, абсцизовой кислотой (АБК) [5].

В условиях нехватки воды и повышении концентрации ионов для того, чтобы белки сохраняли свою структуру, повышается содержание АБК. Синтезируясь в листьях АБК быстро путем диффузии по апопласту доходит до замыкающих клеток устьиц и вызывает их закрытие. Закрытие устьиц происходит через АБК-зависимый вход ионов Ca^{2+} в клетку [6-8].

У ряда растений описаны сигнальные пути, связанные с абсцизовой кислотой при ответе на водный стресс. Обнаружены и секвенированы гены, продукты которых принимают участие в биосинтезе абсцизовой кислоты [9, 10].

В ответ на увеличение содержания абсцизовой кислоты повышается уровень аминокислоты пролина, который может образовываться из органических кислот – промежуточных продуктов процесса дыхания и азота нитратов [11]. В исследованиях Прудникова при моделировании высокотемпературного стресса в листьях различных сортов вишни отмечено повышение содержания пролина на 23-56 % в сравнении с контролем [12]. Содержание пролина и АБК увеличивалось в ответ на водный стресс в листьях манго, но содержание АБК уменьшалось при повторном поливе [13].

В числе многочисленных метаболитов, участвующих в защитном ответе на водный стресс, были органические кислоты и растворимые сахара, исполняющие роль осмотических регуляторов у ряда травянистых и древесных растений [14-17].

При водном стрессе синтезируются также регуляторные белки, участвующие в экспрессии генов и сигнальной трансдукции. В настоящее время показано, что в формировании устойчивости к засухе вовлечено множество генов, участвующих в метаболизме и сигналинге фитогормонов, осмолитов

и антиоксидантов. Проанализированы транскрипционные факторы, которые участвуют в регуляции защитного ответа на засуху у яблони [18, 19].

Цель настоящей работы – изучить особенности физиолого-биохимических ответных защитных реакций различных сортов яблони на стрессовые условия летнего периода, выделить наиболее устойчивые сорта для использования в селекционных целях.

Объекты и методы исследований. Исследования проводили на базе ЗАО ОПХ «Центральное», ЦКП «Приборно-аналитический», лаборатории физиологии и биохимии растений ФГБНУ СКФНЦСВВ, г. Краснодар. Объекты исследования – 6 сортов яблони:

- Айдаред (США), Лигол (Польша), Прикубанское (Россия, СКФНЦСВВ) 2010 г. посадки на подвое СК 4 при схеме посадки 4,5 x 0,9;
- Интерпрайс (США), Орфей (Россия, СКФНЦСВВ), Флорина (Франция), 2013 г. посадки на подвое СК 2 при схеме посадки 4 x 1,2. Сорт Айдаред – контроль.

Для исследований ежемесячно в течение летнего вегетационного периода 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. Содержание растворимых сахаров определяли согласно методике [20] с использованием антронового реактива по спектру поглощения (длина волны 670 нм), снятому на фотоколориметре ФЭК-56.

Содержание пролина, абсцизовой и органических кислот определяли методом капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р согласно методике, основанной на получении электрофореграммы с помощью прямого детектирования поглощающих компонентов пробы [21].

Жаростойкость определяли по коэффициенту повреждения мембран с помощью кондуктометра Агат 2М согласно методике [22]. Статистический

анализ проводили по Б.А. Доспехову [23]. Расчеты выполняли с использованием программного пакета Microsoft Excel 2010. Оценивали существенность разницы между анализируемым показателями на 95 % уровне достоверности ($НСР_{0,5}$), рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение.

Обсуждение результатов. В зоне южного плодводства России стрессы летнего вегетационного периода обусловлены воздействием лимитирующих факторов среды – жары и засухи. Среднемесячные температуры воздуха в июне составляли 22,9 °С, максимальная температура воздуха поднималась до +35 °С, минимальная опускалась до +10,5 °С.

