

УДК 581 : 576.5 : 634.224

ОЦЕНКА АДАПТАЦИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА ЯБЛОНИ ПО ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИМ ПАРАМЕТРАМ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВЫХ ПЛОДОВЫХ АГРОЦЕНОЗОВ*

Ненько Н.И., д-р с.-х. наук, **Киселева Г.К.**, канд. биол. наук, **Караваяева А.В.**,
Ульяновская Е.В., д-р с.-х. наук

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский
зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства»
(Краснодар)*

Реферат. Проведены физиолого-биохимические и анатомо-морфологические исследования устойчивости сортов яблони различного эколого-географического происхождения к стрессовым факторам зимнего и летнего периодов. Выявлены сорта яблони наиболее адаптированные к условиям юга России.

Ключевые слова: яблоня, стресс-факторы, зимостойкость, засухоустойчивость, физиолого-биохимические показатели

Summary. The physiological and biochemical and anatomical and morphological study of the stability of apple varieties of different ecological and geographical origin to stress factors of winter and summer periods are carried out. The most adapted varieties to the conditions of the South of Russia are revealed.

Key words: apple, stressors, winter hardiness, drought resistance, physiological and biochemical indexes

Введение. В последние годы резко возросло число климатических аномалий, что вызвало обострение экологической обстановки в отечественном садоводстве. Стрессоры внешней среды в 3-4 раза снижают урожай сельскохозяйственных культур, в связи с чем проблема формирования устойчивых плодовых агроценозов в условиях нестабильности погодных условий приобретает особую актуальность.

При воздействии стрессовых факторов интенсивные сорта могут реализовать лишь 15-30 % их потенциальной продуктивности [1]. На юге России неблагоприятными факторами среды являются низкие температуры, резкие их колебания в зимний период, частые оттепели, весенние заморозки, недостаток влаги в период вегетации. У большинства возделываемых сортов яблони наблюдается снижение устойчивости к экстремальным факторам среды, что обуславливает необходимость совершенствования сортимента с целью выявления сортов, сочетающих высокую урожайность с устойчивостью к наиболее распространенным в данной местности абиотическим и биотическим стрессорам [2]. Изучение механизмов адаптации, определение физиолого-биохимических критериев сортов яблони позволит создать динамичные модели для управления реализацией их адаптивного и продукционного потенциала.

Цель настоящей работы – провести сравнительную физиолого-биохимическую оценку адаптационной устойчивости сортов яблони разного эколого-географического происхождения к абиотическим стресс-факторам зимнего и летнего периодов и выявить сорта перспективные для возделывания на юге России.

* Поддержано грантом № 13-04-96581 р_юг_а Российского фонда фундаментальных исследований и администрацией Краснодарского края

Объекты и методы исследований. Отбор образцов (побеги, листья) для лабораторных исследований проводился на базе ОПХ «Центральное», СКЗНИИСиВ (Краснодар). Объектами исследований служили сорта яблони различного эколого-географического происхождения: Айдаред (США), Лигол (Польша), Прикубанское (Россия, СКЗНИИСиВ) 2009 г. посадки на подвое СК 4 при схеме посадки 0,9х4,5; сорта Рассвет (2п=2х), Фортуна (2п=2х), Союз (2п=3х), Родничок (2п=3х) (Россия, СКЗНИИСиВ) 2000 г. посадки на подвое М 9 при схеме посадки 2х5; сорта Эрли Мак (2п=2х) (США), Дейтон (2п=2х) (США) 1998 г. посадки на подвое М 9 при схеме посадки 2х5.

Использованы физиолого-биохимические методы исследования водного обмена (общая оводненность, содержание свободной и связанной воды), определение содержания пролина, сахарозы, антоцианов, халконов, крахмала, абсцизовой кислоты [3, 4], а также методы световой микроскопии с использованием микроскопа Olympus BX41 [5]. Полученные экспериментальные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики [6].

Обсуждение результатов. Одной из важных составляющих адаптационного потенциала сорта яблони является устойчивость к температурным стрессорам зимнего периода (ранние осенне-зимние морозы, низкие критические температуры и длительные морозы в течение всей зимы, морозы после оттепелей и солнечного нагрева с зимним иссушением тканей, ранневесенние заморозки и т.д.). Комплекс стрессовых факторов, их разнообразное сочетание и повторяемость позволяют считать природно-климатические условия Северного Кавказа уникальным местом для оценки генофонда плодовых растений на их устойчивость. Это позволяет выделить доноры комплекса селекционно-ценных признаков, необходимых для создания адаптивных сортов плодовых культур [7].

Метеоусловия осенне-зимнего периода 2011-2014 гг. в целом были благоприятными: максимальная температура воздуха в ноябре 2011, 2012 и 2013 гг. составила 10,7°C, 25°C, 24,8°C, в декабре – 16,4°C, 23°C, 10,9°C, минимальная – -10,5°C и -1,5 – -11,9°C, соответственно. В декабре 2013 г. сорта Айдаред, Лигол и Прикубанское имели более низкую оводненность побегов, в сравнении с 2011 и 2012 гг., что позволяло предположить вхождение их в состояние глубокого покоя. У сортов Рассвет, Фортуна, Союз и Родничок оводненность побегов в декабре 2013 г. была выше, чем в 2012 г., что возможно связано с более поздним вступлением в зимний покой (рис. 1).

