

<https://doi.org/10.15407/frg2021.04.320>

УДК (581.1:582.926.2):661.162.65

ВПЛИВ ЕКЗОГЕННИХ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ НА МОРФОГЕНЕЗ, ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ПЕРЦЮ СОЛОДКОГО (*CAPSICUM ANNUUM* L.)

В.В. РОГАЧ¹, Л.В. ВОЙТЕНКО², М.М. ЩЕРБАТЮК², В.Г. КУР'ЯТА¹,
І.В. КОСАКІВСЬКА², Т.І. РОГАЧ¹

¹Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського
21100 Вінниця, вул. Острозького, 32
e-mail: rogachv@ukr.net

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2

В умовах ґрунтово-піщаної культури досліджено ефекти фоліарної обробки 0,005 %-ми водними розчинами 1-нафтилоптової кислоти (1-НОК), гіберелової кислоти (ГК₃) і 6-бензиламінопурину (6-БАП) на морфогенез, фізіолого-біохімічні характеристики і продуктивність рослин перцю солодкого сорту Антей. Встановлено, що обробка екзогенними регуляторами росту у фазу бутонізації індукувала збільшення лінійних розмірів рослин, кількості листків, біомаси сирих листків, стебел і коренів та біомаси сухої речовини усєї рослини. Після обробки впродовж вегетаційного періоду збільшувались площа листкових пластинок, у фазу утворення плодів — загальна площа листкової поверхні усєї рослини. Виявлено потовщення листкової пластинки внаслідок збільшення об'єму клітин стовпчастої паренхіми. Екзогенні 1-НОК і 6-БАП індукували збільшення розмірів клітин губчастої паренхіми листків. За обробки екзогенним 6-БАП достовірно зростав вміст хлорофілів у листках, тоді як за дії ГК₃ цей показник зменшувався. Після фоліарної обробки усіма досліджуваними регуляторами росту в стеблах перцю солодкого зменшився вміст індоліл-3-оцтової (ІОК) та абсцизової (АБК) кислот. Натомість рівень ендогенної ГК₃ після обприскування розчинами 1-НОК і ГК₃ підвищився, тоді як після обприскування 6-БАП, навпаки, знизився. В листках зафіксовано зростання вмісту ІОК, максимальний ефект спостерігався після обробки синтетичним ауксином. Екзогенні 1-НОК і 6-БАП гальмували накопичення ГК₃, тоді як екзогена ГК₃ посилювала акумуляцію фітогормону. Всі регулятори росту спричинювали зменшення вмісту АБК у листках перцю солодкого. Найвиразнішим був ефект екзогенної ГК₃. За дії 1-НОК зменшувався пул ендогенних цитокінінів у стеблах і збільшувався у листках, тоді як обробка розчином ГК₃ практично не впливала на накопичення цитокінінів. Усі регулятори росту позитивно впливали на врожайність перцю солодкого: збільшувалась кількість плодів і зростала середня маса одного плоду. Найефективнішою виявилась фоліарна обробка рослин синтетичним аналогом цитокінінів — 6-БАП.

Ключові слова: перець солодкий (*Capsicum annuum* L.), синтетичні регулятори росту, морфогенез, мезоструктура, хлорофіл, фітогормони, продуктивність.

Цитування: Рогач В.В., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Кур'ята В.Г., Косаківська І.В., Рогач Т.І. Вплив екзогенних регуляторів росту на морфогенез, фізіолого-біохімічні характеристики та продуктивність перцю солодкого (*Capsicum annuum* L.). *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 4. С. 320—335. <https://doi.org/10.15407/frg2021.04.320>

Ріст і розвиток рослин регулюється й координується фітогормонами, які діють безпосередньо або віддалено від місця свого синтезу, опосередковують генетично запрограмовані зміни розвитку і формують реакції на вплив чинників навколишнього середовища [1]. Екзогенне застосування фітогормонів та їхніх синтетичних аналогів дає змогу змінювати темпи росту органів і рослини в цілому, що створює передумови для перерозподілу потоків асимілятів, спрямування їх до господарсько цінних тканин і органів [2].

Гібереліни утворюють найчисленніший клас рослинних гормонів і налічують більш як 130 ізоформ, проте фізіологічна активність притаманна лише окремим гібереловим кислотам (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₅, ГК₆, ГК₂₀), інші ж належать до їхніх попередників і неактивних форм [3]. Повідомлялось, що обприскування листків цукрової тростини на ранній стадії онтогенезу екзогенною ГК₃ стимулювало подовження міжвузлів, підвищення вмісту ендогенної ГК₃, зниження рівнів АБК та етилену, експресію генів біосинтезу гіберелінів *GA20 ox1*, *GID1*, *GAI* [4]. Передпосівне праймування зернівок *Triticum aestivum* L. у розчинах ГК₃ за умов засолення модулювало поглинання і розподіл іонів та гомеостаз фітогормонів, підвищувало врожайність [5]. Після фоліарної обробки розчинами ГК₃ та бензиладеніну саджанців *Polygonum cuspidatum* зростала біомаса рослин, підвищувався вміст ендогенних гіберелінів і цитокінінів [6]. Після праймування насіння огірка у водному розчині ГК₃ значно збільшувалась площа листків, зростав вміст ендогенних ГК₃, ІОК. Максимальний вміст гормонів зафіксовано у фазі цвітіння і плодоношення [7]. Екзогенна ГК₃ індукувала зростання вмісту хлорофілів, ендогенних ГК₃, ІОК та зменшення кількості АБК у першому й шостому листках *Camellia oleifera* [8]. Після інокуляції насіння сої ризобактерією *Pseudomonas putida* Н-2-3 продуцентом ГК₁, ГК₄, ГК₉, ГК₂₀ поліпшувався ріст рослин, підвищувались посухостійкість і солестійкість, збільшувався вміст хлорофілів, ендогенної ГК₃, зменшувався вміст АБК [9].

