

На правах рукописи



Ставицкая Злата Олеговна

**ПУТИ НАКОПЛЕНИЯ И РЕЦИРКУЛЯЦИИ  
АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ПЛОДАХ  
*MALUS BACCATA* (L.) BORKH. И ЕЁ ГИБРИДОВ F1**

1.5.21 – Физиология и биохимия растений

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Иркутск – 2026

Работа выполнена в лаборатории Физиолого-биохимической адаптации растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, г. Иркутск

**Научный руководитель:** Рудиковская Елена Георгиевна,  
кандидат биологических наук

**Официальные оппоненты:** Оленников Даниил Николаевич,  
доктор фармацевтических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, заведующий лабораторией медико-биологических исследований

Шеленга Татьяна Васильевна,  
кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова», ведущий научный сотрудник отдела биохимии и молекулярной биологии

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, г. Москва

Защита диссертации состоится «21» мая 2026 г. в 10:00 ч на заседании диссертационного совета 24.1.210.01 (Д 003.047.01), созданного при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук (СИФИБР СО РАН), по адресу: 664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, д. 132. Факс: (3952)510-754, e-mail: matmod@sifibr.irk.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте СИФИБР СО РАН: <http://www.sifibr.irk.ru/>

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, д. 132, а/я 317, Ученому секретарю Диссертационного совета.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2026 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Корогаева Наталья Евгеньевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Аскорбиновая кислота (АК), также известная как витамин С, является важным вторичным метаболитом растений. Она принимает участие в регуляции роста, цветения, вегетативной и репродуктивной дифференциации, влияет на водный обмен и формирование ответа на стрессоры (Smirnoff, 1999; Mazid et al., 2011; Bilska et al., 2019; Wu et al., 2024).

Основным путём синтеза АК у большинства растений, включая *Malus domestica* (Suckow) Borkh., считается путь Смирнова–Уилера (Smirnoff, Wheeler, 2000). Однако для растений может существовать несколько дополнительных путей биосинтеза АК, таких как, например, галактуроновый (путь «подхвата» пектина), гулозный, миоинозитоловый пути. (Smirnoff, Wheeler, 2000; Ishikawa et al., 2018; Тяпкина и др., 2019). В каждом из них задействованы разные метаболиты-предшественники синтеза АК: в L-галактозном пути – это D-глюкоза, L-галактоза, L-галактоно-1,4-лактон, в L-гулозном и миоинозитоловом – L-гулоно-1,4-лактон и миоинозитол, в пути «подхвата» пектина – D-галактуроновая кислота.

Содержание АК также зависит от процесса рециркуляции (рециклинга) АК, осуществляемого в аскорбат-глутатионовом цикле (Hogemans, 2000). Ключевыми ферментами рециркуляции АК являются монодегидроаскорбатредуктаза (МДГАР) и дегидроаскорбатредуктаза (ДГАР) (Li et al., 2008; Suekawa et al., 2018). Согласно современным данным, у *M. domestica*, ключевым регулятором рециркуляции в тканях плодов является ген *DHAR* и соответствующий ему фермент ДГАР (Mellidou, Kanellis, 2017; Li et al., 2011; Suekawa et al., 2018).

Организм человека не способен синтезировать витамин С, что делает его незаменимым нутриентом, поступающим с пищей. В регионах с суровым климатом обеспечение населения свежими фруктами и овощами в течение всего года затруднено. Несмотря на низкое содержание АК в плодах, около 0,04 мг/г сырого веса (Bianchi et al., 2020), регулярное употребление яблок в течение всего года делает их привлекательной и доступной альтернативой высоковитаминным, но менее доступным источникам АК.

В настоящее время яблоня занимает одно из первых мест по мировому объёму плодового производства среди других плодовых культур – более 95 млн. тонн за 2023 г. (FAOStat, 2023). Происходящая интенсификация садоводства влечет за собой необходимость быстрого совершенствования целого комплекса агротехнических характеристик плодовых деревьев и биохимического состава плодов. Актуальной тенденцией в селекции плодовых культур является их скрещивание с дикими аборигенными видами, несущими полезные признаки.

Для *M. domestica* перспективным донором полезных признаков является *M. baccata* (L.) Borkh. (яблоня сибирская). Помимо зимостойкости и устойчивости к некоторым грибным заболеваниям, она отличается крайне высоким содержанием АК в плодах (Fang et al., 2017; Stavitskaya et al., 2023). Гибриды *M. baccata* с *M. domestica* могут частично наследовать эти признаки,

в том числе накапливать высокое, более 1 мг/г содержание АК, что делает их плоды важными элементами функционального питания.

Однако данные о биохимическом составе, генетических и метаболических особенностях плодов *M. baccata*, фрагментарны и разрозненны. Информации о подробном изучении биохимического состава и метаболических особенностей плодов её гибридов также крайне мало. Следовательно, проведение предварительной селекции (пребридинга) в отношении *M. baccata*, включающее изучение особенностей биохимического состава плодов, в том числе накопление АК важно, как с фундаментальной точки зрения – для выявления особенностей метаболизма АК в плодах, так и с практической – для поиска перспективных генетических маркеров для отбора высоковитаминных гибридов.

В связи с этим **целью** данной работы было изучение особенностей синтеза, накопления и рециркуляции аскорбиновой кислоты в тканях плодов *Malus baccata* и её гибридов F1 на разных стадиях развития.

Для достижения этой цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. Изучить динамику накопления АК в тканях кожицы и мякоти *M. baccata* и её гибридов F1 с *M. domestica* на разных стадиях развития плодов.
2. Определить динамику экспрессии ключевых генов пути Смирнова-Уилера — ГДФ-Л-галактозофосфоорилазы (*GGP1*, *GGP3*) в тканях плодов по мере их созревания.
3. Определить динамику экспрессии основных генов рециркуляции АК — монодегидроаскорбатредуктазы (*MDHAR1*), дегидроаскорбатредуктазы (*DHAR3*) в тканях плодов по мере их созревания.
4. Проанализировать активность ферментов рециркуляции АК: монодегидроаскорбатредуктазы (МДГАР), дегидроаскорбатредуктазы (ДГАР), аскорбатпероксидазы (АПО) на разных стадиях развития плодов изучаемых генотипов.
5. Изучить динамику накопления предшественников синтеза АК (растворимых сахаров и пектинов) в тканях плодов изучаемых генотипов в процессе созревания плодов.
6. Провести модельный эксперимент («фидинг») для оценки вклада метаболитов-предшественников (D-глюкозы, L-галактозы, L-галактоно-1,4-лактона, L-гулоно-1,4-лактона, миоинозитола, глюкуроновой и галактуроновой кислот) в накопление АК в тканях плодов исследуемых генотипов.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. *M. baccata* (L.) Borkh. имеет отличную от *M. domestica* (Suckow) Borkh. стратегию накопления АК в плодах. В тканях *M. baccata* высокое содержание АК наблюдается уже на ранней стадии развития и продолжает увеличиваться до стадии зрелости, в то время как в тканях *M. domestica* на ранней стадии наблюдается низкое содержание АК и остается таковым до стадии зрелости.

2. Высокое содержание АК в тканях плодов *M. baccata* (L.) Borkh. обеспечивается высокой активностью фермента МДГАР, высоким уровнем экспрессии генов *GGP* и *MDHARI*, и наличием дополнительных путей синтеза АК – миоинозитонового и галактуринового.

**Научная новизна.** Впервые изучена динамика накопления АК в тканях *M. baccata* и её гибридов F1 на разных стадиях развития плодов: впервые определена относительная экспрессия генов *GGP1*, *GGP3*, *MDHARI*, *DHAR3*, изучена активность ферментов МДГАР, ДГАР, АПО, динамика накопления растворимых углеводов и пектинов при прохождении стадий развития плодов. Впервые установлено, что *M. baccata* имеет отличную от *M. domestica* стратегию накопления АК в плодах – увеличение содержания АК происходит уже на ранней стадии развития плода и продолжается до стадии зрелости. При этом к зрелости плодов *M. baccata* большее значение для накопления АК приобретает работа генов и ферментов системы рециркуляции.