Наиболее жарким был июль, когда среднемесячные температуры воздуха составляли 25,4 °С, максимальная температура воздуха поднималась до +38,4 °С, минимальная опускалась до +14,4 °С. В августе среднемесячные температуры воздуха составляли +23,8 °С, максимальная температура воздуха поднималась до +35,4 °С, минимальная опускалась до +11,8 °С. Наиболее засушливым был август, когда среднемесячное количество выпавших осадков составляло 10,7 мм; в июне – 38,6 мм, в июле – 106,8 мм.

Устойчивость плодовых растений к высоким температурам (жаростойкость) достигается изменением метаболизма их клеток: увеличением вязкости цитоплазмы и содержания осмотически активных веществ (сахаров, пролина и др.), накопление которых обеспечивает высокую вододерживающую способность цитоплазмы. Благодаря осмотической регуляции у растений при засухе сохраняются тургор и открытость устьиц – следовательно, возможность нормального роста и поддержания физиологических процессов.

В наших исследованиях у всех изучаемых сортов содержание водорастворимых сахаров (сахарозы, глюкозы, фруктозы) в листьях было максимальным в июне (6,24-16,27 мг/г сухого веса), к августу оно снижалось и составляло 4,01-7,25 мг/г сухого веса в зависимости от сорта.

По-видимому, в данном случае сахара не принимают участие в осмотической регуляции, а участвуют в метаболических процессах, связанных с накоплением сухого вещества в процессе фотосинтеза. Их уменьшение в течение лета связано с угнетением ассимиляционных процессов в листовом аппарате на фоне действия стрессоров летнего периода (рис. 1).

Рис. 1. Динамика содержания водорастворимых сахаров в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.

НСР_{0,5}: июнь – 1,23; июль – 1,18; август – 2,45.

Осморегуляторным действием в условиях летней засухи обладает стрессовый метаболит пролин – гетероциклическая аминокислота, накапливающаяся в условиях стрессового воздействия. У сортов Интерпрайс, Орфей содержание пролина увеличилось в течение лета в 1,7-2,9 раз, свидетельствующее об участии его в осмотической регуляции (рис. 2).

Накопление пролина регулируется уровнем абсцизовой кислоты (АБК), активирующей его синтез и содержание [11]. Накопление АБК в условиях водного стресса способствует закрытию устьиц, препятствуя транспирации. Содержание АБК увеличивалось в период повышенных температур и засухи у сортов Флорина, Орфей, Айдаред в 1,21-2,08 раз в зависимости от сорта, свидетельствующее об участии этого фитогормона в осморегуляции (рис. 3).

Рис. 2. Динамика содержания пролина в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г. НСР_{0,5}:
июнь – 1,41; июль – 3,78; август – 1,73

Рис. 3. Динамика содержания АБК в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.
НСР_{0,5}: июнь – 2,41; июль – 1,42; август – 3,45.

В свою очередь пролин может образовываться из органических кислот – осмотически активных веществ, способных связывать аммиак, образующийся при стрессе. Содержание органических кислот у всех изучаемых сортов увеличивалось в стрессовые периоды лета, но у каждого сорта вклад в осмотическую корректировку защиты клеток от недостатка воды и

жары был разный. Наибольший вклад, то есть наибольшее увеличение содержания органических кислот отмечено у сортов Орфей и Прикубанское (рис. 4).

Рис. 4. Динамика содержания органических кислот в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.

НСР_{0,5}: июнь – 3,21; июль – 1,76; август – 2,54.

Стабилизация клеточных мембран в условиях водного дефицита также способствует устойчивости растительного организма. Сохранение стабильности мембран важно для эффективной осморегуляции, поскольку только функционально активные мембраны способны выдержать большие концентрации осмотиков. Низкая проницаемость мембран – показатель их стабильности и высокой активности клеток [24].