Цитокініни — одні з важливих компонентів фітогормонального комплексу — містяться в рослинах у вигляді вільних основ (ізопентеніладенін, дигідрозеатин, *цис*-зеатин, *транс*-зеатин) та їхніх кон'югатів (рибозиди, нуклеотиди). *Транс*-зеатин та його похідні є найактивнішими домінантними формами [10]. Широко застосовують синтетичні аналоги цитокінінів. За фоліарної обробки пшениці розчином 6-бензиладеніну (6-БА) підвищувалась фотосинтетична активність, зростав вміст ендогенних зеатинрибозиду, ІОК і ГК₃, знижувався рівень ендогенної АБК [11]. Обприскування листків яблуні *Malus domestica* Borkh розчином 6-БАП пришвидшувало цвітіння, змінювало співвідношення між цитокінінами та ІОК на користь цитокінінів [12]. За обробки синтетичним цитокініном 6-БА змінювався полярний транспорт ауксину, внаслідок чого зменшувався вміст ІОК у плодах, збільшувався у верхівках бічних пагонів, відбувалось хімічне проріджування молодих плодів яблуні *Malus domestica* Borkh [13].

Індоліл-3-оцтова кислота належить до найбільш вивчених природних ауксинів. ІОК синтезується з триптофану, вміст і розподіл гормону в клітинах рослин контролюється співвідношенням між процесами біосинтезу *de novo*, кон'югації і деградації [14]. Екзогенні

ауксини успішно використовують для підвищення врожайності, регулювання росту й розвитку рослин. Так, після фоліарної обробки рослин пшениці розчином ІОК посилювався ріст, збільшувались площа прапорцевих листків, вміст хлорофілу, довжина колоса, кількість і маса зерен, підвищувалась урожайність [15]. Екзогенний ауксин α -нафтилоцтова кислота збільшувала вміст ендogenous ІОК та АБК у рослинах сої за умов посухи, індукувала раннє накопичення H_2O_2 , що, у свою чергу, приводило до посилення антиоксидантної активності [16]. За дії екзогенної ІОК зростав вміст ендogenous ІОК, але не пришвидшувався процес абортатії квіток на рослинах огірка *Cucumis sativus* L. [17]. За обробки рослин маньчжурського дикого рису *Zizania latifolia* екзогенною ІОК підвищувався вміст ендogenous ІОК у вегетативних органах, посилювались фотосинтетична активність, вуглеводний обмін, зростала врожайність [18]. Фоліарна обробка рослин *Lachenalia montana* розчинами α -нафтилоцтової кислоти та синтетичними цитокінінами індукувала посилення ростових процесів, збільшення врожаю бульб, вмісту ендogenous цитокінінів у вегетативних органах [19].

Вплив екзогенних регуляторів росту на овочеві пасльонові культури вивчено фрагментарно. Повідомлялось, що після фоліарної обробки рослин томату *Solanum lycopersicum* L. розчином екзогенної ГК₃ посилювався ріст і змінювався баланс ендogenous гормонів за умов сольового стресу, зокрема зростав рівень ендogenous ГК₃, цитокінінів, ІОК і АБК [20]. За обробки рослин перцю *Capsicum annuum* L. екзогенними цитокінінами зростав вміст ендogenous цитокінінів, ГК₃, ІОК у молодих незрілих плодах. Зі збільшенням розміру плодів накопичувався *транс*-зеатинрибозид [21]. У попередніх дослідженнях ми встановили, що після фоліарної обробки у фазу бутонізації розчинами ГК₃, 1-НОК, 6-БАП посилювався ріст, змінювався баланс ендogenous ГК₃, цитокінінів, ІОК та АБК у листках і стеблах рослин баклажану *Solanum melongena* L., що позитивно впливало на врожайність [2, 22].

Отже, аналіз літературних джерел засвідчив, що екзогенні регулятори росту впливають на гормональний баланс, метаболізм, розвиток і врожайність рослин. Системних досліджень динаміки і розподілу ендogenous фітогормонів за впливу синтетичних аналогів гормонів-стимуляторів на рослинах *Capsicum annuum* L. не проводили.

