

## НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЗИМОСТОЙКОСТИ ЗЕМЛЯНИКИ САДОВОЙ

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЫПОЛНЕНО ПРИ ФИНАНСОВОЙ ПОДДЕРЖКЕ РФФИ (ПРОЕКТ № 18-016-00041–а)

М.И. Зубкова , н.с.

З.Е. Ожерельева, к.с.-х.н.

*ФГБНУ ВНИИ селекции плодовых культур, 302530, Россия, Орловская область, Орловский район, д. Жулина, ВНИИСПК, zubkova@vniispk.ru*


### Аннотация

Земляника – это ведущая коммерческая ягодная культура. Она по праву занимает первое место в мире среди ягодных культур, благодаря отменному вкусу, привлекательному внешнему виду и раннему созреванию плодов. Постоянная интродукция этой культуры из разных стран способствует расширению сортимента, вовлечению новых генотипов в селекционный процесс. Но нередко наиболее урожайные, крупноплодные промышленные сорта имеют низкую зимостойкость. При сортоизучении земляники в средней полосе России по-прежнему основной задачей является отбор зимостойких сортов. Устойчивость к низким температурам и среднесуточным перепадам температур – одна из наиболее важных характеристик сорта для земляники в Центральном регионе. Земляника погибает в бесснежные зимы при понижении температуры до  $-15...-18^{\circ}\text{C}$ , но может переносить температуру до  $-25...-35^{\circ}\text{C}$  при наличии снежного покрова не менее 20...30 см. Опасно для растений также морозы после оттепелей, когда снег у земли подтаивает, а сверху сохраняется снежная корка. При этом наблюдается подпревание кустов. В данной работе рассмотрены некоторые особенности холодной адаптации растений земляники садовой. Отмечены критические температуры в начале зимы и после возвратных морозов и оттепелей. Обобщены морфо-физиологические и биохимические исследования, определяющие устойчивость и способность к адаптации растений земляники садовой в осенне-зимний период. Показана роль пролина, углеводов, низкомолекулярных белков в процессе гипотермии. Рассмотрены общебиологические закономерности процессов закаливания и подготовки растений к зиме. Показана необходимость более детального и углубленного изучения физиолого-биохимических и генетических процессов зимостойкости земляники садовой.

**Ключевые слова:** земляника садовая, зимостойкость, защитные соединения

## SOME ASPECTS OF STRAWBERRY WINTER HARDINESS

THE REPORTED STUDY WAS FUNDED BY RFBR (PROJECT N 18-001-00041-a)

M.I. Zubkova , researcher.  
Z.E. Ozhereleva, cand. agr. sci.

*Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, 302530, Russia, Orel region, Orel district, Zhilina, VNIISPK, zubkova@vniispk.ru*

### Abstract

Strawberry is a leading commercial berry crop. It is rightfully ranked first in the world among berry crops due to excellent taste, attractive appearance and early ripening. The constant introduction of this culture from different countries contributes to the expansion of the assortment and the involvement of new genotypes in the breeding process. But often the most productive large-fruited varieties have low winter hardiness. When studying strawberry varieties in Central Russia, the selection of winter-hardy varieties is still the main task. Resistance to low temperatures is one of the most important characteristics of the variety for strawberries in the Central region. Strawberries die in snowless winters when the temperature drops to  $-15...-18^{\circ}\text{C}$ , but can tolerate temperature up to  $-25...-35^{\circ}\text{C}$  in the presence of snow cover at least 20...30 cm. Frosts after thaw are also dangerous for plants when the snow melts at the ground and the snow crust remains on top. Damping out of bushes is observed. In this work some features of cold adaptation of strawberry plants are considered. Critical temperatures at the beginning of winter and after return frosts and thaws are noted. Morphological, physiological and biochemical studies that determine the resistance and adaptation ability of strawberry plants in autumn-winter have been generalized. The role of proline, carbohydrates and low-molecular proteins in the process of hypothermia is shown. General biological laws of processes of hardening and preparation of plants for winter are considered. The need for a more detailed and in-depth study of physiological, biochemical and genetic processes of winter hardiness of strawberries is shown.

**Key words:** strawberry, winter hardiness, protective compounds

### Введение

Зимостойкость является важной составляющей адаптивного потенциала земляники в северных регионах и Центральных областях России. Понижение температуры до  $-15...-18^{\circ}\text{C}$  при отсутствии снежного покрова является губительным для земляники садовой (Стольников, 2014). Наиболее опасные периоды в перезимовке – бесснежные поздняя осень и начало зимы – ноябрь, декабрь, когда еще не выпал снег, а температура воздуха понижается до  $-10, -15^{\circ}\text{C}$  и возможно подмерзание или гибель корневой системы земляники (Говорова, Говоров, 2004). Второй критический период для земляники конец зимы и начало весны. Снег на плантациях начинает оседать и таять, кусты открываются (Стольников, 2014). Опасно для растений чередование оттепелей и морозов, когда снег у земли подтаивает, а сверху сохраняется снежная корка (Шокаева, 2006). Снижение морозоустойчивости в период оттепели объясняется, прежде всего, возобновлением ростовых процессов под воздействием положительных температур. Земляника выходит из состояния покоя, что значительно понижает ее зимостойкость.

В условиях Европейской части России в отдельные годы в конце ноября, в начале декабря возможны понижения температуры воздуха до  $-15...-23^{\circ}\text{C}$  без снежного покрова, поэтому растения земляники садовой должны набирать необходимый уровень устойчивости уже к началу зимы. Отдельные сорта земляники садовой имеют достаточно высокий потенциал зимостойкости. Примером может служить сорт Самес канадского происхождения. В полевых условиях в Орловской области в суровую зиму 2002...2003 гг. при длительном (больше месяца) периоде морозов до  $-20,0...-23,2^{\circ}\text{C}$  и минимальном снеговом покрове в 1 см (Шокаева, 2006) все растения этого сорта выжили, а минимальные повреждения к началу лета стали совершенно незаметны.

Адаптация растений ко всем повреждающим факторам зимнего периода достигается с помощью различных механизмов: физиологических, биохимических, генетических и т.д. Выявление устойчивости к абиотическим факторам сортов земляники садовой представляет собою одну из фундаментальных проблем современного ягодоводства. В связи с этим морфо-физиологические исследования на ягодных культурах необходимо расширять биохимическими показателями, которые определяют устойчивость и способность к адаптации растений земляники садовой в осенне-зимний период.