У всех изучаемых сортов яблони самая низкая проницаемость мембран отмечена в июле, свидетельствующая о сохранении функциональной целостности листового аппарата. Коэффициент проницаемости клеточных мембран увеличивался в августе, наибольшая утечка электролитов отмечена у сортов Флорина, Айдаред, Лигол, которые выделены как самые неустойчивые к повышенным температурам по данному критерию (рис. 5).

Рис. 5. Коэффициент проницаемости мембран листьев яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.
НСР_{0,5}: июнь – 1,43; июль – 1,08; август – 1,43.

Выводы. Приведены данные физиолого-биохимических исследований сортов яблони различного эколого-географического происхождения по содержанию водорастворимых сахаров, пролина, абсцизовой и органических кислот в течение летнего вегетационного периода 2020 г.

Изучены особенности физиолого-биохимических ответных защитных реакций различных сортов яблони на стрессовые условия летнего периода. Выявлены сортовые различия по содержанию выше указанных метаболитов, характеризующих адаптационную устойчивость яблони к стрессорам летнего периода.

Показано, что уменьшение содержания водорастворимых сахаров связано с угнетением ассимиляционных процессов в листовых тканях на фоне действия стрессоров летнего периода. Установлено, что у сортов Интерпрайс, Орфей содержание пролина увеличилось в течение лета в 1,7-2,9 раз, что свидетельствует об активном его участии в осмотической регуляции.

Выявлено, что содержание абсцизовой кислоты увеличивалось в период повышенных температур и засухи у сортов Флорина, Орфей, Айдаред

в 1,21-2,08 раз в зависимости от сорта, свидетельствующее об участии этого фитогормона в осмотической корректировке.

Содержание органических кислот у всех изучаемых сортов увеличивалось в стрессовые периоды лета, но у каждого сорта вклад в осмотическую корректировку защиты клеток от недостатка воды и жары был разный. Наибольший вклад, т.е. наибольшее увеличение содержания органических кислот отмечено у сортов Орфей и Прикубанское.

Коэффициент проницаемости клеточных мембран, характеризующий жаростойкость сортов, увеличивался в августе. Наибольшая утечка электролитов отмечена у сортов Флорина, Айдаред, Лигол, выделенных как самые неустойчивые к повышенным температурам.

На основании данных физиолого-биохимических исследований сорта яблони Интерпрайс, Орфей и Прикубанское проявили себя более адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2020 г. Полученные результаты представляют интерес для использования в селекционных целях в качестве диагностических показателей степени устойчивости к стрессам летнего периода.

Литература

1. Ненько Н.И., Киселева Г.К., Шестакова В.В., Ульяновская Е.В. Устойчивость сортов яблони к абиотическим стрессорам в агроландшафте Краснодарского края // Новые методы и результаты исследований ландшафтов в Европе, центральной Азии и Сибири; под ред. В. Г. Сычева, Л. Мюллера. Т. 1. М.: ФГБНУ ВНИИ агрохимии, 2018. С. 486-490.
2. Dai Z.W., Wang L.J., Zhao J.Y., Fan P.G., Li S.H. Effect and after-effect of water stress on the distribution of newly-fixed ^{14}C -photoassimilate in micropropagated apple plants // Environmental and Experimental Botany. – 2007. – V.60 (3). – P. 484-494. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.02.001>.
3. Šircelj H., Tausz M., Grill D., Batič F. Biochemical responses in leaves of two apple tree cultivars subjected to progressing drought // Journal of Plant Physiology. – 2005. – № 162. – P. 1308-1318 (doi.10.1016/j.jplph.2005.01.018)
4. Moing A. Sugar alcohols as carbohydrate reserves in some higher plants // Developments in Crop Science. – 2000. – V. 26. – P. 337-358 [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-519X\(00\)80017-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-519X(00)80017-3).
5. Li T.H., Li S.H. Leaf Responses of Micropropagated Apple Plants to Water Stress: Changes in Endogenous Hormones and Their Influence on Carbohydrate Metabolism // Agricultural Sciences in China. – 2007. – V.6 (1). – P. 58-67 [http://dx.doi.org/10.1016/S1671-2927\(07\)60017-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1671-2927(07)60017-0).