У зв'язку з цим метою нашого дослідження був аналіз ефектів екзогенних регуляторів росту на динаміку і розподіл ендogenous фітогормонів та їх впливу на морфогенез, листковий апарат і продуктивність культури перцю солодкого *Capsicum annuum* L.

Методика

Вегетаційний дослід проводили в умовах ґрунтово-піщаної культури у непрозорих пластикових посудинах місткістю 10 л. Субстратом слугував сірий лісовий опідзолений крупнопилувато-середньосуглинковий ґрунт у суміші з піском у співвідношенні 3 : 1. Рослини вирощували у контрольованих умовах за температури +20/17 °С (день/ніч), інтенсивності освітлення 20 000 лк, фотоперіоду 16/8 год (день/ніч), відносної вологості повітря — 65±5 %, вологість субстрату підтриму-

вали на рівні 60 % повної вологоємності. Полив здійснювали щоденно з розрахунку по 250 мл на посудину.

Рослини перцю солодкого сорту Антей одноразово обприскували до повного змочування листків 0,005 %-ми водними розчинами 1-НОК, ГК₃, 6-БАП (Power Grown, США) у фазу бутонізації. Контрольні рослини обприскували водою. Повторність вегетаційного досліду десятиразова.

Морфологічні показники аналізували через кожні 10 діб, починаючи з дня обробки. Щоб визначити масу окремих органів, ми їх зважували на лабораторних вагах. Площу листків визначали методом висічок [23], середню площу листкових пластинок — перемноженням довжини листкової пластинки на її ширину та на перерахунковий коефіцієнт 0,75.

Мезоструктуру листка аналізували в період карпогенезу (30-та доба після обробки). Рослинний матеріал зберігали у суміші однакової частин етилового спирту, гліцерину і води з додаванням 1 % формаліну. Розміри окремих клітин хлоренхіми визначали на препаратах, отриманих методом часткової мацерації тканин листка. Мацерувальним агентом слугував 5 %-й розчин оцтової кислоти в соляній кислоті (2 М). Для анатомічного аналізу відбирали листки середнього ярусу, які повністю закінчили ріст. Розмір анатомічних елементів визначали на мікроскопі «Микмед-1» за допомогою окулярного мікрометра МОВ-1-15×. Повторність мікроскопічних вимірювань 35-разова [23].

Вміст хлорофілів визначали у сирому матеріалі спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-16. Повторність вимірювань п'ятиразова [23].

Для визначення вмісту фітогормонів наважки матеріалу (2 г) розтирали в рідкому азоті й гомогенізували у 10 мл екстракційного розчину (метанол : вода : мурашина кислота у співвідношенні 15 : 4 : 1), екстрагували впродовж 24 год. Екстракти центрифугували протягом 30 хв за 15 000 об/хв, температури +4 °С на центрифугі К-24 фірми Janetski (Німеччина). Надосадову рідину зливали, до осаду доливали 5 мл екстракційного розчину і витримували ще 30 хв, після чого повторно центрифугували. Об'єднані надосадові рідини випарювали до 5 мл за допомогою вакуумного випарювача Тур 350Р (Польща). Подальше очищення фітогормонів проводили за методом [24] на двох твердофазних колонках SPE C18, Sep-Pak Plus, Waters та SPE Oasis MCX, 6 cc/150 mg, Waters. Колонку C18 використовували для видалення ліпофільних речовин, протеїнів і пігментів. На колонці SPE Oasis MCX сорбували індоліл-3-оцтову, абсцизову й гіберелову кислоти (ГК₃) та цитокініни. Елюцію ІОК, АБК і ГК₃ проводили 100 %-м метанолом, цитокінінів — за допомогою лужного елюента — 60 мл 100 %-го метанолу і 2,5 мл 26 %-го аміаку доводили до об'єму 100 мл ультрарачистою водою. Отримані елюенти випарювали насухо у вакуумному ротаційному випарювачі за температури +40 °С. Сухі залишки кожної фракції перед аналізом доводили до об'єму 200 мкл 45 %-м метанолом.

Аналітичне визначення фітогормонів проводили методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі

Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США) в тандемі з одноквадрупольним мас-спектрометром Agilent G6120A. Для хроматографічного розділення використовували колонку Agilent ZORBAX Eclipse Plus C18 з ліпофільно модифікованим сорбентом, розмір часточок якого становив 5 мкм (оберненофазна хроматографія). Після хроматографічного розділення компонентів проб об'ємом 20 мкл системою розчинників метанол : ультрачиста вода : оцтова кислота в об'ємному співвідношенні 45 : 54,9 : 0,1 проводили детекцію ІОК та АБК в УФ-ділянці поглинання за аналітичних довжин хвиль 280 і 254 нм. Після розділення проб системою розчинників ацетонітрил : ультрачиста вода : оцтова кислота (30 : 69,9 : 0,1) детектували ГК₃ за сигналом мас-детектора. Проби з цитокінінами розділяли системою розчинників метанол : вода : оцтова кислота (35 : 64,5 : 0,5), детекцію проводили за довжини хвилі 269 нм. Швидкість рухомої фази розчинників під час детекції ІОК та АБК становила 0,7 мл/хв, ГК₃ і цитокінінів — 0,5 мл/хв. Стандартами при побудові калібрувальних таблиць слугували немічені ІОК, АБК, ГК₃, *транс*-зеатин-О-глюкозид (*m*-3Г), *транс*-зеатин (*m*-3), *транс*-зеатинрибозид (*m*-3Р), ізопентеніладенін (іП) та ізопентеніладенозин (іПА) виробництва Sigma-Aldrich (США).