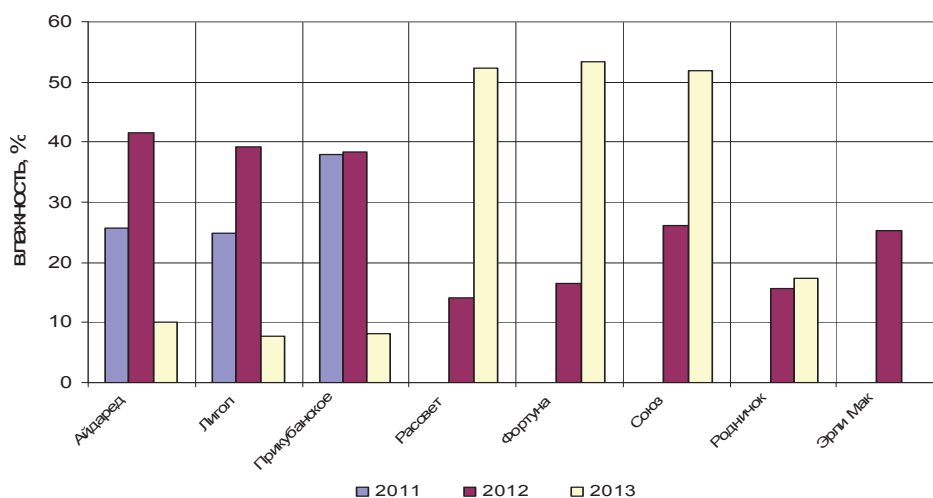


Рис. 1. Динамика оводненности побегов яблони в декабре, 2011-2013 гг.

Снижение оводненности тканей при переходе растений из вегетирующего состояния в состояние покоя принято считать одним из показателей повышения их устойчивости к неблагоприятным факторам среды, и этот показатель можно рассматривать как индикатор дифференциации сортов по устойчивости к отрицательным температурам как в период органического, так и вынужденного покоя [8].

При определении влияния гидротермических условий февраля 2012 – 2014 гг. на оводненность побегов яблони, на примере сортов Айдаред, Лигол и Прикубанское, установлена отрицательная зависимость между общей оводненностью и содержанием свободной формы воды, характеризующем интенсивность обменных процессов, как от максимальной (сорт Лигол), так и минимальной (Сорта Айдаред и Прикубанское) температуры воздуха ($K_{\text{коррел.}} = -0,6 - -1$), что позволяет предположить более ранний выход сорта Лигол из состояния органического покоя (рис. 2).

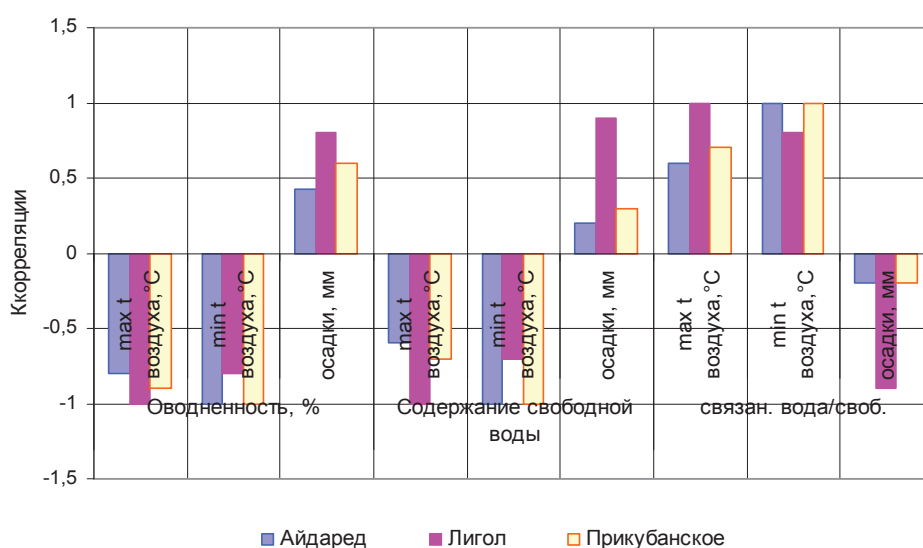


Рис. 2. Зависимость оводненности побегов яблони от гидротермических условий февраля 2012-2014 гг.

Одним из показателей морозоустойчивости растений яблони в состоянии органического покоя служит содержание связанной формы воды в клетках, зависящее от присутствия осмопротекторов, в частности сахарозы и пролина. Одна из основных функций пролина – защитная, его гидрофильные группы связываются с гидрофильными группами участками белков, повышая гидрофильность, что предотвращает их денатурацию и способствует поддержанию оводненности даже при снижении общего содержания воды в клетке [9].

При искусственном промораживании побегов яблони в модельном опыте установлено, что изменение содержания связанной формы воды в побегах изучаемых сортов яблони в 2011 и 2012 гг. в большей степени коррелировало с содержанием пролина ($K_{\text{коррел.}} = 0,68-0,9$) и в меньшей – с содержанием сахарозы ($K_{\text{коррел.}} = 0,24-0,31$) (рис. 3).