Показано, что в результате скрещивания *M. baccata* с *M. domestica* в плодах гибридов происходило снижение содержания АК. Тем не менее, её содержание в плодах таких гибридов превышало аналогичный показатель в плодах *M. domestica*, при этом уменьшалось число возможных метаболических путей синтеза АК и изменялась их локализация в тканях. На основании полученных результатов предложен перспективный ген-кандидат *MDHARI* для маркерной селекции в целях получения плодов яблони с высоким содержанием АК.

**Методология исследования.** В работе были использованы следующие методы и подходы: высокоэффективная жидкостная хроматография (ВЭЖХ), газовая хроматография с масс-спектрометрическим детектором (ГХ-МС), ИК-спектрометрия, qRT-ПЦР, количественный спектрофотометрический анализ пектиновых фракций, спектрофотометрический анализ активности ферментов. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программ SigmaPlot 12.5 и Microsoft Office Excel 2016.

**Теоретическая и практическая значимость исследования.** Полученные результаты имеют важное фундаментальное значение для понимания особенностей путей биосинтеза и рециркуляции АК в тканях плодов *M. baccata* и её гибридов F1 с *M. domestica*.

Увеличение активности фермента МДГАР, в совокупности с повышенной экспрессией гена *MDHARI* и *GGP1* на этапе зрелости плодов могут служить маркерами высокого содержания АК плодах яблони. Тестирование плодов на наличие таких маркеров может значительно сократить процесс предварительного отбора и ускорить выведения новых сортов яблони.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на VI Международной конференции молодых ученых: биофизиков, биотехнологов, молекулярных биологов и вирусологов «OpenBio 2019» (Кольцово, 22–24 октября 2019 г.), IV Всероссийской конференции с международным участием «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 15–18 июня, 2021 г.), III Всероссийской конференции с участием иностранных ученых «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии»

(Листвянка, 21 августа–3 сентября 2022 г.), VI Всероссийской научной конференции с международным участием «Устойчивость растений и микроорганизмов к неблагоприятным факторам среды» (Большое Голоустное, 3–7 июля, 2023 г.), VIII Международной научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 24–27 сентября, 2025 г).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 13 работ, из них 4 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объём работы.** Диссертационная работа состоит из списка сокращений, введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, результатов исследования и их обсуждение, выводов и списка литературы, включающего 212 наименований, в том числе 185 на иностранном языке. Работа изложена на 137 страницах машинописного текста, содержит 36 рисунков и 10 таблиц.

**Личный вклад автора.** Диссертация написана автором самостоятельно. Автор лично принимал участие на всех этапах подготовки диссертационной работы: планирования и проведения экспериментов, статистической обработки данных, обобщения и интерпретации полученных результатов, а также в написании статей, опубликованных по результатам работы, апробации на конференциях.

Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований № 20-016-00091 А в рамках государственных заданий: № гос. регистрации – 121031300009-4, 122041100049-0 и Рег. № НИОКТР – 125021902487-9.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Объекты и методы исследования.** Объектами исследования служили плоды *M. baccata*, её гибридов F1 сорта Добрыня, Ранетка пурпуровая, Пальметта, плоды *M. domestica* сорта Чудное, Раннее Болоняева (рис. 1, табл. 1). Все генотипы были выращены на экспериментальном участке Биоресурсного центра СИФИБР СО РАН (52°16'с.ш., 104°17'в.д.). В качестве подвоя использовалась *M. baccata*.

Плоды отбирались на 3-х этапах развития: 1-й этап – 20-й день после образования завязи; 2-й этап – 50-й день после образования завязи; 3-й этап – биологическая зрелость. Сбор плодов осуществлялся в 2020, 2021 и 2022 гг.

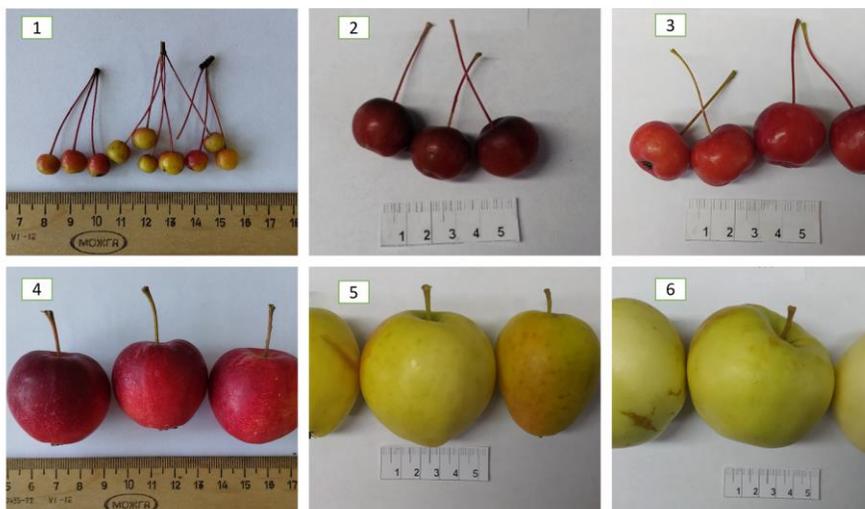
Значения среднесуточных температур, а также температурные минимумы и максимумы на протяжении периода вегетации соответствовали общей климатолого-фенологической характеристике месяцев года, характерной для места выращивания плодов. Количество осадков в разные годы эксперимента варьировало, однако это не оказало влияния на изучаемые параметры. Корреляции климатических параметров с содержанием АК не обнаруживали.

**Содержание АК** определяли методом ВЭЖХ на приборе Милихром А-02 (Эконова, Новосибирск). Для построения калибровочной кривой использовали стандартный образец L-аскорбиновой кислоты (Sigma-Aldrich, USA). Идентификацию проводили сравнением времени удерживания АК в пробах со стандартным образцом и методом добавок.

Содержание растворимых сахаров исследовали методом ВЭЖХ на приборах Shimadzu LC-10 ATvr (Япония), Милихром А-02 (Россия). Целевые соединения идентифицировали по времени удерживания стандартных образцов, а также методом добавок. Калибровочные кривые строили по известным концентрациям сахарозы, сорбитола, фруктозы, глюкозы. В качестве подтверждающего метода использовали ГХ-МС.

**Таблица 1.** Сведения о происхождении объектов исследования

| Генотип            | Гибридность (поколения) | Родительские сорта   | Авторы сорта                               |
|--------------------|-------------------------|--|--|
| <i>M. baccata</i>  | –                       | –  | –  |
| Добрыня            | F1                      | <i>M. baccata</i> × Коробовка                              | С.Н. Любочко, Н.Н. Тихонов, А.С. Толмачева |
| Пальметта          | F1                      | Бельфлер-китайка × <i>M. baccata</i>                       | В.Н. Васильева, Н.В. Моисеева              |
| Ранетка пурпуровая | F1                      | Происхождение сорта неизвестно                             | –  |
| Чудное             | <i>M. domestica</i>     | Гибрид (Уральское зимнее × 11-20-12) × Выдубецкая плакучая | М.А. Мазунин                               |
| Раннее Болоняева   | <i>M. domestica</i>     | Абориген × Амурское красное                                | А.В. Болоняев, К.Л. Стефанский             |



**Рисунок 1.** Объекты исследования – плоды генотипов *Malus baccata* (1), Добрыня (2), Ранетка пурпуровая (3), Пальметта (4), *M. domestica*: Чудное (5), Раннее Болоняева (6).

Содержание триметилсилильных производных сахаров определяли методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS (Agilent Technology, США). Для идентификации использовали сравнение времени их удерживания со временем удерживания стандартов, а также библиотеку масс-спектров NIST08.

**Содержание пектиновых веществ** анализировали спектрофотометрическим методом на приборе Hitachi U-1100 при длине волны 535 нм. Степень этерификации (СЭ) образцов пектина оценивали методом ИК-спектрофотометрии на приборе FT-IR Spectrum One (Perkin Elmer, США), с использованием программы Quant+.

Максимальную **активность дегидроаскорбатредуктазы** (EC 1.8.5.1), **аскорбатпероксидазы** (EC 1.11.1.11) и **монодегидроаскорбатредуктазы** (EC 1.6.5.4) измеряли спектрофотометрическим методом на микропланшетном ридере Infinite M200 PRO (Tecan Group Ltd., Швейцария) с использованием плоскодонных микропланшет UV-Star (Greiner Bio-One GmbH, Германия).

