

**В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька**

**ФІЗІОЛОГО - БІОХІМІЧНІ ОСНОВИ ЗАСТОСУВАННЯ  
РЕТАРДАНТІВ В РОСЛИННИЦТВІ**

**ВІННИЦЯ -2019**

УДК 581.142 : 581.143 : 577.175.1

**Рецензенти:**

**Корнійчук О.В.** – кандидат сільськогосподарських наук , старший науковий співробітник, директор Інституту кормів та сільського господарства Поділля УААН України

**Фурман Ю.М.** – доктор біологічних наук, професор Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського

Рекомендовано до друку рішенням Вченої ради Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського  
від 19.06.2019р. (протокол №12)

**Кур'ята, В. Г. , Попроцька, І. В.**

Фізіолого - біохімічні основи застосування ретардантів в рослинництві /  
В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька. – Вінниця: ТОВ «Твори», 2019. - 98 с.

ISBN 978-966-949-147-3

У монографії узагальнені результати багаторічних досліджень по вивченню впливу різних груп ретардантів на морфогенез, формування і функціонування донорно-акцепторної системи рослин в зв'язку з продуктивністю широкого спектру сільськогосподарських культур. Обговорюються мезоструктурні особливості листків та активність фотосинтетичних процесів при штучному інгібуванні лінійного росту та різному навантаженні рослин плодами та насінням. Досліджено вплив ретардантів на особливості донорно - акцепторних відносин у гетеротрофну фазу розвитку за умов ското- і фотоморфогенезу. Розглянуто питання гормональної регуляції морфогенезу рослин під впливом різних за механізмом дії ретардантів, особливості накопичення, тимчасового депонування і розподілу асимілятів та елементів живлення між конкуруючими акцепторами – процесами вегетативного росту та карпогенезу.

Для фізіологів рослин, аспірантів, студентів закладів вищої освіти.

ISBN 978-966-949-147-3

© В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька, 2019

©Вінницького державного педагогічного  
університету імені М. Коцюбинського, 2017

## ЗМІСТ

	Ст.
ВСТУП.....	4
РОЗДІЛ 1. ОСНОВНІ ПРЕДСТАВНИКИ, МЕХАНІЗМИ ДІЇ, ТРАНСЛОКАЦІЯ І МЕТАБОЛІЗМ РЕТАРДАНТІВ В РОСЛИНІ.....	7
1.1. Загальна характеристика основних груп ретардантів.....	7
1.2. Механізми дії різних груп ретардантів.....	10
РОЗДІЛ 2. ГОРМОНАЛЬНА РЕГУЛЯЦІЯ ФІТОМОРФОГЕНЕЗУ ПІД ВПЛИВОМ РІЗНИХ ЗА МЕХАНІЗМОМ ДІЇ РЕТАРДАНТІВ.....	12
2.1. Гормональні зміни в пагонах рослин за дії ретардантів.....	12
2.2. Дія ретардантів на гормональний комплекс листків.....	18
РОЗДІЛ 3. СТРУКТУРНО - ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ, ТРОФІЧНЕ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН ЗА ДІЇ РЕТАРДАНТІВ.....	24
3.1. Дія ретардантів на морфологічні та мезоструктурні характеристики листків.....	24
3.2. Накопичення і перерозподіл вуглеводів в рослині за дії ретардантів.....	30
3.3. Особливості фотосинтезу і дихання рослин під впливом препаратів з антигібереліновим механізмом дії.....	32
РОЗДІЛ 4. НАКОПИЧЕННЯ І ПЕРЕРОЗПОДІЛ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ В РОСЛИНАХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ПІД ВПЛИВОМ РЕТАРДАНТІВ.....	36
РОЗДІЛ 5. ВИКОРИСТАННЯ ПРОРОСТКАМИ РЕЗЕРВНИХ РЕЧОВИН У ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ.....	43
5.1. Дія гібереліну та ретардантів на проростання насіння з різними типами запасних речовин за умов ското- і фотоморфогенезу.....	43
5.2. Особливості використання резервних ліпідів при проростанні насіння за дії ретардантів.....	52
РОЗДІЛ 6. РЕГУЛЯЦІЯ ПРОДУКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ПІД ВПЛИВОМ РЕТАРДАНТІВ.....	57
6.1. Продуктивність олійних культур за дії ретардантів.....	57
6.2. Вплив ретардантів на урожайність та якість продукції овочевих пасльонових культур.....	76
6.3. Дія ретардантів на урожайність та якість продукції і ягідних культур.....	78
ВИСНОВКИ.....	82
Література.....	85

## В С Т У П

Одним з центральних напрямів вирішення проблеми одержання високих та стабільних урожаїв в світовому рослинництві стає застосування інтенсивних технологій з використанням синтетичних регуляторів росту рослин. За своєю природою ці препарати є або аналогами фітогормонів, або модифікаторами гормонального статусу рослин. На відміну від пестицидів синтетичні регулятори росту не фітотоксичні і характеризуються значно меншою токсичністю для організму людини і тварин. Застосування регуляторів росту стало важливою складовою комплексу заходів, що зменшують витрати ручної праці і забезпечують механізацію догляду і збирання продукції, стабільний урожай та його високу якість. Аналіз тенденцій хімізації світового рослинництва свідчить, що використання рослинних біорегуляторів на даному етапі розвитку є ефективним і економічно вигідним, а регуляція фізіологічних процесів препаратами цієї групи високоспецифічна і не може бути досягнута іншими засобами впливу [44,129,135]. По темпах розширення виробництва і продажу регулятори росту перевершують всі інші препарати, що застосовуються в сільському господарстві. Створення національних програм по регуляторах росту рослин, перебудова політики в галузі сільськогосподарських досліджень у багатьох країнах світу забезпечило вихід цього напрямку на якісно новий рівень, який ознаменований створенням нових високоефективних і екологічно чистих регуляторів росту спрямованої дії.

Серед відомих регуляторів росту найбільшу цінність у сільськогосподарському виробництві являють ретарданти – синтетичні інгібітори росту рослин з антигібереліновим механізмом дії [141]. В сучасному сільському господарстві, садівництві та виноградарстві гібереліни та інгібітори їх біосинтезу широко використовуються, а глобальний ринок цих препаратів знаходиться в діапазоні 500 мільйонів доларів США [171]. З моменту винайдення перших хімічних сполук з ретардантними властивостями ( АМО-1618) пройшло майже сімдесят років, але за цей час синтезовано лише кілька десятків сполук з таким типом рістгальмуючої дії, які застосовуються в промислових обсягах [53]. Механізм фізіологічної дії представників цієї групи полягає в тому, що вони блокують синтез або фізіологічну дію вже синтезованого гібереліну в рослині [76,171,192]. Роботами останніх років встановлено, що використання ретардантів дозволяє штучно змінювати морфогенез [2,6,131,232], регулювати активність ростової функції [14,24,58], інтенсивність фотосинтетичних процесів як одиниці площі листка, так і цілої рослини та ценозу в цілому [68,92,238], впливати на процеси карпогенезу, навантаження рослин плодами та насінням [14,58,66,67,151], підвищувати стійкість рослин до несприятливих факторів середовища [7,25,117,154], регулювати якість продукції [122,148,207]. Відомо, що функціонування донорної (фотосинтетичні тканини і органи) і акцепторної (зони росту, відкладання речовин в запас і зони активного метаболізму) сфер в рослині взаємопов'язано різними системами регуляції таким чином, що швидкість росту визначає фотосинтетичну активність донорної сфери [9,62,234]. Оскільки регулятори росту суттєво впливають на морфогенез, з'являється можливість встановити, через які анатомо - морфологічні та фізіологічні зміни посилюється або послаблюється транспорт потоків асимілятів до різних органів і тканин рослини [76,180,181].

Вихідним моментом для широкого впровадження ретардантів в сільськогосподарську практику стала можливість ефективного вирішення складної задачі боротьби з поляганням хлібних злаків [57,171]. Однак дія ретардантів не обмежується гальмуванням лінійного росту, а виявилася поліфункціональною, в тому числі ретарданти здатні суттєво підвищувати стійкість рослин до екстремальних температур [82,85,109,120], посухи [3,166,167,169,170,224], перезволоження ґрунту [63], впливу фітопатогенних мікроорганізмів [64,210] та інших факторів, що лімітують формування високої продуктивності сільськогосподарських культур [201,206,231.]. Разом з тим, ретарданти не є універсальним засобом, який викликає появу нових, не притаманних рослині властивостей. Їх дія обмежена

можливостями генотипу рослини і ретарданти лише допомагають краще розкрити рослині успадкований життєвий потенціал, який через ряд умов лишається не реалізованим.

Застосування ретардантів, етиленпродуцентів та їх сумішей у багатьох випадках призводить до значного підвищення урожайності, що визначило введення їх у комплекси заходів по вирощуванню різноманітних культур – злакових [57,146,171], зернобобових [83,84,226], овочевих [90,104,152], технічних [60,183,199,202,204,213], широке використання в луківництві [58,193] і квітникарстві [46,187]. Доведено високу ефективність використання ретардантів на плодкових та ягідних культурах [1,73,176,186].

Ефективність дії ретардантів значною мірою визначається ґрунтово – кліматичними умовами, видовою і сортовою специфічністю, фазою розвитку рослин, дозами і термінами застосування препаратів. Крім того, окремі групи ретардантів проявляють селективність по відношенню до певних видів і сортів рослин : АМО-1618 найбільш ефективно діє на бобових і складноцвітих, паклобутразол – на плодкових, зернових і декоративних культурах, ССС – на зернових, овочевих і технічних культурах [76]. Тому пошук оптимальних регламентів застосування різних груп ретардантів на різних культурах в конкретних ґрунтово – кліматичних умовах залишається важливим практичним завданням.

Аналіз наукової літератури свідчить, що основна маса робіт присвячена саме практичному застосуванню цієї групи регуляторів росту. Теоретичні засади екзогенної регуляції росту і розвитку рослин ретардантами розроблені недостатньо, наявна інформація розрізнена і висвітлює лише окремі аспекти проблеми. Продуктивність рослин значною мірою визначається стратегією перерозподілу асимілятів, співвідношенням процесів росту і фотосинтезу, між якими встановлюється динамічний стан з постійною корекцією величини донорно – акцепторних відношень в залежності від різноманітних зовнішніх впливів [9]. Застосування ретардантів дозволяє штучно змоделювати різне напруження донорно-акцепторних відносин в рослині. Зменшення “запиту “ на асиміляти атрагуючими центрами під дією рістгальмуючих препаратів створює унікальну можливість для аналізу донорно - акцепторних зв'язків, пізнання закономірностей інтеграції процесів росту і фотосинтезу, інших функцій рослини, ролі гормонального фактору в регуляції цілісності рослинного організму.

Незважаючи на значну кількість досліджень, присвячених впливу ретардантів на фотосинтетичні процеси, одержані результати стосуються змін у структурі і функціонуванні лише окремих рівнів організації фотосинтетичного апарату, що не може бути визнано достатньою науковою базою для розуміння механізмів регуляції донорно – акцепторних відносин в рослині при штучному гальмуванні росту. Крім того, перехід на новий рівень донорно – акцепторних відносин під впливом різноманітних зовнішніх і внутрішніх факторів супроводжується змінами інтенсивності дихання рослин, а сам цей фізіологічний процес розглядається як потужний метаболітний акцептор вуглецю в рослині [35,36,62], однак вплив ретардантів на процеси дихання рослин залишається практично невивченим. В зв'язку з цим, при аналізі особливостей формування донорно – акцепторних відносин в рослинах при ретардантних ефектах існує настійлива необхідність комплексного вивчення фотосинтетичної функції рослини під впливом ретардантів різної хімічної природи з урахуванням співвідношення процесів фотосинтезу і дихання.

В сучасній фізіології рослин регуляція донорно - акцепторних відносин розглядається як найбільш високий рівень у ієрархії процесів, що забезпечують функціонування рослини як цілісної системи. Основні закономірності функціонування донорно – акцепторних відносин (концепції “source-sink“) вивчаються, в основному, при аналізі співвідношення інтенсивності процесів росту і фотосинтезу, де процеси росту виступають в якості основного акцептора, а фотосинтез - в якості донора асимілятів [99,183,234]. Разом з тим, роль проміжного депонування пластичних речовин, особливості утилізації депонованих в органах запасу сполук різної хімічної природи в гетеротрофний період росту (період проростання), початкові етапи формування фотосинтетичного апарату і перемикання зв'язків в системі донор-акцептор вивчена недостатньо [111]. Регуляція цих відносин, як системи

перерозподілу асимілятів між органами і тканинами рослини в процесі онтогенезу, може здійснюватися на всіх рівнях організації рослинного організму за участі різних регуляторних механізмів [9,119,194].

Під асимілятатами мають на увазі різні сполуки асимільованого рослиною у процесі фотосинтезу вуглецю, в першу чергу транспортні та запасні форми вуглеводів, які є основою енергетичних і метаболічних процесів, а також «будівельним матеріалом» у процесах росту і розвитку на всіх рівнях організації рослинного організму [62]. Значно менше вивчено функціонування донорно - акцепторної системи і перерозподіл ліпідів, азотовмісних сполук та інших речовин в період гетеротрофної фази розвитку рослин (проростання). Залишаються практично невивченими питання їх утилізації за умов фотоморфогенезу (розвиток за участі світла) і скотоморфогенезу (розвиток в темряві).

Ефективний симбіоз бульбочкових бактерій з рослиною - господарем встановлюється за умови достатнього надходження із макросимбіонта до мікросимбіонту продуктів фотосинтезу, які є джерелом енергії для процесів азотфіксації та асиміляції аміаку [65]. Встановлено також, що застосування регуляторів росту рістінгібуючої дії (ретардантів) призводить до змін у рослини та швидкості росту окремих органів. Утворення надлишку асимілятів при гальмуванні лінійного росту рослини забезпечує перерозподіл продуктів фотосинтезу у бік господарсько цінних органів, що сприяє підвищенню урожайності культур [93,95,96]. Для бобових рослин аналіз донорно - акцепторних відносин не може бути обмежений лише специфікою перерозподілу асимілятів між вегетативними і генеративними органами рослин, процесами росту й фотосинтезу, оскільки додатковими атрагувальними центрами перерозподілу асимілятів виступають бобово - різобіальні комплекси. Разом з цим, в межах "source-sink" – системи особливості симбіотичної азотфіксації не вивчалися.

Вирішення проблеми екзогенної регуляції донорно-акцепторних відносин рослин в системах фотосинтез - ріст, депо асимілятів - ріст та макро - мікросимбіонт за умов різного напруження симбіотичної азотфіксації під впливом модифікаторів гормонального статусу різних типів дозволить спрямовувати потоки асимілятів на процеси карпогенезу (утворення і ріст плодів) і оптимізувати продукційний процес сільськогосподарських культур. Розповсюдженням прийомом вивчення закономірностей росту і розвитку є обробка рослин екзогенними гормонами з наступним аналізом швидких і повільних зворотних реакцій, змін в метаболізмі та гормональному статусі рослин. Однак на сучасному етапі такий підхід слід визнати недостатнім, оскільки зміни у співвідношенні різних груп гормонів можуть призводити до змін морфологічних і фізіологічних програм [74,76,77]. Застосування ретардантів, препаратів антигіберелінової дії, дозволяє підійти до вивчення проблеми "від протилежного" - встановити взаємозв'язки в гормональному комплексі рослин при блокуванні синтезу гіберелінів, роль окремих фітогормонів та їх співвідношень у морфо - і гістогенезі, формуванні донорної та атрагуючої потужності органів. В літературі існують лише поодинокі роботи, в яких аналізуються зміни в гормональному комплексі при обробці рослин рістгальмуючими препаратами [94,107].

Збільшення масштабів виробництва і застосування синтетичних регуляторів росту, в тому числі і ретардантів, підвищує небезпеку забруднення ними оточуючого середовища і сільськогосподарської продукції. В зв'язку з цим зростають вимоги до екологічної та токсиколого - гігієнічної безпеки застосування нових технологій, виникає потреба в таких регламентах застосування препаратів, які б дозволили одержати максимальний ефект при мінімальних дозах ретарданту. Отже, вивчення фізіолого – біохімічних механізмів дії різних груп ретардантів є необхідною умовою для визначення шляхів підвищення ефективності і безпеки застосування цієї групи регуляторів росту, яким сучасна світова практика рослинництва відводить одне з чільних місць у сільськогосподарському виробництві.

## РОЗДІЛ 1. ОСНОВНІ ПРЕДСТАВНИКИ, МЕХАНІЗМИ ДІЇ, ТРАНСЛОКАЦІЯ І МЕТАБОЛІЗМ РЕТАРДАНТІВ В РОСЛИНІ

**1.1. Загальна характеристика основних груп ретардантів.** До ретардантів відносяться синтетичні регулятори росту інгібіторного типу, які здатні уповільнювати ріст рослин і не викликати при цьому у них аномальних відхилень [141,143]. Ці препарати значно відрізняються за своєю хімічною будовою, однак викликають один і той же ефект – уповільнюють поділ і розтягування клітин, що призводить до гальмування росту в цілому.

В практиці сільського господарства і дослідницькій роботі використовують, в основному, наступні групи сполук з ретардантними властивостями:

1. Четвертинні амонієві сполуки – АМО-1618, фосфон Д, морфол, пікс, хлормекватхлорид (хлорхолінхлорид, ССС), бромхолінхлорид (ВСС).

2. Гідразидпохідні препарати – гідразид малеїнової кислоти (ГМК, МГ-натрій), N,N-диметилгідразид бурштинової кислоти (ДЯК, В-9, алар-85, кілар-85)

3. Тріазолпохідні препарати – паклобутразол, уніконазол, тебуконазол

4. Етиленпродуценти - 2-ХЕФК, етефон, гідрел, дигідрел, кампозан М, декстрел.

Серед четвертинних амонієвих солей найбільш широко використовується *хлормекватхлорид* ( $C_5H_{13}Cl_2N$ ) - ( *$\beta$ -хлоретилтриметиламонійхлорид*), похідна четвертинних амонієвих солей.

Це біла кристалічна речовина, молекулярна маса – 158,07 Д, температура розкладання - 300°C, розчинність у воді - 74% при 20°C. Добре розчиняється у спиртах, ацетоні і погано у вуглеводнях. ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків 600-700 мг/кг, малотоксичний для риб, максимально допустимий рівень вмісту препарату у продуктах харчування - 2 мг/кг, максимальна добова доза для людини - 0,08 мг [125,218]. При розчиненні у воді хлорхолінхлорид повністю диссоціює на іон хлору та іон  $\beta$ -хлоретилтриметиламонію. Одержують його шляхом взаємодії дихлоретану з триметиламіном, реакція йде в одну стадію під тиском при температурі 80-90 °C [236].

Ретардантні властивості хлорхолінхлориду виявлено у кінці 50-х років американським біохіміком Н.Толбертом в процесі вивчення метаболізму фосфатів в рослинах з використанням похідних холіну [216]. До 1965 р. в лабораторії Н.Толберта було вивчено біля 200 сполук, похідних холіну. З'ясовано, що триметиламонійна група надає активності сполукам. Заміна її на диметиламонієву, а також на інші триалкіламонієві групи призводить до різкого зниження або втрати активності. Аналогічні хлорхолінхлориду властивості проявляють алілтриметиламонійхлорид (АМАС) і відповідний бромід (АМАВ), 2 – хлоралілтриметиламоній хлорид (САС), а також бромхолінбромід (ВСВ). Активність зникає при заміні у хлорхолінхлориду -  $CH_2-Cl$  на -  $CH_2-OH$  або -  $COOH$ , а також у аналога з бромбутильною групою [173]. У різних країнах випускають різні препарати хлорхолінхлориду - ССС, цикоцел, WR-62 берцема ССС, сайкоцел-750 А, АМВ хлормекват 40, аротекс, ретацел, антивилегач та ін. Густина препарату - 1,135-1,145 г/см<sup>3</sup>, в'язкість близько 10 сантистоксів при 20°C, за температури – 8° С майже повністю застигає, має нейтральну, або слабку лужну реакцію (рН до 8), довгий час не втрачає своїх властивостей, не займається. Препарат малотоксичний, не виявляє канцерогенних та бластомогенних властивостей, не акумулюється і не розкладається в організмі і через 48 годин виводиться з нього. Період напіврозпаду у ґрунті, в залежності від температури і вологості ґрунту, становить від 3 до 43 діб. Оптимальними умовами для розкладання препарату в ґрунті є температура 25° С і вологість ґрунту біля 60% [218]. В ґрунті препарат руйнується з утворенням вуглекислого газу, води, азоту і соляної кислоти, що нейтралізується карбонатами ґрунту. Комахи, а також інші тварини на оброблених ділянках не гинуть, діяльність мікроорганізмів не гальмується навіть при високих дозах [162]. За даними інших авторів, препарат може пригнічувати у ґрунті діяльність таких груп мікроорганізмів як амоніфікатори, нітріфікуючих та денітріфікуючих бактерій. Одночасно стимулюється діяльність інших груп бактерій, тому загальна їх кількість не змінюється, а цикли розвитку мікроорганізмів швидко відновлюються [146]. Корозійні властивості препарату невеликі,

при нагріванні значно збільшуються, тому влітку зберігати препарат бажано в тіні. Препарат зберігає свої властивості при зберіганні його в холодному приміщенні більш трьох років, обов'язковою умовою застосування є попереднє інтенсивне перемішування для запобігання можливого осаду.

Рістгальмуючі властивості проявляють також *гідрозид малеїнової кислоти* (ГМК), 1,2-дигідропіридазин-3,6-діон, – безбарвна кристалічна сполука з температурою плавлення 296-298 °С. Препарат має вигляд білого кристалічного порошку. Його молекулярна маса дорівнює 112,1 Д. Розчинність при 25°С в воді - 6 г/л. ГМК поводить себе як слабка одноосновна кислота і тому утворює з іонами  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $NH_4^+$  легкокорозивні солі. Саме у такому вигляді препарат найчастіше застосовується на практиці. Натрієва сіль ГМК добре розчиняється у воді, що дозволило на її основі створити вискоєфективні препаративні форми ретарданту. Вона практично нетоксична для теплокровних (LD<sub>50</sub> для пацюків складає 6900 мг/кг). Однак до групи ретардантів ГМК може бути віднесений лише умовно, оскільки зменшує інтенсивність поділу клітин як в субапикальній, так і в апикальній меристемі, тобто інгібує активність як гіберелінів, так і ауксинів, чим може викликати порушення ініціації листків [146]. В дослідках на модельній культурі гриба *Giberella fujicuroa*, який має спільні основні етапи біосинтезу гіберелінів з вищими рослинами, з'ясовано, що рістгальмуюча дія ГМК та препаратів на його основі не пов'язана з блокуванням синтезу гормону і знімається введенням екзогенної гіберелової кислоти [56]. Ці препарати досить широко використовувалися в рослинництві для підвищення урожайності помідорів, яблунь, уповільнення росту пагонів і компактного формування крони, стимуляції закладання плодкових бруньок. Цими препаратами здійснювали обробку картоплі, цибулі і інших овочевих культур для тривалого інгібування меристематичної активності, що дозволяло зменшити втрати і покращити якість продукції, яка зберігалася. Разом з тим, практичне застосування препаратів цієї групи для виробництва продуктів харчування рослинного походження зараз визнано недоцільним, оскільки встановлено значну мутагенну і канцерогенну дію гідрозидпохідних препаратів на тваринні організми [218]. Перспективним залишається використання ГМК та інших препаратів цієї групи у декоративному садівництві, квітникарстві.

*Паклобутразол* (C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>ClN<sub>3</sub>O) - 4,4-Диметил-1-(1, 2, 4 - триазоліл - 1)-1-(4 - хлорфеніл)пентанол-3, похідна 1, 2, 4-триазола. Синоніми - Р333, клиппер, культар, парлей. Молекулярна маса 293,5 Д. Характеризується низькою розчинністю у воді - 0,035 г/л, температура плавлення 165-166°С. ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків 1356-1953 мг/кг [126]. Висока активність паклобутразолу пов'язана із стабільністю його молекул. Методом біопроб встановлено, що навіть через 11 тижнів після застосування препарату спостерігалось гальмування росту пагонів суниць. Препарат синтезовано на фірмі "АСІ" (Великобританія) при вивченні ретардантної активності ряду триазолових сполук. На основі паклобутразолу фірмою створені торгові препаративні форми у вигляді гранул - ориза і емульсії – культар, найбільш ефективного препарату на плодкових культурах серед всіх інших триазолпохідних препаратів. Системний ретардант і фунгіцид для боротьби з борошнистою росою та паршею яблунь. Застосовується в концентраціях 0,125-4 кг/га як ретардант і в концентраціях 0,125-0,2 кг/га як фунгіцид.

*Тебуконазол* (C<sub>16</sub>H<sub>22</sub>ClN<sub>3</sub>O) – 4,4-диметил-3-(1Н-1,2,4-триазол-1-лметил)-1-п-хлорфенілпентан-3-ол. Синоніми - фенетразол, колосаль, традеман, агросил, хоризон, фолікур, раксил, фараон. Прозора кристалічна речовина, молекулярна маса- 307,8 Д, температура плавлення - 104,7°С. Погано розчинний в воді, добре в органічних розчинниках. Не гідролізується при рН від 4 до 7 в воді при 20°С більше року. Малотоксичний для теплокровних, ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків становить 3900-5000 мг/кг, 3 клас небезпеки. В кількості, яка не перевищує рекомендовані норми витрат, препарат не токсичний для бджіл. Виробник фірма Bayer Crop Science AG (Німеччина).

Тебуконазол забезпечує рівномірний акропетальний розподіл препарату в середині листка рослини протягом тривалого періоду часу. Речовина за 1–2 години проникає в рослину, тому



препарат залишається ефективним навіть у випадку можливого дощу після застосування, зберігає свою ефективність протягом декількох тижнів. Рекомендується застосування препарату в вигляді крапельного обприскування з нормою витрати робочої рідини 300 л/га. Можна його використовувати в композиціях з багатьма гербіцидами, регуляторами росту, рідкими добривами, інсектицидами, а також з іншими контактними і системними фунгіцидами. Перед приготуванням робочого розчину слід перевірити його на змішуваність.

*Уніконазол* ( $C_{15}H_{18}ClN_3O$ ) – (1E, 3R) – 1 – (4-хлорфеніл) – 4,4-диметил-2-(1H-1,2,4-триазол-1-ил) пент-1-ен-3-ол. Молекулярна маса 291,78 Д. Біла кристалічна речовина, температура плавлення 162,5 °С, розчинність у воді 8,41 мг/л (25 °С). ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків становить 4000 мг/кг, 2 клас небезпеки. Широко використовується на сільськогосподарських культурах, таких як рис, пшениця, фруктових деревах, покращує диференціювання квіткового бутону та цвітіння.

*2-хлоретілфосфонова кислота (2-ХЕФК)* ( $C_2H_6ClO_3P$ ). Синоніми - есфон, етрел. Тверда, біла, гігроскопічна, воскоподібна речовина, добре розчинна у воді, етиловому та ізопропіловому спиртах, ацетоні, пропіленгліколі, менш розчинна у неполярних розчинниках - бензолі, толуолі. Молекулярна маса –144,5 Д, температура плавлення – 74 °С. Не розчиняється у керосині, сірковуглеці. Не займається. В розчині не сумісна з лужними солями. З аліфатичними і ароматичними спиртами легко утворює моно- та дієфіри. Має низьку токсичність для теплокровних. ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків прерорально 4220 мг/кг. Препарат та його метаболіти виводяться з сечею протягом 7 діб. Не викликає ембріотоксичної, гепатогенної і мутагенної дії, не має кумулятивних властивостей [184,185].

Вперше препарат було синтезовано ще у 1946 р. [55], але як регулятор росту був випущений у продаж американськими фірмами у 1969 р. у вигляді фірменого препарату етрелу. На даний час створено цілу групу препаратів на основі 2-ХЕФК (етефон, 2- СЕРА, флордімекс, амкем 68-250, амкем 66-329, гідрел, дигідрел, кампозан, декстрел). Стабільність 2-хлоретілфосфонові кислоти залежить від значення рН. Водні розчини із значенням рН < 3,5 - стабільні, при більш високих значеннях рН, які характерні для клітинного соку рослин, починається спонтанне неферментативне розщеплення 2-ХЕФК з виділенням вільного етилену, який проявляє свої регулятивні функції. На основі 2-ХЕФК були створені і інші препарати, які тривалий час використовувалися в рослинництві:

*Дигідрел - Біс* (2-хлоретілфосфонат) - N, N - диметилгідразиніа. Утворюється при взаємодії 1,1-диметилгідразину з 2 молями 2-ХЕФК. Молекулярна маса - 349 Д. Скловидна маса, розчинність у воді більше 50%. ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків 2500 мг/кг [125]. Препаративна форма представлена 40-50%-ними водними розчинами. Найбільш широко застосовувався як ретардант на житі з нормою використання 0,8-1,5 кг/га. За токсикологічними показникам з урахуванням віддалених наслідків гідразинієвого компоненту цей етиленпродуцент віднесений до токсичних і в останні роки заборонено його застосування для обробки рослинних об'єктів, які використовуються для харчування людей і вигодовування тварин [8].

*Кампозан М*. Препарат 2-хлоретілфосфонові кислоти, вперше був синтезований ще у НДР хімічним комбінатом м. Біттерфельд та Інститутом органічної хімії. Рідина зеленого кольору, яка містить 34% 2-ХЕФК, 2,37%  $CuSO_4$ , 6,2%  $PO_4^{3-}$ , 57,43% води. Зелений колір препарату зумовлений іонам  $Cu^{+2}$ , які, засвоюючись, використовуються рослиною як мікроелемент; рН препарату 1,0-1,5, ЛД<sub>50</sub> для білих пацюків становить 3390 мг/кг. Препарат не отруйний для бджіл, малотоксичний для риби [200]. Період напіврозпаду кампозану М в ґрунті в залежності від температури і кислотності ґрунту становить 18-72 доби, при великому вмісті гумусу процес дещо уповільнюється [218]. Препарат має добре виражені кислотні властивості, роз'їдає метали і лаки, а тому не рекомендується наповнювати баки нерозбавленим препаратом.

*Декстрел* - Д - (+) - трео - 1 - (n-нітрофеніл) - 1, 3-диоксіізопро-піламоній, 2-хлоретілфосфонова кислота. Декстрел - тверда кристалічна речовина, жовтуватого кольору, не гігроскопічна, не вибуховонебезпечна. Вміст діючої речовини в технічному продукті складає 95-96%, вміст води 3,95-4,95%. Температура плавлення 150-153°С. Сполука добре

розчинна у воді. Під час зберігання у темноті стійка до 3-х років. Препарат та його водні розчини не мають корозійних властивостей. Робочі розчини зберігають стабільність в інтервалі рН 4,6-7,1. Термін зберігання робочого розчину - дві доби. Через 7 днів зберігання рН однопроцентного розчину змінюється від 4,96 до 4,06. В практиці найчастіше застосовується 0,25% розчин декстрелу, який змінює свою кислотність з 5,60 до 4,61 за тиждень зберігання. Декстрел відноситься до малотоксичних сполук. ЛД<sub>50</sub> при прероральному введенні для білих пацюків складає 6000 мг/кг. Препарат не має шкірянорезорбтивної дії і кумулятивних властивостей, не виявляє ембріотоксичної і тератогенної дії [ 218].

В Інституті органічної хімії та Інституті біоорганічної хімії та нафтохімії НАН України синтезовані нові етиленродуценти *іфоній* та *іфонілій*, які володіють високою ретардантною активністю і визнані високоефективними препаратами у технології вирощування озимої пшениці [135].

**1.2. Механізми дії різних груп ретардантів.** Вивчення дії одного з перших синтезованих ретардантів – АМО-1618 та інших четвертинних амонієвих сполук показало, що під їх впливом рослини набувають розеткового габітусу, що пов'язане з майже повною відсутністю поділу клітин в субапикальній зоні меристеми стебла. Рістгальмуюча дія препаратів знімалася під впливом екзогенного гібереліну. При цьому меристематична активність зростала у кілька разів, що призводило до швидкого видовження стебла [188,189]. Роботи наступних років підтвердили, що ретарданти є речовинами антигіберелінової дії [138,139,140,171]. З'ясовано, що і четвертинні амонієві сполуки і триазолпохідні препарати інгібують синтез гіберелінів, причому чим більше ланок біосинтезу гіберелінів вони блокують, тим вища їх активність. Так, четвертинні амонієві сполуки (ССС, фосфон Д, АМО-1618) інгібують активність ент-каурен-синтази при утворенні копалілпірофосфату з геранілгераніолдифосфату, а паклобутразол перериває синтез гібереліну зразу в трьох точках, з чим пов'язана його більш висока активність [141,167].

Надзвичайно великим успіхом стало створення регуляторів росту – етиленродуцентів на основі 2-хлоретилфосфонової кислоти ( 2- ХЕФК) [142]. На відміну від четвертинних амонієвих сполук і триазолпохідних ретардантів етиленродуценти не впливають на синтез гіберелінів, однак здатні інгібувати активність вже синтезованих гормонів цього класу шляхом блокування утворення гормон – рецепторного комплексу [167]. Доказом цього є той факт, що рістгальмуюча дія етиленродуцентів не знімається введенням екзогенної гіберелінової кислоти [56,142].

Нативний продукт обміну речовин – етилен приймає участь у регуляції процесів вегетативного росту і старіння органів рослини, однак штучне застосування етилену для регуляції росту і розвитку пов'язане з незручностями, які виникають при роботі з газами. Перспективність використання етиленродуцентів визначається тим, що препарати, створені на основі 2-ХЕФК розкладаються в рослинах з виділенням вільного етилену. Зміна концентрації цього газоподібного фітогормону і викликає фізіологічну реакцію. В дослідях з *Bryophyllum cruetrum* було встановлено, що швидкість неферментативного розщеплення хлоретилфосфонової кислоти збільшується при підвищенні рН клітинного соку [225]. Так, при збільшенні рН клітинного соку внаслідок вирощування рослини на довгому дні до 4,6 кількість етилену, що виділявся з 2-ХЕФК, була втричі більшою, ніж у рослин, які мали рН=4,0 внаслідок вирощування їх на короткому дні.

Етилен викликає затримку мітотичного процесу в меристемах вегетативних органів. Інгибування мітозів етиленом спричиняється блокуванням синтезу ядерної ДНК, при видаленні етилену частота мітозів підвищується. Вивчення впливу етилену на мітози клітин корінців гороху дозволило встановити, що затримка проліферації клітин відбувається на межах фаз G<sub>1</sub> / S і G<sub>2</sub> / M мітотичного циклу [43]. На прикладі росту озимого жита також показано, що рістінгібуюча дія 2-ХЕФК пов'язана із зменшенням проліферативної функції інтеркалярної меристеми і наступним зменшенням кількості клітин по довжині

вегетативного органу злаку, причому вплив етилену на фазу розтягування клітин листової пластинки визначався концентрацією етиленпродуценту. При застосуванні низьких концентрацій 2-ХЕФК довжина коротких епідермальних і паренхімних клітин навіть зростала, а чіткий рістгальмуючий ефект спостерігався тільки після збільшення концентрації препарату до  $10^{-1}M$  [136].

Зменшення розмірів клітини під дією етилену у довжину може супроводжуватися збільшенням її ізодіаметричних розмірів, що призводить до укорочення і потовщення міжвузлів [156,158]. Зверхоптимальні концентрації індолілоцтової кислоти (ІОК) призводять до аналогічного ефекту. Це пов'язане з тим, що у високих концентраціях ауксин стимулює біосинтез етилену на етапі перетворення S-аденозилметіоніну у безпосередній попередник етилену - 1-аміноциклопропан-1-карбонову кислоту (АЦПК) [190]. Висловлене припущення, що зміна напрямку росту клітини може бути пов'язана із змінами розташування мікротрубочок. Відомо, що фітогормони впливають на орієнтацію мікротрубочок в рослинних клітинах, які визначають розташування мікрофібрил целюлози в клітинній стінці і полярність росту клітини. За допомогою електронної мікроскопії встановлено, що у паренхімних клітинах стебла гороху мікротрубочки орієнтовані радіально до плазмалеми, однак під впливом етилену відбувається їх переорієнтація що, очевидно, і призводить до змін у полярності росту клітини [208].

Висловлено гіпотезу, що первинний механізм дії етилену полягає у дисоціації зв'язків цитоскелету з мембранами, а це викликає затримку полярного транспорту ІОК в клітині. Організація полярного транспорту ауксину забезпечується асиметричним розташуванням апарату секреції ІОК на двох кінцях кожної клітини. Якщо це асиметричне розташування пермеаз в клітинній мембрані підтримується мікротрубочками і мікрофіламентами, і якщо цей апарат закріплення дезінтегрується етиленом, то обробка буде призводити до зупинки видовження органу [147].

Зроблена спроба пояснити дію інших ретардантів, які відрізняються за хімічною будовою від етиленпродуцентів, здатністю при розщепленні в клітині виділяти етилен. Встановлено, що хлорхолінхлорид у водних розчинах може розщеплюватися з виділенням вільного етилену, при цьому розщеплення значно прискорюється при збільшенні рН середовища. Це дозволило автору зробити припущення, що біологічна дія ССС зумовлена утворенням *in vivo* етилену [69]. Разом з тим, інші автори, вивчаючи біосинтез етилену при гальмуванні росту озимої пшениці і квасолі хлорхолінхлоридом, теж спостерігали тимчасове збільшення вмісту етилену і його попередника - АЦПК під впливом ретарданту, однак дійшли висновку, що збільшення вмісту етилену та його попередника є стресовою реакцією на обробку і надходження в тканини ССС. Тобто, рістгальмуюча дія ССС не пов'язана з суттєвими змінами в біосинтезі етилену [184,185]. Фізіологічний ефект дії етиленпродуцентів значною мірою залежить від особливостей надходження препаратів в тканини, швидкості пересування і метаболізму їх в рослині. В дослідях з міченою  $^{14}C$  2-ХЕФК встановлено, що препарат швидко проходить через покрови листків, пагонів, плодів і ягід, легко пересувається догори і донизу від місця нанесення і накопичується в зонах росту і активного метаболізму [33]. 2-ХЕФК розкладається в рослині за 3-4 тижні на складові частини - етилен, фосфат і хлорид, причому інтенсивність розщеплення 2-ХЕФК як у розчинах, так і в рослинах залежить від температури. У озимого жита при підвищенні температури з 10 до 30 С виділення етилену збільшується в 10 разів, а при температурі 40 С- повністю припиняється [185].

Гормональній системі належить надзвичайно важлива роль у регуляції клітинного циклу, однак справедливо відмічалось, що роль ендогенних фітогормонів в регуляції окремих фаз циклу майже недосліджена. Це пов'язано з тим, що основні результати одержані при вивченні впливу екзогенних гормонів. Враховуючи, що ретарданти є модифікаторами гормонального балансу рослини, реалізація їх дії може здійснюватися через зміни концентрацій і співвідношення гормонів. Це визначає необхідність подальшого вивчення змін гормонального статусу рослини під впливом різних за механізмом дії ретардантів.

## РОЗДІЛ 2. ГОРМОНАЛЬНА РЕГУЛЯЦІЯ ФІТОМОРФОГЕНЕЗУ ПІД ВПЛИВОМ РІЗНИХ ЗА МЕХАНІЗМОМ ДІЇ РЕТАРДАНТІВ

**2.1. Гормональні зміни в пагонах рослин за дії ретардантів.** Гормональна система є одним з найважливіших факторів, що регулюють ріст і морфогенез рослин. При вивченні механізмів дії фітогормонів широко застосовується обробка органів екзогенними гормонами з наступним аналізом швидких і повільних зворотних реакцій, змін метаболізму та гормонального статусу рослини. Разом з тим, недостатність дослідів тільки з екзогенними гормонами очевидна, оскільки в інтактній рослині має місце складна взаємодія між окремими гормонами, а обробка рослин тим чи іншим гормоном призводить до змін синтезу і метаболізму інших, співвідношення компонентів гормонального комплексу [76,77]. Це може призвести до змін морфологічних і фізіологічних програм [157]. Логічно припустити, що достатньо інформативним може стати підхід “ від протилежного”- обробка рослин інгібіторами дії тих чи інших фітогормонів з наступним вивченням взаємовідносин між компонентами всього гормонального комплексу [76]. Відомо, що інгібуюча дія ретардантів, в залежності від хімічної структури, визначається блокуванням синтезу, або зменшенням активності вже синтезованих гіберелінів [171]. Однак в сучасній літературі представлені тільки поодинокі роботи, в яких аналізуються зміни в гормональному комплексі рослин при їх обробці окремими ретардантами [94]. Практично відсутні порівняльні дані про вплив розповсюджених, але різних за механізмом дії препаратів - хлормекватхлориду, тритазолпохідних препаратів і етиленпродуцентів на гормональну систему рослини, що гальмує отримання нових знань про механізми регуляції фітоморфогенезу при ретардантних ефектах. В зв'язку з цим, вплив ретардантів доцільно проаналізувати з позицій комплексного гормонального підходу, урахуванням змін в балансі різних груп фітогормонів за дії препаратів.

Відомо, що швидкість росту стебла залежить від меристематичної активності субапикальної зони, яка значною мірою контролюється гіберелінами. Гібереліни відіграють, очевидно, важливу роль і при генетичній карликовості, оскільки чисельні карликові мутанти, наприклад кукурудзи і квасолі, містять менше гіберелінів ніж нормальні форми і чітко реагують на обробку гібереліном. Ще працями Сакса показано, що розеткові рослини, і рослини, які набули розеткового габітусу під впливом одного з перших синтезованих ретардантів - АМО-1618 та інших четвертинних амонієвих солей, відрізняються від нормальних високорослих рослин майже повною відсутністю поділу клітин в субапикальній меристемі стебла, причому гіберелін знімав дію ретардантів. При цьому було встановлено, що меристематична активність цієї зони після обробки фітогормоном зростала в кілька разів, збільшувалася кількість клітин та їх довжина, що призводило до швидкого видовження стебла [188,189].

Як було доведено в ряді робіт, гіберелін посилює також ріст рослин, оброблених гідразидом малеїнової кислоти (ГМК), однак при цьому не відбувається повного зняття пригнічуючої дії гідразиду. Це пояснюється тим, що ГМК блокує поділ клітин і в апікальній і в субапикальній зонах стебла, а гіберелін стимулює поділ лише в субапикальній зоні. Інгібування мітозів в апікальній зоні припиняє процес поповнення субапикальної зони новими клітинами, тому гіберелін може впливати лише частково на ріст і розтягування клітин стебла, обробленого ГМК [146].

Разом з тим, представлені в літературі дані стосуються, в основному, вивчення активності вільних форм гіберелоподібних речовин в рослинах під впливом амонієвих та фосфонієвих сполук (АМО-1618, ССС, фосфон-Д). Маловивченими залишаються питання впливу на активність різних форм гіберелінів сучасних ретардантів інших груп. Проведене нами вивчення активності вільних гіберелінів в період активного росту пагона малини, після чіткого проявлення рістгальмуючої дії ретардантів, свідчить про тісний зв'язок між змінами ростових характеристик і активністю гормону: під впливом рістгальмуючих препаратів в умовах польового дослідів відмічено значне зменшення активності вільних гіберелінів, и той

час як введення екзогенної гіберелової кислоти суттєво підвищувало їх активність в тканинах стебла [74,77]. Аналогічне зменшення біологічної активності гіберелінів спостерігалось також під впливом хлорхолінхлориду в усі фази розвитку рослин ячменю [205], а під впливом BAS 111 відбувалося зменшення вмісту окремих гіберелінів в проростках ріпаку [48]. Вивчення впливу паклобутразолу та декстрелу на активність вільних форм гіберелінів в пагонах малини, проведене в умовах вегетаційного дослідження, підтвердило відмічену закономірність. Разом з тим, різниця між варіантами була менш різкою, що очевидно пояснюється оптимальним водозабезпеченням і більш високою температурою в період проведення досліджень [77]. Визначення активності вільних форм гіберелінів в проростаючому насінні квасолі дозволили встановити, що механізм дії цього ретарданту не завжди можна пов'язувати з інгібуванням біосинтезу гібереліну *de novo*, оскільки збільшення вмісту вільних гіберелінів можливе за рахунок їх вивільнення із зв'язаних форм [144]. Утворення гіберелінових глюкозидів розглядається як один з механізмів інактивації гібереліну у дозріваючому насінні, причому кон'юговані форми гормону виконують роль "резерву" для регенерації вільних гіберелінів при проростанні [18]. Слід однак відзначити, що в літературі практично відсутні дані про накопичення кон'югованих форм гіберелінів у вегетативних органах рослин при гальмуванні росту ретардантами. На рослинах малини встановлено, що активність зв'язаних форм гіберелінів була меншою у варіантах із застосуванням ретардантів декстрелу і паклобутразолу [74]. Отже, дія ретардантів не пов'язана, очевидно, з інактивуванням гіберелінів шляхом їх переведення у кон'юговані форми.