Следует отметить высокую степень корреляции этого показателя с содержанием антоцианов и халконов ($K_{\text{коррел.}} = 0,97 - 1,0$), повышающих устойчивость растений к стрессовым факторам и защищающих мембраны клеток (содержание свободных катионов) от разрушения ($K_{\text{коррел.}} = 0,91 - 0,97$). Известно, что антоцианы в форме цианидинов, влияя на световой и температурный режим клетки, могут способствовать функционированию растений при пониженных температурах [10].

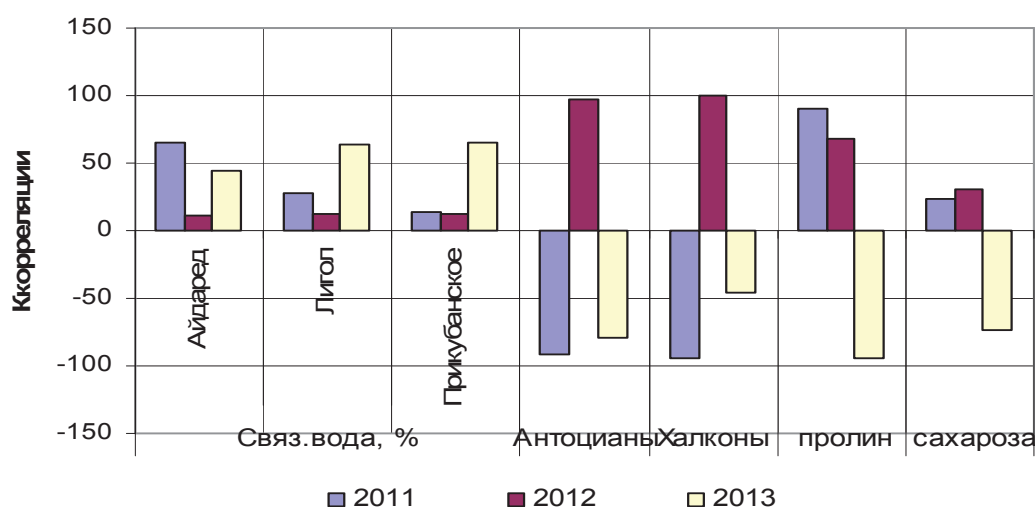


Рис. 3. Биохимическая характеристика изменения водоудерживающей способности растений яблони при промораживании побегов в модельном опыте

В 2013 году наблюдалась обратная корреляция между этими показателями ($K_{\text{коррел.}} = -0,95$ и $-0,73$, соответственно), что характеризует перестройку метаболических процессов в процессе адаптации.

Изучение зависимости между изменением содержания связанной формы воды, сахаразы, белка, пролина, фенолкарбоновых кислот, суммы катионов, крахмала при промораживании показало, что наибольший коэффициент корреляции наблюдается между содержанием связанной формы воды, осмопротектора - пролина и антоцианов ($K_{\text{коррел.}} = 0,79$ и $0,75$, соответственно), ингибирующих свободнорадикальные процессы при окислительном стрессе (рис. 4).

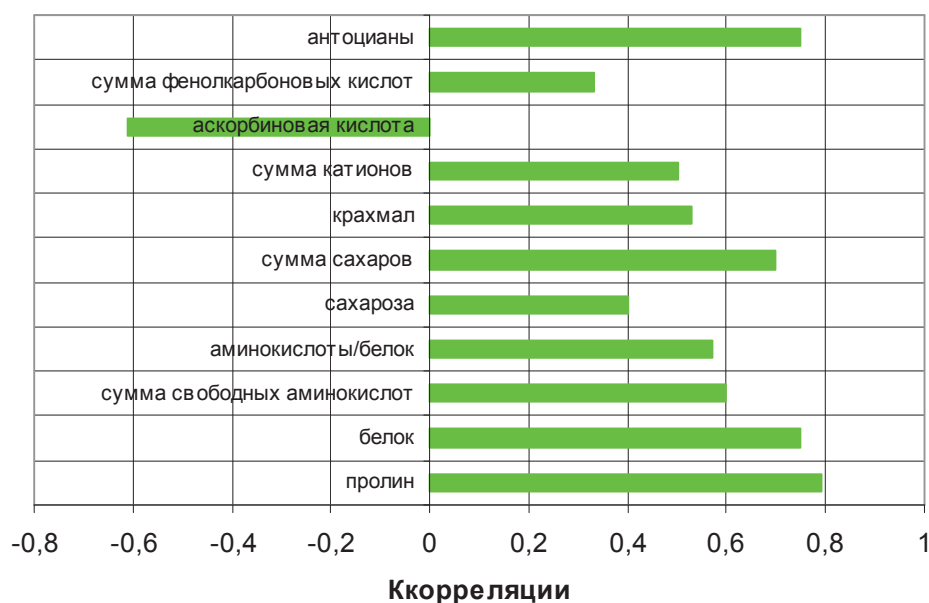


Рис. 4. Зависимость водоудерживающей способности побегов яблони при промораживании от изменения биохимических показателей

К показателям физиологического состояния плодового дерева в период покоя относятся и содержание в зимующих органах крахмала, являющегося основой для синтеза веществ, обеспечивающих зимостойкость. Накопление крахмала – основного запасного вещества в зимний период – способствует формированию повышенной зимостойкости. Известно, что для морозостойких сортов плодовых характерен быстрый гидролиз крахмала уже с начала зимы. У недостаточно морозостойких сортов гидролиз крахмала задерживается [11].