В настоящее время установлены морфологические адаптивные изменения ультраструктуры клеток при низкотемпературном воздействии у морозостойких растений – уменьшение объема вакуоли, разрастание цитоплазмы, значительные изменения структуры хлоропластов и митохондрий в растительной клетке (Трунова, 2007; Вежник, Таланова, Титова, 2015; Schulze, Schneider, Starck, Martinoia, Trentmann, 2012). Наиболее чувствительными к действию низких температур является мембранный аппарат (Прудников, Кривушина Ожерельева, Гуляева 2017). При понижении температуры окружающей среды накапливаются гидролитические ферменты и сопрягающие факторы фосфорилирования, вследствие чего повышается образование активных форм кислорода (АФК) с последующим переокислением мембранных липидов. Это вызывает активацию липоксигеназ, десатураз и других антиоксидантных веществ, которые препятствуют разрушению клеточной стенки и мембранного аппарата, стабилизируют липидный бислой (Полесская, 2007; Прудников, Кривушина, Ожерельева, Гуляева 2017; Kulkarni, 2001; Marcos, Izquierdo, 2015; Нарайкина, Синькевич, Дерябин, Трунова, 2018). Неспособность антиоксидантных ферментов и низкомолекулярных антиоксидантов справляться с образующимися АФК и действием механических повреждающих факторов приводит к дестабилизации мембранного аппарата и как следствие, различных клеточных структур (Alonso, Queiroz, Magalhaes, 1997; Alia, Saradhi, Mohanty, 1997). С другой стороны, устойчивость к гипотермии растений во многом зависит от способности холодостойких растений при длительном действии закаливающих температур предотвращать интенсивное развитие процессов ПОЛ, чему способствует способность сохранения прооксидантно-антиоксидантного равновесия (Синькевич, Нарайкина, Трунова, 2011).

Действие антиоксидантов, криопротекторов различного химического состава, направлены на сохранение целостности мембранного аппарата и повышение концентрации клеточного сока. Принципы классификации системы антиоксидантной защиты рассмотрены Е. В. Прадедовой с коллегами (2011). По их утверждению, антиоксидантная системы защиты подразделяется в зависимости от каталитической активности, молекулярной массы, места локализации, но главное, представляет собой систему «циклического» взаимодействия, по аналогии с системой сигнальной индукции. В настоящее время выделена целая группа низко- и высокомолекулярных антиоксидантных соединений (Apel, Hirt, 2004; Ahmad, Sarwat, Sharma, 2008; Pham-Huy, He, Pham-Huy, 2008; Shao, Chu, Lu, Kang, 2008). В комплекс низкомолекулярных антиоксидантов входят:

каротиноиды, аскорбиновая кислота, пролин, аланин, бетаин, глицин-бетаин селен, глутатион и др. К высокомолекулярным антиоксидантам относят: каталазу, супероксиддисмутазу, пероксидазу и др. (Blokina, 2003). Большая часть работ посвящена исследованиям пероксидазы на однолетних культурах (Радюкина, 2015). По яблоне было установлено, что компонентный состав пероксидазного спектра слабозимостойких сортов характеризуется значительным увеличением активности высокоподвижных изоформ и исчезновением слабоподвижных изопероксидаз, которые являются маркерами низкой зимостойкости (Kozlovskaya, Biryuk, 2003; Козловская, 2008). По ягодным культурам таких исследований мало. При окислительном стрессе высокомолекулярные антиоксидантные ферменты могут инактивироваться АФК (активные формы кислорода) и для восстановления их синтеза или работы требуется определенное время. В этом случае на первый план выходят низкомолекулярные метаболиты: пролин, сорбит, сахара (Mitteler, 2002; Чиркова, 2002; Smallwood, Bowler, 2002; Schulze et al., 2012). Пролин, как осмолитически активное вещество, способен увеличивать концентрацию клеточного сока, тем самым препятствуя образованию кристаллов льда (Джавадиан, Каримзаде, Мафузи, Ганати, 2010; Прудников П, Кривушина, Гуляева, 2016). С другой стороны, пролин, как низкомолекулярный антиоксидант нейтрализует активные формы кислорода (Прудников, 2016; Репкина, 2014).

К веществам, имеющим защитные от низкотемпературного стресса свойства относятся также аминокислоты, многоатомные спирты, сахара, крахмал, низкомолекулярные водорастворимые белки (Hurry et al., 1995; Gusta, Whsniewski, 2012; Чиркова, 2002; Smallwood, Bowler, 2002; Schulze et al., 2012; Hu et al., 2010; Grigorova et al., 2011; Cvikrova et al., 2013; Репкина, 2014).

Важную роль в устойчивости растений к морозу играют углеводы (Gusta, Whsniewski, 2012; Yuanuan, Zhang Yali, Lu Jiang, Shao Hongbo, 2009). У морозоустойчивых растений усиливается синтез и накопление крахмала (Чиркова, 2002), что приводит к увеличению содержания сахаров в растительных клетках. Оказывая плазмолизирующее действие на клетку, они увеличивают вязкость цитоплазмы и концентрацию клеточного сока, что препятствует образованию внутриклеточного льда (Трунова, 2007). Сахара участвуют в цикле Кребса, в результате которого образуются аминокислоты, повышающие концентрацию клеточного сока. Повышение уровня низкомолекулярных углеводов в клетках является ключевым звеном в формировании устойчивости растений к низким температурам. При холодной адаптации растений повышается содержание мембранных липидов, а также увеличивается их процентное соотношение к белкам. При этом увеличивается концентрация ненасыщенных жирных кислот (Трунова, 2007; Репкина, 2014).

Решающее действие в механизмах устойчивости растений к действию низких температур оказывают антифризные белки, которые необратимо связываются с кристаллами льда, уменьшают их величину и сокращают количество центров нуклеации, тем самым тормозя рост льда внутри организма (Knight, Cheng, DeVries, 1991; Baardsnes, Kuiper, Davies, 2003; Leinala, Davies, Doucet, 2002; Pertaya, Marshall, DiPrinzio et al., 2007, Wierzbicki, Knight, Salter et al., 2008). Способность антифризных пептидов находиться в свободном состоянии в водных растворах, а затем необратимо связываться с водой в ее твердом состоянии является определяющим физическим свойством АФП. Механизм взаимодействия белка или углеводов со льдом еще не выяснен (Knight et al., 1991; Pertaya et al., 2007; Бильданова, Салина, Шумный, 2012). Хотя точно структура доменов, связывающихся со льдом, не описана, но известно, что обязательными для данного процесса являются именно гидрофильные взаимодействия. Также указывается