6. Kondo S., Sugaya S., Sugawa S., Ninomiya M., Kittikorn M., Okawa K., Ohara H., Ueno K., Todoroki Y., Mizutani M., Hirai N. Dehydration tolerance in apple seedlings is affected by an inhibitor of ABA 8'-hydroxylase CYP707A // *Journal of Plant Physiology*. – 2012. – № 169. – P. 234-241. doi: 10.1016/j.jplph.2011.09.007
7. Tworzoskia T., Faziob G., Glenna M. Apple rootstock resistance to drought // *Scientia Horticulturae*. 2016. – V. 204. – P. 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.047>.
8. Chen K., Li G.J., Bressan R.A., Song C.P., Zhu J.K., Zha Y. Absciscic acid dynamics, signaling, and functions in plants // *Journal of Integrative Plant Biology*. – 2020. – 62(1). – P. 25-54 doi:10.1111/jipb.12899
9. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R.K., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M. et al. Absciscic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects // *Front Plant Sci*. – 2017. – №8. – P.161 <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
10. Pirko J., Laanemets M., Mohammadi O., Hõrak H., Kollist H., M. Brosché M., Merilo E. Absciscic acid transport and homeostasis in the context of stomatal regulation // *Molecular Plant*. – 2015. – Vol. 8. – P. 1321-1333.
11. Lü X.P., Gao H.J., Zhang L., Wang Y.P., Shao K.Z., Zhao Q., Zhang J.L. Dynamic responses of *Haloxylon ammodendron* to various degrees of simulated drought stress // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2019. – V. 139. – P. 121-131.
12. Прудников П.С., Кривушина Д.А., Гуляева А.А. Реакция антиоксидантной системы и интенсивность перекисного окисления липидов *Prúnus cerásus* L. в ответ на действие гипертермии // *Вестник аграрной науки*. №1(70). 2018. С. 30-35. <http://dx.doi.org/10.15217/48484>.
13. Zaharah S., Razi I. Growth, stomata aperture, biochemical changes and branch anatomy in mango (*Mangifera indica*) cv. Chokanan in response to root restriction and water stress // *Scientia Horticulturae*. 2009. № 123. P. 58-67.
14. Tschaplinski T.J., Abraham P.E., Jawdy S.S. et al. // The nature of the progression of drought stress drives differential metabolomic responses in *Populus deltoids* // *Annals of Botany*. – 2019. – № 124. – P. 617-626 doi: 10.1093/aob/mcz002
15. Ullah N., Yüce M., Gökçe Z.N.Ö., Budak H. Comparative metabolite profiling of drought stress in roots and leaves of seven *Triticeae* species // *BMC Genomics*. – 2017. – № 18 – P.969-981 DOI 10.1186/s12864-017-4321-2.
16. Moradi P., Ford-Lloyd B., Pritchard J. Metabolomic approach reveals the biochemical mechanisms underlying drought stress tolerance in thyme // *Analytical Biochemistry*. – 2017. – № 527(15). – P. 49-62 <https://doi.org/10.1016/j.ab.2017.02.006>.
17. Mibei E.K., Owino W.O., Ambuko J., Giovannoni J.J., Onyango A.N. Metabolomic analyses to evaluate the effect of drought stress on selected African Eggplant accessions // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2017. – №98 (1). – P. 205-216 <https://doi.org/10.1002/jsfa.8458>.
18. Li X.L., Zhang J.K., Li M.J., Zhou B.B., Q. Zhang, Wei Q.P. Genome-wide analysis of antioxidant enzyme gene families involved in drought and low-temperature responses in Apple (*Malus domestica*) // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. – 2018. – V. 93. – № 4. – P. 337-346 <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1382314/>
19. Hu D.G., Wang S.H., Luo H., Ma Q.J., Yao Y.X., You C.X., Hao Y.J Overexpression of MdVHA-B, a V-ATPase gene from apple, confers tolerance to drought in transgenic tomato // *Scientia Horticulturae*. – 2012. – №145(20). – P. 94-101 <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.08.010>.