Гистохимические исследования показали, что в условиях февраля 2014 г. триплоидные сорта Союз и Родничок, диплоиды Айдаред и Прикубанское с большим накоплением крахмала в зоне мелкоклеточной сердцевины побега проявили себя как высокозимостойкие; диплоидные сорта Рассвет, Фортуна, Эрли Мак – как зимостойкие, сорта Дейтон, Лигол – среднезимостойкие.

Таким образом, в 2011-2014 г.г. у изучаемых сортов яблони разного эколого-географического происхождения выявлена различная устойчивость к экстремальным факторам зимнего периода. Отечественные триплоидные сорта яблони Союз и Родничок, а также диплоиды Рассвет, Фортуна проявили себя более устойчивыми к стрессорам зимнего периода.

Показано, что на оводненность однолетних побегов сортов яблони американского происхождения (Айдаред, Эрли Мак, Дейтон) и селекции СКЗНИИСиВ (Прикубанское, Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок) преимущественное влияние оказывает экстремальная температура воздуха ($K_{\text{коррел.}} = -0,8 - -1,0$), а у сорта польской селекции Лигол – температура воздуха и количество выпавших осадков ($K_{\text{коррел.}} = -0,8 - -1,0$ и $0,8$ соответственно).

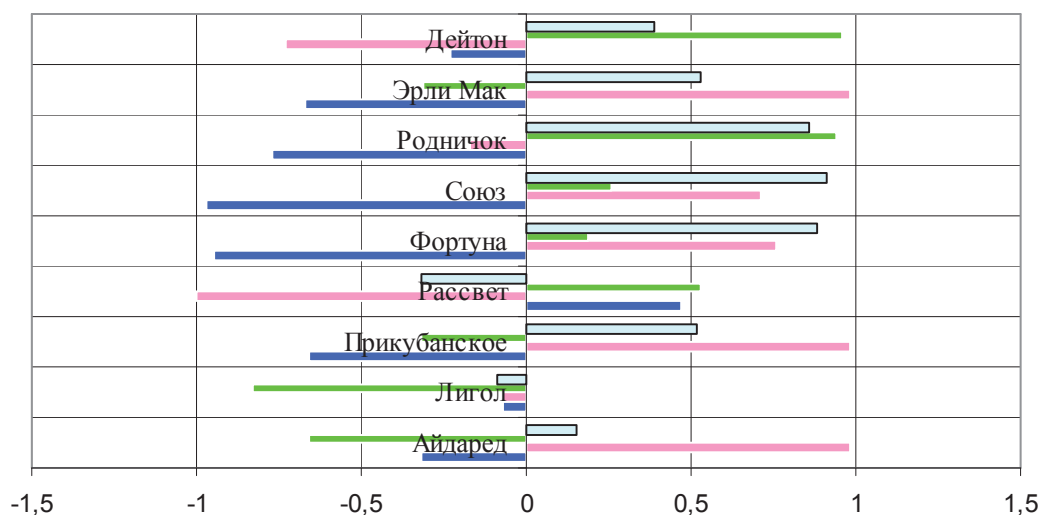
На территории Северного Кавказа в летний вегетационный период растения особенно сильно страдают от длительной почвенной и атмосферной засухи, а также от суховея и жары, так как большинство из них культивируется в неорошаемых условиях или при ограниченном орошении [12]. Такое сочетание экстремальных факторов может привести не только к потере урожая, но иногда и к гибели плодовых насаждений. В связи с этим создание сортов с высокой экологической пластичностью, устойчивых к лимитирующим факторам среды, в частности к летней засухе, является одним из приоритетных направлений селекции яблони.

Летние периоды в 2013-2014 гг. были жаркими (ОПХ «Центральное», г. Краснодар). Уже в мае температура воздуха в 2013 году достигала 32°C и в 2014 г. – 35°C , в июле и августе – $35-37^{\circ}\text{C}$. В августе 2014 г. отмечалась засуха (осадки – 0 мм при температуре воздуха 36°C).

При напряжении экстремальных факторов отклонение влагообеспеченности растений от оптимума, как правило, сопровождается изменениями физиологических процессов. У более засухоустойчивых растений при нарастающем обезвоживании синтетические процессы, не повреждаются или меньше повреждаются мембранные системы клеток, обеспечивающие их нормальный гомеостаз, сохраняются физико-химические свойства протоплазмы (вязкость, эластичность, проницаемость), больше выражены ксероморфные признаки анатомической структуры листа [13].

Изучено влияние гидротермических условий летнего периода на оводненность листьев яблони. В условиях достаточной влагообеспеченности (2013 г.) оводненность листьев коррелировала у сортов Айдаред и Эрли Мак с минимальной температурой воздуха ($K_{\text{коррел.}} = 0,98$), Дейтон и Лигол – со средней температурой воздуха ($K_{\text{коррел.}} = 0,96$ и $0,83$, соответственно), Родничок, Союз и Фортуна – с количеством выпавших осадков ($K_{\text{коррел.}} = 0,86-0,91$), у сортов Прикубанское и Рассвет – с минимальной температурой воздуха ($K_{\text{коррел.}} = 0,98$ и -1 , соответственно).