необходимым наличие остатков Thr (Baardsnes et al., 2003; Leinala et al., 2002; Wierzbicki et al., 2008). Антифризными свойствами обладают многие белки, среди которых белки дегидринов, аквапоринов и белки холодового шока (Аллагурова и др., 2004; Бужко и др., 2004; Hara, 2010). В частности, наблюдается накопление гидрофильных, осмопротекторных белков – дегидринов, принадлежащих к LEA белкам (Hara, 2010., Kosova, Prasil, Vitamvas, 2010; Svensson, Ismail, Palva, Close, 2002; Перк, Татарина, Пономарев, Васильева, Бубякина, 2017). Они предотвращают дегидратацию белков и препятствуют потере воды клеткой, стабилизируя клеточные мембраны при обезвоживании (Svensson et al., 2002; Hara, 2010). Аквапорины способствуют увеличению проницаемость мембран, что обеспечивает быстрый отток воды из клеток при внеклеточной кристаллизации льда (Титов, Таланова, 2009; Бужко, Шестакова, Трофимова, Холодова, Кузнецов, 2004). При действии холода происходит также накопление гидрофильного белка холодового шока – COR15, который повышает криостабильность мембран (Трунова, 2007). Белки десатуразы способствуют сохранению функциональной активности липидного слоя при низких температурах (Нарайкина, Синькевич, Дерябин, Трунова, 2018; Петров, Софронова, Бубякина, Перк, Татарина, Пономарев, Чепалов, Охлопкова, Васильева, Максимов, 2011; Миронов, Максимов, Максимов, Лось, 2012).

В последние годы исследователями описано множество генов, которые с различной степенью вероятности кодируют белки, непосредственно участвующие в биохимических, физиологических и морфологических адаптивных изменениях, возникающих под воздействием низких температур (Чиркова, 2002; Yamaguchi-Shinozaki, Shinozaki, 2006; Theocharis et al., 2012; Chinnusamy, Zhu, Zhu, 2006; Chinnusamy, Zhu, Zhu, 2007; Ning Xiao, 2018; Kozlovskaya, Biryuk, 2003; Таланова, Титов, Топчиева, Малышева, Венжик, Фролова, 2009; Qiang, 2018; Ohno, Takumi, Nakamura, 2001). Проведена классификация генов, определяющих устойчивость к абиотическим стрессам (Колодяжная 2009).

Детально изучена гормональная регуляция и устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды абиотической природы (Титов, Таланова, 2009). Показано, что при неблагоприятных условиях возрастает количество абсцизовой кислоты, этилена, жасмоновой кислоты, изменяется соотношение фитогормонов (Qiang Li, Brook Byrns, 2018). Отмечено, что под влиянием абсцизовой кислоты происходит увеличение коэффициента гранальности хлоропластов, что сопровождается значительным увеличением холодоустойчивости растений (Вежник, Таланова, Титов, 2015). Фитогормоны могут регулировать экспрессию генов стрессовых белков. С другой стороны, компоненты антиоксидантной системы контролируют метаболизм фитогормонов. Поэтому определение степени напряжённости перекисного окисления липидов и антиоксидантного статуса в зависимости от эндогенного уровня фитогормонов в ответ на стрессовое воздействие может являться маркерным признаком стрессоустойчивости растений земляники садовой. Тем не менее, механизмы адаптации растений к комплексному действию неблагоприятных факторов разной природы остаются малоизученными. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования механизмов адаптации растений к гипотермии, в частности ягодных культур. Ягодные культуры изучены значительно меньше, что представляет определенную трудность в анализе и сопоставлении результатов. В настоящее время при выявлении устойчивости земляники садовой к низкотемпературным стрессорам в осенне-зимний период приоритетными методами остаются классические, как основа надежной и оперативной оценки.

Известно, что зимостойкость земляники садовой начинает формироваться задолго до завершения вегетации и во многом зависит от общего состояния растений в предыдущем вегетационном периоде: растения должны вступать в период покоя хорошо развитыми,



удобренными, защищенными от болезней и вредителей, тогда они меньше повреждаются морозом, чем растения ослабленные. Исследования, проведенные на землянике, показали, высокая адаптационная способность растений земляники к повреждающим факторам осенне-зимнего периода связана с увеличением соотношения связанной и свободной воды, содержания аминокислоты пролин (Luo et al., 2011) и низкомолекулярных водорастворимых белков в листьях. Количество сахаров увеличивается с сентября по октябрь, а в ноябре снижается, вероятно, из-за расходования на биосинтез других защитных соединений (Прудников, Ожерельева, Кривушина, Зубкова, 2017; Прудников, Кривушина, Зубкова, 2018).

Искусственное промораживание обеспечивает возможность скрининга генотипов для определения потенциала зимостойкости (Lindén, Palonen, Hytönen, 2002; Ожерельева, Зубкова, 2017). Анализ результатов искусственного промораживания в контролируемых условиях показал, что достаточно зимостойкие сорта, выведенные в Брянском опорном пункте С. Д. Айтжановой (2002) и скандинавский сорт Sara при снижении температуры в начале декабря до  $-15^{\circ}\text{C}$  не имели значительных повреждений. При  $-20^{\circ}\text{C}$  эти сорта имели 3 балла поражения, в то время как другие имели 4,5 балла или погибли полностью. Возвратные морозы после оттепелей наиболее опасны в феврале, когда земляника выходит из состояния покоя и устойчивость у земляники резко снижается. Сорта Соловушка и Sara после моделирования возвратных морозов и оттепелей в декабре и январе имели незначительные повреждения, в феврале – 3,5 балла, в то время как остальные изучаемые сорта сильно повредились морозом (Ожерельева, Зубкова, 2017). Полученные данные коррелируют с показателями накопления некоторых осмопротекторных соединений в листьях земляники в осенне-зимний период (Прудников, Ожерельева, Зубкова, Кривушина, 2017; Прудников, Кривушина, Зубкова, 2018).

Однако многие аспекты устойчивости земляники садовой к абиотическим факторам зимне-весеннего периода до настоящего времени остаются недостаточно выясненными, а некоторые положения и спорными. В этой связи необходимо расширять и углублять исследования по изучению физиологических и биохимических параметров устойчивости земляники садовой.

В целом, обобщая литературные данные, можно сказать, что исследование зимостойкости земляники является одним из важных направлений садоводства. Традиционным методом является скрининг генотипов методом искусственного промораживания. Выделены генотипы, имеющие высокие показатели зимостойкости. Данные, полученные при изучении изменения биохимического состава листьев в осенний период подтверждают основную тенденцию увеличения содержания пролина, низкомолекулярного белка и сахаров при подготовке к зиме. Для более детального и углубленного изучения физиолого-биохимических и генетических процессов зимостойкости земляники садовой необходимы дальнейшие исследования.