Для изучения были выбраны гены *MdMDHAR1-1*, *MdDHAR3-3*, *MdGGP1*, *MdGGP3*. Для экспрессии этих генов показана взаимосвязь с накоплением АК в зрелых плодах *M. domestica* (Li et al., 2011; Mellidou et al., 2012). Суммарную РНК выделяли из тканей плодов с использованием набора Spectrum Plant Total RNA в соответствии с инструкциями производителя (Sigma-Aldrich, США). Чистоту и количество выделенной суммарной РНК определяли с помощью нанофотометра NP80 (Implen, Германия). Первую цепочку кДНК синтезировали из 1 мкг суммарной РНК с помощью обратной транскриптазы RevertAid (Thermo Fisher Scientific, Литва) в соответствии с инструкциями производителя с использованием олиго (dT) праймеров.

**qRT-ПЦР** проводили с использованием сенсорной системы обнаружения ПЦР в реальном времени CFX96 (Bio-Rad, США) с qPCRmix-HS SYBR (Evrogen, Россия). Геноспецифичные последовательности праймеров тестируемых генов перечислены в Таблице 2. Транскрипты eIF-4A были использованы для стандартизации образцов кДНК различных генов (Zubini et al., 2007). Полученные данные были проанализированы с использованием метода ddCT в программном обеспечении Bio-Rad CFX Manager (Bio-Rad Laboratories).

Статистическую обработку экспериментальных данных осуществляли с использованием пакета статистического анализа в среде Microsoft Office Excel 2016, SigmaPlot 12.5. Эксперимент по определению содержания АК, растворимых углеводов тканей и пектинов проводили в 3-х биологических повторностях ( $n = 3$ ). Эксперимент по определению удельной активности ферментов проводили в 3-х биологических и 9–12 аналитических повторностях ( $n = 9–12$ ). Эксперимент по определению уровня экспрессии генов проводили в 4-х биологических повторностях ( $n = 4$ ). Биологической повторностью считали ткани одного плода. Полученные данные представляли в виде средней арифметической, а разброс значений – в виде стандартного отклонения или стандартной ошибки среднего. С помощью критерия

Шапиро-Уилка проверяли нормальность распределения. Различия между экспериментальными данными считали статистически значимыми при  $p \leq 0,05$ ,  $p \leq 0,01$ ,  $p \leq 0,001$ . При нормальном распределении для доказательства наличия значимых различий между средними использовали парный двухвыборочный t-тест. Для отличающихся от нормального распределения данных наличие значимых различий рядами данных доказывали с помощью теста Манна-Уитни. Для корреляционного анализа использовали коэффициент Спирмана.

**Таблица 2.** Нуклеотидная последовательность праймеров изученных генов

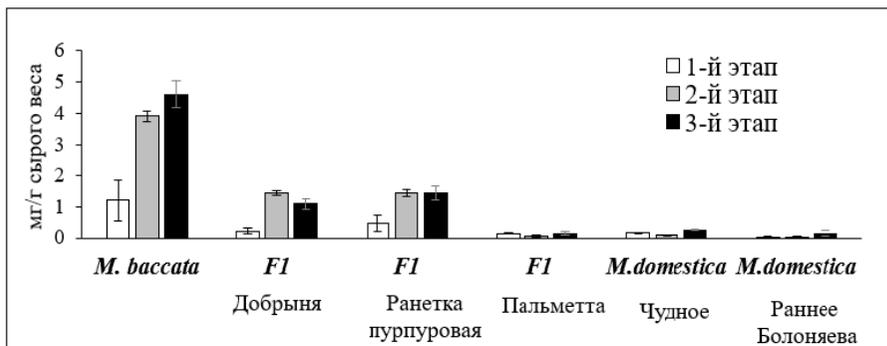
| Ген                                 | Кодируемый фермент            | Праймерная последовательность  | No. Gen Bank |
|-------------------------------------|-------------------------------|--|--------------|
| <i>MdMDHAR1-1 (MDHAR1)</i>          | Монодегидроаскорбат-редуктаза | F:5'GAGAGAGATTGCTTCCTGACTGTACAA-3'<br>R:5'GGGGATCAGCGTTAACATTTCAAGTGT-3' | XM_08393540  |
| <i>MdDHAR3-3 (DHAR3)</i>            | Дегидроаскорбат-редуктаза     | F:5'-AACCCCTCACGGTGGCAATGGTT-3'<br>R:5'CCGAGCTTGTGGGAACAGTGGT-3'         | XM_08370485  |
| <i>MdGGP1 (GGP1)</i>                | ГДФ-L-галактозофосфорилаза    | F:5'-TGAAGGTCTCTGAGCTTCTGATATCCT-3'<br>R:5'-TATGCAGGCATCAGAGAGGTTAA-3'   | NM_01293885  |
| <i>MdGGP3 (GGP3)</i>                | ГДФ-L-галактозофосфорилаза    | F:5'-CAGTTTAACGAAGGATGGAGTAGGGATT-3'<br>R:5'-TCCTCCTCATCCATCCAATAA-3'    | XM_08385175  |
| <i>MdelF-4A-8 (Референсный ген)</i> | Фактор инициации трансляции   | F:5'CTTCATCGTATTGGACGAAGTGGTAGA-3'<br>R:5'TGTCATAGAGCATTCTCTCGTCGTT-3'   | XM_08394156  |

Примечание: F – прямая грунтовка и R – обратная грунтовка.

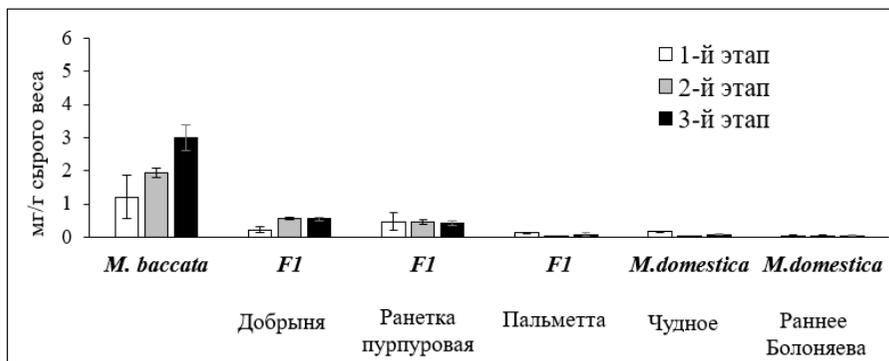
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Содержание АК в тканях на разных стадиях развития плода.** В тканях *M. baccata* уже на 1-м этапе развития плодов наблюдали высокое, более 1 мг/г сырого веса, содержание АК (рис. 2, 3). В тканях плодов генотипов Ранетка пурпуровая и Добрыня содержание АК не подвергалось значительным изменениям после 2-го этапа развития плодов. В тканях плодов генотипов Пальметта, Чудное, Раннее Болоньева отмечали низкий уровень АК на всех этапах развития плодов.»

В тканях всех изученных генотипов не было выявлено эффекта резкого снижения содержания АК к началу 2-го этапа развития плодов, как это описано для *M. domestica* в работах Li et al. (2008) и Fang et al. (2017). Можно предположить, что динамика изменения содержания АК в процессе развития плодов яблони является видо- и сортоспецифичной.



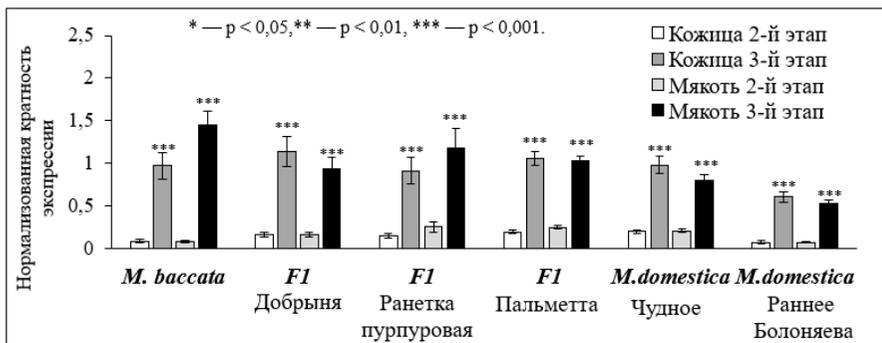
**Рисунок 2.** Динамика накопления АК в кожице плодов *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.