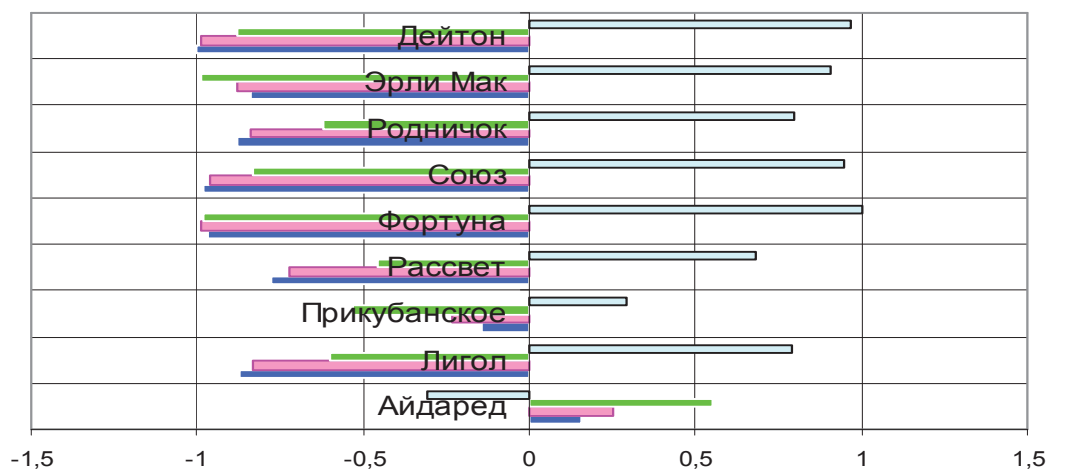
В условиях более засушливого лета (2014 г.) оводненность листьев у изучаемых сортов яблони (кроме сорта Айдаред) напрямую зависела от количества выпавших осадков (Ккоррел. = 0,68-1,0), а у сорта Айдаред – от средней температуры воздуха (Ккоррел. = 0,55). Таким образом, в условиях достаточной влагообеспеченности у изучаемых диплоидов яблони различного эколого-географического происхождения оводненность листьев в большей мере лимитируется температурным режимом, а при низкой влагообеспеченности, как у ди-, так и у триплоидов – количеством выпавших осадков (рис. 5).



Ккорреляции с оводненностью листьев

■ max t воздуха, °C ■ min t воздуха, °C ■ средняя t воздуха, °C ■ осадки, мм

2013 г.



Ккорреляции с оводненностью листьев

■ max t воздуха, °C ■ min t воздуха, °C ■ средняя t воздуха, °C ■ осадки

2014 г.

Рис. 5. Зависимость оводненности листьев яблони от гидротермических условий летнего периода 2013, 2014 гг.

В 2014 году, в июле, в сравнении с июнем, и в августе, в сравнении с июлем, у сортов американского происхождения Эрли Мак, Дейтон и у сортов Прикубанское и Фортуна селекции СКЗНИИСиВ на фоне уменьшения количества выпавших осадков повышалось содержание сухих веществ в листьях, что свидетельствует о нерациональной трате пластических веществ, связанной с адаптацией к засухе (рис. 6).