### **Литература**

1. Аллагулова Ч.Р., Гималов Ф.Р., Шакирова Ф.М., Вахитов В.А. Дегидрины растений: их структура и предполагаемые функции // Биохимия. 2003. Т. 68, №9. С. 1157-1165.
2. Айтжанова С.Д. Селекция земляники в юго-западной части Нечерноземной зоны России: дис. ... док. с.-х. наук. Брянск, 2002. 398 с.
3. Бильданова Л.Л., Салина Е.А., Шумный В.К. Основные свойства и особенности эволюции антифризных белков // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2012. Т. 16, № 1. С. 250-270.

4. Бужко К.Н., Жесткова И.М., Трофимова Н.С., Холодова В.П., Кузнецов В.В. Изменение содержания аквапоринов в клеточных мембранах *Mesembryanthemum crystallinum* при переходе с С3-типа фотосинтеза на САМ // Физиология растений, 2004. Т. 51, № 6. С. 887-895.
5. Венжик Ю.В., Таланова В.В., Титов А.Ф. Ультраструктурная трансформация хлоропластов в листьях пшеницы в процессе адаптации к холоду // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий. Петрозаводск., 2015. С. 98.
6. Говорова Г.Ф., Говоров Д.Н. Земляника: прошлое, настоящее, будущее. М.: 2004. 347 с.
7. Джавадиан Н., Каримзаде Г., Мафузи С., Ганати Ф. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы // Физиология растений, 2010. Т. 57, № 4. С. 580-588.
8. Козловская З.А. Ярмолич С.А., Марудо Г.М. Методика ускоренной оценки зимостойкости яблони с использованием прямого промораживания // Плодоводство, 2008. Т. 20. С. 265-276.
9. Колодяжная Я.С., Куцоконь Н.К., Левенко Б.А., Сютикова О.С., Рахметов Д.Б., Кочетов А.В. Трансгенные растения, толерантные к абиотическим стрессам // Цитология и генетика, 2009. Т. 43, № 2. С. 72-93.
10. Миронов К.С., Максимов Е.Г., Максимов Г.В., Лось Д.А. Обратная связь между текучестью мембран и транскрипцией гена *desB*, кодирующего  $\omega$ 3-десатуразу жирных кислот у цианобактерии *Synechocystis* // Молекулярная биология, 2012. Т. 46, №1. С.147-155.
11. Нарайкина М.С., Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Активность нейтрализующих пероксид водорода ферментов при низкотемпературном закаливании растений картофеля, трансформированного геном *des A Δ 12*-ацил-липидной десатуразы // Физиология растений. 2018. Т.65, № 5. С.340-347.
12. Ожерельева З.Е., Зубкова М.И. Морозостойкость сортов земляники в контролируемых условиях // Плодоводство и ягодоводство России, 2017. Т. 48, № 1. С. 183-186.
13. Петров К.А., Софронова В.Е., Бубякина В.В., Перк А.А., Татарина Т.Д., Пономарев А.Т., Чепалов В.А., Охлопкова Ж.М., Васильева И.В., Максимов Т.Х. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 6. С. 866-875.
14. Перк А.А., Татарина Т.Д., Пономарев А.Г., Васильева И.В., Бубякина В.В. Дегидрины в формировании криоустойчивости древесных растений в условиях экстремальных температур Якутии // Современные аспекты структурно-функциональной биологии растений: от молекул до экосистем. Орел: ОГУ им. И.С. Тургенева, 2017. С. 303-311.
15. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учебное пособие. М.: КДУ, 2007. 140 с.
16. Прадедова Е.В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 2. С. 177-185.
17. Прудников П.С. Ожерельева З.Е., Кривушина Д.А., Зубкова М.И. Особенности накопления протекторных соединений и изменение фракционного состава воды в листьях *Fragaria ananassa* Duch. в осенний период // Современные аспекты структурно-функциональной биологии растений: от молекул до экосистем. Орел: ОГУ им. Тургенева, 2017. С. 226-236.
18. Прудников П.С., Кривушина Д.А., Ожерельева З.Е., Гуляева А.А. Действие отрицательной температуры на активность компонентов антиоксидантной системы и

- интенсивность ПОЛ *Prunus avium* L. // Научно-методический электронный журнал «Концепт». 2017. Т. 31. С. 1256–1260. URL: <http://e-koncept.ru/2017/970266.htm>. (дата обращения 18.02.2019).
19. Прудников П.С., Кривушина Д.А., Гуляева А.А. Компоненты антиоксидантной системы и интенсивность ПОЛ *Prunus Cerasus* L. при действии гипертермии и засухи // Селекция и сорторазведение садовых культур. 2016. Т. 3. С. 116-119.
  20. Прудников П.С., Кривушина Д.А., Зубкова М.И. Сравнительная характеристика сортов земляники садовой на основе накопления протекторных соединений в осенний период // Селекция и сорторазведение садовых культур. 2018. Т. 5, № 1. С.101-103.
  21. Радюкина Н.Л. Функционирование антиоксидантной системы дикорастущих видов растений при кратковременном действии стрессоров: дис. ... д-ра б. наук. М., 2015. 206 с.
  22. Репкина Н.С. Эколого-физиологическое исследование механизмов адаптации растений пшеницы к раздельному и совместному действию низкой температуры и кадмия: дис. ... к. б. наук. Петрозаводск, 2014. 158 с.
  23. Синькевич М.С., Нарайкина Н.В., Трунова Т.И. Процессы, препятствующие повышению активности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии // Физиология растений, 2011. Т.58, № 6. С.875-882.
  24. Стольникова Н.П. Культура земляники в Западной Сибири. Барнаул: ИП Колмогоров И.А., 2014. 182 с.
  25. Таланова В.В., Титов А. Ф., Топчиева Л.В., Малышева И.Е., Венжик Ю.В., Фролова С.А. Экспрессия генов транскрипционного фактора WRKY и стрессовых белков у растений пшеницы при холодовом закаливании и действии АБК // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 5. С.776-782.
  26. Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Малышева И.Е., Венжик Ю.В., Фролова С.А. Экспрессия генов транскрипционного фактора WRKY и белков холодового шока у растений пшеницы при холодовой адаптации // Доклады академии наук. Общая биология. 2008. Т. 423, № 4. С. 567-569.
  27. Титов А.Ф., Таланова В.В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 206 с.
  28. Трунова Т.И. Растения и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
  29. Чиркова Т.Ф. Физиологические основы устойчивости растений. СПб: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 244 с.
  30. Шокаева Д.Б. Биологические основы и закономерности плодоношения земляники. Орел, 2006. 183 с.
  31. Ahmad P., Sarwat M., Sharma S. Reactive Oxygen Species, Antioxidants and Signaling in Plants // Journal of Plant Biology. 2008. V. 51. P. 167-173. <https://doi.org/10.1007/BF03030694>
  32. Alia, Saradhi P.P., Mohanty P. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical induced photodamage // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. 1997. V. 38, N. 2-3. P. 253-257. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(96\)07470-2](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(96)07470-2)
  33. Alonso A., Queiroz C.S., Magalhaes A.C. Chilling Stress Leads to Increased Cell-Membrane Rigidity in Roots of Coffee (*Coffea arabica* L.) Seedlings // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes. 1997. V. 1323, N. 1. P. 75-84. [https://doi.org/10.1016/S0005-2736\(96\)00177-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2736(96)00177-0)
  34. Apel K., Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction // Annual Review of Plant Biology. 2004. V. 55. P. 373-399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>