Одержані нами результати досліджень свідчать про суттєвий вплив ретардантів на активність гіберелінів в рослинах, однак зводити реакцію рослин на рістгальмуючі препарати до змін у вмісті і активності тільки цього класу фітогормонів, було б, на нашу думку, невірним - вирішальну роль у регуляції росту і розвитку відіграє баланс, співвідношення і послідовність дії різних груп фітогормонів. Тому важливого значення набуває вивчення змін вмісту і співвідношення інших класів фітогормонів в тканинах рослин при штучному гальмуванні росту під дією ретардантів.

Відомо, що період інтенсивного росту стебла співпадає з високим рівнем активності гіберелінів і індолілоцтової кислоти, дія яких взаємопов'язана. У ряду рослин, наприклад, проростків гороху, прискорення росту під впливом гібереліну сполучене з підвищенням вмісту ауксинів (ІОК), причому таке збільшення може бути дуже значним: вміст ауксину може перевищувати норму в 40-50 разів [18]. Висловлене припущення, що ауксин - зберігаюча дія гіберелінів може проявлятися за рахунок підвищення вмісту фенольних інгібіторів ІОК - оксидази, вивільнення ІОК із зв'язаних форм, оскільки гібереліни підвищують в тканинах активність гідролаз, активації транспорту і посилення біосинтезу ІОК під впливом гіберелінів [156]. Разом з тим слід відзначити, що вплив препаратів антигіберелінової дії на вміст індолілоцтової кислоти вивчений недостатньо, а одержані дані розрізнені і суперечливі. Зменшення вмісту ауксину в тканинах гороху спостерігалось під впливом уніканазолу [115], а в пагонах рису за дії цього ретарданту змін у вмісті ІОК не відбувалося [54]. Відмічалось також зменшення концентрації індолілоцтової кислоти в апікальній зоні проростків квасолі під дією ССС [144]. Слід, однак, відзначити, що вплив ретардантів на вміст індолілоцтової кислоти в тканинах багаторічних деревних рослин, очевидно, не вивчався.

Проведене нами дослідження вмісту вільної ІОК в пагонах малини в умовах польового дослідження в період активного росту свідчить про те, що під впливом препаратів антигіберелінової дії відбувалося зменшення вмісту цього фітогормону в тканинах (Таблиця 2.1) [77].

Таблиця 2.1.

Вплив ретардантів на вміст фітогормонів в пагонах малини сорту Новокитаївська на 7-му добу після обприскування (1990р.), нг/г сирової речовини.

Показник	Контроль (вода)	0,3%-ний декстрел	1,2%-ний ССС	0,05%-ний паклобут-разол
Сумарний вміст АБК	1675	2762	520	2889
Вільна АБК	1350 ± 14,5	*2000 ± 12,2	*250 ± 11,7	*2450 ± 12,5
Зв'язана АБК	250 ± 5,4	*137 ± 5,8	220 ± 5,1	*89 ± 4,7
t-ізомер АБК	75 ± 2,3	*625 ± 8,2	*50 ± 2,1	*350 ± 5,8
Вільна ІОК	63 ± 0,2	*18 ± 0,3	*21 ± 0,1	*16 ± 0,2
Зеатин	35 ± 0,3	*133 ± 0,8	*400 ± 0,6	*сліди
Зеатинрибозид	сліди	Сліди	*250 ± 0,3	*235 ± 0,3

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Аналогічні результати одержані в умовах вегетаційного дослідження 1997 р. – під впливом декстрелу вміст вільної ІОК зменшувався (Таблиця 2.2). Очевидно, дія ретардантів на вміст індолілоцтової кислоти в пагонах опосередкована зменшенням активності гіберелінів, позитивний вплив яких на вміст ауксину в рослинах доведено [18].

Таблиця 2.2.

Вплив декстрелу на вміст фітогормонів в пагонах малини сорту Новокитаївська в умовах вегетаційного дослідження на 11-ту добу після обприскування (1997р.), нг/г сирової речовини.

Показник	Контроль (вода)	0,3%-ний декстрел
Сумарний вміст АБК	2562	1376
Вільна АБК	1825 ± 11	*763 ± 8
Зв'язана АБК	737 ± 9	*613 ± 8
Вільна ІОК	150 ± 12	*110 ± 7
Зеатин	Сліди	*24,4 ± 0,7
Зеатинрибозид	569 ± 2,8	*сліди

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Отже вміст основних гормонів, які регулюють ріст пагона у довжину - ауксинів і гіберелінів, під впливом ретардантів зменшується, чим і пояснюється уповільнення темпів росту пагонів малини.

Відомо, що співвідношення між елементами гормонального комплексу значною мірою впливає на трофічну ситуацію в тому чи іншому органі. Очевидно, зниження вмісту і активності ІОК та гіберелінів в молодих тканинах пагону за дії ретардантів визначає

зменшення “запиту” на асиміляти, що наряду із зменшенням проліферативної активності меристематичних клітин субапикальної меристеми, є одним з факторів уповільнення темпів росту пагона.

Одним з основних ефектів дії ауксинів на рослини є стимуляція діяльності камбію, за рахунок чого відбувається вторинний ріст пагона у товщину. Препарати активного камбію багаті на ауксини, причому спостерігається паралелізм між кількістю екстрагованого ауксину і активністю цієї латеральної меристеми [28].

Порівняння одержаних даних про вміст і активність ІОК та гіберелінів в тканинах з результатами вивчення гістологічних показників вторинного росту пагонів малини під впливом ретардантів свідчить про те, що має місце чітка залежність між вмістом цих фітогормонів і зменшенням радіальної популяції клітин та їх розмірів [74]. Таким чином, інгібуюча дія ретардантів на активність меристематичних тканин стебла опосередкована змінами гормонального комплексу. Слід також враховувати, що фітогормони можуть впливати на трофічну ситуацію в органах не тільки внаслідок формування атрагувальної потужності органу, але й через формування провідних шляхів. Зменшення числа і розмірів судин ксилеми малини і чорноплідної горобини, більш інтенсивне і раннє утворення механічних тканин в ксилемі, спричиняє погіршення забезпечення зон апікального і латерального росту стебла водою і елементами живлення [72].

Участь цитокінінів в регуляції росту стебла в довжину і товщину ще далеко не з'ясовано, однак відмічалася висока взаємодія цитокінінів та ауксинів. В типових системах з клітинним розтягуванням, таких як колеоптиль вівса та епікотиль гороху, кінетин, як правило, інгібує стимульований ауксином повздовжній ріст і стимулює поперечний. При переході клітин проростків кукурудзи до розтягування відбувається різке зниження вмісту цитокінінів з одночасним підвищенням вмісту ІОК. В присутності ауксину цитокініни надзвичайно активні при ініціюванні поділу рослинних клітин в культурі тканини, причому мітотична активність зростає при збільшенні співвідношення цитокініни / ІОК [137]. В мітотичному циклі існують фази, проходження яких залежить від ауксинів, і фази, для яких потрібні цитокініни, чим і визначається потреба в цих двох фітогормонах для поділу клітин. Разом з тим, існують дані, які не узгоджуються з даною теорією. Так, при підвищенні концентрації цитокінінів збільшується ефективність дії ауксинів, а при більш високих концентраціях ауксинів потреба тканин в цитокінінах зменшувалася [29].

Цитокініни знайдені в екстрактах з камбію різних рослин, в тестах вони стимулюють як діяльність камбію, так і лігніфікацію елементів ксилеми. Однак питання впливу ретардантів на вміст цитокінінів в пагонах сільськогосподарських культур вивчено недостатньо. Разом з тим, штучне гальмування росту за допомогою ретардантів створює можливість проаналізувати залежність між вмістом цитокінінів і швидкістю повздовжнього росту пагона, діяльністю камбію і здатністю тканин до атракції. Одержані нами результати досліджень свідчать про те, що при гальмуванні росту пагонів малини ретардантами не спостерігалася чіткої залежності між інтенсивністю росту і вмістом цитокінінів. Зменшення інтенсивності ростових процесів супроводжувалося збільшенням вмісту цитокінінів при одночасному зменшенні вмісту ІОК в тканинах стебла (див.табл. 2.1). Спостерігалися відмінності у домінуванні форм цитокінінів: у варіанті з паклобутразолом знайдені слідові кількості зеатину і високий вміст транспортної форми - зеатинрибозиду, а у варіантах з декстрелом і хлорхолінхлоридом домінував зеатин. Питання про можливість синтезу цитокінінів в меристемах пагона залишається відкритим [18], однак наявність великої кількості транспортних форм цитокінінів пояснюється, очевидно, інтенсивним притоком фітогормонів цієї групи з кореневої системи, яка є основним місцем їх синтезу.

Відомо, що цитокініни здатні затримувати розпад білків і РНК, за рахунок чого підтримується загальна здатність клітин до синтетичної діяльності і викликається ефект атракції [18]. Однак одержані нами результати свідчать, що вміст цитокінінів не може однозначно характеризувати атрагуючу активність тканин, оскільки більш високий вміст цих гормонів у досліді супроводжувався зменшенням маси і розмірів стебла [77]. В умовах

вегетаційного досліду під впливом декстрелу відбувалося зменшення вмісту як цитокінінів, так і ІОК в тканинах пагона (див. табл. 2.2). Очевидно, здатність тканин до атракції визначається не вмістом того чи іншого фітогормону, а складною взаємодією між всіма компонентами гормонального комплексу.

Залишається значною мірою нез'ясованою в процесах росту і регуляторна функція абсцизової кислоти. АБК може інгібувати синтез ДНК, РНК, білків, припиняти клітинні поділи, за рахунок чого виступає в клітині як антагоніст гіберелінів, ауксинів, цитокінінів, що може призводити до рістгальмуючих ефектів. Однак невірно було б розглядати АБК тільки як інгібітор, оскільки вона може викликати і явище активації ростових процесів. Так, в молодих, швидкоростучих рослинах відмічався підвищений вміст АБК, окремі тканини реагують на введення АБК підвищенням мітотичної активності [18].

Відомості про вплив ретардантів на вміст абсцизової кислоти суперечливі. Згідно з одними авторами, хлорхолінхлорид, на відміну від етиленпродуцентів, підвищував активність фітогормону в стеблах ячменю [167], однак під впливом паклобутразолу зменшувався вміст фітогормону в проростках пшениці [13].

Результати наших досліджень свідчать про те, що залежність ростових процесів пагонів малини, оброблених ретардантами, від вмісту різних форм АБК носить достатньо складний характер. Сумарний вміст всіх форм абсцизової кислоти під впливом паклобутразолу збільшився в 1,72 рази, під впливом декстрелу - в 1,65 рази, однак хлорхолінхлорид викликав значне зменшення (в 3,2 рази) вмісту фітогормону у порівнянні з контролем (див. табл. 2.1). В умовах вегетаційного досліду сумарний вміст різних форм АБК у стеблах малини, оброблених декстрелом, був значно нижчим, ніж у контролі (в 1,87 рази). Слід, однак, відзначити, що зменшення вмісту АБК в стеблі в цих випадках супроводжувалося значним збільшенням вмісту фітогормону в листках [76,77]. Якщо виходити із сучасних уявлень про те, що основним місцем синтезу АБК є листки і здатності цього гормону до транспорту по флоемі [18], то різниця вмісту АБК в стеблі і листках може бути пояснена уповільненням відтоку гормону від листків до стебла.

Таким чином, вплив ретардантів на інтенсивність ростових процесів, анатомо-морфологічну будову пагонів малини не обмежується тільки антигібереліновою дією рістгальмуючих препаратів, а визначається змінами всього гормонального комплексу, складною взаємодією його компонентів.

Встановлено суттєвий вплив паклобутразолу на швидкість проростання і анатомічну будову паростків картоплі. За дії ретарданту зменшувалося значення показника "маса сухої речовини паростка/маса сухої речовини бульби" на перших етапах проростання проти контролю. Відбувалося значне інгібування росту паростків (Рисунок 2.1). Під впливом ретарданту відбувалися глибокі зміни анатомічної будови паростків. Зменшення довжини паростків картоплі за дії ретардантів супроводжувалося суттєвим їх потовщенням. По всій довжині паростку, як у первинній корі, так і у серцевині, об'єм клітин паренхіми в тканинах паростків у оброблених ретардантом бульб був більший, ніж у контролі. На нашу думку, зменшення довжини і маси паростків при одночасному збільшенні розмірів клітин паренхіми свідчить про інгібування ретардантом меристематичної активності зон росту, яке визначалося перебудовою гормонального комплексу (Таблиця 2.3.) [107]

Паклобутразол суттєво впливав на вміст різних форм гіберелінів в паростках картоплі. Судячи з біологічної активності відомих концентрацій стандарту ГК<sub>3</sub>, під впливом 0,05%-го паклобутразолу в 1,7 рази зменшувався вміст вільних і в 1,2 рази збільшувався вміст зв'язаних форм гіберелінів у порівнянні з контролем (див. табл. 2.3). При цьому співвідношення "вільні / зв'язані" гібереліни в контролі становило 1,25, а в дослідному варіанті—0,69. Таким чином, рістгальмуюча дія паклобутразолу реалізувалася в першу чергу через зменшення активності вільних гіберелінів в паростках. Це добре узгоджується з сучасними уявленнями про блокування синтезу гіберелінів триазолпохідними препаратами [171].



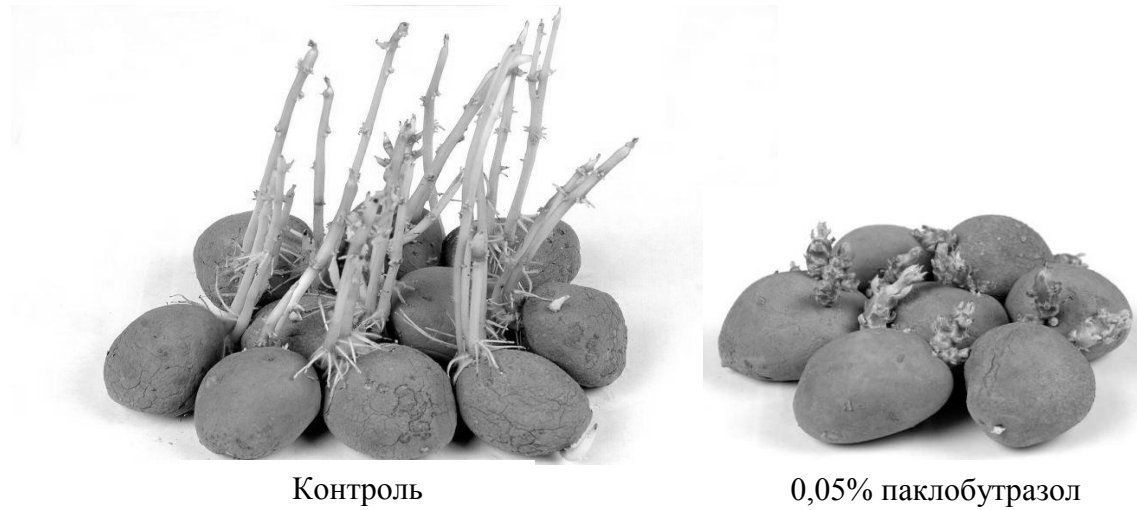


Рисунок 2.1. Дія паклобутразолу на проростання картоплі сорту Ікар

Таблиця 2.3.

Вплив 0,05%-го паклобутразолу на вміст фітогормонів в паростках картоплі сорту Ікар, нг/г сирої речовини.

	АБК		ІОК		Цитокініни		$\frac{ІОК+З+ЗР}{АБК}$	Гібереліни	
	вільна	зв'язана	вільна	зв'язана	зеатин	зеатин-рибозид		Вільні	зв'язані
Контроль	23±0,1	133±1	216±1	241±7	50±1	65±1	3,7	424±1	336±16
0,05% ПБ	*39±1,7	*180±2	*89±1	*141±2	*69±1	*131±1	2,0	*251±1	*395±19

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ ; вміст гіберелінів у еквіваленті до гіберелової кислоти ГК<sub>3</sub>;

Уповільнення росту паростків картоплі за дії ретарданту значною мірою визначалося змінами вмісту абсцизової кислоти – під впливом 0,05%-го паклобутразолу в паростках картоплі дослідного варіанту містилося в 1,7 рази більше вільної і в 1,4 більше зв'язаної АБК, ніж у контролі. Це свідчить про важливу роль гормону у підтримці глибокого спокою бульб. Отримані результати дослідження свідчать також про те, що існує залежність активності ростових процесів від стану абсцизової кислоти в тканинах.

В контролі, де швидкість росту паростків була значно вищою, співвідношення “зв'язана/вільна” АБК становило 5,8, а в дослідному варіанті, при гальмуванні росту ретардантом цей показник становив 4,5. Таким чином, уповільнення росту пов'язане із збільшенням відносного вмісту вільної АБК. На залежність глибини спокою з вмістом вільної АБК в бруньках вказується також в роботі [153].

На сьогодні остаточно не з'ясована роль індолілоцтової кислоти в регуляції спокою та його закінченні. Екзогенна ІОК знижувала вміст АБК в меристематичних клітинах точок росту бульб картоплі, однак за дії цього фітогормону тривалість глибокого спокою в бульбах збільшувалася [21]. Вважають, що причиною неефективного застосування ІОК для переривання спокою бульб є її стимулюючий вплив на утворення етилену [64].

Отримані нами дані свідчать, що обробка бульб паклобутразолом призводила до однозначного зменшення вмісту вільної і зв'язаної ІОК в паростках у порівнянні з контролем (див. табл. 2.3). Аналогічні результати отримані нами при вивченні впливу ретарданту на ріст пагонів малини [77]. Зменшення вмісту ІОК за дії уніконазолу і 17- ДМС в органах різних рослин встановлено також в роботах інших авторів [129 ,239]. Разом з тим, прослідковується чітка залежність між уповільненням темпів росту паростків за дії ретарданту і співвідношенням вільної і зв'язаної форм ІОК: в контролі воно становило 0,9, а у досліді значно менше – 0,63. Таким чином, однією з причин уповільнення росту за дії ретарданту є зменшення концентрації вільної ІОК в тканинах оброблених ретардантом паростків.

Наведені в цьому розділі попередні дані свідчать, що вміст цитокінінів в пагонах малини за дії ретардантів підвищувався, хоча інтенсивність росту пагонів за дії ретардантів була значно меншою, ніж у контролі (див. табл.2.1, 2.2). Аналогічне збільшення вмісту цитокінінів за дії уніконазолу в тканинах рослин відмічалось і в інших роботах [153,171]. Отримані нами дані свідчать про те, що в процесах регуляції росту основну роль відіграє не абсолютна концентрація того чи іншого фітогормону, а їх співвідношення. Так, за дії ретарданту в паростках картоплі сорту Ікар відбувалося суттєве підвищення вмісту зеатину і зеатинрибозиду в тканинах у порівнянні з контролем, однак це не супроводжувалося посиленням поділу клітин: зменшення довжини і маси паростків при одночасному збільшенні розмірів клітин паренхіми свідчить про інгібування ретардантом меристематичної активності зон росту.

Звертає на себе увагу і те, що співвідношення зеатинрибозид : зеатин у рослин дослідного варіанту було більш високим (1,9), ніж у контролі (1,3), що свідчить про відносне збільшення вмісту менш активної, транспортної форми гормону (зеатинрибозиду).

Аналіз інтегрального показника, який характеризує гормональний комплекс - відношення суми ІОК, зеатину і зеатинрибозиду до вмісту АБК в тканинах свідчить, що він був більш високим в контролі (див.табл. 2.3).

Таким чином, уповільнення росту паростків картоплі за дії паклобутразолу визначається збільшенням у гормональному комплексі відносної частки абсцизової кислоти, зменшенням відносного вмісту вільних форм цитокінінів, індолілоцтової кислоти і гіберелінів.

**2.2. Дія ретардантів на гормональний комплекс листків.** При характеристиці дії ретардантів на рослину увага дослідників акцентується, як правило, на основній їх властивості - здатності гальмувати ріст стебла у довжину, причому розповсюдженою є точка зору, що дія ретардантів реалізується в основному через вплив на субапикальну меристему, яка відповідає на формування і ріст стебла. При цьому вважається, що апікальна меристема

продовжує нормально функціонувати, за рахунок чого листок не піддається суттєвому впливу і досягає нормальних розмірів [167]. При такому підході за межами розробки загальної схеми дії ретардантів залишаються питання впливу цих препаратів на структурно - функціональну організацію фотосинтетичного апарату рослин, донорної функції листка при ретардантних ефектах в зв'язку із зменшенням атрагуючої потреби пагона.

Проведене нами вивчення активності вільних гіберелінів в тканинах листка малини під впливом хлорхолінхлориду, паклобутразолу, декстрелу та екзогенного гібереліну (ГК<sub>3</sub>) в польових умовах та умовах вегетаційного дослідження свідчить про зменшення активності гормону в варіантах з різними типами ретардантів у порівнянні з контролем і варіантом, де застосовувався гіберелін. Одержані результати свідчать про тісний зв'язок між зменшенням активності вільних гіберелінів і зменшенням площі листової поверхні пагона під впливом ретардантів [74]. В окремих дослідженнях відмічалось, що зв'язані гібереліни можуть проявляти функціональну активність, і при цьому вона може бути значною. Як свідчать одержані нами дані, не спостерігалось чіткої залежності між ретардантною дією декстрелу і паклобутразолу і вмістом кон'югованих форм гіберелінів в листках малини: при зменшенні площі листової поверхні в обох дослідних варіантах паклобутразол викликав збільшення активності, а декстрел - зменшення активності зв'язаних форм гіберелінів [77].

Відомо, що хоча листок у відношенні свого морфогенезу проявляє певну автономність, що доведено в дослідях з молодими зачатками листків в культурах на штучних субстратах, кінцеві розміри і форма листка значною мірою визначаються корелятивним впливом інших органів рослини. Так, часткова дерізоїдація рослин викликає в молодому листку зупинку поділів клітин мезофілу і сильну затримку росту листка. Таким чином, гормональний контроль філлогенезу підтримується як ендогенними, так і екзогенними по відношенню до листка фітогормонами [18].

Чотири важливих компоненти гормонально - інгібіторної системи можуть синтезуватися в хлоропластах: гібереліни, індолілоцтова кислота, фенольні інгібітори та АБК. Поганий ріст мезофілу при надрізанні коренів пояснюється тим, що з кореневої системи разом з ксилемним соком в надземні органи рослини надходять цитокініни, причому цей орган, очевидно, є основним місцем синтезу цитокінінів. Встановлено також, що синтетичні цитокініни можуть замінювати кореневу систему в забезпеченні нормального росту листка. Взагалі, цитокінінам, наряду з гіберелінами, відводиться центральна роль у регуляції росту листка, однак вплив ретардантів на вміст цих гормонів в тканинах листка залишається значною мірою невивченим.

Представлені в Таблицях 2.4, 2.5 дані про вплив ретардантів на вміст цитокінінів в тканинах листка малини в умовах польового та вегетаційного дослідів свідчать, що по всіх варіантах дослідження відбувалося зменшення вмісту активної форми цитокінінів - зеатину, у порівнянні з контролем. Найбільш суттєво вміст цитокінінів зменшувався під дією декстрелу. Одночасно у варіантах з паклобутразолом і хлорхолінхлоридом відмічалась поява транспортної форми гормону - зеатинрибозиду. Вивчення вмісту цитокінінів в тканинах листка малини в умовах вегетаційного дослідження під впливом декстрелу теж свідчить про те, що вміст зеатину в досліді був значно меншим, причому специфіка дії цього ретарданту полягала в тому, що в обох дослідних варіантах в листках оброблених декстрелом рослин був відсутній рибозидзеатин.

Роль ауксину в регуляції формування і росту листових пластинок залишається значною мірою нез'ясованою. Встановлено, що ауксини, в залежності від концентрації, можуть стимулювати ріст центральної і бокових жилок листка, однак практично не впливають на тканини мезофілу між жилками [18]. Одержані нами результати досліджень свідчать про те, що залежність між вмістом вільної ІОК та гальмуванням ростових процесів листка носить достатньо складний характер.

Таблиця 2.4.

Вплив ретардантів на вміст фітогормонів в листках малини сорту Новокитаївська на 7-му добу після обприскування (1990р.), нг/г сирової речовини.

Показник	Контроль (вода)	0,3%-ний декстрел	1,2%-ний ССС	0,05%-ний Паклобутразол
Сумарний вміст АБК	554	733	3220	1611
Вільна АБК	275 ± 11,4	*125 ± 8,3	*2600 ± 12,1	*1375 ± 11,6
Зв'язана АБК	129 ± 5,8	*208 ± 6,4	*75 ± 2,1	*101 ± 3,3
t-ізомер АБК	150 ± 5,8	*400 ± 8,8	*545 ± 6,6	*135 ± 4,3
Вільна ІОК	14 ± 0,1	*13 ± 0,1	*32 ± 0,2	*12 ± 0,1
Зеатин	375 ± 0,8	*25 ± 0,1	*320 ± 0,6	*125 ± 0,3
Зеатинрибозид	сліди	сліди	*125 ± 0,3	*34 ± 0,1

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

В умовах польового дослідження спостерігалось незначне зменшення вмісту фітогормону в листках під впливом декстрелу і паклобутразолу, однак відбувалося збільшення вмісту фітогормону під впливом хлорхолінхлориду. В умовах вегетаційного дослідження 1997 р. під впливом декстрелу вміст ІОК в тканинах листка був на порядок вищим, ніж за умов польового дослідження (Таблиця 2.5). Таким чином, не спостерігалось прямої залежності між вмістом ІОК та гальмуванням ростових процесів.

Таблиця 2.5.

Вплив декстрелу на вміст фітогормонів в листках малини сорту Новокитаївська в умовах вегетаційного дослідження на 11-ту добу після обприскування (1997р.), нг/г сирової речовини.

Показник	Контроль (вода)	0,3%-ний декстрел
Сумарний вміст АБК	1625	2400
Вільна АБК	875 ± 11	*1000 ± 18
Зв'язана АБК	750 ± 9	*1400 ± 12
Вільна ІОК	145 ± 22	*386 ± 17
Зеатин	57,5 ± 0,8	*сліди
Зеатинрибозид	сліди	Сліди

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Відомо, що співвідношення цитокініни/ІОК значною мірою визначає меристематичну активність клітин [157]. Якщо порівняти співвідношення між сумою цитокінінів і вільною ІОК (див. табл. 2.4, 2.5), то спостерігається одна і та ж закономірність - під впливом ретардантів це співвідношення зменшувалося як в умовах польового, так і вегетаційного

дослідів. Таким чином, одним з центральних факторів, які визначають рістгальмуючу дію ретардантів, є зменшення співвідношення цитокініни / ІОК.

Дані про вплив ретардантів на вміст різних форм АБК представлені в літературі поодинокими роботами, причому висновки, що випливають з них, суперечливі. Так, для ряду культур спостерігалось збільшення вмісту абсцизової кислоти під впливом різноманітних ретардантів [126,222], однак під дією паклобутразолу вміст абсцизової кислоти зменшувався в проростках пшениці [13]. Проведене нами вивчення впливу різних за механізмом дії ретардантів на вміст АБК в молодих листках малини свідчить про збільшення вмісту сумарної АБК в досліді, причому закономірність підтверджувалася як в умовах польового, так і вегетаційного дослідів (див. табл. 2.4, 2.5).

Вивчення характеру взаємодії фітогормонів в клітині під впливом того чи іншого фактору повинно включати питання про те, чи змінює один з них вміст іншого і за рахунок чого. Звертає на себе увагу той факт, що у варіантах з хлорхолінхлоридом і паклобутразолом, тобто препаратами, які блокують синтез гіберелінів, відмічалось і більш суттєве підвищення вмісту АБК, в першу чергу за рахунок вільної форми. Відмічену закономірність слід, очевидно, пояснювати тим, що синтез абсцизової кислоти і гіберелінів являє собою єдиний шлях утворення терпенів і в обох випадках йде з мевалонової кислоти [171]. Іншими словами, в метаболізмі рослини існує метаболічне розгалуження, на кінцях якого виникають гормони з різним знаком дії [40]. Таким чином, сучасні уявлення про біосинтез гіберелінів в рослині дозволяють припустити причину накопичення АБК в листках під впливом ретардантів: вони не блокують утворення фарнезилпірофосфату - попередника АБК, а проявляють свою дію на більш пізніх етапах біосинтезу терпенів, зміщуючи біосинтез у бік накопичення абсцизової кислоти.

Характер впливу ретардантів на ендогенні регулятори росту значною мірою визначається специфікою препарату і факторів зовнішнього середовища [167]. На відміну від ССС і паклобутразолу, під впливом етиленпродуценту декстрелу в умовах польового досліді спостерігалось зменшення вмісту активної форми гормону - вільної АБК в тканинах листка (див.табл. 2.4 ). Це, очевидно, пов'язане з більш інтенсивним відтоком гормону у ростучий пагін, де його концентрація значно перевершувала вміст у пагонах контрольного варіанту (див.табл. 2.1). В умовах вегетаційного досліді 1997 р. значне збільшення вмісту вільної і зв'язаної форм АБК в листках дослідного варіанту під впливом декстрелу чітко корелювало із зменшенням вмісту гормону у наростаючому пагоні (див.табл. 2.2 ). Одержані результати свідчать про те, що концентрація гормонів в тих чи інших тканинах і органах визначається не тільки інтенсивністю їх утворення, а й швидкістю їх міграції в інші ростові центри.

Проведений нами в умовах вегетаційних дослідів аналіз впливу різних ретардантів на вміст гіберелінів та абсцизової кислоти в листках ряду інших сільськогосподарських культур свідчить про значні зміни у співвідношенні вільних і зв'язаних форм цих гормонів [94]. Зокрема, у всіх культур відбувалося однозначне зменшення вмісту вільних форм гіберелоподібних речовин в досліді у порівнянні з контролем. Таким чином, зменшення активності вільних гіберелінів в тканинах листка є універсальною реакцією рослин на дію паклобутразолу. Аналогічно малині, на цих культурах нами було також встановлено, що не спостерігалось чіткої залежності між ретардантною дією декстрелу і паклобутразолу і вмістом кон'югованих форм гіберелінів у листках: у ріпаку відмічалось зменшення вмісту зв'язаних форм гіберелоподібних речовин [180], у картоплі [215] між контролем і дослідом була мінімальною, а у сої [39] і цукрового буряка [203] відмічалось різке зростання їх вмісту (Рисунки 2.1, 2.2). Аналіз гістограм активності вільних і зв'язаних гіберелоподібних речовин свідчить також про перерозподіл активності різних фракцій (за значеннями Rf) за дії ретарданту. Зміни у співвідношенні індивідуальних гіберелінів під впливом паклобутразолу у ріпаку відмічалися також і в роботі [49]. На нашу думку це може свідчити, що паклобутразол впливає не лише на синтез попередників, але і на більш пізні етапи синтезу індивідуальних гіберелінів.

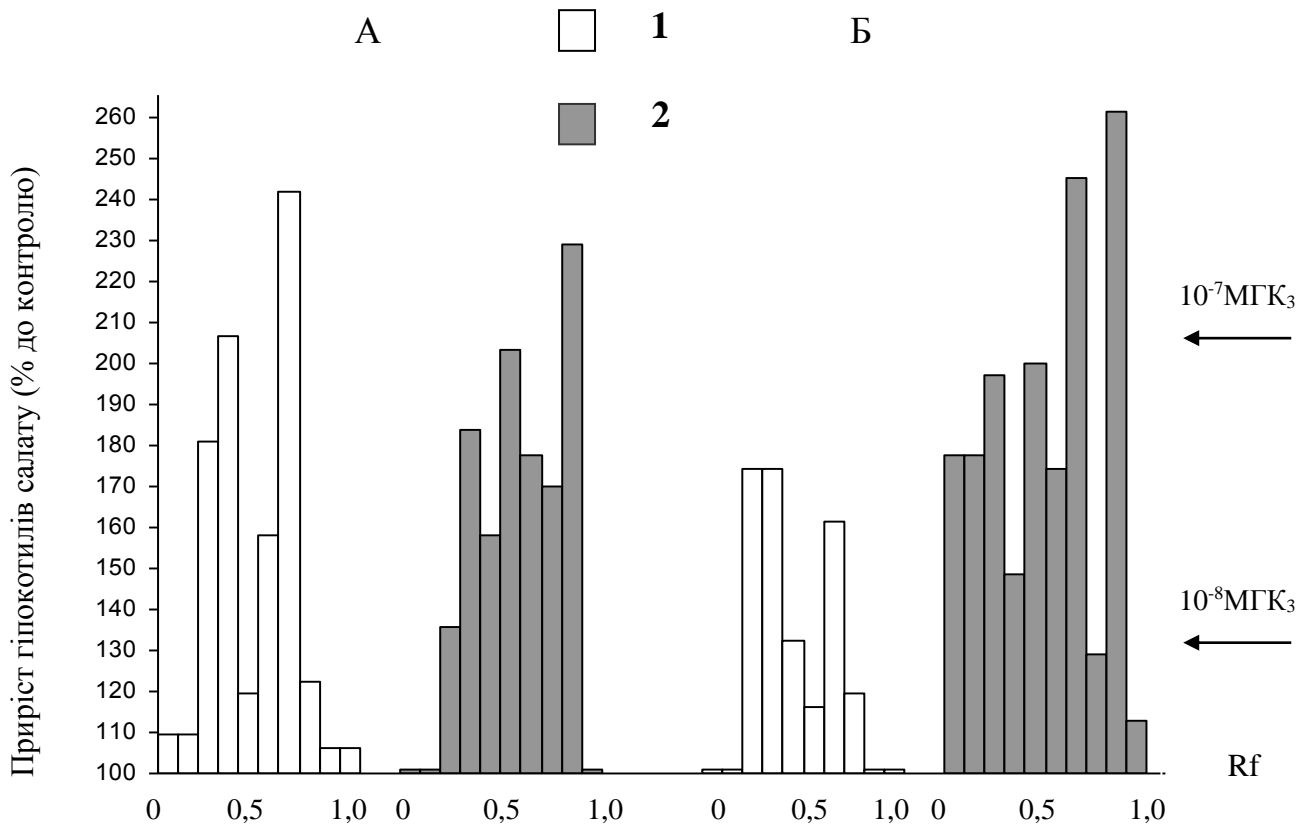


Рисунок 2.1. Вплив паклобутразолу на активність вільних і зв'язаних ГПР у листках рослин цукрового буряка гібриду Роберта; А – контроль; Б – 0,025%-й паклобутразол; 1 – вільні ГПР; 2 – зв'язані ГПР

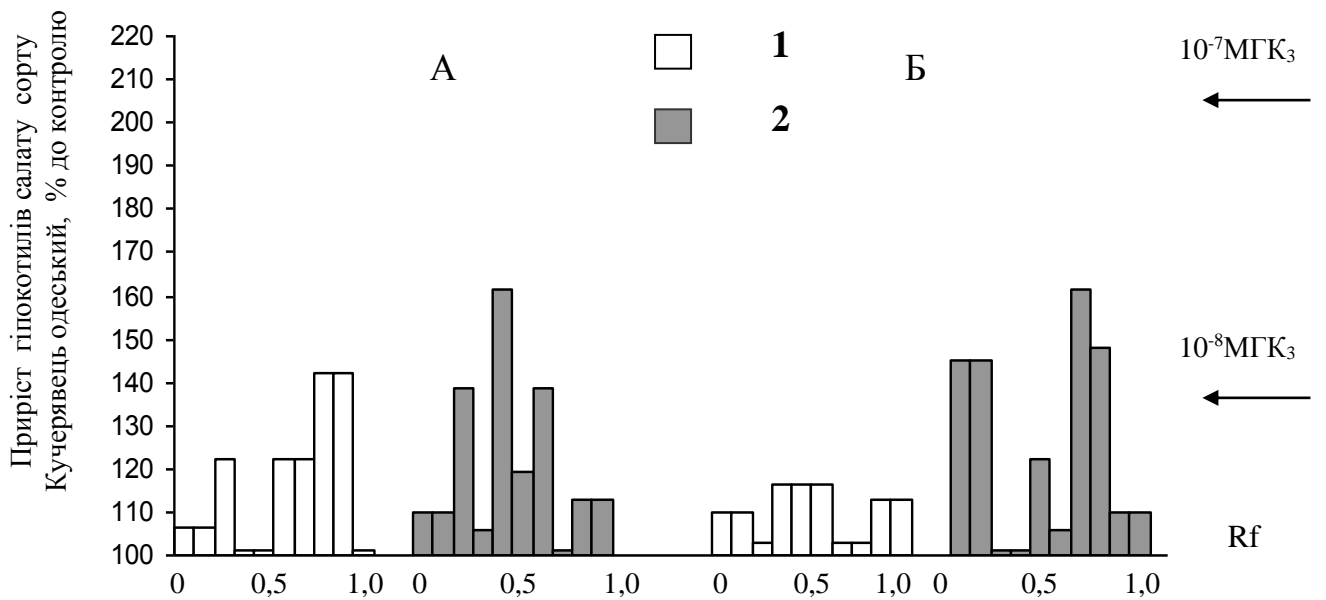


Рисунок 2.2. Вплив паклобутразолу на активність вільних і зв'язаних ГПР у листках картоплі сорту Невська ( 14.06.2003 р.), обробка 29.05.03 р. А - контроль, Б - 0,025%-ний паклобутразол; 1 – вільні ГПР; 2 – зв'язані ГПР.

Отримані результати дослідів свідчать про однозначне збільшення вмісту вільної форми АБК під впливом паклобутразолу в листках всіх культур, що вивчалися [94]. Збільшення вмісту зв'язаної АБК відмічалось для ріпаку, картоплі, люцерни і сої, однак у рослин цукрового буряка у дослідному варіанті відмічено зменшення вмісту зв'язаної форми гормону. Можливо, це пов'язане з морфологічними особливостями культури - розетковим характером і відсутністю стебла, інтенсивністю перерозподілу гормону між листками і потужною акцепторною зоною - ростучим коренеплодом.

Таким чином, типовою реакцією рослин на обробку паклобутразолом є зменшення вмісту вільних гіберелінів і зростання вмісту вільної АБК в листках дослідних рослин.

Отже, зменшення інтенсивності мітотичної активності маргінальних меристем опосередковано змінами гормонального комплексу: під впливом ретардантів зменшується активність вільних гіберелінів, співвідношення цитокініни / ІОК при одночасному збільшенні вмісту антагоністу цих фітогормонів - абсцизової кислоти. Оскільки в цілій рослині процеси фотосинтезу і росту утворюють взаємопов'язану і саморегулюючу систему, структурно - функціональні зміни під впливом ретардантів доцільно, на наш погляд, проаналізувати в системі донорно - акцепторних відносин, що дає теоретичну основу для комплексного підходу до суті питання.

### РОЗДІЛ 3. СТРУКТУРНО - ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ, ТРОФІЧНЕ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН ЗА ДІЇ РЕТАРДАНТІВ

**3.1. Дія ретардантів на морфологічні та мезоструктурні характеристики листків**  
Функціональна та регуляторна взаємодія фотосинтезу і росту в продукційному процесі стає однією з центральних задач загальної фізіології рослин. Відповідно з сучасними уявленнями, вища рослина являє собою єдину донорно - акцепторну систему ( source - sink ), де донором асимілятів є фотосинтетичні органи, перш за все листки, а всі інші частини рослини виступають в ролі акцептора. Регуляція донорно - акцепторних відношень розглядається як найбільш високий рівень у ієрархії процесів, що забезпечують функціонування рослини як цілісної системи [9,62,76] .

Традиційно виділяють три типи атрагуючих центрів, які відрізняються за характером функціональної активності: точки росту, місця відкладання речовин у запас та місця активного метаболізму. Встановлено, що існує позитивна кореляція між кількістю та активністю цих акцепторів та фотосинтезуючою активністю листків [133,134]. Це раніше доведене за допомогою модельних дослідів із штучною зміною “запиту” на асиміляти шляхом часткового або повного видалення споживаючих органів, що призводить до гальмування фотосинтезу [47], або шляхом зменшення площі листків при збереженні активності атрагуючих центрів. Це викликає зростання фотосинтетичної активності спочатку одиниці площі листка за рахунок активації хлоропластів, а потім – за рахунок формування додаткової фотосинтетичної поверхні [15]. Завершення процесів росту, або припинення відкладання речовин у запас супроводжується протилежними ефектами [52]. Таким чином, епігенетичним процесам належить ведуча роль в детермінації характеристик фотосинтезу. Оскільки існує позитивна кореляція між швидкістю ростових процесів і фотосинтетичною активністю листків, виникає важливе питання про рівні, на яких здійснюється саморегуляція донорно - акцепторних зв'язків процесів росту і фотосинтезу. На нашу думку, застосування ретардантів для вивчення донорно - акцепторних відносин може мати значну перевагу перед “гострими” дослідями з штучним видаленням органів рослини (часткова або повна дефоліація, дерізоїдація і таке інше), оскільки зменшення активності ростових центрів досягається без суттєвого стресу для рослини.

В зв'язку з тим, що фотосинтетичний апарат являє собою складну ієрархію систем різних рівнів організації, при вивченні його змін під впливом ретардантів, необхідно оцінити зміни на рівні рослини, листка, клітини і хлоропласта.

Формування листової поверхні є одним з центральних факторів, що визначають продуктивність рослин. Встановлені нами закономірності формування листової поверхні за дії ретардантів свідчать про суттєві анатомо - морфологічні зміни в онтогенезі дослідних рослин. При цьому потужність акцепторної зони суттєво впливала на особливості утворення і функціонування листового апарату. Частина досліджень була проведена на однорічних пагонах малини, де в якості акцептора виступали лише процеси росту рослин, а частина – на рослинах, де крім процесів росту потужним донором асимілятів виступали процеси карпогенезу (формування і ріст плодів). Проведене нами дослідження особливостей росту вегетативних пагонів двох сортів малини під впливом ретардантів і екзогенного гібереліну дозволило встановити, що зменшення площі листової поверхні і довжини пагона супроводжувалося зменшенням сухої маси листків і стебла у порівнянні з контролем і варіантом, в якому застосовувався гіберелін. При цьому достовірно підвищувалася товщина листка та зростав показник питомої маси листка [71].

Зміни розмірів листової поверхні, маси листків і стебла ростучого пагона можуть вносити суттєві корективи в рівень донорно - акцепторних відношень цілої рослини. Дійсно, застосований нами показник, який характеризується співвідношенням “ маса сухої речовини листків / маса сухої речовини стебла “ свідчить про більш високі його значення у варіантах з різними типами ретардантів у порівнянні з контролем, і зменшення цього показника у варіанті з екзогенним гібереліном. Причому, найбільше значення цього показника відмічено



у варіанті з 0,05%-ним паклобутразолом, який спричиняв і найбільш суттєву рістгальмуючу дію [74]. Таким чином, на рівні цілої рослини, не зважаючи на зменшення загальної площі листової поверхні, відносно забезпечення пагона листовим апаратом під впливом ретардантів збільшується. Збільшення показника “маса сухої речовини листків / маса сухої речовини стебла” під впливом ретардантів створює передумови для накопичення надлишку асимілятів в проміжних фондах різних рівнів, за рахунок чого досягається буферність зв'язків фотосинтезу і росту.

Фізіологічний стан листка знаходиться в тісній взаємодії з його структурними особливостями, що визначаються в науковій літературі як “мезоструктура”. Одержані нами дані свідчать про те, що потовщення листків під впливом ретардантів відбувалося за рахунок збільшення частки хлоренхіми, причому в контролі і досліді розміри клітин основних тканин листка – стовпчастої, губчастої паренхіми, епідермісу, практично не змінювалися (Таблиця 3.1). Порівняння цих даних з результатами морфологічного аналізу дозволяє зробити висновок про зміни у характері діяльності маргінальної меристеми під впливом ретардантів. Оскільки в досліді спостерігалось збільшення товщини і збільшення питомої маси листка, а розміри клітин мезофілу не змінювалися, це, на наш погляд, свідчить про збільшення числа шарів клітин мезофілу, тобто про активування периклінальних поділів маргінальної меристеми [71]. Разом з тим, зіставлення даних про відсутність відмінностей у розмірах клітин листків контрольного і дослідних варіантів зі зменшенням площі і маси листка в досліді свідчить про зменшення частоти антиклінальних поділів і загальне зменшення мітотичної активності в досліді. Отже, морфофізіологічні зміни листового апарату під дією ретардантів значною мірою зумовлені змінами мітотичної активності маргінальних меристем і особливостями диференціації клітин мезофілу.