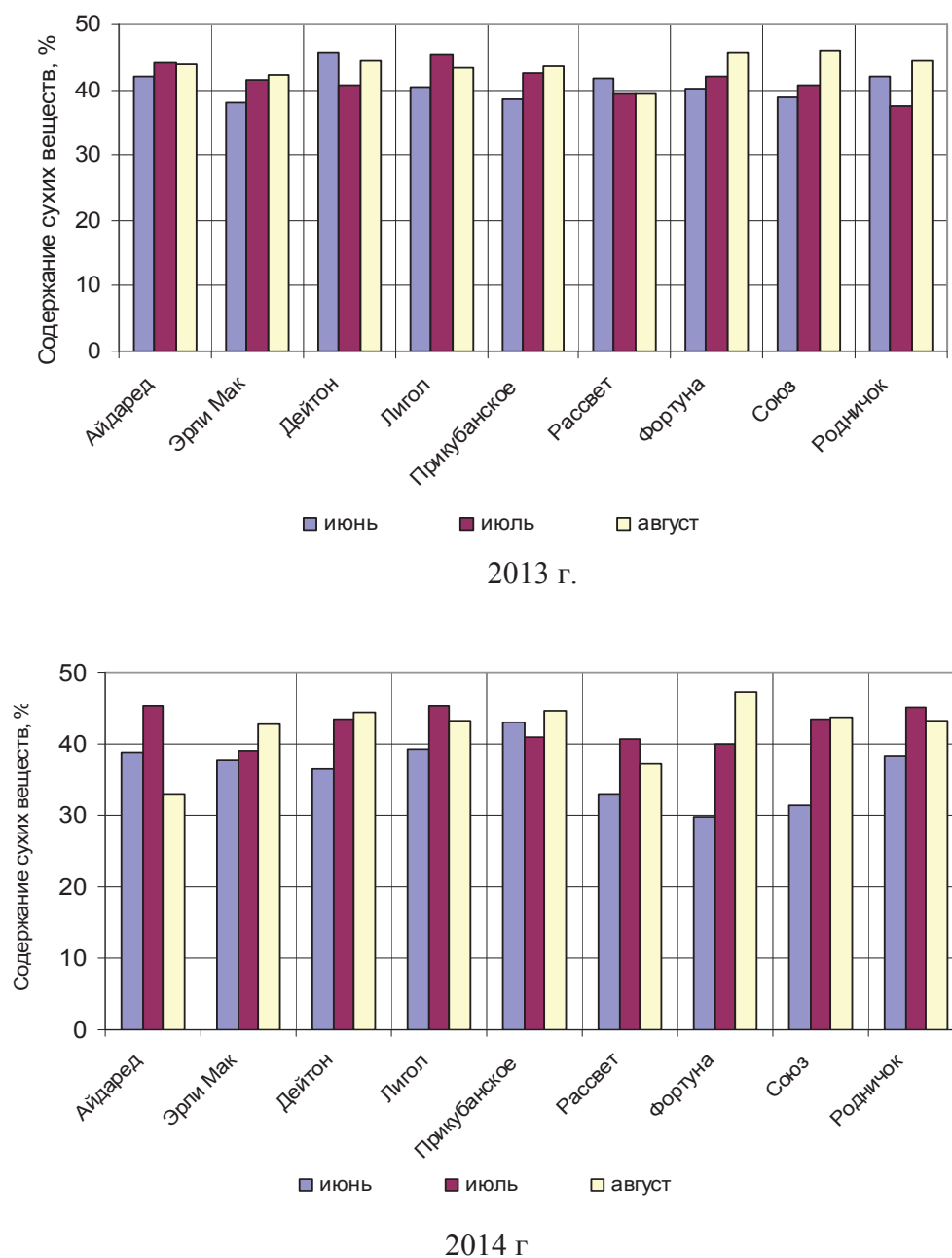


Рис. 6. Динамика содержания сухих веществ в листьях яблони в летний период 2013 и 2014 гг.

Показателем устойчивости растений к низкой влагообеспеченности в летний период служит изменение соотношения связанной и свободной форм воды в листьях. Снижение содержания связанной формы воды, с одной стороны, позволяет предположить активацию обменных процессов в связи с адаптацией, так как чем меньше изменяется указанное соотношение, тем большим адаптационным потенциалом может обладать сорт.

Увеличение содержания свободной формы воды в августе у большинства изучаемых сортов (кроме Родничок и Эрли Мак) позволяет также предположить более активную транспирацию, что может быть связано с состоянием апертуры устьичного аппарата ($K_{\text{коррел.}} = 0,49$). Высокие температуры индуцируют закрывание устьиц, которое можно рассматривать как косвенную реакцию на температурную зависимость дефицита давления водяных паров и дыхания листьев [14].

В июле размер замыкающих клеток устьиц листьев сортов яблони обратно коррелирует с содержанием свободной АБК в листьях ($K_{\text{коррел.}} = -0,7$), а в августе связь между этими показателями ослабевает ($K_{\text{коррел.}} = -0,3$) (рис. 7).

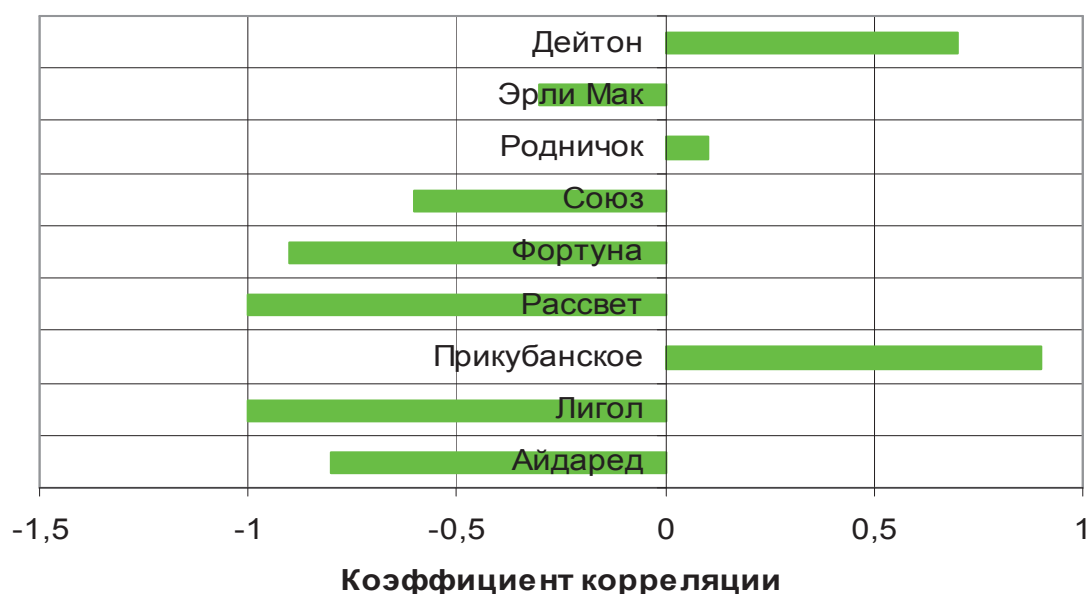


Рис. 7. Зависимость содержания свободной воды в листьях яблони от числа устьиц на ед. площади листа в летний период 2014 г.