Вміст речовин-аналітів у пробах контролювали за допомогою мас-спектрометра в комбінованому режимі роботи (електроспрей та хімічна іонізація за атмосферного тиску) за негативної полярності іонізації молекул речовин-аналітів під час аналізу ІОК, ГК₃, АБК й позитивної під час аналізу цитокінінів. Для кількісного аналізу ГК₃ використовували сигнал мас-детектора MSD SIM (налаштування 50 % часу сканування детектором показника маса іонізованої молекули/заряд 345). Якщо вміст фітогормону був меншим за 2,01 нг/г сирової речовини, то в таблиці таке значення вказано як сліди.

Досліди проводили у трьох біологічних і трьох аналітичних повтореннях. Аналіз та обрахунок вмісту фітогормонів здійснювали за допомогою програмного забезпечення Agilent OpenLAB CDS ChemStation Edition (rev. C.01.09).

Результати оброблено статистично за допомогою комп'ютерної програми Statistica 6.0. (StatSoft Inc., USA). Застосовано однофакторний дисперсійний аналіз (відмінності між середніми значеннями обчислювали за критерієм ANOVA, їх вважали вірогідними за $p < 0,05$) [25].

Результати та обговорення

Фоліарна обробка рослин перцю у фазу бутонізації 0,005 %-ми водними розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП збільшувала швидкість росту. Впродовж вегетації найвищими були рослини, що зазнали впливу ГК₃. У фазу формування плодів лінійні розміри рослин, оброблених ГК₃, на 33 % перевищували контрольні показники, за дії 6-БАП — на 15 %, за впливу 1-НОК — на 12 % (рис. 1).

Оскільки головним донором пластичних речовин у рослині є листок, ми дослідили вплив регуляторів росту на листовий апарат. З'ясувалось, що після обробки розчинами 6-БАП і ГК₃ кількість листків на рослині у фазу формування плодів зростала відповідно на

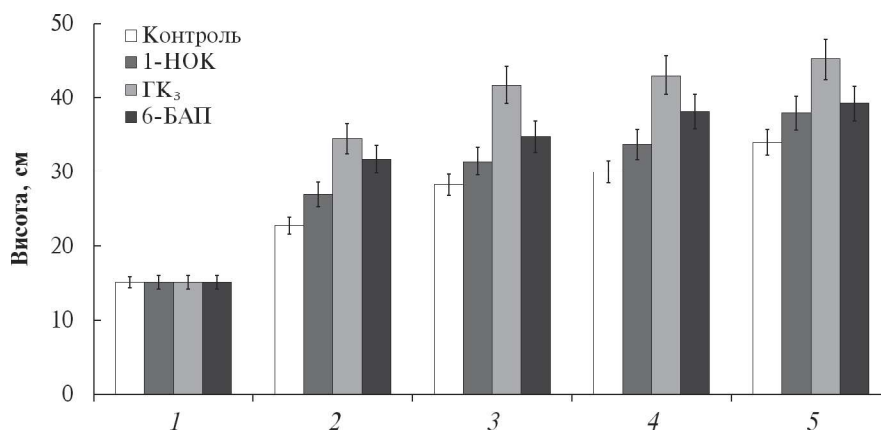


Рис. 1. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, GK₃ і 6-БАП на ріст рослин (см) *Capsicum annuum* L. сорту Антей ($n = 10, \bar{x} \pm SE$). Тут і на рис. 2, 3, 5:

1 — день обробки; 2 — 10-й; 3 — 20-й; 4 — 30-й; 5 — 40-й день після обробки

30 і 26 %. Після застосування 1-НОК цей показник був значно меншим (рис. 2).

За дії регуляторів росту збільшилась маса сирої речовини листків. Під впливом 6-БАП цей показник зріс на $3,55 \pm 0,13$ г на рослину, після застосування 1-НОК — на $3,11 \pm 0,11$ г, тоді як за дії GK₃ — лише на $2,71 \pm 0,09$ г (табл. 1).

Регулятори росту збільшували масу сирої речовини стебел і коренів. За обробки 6-БАП маса стебла зростала на $4,59 \pm 0,14$ г, маса кореня — на $1,00 \pm 0,06$ г. GK₃ збільшувала ці показники відповідно на $10,78 \pm 0,36$ та $1,79 \pm 0,07$ г. За впливу 1-НОК маса стебла перевищувала контрольні показники на $1,17 \pm 0,03$ г, маса кореня — на $0,97 \pm 0,03$ г (див. табл. 1). Регулятори росту впливали також на накопичення маси сухої речовини рослини. У фазу формування плодів 6-БАП індукував збільшення маси сухої речовини цілої рослини на $2,89 \pm 0,05$ г, GK₃ підвищувала показник на $4,23 \pm 0,12$, 1-НОК — на $2,32 \pm 0,05$ г (див. табл. 1).