Встановлено, що незалежно від хімічної будови ретарданту, ефективність його дії визначається погодними умовами вегетації, препаративною формою і концентрацією діючої речовини, особливостями онтогенезу рослин. В більш посушливих умовах вегетації рістгальмуюча дія препаратів була виражена сильніше і проявлялася довше, ніж у роки з великою кількістю опадів. Чутливість рослин до ретардантів значною мірою визначається видовою специфікою – рослини з високими темпами росту (малина) проявляють більш чітку залежність “ ефект – доза “, ніж рослини з розтягнутим періодом росту ( чорноплідна горобина ). Гальмування росту пагонів заміщення малини за допомогою ретардантів дозволяло змінити архітектоніку насаджень і створити кращі щодо світлового режиму умови для пагонів плодоносних [74].

Під впливом ретардантів відбувалося зменшення площі листової поверхні пагонів малини, однак відносно забезпечення рослин фотосинтетичним апаратом збільшується. Зменшення площі листка під впливом ретардантів не пов'язане із зменшенням розмірів його клітин, а визначається зменшенням активності маргінальних меристем. Зменшення площі окремих листків під впливом хлорхолінхлориду при одночасному їх потовщенні за рахунок розростання мезофільних і епідермальних клітин відмічалось у рослин картоплі [215], льону олійного [61], цукрового буряка [203]. Важливою особливістю на наш погляд є те, що при застосуванні ретардантів число хлоропластів в клітинах хлоренхіми було або на рівні, або нижче контрольного варіанту. Про це спостерігалась важлива закономірність: об'єм клітини, що відповідає одному хлоропласту на протязі всього періоду досліджень в досліді був значно більшим, ніж у контролі, що свідчить про значні метаболічні, енергетичні та інформаційні зміни взаємозв'язків пластоми та цитоплазми. Зменшення кількості хлоропластів і відношення “кількість хлоропластів / об'єм клітини” під впливом ретардантів чітко корелювало із збільшенням концентрації АБК при зменшенні вмісту цитокінінів в досліді (див. табл. 2.4, 2.5).

Таблиця 3.1.

## Вплив ретардантів на мезоструктурні показники листків малини.

Показники	10.06.96р.			30.09.96р.		
	1	2	3	1	2	3
Парціальний об'єм тканин на поперечному зрізі листка, (%) епідерміс	24,4±3,2	20,5±2,1	20,8±4,0	21,8±2,4	*12,8±1,8	*13,2±2,9
хлоренхіма	75,6±4,1	79,5±4,2	79,9±3,8	78,2±4,0	87,2±3,4	86,8±4,1
Об'єм клітини верхнього епідермісу, (мкм <sup>3</sup> )	2488±68	2502±61	2666±12	6620±104	6294±130	6848±45
Об'єм клітини нижнього епідермісу, (мкм <sup>3</sup> )	2242±96	2254±91	2242±10	4648±96	4604±58	4810±56
Об'єм клітини стовбчастої паренхіми, (мкм <sup>3</sup> )	524±22	496±18	561±16	1495±48	1479±81	1440±45
Об'єм клітини губчастої паренхіми, (мкм <sup>3</sup> )	355±18	398±24	376±13	567±51	548±22	580±23
Кількість хлоропластів в клітині стовбчастої паренхіми, (мкм <sup>3</sup> )	11,4±0,3	10,6±0,4	10,6±0,2	13,4±0,2	*11,6±0,3	*12,1±0,2
Кількість хлоропластів в клітині губчастої паренхіми, (мкм <sup>3</sup> )	9,6±0,1	*8,5±0,2	*9,2±0,1	9,8±0,2	9,7±0,2	9,6±0,2
Об'єм клітини стовбчастої паренхіми, що припадає на один оропласт, (мкм <sup>3</sup> )	46,6	46,8	52,9	111,6	127,5	119
Об'єм клітини губчастої паренхіми, що припадає на один оропласт, (мкм <sup>3</sup> )	36,9	46,8	40,9	57,9	56,5	60,4

Примітка : 1 - контроль, 2 - 0,05%-ний розчин паклобутразолу, 3 - 0,3%-ний розчин декстрелу. Обробка насаджень 16 і 30 травня. \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Застосування 0,3%-ного кампозану М, 0,3%-ного декстрелу і 0,05%-ного паклобутразолу викликало рістгальмуючий ефект без ознак фітотоксичності. Ретардантна дія 1,2 - 2,4%-них розчинів хлорхолінхлориду на рослини ягідних культур була більш жорсткою - рістгальмуючий ефект супроводжувався появою значних хлоротичних плям на листках малини, чорноплідної горобини і суниці [100,101].

Проведене нами електронно – мікроскопічне дослідження клітин мезофілу рослин малини, оброблених хлорхолінхлоридом, свідчить про те, що препарат викликав у частини хлоропластів різноманітні пошкодження, аж до повного їх розпаду. При цьому руйнувалася ламелярна структура, хлороласти набрякали, з'являлася велика кількість осміофільних глобул [108]. Цікаво, що відмічені нами зміни в структурі хлоропластів і наведені дані літератури про вплив ретардантів на структуру хлоропластів аналогічні змінам, які викликає у пластид абсцизова кислота [212,235]. Очевидно, накопичення цього стрес - гормону, яке відмічалось нами в досліді ((див. табл. 2.4, 2.5) і є одним з центральних факторів, що призводять до аномалій внутрішньої будови хлоропластів під впливом ретардантів.

Вивчення впливу хлорхолінхлориду на пігментний комплекс листків малини і чорноплідної горобини свідчить про те, що безпосередньо після обробки рослин ретардантом в концентраціях, що забезпечують рістгальмуючий ефект, різко зменшувався вміст суми хлорофілів і каротиноїдів в тканинах листків [78,103], що співпадає з появою хлоротичних плям на листках цих культур. Для рослин чорноплідної горобини різниця у вмісті пігментів контрольного і дослідного варіантів була менш значною і нівелювалася швидше, ніж у рослин малини. В застосованих концентраціях ССС викликав також зменшення вмісту каротиноїдів в листках малини і чорноплідної горобини в період інтенсивного росту пагона [74]. Разом з тим слід відмітити, що вплив ретардантів на вміст хлорофілів і каротиноїдів через зміну співвідношення АБК / цитокініни не є, очевидно, єдиним шляхом регуляції накопичення пігментів. Так, під дією паклобутразолу, представника групи триазолпохідних препаратів, теж спостерігалось збільшення відношення АБК / цитокініни в листках малини ((див. табл. 2.4, 2.5), однак наші дані свідчать про збільшення вмісту хлорофілів в тканинах листка під впливом цього ретарданту [74].

При обговоренні причин зменшення вмісту хлорофілів в листках рослин томатів під впливом етиленпродуцентів в літературі було висловлене припущення, що цей процес може йти неферментативним шляхом за рахунок перетворення хлорофілу “а” у феофітин при закисленні середовища продуктами розпаду етиленпродуцентів. Очевидно, приймати цю причину за основну немає підстав. Одержані нами дані при вивченні активності хлорофілази під впливом ретардантів свідчать про те, що відбувалося однозначне збільшення активності ферменту під впливом як хлорхолінхлориду, так і декстрелу, особливо на перших етапах розвитку [74,108]. Після завершення періоду росту різниця між контролем і дослідом значно зменшувалася. Крім того, хлорхолінхлорид, маючи слаболужну реакцію, не може викликати підкислення середовища.

Таким чином, аналіз одержаних нами результатів досліджень по впливу різних за хімічною будовою ретардантів ( хлорхолінхлориду, етиленпродуцентів, паклобутразолу), а також аналіз даних літератури дозволяє зробити висновок про відсутність уніфікованого механізму дії ретардантів на біосинтез пігментів: характер хлорофілоутворення визначається специфікою препарату та умовами його застосування. Регуляція донорної функції листка при гальмуванні вегетативного росту визначається в першу чергу зменшенням кількості структурних елементів, які приймають участь у фотосинтезі: маси і площі листків, кількості клітин мезофілу, кількості хлоропластів в клітині.

Встановлено певні відмінності в анатомо-морфологічних характеристиках та мезоструктурі листків за дії ретардантів у рослин, які формують потужну донорну сферу внаслідок процесів карпогенезу. Зокрема, у рослин ріпаку озимого [216 ], сої [39], соняшнику [177], льону олійного [61,88], маку олійного [161] на відміну від вегетативних пагонів малини зростала загальна площа листової поверхні внаслідок посиленого галуження стебла під впливом ретардантів різних типів. Аналіз співвідношення мас вегетативних органів

рослин томатів в кінці вегетації, на стадії бурого плоду періоду плодоношення свідчить що під впливом фолікуру відбувалося збільшення, а за дії етефону - зменшення масової частки листків у загальній вегетативній масі рослини, що чітко корелювало із урожайністю культури (Рисунок 3.1). Встановлено також зростання товщини листків внаслідок збільшення об'єму клітин стовпчастої та губчастої асиміляційної паренхіми [92].

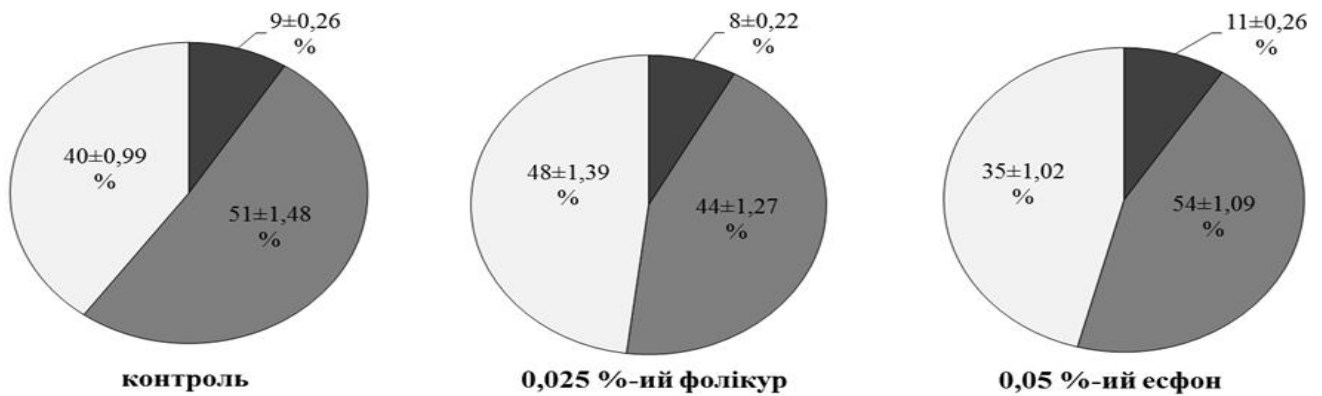


Рисунок 3.1. Дія фолікуру і есфону на співвідношення мас сухої речовини вегетативних органів рослин томатів сорту Солеросо в період плодоношення. ■ – корінь, □ – стебло; □ – листя. Середні дані за 2015-2017 рр.

Отримані результати дослідження свідчать, що по всіх варіантах досліду протягом періоду формування плодів томатів відбувається поступове збільшення показника питомої маси листка (Таблиця 3.2). Саме у варіанті з використанням тебуконазолу листки томатів характеризувалися найбільш високим значенням цього показника. Це добре корелює з результатами мезоструктурних характеристик оброблених триазолпохідним препаратом рослин, де на кінець вегетації товщина листка була найбільшою, тоді як під впливом есфону показник питомої маси листка протягом усього періоду вегетації був меншим, що також корелює з товщиною листової пластинки рослини цього варіанту [92]. Обробка препаратами не призводить до суттєвих змін у вмісті хлорофілів, даний показник на стадії формування плодів був близьким до контролю (див.табл.3.2). Разом з тим, на кінець вегетації за дії ретардантів вміст хлорофілів в листках залишався більш високим у порівнянні з контролем. Зміни у накопиченні хлорофілів та суттєві морфологічні зміни листового апарату за дії препаратів призводять до значних відмінностей у хлорофільному індексі рослин по варіантах досліду. За дії тебуконазолу на стадії зеленого ступеня стиглості плоду даний показник був більш високими, а за дії есфону більш низьким у порівнянні з контролем впродовж періоду плодоношення. Аналіз отриманих даних свідчить, що на стадії зеленого ступеня стиглості плоду найбільш високим показник чистої продуктивності фотосинтезу був у варіанті із застосуванням тебуконазолу, а за дії есфону більш низьким у порівнянні з контролем (див. табл. 3.2).

На нашу думку, істотне збільшення показника ЧПФ одночасно із збільшенням площі листової поверхні за дії тебуконазолу та гібереліну створює передумови для підвищення валової фотосинтетичної продуктивності культури та накопичення більшої кількості фотоасимілятів у рослині.

Таблиця 3.2.

Вплив гібереліну і ретардантів на фізіологічні показники листкового апарату рослин томатів гібриду Солеросо (середні дані за 2015-2017 рр.)

Показник	контроль	0,05 %-ий есфон	0,025 %-ий тебуконазол
Стадія формування плодів			
Питома маса листка, мг/см <sup>2</sup>	1,79±0,06	1,78±0,03	*2,12±0,05
Вміст суми хлорофілів (a+b), % на масу сирої речовини	0,72±0,022	0,72±0,021	0,74±0,021
Хлорофільний індекс, г/м <sup>2</sup>	1,92±0,05	1,79±0,05	*2,79±0,09
Чиста продуктивність фотосинтезу, г/(м <sup>2</sup> ·доба)	6,41±0,16	*4,70±0,12	*10,83±0,43
Стадія зеленого ступеня стиглості плодів			
Питома маса листка, мг/см <sup>2</sup>	2,88±0,09	*2,22±0,07	*2,93±0,07
Вміст суми хлорофілів (a+b), % на масу сирої речовини	0,71±0,011	0,73±0,012	*0,76±0,021
Хлорофільний індекс, г/м <sup>2</sup>	2,01±0,06	*1,79±0,04	*2,23±0,07
Чиста продуктивність фотосинтезу, г/(м <sup>2</sup> ·доба)	7,32±0,17	7,23±0,19	8,29±0,31
Стадія бурого ступеня стиглості плодів			
Питома маса листка, мг/см <sup>2</sup>	3,57±0,08	*2,92±0,08	*4,54±0,13
Вміст суми хлорофілів (a+b), % на масу сирої речовини	0,54±0,011	*0,79±0,022	*0,71±0,021
Хлорофільний індекс, г/м <sup>2</sup>	1,54±0,04	1,49±0,04	*2,13±0,06
Чиста продуктивність фотосинтезу, г/(м <sup>2</sup> ·доба)	6,54±0,19	*4,41±0,11	*9,36±0,21

Примітка. \* – різниця достовірна при  $p \leq 0,05$

**3.2. Накопичення і перерозподіл вуглеводів в рослині за дії ретардантів.** Представлені в літературі дані свідчать про можливий вплив триазолпохідних препаратів на вуглеводневий метаболізм рослин [118]. Отримані нами результати свідчать, що в період росту плоду внаслідок формування більш потужної донорної активності листкового апарату під впливом регуляторів росту у вегетативних органах рослин – корені, стеблі та листках вміст суми неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль) був вищим, ніж у контролі (Рисунок 3.2). Очевидно, це є наслідком посиленої фотосинтетичної роботи листкового апарату дослідних рослин. Найвищий вміст вуглеводів в усі стадії періоду плодоношення відмічався саме у стеблах рослин томатів, що свідчить про потужні депонувальні можливості цього вегетативного органу. При цьому вміст суми цукрів і крохмалю у коренях, стеблі та листках рослин за дії тебуконазолу був найвищим в усіх органах рослини протягом всієї фази плодоношення. Можна припустити, що в цей період рослина надмірно забезпечена асимілятами і використовує їх не лише для росту і формування плодів, але й для створення резерву вуглеводів, який депонується у вегетативних органах з наступним використанням їх на етапі переходу від стадії зеленого до бурого ступеня стиглості плоду.

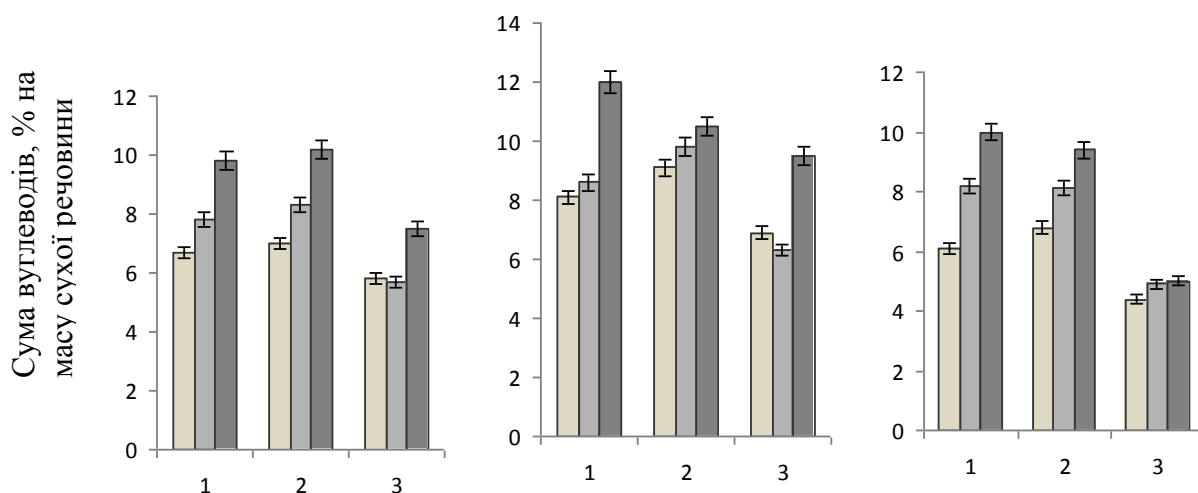


Рисунок 3.2. Дія регуляторів росту на вміст суми неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль) у вегетативних органах рослин томатів гібриду Солероссо. 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів.  – контроль;  – 0,05 %-ий есфон;  – 0,025 %-ий тебуконазол. Середні дані за 2015-2017 рр.

Аналіз вмісту різних форм вуглеводів в органах томатів в перерахунку на масу сухої речовини свідчить, що протягом усього періоду плодоношення (від стадії формування плодів до стадії бурого ступеня стиглості) вміст відновлюючих цукрів у коренях та стеблі дослідних рослин томатів зменшувався. Разом з тим, від стадії зеленого ступеня стиглості, коли плід вже був повністю сформований і ростові процеси припинені, і до стадії бурого ступеня стиглості для листка відмічалось не зменшення, а зростання вмісту відновлюючих цукрів (у варіанті з есфоном від  $1,37 \pm 0,04$  % до  $1,65 \pm 0,02$  %; тебуконазолом – від  $1,81 \pm 0,05$  % до  $2,32 \pm 0,05$  проти контролю – від  $1,96 \pm 0,04$  % до  $1,94 \pm 0,06$  %). Також спостерігалось сильніше зменшення вмісту сахарози у листках дослідних рослин. Так, за дії есфону даний показник зменшувався від  $1,02 \pm 0,02$  % у стадію зеленого ступеня стиглості до  $0,59 \pm 0,01$  % у стадію бурого ступеня стиглості; за дії тебуконазолу – від  $0,82 \pm 0,02$  % до  $0,39 \pm 0,01$  % у порівнянні з контролем – від  $0,79 \pm 0,02$  % до  $0,47 \pm 0,01$  %. Оскільки саме сахароза є основною транспортною формою вуглеводів у рослині, можна припустити, що транспорт цукрів з листків до плодів припиняється раніше, ніж з коренів і стебла, наслідком чого є зростання вмісту редуруючих цукрів.

Таким чином, застосування ретардантів призводить до більш інтенсивного накопичення неструктурних вуглеводів (цукрів і крохмалю) у вегетативних органах дослідних рослин томатів з наступною активною реутилізацією цих речовин на потреби формування і росту плодів. Стебло відіграє важливу роль тимчасового депо асимілятів, яка посилюється під впливом тебуконазолу. У другу половину періоду плодоношення вміст неструктурних вуглеводів у стеблі та коренях зменшується внаслідок їх реутилізації на процеси карпогенезу. На важливість резервної функції вегетативних органів рослини у формуванні загальної продуктивності та урожайності злакових культур наголошується в роботі [168].

Аналіз динаміки вмісту неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль) у рослин агрусу свідчить, що зміни організації фотосинтетичного апарату за дії фолікуру призводять до більш інтенсивного накопичення асимілятів в тканинах вегетативних органів. Як видно з результатів дослідження, в листках рослин агрусу за дії препарату протягом всього періоду онтогенезу відмічався більш високий вміст суми цукрів, редууючих цукрів та сахарози у

Таблиця 3.3.

Дія фолікуру на вміст цукрів і крохмалю у вегетативних органах рослин агрусу сорту Машенька (% маси сухої речовини, середні дані за 2015-2017рр.)

Фаза розвитку	Органи Рослин	Сума цукрів		Редукуючі цукри		Сахароза		Крохмаль	
		Контроль	Фолікур	Контроль	Фолікур	Контроль	Фолікур	Контроль	Фолікур
Цвітіння	Листок	10,01±0,81	10,7±0,84	8,8±0,51	9,6±0,62	0,9±0,02	*1,3±0,06	1,3±0,04	1,2±0,03
	Пагін	10,8±0,12	*11,3±0,18	10,5±0,16	*11,3±0,24	0,8±0,01	*1,1±0,06	1,3±0,01	1,5±0,02*
Формування плодів	Листок	10,2±0,11	*11,2±0,26	9,1±0,48	*10,4±0,18	1,3±0,05	*1,5±0,01	1,5±0,06	1,7±0,01*
	Пагін	6,7±0,12	7,1±0,18	6,1±0,36	*7,3±0,11	0,7±0,07	*1,1±0,05	1,7±0,02	2,0±0,04*
Повна стиглість плодів	Листок	10,3±0,11	*11,2±0,12	9,2±0,12	*9,8±0,09	1,1±0,01	*1,2±0,01	1,1±0,01	2,1±0,02*
	Пагін	7,1±0,07	*8,6±0,02	6,6±0,91	*7,6±0,17	0,7±0,03	*0,8±0,02	1,2±0,01	2,4±0,01*

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

порівнянні з контролем (Таблиця 3.3). Відомо, що внаслідок обмеження росту за дії ретардантів може створюватися надлишок асимілятів не лише в листках, але і в інших вегетативних органах. Депоновані таким чином резервні вуглеводи можуть бути використані при формуванні плодів, насіння, вегетативних органів запасу. Отримані дані свідчать, що в пагонах депонується значна частина цукрів, близька за вмістом до концентрації їх в листках. При цьому вони, очевидно, відіграють суттєву роль у процесах карпогенезу (формування та розвитку плодів) - зменшення вмісту цукрів від фази цвітіння до фаз формування плодів та повної стиглості було більш суттєвим, ніж у листках, що очевидно пов'язане з більш інтенсивним відтоком до плодів. Аналогічні зміни відмічалися і для вмісту крохмалю в листках і пагонах - за дії фолікуру вміст цього резервного полісахариду був більш високим у порівнянні з контролем протягом всього періоду розвитку.

Отже, у рослин, які плодоносять в рік обробки формується більш потужна донорна сфера, що є важливою передумовою підвищення урожайності сільськогосподарських культур.

**3.3. Особливості фотосинтезу і дихання рослин за дії препаратів з антигібереліновим механізмом дії.** В літературі достатньо повно висвітлені питання фотосинтетичного забезпечення епігенезу рослин при змінах донорно – акцепторних відношень у рослині, однак особливості дихання, масштабність дихальних витрат у порівнянні з грос – фотосинтезом при переході на інші рівні донорно – акцепторних відношень взагалі, і під впливом ретардантів зокрема, з'ясовані ще далеко не повністю. Співвідношення процесів фотосинтезу і дихання відіграє одну з центральних ролей у накопиченні маси окремих органів і рослини в цілому протягом онтогенезу. Відомо, що загальні дихальні витрати можуть становити від 10 до 80%-тів засвоєного при фотосинтезі вуглецю [35,36], причому зміна співвідношення в системі “ source - sink “ рослини шляхом видалення частини акцептора, не тільки пригнічує фотосинтез, але й може посилювати темнове дихання [133]. Обмеженість даних про дію рістгальмуючих препаратів на співвідношення дихання і фотосинтезу значно зменшує можливості аналізу впливу цієї групи регуляторів росту на формування донорно - акцепторної системи рослин, що визначає необхідність поглибленого вивчення питання.

Одержані нами у вегетаційному досліді результати досліджень свідчать, що зменшення ростової активності пагонів малини на ранніх етапах розвитку під дією ретардантів супроводжується змінами у співвідношенні темнового дихання і фотосинтезу (Таблиця 3.4).

Таблиця 3.4.

Вплив ретардантів на ростові процеси, фотосинтез і темнове дихання рослин малини на 10-й після обробки день (вегетаційний дослід, 1997 р.).

Варіант досліду	Висота рослин (см)	Інтенсивність темнового дихання (R)	Видимий фотосинтез	Грос-фотосинтез (Pg)	R/Pg
Контроль	15,3±0,92	10,2±0,65	21,5±0,17	31,7±0,82	0,32
0,3%-ний декстрел	*9,1±0,64	10,0±0,39	*11,0±0,15	*21,0±0,54	0,48
0,05%-ний паклобутразол	*9,5±0,61	9,0±0,44	*15,7±0,68	*24,7±1,00	0,36

Примітка : \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

На 10-й день після обробки рослин малини 0,05 %-ним розчином паклобутразолу і 0,3%-ним розчином декстрелу чітко проявилася рістгальмуюча дія цих препаратів, зменшилася інтенсивність фотосинтезу і одночасно збільшилися дихальні витрати ( R / P<sub>g</sub>) рослин в дослідних варіантах. При цьому слід відзначити, що і у варіанті з декстрелом, і у варіанті з паклобутразолом не спостерігалось достовірних відмінностей в інтенсивності темнового



дихання у порівнянні з контролем. Аналогічно, за даними літератури, впливав етрел на дихання листків томатів - зменшення відношення  $R / P_g$  відбувалося за рахунок уповільнення грос - фотосинтезу рослин дослідних варіантів [227]. Таким чином, однією з причин, що обмежують донорну функцію фотосинтезу є збільшення дихальних витрат, внаслідок чого зменшується частка асимілятів, які направляються на потреби епігенезу.

В інших дослідях з цукровим буряком нами теж встановлено, що під впливом ретардантів відбуваються зміни у газообміні рослини [203]. У оброблених препаратами рослин цукрового буряка збільшувався мезофільний опір листків ( $r_m$ ) (Таблиця 3.5), що супроводжувалося зменшенням інтенсивності фотосинтезу, незважаючи на зростання вмісту хлорофілів у тканинах листка.

Результати вивчення мезоструктурної організації листка цукрового буряка свідчать про те, що однією з причин збільшення мезофільного опору під впливом ретардантів є потовщення листка і зменшення міжклітинників внаслідок більш раннього припинення росту клітин епідермісу. Для розуміння функціонування донорно-акцепторної системи рослин важливим є той факт, що під впливом різних за механізмом дії ретардантів - паклобутразолу і декстрелу, відмічалася зростання витрат на фотодихання і темнове дихання у листків, які повністю сформувалися після обробки дослідних рослин препаратами (Таблиця 3.5).

Отже, факторами, які обмежують донорну функцію листка при ретардантних ефектах, є зменшення площі листової поверхні внаслідок зниження проліферативної активності меристем, збільшення мезофільного опору дифузії  $CO_2$ , гальмування швидкості як використання асимілятів на ростові процеси у самому листку, так і їх відтоку до листків верхнього ярусу, що є споживачами. Все це призводить до зниження інтенсивності асиміляції  $CO_2$  і збільшення частки дихальних витрат у вуглекислотному газообміні, що є ознакою наявності надлишку невикористаних асимілятів у листку.

Таблиця 3.5.

Вплив ретардантів на параметри газообміну листків цукрового буряка гібриду Роберта (2003р., вегетаційний дослід)

Параметри	Контроль	Декстрел, 0,3%	Паклобутразол, 0,05%
Вуглекислотний газообмін листків, мг $CO_2$ /(дм <sup>2</sup> .год): видимий фотосинтез (Ф)	21,5±0,02	*19,9±0,02	*18,2±0,04
Фотодихання (ДФ)	6,5±0,03	*6,1±0,03	*6,0±0,03
Темнове дихання (Дт)	3,5±0,03	*3,8±0,09	3,5±0,03
ДФ/Ф	0,30±0,004	*0,32±0,003	*0,33±0,003
Дт/Ф	0,16±0,002	*0,20±0,003	0,19±0,003
Транспірація, г $H_2O$ / дм <sup>2</sup> .год	2,77±0,005	*2,60±0,005	*2,74±0,002
Дифузний опір, с/см Листковий ( $r_l$ )	3,76±0,009	*4,05±0,005	*3,68±0,002
Мезофільний ( $r_m$ )	6,14±0,05	*7,11±0,05	*8,13±0,02
Концентрація $CO_2$ у міжклітинниках ( $C_i$ ), мг/л	0,407	0,406	0,435

Примітка: рослини оброблялися на 70-ий день вегетації; \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Слід зазначити, що досліджені препарати по-різному впливають на складові дифузного опору. У листків рослин, оброблених декстрелом, одночасно збільшувався як листковий опір  $r_l$ , так і  $r_m$ , тоді як обробка паклобутразолом практично не впливає на  $r_l$  при суттєвому зростанні  $r_m$ . Тому у варіанті з декстрелом завдяки збалансованій зміні дифузійних опорів концентрація  $\text{CO}_2$  у міжклітинниках ( $C_i$ ) не відрізнялась від контролю, а з паклобутразолом збільшилась, оскільки поглинання  $\text{CO}_2$  мезофілом загальмовувалось непропорційно до його дифузії через поверхню листка (тобто в останньому випадку  $C_i$  стало ближчим до атмосферного). Можна припустити, що вплив паклобутразолу на фотосинтетичний апарат не обмежується лише гальмуванням фотосинтезу надлишком асимілятів (у цьому випадку імовірніше слід очікувати ефекту, який виявляється при застосуванні декстрелу), а препарат може брати участь у безпосередній регуляції фотосинтетичних процесів.

Таким чином, препарати ретардантної дії – декстрел і паклобутразол впливають на анатомо-фізіологічні параметри фотосинтетичного апарату цукрового буряка, що виражається у зменшенні площі листової поверхні, видимого фотосинтезу, збільшенні частки дихання у вуглекислотному балансі. Отримані дані свідчать, що ретарданти є потужним засобом регуляції активності асиміляційного апарату – однієї із складових донорно-акцепторної системи рослин, і можуть бути застосовані для цілеспрямованої регуляції перерозподілу пластичних речовин у цукрового буряка.

Одержані нами результати досліджень гормонального комплексу листків малини і цукрового буряка під впливом різних за хімічною будовою ретардантів свідчать про однаковий характер змін гормонального статусу листка: відбувалося зменшення вмісту вільних гіберелінів при одночасному суттєвому зростанні вмісту вільної АБК [203]. Таким чином, з'являється можливість зіставити зміни у функціонуванні фотосинтетичного апарату під впливом ретардантів з відомим співвідношенням ендогенних фітогормонів в досліді.

Не встановлено однозначної залежності функціональної активності хлоропластів від застосування того чи іншого ретарданту. В цілому, під впливом різних за хімічною будовою ретардантів спостерігалось підвищення активності хлоропластів листків малини на початку вегетації, в перші тижень – два після обробки рослин рослин препаратами, з наступним вирівнюванням між контролем і дослідними варіантами активності реакції Хілла і нециклічного фотофосфорилування, або навіть суттєвого зменшення їх в кінці періоду росту [74,81]. На нашу думку, це питання потребує більш глибокого вивчення, оскільки у рослин дослідних варіантів малини нами відмічалось інгібування фотосинтезу, а також зменшення вмісту пігментів, руйнація структур хлоропластів при дії препаратів, що не узгоджується з посиленням функціонування пластид. В зв'язку з тим, що показники фотохімічної активності хлоропластів нормуються на одиницю вмісту пігменту, одержані результати свідчать скоріше не про посилення функціональної активності пластид, а про участь в цих процесах *in vitro* більшої ніж в контролі кількості хлоропластів, вміст пігментів в яких під впливом ретардантів зменшувався, особливо після періоду обробки. Про це ж свідчить і поступове вирівнювання, а потім і зменшення активності хлоропластів в контролі і досліді в кінці періоду росту: очевидно, воно визначається поступовим вирівнюванням вмісту пігментів в тканинах листків контрольного і дослідних варіантів і навіть збільшенням їх вмісту в кінці вегетації [74,81]. Таким чином, фотохімічна активність хлоропластів не може бути визнана специфічним показником активності фотосинтетичного апарату рослин при застосуванні ретардантів, оскільки цей показник формується у різних варіантах досліді різною кількістю хлоропластів.

Дистанційний вплив фітогормонів на фотосинтез реалізується через регуляцію процесів епігенезу, транспорту і відкладання речовин в запас [134]. Представлені в розділі 2 дані свідчать про те, що зменшення ємності акцептора (наростаючого пагона) для асимілятів внаслідок інгібування ретардантами активності меристем детерміновано змінами гормонального комплексу: зменшувався вміст гіберелінів і ауксинів при одночасному збільшенню вмісту АБК, що значно зменшує атрагуючу активність акцепору. Атрагуючий фактор впливає на концентрацію метаболітів, які знаходяться в хлоропласті або

навколопластидному просторі, і які здійснюють ефекторний вплив на ферменти фотосинтезу (“feed back - механізм”), регулюючи співвідношення швидкостей синтезу і транспорту речовин з фототрофної клітини [134]. Так, встановлено, що кінцевий продукт фотосинтетичного відновлення фотосинтезу - глюкоза, функціонує в якості ефектора. Регуляторну дію глюкози в фотосинтезуючих клітинах продемонстровано на прикладі синтезу прямих продуктів транскрипції - інформаційної РНК рибульозобісфосфаткарбоксілази і специфічного подавлення глюкозою синтезу великої субодиниці цього ферменту, яка закодована в геномі пластиди [196]. Таким чином, накопичення продуктів фотосинтезу в хлоропласті і клітині внаслідок зменшення їх відтоку в атрагуючі центри значною мірою регулює активність фотосинтетичного апарату.

Дослідження вмісту різних форм цукрів і крохмалю в листках малини сорту Новость Кузьміна під впливом 1,2%-ного хлорхолінхлориду свідчить, що рістгальмуюча дія препарату супроводжувалася суттєвими змінами у накопиченні вуглеводів. Відбувалося зменшення вмісту суми цукрів, редукуючих цукрів і сахарози на протязі всього періоду росту рослин [74]. Одночасно суттєво зростає вміст крохмалю на протязі всього періоду інтенсивного росту пагонів. Зменшення вмісту цукрів в листках дослідних рослин в період вегетації, на нашу думку, не може бути пояснено більш інтенсивним їх відтоком до акцепторних зон, оскільки ретардант гальмує активність ростових центрів пагона, як основного акцептору асимілятів. Таким чином, вільні цукри, які в нормі транспортуються до акцепторних зон, під впливом ретарданту інтенсивніше полімеризуються, утворюючи запасний крохмаль. Можливість запасання асимілятів у фондах різних рівнів забезпечує буферність зв'язків донора і акцептора, певну автономність процесів фотосинтезу і росту [133].

Таким чином, одержані нами дані по вивченню функціонування фотосинтетичного апарату рослин малини при дії ретардантів різної хімічної природи на вегетативний ріст пагонів свідчать про зменшення донорної функції листка внаслідок інгібування інтенсивності фотосинтезу. Контроль за фотосинтезом при зменшенні “запиту” на асиміляти основним акцептором – ростучим пагоном, здійснюється за механізмом зворотнього зв'язку. Цей зв'язок опосередкований ефекторним впливом надлишку крохмалю і змінами в балансі фітогормонів – накопиченням абсцизової кислоти і зменшенням активності і вмісту в тканинах листка гіберелінів і ауксинів.

При формуванні потужної акцепторної зони у рослин внаслідок утворення і росту плодів відмічається протилежна закономірність у функціонуванні донорно-акцепторної системи. Збільшується кількість і площа листків, оптимізується мезоструктурна організація листка, зростає чиста продуктивність фотосинтезу, що призводить до зростання урожайності [39,90,161].

#### РОЗДІЛ 4. НАКОПИЧЕННЯ І ПЕРЕРОЗПОДІЛ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ В РОСЛИНАХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ПІД ВПЛИВОМ РЕТАРДАНТІВ

Цілісність рослинного організму базується на взаємодії органів і активному обміні органічних і мінеральних речовин між ними. Основні закономірності фотосинтезу і перерозподілу потоків асимілятів по рослині при зміні інтенсивності росту окремих органів достатньо повно вивчено в межах концепції “ source-sink “. Однак характер надходження елементів мінерального живлення та їх перерозподіл між органами рослини при змінах напруженості донорно - акцепторних відносин взагалі (і під впливом ретардантів зокрема ) залишаються значною мірою не з'ясованими.

В літературі є достатньо даних про те, що існує чітка залежність між інтенсивністю росту, фотосинтезу, диханням і азотним живленням рослини. Спостерігалася позитивна кореляція між вмістом білкового азоту та інтенсивністю фотосинтезу і дихання рослин [62,132]. Для ягідних культур в літературі відсутні відомості про вплив ретардантів на обмін сполук азоту. В зв'язку з цим, нами було проведено вивчення особливостей перерозподілу різних форм азоту, а також вільних і зв'язаних амінокислот та їх суми в листках і стеблах ягідних культур, оброблених ретардантом на фоні різних погодних умов вегетації. Встановлено, що обробка насаджень хлорхолінхлоридом здійснює суттєвий вплив на динаміку азотовмісних сполук в вегетативних органах ягідних культур. Першою реакцією рослин на обробку ретардантом на початку росту пагонів горобини і малини було збільшення вмісту загального і білкового азоту як у стеблах, так і в листках, певної закономірності в динаміці небілкового азоту не спостерігалася [102,103]. В стеблах та листках агрусу, а також в листках малини вміст небілкового азоту під впливом хлорхолінхлориду збільшувався. В листках суниць і стеблах малини, навпроти, відмічалася зменшення вмісту небілкового азоту, що при загальному зростанні вмісту азоту слід, очевидно, пояснювати інтенсивним використанням цієї фракції на утворення білку. На нашу думку, збільшення вмісту азотовмісних сполук в вегетативних органах ягідних культур пов'язане із уповільненням їх надходження і використання у ростових центрах, активність яких під впливом ретарданту інгібується. Одержані нами результати вивчення гормонального комплексу пагонів малини під впливом ретардантів різної хімічної природи свідчать, що в основі такого зменшення атрагуючої активності зон росту пагона лежить зменшення вмісту і активності індолілоцтової кислоти і гіберелінів (див. табл. 2.1, 2.2).

Нами відмічалася значне зменшення вмісту азотистих речовин в вегетативних органах в червні - липні. Очевидно, цей факт слід пояснювати реутилізацією білків і відтоком азотистих сполук у нову потужну акцепторну зону - плоди, що формуються. Цей висновок підтверджується ще й тим, що в листках суниць в серпні, після завершення плодоношення спостерігалася чітке збільшення вмісту загального і небілкового азоту. Аналогічні дані про неухильне зменшення вмісту азотистих сполук у різних культур на протязі вегетації одержані в інших роботах [91]. В цілому, в червні - липні спостерігалася поступове вирівнювання різниці у вмісті загального і білкового азоту по варіантах досліду [103].

На вміст азоту в органах оброблених рослин суттєво впливала концентрація ретарданту в робочому розчині. Більш суттєвим виявився вплив на азотистий обмін високих концентрацій хлорхолінхлориду- 1,1-2,4 %-х розчинів. Саме в цих варіантах спостерігалася більш інтенсивне накопичення і реутилізація білку. Слід відзначити специфічність дії ретарданту. Хлорхолінхлорид значною мірою гальмував ріст пагонів заміщення малини, викликав появу хлоротичних плям по краях листків малини, суниць і чорноплідної горобини. У агрусу не спостерігалася суттєвого гальмування росту стебла та появи хлорозу на листках. Для цієї ж культури відмічені і менші відмінності по вмісту азотистих сполук в листках і стеблах оброблених рослин у порівнянні з іншими культурами, що вивчалися. У 1982 році нами вивчався вміст зв'язаних і вільних амінокислот, а також їх суми в стеблах і листках малини в травні, безпосередньо після обприскування насаджень і в червні, в період плодоношення. В дослідному варіанті застосовували 1,2%-й розчин ретарданту. Результати вказують на

посилене накопичення амінокислот і включення їх в білки під впливом хлорхолінхлориду [74]. Після обробки насаджень в травні в листках спостерігалось збільшення сумарного вмісту амінокислот, в першу чергу зв'язаних, а для пагонів - і вільних амінокислот, особливо аспарагінової. Найбільші зміни відбувалися у вмісті аспарагінової і глютамінової кислот, лейцину, аланіну. Збільшення вмісту суми амінокислот в дослідному варіанті відбувалося, в основному, за рахунок фракції зв'язаних амінокислот, що свідчить про посилення біосинтезу білку при дії ретардантів під впливом ретарданту. Ці дані добре узгоджуються з результатами вивчення динаміки вмісту білкового азоту.

Результати наших досліджень вказують на тісний зв'язок між зміною атрагуючої потужності органів під впливом ретардантів і перерозподілом азотистих сполук по органах рослини. В зв'язку з цим являє інтерес вивчення особливостей азотного обміну чорноплідної горобини, у якої під впливом хлорхолінхлориду спостерігалось зменшення розмірів і ваги ягід, зменшення врожайності [100]. Встановлено, що динаміка вмісту різних фракцій азоту в період вегетативного росту і плодоношення чорноплідної горобини під впливом ретарданту значною мірою визначалася погодними умовами вегетації. В більш посушливих умовах вегетації відмічалось чітке збільшення загального і білкового азоту як в листках, так і в стеблах дослідних рослин [102]. Для листків одночасно зменшувався вміст небілкового азоту, для стебел певної закономірності у вмісті небілкової фракції не спостерігалось. В більш вологих умовах вегетації збільшення вмісту загального азоту проявилось не зразу після обробки в травні, а пізніше, в липні. Таким чином, посилене накопичення азотмістких сполук у чорноплідної горобини під впливом хлорхолінхлориду сильніше проявляється на фоні недостатньої зволоженості.

Відмічене нами накопичення різних форм азоту у дослідних рослин підтверджується даними про вміст різних фракцій амінокислот в листках та стеблах горобини безпосередньо після обробки. Спостерігалось збільшення вмісту суми амінокислот як в листках, так і в стеблах рослин дослідного варіанту, причому в основному за рахунок фракції вільних амінокислот. Найбільші зміни відбувалися у вмісті аспарагінової кислоти в стеблах дослідного варіанту. Одержані дані свідчать про те, що для чорноплідної горобини не існує чіткої залежності між концентрацією ретарданту в робочому розчині і рівнем накопичення різних форм азоту [102]. Це добре узгоджується з відсутністю у цієї культури чіткої ростової залежності ефект – доза при застосуванні 0,6 – 2,4 % -х розчинів хлорхолінхлориду. Одержані результати досліджень свідчать також про те, що на протязі періоду вегетації, з травня по вересень відбувалось зменшення в листках кількості загального і білкового азоту. Це ми пояснюємо реутилізацією білків і відтоком азотмістких сполук в плоди, що розвиваються.

Для насаджень чорноплідної горобини відмічалось зменшення врожайності і явище дрібноплідності під впливом хлорхолінхлориду. В зв'язку з цим, більш високий рівень вмісту загального і білкового азоту на протязі всього періоду вегетації слід, очевидно, пояснювати скороченням надходження азотмістких сполук в наростаючі плоди. Дані про вміст вільних, зв'язаних амінокислот та їх суми в стеблах і листках рослин контрольного і дослідного варіантів у період плодоношення в цілому підтверджують висновок про уповільнений відтік сполук азоту з вегетативних органів у плоди під впливом ретарданту [74,102]. Спостерігався більш високий рівень вмісту суми амінокислот в листках і стеблах дослідного варіанту, зменшення кількості зв'язаних амінокислот в період плодоношення. Більш високий вміст вільних амінокислот в вегетативних органах оброблених ретардантом рослин у порівнянні з контролем свідчить про зменшення відтоку їх у плоди. Таким чином, регуляція обміну сполук азоту під впливом ретардантів опосередкована змінами донорно – акцепторних відношень. Зменшення ємності нової акцепторної зони у другій половині вегетації – наростаючих плодів, визначає уповільнення відтоку азотистих сполук і збільшення їх концентрації у вегетативних органах чорноплідної горобини під впливом ретарданту.