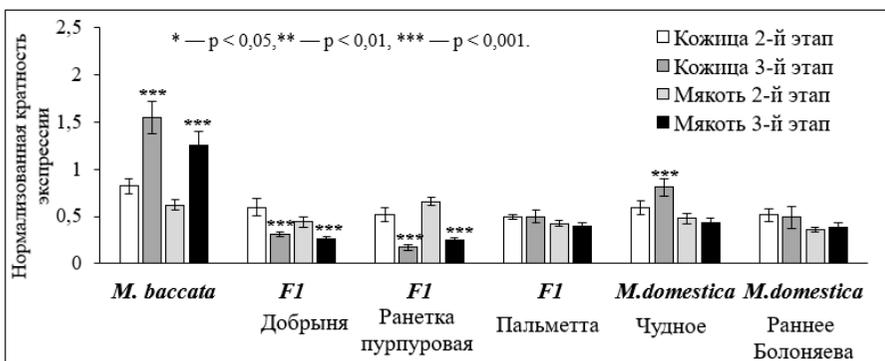
**Рисунок 3.** Динамика накопления АК в мякоти плодов *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.

**Относительная экспрессия генов *GGP1*, *GGP3*, *DHAR3*, *MDHAR1* в тканях на разных стадиях развития плодов.** Во всех типах тканей всех генотипов наблюдали значительное увеличение относительной экспрессии гена *GGP3* к зрелости, однако корреляции с содержанием АК не обнаруживали (рис. 4). В тканях плодов *M. baccata* на этапе зрелости наблюдали увеличение относительной экспрессии *GGP1* более чем в 2 раза, которое сопровождалось увеличением содержания АК в тканях плодов (рис. 5). В тканях генотипов Добрыня и Ранетка пурпуровая к зрелости происходило уменьшение относительной экспрессии *GGP1*. В кожице генотипа Чудное экспрессия увеличивалась примерно в 1,5 раза к зрелости, однако значимого увеличения АК при этом не обнаруживали.

Исходя из полученных результатов можно предположить, что значительное увеличение экспрессии гена *GGP1* может являться косвенным показателем, ассоциированным с накоплением высокого уровня АК.



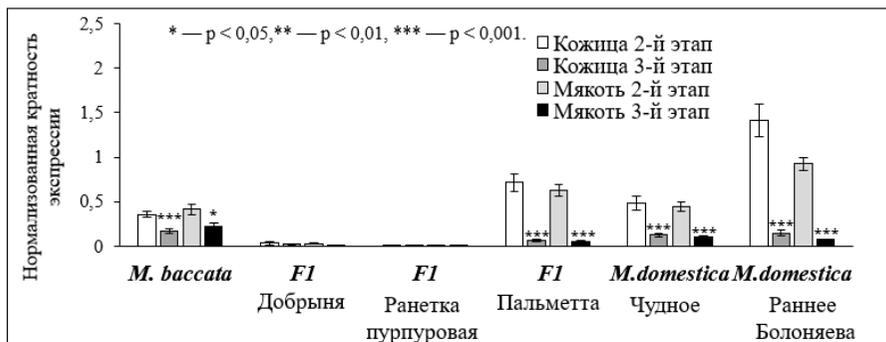
**Рисунок 4.** Динамика относительной экспрессии *GGP3* в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м и 3-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.



**Рисунок 5.** Динамика относительной экспрессии *GGP1* в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м и 3-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.

В тканях плодов *M. baccata* экспрессия *DHAR3* к зрелости снижалась примерно в 2 раза (рис. 6). В тканях плодов генотипов Добрыня и Ранетка пурпуровая наблюдали минимальную относительную экспрессию гена *DHAR3* и её достоверного снижения к зрелости не происходило. Относительная экспрессия *DHAR3* значительно снижалась в тканях плодов генотипа Раннее Болоняева – более чем в 10 раз, генотипа Пальметта – более чем в 11 раз, генотипа Чудного – более чем в 4 раза.

Исходя из результатов эксперимента можно сделать предположение, что *DHAR3* играет доминирующую роль в регуляции рециркуляции АК на 2-й стадии развития плодов низковитаминных генотипов, таких как Пальметта, Чудное, Раннее Болоняева, однако не является показателем высокого содержания АК.

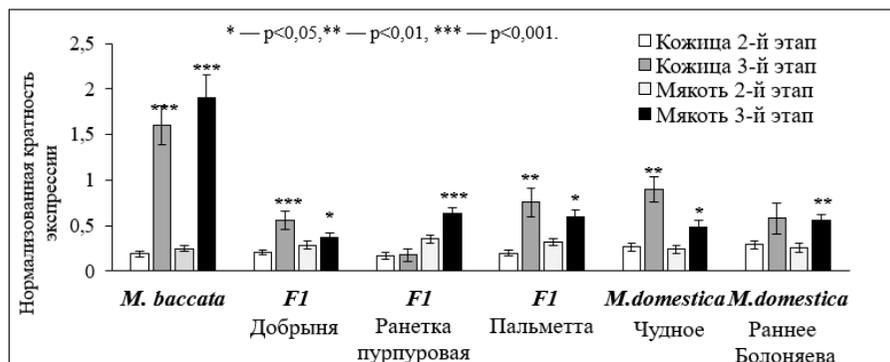


**Рисунок 6.** Динамика относительной экспрессии *DHAR3* в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* 2-м и 3-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.

Относительная экспрессия *MDHAR1* на 3-м этапе в тканях плодов *M. baccata* более чем в 7 раз превышала таковую у остальных генотипов (рис. 7).

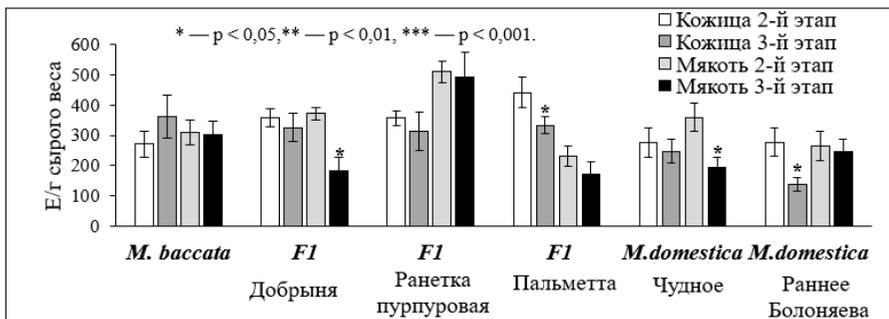
Экспрессия *MDHAR1* в плодах *M. baccata* коррелировала с содержанием АК, коэффициент корреляции составил 0,75.

По результатам этого эксперимента можно предположить, что увеличение экспрессии *MDHAR1* в несколько раз является одним из признаков, связанных с высоким содержанием АК в созревших плодах. Что, в свою очередь, делает *MDHAR1* перспективным геном-кандидатом для маркерной селекции.



**Рисунок 7.** Динамика относительной экспрессии *MDHAR1* в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м и 3-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.

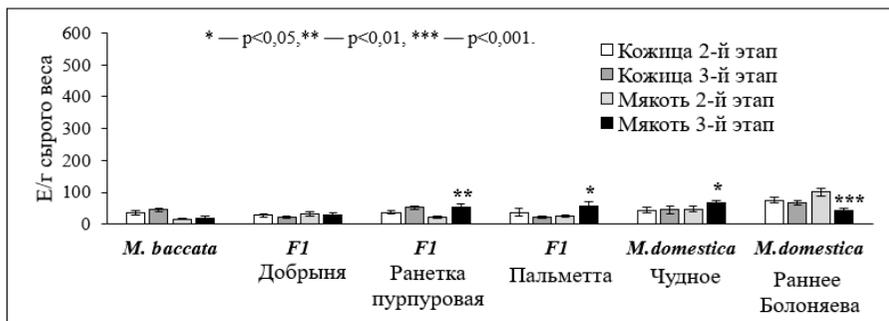
**Анализ активности ферментов рециклинга АК в тканях на разных стадиях развития плодов.** На всех этапах развития плодов фермент АПО имел повышенную относительно других ферментов удельную активность (рис. 8). Корреляции содержанием АК не обнаруживали.