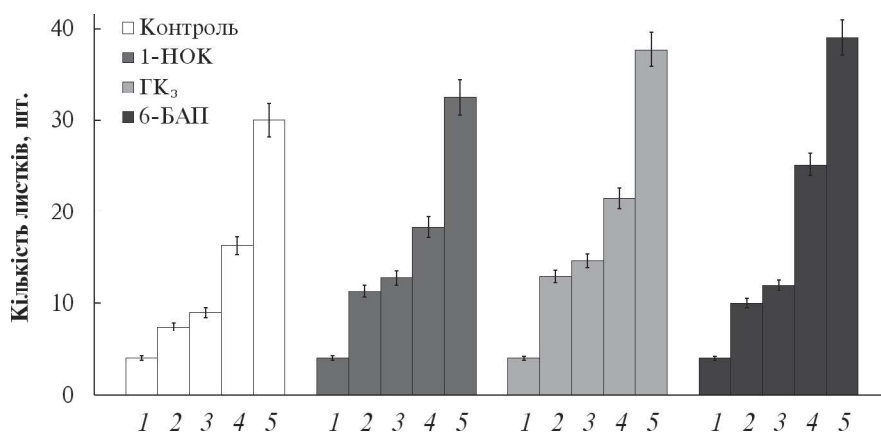


Рис. 2. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, GK₃ і 6-БАП на кількість листків на рослинах *Capsicum annuum* L. сорту Антей ($n = 10, \bar{x} \pm SE$)

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на масу вегетативних органів рослин *Capsicum annuum* L. сорту Антей ($n = 10, \bar{x} \pm SE$)

Показник	Контроль	1-НОК	ГК ₃	6-БАП
Маса сирій речовини листків, г	11,11±0,32	14,22±0,44*	13,8±0,4*	14,66±0,35*
Маса сирій речовини стебел, г	8,15±0,25	9,32±0,28*	18,9±0,6*	12,74±0,39*
Маса сирій речовини коренів, г	4,14±0,12	5,11±0,15*	5,9±0,2*	5,14±0,18*
Маса сухої речовини рослини, г	7,09±0,23	9,41±0,28*	11,3±0,4*	9,98±0,28*

Примітка. Рослини обробляли у фазу бутонізації, показники визначали у фазу формування плодів; * $p < 0,05$.

Одним із головних показників, який впливає на врожайність сільськогосподарських культур, є площа листків. Виявлено, що впродовж усього періоду досліджень площа листових пластинок після обробки стимуляторами росту збільшувалась. У період карпогенезу цей показник за дії 6-БАП, ГК₃ і 1-НОК зростав відповідно на 45, 38 і 28 % (рис. 3). Площа листової поверхні цілої рослини в період карпогенезу за дії 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП збільшувалась відповідно на 35, 106 та 45 % (рис. 4).

Показником ефективності функціонування асиміляційного апарату є вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів. У зв'язку з цим ми дослідили вплив екзогенної обробки стимуляторами росту на вміст хлорофілів у листках перцю солодкого. З'ясувалось, що за дії 6-БАП сума хлорофілів у листках упродовж вегетації вірогідно зростала. У фазу формування плодів цей показник перевищив контрольний на 12 %. Після застосування ГК₃ вміст хлорофілів був нижчим, ніж у рослин контрольного варіанта на 5 %. Після обробки 1-НОК вміст хлорофілу у листках перцю солодкого мав тенденцію до зростання на 7 % (рис. 5).

Мезоструктурна організація листка належить до важливих характеристик, що зумовлюють ефективність фотосинтезу і продуктивність. Встановлено, що після обробки стимуляторами росту 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП листові пластинки потовщувались відповідно на 28, 13 і 33 % (табл. 2). Таке збільшення товщини відбувалося внаслідок розростання клітин хлоренхіми. Зокрема ГК₃ потовщувала асиміляційну

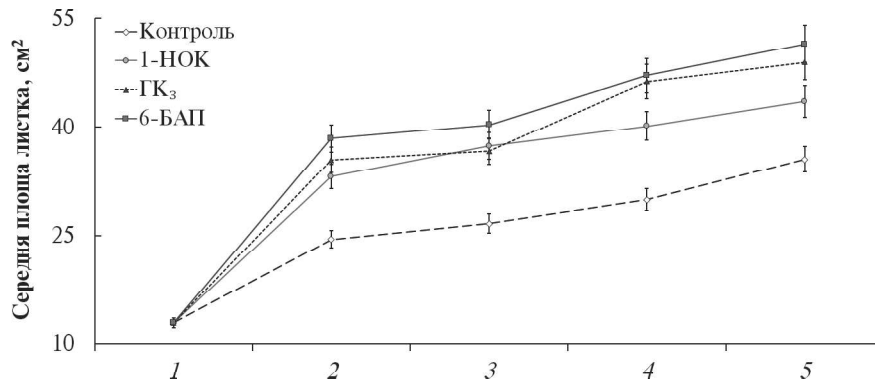


Рис. 3. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на площу листових пластинок рослин *Capsicum annuum* L. сорту Антей ($n = 10; \bar{x} \pm SE$)