Для листків відмічено значне накопичення вільних аспарагінової і глютамінової кислот, аланіну, лейцину, лізіну, аргініну. В стеблах найбільш суттєво накопичувалася вільна глютамінова кислота. Обробка насаджень хлорхолінхлоридом призводила до зменшення вмісту вказаних амінокислот в ягодах [74].

Таким чином, одержані результати досліджень свідчать, що вплив хлорхолінхлориду на азотний обмін рослини реалізується не тільки через регуляцію активності синтезу амінокислот і білків, але й через зміну донорно - акцепторних відношень рослини внаслідок впливу на формування і функціонування атрагууючих азотисті сполуки центрів.

Представлені у попередніх розділах роботи матеріали досліджень свідчать, що впливаючи на гормональну систему, ретарданти викликають різношвидкісне інгібування росту окремих органів рослини внаслідок зменшення потоків асимілятів до наростаючих органів, кількісного зменшення елементів фотосинтетичного апарату. Разом з тим, трофічна ситуація в окремих органах рослини при штучному гальмуванні росту визначається не тільки надходженням асимілятів, але й засвоєнням елементів мінерального живлення. З практичних міркувань, з'ясування особливостей надходження і перерозподілу елементів живлення під впливом ретардантів створює теоретичну базу для подальшого прогнозування виносу тих чи інших поживних речовин з ґрунту та розробки раціональних схем використання добрив на виробничих насадженнях культур при застосуванні препаратів рістгальмуючої дії. Одержані нами результати досліджень свідчать, що вміст мінеральних речовин в пагонах чорноплідної горобини не залишався постійним, а змінювався по фазах вегетації, причому обробка ретардантом суттєво впливала на динаміку вмісту окремих елементів [102]. Чітке зменшення вмісту фосфору і калію в стеблах і листках спостерігалось в період активного росту пагонів - в травні і червні. Ми вважаємо, що в цей період вегетації відбувається інтенсивне накопичення органічних речовин, в результаті чого спостерігається своєрідне "розбавлення" мінеральних речовин в органічній речовині, яка накопичується більш високими темпами. Цим же ми пояснюємо і більш високий рівень вмісту калію в оброблених хлорхолінхлоридом пагонах на перших етапах вегетації [74]. Очевидно, гальмування росту ретардантом на ранніх етапах розвитку призводить до уповільнення накопичення органічної речовини, на фоні якого відносний вміст калію збільшувався. Листки контрольних рослин були краще розвинені, мали крупніші розміри, однорідне зелене забарвлення листової пластинки. Оброблені хлорхолінхлоридом рослини мали листки менших розмірів, листові пластинки часто мали неправильну форму, значні хлоротичні плями на початку вегетації. Вміст фосфору і калію суттєво збільшувався в листках у другій половині вегетації, після закінчення періоду плодоношення, що ми пояснюємо притоком в листки елементів внаслідок завершення періоду росту і формування плодів. В осінній період вміст фосфору і калію в листках значно зменшувався за рахунок їх мобілізації в зимуючі органи рослини. Ці дані добре узгоджуються з даними про високу мобільність цих елементів в рослинних тканинах [123,233].

Для стебел динаміка вмісту фосфору і калію носить більш простий характер. Високий вміст цих елементів в період інтенсивного росту змінювався поступовим його зменшенням у період завершення ростових процесів і далі суттєво не змінювався [102]. З усіх елементів, що вивчалися, вміст фосфору в пагонах чорноплідної горобини був найбільш низьким, причому суттєвого впливу хлорхолінхлориду на вміст цього елемента не встановлено. Ці дані відрізняються від результатів вивчення впливу хлорхолінхлориду на вміст загального фосфору та його фракцій в пагонах винограду, у яких обробка кущів ретардантом призводила до збільшення вмісту фосфору в тканинах рослин сортів середньої сили росту і зменшення - для сильнорослого сорту Горулі [32].

Проведені нами дослідження свідчать, що хлорхолінхлорид викликав підвищення вмісту кальцію та суми двохвалентних катіонів ( $Ca^{++} + Mg^{++}$ ), а також в цілому зменшував вміст одновалентних катіонів ( $Na^{+} + K^{+}$ ) в тканинах листків чорноплідної горобини на протязі всього періоду вегетації [159]. Відмічалось також чітке зменшення співвідношення  $K^{+} / Ca^{++}$  і  $K^{+} + Na^{+} / Ca^{++} + Mg^{++}$  в дослідному варіанті у порівнянні з контролем в той же період.

Вивчення вмісту двохвалентних катіонів в листках малини, оброблених хлорхолінхлоридом, також свідчить про збільшення вмісту кальцію в досліді на протязі всього періоду активного росту пагонів [74,103]. Чіткої закономірності у вмісті магнію в листках малини під впливом хлорхолінхлориду, як і у листках чорноплідної горобини, нами не знайдено.

На нашу думку, збільшення вмісту двохвалентних катіонів, і в першу чергу кальцію під впливом хлорхолінхлориду, значною мірою пов'язане з накопиченням біополімерів клітинних стінок. Наявність в клітинних оболонках значної кількості від'ємно заряджених функціональних груп (в першу чергу карбоксильних і гідроксильних), дозволяє їй акумулювати катіони, причому ця здатність посилюється при збільшенні заряду іонів. Кальцієві поперечні міжмолекулярні зв'язки несуть навантаження в клітинних стінках, а їх розрив при закисленні клітинної стінки розглядається як один з механізмів розм'якшення стінок при рості клітини у фазу розтягування [221]. Збільшення вмісту двохвалентних катіонів у рослин чорноплідної горобини і малини під впливом хлорхолінхлориду пов'язане, очевидно, з посиленням накопиченням біополімерів клітинних стінок внаслідок перерозподілу асимілятів при штучному гальмуванні росту, більш раннім і інтенсивним формуванням механічних і провідних тканин. Дані про динаміку вмісту біополімерів клітинних оболонок в вегетативних органах малини і чорноплідної горобини свідчать про зростання їх частки від загальної маси рослини в онтогенезі, причому хлорхолінхлорид посилював цей процес. Результати вивчення накопичення целюлози і лігніну в листках чорноплідної горобини під впливом хлорхолінхлориду теж свідчать про зростання вмісту цих речовин у рослин дослідного варіанту [74].

Достатньо зручним об'єктом для вивчення особливостей накопичення і перерозподілу елементів живлення за дії гібереліну та антигіберелінолвих препаратів – ретардантів є культура томатів, оскільки у рослин формується дуже потужна акцепторна зона – плоди.

Аналіз динаміки вмісту загального азоту у вегетативних органах томатів контрольного варіанту свідчить про поступове його зменшення на протязі всього періоду росту і формування плодів, що особливо чітко прослідковується в листках (Рисунок 4.1) [2].

На нашу думку, таке зменшення вмісту елемента не можна пояснити біорозбавленням, оскільки у період росту і формування плодів вегетативний ріст томатів суттєво уповільнюється. В зв'язку з цим зміни у вмісті елемента визначаються відтоком азотовмісних сполук на потреби карпогенезу. При цьому основним донором азоту у рослин контролю виступали листки.

На стадії формування плодів вміст азоту в усіх органах рослин за дії гіберелової кислоти був більш високим у порівнянні з іншими варіантами, що пояснюється більшою інтенсивністю ростових процесів за дії фітогормону. При цьому відбувається поступове зменшення вмісту азоту у вегетативних органах протягом всієї фази плодоношення. За дії антагоніста гібереліну - ретарданту фолікуру найбільш інтенсивне зменшення азотовмісних сполук відбувалося при переході від стадії формування плодів до стадії зеленого плоду в коренях і стеблі рослини, тобто в період найбільш інтенсивного росту плодів томатів. Отже, саме ці органи були основними донорами забезпечення карпогенезу резервним азотом. Разом з тим, на етапі бурої стиглості плоду вміст азоту в коренях і стеблі рослин цього варіанту навіть зростав, очевидно за рахунок надходження «свіжого» азоту.

Внаслідок формування більш потужного фотосинтетичного апарату, посилення синтезу, накопичення та інтенсивного перерозподілу потоків асимілятів та азотовмісних сполук з вегетативних органів до плодів зростала урожайність культури за дії обох препаратів [90,91]. Відомо, що забезпечення фосфором і калієм є важливою передумовою підвищення врожайності культури, оскільки саме ці елементи відіграють ключову роль у проходженні процесів фотосинтезу та переміщенню цукрів із хлоропластів листків до коренеплодів та генеративних органів.

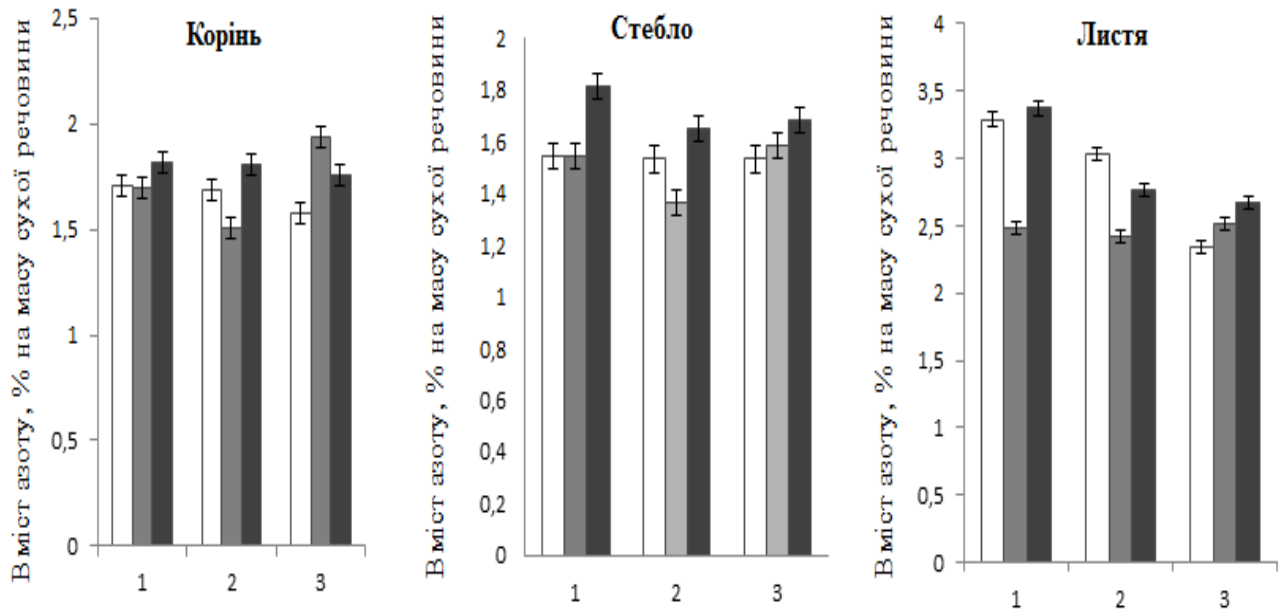


Рисунок 4.1. Вплив фолікуру на вміст загального азоту у вегетативних органах томатів у фазу дозрівання плоду: 1 – стадія формування плодів, 2 – стадія плодоношення (зелена ступінь стиглості), 3 – стадія плодоношення (бура ступінь стиглості).

□ - контроль;  
 ■ - 0,025 %-ий фолікур;  
 ■ - 0,005 %-ий гіберелін

Аналіз літературних даних свідчить про суперечливий характер впливу різних регуляторів росту на вміст фосфору та калію сільськогосподарськими культурами. Так, застосування хлормекватхлориду на рослинах цукрового буряку спричиняло зменшення вмісту сполук фосфору в листках та коренеплодах з одночасним збільшенням вмісту калію, тоді як за дії триазолпохідного препарату паклобутразолу вміст фосфору та калію в листках збільшується, а в коренеплодах зменшується [203]. У рослин картоплі сорту Невська цей препарат зумовлював збільшення вмісту фосфору та калію на початку вегетації та зменшення їх вмісту на кінець [214,215]. Використання паклобутразолу на рослинах ріпаку не викликало змін у вмісті калію в листках дослідних рослин [180]. Таким чином, доцільним є вивчення впливу ретардантів та гібереліну на перерозподіл даних елементів мінерального живлення рослинами томатів.

Результати дослідження свідчать, що під впливом есфону та гібереліну вміст фосфору в коренях дослідних рослин впродовж плодоношення був вищим у порівнянні з контролем, тоді як за дії фолікуру вміст фосфору від стадії формування плодів до стадії бурого ступеня стиглості суттєво зменшується, що свідчить про посилений відтік цього елемента до плодів (Рисунок 4.2), [91]. У стеблі та листках у варіанті із застосуванням триазолпохідного препарату відбувалися аналогічні зміни. Вміст сполук фосфору як за дії фолікуру, так і за дії гібереліну суттєво зменшується впродовж усього періоду плодоношення, що свідчить про інтенсивну реутилізацію цього елемента на формування, ріст та дозрівання плодів.

Відомо, що оптимальне забезпечення рослин калієм покращує фотосинтез, завантаження флоєми новосинтезованими асимілятами та їх транспорт по флоємі, що сприяє зростанню



врожая та його якості. Аналіз отриманих результатів свідчить, що вміст цього елемента в коренях за дії гібереліну, фолікуру та есфону на стадії зеленого та бурого ступеня стиглості

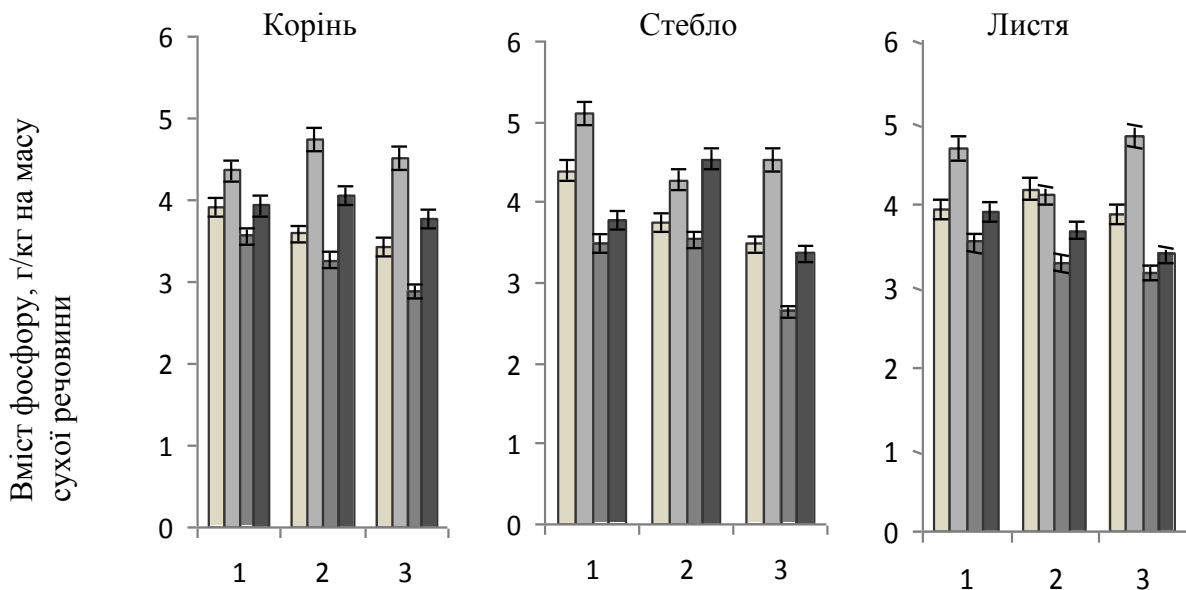


Рисунок. 4.2. Вплив гібереліну і ретардантів на вміст фосфору у вегетативних органах рослин томатів: 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плоду; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плоду.

■ – контроль; ■ – 0,05 %-ий есфон; ■ – 0,025 %-ий фолікур;  
 ■ – 0,005 %-ий гіберелін

був більш високим ніж у контролі (Рисунок 4.3.). У стеблі відмічалось поступове зменшення калію по всіх варіантах дослідження і на кінець періоду плодоношення вміст цього елемента в органі був мінімальним. Найменше значення цього показника у стеблах дослідних рослин відмічалось у варіанті із застосуванням гібереліну та фолікуру. Для листя спостерігалось аналогічне зменшення вмісту калію від стадії росту і формування плодів до стадії зеленого ступеня стиглості плоду. Якщо у варіанті із застосуванням гібереліну відбувалось зменшення вмісту елемента в листках дослідних рослин протягом усього періоду плодоношення, то за дії есфону та фолікуру відбувалось збільшення вмісту калію від стадії зеленого ступеня стиглості до стадії бурого ступеня стиглості плоду, особливо у варіанті із застосуванням фолікуру. Можливо це можна пояснити збільшенням відносної частки елемента на фоні зменшення вмісту цукрів, азотовмісних сполук внаслідок їх відтоку до наростаючих плодів.

Більш суттєвою була реутилізація основних елементів живлення стебла і листя рослин томатів, при цьому у варіанті із гібереліном та триазолпохідним препаратом фолікуром цей процес відбувався більш інтенсивно.

Результати вивчення впливу фолікуру на вміст цих елементів у листках та пагонах агрусу протягом онтогенезу свідчить, що препарат фолікур (0,025%-й розчин) викликає агналогічні зміни у накопиченні елементів живлення (Таблиця 4.1). За дії фолікуру відбувалось збільшення вмісту азоту, фосфору та калію в тканинах листків та стебла рослин агрусу у фазу цвітіння, що створювало додатковий резерв для формування і росту плодів.

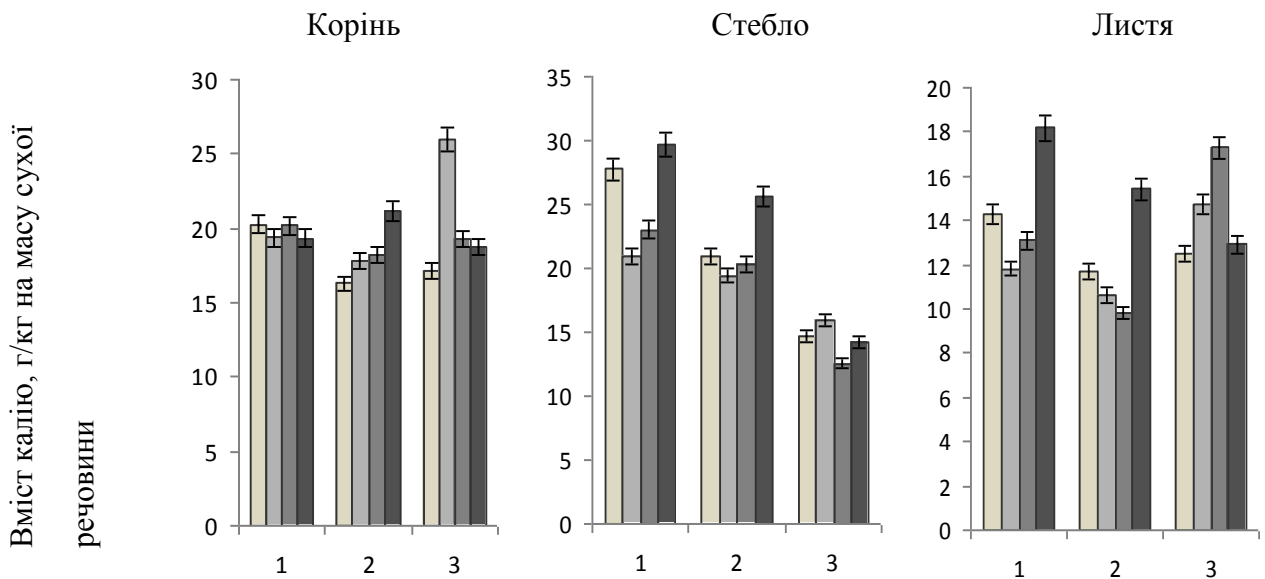


Рисунок 4.3. Вплив гібереліну і ретардантів на вміст калію у вегетативних органах ослин томатів.

1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плоду; 3 – стадія урого ступеня стиглості плоду.

■ – контроль; ■ – 0,05%-ий есфон; ■ – 0,025 %-ий фолікур;  
 ■ – 0,005 %-ий гіберелін

На нашу думку, причиною таких змін є зменшення біорозбавлення концентрації елементів внаслідок скорочення ростових процесів. Протягом онтогенезу відбувається поступове зменшення вмісту цих елементів в тканинах листків та стебла внаслідок використання їх на потреби формування і росту плодів. Таким чином, вегетативні органи рослин – корінь, стебло та листя в період плодоношення є важливим джерелом надходження азоту, фосфору і калію до плодів, які формуються.

Таблиця 4.1.

Вплив фолікуру на вміст мінерального живлення у вегетативних органах рослин агрусу сорту Машенька (% на масу сухої речовини)

Фаза розвитку	Органи рослин	Азот		Фосфор		Калій	
		Контроль	Фолікур	Контроль	Фолікур	Контроль	Фолікур
Цвітіння	Листок	2,6±0,03	*2,7±0,05	3,7±0,08	*4,1±0,06	19,5±0,7	*21,3±0,9
	Стебло	1,3±0,05	*1,8±0,04	3,2±0,07	*3,9±0,05	17,3±0,8	*18,4±0,2
Формування плодів	Листок	2,4±0,02	*2,7±0,03	3,3±0,08	*4,2±0,01	18,6±0,6	*20,5±0,3
	Стебло	1,4±0,02	*1,9±0,03	2,1±0,04	*4,1±0,01	16,4±1,2	*17,2±0,2
Повна стиглість плодів	Листок	2,04±0,01	*2,2±0,02	2,4±0,02	*3,0±0,04	15,9±0,2	*19,8±1,3
	Стебло	0,9±0,03	0,8±0,01	2,3±0,02	*2,5±0,03	10,2±0,2	*11,4±0,7

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

## РОЗДІЛ 5. ВИКОРИСТАННЯ ПРОРОСТКАМИ РЕЗЕРВНИХ РЕЧОВИН У ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ

**5.1. Дія гібереліну та ретардантів на проростання насіння з різними типами запасних речовин за умов ското- і фотоморфогенезу.** Проблема штучного перерозподілу асимілятів і елементів живлення між органами рослини є однією із центральних у сучасній фітофізіології, оскільки її вирішення дозволить ефективно регулювати активність фізіологічних функцій рослини, цілеспрямовано перерозподіляти потоки асимілятів до господарсько цінних органів [9,84,104]. Регуляція донорно – акцепторної системи є найвищими рівнем підтримки цілісності рослинного організму. Ця регуляція може здійснюватися на різних рівнях організації рослини за участі різних фізіолого - біохімічних механізмів [119,194,209]. Більшість робіт з вивчення донорно – акцепторної системи рослин присвячені, в основному, взаємодії процесів фотосинтезу і росту. Перший процес виступає в якості донора (джерела) асимілятів, а другий - в якості акцептора (стоку) [87,97,234]. Разом з тим, значно менше інформації про функціонування цієї системи в період проростання цибулин, бульб, кореневищ у гетеротрофну фазу розвитку [98,99]. В цей період відбувається використання на потреби морфогенезу депонованих в органах запасання резервних сполук різної хімічної будови – вуглеводів, азотовмісних сполук, олії тощо.

Розвиток рослин на світлі і в темряві в період проростання характеризується відмінностями у інтенсивності використання депонованих у органах запасу резервних речовин, внаслідок чого змінюється ступінь напруження між активністю донора і акцептора. В окремих роботах наведені дані, які свідчать про можливість регуляції швидкості утилізації резервних сполук на потреби росту і розвитку зовнішніми і внутрішніми чинниками [2,92,114]. Встановлено, що світло не тільки забезпечує процес вуглецевого живлення і визначає перехід до репродуктивного розвитку, але і через систему фоторецепторів (фітохромів, кріптохромів і фототропіну) вмикає програму фотоморфогенезу [26,27,50,228]. Це забезпечує диференціювання хлоропластів, формування повноцінних листків і перехід до фази авторофного живлення. Рослини, які проростають у темряві, розвиваються за програмою скотоморфогенезу. Вони характеризуються видовженим гіпокотилем та епикотилем, утворенням гіпокотильної петлі, гофрованими першими листками та жовтими сім'ядолями. У проростків однодольних рослин в процесі етіоляції розтягуються у довжину осьові органи і листки. У дводольних рослин розтягуються міжвузля стебла, а розміри сім'ядолей і первинні листки змінюються мало.

Зміни характеру донорно - акцепторних відносин в період переходу від гетеротрофного живлення до автотрофного етапу функціонування рослини доцільно вивчати на сім'ядольних листках рослин, оскільки донор і акцептор (сім'ядоля – сім'ядольний листок) представлені одним органом і розділені лише у часі. При цьому слід відмітити, що співвідношення процесів фотосинтезу і дихання за дії гібереліну та ретардантів в період проростання вивчені недостатньо. Відомо також, що запасні речовини різних типів відіграють роль буферу між фотосинтезом як “джерелом“ асимілятів і ростом структурної речовини вегетативних, запасуючих і репродуктивних органів як “стоком“ асимілятів, що і визначає до певної міри незалежність ростових процесів від фотосинтезу, зокрема в період проростання [113]. Разом з тим, вплив світла і гіберелінів на специфіку утилізації депонованих в сім'ядолях пластичних речовинах залишається практично невивченим.

Серед внутрішніх факторів регуляції напруження донорно - акцепторних відносин ключову роль відіграє гормональна система [237]. На сьогодні встановлено, що світло може модифікувати ріст і морфогенез рослин через перебудову гормонального комплексу [17,51,114,228]. Ген біосинтезу *AtGA3ox1* підвищує рівень біоактивних гіберелінів в проростаючому насінні арабідопсису. З'ясовано, що червоне світло інгібує утворення GA 2-оксидаз, що призводить до різкого збільшення вмісту гіберелінів в проростаючому насінні салату під впливом червоного світла [59]. Синє світло пригнічувало ріст у довжину гіпокотилі проростків арабідопсису внаслідок інгібування ферментів біосинтезу гіберелінів і активності ферментів, пов'язаних з біосинтезом біополімерів клітинної стінки.

Відомо, що найважливішою функцією гіберелінів при проростанні насіння злакових є стимуляція виділення зародком  $\alpha$ -амілази, що веде до розщеплення крохмальних зерен в ендоспермі [171]. При цьому слід відзначити, що маловивченими залишаються особливості регуляції гіберелінами проростання насіння і запасуючих вегетативних органів рослин, які містять в якості резервної речовини не крохмаль, а інші сполуки – білки, ліпіди, інулін тощо.

Для блокування фізіологічної дії гіберелінів використовуються ретарданти, які за механізмом дії є антигіберелінами [14,66,223,230]. При цьому, хоча ретарданти призводять до суттєвих змін в онтогенезі рослин [124,172], особливості їх дії на розвиток рослин за умов ското- і фотоморфогенезу залишаються маловідомими і потребують інтенсивного дослідження.

Значення процесів тимчасового депонування асимілятів (вуглеводів) у функціонуванні донорно-акцепторної системи рослин вивчено переважно при аналізі співвідношення фотосинтезу (джерело) і росту (стік) асимілятів [62,75,76]. Разом з тим, утилізація резервних речовин з запасливих тканин насіння на потреби онтогенезу в гетеротрофну фазу росту, участь світла та роль гормональної системи в регуляторних процесах в системі «резервні сполуки – ріст» залишається маловідомою. На нашу думку, важливими є дані про особливості реутилізації не лише вуглеводів, але й інших основних речовин запасу – білків та олій насіння відповідних видів рослин за умов фото- і скотоморфогенезу.

Швидкість росту залежить від активності меристематичних зон проростків, яка значною мірою знаходиться під контролем гіберелінів. За дії антигіберелінових препаратів паклобутразолу, хлормекватхлориду, декстрелу відмічено значне зменшення активності вільних гіберелінів в рослинах сільськогосподарських культур [77,107].

Нами встановлено, що процес проростання насіння кукурудзи на світлі і в темряві за дії гібереліну та ретарданту тебуконазолу за умов фото- і скотоморфогенезу супроводжувався суттєвими змінами розвитку рослин. За дії гібереліну відмічалось більш інтенсивне стимулювання росту надземної частини та кореневої системи проростка, ніж у контролі, причому більш інтенсивно процес відбувався в темряві. Застосування антигіберелінового препарату тебуконазолу суттєво блокувало процес проростання як на світлі, так і в темряві (Таблиця 5.1). Морфологічні зміни проростків за варіантами досліду визначалися різним ступенем використання резервних речовин насіння в період проростання – коефіцієнт використання запасних речовин за дії тебуконазолу був мінімальним як на світлі, так і в темряві. Стимулююча дія гібереліну на проростання за умов скотоморфогенезу характеризувалася більш високим значенням цього показника. Оскільки під дією гібереліну посилювався ріст і процеси морфогенезу проростків у порівнянні з дією ретарданту, важливо проаналізувати відтік резервної речовини з насіння в акцепторну зону (проросток) по варіантах досліду в зв'язку з формуванням різного запиту на резервні метаболіти.

Основною резервною речовиною насіння кукурудзи є крохмаль. Гібереліни здатні стимулювати процеси проростання насіння злакових культур внаслідок виділення зародком в ендосперм  $\alpha$ -амілази, що веде до гідролізу крохмальних зерен. Отримані нами результати свідчать, що більш високе значення коефіцієнта використання резервних речовин в темряві та за дії гібереліну визначається більш інтенсивним гідролізом резервного полісахариду – його вміст в цих варіантах суттєво зменшувався (Таблиця 5.1). Проростання насіння, в якого основною резервною речовиною є крохмаль, супроводжується синтезом *de novo* і виділенням зародком в ендосперм  $\alpha$ -амілази під дією гібереліну, що в свою чергу призводить до розщеплення крохмалю крохмальних зерен [171]. Обробка екзогенним гібереліном також посилює ці процеси і стимулює ріст проростка. Застосування ретардантів, які є антагоністами гібереліну, дозволяє зменшити запит на асиміляти внаслідок блокування синтезу гіберелінів, активності  $\alpha$ -амілазного комплексу та зниження активності функціонування меристем. Внаслідок цього тебуконазол мінімально впливав на зміни вмісту крохмалю в пророслому насінні кукурудзи як на світлі, так і в темряві. Це добре узгоджується з найменшими значеннями коефіцієнту використання резервних речовин та найнижчими темпами росту проростків у цих варіантах

Таблиця 5.1.

Вплив гібереліну (0,005%) і тебуконазолу (0,025%) на показники проростання насіння кукурудзи сорту Достаток 300 МВ за умов фото- і скотоморфогенезу

Показник	Контроль		Гіберелін		Тебуконазол	
	світло	темрява	світло	темрява	світло	Темрява
Довжина надземної частини, см	3,0 ±0,05	*6,0± 0,18	4,0±0,11	*15,1±0,34	1,0±0,04	*1,4±0,07
Довжина кореневої системи, см	5,1±0,15	*7,9±0,18	4,8±0,14	*12,1±0,21	1,8±0,05	*4,3±0,12
Коефіцієнт використання резервних речовин (%)	12±0,5	*20±0,9	14±0,4	*25±0,8	6±0,3	*7±0,2
Вміст крохмалю, % маси сухої речовини	59,2±0,02	55,1±0,03*	52,0±0,02	*49,0±0,04	58,1±0,05	58,1±0,05
Вміст загального азоту, % маси сухої речовини	1,4±0,02	*1,3±0,01	1,2±0,03	*1,7±0,02	1,4±0,03	*1,4±0,02
Вміст фосфору, г/кг маси сухої речовини	3,8±0,01	*3,3±0,01	3,6±0,04	*4,0±0,04	3,5±0,05	*3,7±0,02
Вміст калію, г/кг маси сухої речовини	1,6±0,04	*1,2±0,01	1,5±0,02	*1,9±0,03	1,5±0,01	1,6±0,03

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

В літературі відсутні дані про перерозподіл елементів мінерального живлення між насінною і проростком у період проростання за дії гібереліну і ретардантів при проростанні на світлі і в темряві. Аналіз вмісту загального азоту в насінні пророслого насіння свідчить, що за умов фото- і скотоморфогенезу відмінності були мінімальними.

При цьому застосування гібереліну і ретарданту сприяло підвищенню вмісту азоту в темряві проти варіанту із світлом. На нашу думку це чітко пояснюється особливостями біорозбавлення: більш ефективне використання основної резервної речовини - крохмалю призводило до зростання відносного вмісту азоту. Це також свідчить про те, що в першу чергу йде використання крохмалю, а білкові сполуки використовуються на більш пізніх етапах проростання. Аналогічна тенденція відмічалася і для використання резервних форм фосфору та калію: у контрольному варіанті відбувалася більш інтенсивна утилізація мінеральних елементів насіння в темряві, а у дослідних варіантах вміст фосфору був більш високим в темряві. Отже, за умов скотоморфогенезу рістстимулююча дія гібереліну суттєво посилювалася. Антигіберелінова дія тебуконазолу призводила до суттєвого гальмування проростання та використання резервних сполук насіння кукурудзи як на світлі, так і в темряві. Це свідчить про ключову роль гібереліну в процесах проростання насіння, яке містить в якості резервної речовини крохмаль.

При аналізі дії гібереліну та ретарданту тебуконазолу на ріст проростків квасолі за умов фото- і скотоморфогенезу встановлено, що гіберелін значно менше стимулював ріст цих проростків у порівнянні з проростками кукурудзи (Таблиця 5.2). У квасолі значна частина резервних речовин сім'ядолей представлена азотовмісними сполуками. Зміна ростових

характеристик і коефіцієнта використання резервних речовин насіння супроводжувалася зменшенням вмісту загального азоту, що свідчить про використання резервних азотовмісних сполук на процеси морфогенезу. При цьому за умов скотоморфогенезу вміст білкового азоту у контролі був більш низьким ніж у фотоморфних проростків, а за дії гібереліну та ретарданту відмічалася протилежна залежність. З іншого боку по всіх варіантах дослідження зменшувалася концентрація небілкових форм азоту саме у скотоморфних рослин у порівнянні з фотоморфними. На нашу думку це свідчить про те, що гіберелін та ретардант менше впливають на процеси гідролізу резервних білків і більше - на транспортування небілкових форм азоту до тканин проростка.

Таблиця 5.2.

Вплив гібереліну (0,005%) і тебуконазолу (0,025%) на показники проростання насіння квасолі сорту Галактика за умов фото- і скотоморфогенезу

Показник	Контроль		Гіберелін		Тебуконазол	
	світло	темрява	світло	Темрява	світло	Темрява
Довжина проростку, см	9,4 ±0,5	10,0± 0,5	9,3 ±0,46	*12,6±0,5	6,3± 0,31	*9,4±0,47
Коефіцієнт використання резервних речовин (%)	21 ±0,5	*28±0,3	25± 0,5	*37± 0,3	15± 0,3	*16± 0,4
Вміст загального азоту, % маси сухої речовини	4,57 ±0,04	4,15± 0,02*	4,14±0,02	*4,08±0,0	4,17 ±0,03	*4,07± 0,01
Вміст білкового азоту, % маси сухої речовини	3,21± 0,03	*3,12 ± 0,02	2,95±0,02	*3,07±0,0	3,04 ±0,02	*3,18 ±0,01
Вміст небілкового азоту, % маси сухої речовини	1,36± 0,01	*1,03± 0,02	1,19±0,01	*1,01±0,0	1,13± 0,02	*0,90 ±0,01
Вміст фосфору, г/кг маси сухої речовини	7,19± 0,07	*6,73 ±0,03	6,62±0,06	6,70 ±0,04	6,33± 0,05	*6,72 ±0,03
Вміст калію, г/кг маси сухої речовини	17,48±0,14	*17,07±0,16	17,39±0,1	17,42±0,1 7	15,59±0,13	*17,31±0,1

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Динаміка вмісту інших елементів - фосфору та калію була аналогічною до такої, яка відмічалася при проростанні насіння кукурудзи: в насінні контрольного варіанту відбувалося зниження вмісту цих елементів, застосування обох препаратів або не впливала на їх вміст, або за умов скотоморфогенезу він навіть зростав. На нашу думку це свідчить про те, що резерви фосфору та калію за дії гібереліну та тебуконазолу використовуються на процеси морфогенезу на більш пізніх етапах онтогенезу.

Відомо, що світло змінює реалізацію програми морфогенезу рослин. Це проявляється в змінах швидкості росту як цілої рослини, так і окремих її органів - кореня, стебла,

епікотилію, гіпокотилію, стебла, листка [27]. Рослинні гормони включені в систему трансдукції світлового сигналу. Це доводиться тим, що значна частина регульованих світлом реакцій рослини відбувається при обробці рослин гормонами [34]. Результати генетичного аналізу мутацій гіберелінів і фітохромів свідчать про взаємодію між цими сигнальними системами при певних фізіологічних умовах.

Отримані нами результати свідчать, що проростки гарбуза, які формувалися в темряві, розвивалися за програмою скотоморфогенезу. Вони характеризувалися більш довгим гіпокотилем, наявністю гіпокотильної петлі, жовтим забарвленням сім'ядольних листків. На світлі рослини розвивалися за програмою фотоморфогенезу: гіпокотиль був більш коротким, гіпокотильна петля випрямлялася, сім'ядольні листки розросталися і набували інтенсивного зеленого кольору (Рисунок 5.1).

Раніше нами було встановлено, що ріст проростків гарбуза пригнічувався на світлі, однак обробка проростків гібереловою кислотою значно знімала ефект, викликаний світлом. За умов зменшення синтезу гібереліну під впливом ретарданту рістгальмуючий ефект світла посилювався, що свідчить про те, що гібереліни є активними модифікаторами фоторецепторної системи рослин [112,113]. Аналогічні висновки зроблені і іншими авторами при взаємодії світла різної довжини хвилі і фітогормонів в процесах ското- і фотоморфогенезу рослин квасолі [34]. Важливою складовою формування «запиту» на асиміляти є процеси органо- і гістогенезу, оскільки диференціація різних тканин органу, який розвивається, потребує різних витрат резервних метаболітів. Аналіз анатомічної будови проростків гарбуза свідчить, що як за умов ското-, так і за умов фотоморфогенезу практично не змінювалася кількість судинно-волокнистих пучків в проростках. Однак, всі анатомічні елементи будови відрізнялися більшими розмірами при розвитку проростків в темряві. Це стосується лінійних розмірів клітин епідермісу, коленхіми (на поперечному зрізі), діаметру і довжини клітин паренхіми.

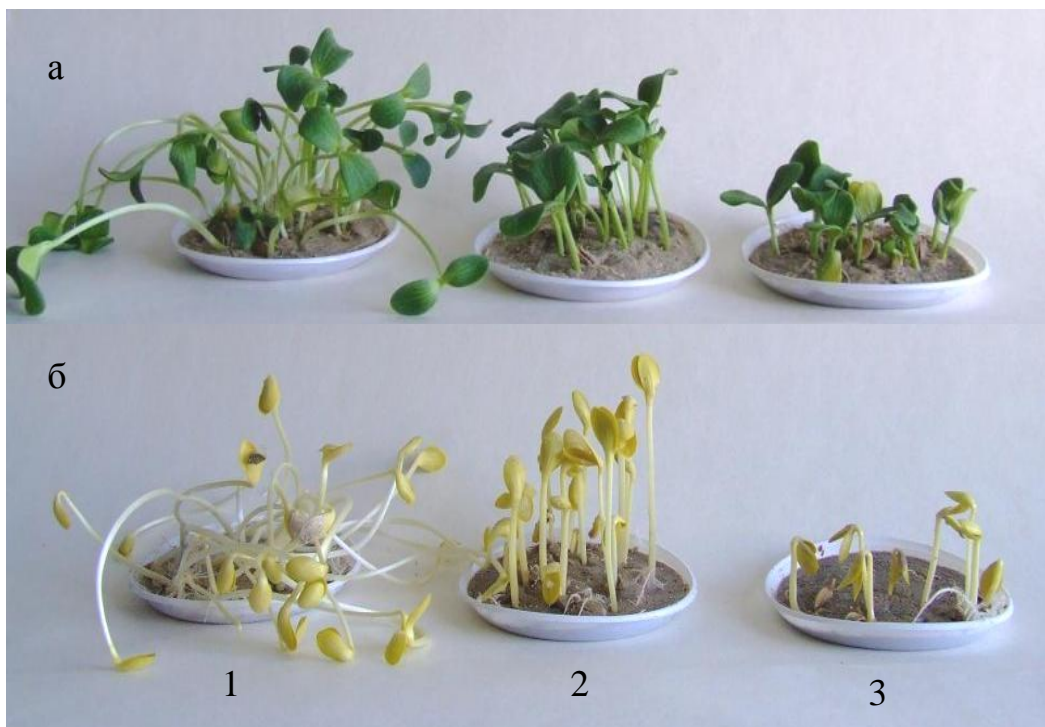


Рисунок 5.1. Дія гібереліну і хлормекватхлориду на проростання насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 на світлі (а) і в темряві (б): 1- ГК<sub>3</sub> (150 мг/л); 2 - контроль; 3 - ССС (0,25%); 12-й день проростання

Таким чином, за умов скотоморфогенезу посилення інтенсивності росту супроводжується формуванням більших за розмірами анатомічних елементів первинної будови, причому застосування гібереліну посилювало ріст рослин в темряві і знімало рістгальмуючу дію світла за умов фотоморфогенезу.

Отримані нами результати свідчать про суттєвий вплив препаратів на проростання та інтенсивність використання резервних сполук сім'ядолей насіння гарбуза (Таблиця 5.3). Гіберелін прискорював, а ретардант уповільнював проростання. Гіберелова кислота та хлормекватхлорид змінювали інтенсивність використання резервних речовин насінини гарбуза. За дії гіберелової кислоти на час розкриття сім'ядолей коефіцієнт використання був найбільшим, а за дії ретарданту-найменшим у порівнянні з контролем. У проростків, що росли в темряві, відмічалось більш інтенсивне використання запасних речовин насінини в процесі проростання.

Встановлено, що застосування гібереліну та хлормекватхлориду суттєво впливало на характер використання резервних речовин сім'ядолей. Основною запасною речовиною насіння гарбуза є олія. Отримані результати свідчать, що на час повного розкриття сім'ядолей найбільше невикористаної олії залишалося за дії хлормекватхлориду, що чітко корелювало із значеннями коефіцієнту використання резервів насінини (Таблиця 5.3).

Таблиця 5.3.

Вплив гібереліну і тебуконазолу на показники проростання насіння гарбуза сорту Мозолівський 15 за умов фото- і скотоморфогенезу

Показник	Контроль		Гіберелін		Хлормекватхлорид	
	світло	темрява	світло	темрява	світло	темрява
Довжина гіпокотіля, см	10,4±0,6	*11,8±0,4	14,2±0,5	*16,8±0,3	4,7±0,5	*5,93±0,4
Коефіцієнт використання резервних речовин (%)	18,3±0,64	35,9±0,85	22,2±0,35	*38,4±0,32	13,87±0,56	22,9±0,18
Вміст олії, % маси сухої речовини	8,8 ± 0,2	*7,6 ± 0,1	12,2 ± 0,3	11,6 ± 0,2	22,4 ± 0,3	22,4 ± 0,3
Вміст загального азоту, % маси сухої речовини	6,05±0,01	6,91±0,01	5,99±0,02	*6,73±0,03	7,13±0,02	*7,16±0,0
Вміст білкового азоту, % маси сухої речовини	4,04±0,01	4,75±0,01	3,68±0,01	*4,76±0,01	4,94±0,04	5,09±0,02
Вміст небілкового азоту, % маси сухої речовини	2,01±0,04	2,16±0,05	2,31±0,03	*1,97±0,02	2,19±0,02	2,07±0,01

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$



Цілісність рослинного організму базується на взаємодії органів і активному обміні органічних і мінеральних речовин між ними. Однак характер надходження і перерозподілу азотистих сполук між органами рослини при змінах напруженості донорно-акцепторних відносин під час гетеротрофного розвитку взагалі (і під впливом гіберелінів і ретардантів зокрема) залишаються значною мірою невивченими. Оскільки ретарданти є модифікаторами гормонально-інгібіторного балансу в рослині, виникає питання про зміни у надходженні і перерозподілі між органами рослин сполук азоту за дії препаратів цієї групи. На нашу думку, для більш глибокого осмислення характеру змін донорно - акцепторних відносин за дії ретардантів доцільно було проаналізувати динаміку вмісту різних форм азоту та їх співвідношення на різних етапах росту і розвитку при штучній зміні активності акцептора за дії гібереліну та його антагоністу. Використання в якості моделі дослідження сім'ядольних листків для вивчення питання утилізації резервних азотистих сполук дозволяє аналізувати транслокацію лише резервних форм азотистих сполук і виключити «свіжий» азот, який надходить з кореневої системи за рахунок мінерального живлення.