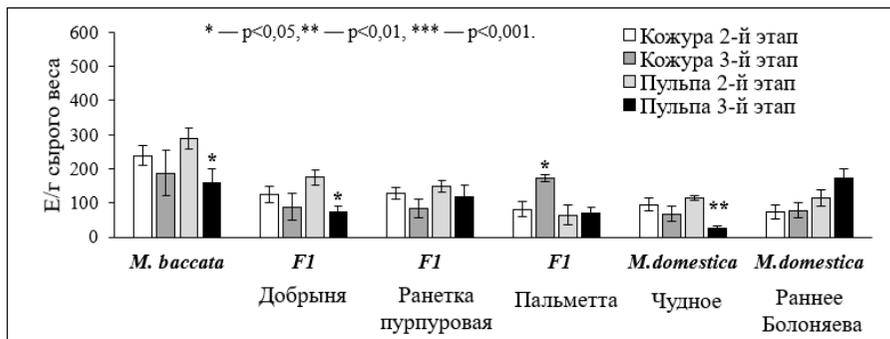
**Рисунок 8.** Динамика удельной активности АПО в тканях плодов *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м и 3-м этапах развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.

Повышенная активность ДГАР наблюдалась в тканях плодов представителей *M. domestica* (рис. 9). В тканях плодов *M. baccata*, напротив, наблюдалась повышенная активность МДГАР (рис. 10).

Во всех тканях плодов *M. baccata* повышенная активность МДГАР коррелировала с содержанием АК ( $K = 0,72$ ). Экспрессия гена *MDHAR1* в тканях плодов *M. baccata* на этапе зрелости также была повышенной.



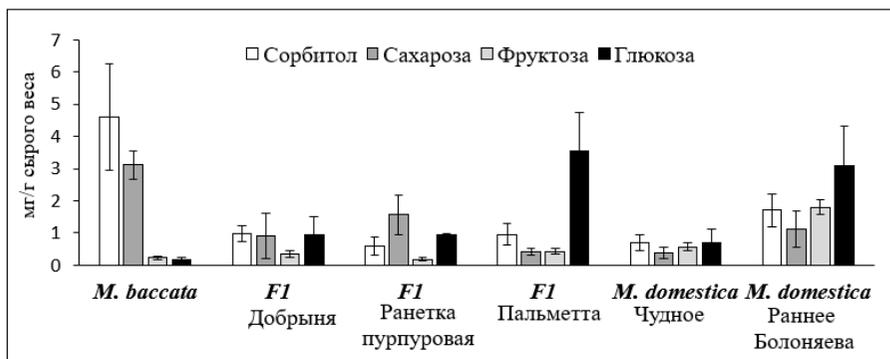
**Рисунок 9.** Динамика удельной активности фермента ДГАР в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м и 3-м этапах развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.



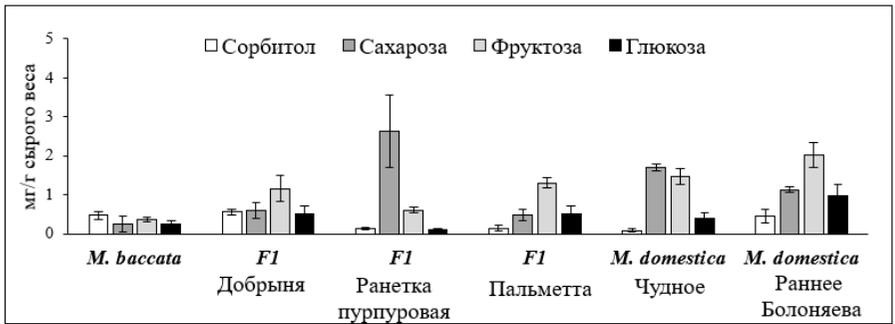
**Рисунок 10.** Динамика удельной активности фермента МДГАР в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м и 3-м этапах развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.

**Содержание растворимых углеводов и пектинов в тканях плодов.** На 1-м этапе развития плодов отмечались некоторые особенности накопления и распределения растворимых сахаров (рис. 11). Так, в тканях плодов *M. baccata* наблюдали высокое содержание сорбитола – более 4 мг/г сырого веса. В тканях плодов генотипов Пальметта и Раннее Болоньяева наблюдали накопление глюкозы, что является не характерным для этой стадии развития плодов.

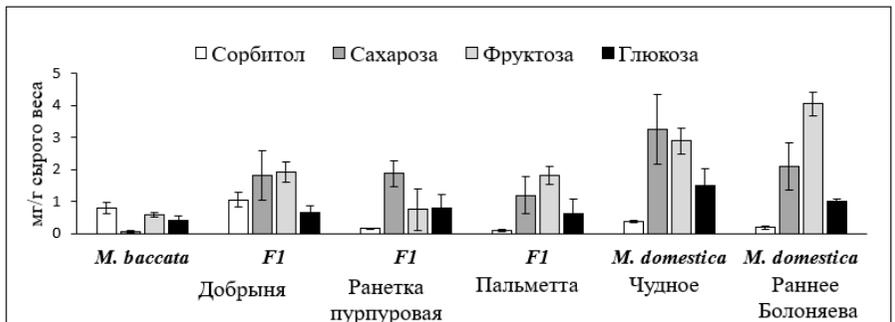
На протяжении 2-го этапа различия в содержании растворимых сахаров в тканях генотипов становилось более выраженными (рис. 12, 13).



**Рисунок 11.** Содержание растворимых сахаров в тканях *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 1-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.



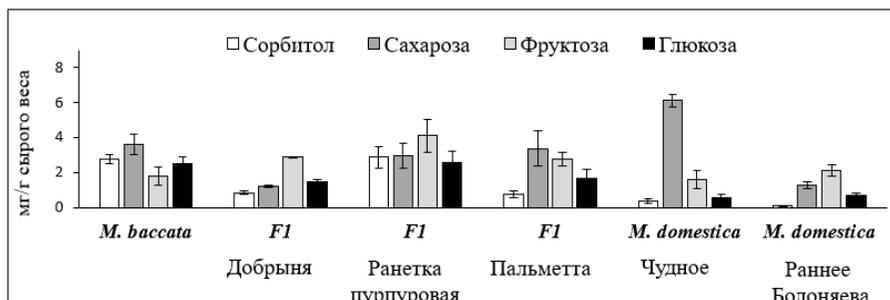
**Рисунок 12.** Содержание растворимых сахаров в кожице *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.



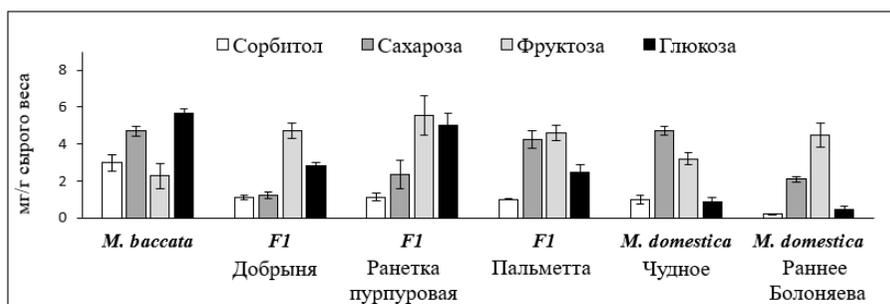
**Рисунок 13** Содержание растворимых углеводов в мякоти *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 2-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.

На 3-м этапе развития плодов наблюдали смещение в сторону преимущественного накопления фруктозы и/или глюкозы, что является характерным для плодов яблони (Tijero et al., 2021) (рис. 14, 15). Однако, в тканях плодов *M. baccata* содержание сорбитола оставалось самым высоким среди всех исследуемых генотипов. Предположительно, высокий уровень содержания сорбитола для *M. baccata* является видоспецифичным показателем.

В тканях изученных генотипов в результате анализа растворимых сахаров не было выявлено недостатка субстратов синтеза АК.



**Рисунок 14.** Содержание растворимых углеводов в кожице *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 3-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.

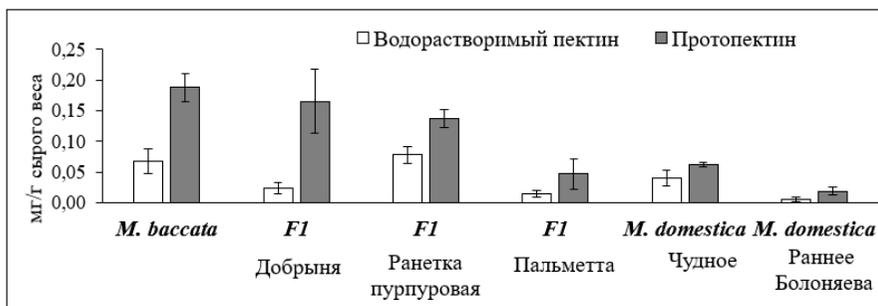


**Рисунок 15.** Содержание растворимых углеводов в мякоти *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 3-м этапе развития плодов в 2020–2022 гг. Приведены средние значения и их стандартная ошибка.