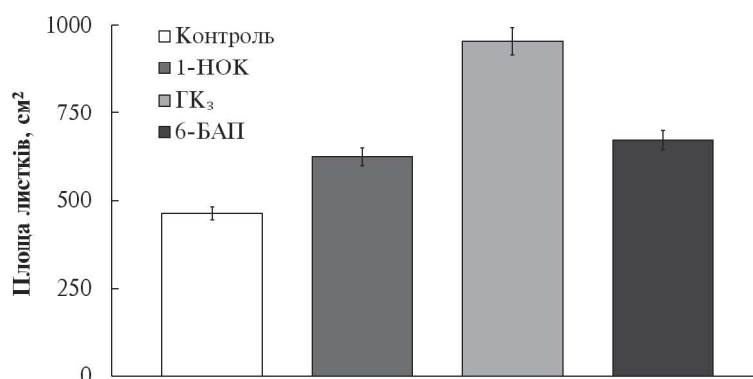


Рис. 4. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на площу листків рослин *Capsicum annuum* L. сорту Антей (початок фази формування плодів; $n = 10$, $\bar{x} \pm SE$)

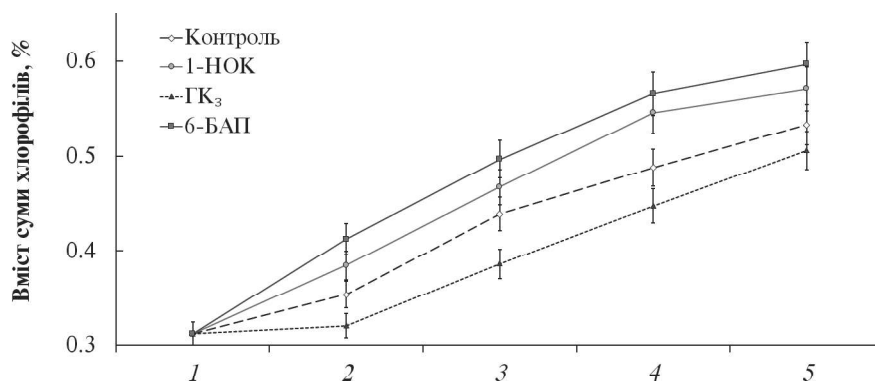


Рис. 5. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на вміст хлорофілів ($a + b$) у листках рослин *Capsicum annuum* L. сорту Антей ($n = 10$, $\bar{x} \pm SE$)

паренхіму на $11,71 \pm 0,09$ мкм, 1-НОК — на $28,09 \pm 0,61$, 6-БАП — на $37,26 \pm 0,03$ мкм. 1-НОК і 6-БАП збільшували об'єм клітин стовпчастої паренхіми відповідно на 66 і 41 % та розміри клітин губчастої паренхіми. За дії ГК₃ об'єм клітин стовпчастої паренхіми збільшувався на 36 %, а розміри клітин губчастої паренхіми не змінювалися.

ТАБЛИЦЯ 2. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на мезоструктурні показники листків *Capsicum annuum* L. сорту Антей (початок фази формування плодів, $n = 35$; $\bar{x} \pm SE$)

Показник	Контроль	1-НОК	ГК ₃	6-БАП
Товщина листка, мкм	140,2±2,4	178,76±3,01*	160,1±2,0*	186,58±2,03*
Товщина хлоренхіми, мкм	107,4±1,2	135,50±1,80*	119,1±1,3*	144,68±1,21*
Об'єм клітин стовпчастої паренхіми, мкм ³	8602,6±316,9	12151,57±575,39*	11691,2±432,2*	14277,71±658,20*
Довжина клітин губчастої паренхіми, мкм	25,9±0,4	33,80±0,75*	26,4±0,4	28,64±0,61*
Ширина клітин губчастої паренхіми, мкм	23,1±0,6	28,86±0,75*	24,3±0,4	25,76±0,48*

* $p < 0,05$.

Ми проаналізували ефекти екзогенних регуляторів росту на баланс ендогенних ІОК, ГК₃ та АБК (рис. 6). Усі регулятори індукували зменшення вмісту ендогенної ІОК у стеблах. Максимальний показник зафіксований після обробки 1-НОК (на 96 %). ГК₃ і 6-БАП зменшували вміст ІОК відповідно на 30 і 20 %. Екзогенні 1-НОК та ГК₃ стимулювали накопичення ендогенної ГК₃ у стеблах відповідно на 83 і 54 %, а 6-БАП — зменшення її вмісту на 42 % порівняно з контролем. За дії 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП вміст АБК у стеблах зменшувався відповідно на 58, 27 і 72 %.