Аналіз отриманих нами даних свідчить, що за умов фото- і скотоморфогенезу відбувався суттєвий відтік азоту з сім'ядолей в проростки, а вміст загального і білкового азоту в знежиреному матеріалі сім'ядольних листків суттєво відрізнявся, зокрема він був меншим при розвитку проростків на світлі (див.табл. 5.3). На наш погляд, це свідчить про більш інтенсивне використання білку сім'ядолей на ростові процеси при формуванні структур проростку за умов фотоморфогенезу. Різна швидкість ростових процесів за дії ретарданту і гібереліну супроводжувалася і різною інтенсивністю відтоку азотмістких сполук з сім'ядолей. Зокрема, на світлі найменше білкового азоту залишалось у варіанті з гібереліном, а найбільше – у варіанті із застосуванням його антагоніста – хлормекватхлориду. При проростанні в темряві найменш інтенсивно білковий азот використовувався за дії ретарданту. В контролі і у варіанті із застосуванням гібереліну інтенсивність використання білкового азоту була однаковою, однак зменшення вмісту загального азоту в сім'ядолях під впливом фітогормону більш інтенсивно відбувалося за рахунок небілкової фракції.

Хроматографічний аналіз гарбузової олії виявив шість вищих жирних кислот — пальмітинову, стеаринову, олеїнову, лінолеву, ліноленову та арахінову. Відомо, що проростання насіння культур, що містять олію в якості резервної речовини, супроводжується зменшенням співвідношення ненасичені/насичені вищі жирні кислоти як наслідок процесів сатурації. Нами не встановлено чіткої залежності між застосуванням препаратів і вказаним співвідношенням в процесі проростання насіння, що, на нашу думку, свідчить про відсутність впливу гіберелінів на активність сатурації [164].

Результати аналізу вмісту олії в сім'ядолях по варіантах досліду свідчать, що за дії гібереліну вміст цієї речовини залишався більш високим в кінці періоду проростання у порівнянні з контролем. При цьому показник коефіцієнту використання речовин насіння у цьому варіанті був найвищим. На нашу думку це свідчить про те, що за дії фітогормону посилений ріст визначається не лише швидкою утилізацією ліпідів, але і можливим посиленням гідролізом інших резервних речовин сім'ядолей – азотовмісних сполук.

Інтенсивність дихання рослин тісно пов'язана з ростовими процесами, як правило при посиленні росту інтенсивність дихання посилюється. Застосування ретардантів дозволяє чіткіше з'ясувати значення складових дихання при штучній зміні активності донора і акцептора, оскільки з'являється можливість змоделювати такий тип розбалансування активності донора і акцептора, при якому зменшується запит на асиміляти основним акцептором – проростком, що розвивається, внаслідок гальмування активності його меристем. Необхідно наголосити, що залежно від методичних підходів і ступеня деталізації досліджень в якості донора і акцептора як окремі рослинні структури (органи, тканини, клітини та органели), так і процеси (фотосинтезу, дихання, запасання, транспорту). При цьому застосування понять «донор» та «акцептор» відносно окремих органів чи процесів не є абсолютним і залежить від фази розвитку окремого органу чи всієї рослини [62].

Отримані результати досліджень свідчать, що застосування гібереліну і антигіберелінового препарату хлормекватхлориду за умов фото- і скотоморфогенезу суттєво впливало на газообмін проростків (Таблиця 5.4). [164]. На сучасному етапі дихання розглядається як потужний метаболічний акцептор вуглецю, загальні дихальні витрати можуть сягати до 60% від засвоєного при фотосинтезі вуглецю [35,36]. Співвідношення дихання/фотосинтез значною мірою характеризує напруженість донорно - акцепторних відносин в рослині, однак масштаби дихальних витрат у порівнянні з істинним фотосинтезом при переході на інші рівні донорно - акцепторних відносин з'ясовані далеко не повністю.

Таблиця 5.4.

Інтенсивність газообміну проростків гарбуза сорту Мозоліївський 15 під впливом гібереліну (ГК<sub>3</sub>, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%-й розчин) за умов фото- і скотоморфогенезу ( мг СО<sub>2</sub>/г сухої речовини · год; 12-й день проростання)

Варіант досліджу	Фотоморфогенез					Скотоморфогенез	
	Коефіцієнт використання резервних речовин, %	Інтенсивність дихання (R)	Видимий фотосинтез	Істинний фотосинтез (Pg)	R / Pg	Коефіцієнт використання резервних речовин, %	Інтенсивність дихання (R)
Контроль	18,3±0,64	1,70±0,07	0,95±0,02	2,65±0,09	0,59	35,9±0,85	2,03±0,08
ГК <sub>3</sub>	*22,2±0,35	*1,14±0,03	*0,81±0,03	*1,95±0,06	0,64	*38,4±0,32	*3,00±0,12
ССС	*13,87±0,56	*2,57±0,08	*0,32±0,01	2,89±0,09	0,89	*22,9±0,18	*2,94±0,10

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

За умов скотоморфогенезу контрольний варіант відзначався найменшою інтенсивністю темного дихання, а за дії гібереліну та його антагоніста хлормекватхлориду відмічалось посилення інтенсивності дихання. У проростках, що росли на світлі, найвища інтенсивність дихання спостерігалася у варіанті з хлормекватхлоридом, а найменша – з гібереліном. Взагалі, по всіх варіантах дослідження інтенсивність темного дихання у проростків, які переходили на світлі з гетеротрофного на автотрофне живлення, була нижчою, ніж у вирощених в темряві. Отримані результати дозволяють зробити висновок про протилежну дію гібереліну та його антагоністів на складові дихання: стимуляція росту за дії ГК<sub>3</sub> супроводжується посиленням дихання росту, а підтримання гомеостазу клітини за дії рістінгібуючого препарату хлормекватхлориду забезпечується посиленням дихання підтримки [74]. На нашу думку, зменшення інтенсивності істинного фотосинтезу в перерахунку на одиницю маси сухої речовини під впливом ГК<sub>3</sub> у порівнянні з контролем

можна пояснити меншою ваговою часткою сім'ядолей в цьому варіанті у порівнянні з цілою рослиною. При цьому у варіанті із застосуванням хлормекватхлориду суттєво збільшувалися дихальні витрати (R/Pg). Раніше нами було зроблено припущення, що дихання відіграє роль «запобіжного клапану», видаляючи надлишок асимілятів у вигляді CO<sub>2</sub> [113]. Таким чином, донорна функція сім'ядольних листків фотоморфогенетичних рослин обмежується збільшенням дихальних витрат, внаслідок чого зменшується частка асимілятів, які направляються на потреби органогенезу.

Отже, модифікація регуляторних зв'язків у донорно-акцепторній системі «депо асимілятів - ріст» на початку розвитку проростків за допомогою екзогенного гібереліну і ретарданту хлорхолінхлориду призводить до змін морфогенезу і швидкості росту, що відбивається на інтенсивності використання резервних сполук, дихання та фотосинтезу при переході до автотрофного живлення. У темряві та при застосуванні гібереліну посилюється запит на резервні речовини, тоді як на світлі та за обробки ретардантами акцепторна активність проростків зменшується.

Відомо, що існує тісний зв'язок між змінами ростових характеристик за дії ретардантів та активністю гіберелінів. Зокрема, під впливом паклобутразолу, хлормекватхлориду і декстрелу відмічене значне зменшення активності вільних гіберелінів в пагонах малини за умов вегетаційного та польового дослідів, в той час як введення екзогенної гіберелінової кислоти суттєво підвищувала їх активність в тканинах стебла [74]. Отримані нами результати свідчать, що гіберелін збільшував, а ССС – зменшував лінійні розміри і об'єм клітин основної паренхіми, однак застосування препаратів не впливало на кількість судинно-волокнистих пучків в стеблі. Таким чином, відсутність світла і гібереліни посилюють ростові процеси, а значить, і атрагувальну активність проростків на гетеротрофному етапі живлення. Застосування ретардантів і вплив світла в цей період діють протилежно – зменшують інтенсивність ростових процесів і, відповідно, атрагувальну активність проростків. Отже, формування проростками «запиту» на резервні асиміляти з сім'ядолей значною мірою визначається зміною активності субапикальних меристем, що проявляється у прискоренні проростання насіння, посиленні гістогенезу за дії гібереліну і послаблення цих процесів під впливом ретарданту.

Оскільки під дією ГК<sub>3</sub> посилювався ріст і інтенсифікувалася активність меристем проростків у порівнянні з дією ретардантів, важливо проаналізувати особливості перерозподілу резервних речовин в акцепторну зону (проросток) по варіантах досліду в зв'язку з формуванням різного запиту на резервні метаболіти. Отримані результати по визначенню вмісту різних форм азоту та олій в сім'ядолях свідчать про те, що гібереліни є важливою ланкою унікального регуляторного механізму мобілізації резервних речовин у насінні, яке проростає, незалежно від їх хімічної природи. Рівень утилізації азотистих сполук з сім'ядолей за дії гібереліну був більш високим. Раніше також було встановлено, що процес проростання насіння гарбуза супроводжується не лише використанням типових резервних речовин олійних культур-резервної олії та азотвмістних сполук, але й суттєвою перебудовою полісахаридного комплексу клітинних стінок. В якості резервної речовини використовуються пентозани клітинних стінок і відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів. Процес посилюється в умовах скотоморфогенезу внаслідок інтенсивного росту проростків за відсутності автотрофного живлення і, як наслідок, більш глибокої утилізації резервів донора пластичних речовин – сім'ядолей [163,164].

Отже, комбіноване застосування світла, гібереліну і ретардантів для штучної регуляції напруженості донорно - акцепторних відносин в рослині може стати ефективним методичним прийомом вивчення ролі фітогормонів і з'ясування особливостей використання резервних сполук рослин при експериментальних дослідженнях процесів проростання. Отримані результати свідчать, що за дії гібереліну відмічалася більш інтенсивне стимулювання росту надземної частини та кореневої системи проростків рослин, які містили різні типи резервних речовин – крохмалю (кукурудза), білків (квасоля) та олій (кабак) у

порівнянні з контролем. Швидше процес відбувався в темряві. Застосування антигіберелінового препарату тебуконазолу суттєво блокувало процес проростання як на світлі, так і в темряві. Морфологічні зміни проростків за варіантами досліду визначалися різним ступенем використання резервних речовин насіння в період проростання – коефіцієнт використання запасних речовин за дії гібереліну був максимальним, а за дії ретардантів ( тебуконазолу, хлормекватхлориду) був мінімальним як на світлі, так і в темряві.

**5.2. Особливості використання резервних ліпідів при проростанні насіння за дії ретардантів.** Пізнання механізмів утилізації резервних ліпідів має важливе значення для розуміння функціонування донорно - акцепторної системи рослин у гетеротрофний період розвитку, оскільки саме ліпіди відкладаються в якості основної резервної речовини насіння у 75 % видів квіткових рослин. Гідроліз резервних ліпідів здійснюється під впливом ліпаз (КФ 3.1.1.3), які розщеплюють триацилгліцериди на гліцерин та вищі жирні кислоти. Ці продукти гідролізу можуть перетворюватися на глюкозу в процесах глюконеогенезу, внаслідок чого забезпечуються процеси орґано- і гістогенезу проростків. В наших дослідках різне напруження донорно - акцепторних відносин між зоною депонування резервних сполук та зоною росту проростка соняшнику створювали в експерименті штучно, використовуючи стимулятори росту (гіберелова кислота, трептолем) та інгібітори росту - ретарданти хлормекватхлорид та паклобутразол. Це призводило до змін швидкості проростання насіння та, відповідно, використання різної кількості основної резервної речовини. Отримані нами результати дослідження свідчать, що застосування гіберелової кислоти, синтетичного стимулятора росту трептолему та інгібіторів росту хлормекватхлориду та паклобутразолу призводило до змін у ліпідному обміні проростків та швидкості їх проростання (Таблиця 5.5). На третю добу пророщування насіння енергія проростання за дії гібереліну та трептолему достовірно не відрізнялася від контролю. Разом з тим, застосування інгібіторів росту хлормекватхлориду так паклобутразолу у обох сортів соняшника викликало суттєве її зниження. Аналіз вмісту олії в проростках на шостий день пророщування насіння по варіантах досліду свідчить про значне його зменшення в контролі та під впливом застосованих стимуляторів росту і більш високий вміст олії за дії хлормекватхлориду і паклобутразолу, що є показником уповільнення утилізації резервних ліпідів при проростанні насіння за дії ретардантів. Відомо, що використання резервної олії в період проростання насіння олійних культур відбувається за участі ліпаз. Ліпази синтезуються на мембранах ендоплазматичного ретикулуму і переносяться у вигляді секреторних пухирців до сферосом сім'ядолей, де після руйнування мембрани кисла ліпаза розщеплює тригліцериди до гліцерину та вищих жирних кислот. З іншого боку загальновідомо, що розщеплення ліпідів може відбуватися під впливом лужних ліпаз в гліоксісомах. Аналіз активності кислих та лужних ліпаз по варіантах досліду свідчить про більш високу їхню активність за дії гіберелової кислоти та трептолему, та зниження активності цих ферментів під впливом обох ретардантів [99,176]. Звертає на себе увагу той факт, що інтенсивність проростання у контролі та при застосуванні стимуляторів росту достовірно не відрізнялася. На нашу думку, це свідчить про достатнє забезпечення процесу проростання насіння соняшника синтезованими ендогенними гіберелінами, в зв'язку з чим додаткове застосування екзогенних стимуляторів мало впливало на процес. Аналогічна ситуація відмічалася і для вмісту резервної олії по цих варіантах досліду - різниця була мінімальною. Разом з тим, застосування ретардантів четвертинної аміачної солі хлормекватхлориду та триазолпохідного препарату паклобутразолу призводило до блокування синтезу ендогенних гіберелінів, що на нашу думку і призводило до уповільнення процесу проростання та використання резервних ліпідів.

Дія стимуляторів росту та ретардантів на інтенсивність проростання, вміст та якісні характеристики олії в проростках соняшника

Об'єкт	Варіант досліду	Енергія проростання (%)	Вміст олії (% на масу сухої речовини)	Активність кислих ліпаз (мл 0,1N NaOH/г)	Активність лужних ліпаз (мл 0,1N NaOH/г)
Сорт Флагман	Контроль	74,0 ± 1,4	48,5 ± 0,5	2,3 ± 0,1	3,6 ± 0,2
	Трептолем (0,33мл/л)	75,3 ± 3,4	46,2 ± 1,5	*3,9 ± 0,2	4,0 ± 0,2
	ССС(1%-й)	*60,7 ± 2,2	49,1 ± 0,6	*1,0 ± 0,1	*2,1 ± 0,1
Гібрид Світоч	Контроль	99,4 ± 1,3	43,2 ± 0,5	1,8 ± 0,1	1,9 ± 0,1
	ГК(150 мл/л)	99,8 ± 1,1	42,9 ± 0,4	1,9 ± 0,2	2,1 ± 0,1
	Паклобутразол (0,05%-й)	*93,6 ± 1,2	*47,9 ± 0,3	*1,3 ± 0,1	*1,5 ± 0,1

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Застосування гістохімічної реакції з реактивом Люголя на крохмаль засвідчило відсутність цього полісахариду в проростаючому насінні. Отже, для культури соняшника посилення проростання не супроводжується синтезом амілаз *de novo*, що є характерним для злакових культур. Відомо, що процеси дозрівання і проростання насіння олійних культур супроводжуються суттєвими якісними змінами складу вищих жирних кислот, хоча послідовність їх перетворення при проростанні насіння залишається значною мірою невідомою. Аналіз ряду якісних характеристик олії, виділеної з насіння на 6-й день проростання по варіантах досліду, дає можливість оцінити загальну спрямованість процесів, які супроводжують проростання насіння соняшника. Зокрема, за дії ГК<sub>3</sub> і різних типів ретардантів відбувалися зміни кислотного, лужного і ефірного чисел олії у порівнянні з контролем (Таблиця 5.6).

Кислотне число характеризує загальну кількість вільних вищих жирних кислот в олії. Отримані дані свідчать, що під впливом ретарданту паклобутразолу вміст вільних жирних кислот в олії був меншим, ніж у варіанті з ГК<sub>3</sub> і контролі. Це дозволяє зробити висновок про більш повільний гідроліз олії запасних тканин насіння за дії цього рістінгібуючого препарату.

Встановлено, що число омилення було найбільшим саме у варіанті із застосуванням гіберелової кислоти, а більш високе значення ефірного числа в олії під впливом ГК<sub>3</sub> свідчить, очевидно, про уповільнене використання гліцерину на утворення цукрів у проростаючому насінні на перших етапах розвитку, ніж використання для цього жирних кислот.

Показником вмісту ненасичених ВЖК в олії є йодне число. Отримані дані свідчать, що за дії препаратів відбуваються зміни цього показника. Зокрема, на 6-й день проростання йодне число зростало у варіантах із застосуванням як гіберелової кислоти, так паклобутразолу, що свідчить про відповідне підвищення вмісту ненасичених ВЖК в олії.

Більш повне уявлення про особливості складу соняшникової олії за дії препаратів може дати хроматографічне вивчення її жирнокислотного складу по варіантах досліду. В ряді досліджень показано, що застосування ретардантів в період бутонізації призводить до зміни профілю жирних кислот та співвідношення ненасичених і насичених жирних кислот в насінні олійних культур. Зокрема, відмічалось збільшення у соняшниковій [176], ріпаковій [180], соєвій [39], лляній [61] оліях зазначеного співвідношення за дії ретардантів, що корелює з збільшенням показників йодного числа. У сої це співвідношення змінювалося внаслідок збільшення вмісту незамінної лінолевої та зменшення пальмітинової та стеаринової кислот. У рослин соняшнику теж за рахунок лінолевої кислоти [98].

Таблиця 5.6

Дія ГК<sub>3</sub> і паклобутразолу на якісні характеристики олії насіння соняшнику гібриду Світоч на 6-й день проростання

Показник	Контроль	ГК <sub>3</sub> (150 мг/л)	0,05%-й Паклобутразол
Кислотне число (мг КОН/г олії)	4,1±0,2	3,9± 0,1	3,6±0,2
Число омилення (мг КОН/г олії)	172,2±7,0	*189,7±4,2	177,3±5,1
Ефірне число (мг КОН/г олії)	168,1±6,8	*185,8±4,1	173,7±4,9
Йодне число (г I/100 г олії)	118,3 ±1,3	*128,6±2,4	121,5±2,1

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Одним з важливих практичних завдань є зменшення в олії вмісту ліноленової кислоти, яка при зберіганні надає їй гіркої смаку. Ретарданти викликали зменшення вмісту цієї кислоти в ріпаковій олії, яке супроводжувалося, як правило, зростанням вмісту лінолевої кислоти, що є позитивним фактором [98]. Разом з тим, питання утилізації ВЖК на потреби формування проростка в гетеротрофну фазу розвитку вивчені значно менше.

Узразках соняшникової олії насіння сорту Світоч на шосту добу проростання присутні дев'ять вищих жирних кислот - міристинова, стеаринова, пальмітинова, пальмітолеїнова, олеїнова, лінолева, ліноленова, арахісова і бегенова. Серед ненасичених ВЖК домінували олеїнова та лінолева кислоти, серед насичених - пальмітинова кислота. Застосування гіберелової кислоти та паклобутразолу призводило до змін відсоткового вмісту цих кислот в олії (Таблиця 5.7).

Таблиця 5.7.

Вплив гіберелової кислоти та паклобутразолу на жирнокислотний складі олії насіння гібриду Світоч при проростанні (%).

Варіанти дослід/ Назва кислоти	Контроль	Гіберелова кислота (150 мг/л)	Паклобутразол (0,05%-й)
Міристинова	0,25 ± 0,002	*0,16 ±0,001	*0,15 ±0,002
Стеаринова	4,05 ±0,06	*4,41 ±0,04	*4,02 ±0,05
Пальмітинова	7,15 ±0,10	*5,94 ±0,15	*6,77 ±0,11
Пальмітолеїнова	0,05 ±0,001	*0,04 ±0,001	0,05 ±0,002
Олеїнова	35,18 ±0,15	*35,69 ±0,11	*34,29 ±0,06
Лінолева	52,55 ±0,25	52,19 ±0,09	*53,17 ±0,06
Ліноленова	0,36 ±0,005	*1,13 ±0,002	*1,16 ±0,004
Арахінова	0,20 ±0,003	*0,22 ±0,005	0,19 ±0,005
Бегенова	0,21 ±0,002	*0,22 ±0,001	*0,20 ±0,002
Сума ненасичених кислот	88,14	89,05	88,67
Сума насичених кислот	11,86	10,95	11,33
Співвідношення ненасичені/насичені кислоти	7,4	8,1	7,8

Примітка: \*- різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

За дії гібереліну зростав, а за дії паклобутразолу зменшувався вміст олеїнової кислоти проти контролю і протилежні зміни відмічалися для лінолевої кислоти. Суттєве зростання вмісту ненасиченої лінолевої кислоти відбувалося також в обох варіантах досліді проти контролю. Відповідно змінювалося співвідношення ненасичені/ насичені ВЖК в процесі проростання за дії препаратів. В обох варіантах досліді відбувалося підвищення цього показника. Отже, застосування екзогенного гібереліну та антигіберелінового препарату паклобутразолу призводить до суттєвих змін у використанні резервної олії та її жирнокислотного складу в період проростання насіння соняшника.

Застосування регуляторів росту з протилежним механізмом дії для створення різного напруження донорно - акцепторних відносин в рослині дозволяє проаналізувати особливості перерозподілу асимілятів і депонованих в органах запасу резервних речовин на різних етапах онтогенезу. Такий підхід в першу чергу дозволяє штучно перерозподіляти потоки продуктів фотосинтезу до господарсько цінних органів, тобто оптимізувати продукційний процес рослин сільськогосподарських культур [90,105]. Застосування ретардантів дозволяє також забезпечити зберігання продукції. Зокрема, обробка бульб картоплі паклобутразолом, хлормекватхлоридом суттєво гальмує проростання, що сприяє збереженню продукції [110,164,182]. Застосування цього підходу у гетеротрофну фазу розвитку, в період проростання, дозволяє визначити ефективність використання запасних речовин у насінні з різним типом резервних сполук – крохмалю, білків та олії, встановити можливі регуляторні механізми цього процесу. Відомо, що існує тісний зв'язок між змінами ростових характеристик за дії ретардантів та активністю гіберелінів. Зокрема, під впливом паклобутразолу, хлормекватхлориду і декстрелу відмічене значне зменшення активності вільних гіберелінів в пагонах малини за умов вегетаційного та польового дослідів, в той час як введення екзогенної гіберелінової кислоти суттєво підвищувала їх активність в тканинах стебла [74]. Раніше нами було встановлено, що ріст проростків гарбуза пригнічувався на світлі, однак обробка проростків гібереліновою кислотою значно знімала ефект, викликаний світлом. За умов зменшення синтезу гібереліну під впливом ретарданту рістгальмуючий ефект світла посилювався, що свідчить про те, що гібереліни є активними модифікаторами фоторецепторної системи рослин [164]. Відомо, що формування проростками «запиту» на резервні асиміляти з сім'ядолей значною мірою визначається зміною активності субапикальних меристем, що проявляється у прискоренні проростання насіння, посиленні гістогенезу за дії гібереліну і послаблення цих процесів під впливом ретарданту. Отримані результати по визначенню вмісту різних форм азоту та олії в сім'ядолях гарбуза свідчать про те, що гібереліни є важливою ланкою унікального регуляторного механізму мобілізації резервних речовин у насінні, яке проростає, незалежно від їх хімічної природи [98]. Разом з тим, особливості утилізації резервної олії, вищих жирних кислот за умов прискорення або уповільнення проростання насіння олійних культур за дії гібереліну та антигіберелінових препаратів потребують поглибленого вивчення. Отримані результати свідчать, що насіння соняшника при проростанні достатньо забезпечене ендогенними гіберелінами внаслідок чого додаткова обробка його гібереліновою кислотою та трептоломом не призводила до суттєвого прискорення проростання. Разом з тим, утилізація резервної олії в контролі і за дії стимуляторів росту відбувалася суттєво інтенсивніше, ніж у варіантах із застосуванням ретардантів хлормекватхлориду та паклобутразолу. На нашу думку, інгібування проростання і використання резервної олії на процеси морфогенезу під впливом ретардантів визначалася саме блокуванням ними синтезу ендогенних гіберелінів. Дефіцит гормону призводив до зменшення гідролітичної активності резервних тканин внаслідок інгібування синтезу ліпаз та активності меристем проростків, тобто обмежувалася активність як донорної, так і акцепторної сфер рослини. Отримані результати свідчать, що різниця у вмісті олії в період проростання насіння за дії стимуляторів росту і контролю, була меншою, ніж за дії ретардантів. Аналогічна закономірність спостерігалася і при вивченні проростання насіння гарбуза за дії гібереліну та хлормекватхлориду. На нашу думку, пояснення цьому факту

полягає в тому, що в період проростання використовуються також інші сполуки, в першу чергу резервні азотовмісні речовини [165]. Крім того встановлено, що процес проростання насіння гарбуза супроводжується не лише використанням резервної олії та азотовмісних сполук, але й суттєвою перебудовою полісахаридного комплексу клітинних стінок. При цьому в якості резервної речовини можливе використання пентозанів клітинних стінок, відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів. Процес посилюється в умовах скотоморфогенезу внаслідок інтенсивного росту проростків за відсутності автотрофного живлення і, як наслідок, більш глибокої утилізації резервів донора пластичних речовин – сім'ядолей [163].

Отже, застосування стимуляторів росту та антигіберелінових препаратів (ретардантів) є ефективним прийомом штучної реконструкції донорно - акцепторних відносин в період проростання насіння олійних культур, дозволяє встановити роль гормонального фактору в утилізації резервних ліпідів в гетеротрофну фазу розвитку рослини. Блокування синтезу гіберелінів ретардантами призводило до зниження активності кислих та лужних ліпаз, уповільнення гідролізу резервної олії, суттєвих змін кислотного числа та числа омилення, йодного числа в олії в період проростання, зниженню активності меристем і відповідного зниження енергії проростання насіння. Дія гіберелової кислоти та трептолему була протилежною. За дії гібереліну зростав, а за дії паклобутразолу зменшувався вміст олеїнової кислоти проти контролю і протилежні зміни відмічалися для лінолевої кислоти. Гіберелова кислота стимулювала, а ретардант паклобутразол уповільнював використання вільних вищих жирних кислот на процеси морфогенезу.



## 6. РЕГУЛЯЦІЯ ПРОДУКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ПІД ВПЛИВОМ РЕТАРДАНТІВ

Координація процесів росту, фотосинтезу і відкладання речовин у запас безпосередньо впливає на продуктивність рослин, формування господарського продукту. Кількісні співвідношення і якісна спрямованість цих процесів знаходиться під генетичним і гормональним контролем, що забезпечує саморегуляцію біологічних систем на більш ефективне використання ресурсів продуктивності [62]. Наведені в попередніх розділах експериментальні та літературні дані свідчать, що застосування різних типів ретардантів для оптимізації ростових процесів і розвитку рослин сільськогосподарських культур призводить до значних змін гормонального статусу рослини, організації фотосинтетичного апарату і характеру донорно - акцепторних відносин насаджень. Зрозуміло, що така глибока фізіологічна перебудова може суттєво впливати на продуктивність. З іншого боку, застосування того чи іншого ретарданту повинно бути обґрунтовано з токсиколого - екологічних позицій, що визначає необхідність контролю залишкових кількостей препаратів в продукції. Таким чином, однією з обов'язкових умов застосування різних типів ретардантів на сільськогосподарських культурах є контроль за урожайністю та якістю продукції насаджень.

**6.1. Продуктивність олійних культур за дії ретардантів.** Рослинні олії є однією з важливих складових харчового раціону людини. Виробництво рослинних жирів має цілий ряд переваг у порівнянні із тваринними. До них слід віднести порівняно низьку собівартість так безвідходність виробництва, більшу корисність для здоров'я, яку пов'язують з оптимальним профілем жирних кислот та вмістом жиророзчинних вітамінів [30,41]. Виробництво рослинних олій є однією з важливіших галузей агропромислового комплексу України. Зокрема, Україна є самим великим виробником та експортером соняшникової олії. В структурі обсягів виробництва всіх олійних культур соняшник займає більше 90%, а в структурі посівних площ - 10%. Виробництво соєвої олії складає 2,7%, ріпакової - 1% від обсягів виробництва рослинних олій і постійно збільшується [175]. Стрімке зростання посівних площ під вирощування ріпаку в останні роки пов'язане також з виробництвом біодизельного палива для двигунів внутрішнього згорання. Збільшується виробництво льняної, макової олії, які мають цінні лікувальні властивості, а також є важливою сировиною для харчової та парфумерної промисловості [61,160]. Для всіх олійних культур, крім завдання підвищення урожайності, актуальними питаннями є підвищення стійкості до вилягання, морозостійкості, вмісту олії в насінні та оптимізації її хімічного складу.

Зважаючи на суттєві морфологічні аспекти дії ретардантів, застосування цієї групи препаратів дозволяє з'ясувати значення анатомо - морфологічної та мезоструктурної складових у реалізації дорнорно - акцепторних відносин рослини і оптимізації продукційного процесу.

Для переважної більшості сільськогосподарських культур характерним є вилягання посівів [16]. У літературі зустрічається достатня кількість інформації про застосування антигіберелінів з метою запобігання вилягання сільськогосподарських культур [195]. Підвищена стійкість до вилягання посівів пов'язана з посиленням механічної міцності стебла. Так, обробка рослин ріпаку навесні у фазу початку росту стебла триазолпохідним препаратом BAS 111 W в дозі 300-600 г/га суттєво гальмувала ріст стебла та покращувала урожайність [48]. В іншому випадку обробка ярого ріпаку на початку активного росту стебла триапентенолом з концентрацією діючої речовини 245-320 г/га гальмувало його ріст, однак більш пізня обробка, в кінці бутонізації та перед початком цвітіння не змінювала осьових розмірів рослини [145].

Нами встановлено, що одночасно із зменшенням висоти рослини за дії препаратів відбувається потовщення стебла і з'ясовано, за рахунок яких тканин. Так, за дії хлорекватхлориду збільшувався діаметр стебла льону олійного за рахунок посилення

розвитку кори та ксилеми [61]. За дії препарату кількість судин в ряду ксилеми зростала в 1,3-1,7 рази, що призводило до суттєвого потовщення її шару. Кількість луб'яних волокон не змінювалася, однак відмічалася зростання їх діаметру та суттєве потовщення клітинних стінок. Аналогічне потовщення стебла сої [39], соняшнику [176], ріпаку озимого [105] та маку олійного [161] за дії ретардантів відбувалося внаслідок збільшення розмірів кори, в основному, за рахунок розростання механічних тканин - коленхіми та склеренхіми. Отже, зміни у процесах диференціації субапикальної меристеми за дії ретардантів призводили до кращого розвитку механічних тканин, що сприяло посиленню міцності стебла та підвищувало стійкість рослин до вилягання, створювало технологічні переваги при збиранні врожаю.

Перебудова гормонального комплексу під впливом ретардантів і відповідне інгібування апікального домінування призводили до важливого з точки зору регуляції продуктивності рослин посилення галуження стебла. Зокрема, зростала кількість пагонів у маку олійного за дії фолікуру [159], ріпаку озимого за дії хлормекватхлориду та паклобутразолу [105], льону олійного за дії хлормекватхлориду [61], гірчиці білої за дії паклобутразолу [198]. Внаслідок посилення галуження стебла цих культур закладалася більша кількість листків, квітів і плодів, що є важливою передумовою збільшення врожайності.

Ключову роль у продуктивності рослин відіграє фотосинтетична активність, яка значною мірою визначається площею листової поверхні, кількістю і тривалістю життя листків, мезоструктурною організацією листка. Застосування хлормекватхлориду на культурі льону олійного призводить до збільшення кількості листків на рослині без суттєвого зростання площі листової поверхні через менші розміри окремих листків [61]. У рослин сої зростала як кількість листків, так і сумарна площа їх поверхні [37], а у соняшнику під впливом хлормекватхлориду зменшувалася кількість листків, однак внаслідок суттєвого зростання їх площі зростала і загальна площа листової поверхні [176]. У рослин ріпаку озимого сумарна площа листової поверхні зменшувалася, однак листки потовщувалися [180]. У маку олійного за дії триазолпохідного препарату фолікуру зростала площа листової поверхні, сира та суха маса листя, продовжувалися тривалість життя листків [160]. Відмічені зміни є важливою передумовою підвищення фотосинтетичної продуктивності.

Закономірності перерозподілу органічних речовин по рослині при зміні інтенсивності росту окремих її органів достатньо повно вивчено в межах концепції функціонування донорно-акцепторної системи [62]. Оскільки дія різних груп ретардантів зумовлює перебудову асиміляційного апарату рослини, зміну габітусу, співвідношення мас її органів, появу додаткових атрагуючих центрів та посилення або послаблення функціонування вже існуючих, це свідчить про зміни характеру донорно-акцепторних відносин у рослині. Суть змін характеру донорно - акцепторних відносин полягає у перерозподілі потоків асимілятів та елементів живлення між органами рослини. Тому для розробки заходів екзогенної регуляції онтогенезу за допомогою ретардантів необхідно мати чітке уявлення про динаміку накопичення і перерозподіл пластичних і мінеральних речовин у рослині за їх дії.

Встановлено, що у листках і стеблах ріпаку озимого за дії паклобутразолу та хлормекватхлориду сумарний вміст вуглеводів (цукри і крохмаль) протягом вегетації був більшим, ніж у контролі [180]. У листках і коренях маку олійного, оброблених фолікуром та хлормекватхлоридом, сумарний вміст вуглеводів протягом всієї вегетації був також більш високим [161]. Застосування паклобутразолу та хлормекватхлориду на рослинах льону олійного та соняшнику теж призводило до такого результату [61,177]. Така однотипна реакція викликана блокуванням ретардантами атрагуючої активності зон росту вегетативних органів і зменшенням відтоку асимілятів до них. При цьому накопичення надлишку вуглеводів в листках і інших вегетативних органах дослідних рослин має позитивне значення, оскільки створюється потужний резервний фонд асимілятів, який використовується на формування і ріст плодів. Таким чином, під впливом регуляторів росту зростає донорний потенціал дослідних рослин. Надлишок вуглеводів використовується на

формування більш потужного стебла рослин та на ріст плодів, кількість яких внаслідок посиленого галуження стебла зростала за дії препаратів [12,70,178,179].

Аналіз динаміки вмісту різних форм вуглеводів в органах рослин олійних культур дозволяє зробити висновок про поступове зменшення сумарного вмісту цукрів і крохмалю в листках і стеблах озимого ріпаку, маку олійного, льону олійного і соняшнику протягом вегетації, причому процес посилювався за дії ретардантів. Оскільки після фази бутонізації ростові процеси у вегетативних органах суттєво уповільнюються і одночасно виникають нові потужні акцепторні зони – плоди, основний потік асимілятів спрямований на процеси карпогенезу. З цим і пов'язане поступове зменшення вмісту вуглеводів у вегетативних органах і відбувається приріст урожаю культур під впливом ретардантів.

Відмічалось зменшення вмісту білкової фракції азоту у тканинах вегетативних органів льону олійного за дії ретардантів, що, на думку автора, пов'язано з відтоком азотовмісних сполук до плодів, кількість яких зростає [61]. Подібні результати було отримано нами і на рослинах озимого ріпаку [105].

Підтримання певного балансу елементів живлення за впливу регуляторів росту сприяє нормальному проходженню фаз онтогенезу рослин, покращенню продуктивності культур. В літературі представлено невелику кількість робіт, присвячених впливу ретардантів на вміст і динаміку елементів живлення рослин.

При вивченні метаболізму елементів мінерального живлення в органах рослин льону олійного встановлено, що при застосуванні препаратів з антигібереліновою активністю відмічалось зростання вмісту фосфору в листках на початку дослідження, що свідчить про оптимізацію фосфорного живлення рослин під впливом ретарданту. При цьому відбувалося наступне його поступове зменшення на кінець вегетації, що свідчить про посилення відтоку даного елемента до плодів, які в цей час інтенсивно формуються. Така ж закономірність відмічалась і для стебла. Наслідком такого відтоку фосфору до плодів було те, що концентрація фосфору в плодах за дії ретардантів в онтогенезі зростала більш інтенсивно, ніж в контролі [61]. Аналогічна закономірність відмічалась і для маку олійного [161], ріпаку озимого [177], та соняшнику [176].

Встановлено, що за дії регуляторів росту відбувалося збільшення концентрації калію у вегетативних органах відносно контролю, що свідчить про посилення обмінних процесів за дії препаратів. Більш чітко ця тенденція прослідковується для стебел. Зокрема, в стеблах рослин льону, оброблених хлормекватхлоридом, вміст калію був вищим в середньому на 13-15% протягом всього періоду дослідження [61]. Вміст калію в тканинах вегетативних органів рослин льону був максимальним в період цвітіння. Під час формування та дозрівання плодів вміст елемента як в листках, так і в стеблах зменшувався, що пов'язано з посиленням відтоку мінеральних сполук до генеративних органів, які формуються. На думку автора, тимчасове депонування калію в стеблі дає можливість активніше реутилізувати його в подальшому для забезпечення формування і росту плодів. Разом з цим, в рослинах дослідних варіантів не відбувається суттєвого накопичення калію в коробочках, що, очевидно, пов'язано з біорозбавленням цього елемента внаслідок збільшення навантаження рослини плодами. Аналогічне зменшення вмісту калію у листках та коренях при формуванні коробочок відмічалось за дії фолікуру та хлормекватхлориду у маку олійного [161]. На кінець вегетації вміст елемента як в листках, так і в коренях зменшувався. Це пов'язано з посиленням відтоку мінеральних сполук до генеративних органів, які формуються.

Таким чином, обробка рослин олійних культур ретардантами призводила до змін у засвоєнні та перерозподілі основних елементів живлення. В цілому протягом вегетації вміст азоту, фосфору та калію у вегетативних органах за дії препаратів поступово зменшується внаслідок посилення відтоку елементів живлення до плодів – кількість яких при обробці препаратами зростала.

Концепція функціонування донорно - акцепторних відносин в рослині передбачає, що активність донорної функції фотосинтетичного апарату значною мірою визначається активністю акцептора, потужністю його «запиту» на асиміляти [62,76,86]. На

організменному рівні акцепторними центрами виступають зони росту, зокрема процеси карпогенезу. Оскільки гальмування лінійного росту рослин олійних культур ретардантами сприяє посиленню галуження і закладці більшої кількості плодів - нових акцепторних центрів, це стимулює відток асимілятів до них, що само по собі виступає додатковим чинником стимуляції фотосинтетичних процесів.

Регуляція росту і розвитку олійних культур за допомогою ретардантів дозволяє спрямовано впливати на окремі етапи онтогенезу і в кінцевому підсумку підвищувати продуктивність та якість врожаю олійних культур. Перебудова гормонального комплексу рослин за дії ретардантів, посилене галуження стебла, підвищення фотосинтетичної активності листового апарату і перерозподіл асимілятів та елементів живлення в бік формування нових органів-плодів призводить до підвищення продуктивності рослин. При обприскуванні рослин ярого ріпаку розчинами четвертинних онієвих сполук 3-DEC і 17-DMC відмічалось зростання врожайності на 10-27%, в основному за рахунок впливу на формування стручків головного стебла [128]. Застосування паклобутразолу і декстрелу на озимому ріпаку призводило до зростання кількості пагонів першого порядку та стручків, що підвищувало насінневу продуктивність культури [177]. Подібні результати були отримані при використанні ретардантів перед початком цвітіння, однак інші терміни застосування не впливали або зменшували насінневу продуктивність озимого ріпаку [149]. Весняна обробка посівів озимого ріпаку триазолпохідними препаратами культуар та баронет у фазу дозрівання насіння депресивно впливала на насінневу продуктивність [116]. Аналогічний ефект спостерігався при використанні триапентенолу з метою запобігання виляганню посівів ріпаку і не впливав на продуктивність рослин при використанні його в осінній період з метою покращення зимостійкості [11].

За дії хлормекватхлориду та його суміші з трептолемом зростала урожайність культури соняшнику [175]. Збільшення урожаю відбувалося за рахунок зростання кількості сім'янок у кошику, їх маси та діаметру кошика [176]. Обробка рослин сої хлормекватхлоридом та декстрелом сприяла більш інтенсивному накопиченню маси генеративних органів та зростанню врожайності на 5-12% [83]. Найефективнішим був вплив 0,3%-го декстрелу та 0,5%-го хлормекватхлориду на фоні бактеризації штамами *Bradyrhizobium japonicum* M8 та TA 761T. За дії паклобутразолу відмічалось збільшення продуктивності рослин гірчиці [197].

Застосування хлормекватхлориду та триазолпохідного препарату фолікуру призводило до зростання насінневої продуктивності маку олійного. Причиною цього було те, що обробка рослин фолікуром призводила до достовірного збільшення кількості коробочок. Одночасно зростала маса тисячі насінин і маса насіння в коробочці, що призводило до збільшення урожайності культури [161].

За дії хлормекватхлориду вміст олії в насінні льону олійного підвищувався і змінювалися якісні показники олії у порівнянні з контролем - зростало число омилення, ефірне та йодне число, вміст гліцерину [61]. Аналогічні зміни якості та збільшення вмісту олії на 1-4% в насінні соняшнику за дії хлормекватхлориду відмічалось в іншій роботі [177].

В низці досліджень встановлено, що застосування ретардантів призводить до зміни профілю жирних кислот та співвідношення насичених і ненасичених жирних кислот. Зокрема, відмічається збільшення вмісту ненасичених жирних кислот у соняшниковій, ріпаковій, соєвій, лляній оліях зазначеного співвідношення за дії ретардантів, що корелює з збільшенням показників йодного числа. У сої це співвідношення змінювалось внаслідок збільшення вмісту незамінної лінолевої та зменшення пальмітинової та стеаринової кислот [38,39]. У рослин соняшнику теж за рахунок лінолевої кислоти [176]. У рослин льону олійного за дії хлормекватхлориду достовірно зростає вміст олеїнової та ліноленої кислот [61. Разом з тим, у рослин маку олійного вміст насичених і ненасичених жирних кислот не змінювався [95].

Одним з важливих практичних завдань є зменшення в олії вмісту ліноленої кислоти, яка при зберіганні надає їй гіркого смаку. Ретарданти викликали зменшення вмісту цієї кислоти

в ріпаковій олії, яке супроводжувалося зростанням вмісту лінолевої кислоти, що є позитивним фактором [105]. Присутність ерукової кислоти в ріпаковій олії у концентрації більше 2 % є небажаною, оскільки вона негативно впливає на серцево - судинну систему і печінку, а це значно обмежує використання ріпакової олії для харчування людей. Разом з тим, окремі літературні джерела містять інформацію, що ерукова кислота є важливою при використанні ріпакової олії у виробництві біодизельного пального для двигунів внутрішнього згорання. Встановлено, що застосування паклобутразолу зумовлювало зростання вмісту ерукової кислоти у порівнянні з контролем, а хлормекватхлориду та декстрелу знижувало або не змінювало її вміст. Разом з тим, при застосуванні вказаних ретардантів незалежно від погодних умов вегетації вміст ерукової кислоти не виходив за межі 2%, що є високим показником харчової якості олії [180].

Збільшення масштабів виробництва і застосування синтетичних регуляторів росту, в тому числі і ретардантів, підвищує небезпеку забруднення ними оточуючого середовища і сільськогосподарської продукції. У зв'язку з цим застосування ретардантів має визначатися жорсткими токсикологічними вимогами. Препарати не повинні накопичуватися в рослинах, акумулюватися в ґрунті та впливати на його мікрофлору. Виникає потреба в таких регламентах застосування препаратів, які б дозволили одержати максимальний ефект при мінімальних дозах ретарданту. Вивчення фізіолого-біохімічних механізмів дії різних груп ретардантів є необхідною умовою для визначення шляхів підвищення ефективності і безпеки застосування цієї групи регуляторів росту на олійних культурах. З врахуванням вимог екологічної безпеки при застосуванні синтетичних регуляторів росту рослин необхідною умовою є дослідження токсикологічного ризику та контроль вмісту залишкових кількостей препаратів у готовій продукції. Застосуванні ретардантів в рекомендованих концентраціях на олійних культурах не призводило до накопичення препаратів в продукції зверх встановлених норм. Встановлено, що в насінні ріпаку озимого, маку олійного, сої, льону олійного та соняшнику вміст залишку хлормекватхлориду не перевищувала дозволувану концентрацію 0,1 мг/кг (State Sanitary Rules and Regulations (8.8.1.2.3.4.-000-2001) in Ukraine), а паклобутразол був присутнім лише в слідових концентраціях озимого ріпаку [177]. Отже, застосування препаратів з антигібереліновим механізмом дії (ретардантів) призводить до суттєвих змін у морфогенезі та функціонуванні донорно - акцепторної системи рослин олійних культур, наслідком чого є підвищення продуктивності, збільшення виходу олії та покращення її якості.