35. Baardsnes J., Kuiper M.J., Davies P.L. Antifreeze protein dimer: when two ice-binding faces are better than one // *Journal of Biological Chemistry*. 2003. V. 278. № 40. P. 38942-38947. <https://doi.org/10.1074/jbc.M306776200>
36. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // *Annals of Botany*. 2003. V. 91, N. 2. P.179–194. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf118>
37. Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.K. Gene regulation during cold acclimation in plants // *Physiologia Plantarum*. 2006. V. 126, N. 1. P. 52-61. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00596.x>
38. Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.K. Cold stress regulation of gene expression in plants // *Trends in Plant Science*. 2007. V. 12, № 10. P. 290-295. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.07.002>
39. Cvikrová M., Gemperlová L., Matřincová O., Vanková R. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in prolineover-producing tobacco plants // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. V. 73. P. 7-15. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.08.005>
40. Grigorova B., Vaseva I., Demirevska K., Feller U. Combined drought and heat stress in wheat: changes in some heat shock proteins // *Biologia Plantarum*. 2011. V. 55, № 1. P. 105-111. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0014-x>
41. Gusta L.V., Wisniewski M. Understanding plant cold hardiness: an opinion // *Physiologia Plantarum*. 2012. V. 147, N. 1. P. 4-14. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x>
42. Hara M. The multifunctionality of dehydrins: an overview // *Plant Signaling & Behavior*. 2010. V. 5, № 5. P. 1-6. <https://doi.org/10.4161/psb.11085>
43. Hurry V.M., Strand A., Tobiaeson M., Gardestrom P., Oquist G. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism and carbohydrate content // *Plant Physiology*. 1995. V. 109, N. 2. P. 697-706. <https://doi.org/10.1104/pp.109.2.697>
44. Hu X., Liu R., Li Y., Wang W., Tai F., Xue R., Li C. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress // *Plant Growth Regulation*. 2010. V. 60, N. 3. P. 225-235. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9436-2>
45. Knight C.A., Cheng C.C., DeVries A.L. Adsorption of alpha-helical antifreeze peptides on specific ice crystal surface planes // *Biophysical Journal*. 1991. V. 59, № 2. P. 409-418. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(91\)82234-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(91)82234-2)
46. Kosova K., Prasil I.T., Vitamvas P. Role of dehydrins in plant stress response // *Handbook of plant and crop stress* / Ed. Pessarakli M. Tucson: CRC Press, 2010. P. 239-285.
47. Kozlovskaya Z.A., Biryuk E. Application of peroxidase as a genetic marker to assess the apple adaptation to low temperatures // *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Series*. 2003. № 1. P. 9-13.
48. Kulkarni A.P. Lipxygenase a versatile biocatalyst for biotransformation of endobiotics and xenobiotics // *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2001. V. 58, № 12–13. P. 1805-1825. <https://doi.org/10.1007/PL00000820>
49. Leinala E.K., Davies P.L., Doucet D., Tyshenko M.G., Walker V.K., Jia Z. A beta-helical antifreeze protein isoform with increased activity: structural and functional insights // *Journal of Biological Chemistry*. 2002. V. 277, N. 36. P. 33349–33352. <https://doi.org/10.1074/jbc.M205575200>
50. Linden L., Palonen P., Hytonen T. Evaluation of three methods to assess winter hardiness of strawberry genotypes // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2002. V. 77, N 5. P. 580-588. <https://doi.org/10.1080/14620316.2002.11511542>

51. Luo Y., Tang H. Zhang Y. Production of reactive oxygen species and antioxidant metabolism about strawberry leaves to low temperatures // *Journal of Agricultural Science*. 2011. V. 3, N. 2. P. 89-96. <https://doi.org/10.5539/jas.v3n2p89>
52. Marcos R., Izquierdo Y., Velloso T., Kulasekaran S., Cascón T., Hamberg M., Castresana C. 9-Lipoxygenase-Derived Oxylipins Activate Brassinosteroid Signaling to Promote Cell Wall-Based Defense and Limit Pathogen Infection // *Plant Physiology*. 2015. № 169. P. 2324-2334. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00992>
53. Mittler R. Oxidative Stress, Antioxidants, and Stress Tolerance // *Trends in Plant Science*. 2002. V. 7, N. 9. P. 405-409. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
54. Ning Xiao, Yong Gao, Huangjum Qian, Qiang Gao, Yunyu Wu, Dongping Zhang, Xiaoxiang Zhang, Ling Yu, Yuhong Li, Cunhong Pan, Guangqing Liu, Changhai Zhou, Min Jiang, Niansheng Huang, Zhengyuan Dai, Chengzhi Liang, Zhou Chen, Jianmin Chen, Aihong Li. Identification of Genes Related to Cold Tolerance and a Functional Allele That Confers Cold Tolerance // *Plant Physiology*. 2018. № 177(3) P. 1108-1123. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00209>
55. Pham-Huy L.A., He H., Pham-Huy C. Free Radicals, Antioxidants in Disease and Health // *International journal of biomedical science: IJBS*. 2008. V. 4, N. 2. P. 89-96.
56. Pertaya N., Marshall C.B., DiPrinzio C.L. Wilen L., Thomson E.S., Wettlaufer J.S., Davies P.L., Braslavsky I. Fluorescence microscopy evidence for quasi-permanent attachment of antifreeze proteins to ice surfaces // *Biophysical Journal*. 2007. V. 92, № 10. P. 3663-3673. <https://doi.org/10.1529/biophysj.106.096297>
57. Shao H.B., Chu L. Y., Lu Z.H., Kang C.M. Primary Antioxidant Free Radical Scavenging and Redox Signaling Pathways in Higher Plant Cells // *International journal of biomedical science: IJBS*. 2008. V. 4, N. 1. P. 8-14.
58. Schulze W.X., Schneider T., Starck S., Martinoia E., Trentmann O. Cold acclimation induces changes in Arabidopsis tonoplast protein abundance and activity and alters phosphorylation of tonoplast monosaccharide transporters // *Plant Journal*. 2012. V. 69. P. 529-541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04812.x>
59. Smallwood M., Bowles D.J. Plants in a cold climate // *Philosophical transactions of the royal society of London. Series B: Biological Sciences*. 2002. V. 357, N. 1423. P. 831-847. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1073>
60. Svensson J., Ismail A.M., Palva E.T., Close T.J. Dehydrins. // *Cell and molecular responses to stress / Eds. Storey K.B., Storey J.M. Vol. 3. Amsterdam: Elsevier Press, 2002. P. 155-171.*
61. Schulze W.X., Schneider T., Starck S., Martinoia E., Trentmann O. Cold acclimation induces changes in Arabidopsis tonoplast protein abundance and activity and alters phosphorylation of tonoplast monosaccharide transporters // *Plant Journal*. 2012. V. 69. P. 529-541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04812.x>
62. Theocharis A., Clement C., Barka E.A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures // *Planta*. 2012. V. 235, N. 6. P. 1091-1105. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y>
63. Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses // *Annual Review of Plant Biology*. 2006. V. 57. P. 781-803. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105444>
64. Yuanyuan Ma., Zhang Yali, Lu Jiang, Shao Hongbo. Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress // *African Journal of Biotechnology*. 2009. V. 8, N. 10. P. 2004-2010.
65. Ohno R., Takumi S., Nakamura C. Expression of a Cold-Responsive Lt-Cor Gene and Development of Freezing Tolerance during Cold Acclimation in Wheat (*Triticum aestivum* L.) //