20. Воробьев Н.В. Определение содержания сахарозы, фруктозы и глюкозы в растительных тканях с помощью антронового реактива // Бюллетень НТИ ВНИИ риса. 1985. № 33. С. 11-13.

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

22. Кожушко Н.И. К методике определения жаростойкости мягкой яровой пшеницы на проростках // Бюлл. ВИР. 1972. № 25. С. 12-15.

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

24. Функциональная активность листового аппарата яблони при воздействии стрессоров летнего периода / Н.И. Ненько [и др.] // Научные труды СКФНЦСВВ. Т. 28. Краснодар: ФГБНУ СКФНЦСВВ. 2020. С. 30-37 <https://elibrary.ru> DOI: 10.30679/2587-9847-2020-28-30-37

References

1. Nen'ko N.I., Kiseleva G.K., Shestakova V.V., Ul'yanovskaya E.V. Ustojchivost' sortov yabloni k abioticheskim stressoram v agrolandshafte Krasnodarskogo kraja // Novye metody i rezul'taty issledovanij landshaftov v Evrope, central'noj Azii i Sibiri; pod red. V. G. Sycheva, L. Myullera. T. 1. M.: FGBNU «VNII agrohimii», 2018. S. 486-490.

2. Dai Z.W., Wang L.J., Zhao J.Y., Fan P.G., Li S.H. Effect and after-effect of water stress on the distribution of newly-fixed ¹⁴C-photoassimilate in micropropagated apple plants // Environmental and Experimental Botany. – 2007. – V.60 (3). – P. 484-494 <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.02.001>

3. Šircelj H., Tausz M., Grill D., Batič F. Biochemical responses in leaves of two apple tree cultivars subjected to progressing drought // Journal of Plant Physiology. – 2005. – № 162. – P. 1308-1318 (doi.10.1016/j.jplph.2005.01.018)

4. Moing A. Sugar alcohols as carbohydrate reserves in some higher plants // Developments in Crop Science. – 2000. – V. 26. – P. 337-358 [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-519X\(00\)80017-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-519X(00)80017-3)

5. Li T.H., Li S.H. Leaf Responses of Micropropagated Apple Plants to Water Stress: Changes in Endogenous Hormones and Their Influence on Carbohydrate Metabolism // Agricultural Sciences in China. – 2007. – V.6 (1). – P. 58-67 [http://dx.doi.org/10.1016/S1671-2927\(07\)60017-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1671-2927(07)60017-0)

6. Kondo S., Sugaya S., Sugawa S., Ninomiya M., Kittikorn M., Okawa K., Ohara H., Ueno K., Todoroki Y., Mizutani M., Hirai N. Dehydration tolerance in apple seedlings is affected by an inhibitor of ABA 8'-hydroxylase CYP707A // Journal of Plant Physiology. – 2012. – № 169. – P. 234-241. doi: 10.1016/j.jplph.2011.09.007

7. Tworzoskia T., Faziob G., Glenna M. Apple rootstock resistance to drought // Scientia Horticulturae. 2016. – V. 204. – P. 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.047>

8. Chen K., Li G.J., Bressan R.A., Song C.P., Zhu J.K., Zha Y. Absciscic acid dynamics, signaling, and functions in plants // Journal of Integrative Plant Biology. – 2020. – 62(1). – P. 25-54 doi:10.1111/jipb.12899

9. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R.K., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M. et al. Absciscic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects // Front Plant Sci. – 2017. – №8. – P.161 <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>

10. Pirko J., Laanemets M., Mohammadi O., Hõrak H., Kollist H., M. Brosché M., Merilo E. Absciscic acid transport and homeostasis in the context of stomatal regulation // Molecular Plant. – 2015. – Vol. 8. – P. 1321-1333.