Суперечливими є дані щодо застосування ретардантів на посівах озимого і ярого ріпаку. Так, при вивченні формування елементів продуктивності ярого ріпаку встановлено, що четвертинні амонієві сполуки 3-DEC і 17-DMC ефективно діють на формування стручків головного стебла. При обробці рослин у фазу чотирьох листків урожайність зростала на 10-27%. Кількість насінин у стручку та маса 1000 насінин не змінювалася [128,129]. Результати проведених нами досліджень свідчать, що триазолпохідний препарат – паклобутразол та четвертинна сіль амонію – хлормекватхлорид зумовлювали зростання урожайності ріпаку за рахунок збільшення кількості гілочок першого порядку, кількості стручків на них та кількості насінин в одному стручку. Маса 1000 насінин при цьому достовірно не змінювалася (Таблиця 6.1).

Ми вважаємо, що причиною цього явища є зміна в системі джерело – стік внаслідок інгібування активності верхівкових меристем рослин під впливом ретардантів. При цьому надлишок асимілятів надходив до стручків, кількість яких за дії препаратів збільшувалася. Разом з тим, дія етиленпродуценту декстрелу на продукційний процес була не ефективною, що, на нашу думку, пояснюється швидким розкладанням препарату в рослині.

Встановлено, що погодні умови вегетації значно впливали на урожайність культури (див. табл. 6.1). Найбільш високі показники урожайності відмічені в ті роки, коли кліматичні умови були помірно теплими та помірно вологими. Спекотливі та посушливі умови вегетації 2002 та особливо 2003 років зумовили зниження продуктивності рослин як у контролі, так і у досліді [177].

Таблиця 6.1.

Вплив ретардантів на біологічну урожайність озимого ріпаку (мікропольові дослідження)

Варіант досліджу	Кількість стручків на рослині, шт.	Кількість насінин в стручку, шт.	Маса 1000 насінин, г	Урожай з однієї рослини, г
2002 рік, сорт Галицький				
Контроль	24,60±0,45	24,69±0,31	5,03±0,06	3,06
0,025%-й паклобутразол	*29,87±0,68	*26,26±0,30	*5,12±0,05	4,02
0,3%-й декстрел	*22,27±0,40	25,04±0,31	5,10±0,25	2,85
1%-й хлормекватхлорид	24,17±0,51	*25,96±0,30	5,25±0,14	3,32
2003 рік, сорт Вотан				
Контроль	27,99±0,71	14,14±0,19	4,57±0,12	1,81
0,025%-й паклобутразол	*36,10±1,06	*15,49±0,33	4,76±0,08	2,66
0,3%-й днкстрел	26,20±1,10	14,40±0,19	4,68±0,13	1,77
1%-й хлормекватхлорид	29,04±0,90	*14,87±0,20	4,52±0,07	1,95
2004 рік, сорт Галицький				
Контроль	104,76±3,52	25,43±0,44	3,59±0,08	9,56
0,025%-й паклобутразол	*120,60±4,60	*28,13±0,51	3,65±0,09	12,38
1%-й хлормекватхлорид	*116,87±4,57	24,90±0,54	3,51±0,08	10,21
2004 рік, сорт Вотан				
Контроль	93,29±4,32	26,48±0,54	3,51±0,08	8,79
0,025%-й паклобутразол	103,92±3,14	27,31±0,48	3,56±0,04	10,22
1%-й хлормекватхлорид	*129,50±4,53	*23,65±0,50	3,60±0,06	10,57

Примітки:

1. Дати обробки: 2002 рік – 25 квітня; 2003 рік – 8 травня; 2004 рік – 24 квітня.
2. \* – різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

З'ясовано, що особливо чутливими виявилися рослини до нестачі вологи і високих температур у період від початку бутонізації до закінчення формування плодів (квітень-травень). Нестача вологи в цей час гальмувала ріст та розвиток рослин, а високі температурні показники викликали опіки бутонів і квітів, що і зумовило зниження продуктивності рослин. Крім цього, у 2003 році рослини були пошкоджені і ослаблені льодовою кіркою, що теж негативно вплинуло на урожайність. Разом з тим, рослини, оброблені ретардантами, виявилися краще пристосованими до несприятливих факторів середовища і, як наслідок, характеризувалися більш високою продуктивністю. Найбільш ефективним виявилось застосування 0,025%-го паклобутразолу як за умов достатнього водозабезпечення, так і за посушливих умов вегетації. За дії препарату зростала кількість додаткових пагонів першого порядку на 10-20%, кількість стручків на одній рослині на 10-30%, кількість насінин в одному стручку на 3-10%, що призводило до зростання урожаю насіння. Менш ефективним було застосування 1%-го розчину хлормекватхлориду. Причому погодні умови вегетації відчутно впливали в даному випадку на дослідні рослини. Під впливом хлормекватхлориду

кількість додаткових пагонів зростає на 5-20%, кількість стручків на одній рослині на 5-35%, кількість насінин в одному стручку на 1-5%. При застосуванні 0,3%-го розчину декстрелу зростання урожайності не спостерігалось, що, на нашу думку, робить не перспективним подальше застосування препаратів цієї групи у ріпаківництві. Застосування ретардантів призводило до збільшення вмісту олії в насінні [177].

Проведені нами дослідження дії ретардантів на вміст вищих жирних кислот в ріпаковій олії свідчать про суттєвий вплив препаратів на їх профіль [177]. В олії насіння ріпаку сортів Вотан і Галицький містяться пальмітинова, олеїнова, лінолева, ліноленова, гадаленова і ерукова кислоти, харчова цінність і значення яких для організму людини і тварин різні [191]. В літературі відмічалось, що при дозріванні за умов посухи вміст ерукової кислоти у олії ріпаку зростає [10]. Наші дані підтверджують цю точку зору – за посушливих умов вегетації 2002 р. та 2003 р. її вміст у насінні контрольного варіанту був вищим, ніж у типових за погодними умовами 2001 та 2004 роках. Встановлено, що застосування паклобутразолу зумовлювало зростання вмісту ерукової кислоти у порівнянні з контролем, а хлормекватхлорид та декстрел знижували або не змінювали її вміст.

Важливим показником якості насіння ріпаку є вміст у ньому глюкозинолатів. Основними їх представниками є глюконапін, глюкобрасиканпін, прогойтрин [31,219]. Самі по собі вони не є шкідливими для сільськогосподарських тварин і людини. Небезпечними є продукти їх розпаду. Шкідливість цих сірковмісних сполук полягає в тому, що вони викликають втрату апетиту, зниження приросту живої маси, гальмують ріст. Причинами цих порушень є гіпертрофія щитовидної залози внаслідок порушення метаболізму йоду.

При вивченні відсоткового вмісту глюкозинолатів у ріпаковому насінні урожаїв 2001-2004 рр. встановлено, що посушливі та спекотливі умови вегетації збільшують їх вміст (Таблиця 6.2). Таку ж закономірність спостерігали і інші дослідники [10]. Застосування ретардантів паклобутразолу та хлормекватхлориду зумовлювало зменшення їх вмісту у несприятливих умовах вегетації. Разом з тим, в оптимальних умовах вегетації препарати викликали збільшення вмісту тіоглікозидів на 5-15%. При застосуванні етиленпроценту декстрелу чіткого впливу ретарданту на цей показник не виявлено.

Таблиця 6.2.

Вплив ретардантів на вміст глюкозинолатів у насінні озимого ріпаку (% на масу сирової речовини)

Рік	Контроль	0,025%-й паклобутразол	0,3%-й декстрел	1%-й хлор-мекватхлорид
2001	1,44±0,05	1,50±0,06	1,63±0,08	-
2002	2,51±0,13	2,29±0,12	*1,84±0,09	*1,85±0,07
2003	2,54±0,04	*2,01±0,11	2,54±0,03	*1,66±0,07
2004	1,41±0,05	1,62±0,06	-	*1,62±0,03

Примітки: 1. Дати обробки: 2001 рік – 26 квітня; 2002 рік – 25 квітня; 2003 рік – 8 травня; 2004 рік – 24 квітня. 2. 2001, 2002 роки – сорт Галицький, 2003, 2004 роки – сорт Вотан. 3. \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Отже, застосування 0,025%-го розчину паклобутразолу та 1%-го розчину хлормекватхлориду призводило до покращення продуктивності рослин озимого ріпаку. Використання 1%-го розчину хлормекватхлориду збільшувало вихід олії з насіння та покращувало її якісні характеристики. Залишкові кількості вказаних препаратів у ріпаковому насінні не перевищували граничнодопустимих концентрацій, тому їх використання в сільськогосподарському виробництві є перспективним [180].

Результати наших досліджень свідчать, що застосування ретарданток хлормекватхлориду (0,25%), синтетичного стимулятора росту трептолему (0,33мл/л) та їх суміші (1:1) позитивно впливало на продуктивність культури соняшнику [176]. В умовах дрібноділянкового дослідження під впливом препаратів зростали кількість сім'янок у кошику, їх маса та діаметр кошика (Таблиця 6.3).

Таблиця 6.3.

Вплив регуляторів росту на структурні елементи урожайності соняшнику

Рік	Варіант досліджу	Діаметр кошика, см	Маса сім'янок з кошика, г	Кількість сім'янок у кошику, шт.	Маса 1000 сім'янок, г
Сорт Чумак					
2006	Контроль	19,22 ±0,55	79,22 ±5,82	1236,25 ±58,85	58,91 ±1,15
	Хлормекватхлорид	20,71 ±0,71	85,80 ±4,19	*1405,46 ±58,13	62,22 ±2,19
	Суміш препаратів	*21,72 ±0,93	85,40 ±4,27	1339,87 ±44,01	*67,09 ±2,62
	Трептолем	19,42 ±0,81	79,56 ±3,81	1323,29 ±48,23	60,45 ±2,83
2007	Контроль	13,67 ±0,39	33,38 ±1,75	825,25 ±40,15	39,80 ±1,11
	Хлормекватхлорид	*15,91 ±0,47	*46,31 ±2,62	*1061,41 ±50,98	41,64 ±1,36
	Суміш препаратів	*15,12 ±0,43	*42,75 ±2,06	*965,14 ±46,62	42,21 ±1,29
	Трептолем	*15,28 ±0,47	*41,30 ±1,87	*993,94 ±49,10	*43,51 ±1,28
2008	Контроль	19,17 ±0,69	64,83 ±3,24	1244,16 ±49,93	48,25 ±1,88
	Хлормекватхлорид	20,82 ±0,61	*76,95 ±3,85	1370,01 ±61,51	*54,43 ±1,95
	Суміш препаратів	*21,19 ±0,60	*77,69 ±3,88	*1407,71 ±62,15	*54,25 ±1,93
	Трептолем	*21,34 ±0,45	73,73 ±3,67	1382,39 ±55,38	53,67 ±1,95
Сорт Флагман					
2006	Контроль	16,55 ±0,49	49,91 ±2,15	983,45 ±43,86	51,63 ±2,07
	Хлормекватхлорид	17,06 ±0,35	51,02 ±1,82	996,43 ±38,14	50,03 ±1,30
	Суміш препаратів	17,16 ±0,33	51,66 ±2,36	1076,04 ±39,40	50,15 ±1,70
	Трептолем	17,29 ±0,44	50,84 ±2,13	999,46 ±49,49	54,12 ±1,64
2007	Контроль	14,90 ±0,46	40,89 ±1,85	905,59 ±44,76	42,95 ±1,22
	Хлормекватхлорид	15,77 ±0,42	*48,37 ±1,84	*1085,44 ±45,88	43,40 ±1,27
	Суміш препаратів	15,31 ±0,47	42,97 ±2,09	911,41 ±45,44	45,16 ±1,34
	Трептолем	16,17 ±0,46	*52,47 ±2,26	*1122,43 ±49,00	*48,49 ±1,54
2008	Контроль	18,25 ±0,45	67,24 ±2,60	1094,06 ±47,96	61,98 ±2,43
	Хлормекватхлорид	*20,75 ±0,75	*77,05 ±3,73	1242,50 ±61,87	60,64 ±2,52
	Суміш препаратів	*19,75 ±0,40	72,68 ±3,34	1185,27 ±55,50	62,84 ±2,26
	Трептолем	*19,95 ±0,38	*78,53 ±2,90	1210,15 ±45,09	*68,88 ±1,92



Найвищі показники збільшення діаметра кошика спостерігалися під впливом суміші препаратів у сорту Чумак. У сорту Флагман максимальні розміри кошика зафіксовано при застосуванні хлормекватхлориду. Маса насіння з одного кошика та кількість сім'янок у ньому найбільше зростала в сорту Чумак після застосування хлормекватхлориду, а в сорту Флагман – після дії трептолему [176]. Маса 1000 насінин найбільш суттєво зростала під впливом хлормекватхлориду і суміші препаратів у сорту Чумак та за дії трептолему – у сорту Флагман. У цілому урожайність культури значно залежала від погодних умов вегетації та препарату, що застосовувався.

Найбільша врожайність спостерігалася в 2006 році на обох сортах соняшнику у варіантах із застосуванням ретарданту. Хлормекватхлорид підвищував продуктивність культури на 12-14%. А при застосуванні суміші препаратів на сорті Флагман урожайність зростала на 12%. У посушливих умовах вегетації 2007 року найефективнішим виявилось застосування окремо хлормекватхлориду та трептолему. За дії хлормекватхлориду урожайність збільшилася на 17-18%, а під впливом трептолему на 25-33%.

В умовах достатнього водозабезпечення (2008 р.) в сорту Чумак найкращі показники врожайності зафіксовано під впливом ретарданту та його суміші із стимулятором. У порівнянні з контролем продуктивність культури за дії хлормекватхлориду та суміші з трептолемом зростала відповідно на 17 і 15%. У сорту Флагман – під впливом ретарданту урожайність збільшувалася на 14% у порівнянні з контролем, а за дії стимулятора – на 17% (табл. 6.4).

Таблиця 6.4.

Вплив регуляторів росту на урожайність соняшнику, ц/га

Варіант дослідження	Чумак			Флагман		
	2006 р.	2007 р.	2008 р.	2006 р.	2007 р.	2008 р.
Контроль	30,65 ±0,54	24,12 ±0,84	24,85 ±0,75	24,96 ±0,51	26,57 ±0,68	22,29 ±0,47
Хлормекватхлорид	*34,29 ±0,47	*28,49 ±0,48	*29,02 ±0,58	*28,26 ±0,46	*31,01 ±0,52	*25,42 ±0,49
Суміш препаратів	*32,55 ±0,64	*27,99 ±0,42	*28,68 ±0,56	*28,12 ±0,49	*28,90 ±0,51	*24,04 ±0,56
Трептолем	31,97 ±0,53	*30,12 ±0,54	*27,54 ±0,44	*26,63 ±0,77	*35,42 ±0,71	*26,14 ±0,50

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ 

Проведеними нами дослідженнями встановлено, що застосування стимулятора, інгібітора росту і розвитку рослин та їх суміші зумовлювало підвищення вмісту олії в насінні соняшнику в обох сортів в залежності від погодних умов вегетації до 1-4%. Впродовж періоду досліджень найефективнішим було застосування суміші хлормекватхлориду та трептолему. Зокрема, під її впливом олійність у середньому зростала на 1,6%, тоді як при використанні ретарданту зростання було на 1,4%, а за дії трептолему – на 1,1%.

Таким чином, регулятори росту хлормекватхлорид, трептолем та їх рівнозначна суміш оптимізують продуктивність культури соняшнику. Ефективність застосування препаратів залежала від типу регулятора росту та погодних умов вегетації.

Аналіз отриманих нами даних свідчить про те, що застосування хлормекватхлориду, трептолему та їх суміші на фоні різних погодних умов вегетації призводить до змін у співвідношенні між ненасиченими та насиченими вищими жирними кислотами, а відповідно, і якісними показниками продукції (Таблиця 6.5). За типових погодних умов відмічалось чітке збільшення співвідношення ненасичених до насичених вищих жирних кислот в олії. Це свідчить про позитивний вплив препаратів на якість олії. За посушливих умов вегетації 2007р. відбувалося зменшення співвідношення

Таблиця 6.5

Вплив регуляторів росту на вміст вищих жирних кислот в олії соняшнику сорту Чумак (% на суху речовину)

Варіант дослідження Назва жирної кислоти	2006 рік				2007 рік				2008 рік			
	Контроль	Хлормекватхлорид	Суміш препаратів	Трептолем	Контроль	Хлормекватхлорид	Суміш препаратів	Трептолем	Контроль	Хлормекватхлорид	Суміш препаратів	Трептолем
Міристинова	0,04 ±0,002	*0,03 ±0,001	*0,02 ±0,001	*0,03 ±0,001	0,04 ±0,002	0,04 ±0,002	*0,03 ±0,001	*0,03 ±0,001	0,04 ±0,001	*0,03 ±0,001	*0,02 ±0,001	*0,03 ±0,001
Пальмітинова	5,19 ±0,219	5,15 ±0,181	4,97 ±0,150	5,45 ±0,220	5,92 ±0,288	6,18 ±0,313	5,94 ±0,204	5,78 ±0,200	5,41 ±0,234	5,34 ±0,212	5,18 ±0,228	5,63 ±0,237
Пальмітоолеїнова	0,06 ±0,003	*0,04 ±0,002	*0,04 ±0,002	*0,08 ±0,003	0,08 ±0,004	0,07 ±0,003	0,07 ±0,003	*0,06 ±0,003	0,08 ±0,003	*0,04 ±0,001	0,09 ±0,002	*0,04 ±0,002
Стеаринова	4,18 ±0,183	4,00 ±0,160	3,90 ±0,165	3,90 ±0,179	3,41 ±0,171	3,28 ±0,155	3,37 ±0,144	3,65 ±0,121	3,41 ±0,153	3,58 ±0,137	3,29 ±0,145	3,60 ±0,111
Олеїнова	18,56 ±0,531	16,64 ±0,363	16,93 ±0,397	*16,10 ±0,342	18,91 ±0,444	18,00 ±0,505	18,84 ±0,578	20,63 ±0,616	19,43 ±0,711	19,34 ±0,747	19,36 ±0,722	18,90 ±0,506
Лінолева	71,09 ±1,224	73,29 ±1,456	73,46 ±1,313	73,66 ±1,111	70,97 ±0,977	71,70 ±1,201	70,97 ±1,024	68,83 ±0,912	70,98 ±1,080	71,02 ±1,009	71,21 ±1,300	70,95 ±1,540
Ліноленова	0,01 ±0,001	*0,03 ±0,001	0,01 ±0,001	*0,02 ±0,001	0,02 ±0,001	*0,05 ±0,002	0,02 ±0,001	*0,04 ±0,002	0,03 ±0,001	0,03 ±0,001	0,03 ±0,001	*0,04 ±0,002
Арахінова	0,22 ±0,009	0,17 ±0,008	0,13 ±0,006	0,17 ±0,008	0,22 ±0,010	*0,11 ±0,005	0,20 ±0,009	0,26 ±0,011	0,07 ±0,003	*0,11 ±0,005	*0,12 ±0,006	*0,17 ±0,008
Гондоїнова	0,12 ±0,006	*0,06 ±0,002	*0,07 ±0,003	*0,06 ±0,003	0,02 ±0,001	0,06 ±0,002	0,02 ±0,001	0,09 ±0,003	0,16 ±0,008	*0,03 ±0,001	*0,07 ±0,003	*0,05 ±0,002
Бегенова	0,55 ±0,025	*0,59 ±0,027	*0,47 ±0,020	*0,52 ±0,019	0,40 ±0,018	0,49 ±0,024	*0,54 ±0,027	*0,63 ±0,031	0,39 ±0,033	0,49 ±0,024	*0,64 ±0,031	*0,60 ±0,030
Співвідношення ненасичені / насичені ВЖК	8,83	9,06	9,54	8,93	9,01	8,90	8,92	8,66	9,73	9,47	9,81	8,97

Примітки: 1. Дати обробки: 2006 рік – 25 червня; 2007 рік – 6 червня; 2008 рік – 22 червня. 2. \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ .

між жирними кислотами, а в 2008 р., коли погодні умови в кінці вегетації були нетипово вологими, результати по варіантах досліду були неоднозначними. Серед дослідних варіантів саме за дії суміші трептолему та хлормекватхлориду відмічалися найвищі значення даного показника, що свідчить про покращення якості олії, отриманої з насіння рослин, оброблених сумішшю регуляторів росту (див.табл.6.5). За типових погодних умов зростання вмісту ненасичених жирних кислот відбувалося за рахунок лінолевої кислоти. За нетипових умов вегетації різниця у вмісті цієї кислоти між варіантами досліду нівелювалася. Таким чином, застосування регуляторів росту за типових умов вегетації призводило до покращення якісного складу олії внаслідок збільшення вмісту ненасичених жирних кислот. Найбільш якісна олія, яка містила максимальний вміст лінолевої кислоти, отримана при застосуванні суміші досліджуваних регуляторів росту.

Застосування хлормекватхлориду і трептолему у фазу 5-6 пар листків не призводило до їх нагромадження в насінні, а залишкові кількості не перевищували гранично допустимих концентрацій. Кількість хлормекватхлориду в насінні соняшнику сорту Чумак не перевищує норми і становить нижче 0,05 мг/кг. Залишкова кількість трептолему в насінні соняшнику сорту Чумак не перевищує норми і становить 0,0125 мг/кг [176].

Результати наших досліджень свідчать, що застосування ретарданту групи четвертинних амонієвих сполук хлормекватхлориду, комплексного стимулятора розвитку трептолему з цитокініноюю та ауксиноюю активністю, а також їх суміші зумовлювало зростання врожайності льону олійного. Вплив препаратів на продуктивність льону виявився у змінах структури врожаю: відмічалось збільшення числа коробочок на рослині, кількості насінин у плодах та маси насіння [61].

Застосування хлормекватхлориду призводить до блокування синтезу гіберелінів і часткового зняття ефекту апікального домінування, внаслідок чого відбувається посилення галуження стебла і закладка більшої кількості коробочок. Так, за дії препарату даний показник в середньому зростав на 35-39% порівняно з контролем, при застосуванні суміші регуляторів росту – на 22-31%. У всіх варіантах досліду маса 1000 насінин збільшувалася на 2,3-4,1%. Маса насіння з однієї рослини найбільш суттєво змінювалася при обробці хлормекватхлоридом – на 0,4-1,3 г, та у суміші з трептолемом – на 0,5-0,9 г, при застосуванні трептолему – на 0,2-0,5 г.

Метеорологічні умови у період вегетації можуть впливати на продуктивність культури, що підтверджують дослідження інших авторів [22,23]. Зокрема, у більш типовому за кількістю опадів 2010 році при використанні хлормекватхлориду врожайність зростала найбільш суттєво – на 14,8% для сорту Дебют та на 15,4% порівняно з контролем для сорту Орфей [61].

Застосування суміші інгібітора та стимулятора росту найбільш ефективним виявилось для льону сорту Дебют. Так, у 2011 році насіннева продуктивність культури зростала на 21,2%. Для сорту Орфей приріст становив 12,0% відносно контролю. Виходячи з сучасних даних про природу та механізми дії цих регуляторів росту, можна констатувати, що застосування хлормекватхлориду і трептолему дозволяє змодельовати підвищення співвідношення ауксини+цитокініни / гібереліни [61]. Подібні зміни в балансі фізіологічно активних речовин та функціонуванні системи джерело асимілятів – стік призводили до більш активного потоку пластичних речовин до генеративних органів.

Таким чином, застосування інгібітора росту хлормекватхлориду, стимулятора розвитку трептолему та суміші даних препаратів покращує продуктивність льону олійного. Найбільш ефективним виявилось застосування ретарданту та його суміші зі стимулятором.

Ляна олія – надзвичайно біологічно цінний продукт. Вона характеризується високим вмістом моно- та поліненасичених жирних кислот, зокрема лінолевої та ліноленових кислот, які є незамінними для людини. Поліненасичені незамінні жирні кислоти є попередниками довголанцюгових жирних кислот і входять до складу клітинних мембран. Особливе значення має  $\alpha$ -ліноленова кислота, вміст якої в окремих сортів льону може сягати 50% [20]. За рахунок високого вмісту ненасичених кислот та їх здатності швидко окислюватися ляна

олія належить до швидковисихаючих, що зумовлює її застосування при виробництві високоякісних оліф, алкідних смол, олійних лаків, м'яких сортів мила, компоненту лінійних закріплювачів, типографських фарб тощо [121].

Результати наших досліджень свідчать, що за дії хлормекватхлориду (ССС), трептолему, а також їх суміші вміст олії в насінні льону підвищувався. [61].

Якість олії значною мірою залежить також від співвідношення в ній жирних кислот. Хроматографічний аналіз олії льону виявив сім основних вищих жирних кислот – пальмітинову, пальмітолеїнову, стеаринову, олеїнову, лінолеву,  $\alpha$ -ліноленову, гондоїнову (Таблиці 6.6, 6.7). Результати досліджень свідчать, що застосування регуляторів росту впливає на жирнокислотний склад насіння льону олійного. Так, обробка рослин хлормекватхлоридом і трептолемом зумовлювала зменшення вмісту насичених кислот. Використання суміші препаратів на рослинах сорту Орфей у 2011 році призводило до найбільш суттєвого зниження концентрації пальмітинової і стеаринової кислот. Найнижчі значення вмісту насичених кислот в олії льону сорту Дебют відмічалися за обробки інгібітором росту в цьому ж році.

При внесенні регуляторів росту загальний вміст ненасичених вищих жирних кислот підвищувався, про що свідчить зростання показників йодного числа. В більшості варіантів співвідношення ненасичених до насичених жирних кислот зростало порівняно з контролем, що свідчить про покращення якості олії. Найвищі значення даного показника зафіксовані у 2011 році як в контролі, так і в досліді.

Відповідно до State Sanitary Rules and Regulations (8.8.1.2.3.4.-000-2001) in Ukraine, залишкова кількість хлормекватхлориду в насінні не повинна перевищувати 0,1 мг/кг. В зразку насіння льону сорту Орфей, обробленого даним ретардантом, концентрація препарату становить 0,042 мг/кг. Залишковий вміст регулятора росту в насінні льону сорту Орфей становить 0,0073 мг/кг, що не перевищує норми для насіння льону 0,03 мг/кг

Отже, застосування хлормекватхлориду, трептолему та їх суміші зумовлювало підвищення вмісту олії у насінні льону, покращення її якісних характеристик, збільшення вмісту ненасичених жирних кислот. Залишковий вміст вказаних регуляторів росту в насінні не перевищував гранично-допустимих концентрацій, встановлених токсиколого-гігієнічними нормативами [88].

Нами встановлено, що застосування інгібіторів росту (хлормекватхлориду та фолікуру) і стимуляторів росту (трептолему та емістиму С) та суміші препаратів зумовлювало зростання врожайності маку олійного. Вплив препаратів рістгальмуючої та рістстимулюючої дії на продуктивність маку олійного виявився, аналогічно культурі льону олійного, у змінах структури врожаю. Так, в умовах дрібноділянкового дослідження за обробки препаратами відмічалася достовірне збільшення кількості плодів на рослині – коробочок. Одночасно зростала маса тисячі насінин і маса насіння в коробочці. Найбільш ефективним виявилася застосування суміші препаратів хлормекватхлориду та трептолему, за дії яких зростала кількість коробочок на рослині. Одночасно зростала маса тисячі насінин і маса насіння в коробочці. Внаслідок цього урожайність насіння в середньому зростала на 18,5% [88]. Ми вважаємо, що причиною цього явища у варіантах із застосуванням інгібіторів росту хлормекватхлориду та фолікуру є блокування синтезу гіберелінів і часткового зняття ефекту апікального домінування. За рахунок цього відбувається галушення стебла і закладка більшої кількості коробочок. Обробка посівів маку олійного симуляторами росту трептолемом та емістимом також призводила до зростання врожайності. За рахунок гормонів цитокінінової і ауксинової природи трептолем включається у фізіологічні процеси в рослині та впливає на посилення росту і галушення стебла.

Встановлено, що погодні умови вегетації значно впливали на урожайність маку. Зокрема, найбільш високі показники урожайності маку відмічені в 2010 та 2014 вегетаційні роки, коли кліматичні умови були помірно теплими та помірно вологими. Спекотливий та посушливий 2011 рік за умовами вегетації зумовив зниження продуктивності рослин як у контролі, так і у всіх варіантах дослідження.

Таблиця 6.6

## Вплив регуляторів росту на вміст вищих жирних кислот в олії льону сорту Дебют (%)

Варіант досліджу	2009 рік			2010 рік				2011 рік			
	Назва жирної кислоти	Контроль	0,5%-й ССС	Суміш препаратів	Контроль	0,5%-й ССС	Суміш препаратів	Трептолем, 0,033мл/л	Контроль	0,5%-й ССС	Суміш препаратів
Пальмітинова	5,27 ±0,005	5,15 ±0,030	5,21 ±0,020	4,91 ±0,030	5,03 ±0,015	*5,15 ±0,020	4,88 ±0,020	4,85 ±0,180	4,65 ±0,130	4,64 ±0,240	4,79 ±0,050
Пальмітолеїнова	0,04 ±0,005	0,05 ±0,005	0,05 ±0,005	0,09 ±0,005	*0,06 ±0,001	0,07 ±0,002	*0,06 ±0,002	0,06 ±0,010	0,07 ±0,005	0,06 ±0,001	0,06 ±0,002
Стеаринова	3,82 ±0,015	*3,66 ±0,020	3,67 ±0,040	3,43 ±0,002	3,36 ±0,010	3,42 ±0,005	3,40 ±0,020	3,05 ±0,060	2,88 ±0,190	3,00 ±0,040	3,17 ±0,060
Олеїнова	19,49 ±0,055	*18,58 ±0,125	*18,05 ±0,180	21,71 ±0,055	*22,95 ±0,125	21,89 ±0,140	*22,45 ±0,040	15,64 ±0,130	15,64 ±0,490	15,19 ±0,240	*16,83 ±0,170
Лінолева	12,76 ±0,070	12,78 ±0,005	13,08 ±0,160	14,74 ±0,015	*13,96 ±0,020	*13,99 ±0,055	*14,05 ±0,080	14,65 ±0,050	14,29 ±0,380	*13,74 ±0,010	14,55 ±0,260
α-Ліноленова	58,53 ±0,135	*59,67 ±0,145	59,81 ±0,385	54,28 ±0,130	54,56 ±0,135	*55,36 ±0,060	54,87 ±0,120	61,68 ±0,400	62,40 ±0,170	63,33 ±0,510	60,58 ±0,010
Гондоїнова	0,11 ±0,010	0,13 ±0,015	0,14 ±0,010	0,83 ±0,015	*0,10 ±0,002	*0,13 ±0,003	*0,30 ±0,005	0,08 ±0,002	0,08 ±0,005	*0,05 ±0,001	*0,04 ±0,005
Сума насичених Кислот	9,09	8,81	8,88	8,34	8,39	8,57	8,28	7,90	7,53	7,64	7,96
Сума ненасичених Кислот	90,93	91,20	91,13	91,65	91,63	91,44	91,73	92,11	92,48	92,37	92,06
Співвідношення ненасичені/насичені кислоти	10,00	10,35	10,26	10,99	10,92	10,67	11,08	11,66	12,28	12,09	11,57

Примітка. \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ .

Таблиця 6.7

## Вплив регуляторів росту на вміст вищих жирних кислот в олії льону сорту Орфей (%)

Варіант досліджу	2009 рік			2010 рік				2011 рік			
	Контроль	0,5%-й ССС	Суміш препаратів	Контроль	0,5%-й ССС	Суміш препаратів	Трептолем, 0,033мл/л	Контроль	0,5%-й ССС	Суміш препаратів	Трептолем, 0,033мл/л
Пальмітинова	4,79 ±0,020	4,78 ±0,145	4,82 ±0,010	4,78 ±0,025	4,74 ±0,090	4,65 ±0,075	4,66 ±0,015	4,98 ±0,220	4,36 ±0,070	4,19 ±0,010	4,49 ±0,020
Пальмітолеїнова	0,05 ±0,002	0,04 ±0,002	0,04 ±0,002	0,05 ±0,003	0,07 ±0,005	0,05 ±0,002	0,06 ±0,005	0,06 ±0,006	0,06 ±0,005	0,06 ±0,005	0,06 ±0,005
Стеаринова	4,13 ±0,085	4,13 ±0,060	4,19 ±0,020	4,10 ±0,015	3,91 ±0,090	*3,90 ±0,010	*3,74 ±0,045	3,82 ±0,070	3,57 ±0,070	3,26 ±0,180	3,72 ±0,020
Олеїнова	18,74 ±0,085	18,66 ±0,004	*18,28 ±0,040	23,21 ±0,015	23,39 ±0,110	*24,44 ±0,110	*19,74 ±0,185	15,51 ±0,320	*18,26 ±0,120	16,86 ±0,410	*17,73 ±0,200
Лінолева	13,32 ±0,080	13,65 ±0,150	13,42 ±0,145	13,51 ±0,020	13,49 ±0,080	13,32 ±0,085	*14,23 ±0,140	15,18 ±0,160	14,59 ±0,030	14,75 ±0,330	14,82 ±0,040
α-Ліноленова	58,82 ±0,270	58,63 ±0,510	59,14 ±0,115	54,14 ±0,060	54,30 ±0,380	*53,44 ±0,145	*57,51 ±0,015	60,39 ±0,300	59,10 ±0,300	60,83 ±0,920	59,13 ±0,150
Гондоїнова	0,16 ±0,010	0,12 ±0,005	0,12 ±0,002	0,18 ±0,005	*0,10 ±0,002	*0,22 ±0,005	*0,09 ±0,002	0,05 ±0,003	0,06 ±0,005	0,06 ±0,002	0,06 ±0,005
Сума насичених кислот	8,92	8,91	9,01	8,88	8,65	8,55	8,40	8,80	7,93	7,45	8,21
Сума ненасичених кислот	91,09	91,10	91,00	91,09	91,35	91,47	91,63	91,19	92,07	92,56	91,79
Співвідношення ненасичені/насичені кислоти	10,21	10,22	10,10	10,26	10,56	10,70	10,91	10,36	11,61	12,42	11,18

Примітка. \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ .

Разом з тим, рослини, оброблені регуляторами росту, виявилися краще пристосованими до несприятливих факторів середовища і, як наслідок, характеризувалися більш високою продуктивністю. Найефективнішим для підвищення врожаю виявилось застосування суміші препаратів як за умов достатнього водозабезпечення, так і за посушливих умов вегетації. Аналіз співвідношення між ненасиченими та насиченими вищими жирними кислотами свідчить, що обробка рослин трептолемом (0,035 мл/л) та сумішню препарату з хлормекватхлоридом сприяла збільшенню вмісту ненасичених жирних кислот в олії з насіння 2010 року вегетації. Використання лише ретарданту зменшувала вміст ненасичених жирних кислот. Аналогічно препарати впливали на співвідношення кислот в олії 2011 року вегетації: інгібітори росту (хлормекватхлорид та фолікур) збільшували вміст насичених жирних кислот, а використання стимуляторів росту (емістиму С та трептолему) призводило до збільшення вмісту ненасичених жирних кислот в олії.

Найбільше зростання вмісту ненасичених жирних кислот спричиняло застосування суміші хлормекватхлориду та трептолему впродовж всього періоду вегетації [161].

Наркотичні алкалоїди (морфін, кодеїн, тебаїн) містяться в коробочках в невеликих кількостях, а вміст інших алкалоїдів (папаверин, нарцеїн, неопін, гідрокатарнін, ксантолін, лауданін, лауданідін, кодамін, лауданозин, оксінаркотін, протопапаверін) не перевищує 0,1%. При вивченні вмісту алкалоїдів в макових коробочках нами встановлено, що обробка рослин маку регуляторами росту різнонаправленої дії здійснювала суттєвий вплив на їх вміст: в коробочках дослідних варіантів на кінець вегетації він був вищим ніж в контролі (Таблиця 6.8). Результати досліджень свідчать, що під впливом препаратів збільшувався вміст наркотичних алкалоїдів морфіну, кодеїну та тебаїну.

В коробочках маку в фазу воскової стиглості була встановлено присутність ненаркотичних алкалоїдів: неопіну, папаверину, наркотіну, орипавіну, вміст яких по всіх варіантах досліді було встановлено в незнаній кількості.

Таблиця 6.8

Вплив регуляторів росту рослин на вміст алкалоїдів в рослин маку олійного в фазу воскової стиглості, (% на суху речовину)

	Морфін	Кодеїн	Тебаїн	Неопін	Папаверін	Наркотін	Орипавін
Контроль	0,113± 0,01	0,017± 0,001	0,013± 0,001	0,012± 0,001	0,071± 0,002	0,084± 0,003	0,014± 0,001
Трептолем (0,035 мл/л)	*0,251± 0,02	*0,024± 0,001	*0,021± 0,002	0,016± 0,002	*0,093± 0,001	*0,093± 0,001	*0,031± 0,002
0,5%-й ССС	*0,262± 0,01	*0,028± 0,002	*0,023± 0,002	*0,019± 0,001	*0,110± 0,003	*0,098± 0,002	*0,026± 0,005
Суміш	*0,321± 0,04	*0,041± 0,003	*0,026± 0,003	*0,022± 0,002	*0,113± 0,001	*0,110± 0,005	0,034± 0,002

Примітки:

- \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$
- Суміш - Трептолем (0,035 мл/л) + ССС 0,5%-й;
- ССС – хлормекватхлорид

Аналіз залишкових кількостей препаратів свідчить, що при використанні суміші хлормекватхлориду та трептолему вміст хлормекватхлориду в коробочках складав 0,0013 мг/кг. Відповідно з State Sanitary Rules and Regulations (8.8.1.2.3.4.-000-2001) in Ukraine, залишкова кількість цього препарату не повинна перевищувати 0,1 мг/кг. Залишкова кількість трептолеому у дослідному зразку складала 0,005 мг/кг, що було менше дозволеної

норми 0,03мг/кг. Таким чином, застосування трептолему і хлормекватхлориду в технології вирощування маку не призводить до накопичення надлишкових кількостей препарату в насінні [161].

Для бобових рослин аналіз донорно-акцепторних відносин не може бути обмеженим лише специфікою перерозподілу асимілятів між вегетативними і генеративними органами рослин, процесами росту й фотосинтезу, оскільки додатковими атрагувальними центрами перерозподілу асимілятів виступають бобово - ризобіальні комплекси. Нами встановлено, що застосування ретардантів паклобутразолу та хлормекватхлориду у фазу бутонізації рослин сої на фоні передпосівної бактеризації насіння високоефективними штамми *Bradyrhizobium japonicum* призводить до корекції донорно - акцепторних відносин в рослині, сприяє формуванню більш потужної донорної сфери, посиленому формуванню соєво - ризобіальних комплексів та підвищенню їх азотфіксувальної активності. Обробка рослин сої хлормекватхлоридом після появи 8-10-го листка збільшувала число і загальну масу бульбочок. Кількість бульбочок у рослин сої за дії ретардантів збільшувалася на фоні використання штамів 634б і М8 в усі фази розвитку рослин [39]. Внаслідок посиленого галузнення стебла і закладання більшої кількості квітів і бобів, формування більшої листової поверхні та зростання фотосинтетичної активності одиниці площі листка, покращення азотного живлення внаслідок оптимізації нітрогеназної та нітрагредуктазної активності, спільне застосування бактеризації насіння бульбочковими бактеріями та паклобутразолу призводить до підвищення продуктивності культури. Отже, передпосівна інокуляція насіння сої була ефективною при застосуванні різних штамів *Br. japonicum* проти необробленого контролю. В усіх варіантах сумісне застосування бактеризації та ретардантів збільшувало продуктивність рослин (Таблиця 6.9)

Таблиця 6.9.

Структура урожаю сої сортів Подільська 1 та Агат за інокуляції та ретардантів (середні дані за 2004-2006 рр.)

Варіант/ Показник		Кількість бобів на рослині, шт.	Маса 1000 насінин, г	Урожай, ц/га
Сорт Подільська 1	Контроль	16,3±0,64	130,3±0,42	20,8±0,84
	634 б	*21,6±0,82	*142,5±0,70	*26,6±1,22
	71 т	*22,8±0,34	*145,2±0,22	*28,0±1,13
	М 8	*21,5±0,83	*140,5±0,44	*26,2±1,33
	71т+ХМХ 0,5%	**28,4±0,78	**152,1±0,86	**30,8±1,62
	М8+0,3%-й Декстрел	**30,2±1,12	143,6±0,32	**32,0±1,43
Сорт Агат	Контроль	12,2±0,72	169,5±0,10	16,9±1,65
	634 б	*15,7±0,88	*183,2±0,14	*20,3±1,24
	634б+0,5% ССС	**19,9±0,53	185,2±0,83	**24,13±1,7

Примітки: 1. \* – різниця достовірна при  $P \leq 0,05$  до контролю;

2. \*\* – до штаму 634б.



Найбільший приріст урожаю отримано від застосування штамів М8 та 0,3%-го декстрелу і 71т штаму і 0,5%-го хлормекватхлориду для сорту Подільська 1 та штаму-стандарту 634б і 0,5%-го хлормекватхлориду та штаму М8 та 0,3%-го декстрелу для сорту Агат.

За обсягами виробництва олії соя в Україні вона займає третє місце після соняшникової та кукурудзяної. Зі збільшенням використання соєвої олії набуває важливого значення підвищення її якості. Разом з тим, в літературі не зустрічається інформація про вплив регуляторів росту на вміст олії в насінні білково-олійних культур, її хімічний склад та якісні характеристики. В небагаточисельних джерелах розглядається вплив регуляторів росту на олійні культури. Відомо, що дія хлормекватхлориду і суміші трептолему та хлормекватхлориду виявилася позитивною на вміст олії у соняшника [180], льону олійного, [61], маку олійного [161].

Аналіз вмісту олії в насінні сої свідчить, що інокуляція трьома застосованими штамми *B. japonicum* 634б, 71т, і М8 достовірно не впливала на її вміст в насінні, тоді як обробка декстрелом та хлормекватхлоридом на фоні інокуляції штамми 71т та М8 призводила до її збільшення (Рисунок 6.1).

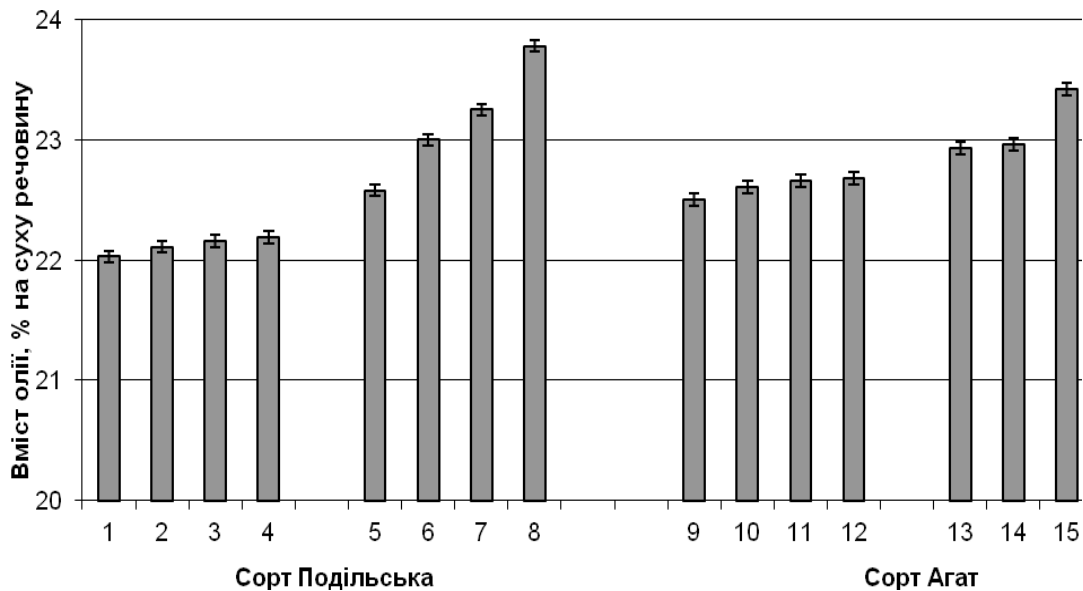


Рисунок 6.1. Дія штамів та ретардантів на вміст олії в насінні сої сортів Подільська 1 (1–8): 1– контроль; 2 – штам 634 б; 3 – штам 71т ; 4 – штам М8; 5 – 634б+0,5% ССС; 6 – 71т +0,5% ССС; 7 – М 8+0,5% ССС; 8 – М8+0,3%-й декстрел; та Агат (9 –15) 9 – контроль; 10 – штам 634 б; 11 – штам 71т ; 12 – штам М8; 13 – 634б+0,5% ССС; 14 – 71т+0,5% ССС; М 8+0,5% ССС. Середні дані за 2004-2006 рр.