- Journal of Experimental Botany. 2001. V. 52, N. 365. P. 2367-2374. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.365.2367>
66. Li Q., Byrns B., Badawi M.A., Diallo A.B., Danyluk J., Sarhan F., Laudencia-Chingcuanco D., Zou J., Fowler D.B. Transcriptomic Insights into Phenological Development and Cold Tolerance of Wheat Grown in the Field // *Plant Physiology*. 2018. V. 176, N. 3. P. 2376-2394. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01311>
67. Wierzbicki A., Knight C.A., Salter E.A., Henderson C.N., Madura J.D. Role of nonpolar amino acid functional groups in the surface orientation-dependent adsorption of natural and synthetic antifreeze peptides on ice // *Crystal Growth & Design*. 2008. V. 8, N 9. P. 3420-3429. <https://doi.org/10.1021/cg8003855>

## References

1. Allagulova, Ch.R., Gimalov, F.R., Shakirova, F.M., & Vakhitov, V.A. (2003). The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry*, 68(9), 945-951. <https://doi.org/10.1023/A:1026077825584>
2. Aytzhanova, S.D. (2002). *Strawberry breeding in the south-west part of Non-Chernozem zone of Russia (Agri. Sci. Doc. Thesis)*. Bryansk State Agrarian Academy, Bryansk, Russia. (In Russian).
3. Bildanova, L.L., Salina, E.A., & Shumny, V.K. (2012). The main properties and evolutionary features of antifreeze proteins. *Vavilov journal of genetics and breeding*, 16(1), 250-270. (In Russian, English abstract).
4. Buzhko, K.N., Zhestkova, I.M., Trofimova, N.S., Kholodova, V.P., & Kuznetsov, V.V. (2004) Aquaporin Content in Cell Membranes of *Mesembryanthemum crystallinum* as Affected by Plant Transition from C<sub>3</sub> to CAM Type of Photosynthesis. *Russian Journal of Plant Physiology*, 51(6), 798–805. <https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000047829.39905.9d>
5. Vezhnik, Yu.V., Talanova, V.V., & Titov, A.F. (2015). Ultrastructural transformation of chloroplasts in wheat leaves during cold adaptation. In *Plants in conditions of global and local climatic and anthropogenic impacts* (p. 98). Petrozavodsk: Karelian Research Centre. (In Russian).
6. Govorova, G.F., & Govorov, D.N. (2004). *Strawberries: Past, Present, Future*. Moscow: Rosinformagrotech, (In Russian).
7. Dzhavadian, N., Karimzade, G., Mafuzi, S., & Ganaty, F. (2010). Cold-induced changes in enzyme activity and proline, carbohydrate and chlorophyll content in wheat. *Plant physiology*, 57(4), 580-588. (In Russian).
8. Kozlovskaya, Z.A., Yarmolich, S.A., & Marudo, G.M. (2008). Method of accelerated assessment of apple winter hardiness using direct freezing. *Fruit-growing*, 20, 265-276. (In Russian, English abstract).
9. Kolodyazhna, Ya.S., Kutsokon, N.K., Levenko, B.A., Syutikova, O.C., Rakhmetov, D.B., & Kochetov, A.V. (2009). Transgenic plants tolerant to abiotic stresses. *Cytology and Genetics*, 2, 72-93. (In Russian, English abstract).
10. Mironov, K.S., Maksimov, E.G., Maksimov, G.V., & Los, D.A. (2012). Feedback between fluidity of membranes and transcription of the desB gene for the ω<sub>3</sub>-desaturase in the cyanobacterium *Synechocystis*. *Molecular biology*, 46(1), 134-141. <https://doi.org/10.1134/S002689331201013X>
11. Naraikina, M.S., Sinkevich, M.S., Deryabin, A.N., Trunova, T.I. (2018). Activities of Hydrogen Peroxide-Scavenging Enzymes during Low-Temperature Hardening of Potato Plants Transformed by the desA Gene of Δ<sup>12</sup>-Acyl-Lipid Desaturase. *Russian Journal of Plant Physiology*. 65(5), 667-673. <https://doi.org/10.1134/S1021443718040064>