При этом изменение размера замыкающих клеток устьиц в августе по сравнению с июлем прямо коррелирует с изменением содержания АБК ($K_{\text{коррел.}} = 0,44$) в листьях. Как известно, накопление АБК в условиях низкой влагообеспеченности способствует уменьшению устьичной апертуры [15].

У сортов Союз, Фортуна, Прикубанское, Айдаред отмечается положительная корреляция ($K_{\text{коррел.}} = 0,66 - 1,0$) между содержанием свободной формы воды в листьях и числом устьиц на единицу площади листовой пластинки, а у сортов Лигол, Дейтон, Родничок и Рассвет – отрицательная ($K_{\text{коррел.}} = -0,59 - -0,97$), что также характеризует сортовую специфику механизмов регуляции водного режима.

Устойчивость листьев к обезвоживанию регулируется комплексом физиологических и биохимических процессов, при этом устойчивость цитоплазмы к обезвоживанию связана с наличием в ней таких осмопротекторов, как сахароза и пролин. Накопление пролина как осмотически активного органического вещества способствует удержанию воды в клетке. Отмечено увеличение содержания пролина и сахарозы в листьях изучаемых сортов яблони в июле и значительное увеличение содержания пролина при следовых количествах сахарозы и уменьшении содержания крахмала в августе у сортов Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок, Дейтон и Эрли Мак.

Снижение содержания пролина у сортов Айдаред, Лигол, наблюдавшееся в августе 2014 г. в условиях теплового шока, характеризует их низкую жаростойкость (рис. 8).

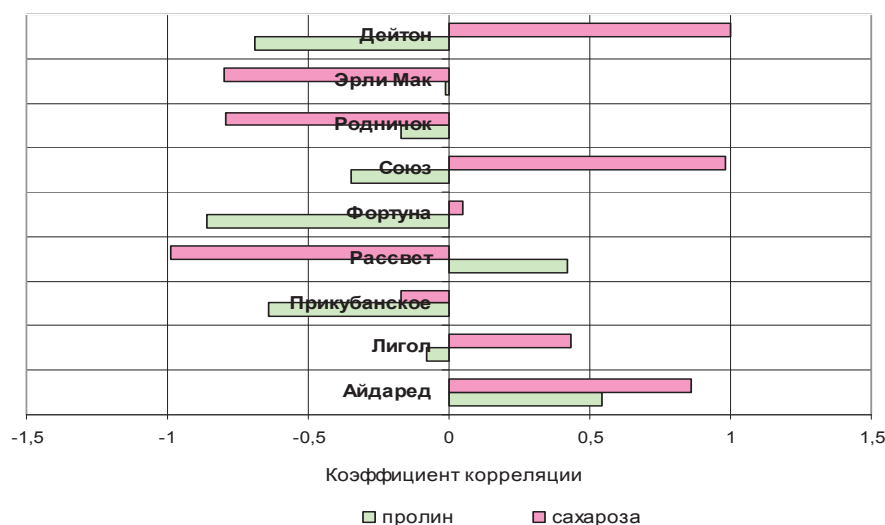


Рис. 8. Зависимость водоудерживающей способности листьев яблони от содержания пролина и сахарозы в летний период 2014 г.

Увеличение содержания крахмала в листьях изучаемых сортов в июле, в сравнении с июнем (кроме сорта Рассвет), согласуется со снижением активности амилазного комплекса (табл. 1). У сорта Рассвет его содержание в листьях снижается, что может быть связано с преобладанием гидролиза над синтезом.

Таблица 1 – Характеристика гидролиза крахмала в листьях яблони в летний период 2014 г.

Сорт	Суммарная активность амилаз		Активность α-амилазы		Активность β-амилазы		Содержание крахмала, мг/г		Содержание сахарозы, мг/г	
	июнь	июль	июнь	июль	июнь	июль	июнь	июль	июнь	июль
Айдаред	4,79	2,58	2,91	2,2	1,88	0,38	1,04	3,97	1,15	3,12
Лигол	4,12	2,7	3,66	2,17	0,46	0,53	1,49	4,97	0,03	10,91
Прикубанское	5,39	2,89	2,72	2,48	2,66	0,41	1,05	5,51	0,19	3,95
Рассвет	3,53	1,06	0,82	0,71	2,70	0,34	4,77	3,31	1,00	0,10
Фортуна	3,35	2,96	3,07	0,09	0,29	2,87	1,96	3,38	0,30	3,52
Союз	4,75	0,53	2,91	0,41	1,84	0,11	1,01	4,55	0,40	3,03
Родничок	3,35	2,59	2,13	1,93	1,23	0,67	1,17	3,39	0,20	4,06
Эрли Мак	4,24	1,97	1,21	0,18	3,03	1,79	3,22	3,34	0,20	1,06
Дейтон	4,49	2,5	3,07	1,22	1,42	1,28	1,48	3,51	0,40	1,88

Приведенные данные позволяют предположить активацию различных сигнальных систем в связи с развитием в августе 2014 г. водного стресса, что подтверждается изменением количества АБК, пролина, сахарозы, крахмала в листьях, с размером замыкающих клеток устьиц и числом устьиц на единицу площади листовой пластинки.