Відомо, що ліолева кислота є незамінною поліненасиченою жирною кислотою, антагоністом холестерину, а синтезована з неї арахідонова кислота є попередником ейкозаноїдів – великої групи біологічно активних речовин з широким спектром біологічної дії. Ліноленова – відіграє важливу роль у кисневому обміні нервових клітин, але в харчовій олії погіршує її смакові якості, тому бажаною є олія з мінімальною її кількістю. В ряді досліджень показано, що застосування ретардантів призводить до зміни профілю жирних кислот та співвідношення ненасичених і насичених жирних кислот. Зокрема, відмічається збільшення в соняшниковій та ріпаковій олії зазначеного співвідношення за дії хлормекватхлориду [177,180].

Таблиця 6.10

Вміст жирних кислот в олії сої за дії інокуляції штамів *Bradyrhizobium japonicum* та ретардантів сортів Подільська 1 та Агат ( %)

Показник сорт Подільська 1		16:0	18:0	18:1	18:2	18:3	20:0	Сума Насичених	Сума ненасичених	Ненасичені/ насичені
2005 р.	Контроль	9,69±0,04	4,53±0,02	20,22±0,03	55,01±0,03	10,23±0,03	0,32±0,01	14,54	85,46	5,88
	6346	9,47±0,02	4,28±0,06	*19,56±0,04	55,79±0,03	10,51±0,02	0,39±0,02	14,14	85,86	6,07
	6346+0,5% CCC	9,36±0,03	4,25±0,02	19,87±0,02	56,25±0,04	**10,05±0,02	0,22±0,02	13,83	86,17	6,23
	71Г	*9,42±0,02	4,25±0,03	20,19±0,04	*56,33±0,02	9,55±0,02	0,24±0,01	13,92	86,07	6,18
	71Г+0,5% CCC	9,34±0,04	4,21±0,02	**19,44±0,02	**57,61±0,02	**9,18±0,02	0,22±0,01	13,77	86,23	6,26
	М 8	9,41±0,05	4,40±0,03	19,35±0,04*	*56,20±0,02	10,40±0,01	0,23±0,01	14,04	85,96	6,12
	М 8+0,5% CCC	9,18±0,03	4,49±0,04	19,23±0,02	**57,19±0,03	9,79±0,02	0,12±0,01	13,79	86,21	6,25
	М 8+0,3% Декстрел	9,10±0,03	**3,75±0,02	**19,32±0,03	**57,31±0,03	10,36±0,03	0,15±0,01	13,00	86,99	6,69
2006 р.	Контроль	9,80±0,04	3,98±0,03	18,58±0,04	57,29±0,04	10,23±0,04	0,12±0,01	13,90	86,10	6,19
	6346	9,70±0,03	3,94±0,03	18,18±0,04	57,90±0,03	10,16±0,02	0,13±0,02	13,77	86,24	6,26
	6346+0,5% CCC	9,36±0,02	3,63±0,01	18,66±0,02	*58,47±0,04	9,75±0,01	0,13±0,02	13,12	86,88	6,62
	71Г	9,40±0,03	3,85±0,04	18,32±0,04	**57,77±0,05	10,52±0,02	0,14±0,01	13,39	86,61	6,47
	71Г +0,5% CCC	9,22±0,04	3,90±0,04	18,37±0,02	**58,67±0,04	9,70±0,03	0,14±0,02	13,26	86,74	6,54
	М 8	9,61±0,03	3,95±0,03	*17,63±0,04	*58,53±0,02	10,14±0,05	0,13±0,01	13,69	86,30	6,30
	М 8+0,5% CCC	9,38±0,03	3,83±0,04	18,49±0,04	**58,60±0,03	9,66±0,02	0,14±0,01	13,35	86,75	6,50
	М8+0,3% Декстрел	**8,50±0,01	3,38±0,02	**19,62±0,04	**59,00±0,03	**9,36±0,04	0,15±0,01	12,03	87,98	7,31

1. \* – різниця достовірна при  $P \leq 0,05$  до контролю;

2. \*\* – до штаму 6346.

Хроматографічний аналіз соєвої олії дозволив встановити наявність пальмітинової (C16:0), стеаринової (C18:0), олеїнової (C18:1), лінолевої (C18:2), ),  $\alpha$ -лінолевої (C18:3) та арахінової (C20:0) вищих жирних кислот [4].

Проведені нами дослідження вказують на зміни вмісту і співвідношення вищих жирних кислот і в соєвій олії за дії інокуляції та ретардантів (Таблиця 6.10). Аналіз отриманих даних свідчить про збільшення співвідношення нененасичені/насичені жирні кислоти за сумісного впливу штамів та ретардантів, що є важливим показником соєвої олії. Зміни співвідношення вищих жирних кислот *Bradyrhizobium japonicum* 634б, 71т, М 8 з наступною обробкою рослин відбувалися за рахунок збільшення вмісту незамінної лінолевої та за зменшення пальмітинової і стеаринової кислот [39].

Встановлено, що в дослідному варіанті із використанням ретарданта залишкова кількість хлорекватхлориду складала 0,006 мг/кг при допустимій нормі 0,1мг/кг (State Sanitary Rules and Regulations (8.8.1.2.3.4.-000-2001) in Ukraine). Отже, запропонований регламент застосування хлорекватхлориду не призводить до накопичення надлишкових кількостей препарату в насінні.

Таким чином, застосування хлорекватхлориду та декстрелу на фоні інокуляції позитивно впливали на профіль жирних кислот, збільшуючи співвідношення ненасичені / насичені жирні кислоти. Найбільш якісну соєву олію отримано від застосування 0,3%-го декстрелу та 0,5%-го хлорекватхлориду на фоні інокуляції відповідно штамом М8.

**6.2. Вплив ретардантів на урожайність та якість продукції овочевих пасльонових і технічних культур.** Отримані нами експериментальні дані свідчать про значну роль морфологічної та мезоструктурної складових донорно-акцепторної системи рослин томатів за дії ретардантів. Встановлено, що ретарданти різної хімічної будови проявляли різну ефективність впливу на морфогенез, накопичення та перерозподіл вуглеводів та елементів живлення між органами рослини. Зокрема, застосування триазолпохідного препарату фолікуру на помідорах призводило до більш значимих анатомо - морфологічних змін при формуванні листкового апарату у порівнянні з етиленпродуцентом есфоном: показники кількості листків, маси, площі листкової поверхні та листковий індекс у цьому варіанті дослідів були більш високими. Аналогічно змінювалися і мезоструктурні показники листків – товщина листка, основної фотосинтетичної тканини хлоренхіми, розміри асиміляційних клітин стовпчастої та губчастої паренхіми за дії фолікуру збільшуються [90,91]. Отже, обробка рослин томатів 0,025 %-им фолікуром у порівнянні з 0,05 %-им есфоном сприяла формуванню більш потужної донорної сфери рослин томатів, посиленню фотосинтетичної активності як одиниці площі листків, так і рослини в цілому, збільшенню депонування фотоасимілятів та елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослини з наступною активною реутилізацією цих речовин на потреби карпогенезу.

Аналіз дії ретардантів різних типів на продуктивність томатів свідчить, що обробка рослин триазолпохідним препаратом фолікуром зумовлювала підвищення врожайності культури внаслідок збільшення середньої маси одного плоду (Таблиця 6.11).

Слід відмітити, що при застосуванні препаратів достовірно збільшувалася загальна кислотність у всіх дослідних варіантах, при цьому підвищувався вміст цукрів та зменшувався вміст аскорбінової кислоти під впливом фолікуру і відбувалося зниження вмісту цукрів за дії есфону у порівнянні з контролем. Разом з тим, коливання вмісту якісних показників томатів під впливом препаратів знаходяться в межах типових для даної культури значень, що не призводило до суттєвих змін у якості продукції.

Таблиця 6.11.

Вплив ретардантів на урожайність та якість продукції томатів в умовах польового дослідження (середні дані за 2015-2017рр).

Показники	Контроль	0,05 %-й Есфон	0,025%-й Фолікур
Урожайність, т/га	68,16±1,71	67,01±1,51	*87,78±1,69
Маса плодів з одного куща, кг	1,61±0,03	1,57±0,03	*2,08±0,04
Кількість плодів на одному кущі, шт.	35,41±1,07	33,48±1,24	36,41±1,29
Маса одного плоду, г	41,54±1,05	43,33±1,18	*51,15±1,21
Вміст аскорбінової кислоти, мг/100 г	26,38±0,82	26,59±0,73	*22,95±0,58
Титрована кислотність, мг/100 г	0,58±0,02	*0,69±0,02	*0,81±0,02
Відновлюючі цукри, % на масу сирої речовини	0,95±0,02	*1,13±0,03	*1,27±0,03
Сахароза, % на масу сирої речовини	0,68±0,01	*0,35±0,01	0,69±0,02
Сума цукрів, % на масу сирої речовини	1,65±0,03	*1,49±0,04	*1,94±0,05

Примітка. \* – різниця достовірна при  $p \leq 0,05$ .

Встановлено позитивний вплив ретарданту фолікуру (діюча речовина- тебуконазол) на морфогенез та продуктивність перцю солодкого. Зокрема, зростала кількість плодів на рослині, маса окремого плоду та всіх плодів на рослині, і як наслідок - загальна урожайність плодів (Таблиця 6.12).

Таблиця 6.12

Вплив гібереліну та фолікуру на урожайність перцю солодкого сорту Антей

Показник	Контроль	Фолікур (0,025%-й)
Кількість плодів,шт	5,8±0,29	*6,6±0,33
Маса плодів з однієї рослини, г	498,2±24,9	*626,8±31,3
Маса плоду,г	85,8±4,2	93,5±4,6
Загальна урожайність плодів з ділянки, т/га	32,8±1,6	*41,7±2,1

Примітка.\*- середні значення за 2013-2015р.р. (різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ )

Встановлено, що застосування 0,025%-го паклобутразолу в період бутонізації у картоплі призводило до уповільнення ростових процесів, яке супроводжувалося зменшенням площі листової поверхні з одночасною перебудовою мезоструктури листків. Відбувалося потовщення листків внаслідок розростання стовпчастої хлоренхіми, збільшувалася кількість та площа продохів на листках. Сортові особливості картоплі суттєво впливали на урожайність: найбільше збільшення урожаю відмічалось у пізньостиглих сортів. Для ранньостиглих та середньостиглих сортів стійкого збільшення урожайності не спостерігалось, однак стабільно зростала кількість бульб у кущі [215].

На рослинах цукрового буряка з'ясовано, що обробка рослин 0,025%-м паклобутразолом в період утворення 14-16 і 38-40 листків підвищує урожайність коренеплодів на 22% і цукристість на 1%. При цьому зменшується співвідношення мас сухої речовини гички і коренеплоду. Це свідчить про підвищення показника господарської ефективності урожаю. Встановлено, що обробка рослин цукрового буряка на першому році розвитку 0,3%-м декстрелом, 0,025%-м і 0,05%-им паклобутразолом призводить до підвищення насінневої продуктивності насінників при висадковому способі вирощування і збільшення маси плодів найменшої фракції. Застосування за цією технологією 0,3%-ого декстрелу призводить до підвищення енергії проростання і схожості всіх фракцій насіння [203].

**6.3. Дія ретардантів на урожайність та якість продукції ягідних культур.** Застосування хлорхолінхлориду на насадженнях чорноплідної горобини, малини і суниць на ранніх етапах розвитку рослин (до квітання) по - різному впливало на урожайність і якість продукції вказаних культур [101]. Спостереження за розвитком контрольних і дослідних рослин чорноплідної горобини показало, що ретардант в застосованих концентраціях суттєво не впливав на тривалість окремих фенофаз. В рік обробки і на наступний після обробки рік відмічалася повна ідентичність термінів вегетації, бутонізації, цвітіння і плодоношення. Єдиною відмінністю було те, що в рік застосування препарату спостерігалось запізнення дозрівання плодів в усіх дослідних варіантах на чотири - шість днів. Встановлено прямий вплив хлорхолінхлориду на інтенсивність росту плодів чорноплідної горобини. Обробка 1,2%-ним ССС призводила до уповільнення темпів росту плодів у порівнянні з контролем і, у кінцевому підсумку, до дрібноплідності (Таблиця 6.13).

Оцінка якості плодів чорноплідної горобини у рік застосування препарату і у наступний після обробки рік показала, що препарат викликав ряд змін у хімічному складі і продуктивності насаджень. Двохрічні дані свідчать про те, що обприскування ретардантом викликало явище дрібноплідності, зниження середньої маси плодів і грон по всіх варіантах досліду і як наслідок - зменшення урожайності. Явище дрібноплідності, більш пізні дозрівання плодів при обробці насаджень хлорхолінхлоридом супроводжувалося зменшенням вмісту цукрів, аскорбінової кислоти, зростанням загальної кислотності плодів. Аналогічне гальмування розвитку плодів груші при обробці дерев під час квітання 0,1%-ним розчином паклобутразолу відмічалось у роботі [19]. Ретардант гальмував розвиток зародкового мішку, що і стало причиною уповільнення розвитку плодів. Відомо, що зародковий мішок є місцем синтезу гіберелінів, і гальмування плодоутворення паклобутразолом було пов'язане із блокуванням синтезу цих фітогормонів.

Суть застосування хлорхолінхлориду на насадженнях малини полягає в тому, щоб тимчасово призупинити інтенсивний ріст пагонів заміщення і порості і поліпшити за рахунок цього світловий режим і живлення пагонів плодоносних. Запропонована нами технологія застосування ретарданту передбачає двохкратну обробку пагонів заміщення 1,2%-ним хлорхолінхлоридом при витраті 1100 л/га робочого розчину двічі: перший раз - по висоті пагонів заміщення 15-20см (кінець квітня - початок травня), і другий раз - по висоті пагонів заміщення 40 - 45см (через 2 тижні після першої обробки). Дослідження показали, що застосування 1,2%-ного хлорхолінхлориду призводить до суттєвого збільшення врожайності виробничих насаджень малини сорту Новость Кузьміна і Новокитаївська як у рік обробки, так і у наступний після обробки рік [101]. Хлорхолінхлорид в застосованих концентраціях

сприяв накопиченню цукрів в ягодах малини і не здійснював помітного впливу на накопичення цукрів ягодами суниць (Таблиця 6.14). Дані про вплив ретарданту на інші якісні показники продукції свідчать про специфічність його впливу. В рік застосування препарат по - різному впливав на розміри і вагу ягід. В дослідях з малиною не спостерігалось дрібноплідності і зменшення ваги ягід. У суниць (сорт Київський ранній), аналогічно культурі чорноплідної горобини, спостерігалось зменшення розмірів ягід та їх ваги

Хлорхолінхлорид не впливав на загальну кислотність ягід малини. Для ягід суниці зменшення цього показника відмічено при застосуванні високих концентрацій препарату - 1,2 і 2,4 %. У цієї ж культури зменшувався вміст аскорбінової кислоти в ягодах, що чітко корелювало із збільшенням концентрації ретарданту. Зменшення вмісту аскорбінової кислоти в ягодах малини помітно проявлялося при збільшенні концентрації препарату з 0,6 до 1,2 %. Подальше збільшення концентрації вдвічі ( з 1,2 до 2,4 %) практично не впливало на вміст аскорбінової кислоти.

Таким чином, зміна архітекτονіки насаджень малини ретардантом внаслідок гальмування росту пагонів заміщення призводить до поліпшення світлового режиму плодоносних пагонів, відкритого розташування квітів і ягід, є ефективним засобом підвищення урожайності цієї культури.

Для запропонованого нами способу обробки насаджень малини хлорхолінхлоридом питання про залишкові кількості ретарданту в ягодах суттєво спрощується. Для цієї культури немає потреби суцільної обробки насаджень робочими розчинами - підвищення продуктивності рослин відбувається при обробці препаратом молодих пагонів заміщення, які будуть плодоносити тільки на наступний після обробки рік. Така вибіркова обробка може бути легко проведена на малині внаслідок біологічних особливостей цієї культури. Цикл розвитку надземної частини малини двохрічний - весною плодоносні пагони, що перезимували, вже не ростуть, а плодоносні гілочки з листками починають на них утворюватися з висоти 40 - 60 см при загальній довжині пагона 1,5-2 м. В той же час з бруньок кореневища починають розвиватися однорічні пагони заміщення, які обробляються хлорхолінхлоридом по висоті 15-20 і 40-50 см.

Таким чином, вегетативні пагони просторово відділені від тієї частини плодоносного пагона, де розташоване листя, що зводить до мінімуму кількість препарату, який попадає на плодоносний пагін і ймовірність накопичення ССС в ягодах. Разом з тим, при застосуванні даного способу обробки насаджень малини ретардантом, ми вважали за необхідне проконтролювати вміст залишкових кількостей хлорхолінхлориду в ягодах, оскільки залишається можливість часткового проникнення препарату через перидерму нижньої частини плодоносного пагона і через ґрунт за рахунок попадання на нього робочого розчину при обприскуванні. Одержані нами дані свідчать, що при обробці хлорхолінхлоридом насаджень малини запропонованим методом (обприскування 1,2%-ним розчином пагонів заміщення на ранніх етапах розвитку) препарат в ягодах не накопичується. На хроматограмах проявлялися ендогенні холіни із значенням  $R_f$  0,44 і була відсутня специфічна реакція з 11%-ною фосфорно-молібденовою кислотою і 1%-ним хлористим оловом в зоні розташування хлорхолінхлориду [108].

За розробленою для хлорхолінхлориду схемою нами було випробувано також етиленпродуценти - кампозан, декстрел і 2-ХЕФК. Перспективність застосування створених на основі 2-хлоретилфосфонової кислоти препаратів очевидна, оскільки їх дія реалізується через етилен - нативний продукт обміну речовин. Встановлено суттєве зростання урожайності малини під впливом застосованих препаратів Збільшення урожайності рослин малини при застосуванні етиленпродуцентів не супроводжувалося погіршенням якості продукції ні в рік обробки, ні наступного після обробки року. Результати проведеної незалежної експертизи залишкових кількостей препарату декстрелу в ягодах малини

Таблиця 6.13

Вплив хлорхолінхлориду на урожайність і якість продукції чорноплідної горобини.

Концентрація хлорхолінхлориду, %	Урожайність одного куща, кг			Маса ягоди, г		
	1982р. - пряма дія	1983р. - післядія	1983р. - пряма дія	1982р. - пряма дія	1983р. - післядія	1983р. - пряма дія
Без обробки - Контроль	5,62±0,24	4,70±0,32	4,70±0,23	1,02±0,053	0,94±0,041	0,94±0,041
0,6	*4,83±0,12	—	—	*0,78±0,048	—	—
1,2	*4,80±0,15	3,90±0,34	*3,60±0,34	*0,80±0,051	0,87±0,060	*0,81±0,048
2,4	*4,83±0,21	—	—	*0,82±0,042	—	—

Концентрація хлорхолінхлориду, %	Маса грона, г			Сума цукрів, % (1982р.)	Аскорбінова кислота, мг (1982р.)	Загальна кислотність, % (1982р.)
	1982р. - пряма дія	1983р. - післядія	1983р. - пряма дія			
Без обробки - Контроль	21,20±3,52	20,60±2,43	20,60±2,43	8,1±0,02	22±0,1	4,26±0,01
0,6	17,90±1,96	—	—	*6,2±0,03	*18±0,2	4,26±0,03
1,2	17,82±2,03	18,20±2,54	17,20±2,13	*6,2±0,02	*17±0,3	*4,31±0,02
2,4	17,19±2,19	—	—	*6,2±0,04	*18±0,1	*4,58±0,04

Примітка : \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$

Таблиця 6.14

Вплив хлорхолінхлориду на масу ягід малини і суниць, загальну їх кислотність, вміст аскорбінової кислоти та цукрів.

Концентрація хлорхолінхлориду, %	Малина, сорт Новость Кузьміна					
	Маса ягід, г			Загальна кислотність, %	Аскорбінова кислота, мг %	Сума цукрів, %
	1982р.	1983р.	1983р. (післядія)			
	1982р.					
Без обробки - контроль	2,38±0,21	2,21±0,12	2,21±0,12	4,45±0,04	21,0±0,1	7,62±0,04
0,6	2,41±0,24	—	—	4,38±0,03	*18,5±0,1	*7,79±0,03
1,2	2,36±0,19	2,20±0,07	2,24±0,14	4,41±0,01	*11,5±0,2	*7,75±0,05
2,4	2,48±0,23	—	—	*4,42±0,02	*11,8±0,3	*7,78±0,01
Концентрація хлорхолінхлориду, %	Суниці, сорт Київська рання					
	Маса ягід, г		1983р. (післядія)	Загальна кислотність, %	Аскорбінова кислота, мг %	Сума цукрів, %
	1982р.	1983р.				
	1982р.					
Без обробки - контроль	7,55±0,77	6,98±0,64	6,98±0,64	2,05±0,037	80,0±0,2	8,44±0,02
0,6	—	—	—	—	—	—
1,2	*5,49±0,69	7,10±0,24	7,10±0,24	*1,68±0,025	*70,0±0,1	8,43±0,04
2,4	*5,35±0,58	6,92±0,37	6,92±0,37	*1,61±0,019	*56,0±0,3	*8,55±0,03

Примітка : \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$



свідчать, що при застосуванні препарату для гальмування росту вегетативних пагонів малини у запропонованих нами регламентах, на протязі всього періоду збору врожаю препарат в ягодах був повністю відсутній [74].

Гальмування лінійного росту пагона при одночасній перебудові мезоструктури листка за дії фолікуру сприяло посиленню синтезу нестроуктурних вуглеводів та накопиченню їх у вегетативних органах рослин агрусу, що підвищувало резерв вуглеводів для потреб формування і росту плодів (див.табл.3.3). Результати вивчення впливу фолікуру на вміст азоту, фосфору і калію в листках та пагонах агрусу протягом онтогенезу свідчить, що препарат викликає суттєві зміни у накопиченні цих елементів. За дії фолікуру відбувалося збільшення вмісту азоту, фосфору та калію в тканинах листків та пагонів рослин агрусу (див. табл. 4.1), що сприяло зростанню урожайності культури (Таблиця 6.15).

Таблиця 6.15.

Вплив фолікуру на урожайність агрусу сорту Машенька (середні дані за 2015-2017 рр.)

Варіант/ Показники	Урожай, т/га	Урожайність З куща, кг	Кислотність, %	Аскорбінова кислота, %	Сума цукрів, %
Контроль	14,2±0,08	2,9±0,92	1,90±0,15	20,8±0,70	7,40,05
Фолікур	*18,3±0,05	*3,7±0,07	2,2±0,19	*24,2 ± 0,51	*9,0± 0,0 7

Примітка: \* - різниця достовірна при  $P \leq 0,05$ .

Важливими показниками ефективності застосування ретарданту є якісні характеристики продукції - вміст аскорбінової кислоти, суми цукрів та загальної кислотності. Отримані результати свідчать, що застосування фолікуру призводить до підвищення показників вмісту аскорбінової кислоти та цукрів в ягодах, що є показником покращення якості продукції. Незначне збільшення кислотності ягід знаходиться в межах коливань, які є типовими для агрусу за різних кліматичних умов вирощування.

Отже, застосування ретардантів різних типів є ефективним для оптимізації продуктивності та покращення продукції ягідних культур.

## ВИСНОВКИ

1. Вплив ретардантів на рослини сільськогосподарських культур опосередкований перебудовою донорно - акцепторних відносин, які визначаються глибокими змінами гормонального комплексу, швидкості росту та морфогенезу, мезоструктури листків та функціонування фотосинтетичного апарату, накопиченням, тимчасовим депонуванням та перерозподілом потоків асимілятів і мінеральних речовин між органами рослини.

2. Уповільнення швидкості росту пагонів під впливом ретардантів різної хімічної будови визначається суттєвою перебудовою гормонального комплексу стебла. Відбувається значне зменшення активності вільних гіберелінів, в той час як введення екзогенної гіберелової кислоти суттєво підвищувало цю активність. Вплив ретардантів на інтенсивність ростових процесів та анатомо - морфологічну будову пагонів не обмежується тільки антигібереліновою дією препаратів, а характеризується змінами всього гормонального комплексу, складною взаємодією його компонентів. Не спостерігалось прямої залежності між вмістом індолілоцтової кислоти та цитокінінів і гальмуванням ростових процесів, однак під впливом ретардантів зменшення інтенсивності росту супроводжувалося збільшенням вмісту цитокінінів при одночасному зменшенні вмісту ІОК в тканинах стебла. Не встановлено чіткої залежності між застосуванням ретардантів та вмістом абсцизової кислоти – для різних культур та за дії різних препаратів зміни мали протилежний характер. Разом з тим, відмічено зменшення показника відношення суми індолілоцтової кислоти, гіберелінів та цитокінінів до вмісту абсцизової кислоти за дії ретарданта паклобутразолу.

3. Ретарданти різних типів викликали зміни у гормональному комплексі листків. За дії препаратів не спостерігалось прямої залежності між вмістом ІОК та гальмуванням ростових процесів, при цьому відбувалося зменшення вмісту активної форми цитокінінів - зеатину у порівнянні з контролем. За дії ретардантів зменшувалося співвідношення цитокініни/ІОК при одночасному збільшенні вмісту антагоністу цих фітогормонів - абсцизової кислоти. Активність вільних гіберелінів була більш низькою у порівнянні з контролем. Такі зміни гормонального комплексу сприяли змінам активності маргінальних меристем листків рослин широкого спектру сільськогосподарських культур.

4. Потужність акцепторної зони суттєво впливала на особливості утворення і функціонування листкового апарату. Якщо в якості акцептора асимілятів виступають лише процеси вегетативного росту (пагони малини), застосування ретардантів призводило до зменшення маси та площі листкової поверхні пагона, зменшення числа хлоропластів в клітинах хлоренхіми. При цьому спостерігалась важлива закономірність: об'єм клітини, що відповідає одному хлоропласту на протязі всього періоду досліджень під впливом ретардантів був значно більшим, ніж у контролі, що свідчить про значні метаболічні, енергетичні та інформаційні зміни взаємозв'язків пластоми та цитоплазми. При цьому збільшувався показник відношення “ маса сухої речовини листків / маса сухої речовини стебла”, що створювало передумови для накопичення надлишку неструктурних вуглеводів (крохмалю) в проміжних фондах різних рівнів. Внаслідок цього зменшується частка використання продуктів фотосинтезу на процеси вегетативного росту. Обмеження донорної функції листків за дії ретардантів зумовлене також суттєвим збільшенням дихальних витрат.

У рослин, де акцепторна сфера не обмежена лише вегетативним ростом, але включає в себе і процеси карпогенезу (ріпак озимий, соя, соняшник, льон олійний, мак олійний, томати) під впливом ретардантів маса листків та загальна площа листкової поверхні зростали внаслідок посиленого галуження стебла. Збільшувалась товщина шару хлоренхіми і зростала фотосинтетична активність одиниці поверхні листка, що створює передумови для підвищення урожайності сільськогосподарських культур.

5. Застосування ретардантів призводить до більш інтенсивного накопичення неструктурних вуглеводів (цукрів і крохмалю) у вегетативних органах рослин в період

плодоношення з наступною активною реутилізацією цих речовин на потреби формування і росту плодів. Стебло відіграє важливу роль тимчасового депо асимілятів, яка посилюється під впливом препаратів з антигібереліновим механізмом дії. У другу половину періоду плодоношення вміст неструктурних вуглеводів у стеблі та коренях зменшується внаслідок їх реутилізації на процеси карпогенезу.

Уповільнення росту вегетативних неплодоносних пагонів (малина) супроводжується зменшенням вмісту суми цукрів, редукуючих цукрів і сахарози на протязі всього періоду росту рослин при одночасному зростанні вмісту крохмалю. Таким чином, вільні цукри, які в нормі транспортуються до акцепторних зон, під впливом ретарданту інтенсивніше полімеризуються, утворюючи запасний крохмаль. Контроль за фотосинтезом при зменшенні “запиту” на асиміляти основним акцептором – ростучим пагоном, здійснюється за механізмом зворотнього зв’язку. Цей зв’язок опосередкований ефекторним впливом надлишку крохмалю і змінами в балансі фітогормонів – накопиченням абсцизової кислоти і зменшенням активності і вмісту в тканинах листка гіберелінів і ауксинів.

6. За дії ретардантів відбуваються значні зміни вмісту і співвідношення елементів мінерального живлення в тканинах дослідних рослин. Відбувається зменшення співвідношення одновалентних і двохвалентних катіонів внаслідок уповільнення надходження в тканини калію і збільшення вмісту кальцію в пагонах малини. Підвищується вміст азоту і посилюється утворення білка у вегетативних органах кущових ягідних культур, при цьому регуляція обміну сполук азоту під впливом ретардантів опосередкована змінами донорно – акцепторних відношень. Зменшення ємності акцепторної зони рослин чорноплідної горобини за дії хлормекватхлориду у другій половині вегетації внаслідок дрібноплідності плодів сприяло уповільненню відтоку азотистих сполук і збільшенню їх концентрації у вегетативних органах рослини. Збільшення навантаження урожаєм рослин агрусу за дії фолікуру сприяло відтоку азотовмісних сполук, фосфору і калію з вегетативних органів рослини до плодів. Встановлено суттєву роль стебла і коренів у тимчасовому накопиченні елементів живлення в рослинах та інтенсивне використання цих елементів на процеси карпогенезу.

7. Застосування ретардантів паклобутразолу та хлормекватхлориду у фазу бутонізації рослин сої на фоні передпосівної бактеризації насіння високоефективними штамми *Bradyrhizobium japonicum* призводить до корекції донорно - акцепторних відносин в рослині, сприяє формуванню більш потужної донорної сфери, посиленому формуванню соєво - ризобіальних комплексів та підвищенню їх азотфіксувальної активності. Використання ретардантів на фоні штамів *B. japonicum* сприяло активізації нітрогеназного комплексу та нітратредуктази в листку у фазу цвітіння та зменшенню її у фазу формування бобів. У варіантах з сумісним використанням штамів *B. japonicum* та ретардантів у рослин посилювалася нітрогеназна активність та зміщувався пік активності на більш пізній етап онтогенезу. Внаслідок посиленого галуження стебла і закладання більшої кількості квітів і бобів, формування більшої листової поверхні та зростання фотосинтетичної активності одиниці площі листка, покращення азотного живлення внаслідок оптимізації нітрогеназної та нітратредуктазної активності, спільне застосування бактеризації насіння бульбочковими бактеріями та паклобутразолу призводить до підвищення продуктивності культури.

8. Перебудова донорно - акцепторних відносин за дії ретардантів, зміни у формуванні і функціонуванні фотосинтетичного апарату, особливості накопичення асимілятів та їх розподіл між органами рослини суттєво впливали на урожайність рослин сільськогосподарських культур.

Для рослин олійних культур (ріпак озимий, соя, льон олійний, мак олійний) відмічалася формування більш потужного фотосинтетичного апарату внаслідок посилення галуження стебла, утворення більшої кількості листків, збільшення маси листків та площі листової поверхні, оптимізації мезоструктури, зростання хлорофільного та листового індексів рослини. Наслідком таких змін було зростання чистої продуктивності фотосинтезу та підвищення урожайності культур, покращення якості продукції. Перспективним для

оптимізації продукційного процесу олійних культур виявилось спільне застосування сумішей ретардантів з синтетичними стимуляторами росту (емістим С, трептолем). Ретарданти викликали аналогічні морфологічні, анатомічні та фізіологічні зміни і у овочевих пасльонових культур – перцю солодкого, томатів, картоплі, що також призводило до зростання урожайності. Обробка ретардантами різної хімічної будови рослин цукрового буряка в період утворення 14-16 і 38-40 листків підвищувала урожайність коренеплодів та вміст цукру в них. Така обробка призводила на наступний рік до зростання насінневої продуктивності маточників при висадковому способі вирощування, а також до підвищення енергії проростання і схожості всіх фракцій насіння.

Застосування ретардантів на рослинах ягідних культур призводило до протилежних ефектів. Відмічалось зменшення урожайності внаслідок явища дрібноплідності у чорноплідної горобини та суниць, однак достовірно зростала урожайність агрусу. У рослин малини обробка кущів на ранніх етапах розвитку ретардантами викликала суттєве зростання урожайності за рахунок зміни архітекtonіки насаджень, уповільнення темпів росту пагонів заміщення, поліпшення умов існування плодоносних пагонів та відкритого розташування квіток і ягід. При застосованих регламентах обробки рослин сільськогосподарських культур ретардантами залишкові кількості препаратів не перевищували встановлених норм.

9. Застосування гібереліну та антигіберелінових препаратів є ефективним прийомом штучної реконструкції донорно - акцепторних відносин в період проростання вегетативних органів запасу (бульб, цибулин, кореневищ) та насіння з різними типами резервних сполук. Використання такого підходу дозволяє встановити роль гормонального фактору в утилізації резервних речовин у гетеротрофну фазу розвитку рослини. За дії паклобутразолу в паростках картоплі значно зменшувався вміст вільних і зростав вміст зв'язаних форм гіберелінів. При цьому одночасно зростав і вміст вільної і зв'язаної форм абсцизової кислоти. Таким чином, рістгальмуюча дія антигіберелінового препарату реалізувалася в першу чергу через зменшення активності вільних гіберелінів в паростках, що дозволяє використовувати обробку бульб картоплі ретардантами для продовження періоду спокою і збереження їх якості. Блокування синтезу гіберелінів ретардантами в насінні олійних культур (соняшник, гарбуз) призводило до зниження активності кислих та лужних ліпаз, уповільнення гідролізу резервної олії, суттєвих змін кислотного числа та числа омилення, йодного числа в олії в період проростання. Гіберелова кислота стимулювала, а ретардант паклобутразол уповільнював використання вільних вищих жирних кислот на процеси морфогенезу. Більш високе значення коефіцієнта використання резервних речовин за дії гібереліну в насінні кукурудзи (резервна речовина крохмаль) та квасолі (резервна речовина білок) визначалося інтенсивнішим гідролізом цих біополімерів. Внаслідок дії ретардантів процеси використання резервних речовин та швидкість проростання уповільнювалися. За умов зменшення синтезу гібереліну під впливом ретардантів рістгальмуючий ефект світла посилювався, що свідчить про те, що гібереліни є активними модифікаторами фоторецепторної системи рослин

## Література

1. Ali, M. T., Iqbal, V., Mushtaq, R., Parray, E. A., & Ibrahim, A. (2017). Effect of plant growth regulators on rooting of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) cuttings. *Journal of pharmacognosy and phytochemistry*, 6 (6), P. 514-516.
2. Altintas, S. (2011). Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato. *African Journal of Biotechnology*, 10(75), 17160-17169.
3. Atkinson, D., & Chauhan, J.S. (1987). The effect of paclobutrazol on the water use of fruit plants at two temperatures. *J. Hort. Sci.*, Vol. 62, № 4, P.421-426.
4. Babych, A.O., & Babych-Poberezhna, A.A. (2011). Selection, production, trade and use of soybeans in the world. Kyiv: Agrarna nauka [in Ukrainian].
5. Bezdudnaya, E.F. (2005). Lipid dynamics in soya seeds and seedlings during germinating. *Visnyk Kharkivskogo natsionalnogo universytetu imeni V. N. Karazina. Seriya:biologiya*, Vol.1-2, №709, 22–27 [in Russian].
6. Bekheta, M. A, Abbas, S., & El-Kobisy O. S. (2008). Influence of Selenium and Paclobutrazole on Growth, Metabolic Activities and Anatomical Characters of *Gerbera jasmonii* L. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, V. 2, № 4, P. 1284-1297.
7. Baranyiova, I., & Klem, K. (2016). Effect of application of growth regulators on the physiological and yield parameters of winter wheat under water deficit. *Plant Soil Environ.*, 62(3), P. 114-120.
8. Blinovskiy, I.K., Sorkina, G.L., & Kalashnikov, D.V. (1991). Ways to increase the efficiency and environmental safety of application of retardants in fruit production. Overview information. Moscow: VNIITEI-agroprom [in Russian].
9. Bonelli, L.E., Monzon, J. P., Cerrudo, A., Rizzalli, R. H., & Andrade, F. H. (2016). Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*, 198, 215–225.
10. Bouchereau, A., Clossais-Besnard, N., & Bensaoud, A. (1996). Water stress effects on rapeseed quality. *Eur. J. Agron.*, Vol. 5, № 1-2, P. 19-30.
11. Budzyński, W., & Ojczyk, T. (1995). The influence of triapentenol used in autumn on wintering, lodging and yielding of winter rape. *Rostl. Vyroba*, Vol. 41, №5, P. 201-205.
12. Buina, O. I., & Rohach, V. V. (2016). Influence of esfonium and chlormequat chloride on formation of photosynthetic apparatus and yield of tomatoes. *Visnyk naukovykh prats' Podilskogo derzhavnogo agrarno-tehnichnogo universitetu*, 24, P.1, 18–23[in Ukrainian].
13. Buta, I.G., & Spaulding, D.W. (1991). Effect of paclobutrazol on abscisic acid levels in wheat seedlings. *J. Plant Growth Regul.*, Vol. 10, №2, 59-61.
14. Carvalho, M. E. A., Castro, C. P. R., Castro, F. M. V., & Mendes, A. C. C. (2016). Are plant growth retardants a strategy to decrease lodging and increase yield of sunflower. *Comunicata Scientiae*, 7(1), 154 -164.
15. Chikov, V. I. (1987). Photosynthesis and assimilate transport. Moscow: Nauka [in Russian].
16. Cook, S. K. (1992). Evaluation of FD4121A as a growth regulator for linseed. *Ann. Appl. Biol.*, 120, № 1, pp. 66–67.
17. De Wit, M., & Pierik, R. (2016). Photomorphogenesis and Photoreceptors. *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications*, 42, 171-186.
18. Derfling, K. (1985). *Plant Hormones*. Moscow: Mir [in Russian].
19. Dheim, M.A., & Browning, Q. (1987). The mode of action of (2RS, 3RS) – paclobutrazol on the fruit set of Doyenne du Comice pear. *J. Hort. Sci.*, № 3, 240-247.
20. Diederichsen, A., & Raney, J.P. (2006). Seed colour, seed weight and seed oil content in *Linum usitatissimum* accessions held by Plant Gene Resources of Canada. *Plant Breed*, Vol. 125, № 4, P. 372–377.
21. Dogonadze, M. Z., Korablyova, N. P., Platonova, T. A., & Shaposhnikov, G. L. (2000). The effect of gibberellin and auxin on the formation of abscisic acid and ethylene at the growth points of

potato tubers at rest and during germination. *Prikladnaya biohimiya i mikrobiologiya*, 36, №5, 588-591 [in Russian].

22. Drozd, I. F. (2011). Features of the influence of meteorological conditions on the formation of economically valuable features in flaxseed oil. *Visnyk Poltavskoyi derzhavnoyi agrarnoyi akademiyi*, № 2, 178-181 [in Ukrainian].

23. Drozd, O.M. (2007). Technology of flax oil growing. *Visnyk agrarnoi nauky*, № 7, 24-26 [in Ukrainian].

24. Espindula, M.C., Rocha, V.S., Souza, L.T., Souza, M.A., & Grossi, M.A.S. (2010). Effect of growth regulators on wheat stem elongation. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 32 (10), 109-110.

25. Fahad, S., Hussain, S., Saud, S., Hassan, S., Ihsan, Z., Shah, A.N., Wu, C., Yousaf, M., Nasim, W., Alharby, H., Alghabari, F., & Huang, J. (2016). Exogenously Applied Plant Growth Regulators Enhance the Morpho-Physiological Growth and Yield of Rice under High Temperature. *Frontiers in Plant Science*, 7, article 1250.

26. Folta, K. M., Pontin, M. A., & Karlin-Neumann, G. (2003). Genomic and physiological studies of early cryptochrome 1 action demonstrate roles for auxin and gibberellin in the control of hypocotyl growth by blue light. *Plant J.*, 36(2), 203–214.

27. Franklin, K. A. (2016). Photomorphogenesis: Plants Feel Blue in the Shade. *Current Biology*, 26(24), R1275–R1276.

28. Fyodorova, A. I. (1982). Phytohormones and tree growth (on an example of larch). Novosibirsk: Nauka [in Russian].

29. Gamburg, K. Z., Rekoslavskaya, N. I., & Shvetsov, S. G. (1990). Auxins in tissue and plant cell cultures. Novosibirsk: Nauka [in Russian].

30. Gavryliuk, M. M., Salatenko, V. N., & Chehov, A. V. (2007). Oil crops in Ukraine. Kyiv: Osnova [in Ukrainian].

31. Gaydash, V. D. Rape (1998). Ivano-Frankivsk: Sivervia LTD [in Ukrainian].

32. Georgobiani, E. L., & Chashishvili, Sh. Sh. (1983). The effect of chlorocholine chloride on the content of forms of phosphorus compounds in the vine shoots. *Soobshch. AN GSSR*, 110, № 2, 377–380 [in Russian].

33. Giulio, C., Ramina, A., Musia, A., & Costa, G. (1981). Metabolism and translocation of  $1.2^{14}\text{C}$  (2-chloroethyl) phosphonic acid in *Prunus persica* (L.) Batsch. *Sci. Hortic. (Neth)*, Vol. 15, № 1, 33-34.

34. Golovatskaya, I. F., & Karnachuk, R. A. (2007). Dynamics of growth and the content of endogenous phytohormones during kidney bean scoto- and photomorphogenesis. *Fiziologiya rasteniy*, 54(3), 461–468 [in Russian].

35. Golik, K. N. (1990) Dark breathing of plants. Kyiv: Naukova dumka [in Ukrainian].

36. Golovko, T. K. (1998). Breathing in the donor - acceptor system of plants. *Fiziologiya rasteniy*, 45, № 4, 632–640 [in Russian].

37. Golunova, L. A. (2013). Regulation of the production process and symbiotic nitrogen fixation of soybean using retardants. Unpublished candidate thesis. Institute of Plant Physiology and Genetics, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].

38. Golunova, L. A. (2015). Effect of chlormequat chloride on the productivity and quality of *Glycine max* L. seeds. *Naukovi zapysky Ternopil'skogo derzhavnogo pedagogichnogo universytetu. Seriya: biologiya*, 62, № 1, 68–72 [in Ukrainian].

39. Golunova, L. A., & Kuryata, V. G. (2016). Regulation of the production process and symbiotic nitrogen fixation of soybean using retardants. Vinnytsya: TOV “Nilan-LTD” [in Ukrainian].

40. Goodvin, T., & Merser, Z. (1986). Introduction to Plant Biochemistry. Vol.2. Moscow: MIR [in Russian].

41. Gorodniy, M. M., & Gonar, O. M. (2006). Applied biochemistry and quality management of crop production. Kyiv: Aristey [in Ukrainian].