11. Lü X.P., Gao H.J., Zhang L., Wang Y.P., Shao K.Z., Zhao Q., Zhang J.L. Dynamic responses of *Haloxylon ammodendron* to various degrees of simulated drought stress // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2019. – V. 139. – P. 121-131.
12. Prudnikov P.S., Krivushina D.A., Gulyaeva A.A. Reakciya antioksidantnoj sistemy i intensivnost' perekisnogo okisleniya lipidov *Prúnus cerásus* L. v otvet na dejstvie gipertermii // *Vestnik agrarnoj nauki*. №1(70). 2018. S. 30-35. <http://dx.doi.org/10.15217/48484>.
13. Zaharah S., Razi I. Growth, stomata aperture, biochemical changes and branch anatomy in mango (*Mangifera indica*) cv. Chokanan in response to root restriction and water stress // *Scientia Horticulturae*. 2009. № 123. P. 58-67.
14. Tschaplinski T.J., Abraham P.E., Jawdy S.S. et al. // The nature of the progression of drought stress drives differential metabolomic responses in *Populus deltoids* // *Annals of Botany*. – 2019. – № 124. – P. 617-626 doi: 10.1093/aob/mcz002.
15. Ullah N., Yüce M., Gökçe Z.N.Ö., Budak H. Comparative metabolite profiling of drought stress in roots and leaves of seven Triticeae species // *BMC Genomics*. – 2017. – № 18 – P.969-981 DOI 10.1186/s12864-017-4321-2.
16. Moradi P., Ford-Lloyd B., Pritchard J. Metabolomic approach reveals the biochemical mechanisms underlying drought stress tolerance in thyme // *Analytical Biochemistry*. – 2017. – № 527(15). – P. 49-62 <https://doi.org/10.1016/j.ab.2017.02.006>.
17. Mibei E.K., Owino W.O., Ambuko J., Giovannoni J.J., Onyango A.N. Metabolomic analyses to evaluate the effect of drought stress on selected African Eggplant accessions // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2017. – №98 (1). – P. 205-216 <https://doi.org/10.1002/jsfa.8458>.
18. Li X.L., Zhang J.K., Li M.J., Zhou B.B., Q. Zhang, Wei Q.P. Genome-wide analysis of antioxidant enzyme gene families involved in drought and low-temperature responses in Apple (*Malus domestica*) // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. – 2018. – V. 93. – № 4. – P. 337-346 <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1382314/>
19. Hu D.G., Wang S.H., Luo H., Ma Q.J., Yao Y.X., You C.X., Hao Y.J Overexpression of MdVHA-B, a V-ATPase gene from apple, confers tolerance to drought in transgenic tomato // *Scientia Horticulturae*. – 2012. – №145(20). – P. 94-101 <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.08.010>
20. Vorob'ev N.V. Opredelenie sodержaniya saharozy, fruktozy i glyukozy v rastitel'nyh tkanyah s pomoshch'yu antronovogo reaktiva // *Byulleten' NTI VNII risa*. 1985. № 33. S. 11-13.
21. Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda / Nen'ko N.I., Il'ina I.A., Vorob'eva T.N. i [dr.]; pod obshch. red. N.I. Nen'ko. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. 115 s.
22. Kozhushko N.I. K metodike opredeleniya zharostojkosti myagkoj yarovoj pshenicy na prorostkah // *Byull. VIR*. 1972. № 25. S.12-15.
23. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy ob-rabotki rezul'tatov issledovaniy). M., 1979. 463 s.
24. Funkcional'naya aktivnost' listovogo apparata yabloni pri vozdeystvii stressorov letnego perioda / N.I. Nen'ko [i dr.] // *Nauchnye trudy SKFNCSVV*. T. 28. Krasnodar: FGBNU SKFNCSVV. 2020. S. 30-37 <https://elibrary.ru> DOI: 10.30679/2587-9847-2020-28-30-37