Таблица 2 – Анатомо-морфологические параметры листовой пластинки сортов яблони различного эколого-географического происхождения

Показатель	Происхождение сорта		
	селекции СКЗНИИСиВ	американские	польские
Индекс палисадности	0,85-1,59	0,96-1,3	0,84-1,32
Толщина листа, мк	133,2-204,7	135,4-202,0	196,0-216,1
Толщина верхнего эпидермиса, мк	9,9-11,0	9,9-19,0	10,2-19,0
Длина устьиц, мк	52-55	54-56	60-62
Ширина устьиц, мк	28-31	30-34	28-32
Число устьиц, шт./мм ²	204-278	224-253	232-250

Анатомо-морфологическими исследованиями 2013-2014 гг. выявлено, что признаки ксероморфной организации листовой пластинки, обуславливающие устойчивость растений к засухе наиболее четко выражены у триплоидных сортов яблони Союз и Родничок.

Таким образом, полученные результаты позволяют предположить лучшую адаптацию к лимитирующим факторам летнего периода у сортов яблони отечественной селекции, особенно у триплоидных сортов Союз, Родничок и диплоидного сорта Прикубанское.

Выводы. Обобщены данные, полученные в результате изучения адаптационной устойчивости сортов яблони различного эколого-географического происхождения к стрессорам зимнего и летнего периодов по физиолого-биохимическим и анатомо-морфологическим параметрам.

Проанализировано содержание свободной и связанной форм воды, сахарозы, пролина, антоцианов, халконов, белка, крахмала, фенолкарбоновых кислот в зимний период. Триплоидные сорта яблони Союз и Родничок, а также диплоидные сорта Рассвет, Фортуна отечественной селекции проявили себя наиболее устойчивыми к стрессорам зимнего периода в сравнении с другими изучаемыми сортами.

Установлено, что в летний период сорта яблони Прикубанское, Союз, Родничок селекции СКЗНИИСиВ обладают комплексом признаков засухоустойчивости и жаростойкости и могут быть использованы в селекционном процессе как источники комплекса этих признаков. Биохимическая адаптация сортов яблони отечественной селекции к абиотическим факторам летнего периода достигается за счет интенсификации синтеза протекторных соединений – пролина, сахарозы, увеличением содержания связанной формы воды и абсцизовой кислоты, проявлением ксероморфных признаков листовой пластинки.

Литература

1. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимическая характеристика сопряженной устойчивости яблони к абиотическим стрессам юга России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева // The European Scientific and Practical Congress 'Scientific resources management of countries and regions' Copenhagen, Denmark, 18 July 2014. Publishing Center of The International Scientific Association "Science & Genesis", Copenhagen, 2014. – P. 123-130.
2. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимическое исследование сортов яблони различной плоидности для создания сортовых конвейеров, устойчивых к засухе на юге России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, А.В. Караваева, Е. В. Ульяновская // Плодоводство и виноградарство Юга России [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2014. – № 27 (03). – С. 112-121. – Режим доступа: <http://www.journal.kubansad.ru/pdf/14/03/12.pdf>.
3. Ненько, Н.И. Физиологические методы в адаптивной селекции плодовых культур / Н.И. Ненько, Т.Н. Дорошенко, Т.А. Гасанова // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар, СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 189-198.
4. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимические методы изучения исходного и селекционного материала / Н.И. Ненько, И.А. Ильина, В.С. Петров, М.А. Сундырева // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 530-540.
5. Киселева, Г.К. Анатомо-морфологическая оценка адаптивного потенциала сортов плодовых культур и винограда. – Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар, СКЗНИИСиВ, 2012. – С.199-205.
6. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М., 1979. – 463 с.
7. Жученко, А.А. Настоящее и будущее адаптивной системы селекции и семеноводства растений на основе идентификации и систематизации их генетических ресурсов / А.А. Жученко // Сельскохозяйственная биология. – 2013. – №5. – С.8-9.
8. Гончарова, Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика: монография / Э.А. Гончаров // СПб: ВИР, РИО. – 2005. – 125 с.
9. Кузнецов, Вл. В. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / Вл. В. Кузнецов, Н.И. Шевякова // Физиол. раст. – 1999. – 46. №2. – С. 321-336.
10. Merzlyak, M. N. et al. Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves // Journal of Experimental Botany. – 2008. - V. 59(14). – P. 3903-3911.
11. Ненько, Н.И Зимостойкость яблони в условиях юга России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева // The European Scientific and Practical Congress «Scientific achievements 2015», 20 February 2015 in Vienna (Austria), «Science & Genesis». –Vol. 1. – P. 18-23.
12. Nenko, N.I. Study of adaptive immunity of apple sorts of various ploidy to drought / N.I. Nenko, G.K. Kiseleva, E.V. Ulyanovskaya, A.V. Karavaeva // Science and Education. Materials of the V international research and practice conference. – Vol. 1, February 27-28, 2014, Munich, Germany, 2014. – P. 40-43.
13. Ненько, Н.И. Адаптация сортов яблони различного эколого-географического происхождения к стрессовым факторам Северо-Кавказского региона России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, Е.В. Ульяновская // Фундаментальные и прикладные аспекты современных эколого-биологических и медико-технологических исследований: Монография. – Т.1. Израиль: MEDIAL, Ришон ле Цион. – 2014. – С. 83-111.
14. Кошкин, Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
15. Skriver, K. Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress / Skriver K, Mundy J. // Plant Cell. – 1990. – № 2. – P. 503–512.