Встановлено, що в листках збільшувався вміст ендогенної ІОК, максимально — за обробки 1-НОК (на 129 %) (див. рис. 6). За дії ГК₃ і 6-БАП вміст ендогенної ІОК зростав відповідно на 78 та 11 %. За обробки розчином 1-НОК вміст ГК₃ зменшувався на 13 %, а за обробки екзогенною ГК₃ — зростав на 192 %. Синтетичний цитокінін знижував вміст ГК₃ на 26 %. Усі регулятори гальмували накопичення ендогенної АБК у листках. Максимальне зменшення цього показника зафіксовано за дії ГК₃ (61 %), мінімальне — за обробки рослин 1-НОК (15 %). 6-БАП зменшував вміст АБК у листках на 43 %.

У листках і стеблі перцю солодкого ідентифіковано п'ять ізоформ цитокінінів: зеатин (З), зеатинрибозид (ЗР), зеатин-О-глюкозид (ЗГ), ізопентеніладенін (іП), ізопентеніладенозин (іПА) (табл. 3). Результати наших досліджень засвідчили, що за дії регуляторів росту зменшувався пул цитокінінів у стеблах і збільшувався у листках. Зокрема після обробки розчином 1-НОК максимально зменшувався цитокініновий пул в осьовому вегетативному органі (на 68 %) і максимально збільшувався в листках (на 46 %). За дії 6-БАП найменше знижувався пул ендогенних цитокінінів у стеблах (на 50 %) і досить істотно зростав у листках (на 38 %). Після застосування ГК₃ у стеблах цитокініновий пул зменшувався на 51 %, у листках збільшувався на 14 %.

Ми встановили, що при застосуванні ГК₃ вміст цитокінінів зростав переважно внаслідок накопичення неактивної форми — зеатин-О-глюкозиду (на 55 %) та активних форм — зеатину (на 17 %) і зеа-

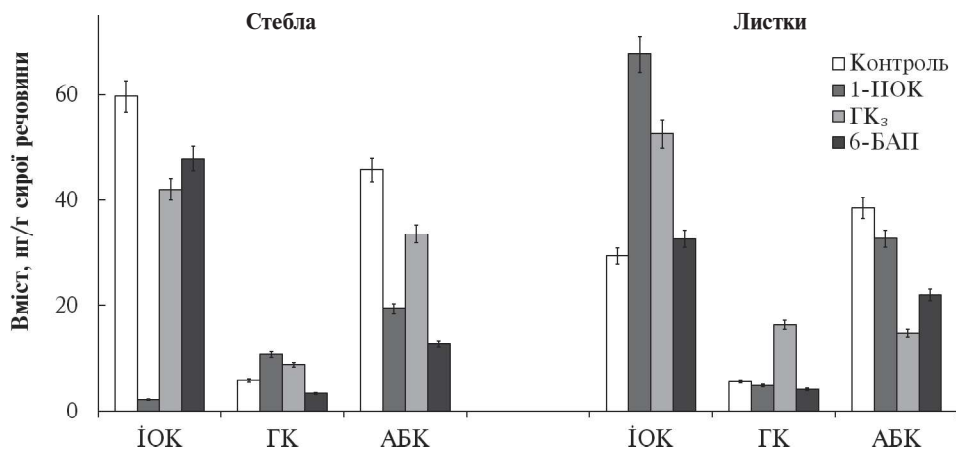


Рис. 6. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на вміст ендогенних фітогормонів (нг/г сирої речовини) у стеблах і листках рослин *Capsicum annuum* L. сорту Антей ($n = 6$, $\bar{x} \pm SE$)

ВПЛИВ ЕКЗОГЕННИХ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ

ТАБЛИЦЯ 3. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на вміст форм цитокінінів (нг/г сирої речовини) у стеблах та листках *Capsicum annuum* L. сорту Антей (початок фази формування плодів, n = 6, x±SE)

Показник	Контроль	1-НОК	ГК ₃	6-БАП
Стебло				
Зеатин	4,78±0,22	14,79±0,67*	29,9±1,48*	122,11±0,98*
Зеатинрибозид	159,41±7,74	4,13±0,18*	Сліди	Сліди
Зеатин-О-глюкозид	58,79±2,91	Сліди	64,4±3,03	"
Ізопентеніладенін	Сліди	"	Сліди	"
Ізопентеніладенозин	49,61±2,44	68,67±3,32*	38,06±1,88*	13,33±0,58*
Сума цитокінінів	272,61±13,31	87,59±4,17*	132,42±6,39*	135,44±1,56*
Листок				
Зеатин	109,49±5,15	60,91±2,88*	82,43±4,02*	131,71±1,32
Зеатинрибозид	74,55±3,71	100,36±4,97*	129,99±6,32*	112,66±0,58
Зеатин-О-глюкозид	212,61±32,33	162,57±2,92*	265,82±28,08*	150,62±2,25
Ізопентеніладенін	Сліди	290,14±14,14*	3,29±0,14*	190,02±8,89
Ізопентеніладенозин	27,88±1,38	4,87±0,22*	2,11±0,09*	Сліди
Сума цитокінінів	424,54±42,57	618,85±25,13*	483,61±38,65	585,01±13,04

*p < 0,05.