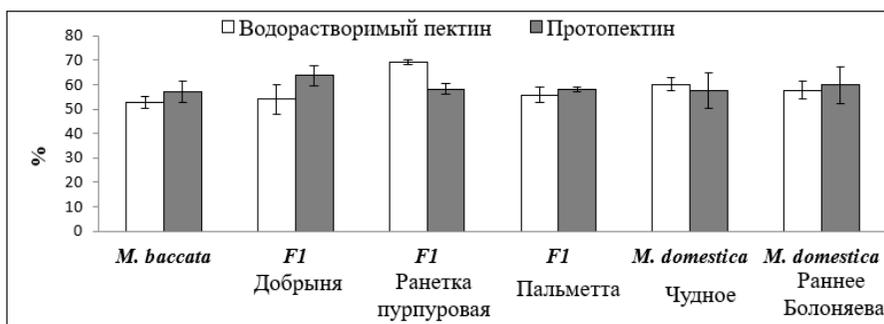
Содержание пектиновых веществ в исследуемых генотипах было неодинаковым (рис. 16). В плодах всех генотипов содержание водорастворимого пектина было ниже, чем протопектина.

Степень этерификации протопектина и водорастворимого пектина во всех исследуемых генотипах находилась примерно в одном диапазоне значений. Все пектиновые фракции были высокоэтерифицированными, так как степень их этерификации составляла более 50% (рис. 17).

Степень этерификации пектиновых фракций в тканях плодов *M. domestica* не отличалась от таковой в тканях плодов *M. baccata* её гибридов F1. Таким образом, интенсивность обеспечения пути «подхвата» пектина, по-видимому, зависит от активности ферментов деградации пектиновых цепей и не зависит от степени их этерификации.



**Рисунок 16.** Содержание пектиновых фракций в плодах *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на этапе зрелости плодов в 2020 и 2022 гг. Приведены средние значения и их стандартное отклонение.

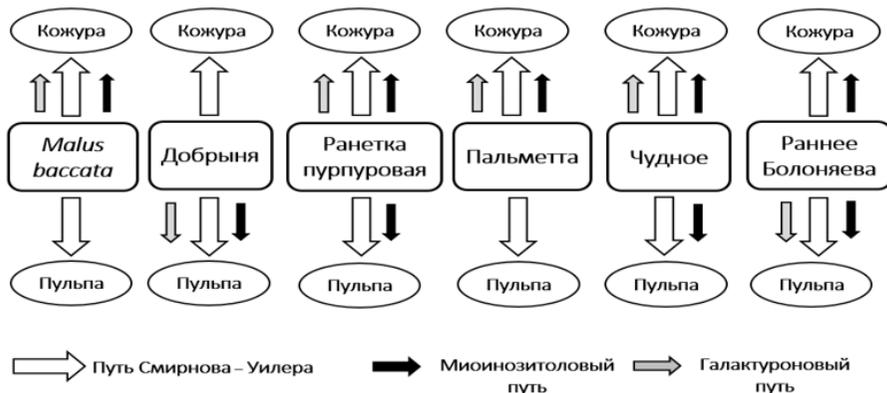


**Рисунок 17.** Этерификация пектиновых фракций *Malus baccata*, гибридов F1 и *M. domestica* на 3-м этапе развития плодов в 2020 и 2022 гг. Приведены средние значения и их стандартные отклонения.

**Модельный эксперимент инкубации тканей плодов с метаболитами-предшественниками разных путей синтеза АК («финдинг»).** Для изучения путей биосинтеза АК в растительных тканях был применён метод совместного инкубирования прекурсоров синтеза АК или метод «финдинга» (от англ. feeding – кормление, питание) – добавление к ткани плодов метаболитов-предшественников синтеза АК с целью изучения их участия в этом процессе.

В эксперименте были выбраны следующие предшественники: D-глюкоза, L-галактоза, L-галактоно-1,4-лактон для подтверждения пути Смирнова-Уилера, L-гулоно-1,4-лактон, миоинозитол, глюкуроновая для миоинозитолового пути и D-галактуроновая кислота для пути подхвата пектина.

В результате эксперимента было установлено, что основным путем синтеза АК в тканях *M. baccata*, ее гибридов F1 и генотипов *M. domestica* являлся путь Смирнова-Уилера (рис. 18).



**Рисунок 18.** Схема возможных путей биосинтеза АК в тканях плодов *Malus baccata*, *M. domestica* и гибридов F1.

В разные годы на разных стадиях развития плодов исследованных генотипов были выявлены два дополнительных пути биосинтеза – миоинозитоловый и галактуроновый (рис. 18).

В коже *M. baccata* были обнаружены и галактуроновый, и миоинозитоловый пути синтеза. Интересно, что в тканях плодов гибридов F1 наблюдалось отличное от *M. baccata* количество путей синтеза АК: в коже генотипа Добрыня работал только L-галактозный путь, а в мякоти регистрировались все три пути. В тканях генотипа Ранетка пурпуровая дополнительными путями биосинтеза АК в коже были и D-галактуроновый, и миоинозитоловый, а в мякоти только миоинозитоловый. В тканях генотипа Пальметта количество путей биосинтеза и их локализация была такой же, как и у *M. baccata*.

В коже и мякоти генотипов *M. domestica* также наблюдали различия в путях биосинтеза АК. Так, в коже генотипа Чудное действовали все 3 пути, а в коже генотипа Раннее Болоняева дополнительным являлся только миоинозитоловый. В то время в мякоти наблюдалась противоположная локализация путей биосинтеза АК.

В разные годы эксперимента кроме положительной была выявлена отрицательная реакция на добавление предшественников в среду инкубации, которая приводила к достоверному снижению содержания АК в тканях. Это может свидетельствовать о существовании динамического лимита содержания АК в тканях, который, вероятно, зависит от факторов внешней среды, таких как, например, ночные температуры и освещённость.

Также интересно отметить, что, по-видимому, в природных условиях ткани кожицы и мякоти ряда изученных генотипов имеют ограничения конвертации некоторых предшественников синтеза АК. Так, например, в условиях избытка предшественников, в коже генотипов Чудное и Раннее Болоняева на этапе зрелости плодов содержание АК увеличивалось в несколько раз за сутки по сравнению не только с контролем (добавление

сахарозы), но и с содержанием АК в кожце плодов этих сортов *in vivo*. В результате содержание АК в инкубированных тканях плодов могло в десятки раз превышает таковое в кожце плодов этого сорта *in vivo*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В отличие от *M. domestica*, в плодах *M. baccata* и её гибридов F1 наблюдали иную стратегию накопления АК. В тканях *M. baccata* уже на 1-м этапе развития плодов регистрировали высокое содержание АК и в кожце, и в мякоти. Содержание АК в обоих тканях увеличивалось на 2-м этапе развития, и продолжало повышаться к зрелости. В тканях плодов гибридов F1 содержание АК снижалось примерно в 5 раз в сравнении с *M. baccata*, однако всё еще было выше, чем в тканях *M. domestica*. У генотипов Добрыня и Ранетка пурпуровая содержание АК не подвергалось изменению после 2-го этапа развития плодов. Генотипы с низким содержанием АК на 1-м этапе, такие как Пальметта, Чудное и Раннее Болоняева, не имели тенденции к увеличению АК к зрелости.

Разные стратегии накопления АК в тканях плодов изученных генотипов обеспечиваются регуляцией различных путей синтеза АК на разных стадиях развития плода. Для *M. domestica* основным путем является путь Смирнова-Уилера (Li et al., 2011). Наличие дополнительных путей синтеза в тканях плодов и их интенсивность работы, вероятно, являются видо- и сортоспецифичными.