12. Ozherelieva, Z.E., & Zubkova, M.I. (2017). Frost resistance of strawberry varieties in controlled conditions. *Pomiculture & Small Fruits Culture in Russia*, 48(1), 183-186. (In Russian, English abstract).
13. Petrov, K.A., Sofronov, V.E., Bubyakina, V.V., Perk, A.A., Tatarinova, T.D., Ponomarev, A.T., Chepalov, V.A., Okhlopkova, Zh.M., Vasilieva, I.V., & Maksimov, T.H. (2011). Woody plants of Yakutia and low-temperature stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 58(6), 1011-1019. <https://doi.org/10.1134/S1021443711060148>
14. Perk, A.A., Tatarinova, T.D., Ponomarev, A.G., Vasilieva, I.V., & Bubyakina, V.V. (2017). Dehydrins in the formation of cryostability of woody plants under extreme temperatures of Yakutia. In *Modern aspects of structural and functional biology of plants: from molecules to ecosystems: Proc. Sci. Conf.* (pp. 303-311). Orel: Orel State University. (In Russian, English abstract).
15. Poleskaya, O.G. (2007). *Plant cell and active oxygen forms: manual*. Moscow : KDU. (In Russian).
16. Pradedova, E.V., Isheyeva, O.D., & Salyaev, R.K. (2011). Classification of the antioxidant defense system as the ground for reasonable organization of experimental studies of the oxidative stress in plants. *Russian Journal of Plant physiology*, 58(2), 210-217. <https://doi.org/10.1134/S1021443711020166>
17. Prudnikov, P.S., Ozherelieva, Z.E., Krivushina, D.A., & Zubkova, M.I. (2017). Features of the accumulation of protective compounds and changes in the fractional composition of water in leaves of *Fragaria ananassa* Duch. in autumn. In *Modern aspects of structural and functional biology of plants: from molecules to ecosystems: Proc. Sci. Conf.* (pp. 2226-236). Orel: Orel State University. (In Russian, English abstract).
18. Prudnikov, P.S., Krivushina, D.A., Ozherelyeva, Z.E., & Gulyaeva, A.A. (2017). The effect of negative temperature on the activity of the components of the antioxidant system and the intensity of the *Prunus avium* L. *Periodic scientific and methodological e-journal "Koncept"*, 31, 1256–1260. Retrieved from <http://e-koncept.ru/2017/970266.htm>. (In Russian).
19. Prudnikov, P.S., Krivushina, D.A., & Gulyaeva, A.A. (2016). Antioxidant system components and lipid peroxidation intensity of *Prunus Cerasus* L. under hyperthermia and drought. *Breeding and variety cultivation of fruit and berry crops*, 3, 116-119. (In Russian, English abstract).
20. Prudnikov, P.S., Krivushina, D.A., & Zubkova, M.I. (2018). Study the factious composition of water of the ordinary raspberry plants common at autumn period. *Breeding and variety cultivation of fruit and berry crops*, 5(1), 101-103. (In Russian, English abstract).
21. Radyukina, N.L. (2015). *Functioning of antioxidant system of wild plant species under short-term action of stressors (Biology Sci. Doctor Thesis)*. Timiryazev Institute of Plant Physiology, Moscow, Russia. (In Russian).
22. Repkina, N.S. (2014). *Ecological and physiological study of adaptation mechanisms of wheat plants to separate and combined impact of low temperature and cadmium (Biology Sci. Cand. Thesis)*. Petrozavodsk State University, Petrazovodsk, Russia. (In Russian).
23. Sinkevich, M.S., Naraikina, N.V., & Trunova, T.I. (2011). Processes hindering activation of lipid peroxidation in cold-tolerant plants under hypothermia. *Russian Journal of Plant physiology*, 58(6), 1020-1026. <https://doi.org/10.1134/S1021443711050232>
24. Stolnikova, N.P. (2014). *Strawberry crop in Western Siberia*. Barnaul : IP Kolmogorov I.A. (In Russian).
25. Talanova, V.V., Titov, A.F., Topchieva, L.V., Malysheva, I.E., Venzhik, Yu.V., & Frolova, S.A. (2009). Expression of WRKY transcription factor and stress protein genes in wheat plants



- during Cold Hardening and ABA Treatment. *Russian journal of plant physiology*, 56(5), 702-708. <https://doi.org/10.1134/S1021443709050173>
26. Talanova, V.V., Titov, A.F., Topchieva, L.V., Malysheva, I.E., Venzhik, Yu.V., & Frolova, S.A. (2008). Expression of genes encoding the WRKY transcription factor and heat shock proteins in wheat plants during cold hardening. *Doklady Biological Sciences*, 423(1), 440-442. <https://doi.org/10.1134/S0012496608060215>
  27. Titov, A.F., & Talanova, V.V. (2009). *Plant Tolerance and Phytohormones*. Petrazavodsk: Karelian Scientific Center of RAS. (In Russian).
  28. Trunova, T.I. (2007). *Plant and Low Temperature Stress*. Moscow: Nauka. (In Russian).
  29. Chirkova, T.F. (2002). *Physiological basis of plant resistance*. Saint Petersburg: SPb University Publ. (In Russian).
  30. Shokaeva, D.B. (2006). *Biological basis and patterns of strawberry fruiting*. Orel: Kartush. (In Russian).
  31. Ahmad, P., Sarwat, M., & Sharma, S. (2008). Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. *Journal of Plant Biology*, 51(3), 167-173. <https://doi.org/10.1007/BF03030694>
  32. Alia, Saradhi, P.P., & Mohanty, P. (1997). Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 38(2-3), 253-257. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(96\)07470-2](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(96)07470-2)
  33. Alonso, A., Queiroz, C.S., & Magalhaes, A.C. (1997). Chilling Stress Leads to Increased Cell-Membrane Rigidity in Roots of Coffee (*Coffea arabica* L.) Seedlings. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1323(1), 75-84. [https://doi.org/10.1016/S0005-2736\(96\)00177-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2736(96)00177-0)
  34. Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 373-399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
  35. Baardsnes, J., Kuiper, M.J., & Davies, P.L. (2003). Antifreeze protein dimer: when two ice-binding faces are better than one. *Journal of Biological Chemistry*, 278(40), 38942-38947. <https://doi.org/10.1074/jbc.M306776200>
  36. Blokhina, O., Virolainen, E., & Fagerstedt, K.V. (2003). Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 91(2), 179-194. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf118>
  37. Chinnusamy, V., Zhu, J., & Zhu, J.K. (2006). Gene regulation during cold acclimation in plants. *Physiologia Plantarum*, 126(1), 52-61. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00596.x>
  38. Chinnusamy, V., Zhu, J., & Zhu, J.K. (2007). Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends in Plant Science*, 12(10), 290-295. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.07.002>
  39. Cvikrova, M., Gemperlova, L., Matricova, O., & Vankova, R. (2013). Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 73, 7-15. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.08.005>
  40. Grigorova, B., Vaseva, I., Demirevska, K., & Feller, U. (2011). Combined drought and heat stress in wheat: changes in some heat shock proteins. *Biologia Plantarum*, 55(1), 105-111. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0014-x>
  41. Gusta, L.V., & Wisniewski, M. (2012). Understanding plant cold hardiness: an opinion. *Physiologia Plantarum*, 147(1), 4-14. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x>
  42. Hara, M. (2010). The multifunctionality of dehydrins: an overview. *Plant Signaling & Behavior*, 5(5), 1-6. <https://doi.org/10.4161/psb.11085>
  43. Hurry, V.M., Strand, A., Tobiason, M., Gardstrom, P., & Oquist, G. (1995). Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon



- metabolism and carbohydrate content. *Plant Physiology*, 109(2), 697-706. <https://doi.org/10.1104/pp.109.2.697>
44. Hu, X., Liu, R., Li, Y., Wang, W., Tai, F., Xue, R., & Li, C. (2010). Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regulation*, 60(3), 225-235. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9436-2>
45. Knight, C.A., Cheng, C.C., & DeVries, A.L. (1999). Adsorption of alpha-helical antifreeze peptides on specific ice crystal surface planes. *Biophysical Journal*, 59(2), 409-418. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(91\)82234-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(91)82234-2)
46. Kosova, K., Prasil, I.T., & Vitamvas, P. (2010). Role of dehydrins in plant stress response. In M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of plant and crop stress* (pp.239-285). Tucson: CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b10329-13>
47. Kozlovskaya, Z.A., & Biryuk, E. (2003). Application of peroxidase as a genetic marker to assess the apple adaptation to low temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Series*, 1, 9-13.
48. Kulkarni, A.P. (2001). Lipoxygenase a versatile biocatalyst for biotransformation of endobiotics and xenobiotics. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 58(12-13), 1805-1825. <https://doi.org/10.1007/PL00000820>
49. Leinala, E.K., Davies, P.L., Doucet, D., Tyshenko, M.G., Walker, V.K., & Jia, Z. (2002). A beta-helical antifreeze protein isoform with increased activity: structural and functional insights. *Journal of Biological Chemistry*, 277(36), 33349-33352. <https://doi.org/10.1074/jbc.M205575200>
50. Linden, L., Palonen, P., & Hytonen, T. (2002). Evaluation of three methods to assess winter-hardiness of strawberry genotypes. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 77(5), 580-588. <https://doi.org/10.1080/14620316.2002.11511542>
51. Luo, Y., Tang, H., & Zhang, Y. (2011). Production of reactive oxygen species and antioxidant metabolism about strawberry leaves to low temperatures. *Journal of Agricultural Science*, 3(2), 89-96. <https://doi.org/10.5539/jas.v3n2p89>
52. Marcos, R., Izquierdo, Y., Velloso, T., Kulasekaran, S., Cascon, T., Hamberg, M., & Castresana, C. (2015). 9-Lipoxygenase-Derived Oxylipins Activate Brassinosteroid Signaling to Promote Cell Wall-Based Defense and Limit Pathogen Infection. *Plant Physiology*, 169, 2324-2334. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00992>
53. Mittler, R. (2002). Oxidative Stress, Antioxidants, and Stress Tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405-409. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
54. Xiao, N., Gao, Y., Qian, H., Gao, Q., Wu, Y., Zhang, D., Zhang, X., Yu, L., Li, Y., Pan, C., Liu, G., Zhou, C., Jiang, M., Huang, N., Dai, Z., Liang, C., Chen, Z., Chen, J., & Li, A. (2018). Identification of Genes Related to Cold Tolerance and a Functional Allele That Confers Cold Tolerance. *Plant Physiology*, 177(3), 1108-1123. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00209>
55. Pham-Huy, L.A., He, H., & Pham-Huy, C. (2008). Free Radicals, Antioxidants in Disease and Health. *International journal of biomedical science: IJBS*, 4(2), 89-96.
56. Pertaya, N., Marshall, C.B., DiPrinzio, C.L. Wilen, L., Thomson, E.S., Wettlaufer, J.S., Davies, P.L., & Braslavsky, I. (2007). Fluorescence microscopy evidence for quasi-permanent attachment of antifreeze proteins to ice surfaces. *Biophysical Journal*, 92(10), 3663-3673. <https://doi.org/10.1529/biophysj.106.096297>
57. Shao H.B., Chu L. Y., Lu Z.H., Kang C.M. (2008). Primary Antioxidant Free Radical Scavenging and Redox Signaling Pathways in Higher Plant Cells. *International journal of biomedical science: IJBS*, 4(1), 8-14.

58. Schulze, W.X., Schneider, T., Starck, S., Martinoia, E., & Trentmann, O. (2012). Cold acclimation induces changes in Arabidopsis tonoplast protein abundance and activity and alters phosphorylation of tonoplast monosaccharide transporters. *Plant Journal*, 69, 529-541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04812.x>
59. Smallwood, M., & Bowles, D.J. (2002). Plants in a cold climate. *Philosophical transactions of the royal society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1423), 831-847. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1073>
60. Svensson, J., Ismail, A.M., Palva, E.T., & Close, T.J. (2002). Dehydrins. In K.B. Storey, J.M. Storey (Eds.) *Cell and molecular responses to stress* (Vol. 3, pp. 155-171). Amsterdam: Elsevier Press.
61. Schulze, W.X., Schneider, T., Starck, S., Martinoia, E., & Trentmann, O. (2002). Cold acclimation induces changes in Arabidopsis tonoplast protein abundance and activity and alters phosphorylation of tonoplast monosaccharide transporters. *Plant Journal*, 69, 529-541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04812.x>
62. Theocharis, A., Clement, C., & Barka, E.A. (2012). Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta*, 235(6), 1091-1105. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y>
63. Yamaguchi-Shinozaki, K., & Shinozaki, K. (2006). Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 781-803. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105444>
64. Yuanyuan, M., Yali, Z., Jiang, L., & Hongbo, Sh. (2009). Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress. *African Journal of Biotechnology*, 8 (10), 2004-2010.
65. Ohno, R., Takumi, S., & Nakamura, C. (2001). Expression of a Cold-Responsive Lt-Cor Gene and Development of Freezing Tolerance during Cold Acclimation in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany*, 52(365), 2367-2374. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.365.2367>
66. Li, Q., Byrns, B., Badawi, M.A., Diallo, A.B., Danyluk, J., Sarhan, F., Laudencia-Chingcuanco, D., Zou, J., & Fowler, D.B. (2018). Transcriptomic Insights into Phenological Development and Cold Tolerance of Wheat Grown in the Field. *Plant Physiology*, 176(3), 2376-2394. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01311>
67. Wierzbicki, A., Knight, C.A., Salter, E.A., Henderson, C.N., & Madura, J.D. (2008). Role of Nonpolar Amino Acid Functional Groups in the Surface Orientation-Dependent Adsorption of Natural and Synthetic Antifreeze Peptides on Ice. *Crystal Growth & Design*, 8(9), 3420-3429. <https://doi.org/10.1021/cg8003855>