42. Greene, D.W. (2010). The development and use of plant bioregulators in tree fruit production. *Acta hortic.*, 884: 31-40.
43. Grodzinskiy, D.M., Phialkova, E. Ju., & Gudkov, I. N. (1985). Radioprotective effect of ethylene with gamma irradiation. *Radiobiologiya*, 25, №2, 212-215 [in Russian].
44. Grytsayenko, Z. M., Ponomarenko, S. P., Karpenko, V. P., & Leontiuk, I. B. (2008). Biologically active substances in plant growing. Kyiv: NICH LAVA [in Ukrainian].
45. Gudkov, I.N. (1985). The effect of phytohormones on the duration of the mitotic cycle in meristem cells. *Plant cell cycle regulation* (pp. 6-25). Kyiv: Nauk. dumka [in Ukrainian].
46. Hage, S., Farooqi, A.H.A., Gupta, M. M., Sangwan, R. S., & Khan, A. (2007). Effect of ethrel, chlormequat chloride and paclobutrazol on growth and pyrethrins accumulation in *Chrysanthemum cinerariaefolium* Vis. *Plant Grow. Regul.*, 51, № 3, pp. 263–269.
47. Hall, A. I. (1977). Assimilate source-sink relationship in *Capsicum annum* L. II. Effect of fruiting and defoliation on the photosynthetic capacity and senescence of the leaves. *Austral. J. Plant Physiol.*, Vol.4, № 5, 771-783.
48. Hedden, P., Croker, S., Rademacher, W., & Jung, J. (1989). Effects of the triazole plant growth retardant BAS 111 W on gibberellin levels in oilseed rape *Brassica napus*. *Physiol. Plant.*, Vol.75, №4, 445-451
49. Hedden, P., & Thomas, S. G. (2016). The Gibberellins. *Annual Plant Reviews*, Vol. 49. John Wiley & Sons.
50. Hornitschek, P., Kohnen, M.V., Lorrain, S., Rougemont, J., Ljung, K., López-Vidriero, I., Franco-Zorrilla J. M., Solano, R., Trevisan, M., Pradervand, S., Xenarios, I., & Fankhauser, Ch. (2012). Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling. *The Plant Journal*, 71(5), 699-711.
51. Humplík, J. F., Turečková, V., Fellner M., & Bergougnoux V. (2015). Spatio-temporal changes in endogenous abscisic acid contents during etiolated growth and photomorphogenesis in tomato seedlings. *Plant Signal Behav.*, 10(8):e1039213.
52. Humpries E.C., & Thorne G.N. (1964). The Effect of Root Formation on Photosynthesis of Detached Leaves. *Ann.Bot.*, Vol.28, № 11, 391-399.
53. Ikrina, M. A., & Kolbin, A. M. (2005). *Plant growth and development regulators*. Vol. 2. Moscow: Himiya [in Russian].
54. Izoda R. Growth inhibiting substances in extracts of dorman flower buds of grape vines. *Bull. Hiroshima Agric.Coll*, Vol.4, P.277-282.
55. Kabachnik, M. I., & Rassiyskaya, P. A. (1946). Research in the field of organophosphorus compounds. *Izv. AN SSSR. Otd. him. nauk*, №4, 403-410 [in Russian].
56. Kalashnikov, V. D. (1989). Development and use of retardant mixtures on apple (Extended abstract of candidate thesis). Moscow [in Russian].
57. Kalinin, F. L. (1984). Physiologically active substances in crop production. Kyiv: Nauk. dumka [in Ukrainian].
58. Kasem, M. M., & Abd El-Baset, M.M. (2015). Studying the Influence of Some Growth Retardants as a Chemical Mower on Ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Journal of Plant Sciences*, 3( 5), 255-258.
59. Kentaro, N., Yoshiaki, S., & Miwako, S. (2003). Deactivation of Gibberellin by 2-oxidation during germination of photoblastic lettuce seeds. *Biosci., Biotechnol. and Biochem.*, 67 (7), 1551–1558.
60. Khader, S. E., & Khan, S. A. (1990). Effect of bioregulators on storage behaviour of potato. *Indian J. Agr. Biochem.*, 3, № 1–2, 43–47.
61. Khodanitska, O. O. (2014). Effect of chlormequat chloride and treptolem on morphogenesis, productivity and fatty acid composition of oil flax seed (Extended abstract of candidate thesis). Uman' National University of Gardening, Uman', Ukraine [in Ukrainian].
62. Kiriziy, D. A., Stasyk, O. O., Pryadkina, G. A., & Shadchyna, T. M. (2014). Photosynthesis. Vol.2. Assimilation of CO<sub>2</sub> and mechanisms of its regulation. Kiev: Logos [in Russian].

63. Kononiuk, G. A. (1980). The effect of XXX on some metabolic processes in spring wheat under conditions of soil flooding. Some features of growth and development of plant in terms of Europe North-East (pp. 55-62). Syktyvkar: VINITI [in Russian].
64. Korablyova, N. P., & Platonova, T. A. (1995). Biochemical aspects of the hormonal regulation of rest and plant immunity. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 31, №1, 103-114 [in Russian].
65. Kots', S. Ya., Morhun, V. V., Patyka, V. F., Datsenko, V. K., Krugova, E. D., Kirichenko, E. V., Mel'nikova, N. N., Myhalkiv, L. M., Malichenko, S. M., Mamenko, P. N., Kiriziy, D. A., Beregovenko, S. K., Tihonovich, I. A., Provorov, N. A., Petrichenko, V. F., & Nadkernichnaya, E. V. (2011). Biological nitrogen fixation. Vol. 2. Legume-rhizobial symbiosis. Kiev: Logos [in Russian].
66. Koutroubas, S. D., & Damalas, C. A. (2015). Sunflower response to repeated foliar applications of Paclobutrazol. *Planta daninha*, 33 (1).
67. Koutroubas, S. D., & Damalas, C. A. (2016). Morpho-physiological responses of sunflower to foliar applications of chlormequat chloride (CCC). *Bioscience Journal*, 32, ( 6), 1493-1501.
68. Kumar, S., Sreenivas, G., Satyanarayana, J., & Guha, A. (2012). Paclobutrazol treatment as a potential strategy for higher seed and oil yield in field-grown *Camelina sativa* L. Crantz. *BSK Research Notes*, 5(1), 13.
69. Kurchiy, B. A. (1991). Ethylene formation from quaternary ammonium salts in the Hoffmann splitting reaction. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 23, №1, 17-23 [in Russian].
70. Kuriata, V.G., Rohach, V. V., Rohach, T. I., & Khranovska, T. V. (2016). The use of antigibberelins with different mechanisms of action on morphogenesis and production process regulation in the plant *Solanum melongena* (Solanaceae). *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 24(1), pp. 230-233.
71. Kuryata, V. G. (1998). The effect of retardants on the mesostructure of raspberry leaves. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 30, № 2, 144-149 [in Russian].
72. Kuryata, V. G. (1998). Histometric analysis of secondary growth of raspberry shoots under the influence of paclobutrazole and dextrel. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 30, № 5, 374-379 [in Ukrainian].
73. Kuryata, V. G. (1999). Physiological and biochemical substantiation of retardants and ethylene producers application to plants of berry cultures. *Physiology and biochemistry of cultural plants*, 31, №2, 93-102 [in Ukrainian].
74. Kuryata, V. G. (1999). Physiological and biochemical mechanisms of action of retardants and ethylene producers on berry plants. Unpublished Doctor thesis. Institute of Plant Physiology and Genetics, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].
75. Kuryata, V. G. (2001). Contemporary ideas about mechanisms of action, translocation and metabolism of retardants and ethylene producers. *Fiziologiya roslyn v Ukraini na mezhi tysyacholit'*. T.1 (Pp. 334-338). Kyiv: NAN Ukrainy [in Ukrainian].
76. Kuryata, V. G. (2009). Retardants are modifiers of hormonal status of plants. Vol. 1. *Fiziologiya roslyn: problemy ta perspektyvy rozvytku* (pp. 565–587), Kyiv: Logos [in Ukrainian].
77. Kuryata, V. G., Berestetskiy, V. A., & Nehretskiy, V. A. (1991). Hormonal status and growth characteristics of raspberry shoots under the influence of gibberellin and retardants. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 23, № 6, 563-569 [in Russian].
78. Kuryata, V.G., & Dabizhuk, T.M. (1989). The effect of retardants on morphogenesis and productivity of raspberry shoots. *Fiziologicheski aktivnye veshchestva*. Vol.21, 89-92 [in Russian].
79. Kuryata, V.G., Dabizhuk, T.M., & Lobov, V.P. (1991). Physiological rationale for the use of dextrel as a retardant. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 23, № 1, 45-51 [in Russian].
80. Kuryata, V. G., Dabizhuk, T. M., Remeniuk, G. L., Berestetskiy, V. A., & Nehretskiy, V. A. (1995). The effect of retardants on hormonal status, leaf mesostructure and raspberry plant growth. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 27, № 5-6, 374-382 [in Russian].
81. Kuryata, V.G., Dabizhuk, T.M., Remeniuk, G.L., & Sogur, L.N. (1989). Changes in the pigment composition and functional activity of the chloroplasts of the developing raspberry leaves



in the retardant effect of ethylene producers. *Fiziologiya rastenyi*, 36, Vol.6, 1096-1102 [in Russian].

82. Kuryata, V.G., Dabizhuk, T.M., & Remeniuk, G.L. (1991). Changes in morphogenesis, dormancy and frost resistance of raspberries under action of retardants. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rastenyi*, 23, № 3, 257-263 [in Russian].

83. Kuryata, V. G., & Golunova, L. A. (2009). Qualitative composition of soybean seeds for the action of retardants. *Nauk. zap. of Ternopil Ped. Univ. Ser. Biologiya*, 41, №4, pp. 96–100 [in Ukrainian].

84. Kuryata V. G., & Golunova, L.A. (2018). Peculiarities of the formation and functioning of soybean-rhizobial complexes and the productivity of soybean culture under the influence of retardant of paclobutrazol. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(3), 98-105.

85. Kuryata, V. G., & Gulyayev, B. I. (1998). The effect of retardants on the content of abscisic acid and gibberelin in hibernating raspberry buds at different stages of the rest period. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rastenyi*, 30, № 1, 30-35 [in Russian].

86. Kuryata, V.G., & Gulyayev, B.I. (1999). Impact of retardants on the stimulation system, morphogenesis and plant growth. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rastenyi*, 31, № 1, 3-12 [in Russian].

87. Kuryata, V. G., & Khodanitska, O. O. (2012). Peculiarities of morphogenesis and production process of *Linum usitatissimum* var. *humile* (Mill.) Pers. plants under the effect of chlormequat-chloride and treptolem. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rastenyi*, 44(6), 522–528 [in Ukrainian].

88. Kuryata, V. G., & Khodanitska, O. O. (2018). Features of anatomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequat-chloride treatment. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 918–926.

89. Kuryata, V. G., & Kravets, O. O. (2016). Action of the esphon on the growth processes and morphogenesis of tomatoes. *Naukovi zapysky Ternopil'skogo natsional'nogo pedagogichnogo universytetu im. Volodymyra Hnatiuka. Ser. Biol.*, 65, № 1, 80–85 [in Ukrainian].

90. Kuryata, V. G., & Kravets, O. O. (2017). Peculiarities of the growth, formation of leaf apparatus and productivity of tomatoes under action of retardants folicur and ethephon. *The Bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series Biology*, 1(40), pp.127-132.

91. Kuryata, V. G., & Kravets, O. O. (2017). Features of the receipt and redistribution of non-structural carbohydrates and elements of mineral nutrition between the organs of tomatoes under the action of the folicur. *Naukovyi visnyk Uzhhorods'kogo universitetu, Seriya Biologiya*, 42, pp. 71-76 [in Ukrainian].

92. Kuryata, V. G., & Kravets, O. O. (2018). Regulation of morphogenesis, redistribution of assimilates, nitrogen-containing compounds and tomato productivity under the action of gibberellin and retardant folicur. *Fiziologiya rastenyi i genetika*, 50 (2), pp. 95-104 [in Ukrainian].

93. Kuryata V. G., & Kravets, O. O. (2018). Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. *Ukrainian journal of ecology*, 8(1), 356–362.

94. Kuryata, V. G., Nehretskiy, V. A., Rohach, V. V., Golunova, L. A., Maznichenko, S. V., & Gulyayev, B. I. (2005). Effect of paclobutrazole on the activity of gibberellins and the content of abscisic acid in the leaves of some agricultural plants. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rastenyi*, 37, № 5, pp. 452–458 [in Ukrainian].

95. Kuryata, V. G., & Polyvanyi, S. V. (2015). The power of the photosynthetic apparatus and the seed productivity of the poppy oil under the action of the retardant folicur. *Fiziologiya rastenyi i genetika*, 47 (4), pp. 313–320 [in Ukrainian].

96. Kuryata V. G., & Polyvanyi, S. V. (2018). Formation and functioning of source-sink relation system of oil poppy plants under treptolem treatment towards crop productivity. *Ukrainian journal of ecology*, 8(1), 11–20.

97. Kuryata, V. G., & Polyvanyi, S. V. (2018). Features of morphogenesis, donor-acceptor system formation and efficiency of crop production under chlormequat chloride treatment on poppy oil. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(4), 165–174.

98. Kuryata, V. G., & Poprotska, I. V. (2016). The physiological basics of application of retardants to oilseeds. *Fiziologiya rasteniy i genetika*, 48(6), 475–487 [in Ukrainian].
99. Kuryata V. G., Poprotska I. V., & Rogach T. I. (2017). The impact of growth stimulators and retardants on the utilization of reserve lipids by sunflower seedlings. *Regulatory mechanisms in biosystems*, 8(3), 317-322.
100. Kuryata, V.G., Remeniuk, G.L., Knysh, V.M. & Prokopenko, L.S. (1984). Influence of chlorocholin chloride on growth processes, productivity and quality of chokeberry production. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 16, № 6, 548-553 [in Russian].
101. Kuryata, V.G., Remeniuk, G.L., & Prokopenko, L.S. (1985). Influence of chlorocholin chloride on growth, yield and quality of berry crops. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 17, № 4, 366-372 [in Russian].
102. Kuryata, V.G., Remeniuk, G.L., & Sogur, L.N. (1987). Changes in the content of nitrogen, phosphorus and potassium in fruits and shoots of the chokeberry under the influence of chlorocholin chloride. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 19, № 4, 389-396. [in Russian].
103. Kuryata, V.G., Remeniuk, G.L., & Sogur, L.N. (1988). Changes in the content of plastid pigments and elements of mineral nutrition in the leaves of berry crops under the action of chlorocholine chloride. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 20, № 3, 303-309. [in Russian].
104. Kuryata V. G., Rogach, V. V., Buina, O. I., Kushnir, O.V., & Buinyi, O.V. (2017). Impact of gibberelic acid and tebuconazole on formation of the leaf system and functioning of donor – acceptor plant system of solanaceae vegetable crops. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 8 (2), pp. 162-168.
105. Kuryata, V. G., Rohach, V. V., & Gulyayev, B. I. (2004). The effect of retardants on the morphogenesis and productivity of winter rape plants. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 36, № 2, pp. 167–172 [in Ukrainian].
106. Kuryata, V. G., Rohach, V. V., & Kushnir, O.V. (2017). Morphophysiological peculiarities of the formation of a sweet pepper leafy apparatus under the action of gibberellin and folicur. *Visnyk agrarnoyi nauky Prychornomor'ya*, Vol.2, pp.86-92 [in Ukrainian].
107. Kuryata, V. G., Rohals'ka, L.M., Nehretskiy, V. A., & Gulyayev, B. I. (2006). Anatomical changes and hormonal status of potato sprouts during germination under the action of paclobutrazole. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 38, № 6, pp. 498-507 [in Ukrainian].
108. Kuryata, V.G., Sogur, L.N. & Dabizhuk, T.M. (1988). Physiological rationale for the integrated use of chlorocholine chloride and camposan M in raspberry plantations. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 20, № 3, 296-302. [in Russian].
109. Kuryata, V.G., & Sogur, L.N. (1994). Features of the autumn-winter dormancy of raspberry plants in connection with the action of retardants and gibberellin. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 26, № 4, 338-394 [in Russian].
110. Kuryata, V. G., Tkachuk, O. O., & Rohals'ka, L.M. (2006). The content of starch and various forms of sugars in potato tubers when exiting dormancy under the action of retardants. *Visnyk Zaporiz'kogo natsional'nogo universytetu. Seriya: Biologichni nauki*, № 1, pp.95-99 [in Ukrainian].
111. Kuryata, I. V., & Kiriziy, D. A. (2007). Features of the use of reserve lipids in the germinating seed of sunflower *Helianthus annuus* L. under the action of gibberellin and retardants. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 39, № 2, pp. 114–121 [in Ukrainian].
112. Kuryata, I. V., & Kiriziy, D. A. (2007). Effect of gibberellin and paclobutrazole on histogenesis and depositing of secondary starch in potato sprouts when the tubers leave dormancy. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 39, № 4, pp. 343-352 [in Ukrainian].
113. Kuryata, I. V., & Kiriziy, D. A. (2008). Regulation of source-sink relations in the system reserve assimilates-growth in cucurbit (*Cucurbita pepo* L.) under the effect of gibberellin and chlormequate chloride in scoto-

and photomorphogenesis conditions. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 40, №5, pp. 448-457 [in Ukrainian].

114. Kutschera, U., & Briggs, W. R. (2013). Seedling development in buckwheat and the discovery of the photomorphogenic shade-avoidance response. *Plant biology*, 15(6), 931-940.

115. Law, D. M., & Hamilton, R. H. (1989). Reduction in the free indole-3-acetic acid levels in Alaska pea by the gibberellin biosynthesis inhibitor uniconazole. *Physiol. Plant.*-1989.- Vol.76, №4.-P.535-538.

116. Lembcke, G., Gebert, J., & Hoffmann, G. (1989). Experience and initial results on the use of growth regulators in winter rape. *Feldwirtschaft*, Vol. 30, №3, 130-132 [in Deutsch].

117. Li N., Li J. M., Zhai Z., Li Z.H., Duan L.S. (2010) Effects of chemical regulator on the lodging resistance traits, agricultural characters and yield of maize. *J Maize Sci* 18:38 – 42

118. Liu, Y., Fang, Y., Huang, M., Jin, Y., Sun, J., Tao, X., Zhang, G., He, K., Zhao, Y., & Zhao, H. (2014). Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) II: transcriptome alterations of pathways involved in carbohydrate metabolism and endogenous hormone crosstalk. *Biotechnologie for Biofuels*, 8:64.

119. Ljung, K., Nemhauser, J. L., & Perata, P. (2015). New mechanistic links between sugar and hormone signalling networks. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 130–137.

120. Lyadovskiy, S. Ya., & Shcherbachenko, V.P. (1986). The use of growth regulators on tomato plants to improve cold resistance and accelerate fruit ripening. *Physiological and biochemical basis for the use of growth regulators in Siberia* (pp. 50-55). Irkutsk: Izvo AN SSSR[in Russian].

121. Lyhochvor, V. V. (2004). *Plant growing. Technologies of cultivation of agricultural crops*. Kyiv: Tsentr navch. literatury [in Ukrainian].

122. Macedo, W. R., Araujo, D. K., Santos, V. M., Camargo, P. R., & Fernandes, C. M. (2017). Plant growth regulators on sweet sorghum: physiological and nutritional value analysis. *Comunicata Scientiae*, Vol. 8., n. 1, 170 – 175.

123. Matsoukis, A., Gasparatos, D., & Chronopoulou-Sereli, A. (2015). Mepiquat chloride and shading effects on specific leaf area and K, P, Ca, Fe and Mn content of *Lantana camara* L. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 27 (1), 121-125.

124. Matysiak, K., & Kaczmarek, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride and triazoles – tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) in response to the application term and sowing density. *J. Plant Prot. Res.*, 53(1), 79–88.

125. Melnikov, N.N. (1987). *Pesticides. Chemistry, technology and application*. Moscow: Himiya [in Russian].

126. Melnikova, L.M., & Deeva, V.P. (1988). Effect of chemical growth regulators on the content of abscisic acid in potato plants. *Izv. AN BSSR, Ser. Biol. N.*, №1, pp.69-72 [in Russian].

127. Miliuviene, L. (2000). The possibility of using compounds of Quaternary ammonium salts in the technology of growing rapeseed. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy*, 32, № 4, 288-295 [in Russian].

128. Miliuviene, L. (2007). Oilseed rape growth regulation by compounds 3-DEC and 17-DMC. *Bot. Lithuan*, Vol. 13, № 2, 115-121.

129. Miliuviene, L., Novitskene, L., & Gavelene, V. (2003). The effect of compound 17-DMS on the level of phytohormones and growth of rape *Brassica napus*. *Fiziologiya rasteniy*, 50, № 5, pp. 733–737 [in Russian].

130. Minguet E. G. , Alabadi, D., & Blázquez, M. A. (2014). Gibberellin Implication in Plant Growth and Stress Responses. *Phytohormones: A Window to Metabolism, Signaling and Biotechnological Applications*, 119-161.

131. Mo, Z. W., Pan S. G. , Kanu A. S., Li W. , Duan M. Y., & Tang X. R. (2016). Exogenous application of plant growth regulators induce chilling tolerance in direct seeded super

and non-super rice seedlings through modulations in morpho-physiological attributes. *Cereal Research Communications*, 44 (3), 524 – 534.

132. Mohammad, N. K., & Mohammad, F. (2013). Effect of GA<sub>3</sub>, N and P ameliorate growth, seed and fibre yield by enhancing photosynthetic capacity and carbonic anhydrase activity of linseed. *Integrative Agriculture* 12(7), 1183-1194.

133. Mokronosov, A. T. (1990). Tuberization and donor-acceptor relations in potatoes. Regulation of growth and development of potatoes (pp. 6-12). Moscow: Nauka [in Russian].

134. Mokronosov, A. T., & Gavrilenko, V. F. (1992). Photosynthesis. Physiological, biochemical and environmental aspects. Moscow: Izd-vo Moskovskogo un-ta [in Russian].

135. Morhun, V.V., Yavorska, V.K., & Dragovoz, I.V. (2002). The problem of growth regulators in the world and their solution in Ukraine. *Fiziologiya i biohimiya kul't. rasteniy*, 34, №5, pp. 371-376 [in Ukrainian].

136. Moseev, V.V., & Ilyin, V.V. (1989). Effect of 2-chloroethylphosphonic acid on cell proliferation and growth. Ethylene producers in crop production. Physiology of action and application (pp. 53-70). Riga: Zinatne [in Russian].

137. Moskalyova, O. V., & Karavayko, N. I. (1990). Dynamics of endogenous phytohormones in developing maize seedlings. *Fiziologiya rasteniy*, 37, № 6, pp. 1113-1120 [in Russian].

138. Muromtsev, G. S. (1993). Plant growth regulators. *Agrarnaya nauka*, №3, 21-24 [in Russian].

139. Muromtsev, G. S., Butenko, R. G., Tikhonenko, T. I., & Prokofyev, M. I. (1990). Fundamentals of Agricultural Biotechnology. Moscow: Agropromizdat [in Russian].

140. Muromtsev, G. S., Chkanikov, D. I., Kulayeva, O. N., & Gamburg, K. Z. (1987). Basics of chemical regulation of plant growth and productivity. Moscow: Agropromizdat [in Russian].

141. Muromtsev, G. S., Kokurin, A. V., & Pavlova, Z. N. (1984). Physiological mechanisms of action of retardants. *Izv. AN SSSR, Ser. Biol.*, №5, 669-674 [in Russian].

142. Muromtsev, G. S., Kokurin, A. V., & Pavlova, Z. N. (1985). Antigiberelline activity of retardants and ethylene. *S.-h. biologiya*, №5, 112-115 [in Russian].

143. Muromtsev, G. S., Pavlova, Z. N., Krasnopolskaya, L. N., & Nagubnova, L. A. (1989). Interaction of retardants with physiologically active terpenoids. *Izv. AN SSSR, Ser. Biol.*, №1, 116-124 [in Russian].

144. Nagy, M., & Hodur, C. (1984). Changes caused by CCC treatment in the endogenous gibberellin content during the swelling of *Phaseolus vulgaris* L. seed. *Acta agron. Acad. Sci. Hung.*, Vol.33, №1-2, P. 611-614.

145. Naylor, R.E.L., Waldren, L., Connon, A. (1987). Effect of the growth regulator triapenthenol on height of two cultivars of spring oilseed rape. *Tests Agrochem. and Cultiv.*, №8 (Ann. Appl. Biol., 110, Suppl.), 130-131.

146. Nikell, L. G. (1984). Plant growth regulators. Moscow: Kolos [in Russian].

147. Osborne, D. (1973). Ethylene and protein synthesis. *Byosynthesis and its control in plants* (127-142). New York : Ed.B.V. Milborrow.

148. Panyapruerk, S., Sinsiri, W., Sinsiri, N., Arimatsu, P., & Polthanee, A. (2016) Effect of paclobutrazol growth regulator on tuber production and starch quality of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Asian Journal of Plant Sciences* 15(1-2), 1-7.

149. Pałosz, T., & Sienkowski, A. (1990). A new method of using retardants in winter oilseed rape. *Mater. 30 Ses. nauk. Inst. ochr. rosl. (Poznan)*, Cz.2, 327-330 [in Polish].

150. Panyapruerk, S., Sinsiri, W., Sinsiri, N., Arimatsu, P., & Polthanee, A. (2016) Effect of paclobutrazol growth regulator on tuber production and starch quality of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Asian Journal of Plant Sciences*, 15(1-2), 1-7.

151. Pateliya, C. K., Parmar, B. R., Kacha, H. L., & Patel, S. K. (2014). Effectiveness of various growth retardants on growth and yield of Okra. *Journal of agriculture and crop science*, 1, 32-35.

152. Pavlista, A. D. (2013). Influence of foliar-applied growth retardants on russet burbank potato tuber production. *Am. J. Potato*, 90, 395-401.

153. Pecho, L., Hricovsky, I., & Bencat, P. (1985). Influence of Alar 85 and Retacel on endogenous plant hormone contents at apricot dormance breaking. *Acta Univ. Agr. A.*, 33, № 3, 239-249.
154. Peng, D., Chen, X., Yin, Y., Lu, K., Yang, W., Tang, Y., Wang, Z. (2014). Lodging resistance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.): Lignin accumulation and its related enzymes activities due to the application of paclobutrazol or gibberellin acid. *F. Crop Res* (157), 1–7.
155. Pobudkiewicz, A. (2014). Influence of growth retardant on growth and development of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. *Acta Agrobotanica*, 67(3), 65–74.
156. Polevoy, V. V. (1982). *Phytohormones*. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo un-ta [in Russian].
157. Polevoy, V. V., & Polevoy, A.V. (1992). Endogenous phytohormones of etiolated maize seedlings. *Fiziologiya rasteniy*, 39, № 6, pp. 1165-1179 [in Russian].
158. Polevoy, V. V., & Salamatova, T. S. (1991). *Physiology of plant growth and development*. Leningrad: Iz-vo LGU [in Russian].
159. Polyvanyi, S. V. (2015). Influence of the folicur on morphogenesis and yield of poppy oil plants. *Visnyk Uzhhorods'kogo natsional'nogo universitetu*, №1: *Biologiya*, pp. 47-54. [in Ukrainian].
160. Polyvanyi, S. V. (2016). *Physiological bases of application of retardants and growth stimulants for regulation of production process of poppy oil*. Unpublished candidate thesis. Institute of Plant Physiology and Genetics, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].
161. Polyvanyi, S. V., & Kuryata, V. G. (2016). *Physiological bases of application of modifiers of hormonal complex for regulation of production process of poppy oil*. Vinnytsya: TOV “Nilan-LTD” [in Ukrainian].
162. Popa, D. P., Krimer, M. Z. & Kuchkova, K. I. (1981). *The use of growth regulators in crop production*. Kishinyev: Shtiintsa [in Russian].
163. Poprotska, I. V. (2014). Changes in polysaccharide complex of cell walls of the pumpkin seedlings cotyledons under different level of source-sink relations during germination. *Fiziologiya i biohimiya kult. rastenij*, 46 (3), 190-195 [in Ukrainian].
164. Poprotska, I. V. (2017). *Regulation of source-sink relations in plants in the “assimilates depot – growth” system during germination*. Vinnytsya: TOV “Nilan-LTD” [in Ukrainian].
165. Poprotska, I. V., & Kuryata, V. G. (2017). Features of gas exchange and use of reserve substances in pumpkin seedlings in conditions of skoto- and photomorphogenesis under the influence of gibberellin and chlormequat-chloride. *Regulatory mechanisms in biosystems*, 8(1), 71–76.
166. Prusakova, L. D., Chizhova, S. I., & Reys, Kh. M. (1987). Increase in drought resistance and productivity of spring wheat alloctoplasmic hybrids under the action of uniconazole under conditions of water deficiency. *Agrohimiya*, №11, pp.56-60 [in Russian].
167. Prusakova, L. D., & Chizhova, S. I. (1990). *Synthetic regulators of plant ontogenesis*. Vol.7. Results of science and technology. *Plant physiology* (pp. 84-124). Moscow: Izd-vo AN SSSR [in Russian].
168. Pryadkina, G. O., Zborivs'ka, V. P., & Ryzhikova, P.L. (2016). Deposiveness of stems of modern varieties of winter wheat under changing environmental conditions as a physiological marker of their productivity. *Visnyk Ukrains'kogo tovarystva genetykiv i selektsioneriv*, 14, №2, 44-50 [in Ukrainian].
169. Qui, J., Wang, R., Yan, J., & Hu, J. (2005). Seed film coating with uniconazole improves rape seedling growth in relation to physiological changes under waterlogging stress. *Plant Growth Regul.*, Vol. 47, № 1, 75-81.
170. Rabert, G., Manivannan, P., Somasundaram, P. R., & Panneerselvam, R. (2013). Triazole compounds alters the antioxidant and osmoprotectant status in drought stressed *Helianthus annuus* L. *Plants*. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 26 (3), 265-276.

171. Rademacher, W. (2016). Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. *Annual Plant Reviews*, 49, 359-403.
172. Ramburan, S., & Greenfield, P. L. (2007). Use of ethephon and chlormequat chloride to manage plant height and lodging of irrigated barley (cv. Puma) when high rates of N-fertiliser are applied. *South African Journal of Plant and Soil*, 24(4), 181–187.
173. Reynbold, A. M. (1986). Plant growth regulators with retardant properties. *Agrohimiya*, №5, 116-133 [in Russian].
174. Rohach, T. I. (2011). Features of morphogenesis and productivity of sunflower for the effects of treptolem. Vol. 1. *Fiziologiya roslyn: problemy ta perspektyvy rozvytku* (pp. 680–686), Kyiv: Logos [in Ukrainian].
175. Rohach, T. I. (2011). Physiological bases of regulation of morphogenesis and productivity of sunflower with chlormequat chloride and treptoleum (Extended abstract of candidate thesis). Uman' National University of Gardening, Uman', Ukraine [in Ukrainian].
176. Rohach, T. I., & Kuryata, V. G. (2010). Productivity and qualitative characteristics of sunflower oil for the action of chlormequat chloride. *Agrobiologiya: Zb. nauk. prats' Bilotserkiv. nats. agrar. un-tu*, 4 (80), pp. 37- 41 [in Ukrainian].
177. Rohach, T. I., & Kuryata, V. G. (2018). Physiological bases of regulation of morphogenesis and productivity of sunflower with the help of chlormequat chloride and treptoleum. Vinnytsya: TOV“Nilan-LTD” [in Ukrainian].
178. Rohach, V. V. (2017). Influence of growth stimulants on photosynthetic apparatus, morphogenesis and production process of eggplant (*Solanum melongena*). *Biosystems Diversity*, 25 (4), 297-304 [in Ukrainian].
179. Rogach, V. V., Kravets, O. O., Buina, O. I., & Kuryata, V. G. (2018). Dynamic of accumulation and redistribution of various carbohydrate forms and nitrogen in organs of tomatoes under treatment with retardants. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 9 (2), 293-299 [in Ukrainian].
180. Rogach, V. V., Kuryata, V. G., & Polyvanyi, S. V. (2016). Effect of retardants on morphogenesis, productivity and composition of higher fatty acids of rapeseed oil. Vinnytsya: TOV “Nilan-LTD” [in Ukrainian].
181. Rohach, V. V., Poprotska I. V., Rohach, T. I., & Kuryata, V. G. (2015). The effect of retardants on morphophysiological parameters, productivity and potato dormancy period. *Visnyk Uman'skogo natsional'nogo universytetu sadivnytstva*, № 1 (24), 51-54 [in Ukrainian].
182. Rogach, V. V., Poprotska, I. V., & Kuryata, V. G. (2016). Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 24(2), 416-419 [in Ukrainian].
183. Rogach, V. V., & Rogach, T. I. (2015). Influence of synthetic growth stimulants on morphological and physiological characteristics and biological productivity of potato culture. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 23(2), 221–224 [in Ukrainian].
184. Romanovskaya, O. I., Ilyin, V. V., & Kreysberg, O. E. (1988). Ethylene biosynthesis during the inhibition of the growth of winter wheat and beans with chlorocholin chloride. *Fiziologiya rasteniy*, 35, № 5, pp. 893-899 [in Russian].
185. Romanovskaya, O. I., & Kreysberg, O. E. (1989). 2-chloroethylphosphonic acid and its preparations - intake, metabolism and residues in the plant. Ethylene producers in crop production. *Physiology of action and application* (9-31). Riga: Zinatne [in Russian].
186. Rosnadze, G. R. (1984). Use of retardants on lemon culture. *Himiya v sel'skom hozyaystve*, 22, №11, 46-48 [in Russian].
187. Runkova, L. V., & Safina, E. G. (1988). Test new growth regulators on decorative plants. Stimulants and inhibitors of plant growth processes (73-89). Moscow: Nauka [in Russian].

188. Sachs, R. M., Lang, A., Bretz, C. F., & Roach, J. (1960). Shoot histogenesis : subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and AMO-1618. *Amer.J.Bot.*, № 47, 260-266.
189. Sachs, R. M., & Lang, A. (1961). Shoot histogenesis and the subapical meristem :the action of gibberellic acid ,AMO-1618 and maleic hydrazide. *Plant Growth Regulation (Fourth Internat. Conf. Plant Growth Regulation)*. Jowa Univ.Press., 567-578.
190. Sakai, S., & Imaseki, H. (1971). Auxin – induced ethylene production by mung bean hypocotyl segments. *Plant Cell Physiol.*, Vol.12, №3, 349-359.
191. Sakhnenko, V. V. (2007). Agro-ecological substantiation of the integrated system of rape protection. *Vinnytsya : SPD Danyliuk V. G.* [in Ukrainian].
192. Sang-Kuk, K., & Hak-Yoon, K. (2014). Effects of Gibberellin Biosynthetic Inhibitors on Oil, Secoisolarosonolodiglucoiside, Seed Yield and Endogenous Gibberellin Content in Flax. *Korean Journal of Plant Resources*, 27 (3),229-235.
193. Sardoei, A. S., Yazdi, M. R., & Shshdadneghad, M. (2014). Effect of cycocel on growth retardant cycocel on reducing sugar, malondialdehyde and other aldehydes of *Cannabis sativa L.* *International Journal of Biosciences*, 4(6), 127-133.
194. Savage, J. A., Haines, D. F., & Holbrook, N. M. (2015).The making of giant pumpkins: how selective breeding changed the phloem of *Cucurbita maxima* from source to sink. *Plant, Cell, Environ.*, 38(8), 1543-1554.
195. Scarisbrick, D. H., Addo-Quaye, A. A., Daniels, R. W. (1985). The effect of paclobutrazol on plant height and seed yield of oil-seed rape (*Brassica napus L.*). *J. agr. Sc.*, Vol. 105, № 3, 605-612.
196. Semenenko, V. E. (1988).Genetic control and cellular mechanisms of photosynthesis regulation. *Photosynthesis and production process (69-81)*. Moscow: Nauka [in Russian].
197. Setia, R. C., Gurmeet, B., & Setia, N. (1996). Influence of paclobutrazol on growth and yield of *Brassica carinata A. Br.* *Plant Growth Regul.*, Vol. 16, № 2, 121-127.
198. Setia, R. C., & Setia, N. (1996). Influence of paclobutrazol on growth and development of fruit in *Brasica juncea (L.) Czern. and Coss.* *Plant Growth Regulation*, Vol. 20, № 2, 307-325.
199. Shahbaz, A. T., Ying, H., Hafeez, A., Ali, S., Khan, A., Souliyanonh, B., Song, X., Liu, A., & Yang, G. (2018). Mepiquat chloride effects on cotton yield and biomass accumulation under late sowing and high density. *Field Crops Research*, 59-65.
200. Sheflikh, F., Shultske, D., & Gofman, G. (1986). The use of growth regulators on grain crops. *Mezhdunarodnyi sel'skohozyaystvennyi zhurnal*, № 6, 53-57 [in Russian].
201. Sherstoboyeva, O. V., & Chabaniuk, Ya. V. (2014). Influence of combined application of tebuconazole and biopolycid on winter wheat yield. *Agrarna nauka - vyrobnytstvu: Nauk.-inform. biul. zavershenyh nauk. rozrobok*, № 1, p. 5 [in Ukrainian].
202. Shevchuk, O. A. (2005). The action of retardants on morphogenesis, gas exchange and productivity of sugar beet (Extended abstract of candidate thesis). Institute of Plant Physiology and Genetics, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].
203. Shevchuk, O. A., & Kuryata, V. H. (2015). The action of retardants on morphogenesis, gas exchange and productivity of sugar beet. *Vinnytsia : TOV «Nilan-LTD»* [in Ukrainian].
204. Shevchuk, O. A., & Kuryata, V. H. (2008). Features of seed productivity of sugar beet plants in the processing of flowering shoots by retardants. *Naukovi zapysky Ternopilskoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Serii: Biolohiia*, 2 (36), 42-46 [in Ukrainian].
205. Skorobogatova, I. V. (1985). Changes in the activity of endogenous phytohormones in the ontogenesis of barley plants. *Hormonal regulation of growth processes (16-21)*. Moscow: MOPI [in Russian].
206. Soni, M., Bishi, R., Chouhan, J., & Bohra, S. P. (2006). Sensitivity of sesame to triazoles at various growth stages. *J. Ecobiol.*, Vol. 19, № 4, P. 321-329.

207. Sousa Lima, G.M., Toledo Pereira, M.C., Oliveira, M.B., Nietsche, S., Mizobutsi, G.P. & Publio Filho, W.M. (2016). Floral induction management in 'Palmer' mango using uniconazole. *Ciencia Rural*, 46 (8), 1350 – 1356.
208. Sten, D., & Chadwick, V. (1981). Ethylene effects in pea stem tissue Evidence of microtubule mediation. *Plant Physiol.*, Vol.67, №3, P.460-466.
209. Sugiura, D., Sawakami, K., Kojim, M., Sakakibara, H., Terashima, I., & Tateno, M., (2015). Roles of gibberellins and cytokinins in regulation of morphological and physiological traits in *Polygonum cuspidatum* responding to light and nitrogen availabilities. *Functional Plant Biology*, 42(4).
210. Sukhova, L. S., Karmeliuk, L. V., Karyakina, L. I., & Korablyova, N. P. (1986). The use of ethylene donors for the regulation of dormancy and resistance to pathogenic microorganisms of onion bulbs. *Physiological and biochemical basis for the use of growth regulators in Siberia* (86-91). Irkutsk: Iz-vo AN SSSR И3-BO AH СССР [in Russian].
211. Tae-Yun, K., & Jung-Hee, H. (2012). Effects of hexaconazole on growth and antioxidant potential of cucumber seedlings under UV-B radiation. *Environmental Sciences* 21(12), 1435-1447.
212. Terashima, I., Wong, S.-Ch., Osmond, C. B., & Farqhar, G. D. (1988). Caracterisacion of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant and Cell Physiol.*, Vol.29, №3, 385 - 394.
213. Tkachuk, O. O. (2015). Influence of paclobutrazole on anatomic and morphological indices of potato plants. *Naukoviy visnyk Shidnoyevropeys'kogo natsional'nogo universitetu imeni Lesi Ukrainky. Biologichni nauky*, № 2, 47-51 [in Ukrainian].
214. Tkachuk, O. O. (2015). The effect of paclobutrazole on the carbohydrate content in potato plants. *Naukovi zapysky Ternopil'skogo derzhavnogo pedagogichnogo universytetu. Seriya: Biologiya*, 62, № 1, 68–72 [in Ukrainian].
215. Tkachuk, O. O., & Kuryata, V. H. (2016). Action of retardants on morphogenesis, period of dormancy and productivity of potatoes. *Vynnytsia : TOV «Nilan-LTD»* [in Ukrainian].
216. Tolbert, N. E. (1960). (2-chlorethyl)-trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. - 1. Chemical structure and bioassay. *J. Biol. Chem.*, Vol.235, №4, 475-483.
217. VanHook, A. M. (2016). Rapidly inhibiting ethylene signaling with light. *Science Signaling*, 9(458), 294.
218. Vasylenko, V. E., & Blinovskiy, I. K. (1990). Toxicological and hygienic characteristics of retardants. *Plant growth regulators* (pp. 115-132). Moscow: Agropromizdat [in Russian].
219. Vincenc, J. (1992). Study of glucosinolates in rapeseed during ripening. *Acta Univ. agr. A. (Brno)*, Vol. 40, № 1-2, P. 41-45 [in Czech ].
220. Vishal, V.C., Thippesha, D., Basavraj, A.K., Vinay, S.P., & Chethana. K. (2017). Effect of different plant growth regulators on yield and quality parameters on strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Research in Environment and Life Sciences*, 10 (5), 461-463.
221. Virk, S.S., & Cleland, R.E. (1988). Calcium and the mechanical properties of soybean hypocotyl cell walls: Possible role of calcium and protons in cell-wall loosening. *Planta*, Vol.176, №1, 60-67.
222. Volkova, R. I., Alekseeva, T. F., & Drozdov, S. I. (1996). The impact of retardants on the initial low-temperature adaptation of cucumber. *Fiziologiya rasteniy*, 43, № 4, 581–586 [in Russian].
223. Wang, Y., Gu, W., Xie, T., Li, L., Sun, Y., Zhang, H., Li, J., & Wei, S. (2016). Mixed Compound of DCPTA and CCC increases maize yield by improving plant morphology and upregulating photosynthetic capacity and antioxidants. *PLOS ONE* 11(2):e0149404.
224. Wang, Sh. I., Sun, T. J., Zuo, L., & Faust, M. (1987). Effect of paclobutrazol on water stress-induced abscisic acid in apple seedling leaves. *Plant Physiol.*, Vol.84, №4, 1051-1054.



225. Warner, H. L., & Leopold, A. C. (1969). Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. *Plant Physiol.*, Vol.44, № 1, 156 - 158.
226. Williams, P.M., & Sicardi de Mallorca, M. (2005). Effect of gibberellins and the growth retardant CCC on the nodulation of soya. *Plant and Soil*, Vol. 77, 53-60.
227. Woodrow, L., Thompson, R. G., & Grodzinski, B. (1988). Effect of ethylene on photosynthesis and partitioning in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. *J. Exp. Bot.*, Vol.39, №203, 667-684.
228. Wu, S.-H. (2014). Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 311–333.
229. Yakovenko, T. M. (2005). *Oil crops of Ukraine*. Kyiv: Urozhay [in Ukrainian].
230. Yan, Y., Wan, Y., Liu, W., Wang, X., Yong, T., & Yang, W. (2015). Influence of seed treatment with uniconazole powder on soybean growth, photosynthesis, dry matter accumulation after flowering and yield in relay strip intercropping system. *Plant Production Science*, 18(3), 295-301.
231. Yan, W., Yanhong, Y., Wenyu, Y., Taiwen, Y., Weiguo, L., & Wang Xiaochun (2013). Responses of root growth and nitrogen transfer metabolism to uniconazole, a growth retardant, during the seedling stage of soybean under relay strip. *Communications in Soil Science and Plant Analysis Intercropping System*. 44(22), 3267-3280.
232. Yang, L., Yang, D., Yan, X., Cui, L., Wang, Z., Yuan, H. (2016). The role of gibberellins in improving the resistance of tebuconazole-coated maize seeds to chilling stress by microencapsulation. *Scientific Reports*, 60, 1-12.
233. Yaroslavtsev, E. I. (1991). *Raspberries*. Moscow: Agropromizdat [in Russian].
234. Yu, S.M., Lo, Sh.F., & Ho T. D. (2015). Source–Sink Communication: Regulated by Hormone, Nutrient, and Stress Cross-Signaling. *Trends in plant science*, 20(12),844–857.
235. Zacarias, L., & Reid, M. S. (1990). Role of growth regulators in the senescence of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Physiol. Plant*, Vol.80, №4, 549-554.
236. Zadontsev, A. I., Pikush, G. R., & Grinchenko, A. L. (1973). *Chlorocholine chloride in crop production*. Moscow: Kolos [in Russian].
237. Zhang, D., Jing, Ya., Jiang, Zh., & Lin, R. (2014). The Chromatin-Remodeling Factor PICKLE Integrates Brassinosteroid and Gibberellin Signaling during Skotomorphogenic Growth in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 26(6), 2472-2485.
238. Zhang, W., Xu, F., Hua, C., & Cheng, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Not Bot Horti Agrobi*, 41(1), 97-103.
239. Zhou, W., & Leul, M. (1999). Uniconazole-Induced Tolerance of Rape Plants to Heat Stress in Relation to Changes in Hormonal Levels, Enzyme Activities and Lipid Peroxidation. *Plant Growth Regul.*, 27, 99-104.