Важнейшей регуляторной точкой в пути Смирнова-Уилера является превращение ГДФ-Л-галактозы в Л-галактозо-1-фосфат, контролируемое генами ГДФ-Л-галактозофосфорилазы (*GGP1*, *GGP3*). В тканях плодов *M. baccata* наблюдали достоверное увеличение экспрессии *GGP1* на 3-м этапе развития плодов. В тканях генотипов Добрыня и Ранетка пурпуровая происходило уменьшение экспрессии *GGP1* к зрелости. В отличии от *GGP1*, экспрессия гена *GGP3* значительно увеличивалась в тканях плодов всех генотипов. Можно предположить, что значительное увеличение экспрессии гена *GGP1* может являться косвенным показателем, ассоциированным с накоплением высокого уровня АК.

Важную роль в поддержании оптимального уровня АК играет процесс её рециркуляции. Гены *DHAR3* и *MDHAR1* и соответствующие им ферменты рециркуляции АК играют ключевую роль в этом процессе (Suekawa et al., 2018). В плодах *M. domestica* доминирующую роль в поддержании рециркуляции АК играет ген *DHAR* (Li et al., 2011).

В плодах *M. baccata* активность ферментов и экспрессия генов, участвующих в рециркуляции АК, отличалась от таковых у *M. domestica*. Наше исследование показало, что у *M. baccata* экспрессия гена *MDHAR1* значительно, более чем в 7 раз, увеличивалась на этапе зрелости плодов. Вероятно, это может быть одной из причин высокого содержания АК в плодах *M. baccata*.

На разных этапах развития плодов ферменты МДГАР и ДГАР функционировали по-разному. В то время как МДГАР был активен на стадии

биологической зрелости, ДГАР играл ключевую роль на этапе активного роста плодов.

Фермент АПО имел высокую активность у всех исследуемых генотипов. Активность МДГАР была немного меньше, чем активность АПО, что подчеркивает важность участия МДГАР и АПО в метаболизме АК в тканях. Самую низкую активность наблюдали у фермента ДГАР.

В процессе роста и развития плодов происходит изменение соотношения и содержания различных сахаров в тканях, что напрямую влияет на многие другие метаболические процессы (Тао et al., 2020). Для обеспечения непрерывности процессов биосинтеза АК в плодах требуется достаточное содержание субстратов синтеза, таких как сорбитол, сахароза, глюкоза, фруктоза. В тканях *M. baccata* уже 1-м этапе развития плодов наблюдали высокое содержание сорбитола, которое было самым высоким среди всех исследованных генотипов на всех стадиях развития. Даже на этапе зрелости в тканях наблюдали очень высокое его содержание – более 4 мг/г сырого веса. В тканях плодов генотипов Добрыня и Ранетка пурпуровая содержание сорбитола было ниже, чем в тканях плодов *M. baccata*. В плодах генотипов Пальметта, Чудное и Раннее Болоняева содержание сорбитола к зрелости уменьшалось и было минимальным в сравнении с остальными исследованными генотипами.

Логично предположить, что высокое содержание сорбитола является видоспецифичным признаком *M. baccata* и частично наследуется гибридами F1.

Содержание глюкозы, фруктозы, сахарозы в плодах генотипов Пальметта, Чудное, Раннее Болоняева было достаточным для накопления высокого уровня АК. Однако этого не происходило, что может свидетельствовать о наличии динамического лимита накопления АК и/или регуляции биосинтеза АК другими путями.

Пектины играют ключевую роль в формировании текстуры плодов. Содержание пектинов в них подвержено значительным колебаниям, обусловленным сортовыми характеристиками, агротехническими условиями выращивания и степенью зрелости плодов. В тканях всех исследуемых генотипов содержание протопектина было выше, чем содержание водорастворимого пектина. Такое соотношение пектиновых фракций, по-видимому, объясняется коротким вегетационным периодом региона репродукции. Пектиновые фракции всех генотипов отличались этерификацией выше 50%.

Уровень содержания АК в плодах варьировал в разные годы эксперимента, однако проведенный нами корреляционный анализ не выявил связи между накоплением АК, относительной экспрессией исследованных генов и активностью соответствующих ферментов в тканях плодов исследуемых генотипов и метеорологическими условиями во время проведения эксперимента, включающими дневные и ночные температуры, количество осадков, минимумы и максимумы температур. Также не было выявлено влияния накопления растворимых сахаров и пектинов на

накопление АК, экспрессию исследованных генов и активность соответствующих ферментов.

Согласно полученным данным, основным путем синтеза АК в тканях плодов изученных генотипов являлся путь Смирнова-Уилера. На разных этапах развития отмечали функционирование также D-галактоуронового и миоинозитолового пути синтеза АК. Они характерны для тканей кожицы, но в ряде случаев работали и в мякоти. Анализ результатов исследования показал, что дополнительные пути биосинтеза АК начинали функционировать в тканях *M. baccata*, генотипов Добрыня и Ранетка пурпуровая уже на 20-й день после образования завязи, что подтверждалось наличием отклика в модельном эксперименте на соответствующие предшественники синтеза АК. Однако в некоторых генотипах, таких как Пальметта, Чудное и Раннее Болоняева, несмотря на наличие дополнительных путей, содержание АК в плодах оставалось низким. Максимум накопления АК в модельном эксперименте наблюдался на 2-м этапе развития плодов, в то время как в тканях плодов, не участвовавших в эксперименте, максимум накопления фиксировался на стадии биологической зрелости. Это может указывать на важную роль системы рециркуляции в поддержании оптимального уровня АК в тканях.

В некоторых случаях добавление предшественников приводило к достоверному снижению содержания АК в тканях. Этот факт также свидетельствует в пользу существования динамического лимита содержания АК в тканях, зависящего от факторов внешней среды. Кроме того, это может свидетельствовать об активации иных процессов, требующих тех же углеводов, что и синтез АК, что приводит к «утечке» субстратов.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что для плодов *M. baccata* характерны отличные от плодов *M. domestica* способы накопления и поддержания уровня АК. Накопление высокого уровня содержания АК уже 20-й день после образования завязи обусловлено активной экспрессией генов *GGP1*, *GGP3* (рис. 19). Высокий уровень экспрессии *MDHAR1* и активности фермента МДГАР позволяет поддерживать высокое содержание АК на дальнейших этапах развития плодов. Такая стратегия накопления, по-видимому, связана с адаптацией к условиям окружающей среды и климатическим особенностям региона произрастания. Гибриды F1 частично наследуют механизмы поддержания высокого уровня АК *M. baccata*. Перспективы использования гена *MDHAR1* в селекции яблони могут быть связаны с созданием маркера, который позволит отбирать генотипы с повышенной экспрессией этого гена. Это может ускорить процесс выведения новых сортов яблони с более высоким содержанием АК в плодах. Такие сорта, вероятно, будут иметь ряд преимуществ, включая улучшенные вкусовые и питательные свойства и устойчивость к стрессовым условиям.



**Рисунок 19.** Итоговая схема особенностей биосинтеза, накопления и рециркуляции АК в тканях *Malus baccata* на разных стадиях развития плодов.

## ВЫВОДЫ

1. Установлено, что наибольшее содержание АК среди всех изученных генотипов было в тканях *M. baccata* на всех стадиях развития плодов. Увеличение содержания АК в тканях *M. baccata* наблюдалось уже на ювенильной стадии развития плодов, в тканях гибридов F1 — на стадии активного роста.

2. Выявлено, что в тканях плодов *M. baccata* на стадии зрелости увеличивался уровень экспрессии как гена *GGP1*, так и *GGP3*. В тканях плодов гибридов F1 на стадии зрелости увеличивался уровень экспрессии только гена *GGP3*, а экспрессия *GGP1* снижалась.

3. В тканях плодов *M. baccata* уровень экспрессии *MDHAR1* многократно превышал уровень экспрессии *DHAR3*, сопровождался повышенной активностью фермента МДГАР и коррелировал с высоким содержанием АК.

4. В тканях плодов *M. baccata* и ее гибридов F1, в отличие от *M. domestica*, доминирующим ферментом в цикле рециркуляции являлась монодегидроаскорбатредуктаза (МДГАР). Высокая активность МДГАР на всех стадиях развития плодов во всех тканях *M. baccata* была сопряжена с повышенной экспрессией гена *MDHAR1* и коррелировала с высоким содержанием АК.

5. Установлено, что несмотря на достаточный уровень содержания предшественников АК на всех стадиях развития плодов, нормальную экспрессию генов *GGP1*, *GGP3*, *MDHAR1* и *DHAR3* и активность ферментов

рециркуляции в тканях плодов *M. domestica* и генотипа Пальметта, накопление АК было минимальным.

6. Выявлено, что основным путём биосинтеза АК в тканях плодов изученных генотипов являлся путь Смирнова-Уилера. В тканях плодов *M. baccata* и её гибридов, помимо пути Смирнова-Уилера, были задействованы миоинозитоловый и галактурононовый пути синтеза АК. На стадии зрелости большее значение для поддержания высокого уровня АК в тканях плодов приобретала активность системы рециркуляции.

7. *Malus baccata* имеет отличную от *M. domestica* стратегию накопления и поддержания высокого содержания АК в плодах. В плодах гибридов F1 наблюдалось снижение содержания АК. Тем не менее, уровень её содержания в плодах гибридов превышал аналогичный показатель в плодах *M. domestica*, при этом изменялась локализация дополнительных метаболических путей синтеза АК в тканях.

#### Основные публикации по теме диссертации

1. Rudikovskaya E.G., Dudareva L.V., Shishparenok A.A., Osipova S.V., **Stavitskaya Z.O.**, Rudikovskii A.V. Peculiarities of accumulation of photoprotective compounds by fruit of Siberian crabapple, *Malus domestica* Borkh. and their hybrids growing in conditions of Eastern Siberia // Sci. Hortic. 2019. Vol. 253. P. 303–308. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.04.034

2. **Stavitskaya Z.**, Dudareva L.; Rudikovskii A. Garkava-Gustavsson L. Shabanova E. Levchuk A., Rudikovskaya E. Evaluation of the carbohydrate composition of crabapple fruit tissues native to Northern Asia // Plants. 2023. Vol. 19, № 12. Art. 3472. DOI: 10.3390/plants12193472

3. Рудиковская Е.Г., **Ставицкая З.О.**, Дударева Л.В., Семёнова Н.В., Катышева Н.Б., Рудиковский А.В. Рудиковская Е.Г. Сравнительный анализ состава и содержания углеводов в плодах *M. baccata* (L.) Borkh. и её гибридных сортов с *M. domestica* Borkh. // Sib. J. Life Sci. Agric. 2025. Т. 17, № 6-1. DOI: 10.12731/2658-6649-2025-17-6-1-1360

4. Katyshev A.I., **Stavitskaya Z.O.**, Dudareva L.V., Rudikovskaya E.G., Fedoseeva I.V., Osipova S.V., Rudikovskii A.V. Key Genes for Biosynthesis and Recycling of Ascorbic Acid in *M. baccata* Fruit Tissues // J. Stress Physiol. Biochem. 2026. Vol. 22, № 1. P. 145–154.

#### Иные публикации

5. Rudikovskaya E., Dudareva L., **Stavitskaya Z.**, Vanina L., Gorbenko I., Rudikovskii A. Comparative analysis of the biochemical composition of fruit tissues in representatives of the *Malus* sect. *Chloromeles* // Protoplasma. 2026. P. 1–13. DOI: 10.1007/s00709-025-02129-y

6. Rudikovskaya E.G., Dudareva L.V., **Stavitskaya Z.O.**, Katysheva N.B., Vanina L.S., Rudikovskii A.V. Comparative analysis of the composition and content of phenolic compounds in fruits of wild species of *Malus* native to eastern Siberia and the Far East // Sci. Hortic. 2021. Vol. 289. Art. 110432. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110432

7. Столбикова А.В., Дударева Л.В., Рудиковский А.В., **Ставицкая З.О.**, Копытина Т.В., Рудиковская Е.Г. Особенности состава и содержания

ауксинов в тканях яблони сибирской *Malus baccata* L. Borkh. // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2022. Т. 12, №. 4(43). С. 620–626. DOI: 10.21285/2227-2925-2022-12-4-620-626

### Публикации в материалах научных конференций

8. **Ставицкая З.О.**, Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В. Особенности углеводного состава тканей *Malus baccata*, *Malus domestica* и их гибридов, выращиваемых на территории Южного Прибайкалья // VI Международная конференция молодых ученых: биофизиков, биотехнологов, молекулярных биологов и вирусологов. – Новосибирск: ННИГУ, 2019. С. 627–628.

9. **Ставицкая З.О.**, Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В., Ванина Л.С., Левчук А.А., Рудиковский А.В. Особенности углеводного состава диких видов яблонь Восточной Сибири и Дальнего Востока // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Матер. IV Всерос. конф. с междунар. Участием – Улан-Удэ: Бурятский НЦ СО РАН, 2021. С. 432–434.

10. Рудиковский А.В., **Ставицкая З.О.**, Семенова Н.В. Дударева Л.В., Рудиковская Е.Г. Особенности накопления аскорбиновой кислоты в тканях плодов яблони сибирской и ее гибридов // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием – Улан-Удэ: Бурятский НЦ СО РАН, 2021. С. 398–400.

11. Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В., **Ставицкая З.О.**, Ванина Л.С., Митанова Н.Б., Рудиковский А.В. Сравнительный анализ флавоноидного состава мелкоплодных диких яблонь Восточной Сибири и Дальнего Востока // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием – Улан-Удэ: Бурятский НЦ СО РАН, 2021. С. 398–400.

12. Рудиковский А.В., **Ставицкая З.О.**, Катышев А.И., Федосеева И.В., Рудиковская Е.Г. Роль экспрессии генов ГДФ-L-галактозофосфорилазы (*MdGGPI*, *MdGGP3*), дегидроаскорбатредуктазы (*MdDCHAR3*), монодегидроаскорбатредуктазы (*MdMDHAR1*) и активности ферментов рециклинга в накоплении витамина С плодами яблони сибирской и ее гибридами // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием – Улан-Удэ: Бурятский НЦ СО РАН, 2021. С. 401–404.

13. Рудиковская Е.Г., **Ставицкая З.О.**, Дударева Л.В., Семёнова Н.В., Рудиковский А.В. Содержание аскорбиновой кислоты в тканях плодов яблони сибирской (*Malus baccata*, *Rosaceae*), произрастающей в южном Прибайкалье // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Тезисы докл. III Всерос. конф. с участием иностран. ученых – Иркутск: ИГ СО РАН, 2022. С. 53.

14. Рудиковский А.В., **Ставицкая З.О.**, Осипова С.В., Катышев А.И., Федосеева И.В., Рудиковская Е.Г. Высокое содержание аскорбиновой кислоты в тканях плодов яблони сибирской (*Malus baccata*, *Rosaceae*) является результатом повышенной экспрессии генов рециклинга и активности этих ферментов // Проблемы изучения и сохранения

растительного мира Евразии: Тезисы докл. III Всерос. конф. с участием иностран. ученых – Иркутск: ИГ СО РАН, 2022. С. 54.

15. **Ставицкая З.О.**, Дударева Л.В., Ванина Л.С., Шабанова Е.В., Левчук А.А., Рудиковский А.В., Рудиковская Е.Г. Углеводный состав плодов мелкоплодных видов *Malus (Rosaceae)* азиатской части России // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Тезисы докл. III Всерос. конф. с участием иностран. ученых – Иркутск: ИГ СО РАН, 2022. С. 57.

16. Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В., **Ставицкая З.О.**, Ванина Л.С., Рудиковский А.В. Сравнительный анализ флавоноидного состава мелкоплодных диких яблонь Восточной Сибири и Дальнего Востока // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: Материалы докладов XI Международного симпозиума. Москва. 2022. С. 151. DOI: 10.54925/9785002041534

17. **Ставицкая З.О.**, Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В., Рудиковский А.В., Осипова С.В., Катышев А.И., Федосеева И.В. Участие ферментов рециклинга в поддержании высокого уровня содержания аскорбиновой кислоты в тканях плодов яблони сибирской и ее гибридов // Устойчивость растений и микроорганизмов к неблагоприятным факторам среды: Тезисы докл. VI Всерос. науч. конф. с междунар. участием – Иркутск: ИГУ, 2023. С. 68.

18. **Ставицкая З.О.**, Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В., Семенова Н.В., Катышева Н.Б., Рудиковский А.В. Сравнительный анализ состава и содержания углеводов в плодах *Malus baccata* (L.) Borkh. и ее гибридных сортов с *Malus domestica* (Suckow) Borkh. // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Труды VIII Междунар. науч. конф. – Томск: ТГУ, 2025. С. 218–221.

**Для заметок**