тинрибозиду (на 27 %). За дії 6-БАП пул цитокінінів збільшувався внаслідок акумуляції неактивних форм, насамперед ізопентеніладеніну (на 33 %) і зеатин-О-глюкозиду (на 26 %) та активного зеатину (на 23 %). За обробки 1-НОК найбільшими також були частки неактивних форм — ізопентеніладеніну (47 %) і зеатин-О-глюкозиду (26 %) та активного зеатинрибозиду (16 %).

Виявлено, що після фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ та 6-БАП кількість плодів на рослинах перцю солодкого збільшувалась відповідно на 14, 34 і 43 % (табл. 4). Середня маса одного плоду за обробки 6-БАП зростала на 23 %, за обробки 1-НОК — на 14 %. ГК₃ знижувала середню масу плодів на 12 %. Зміна кількісних показників елементів продуктивності за дії досліджених препаратів привела до поліпшення продуктивності культури. Найбільший приріст маси плодів зафіксовано після застосування 6-БАП (на 270,11±11,55 г/рослину). За обробки розчином ГК₃ цей показник збільшувався на 66,11±4,41, за впливу 1-НОК — на 105,98±5,21 г/рослину.

ТАБЛИЦЯ 4. Вплив фоліарної обробки розчинами 1-НОК, ГК₃ і 6-БАП на елементи продуктивності у рослин *Capsicum annuum* L. сорту Антей (n = 10, x±SE)

Показник	Контроль	1-НОК	ГК ₃	6-БАП
Кількість плодів на рослині, шт.	4,33±0,14	4,94±0,16*	6,81±0,18 *	6,17±0,17*
Середня маса плоду, г	43,05±2,11	44,25±2,17	32,41±1,55*	58,06±2,28*
Маса плодів із рослини, г	185,33±8,89	218,59±10,11*	220,32±9,98*	358,23±16,87*

Примітка. Показники знімали у фазу дозрівання плодів; *p < 0,05.

Ріст, розвиток і продуктивність рослинного організму як саморегульованої донорно-акцепторної системи відбуваються під впливом значної кількості екзогенних та ендогенних чинників. Регуляція росту рослин нативними гормонами та їхніми синтетичними аналогами або модифікаторами є досить багатогранною, що зумовлює перебудову всього рослинного організму [26]. Стимулятори росту мобілізують генетичний потенціал рослини, посилюють утворення пластичних речовин, які спрямовуються на підвищення біологічної продуктивності [27, 28].

Основним джерелом асимілятів у рослині є листок. Саме зміни в будові та функціонуванні листкового апарату як донора пластичних речовин є ключовими в продукційному процесі. Посилення активності всіх видів меристематичних тканин під впливом активаторів росту сприяє формуванню потужного габітусу рослин [19] із розвиненим листковим апаратом [28, 29]. Закладання та формування більшої кількості листків під впливом стимулювальних препаратів, збільшення площі й маси сирої і сухої речовини листків оптимізують фотосинтетичні процеси, посилюють донорну функцію. Подібні зміни в будові листкового апарату під впливом стимуляторів росту зафіксували й інші дослідники [28, 29]. Виявлене нами зростання вмісту хлорофілів під впливом цитокінінових препаратів є типовою реакцією рослини на ці сполуки [11, 27].

Стимулятори росту змінюють і мезоструктурну організацію листків. Посилення мітотичної активності за дії досліджених препаратів сприяло потовщенню листкових пластинок за рахунок асиміляційної тканини, що виявлялося у збільшенні розмірів клітин губчастої та об'єму клітин стовпчастої паренхіми. Такі зміни у мезоструктурі листків перцю солодкого можуть створювати передумови для підвищення фотосинтетичної продуктивності культури. Дані щодо потовщення листків під впливом стимуляторів росту у своїх працях наводили й інші автори [27—29]. Асиміляти, які активно синтезувались під впливом стимуляторів росту на початку вегетації, використовуються рослиною впродовж репродуктивного розвитку. З появою додаткових акцепторних зон — квіток, а пізніше і плодів, додаткові ресурси спрямовуються саме до них, тим більше, що стимулятори росту сприяли закладанню більшої кількості генеративних органів [26, 28, 29].

Усі виявлені нами морфометричні зміни дослідних рослин перцю були зумовлені насамперед гормональною перебудовою. Зокрема екзогенна ГК₃ підвищувала вміст ендогенних ГК₃ в надземних органах — листках і стеблах, а ІОК — лише у листках. Натомість синтетична 1-НОК збільшувала вміст ендогенної ГК₃ у стеблах, а ІОК — у листках. Наслідком таких гормональних змін було збільшення лінійних розмірів дослідних рослин, кількості листків на них та мас сирої і сухої речовини (див. рис. 1, 2, табл. 1). До того ж усі стимулятори росту зменшували цитокініновий пул у стеблах і збільшували у листках. Це індукувало клітинні поділи в основному фотосинтетичному органі, що приводило до потовщення та збільшення площі листка (див. рис. 3, 4, табл. 2). Слід зазначити, що вищий вміст цитокінінів у листках рослин перцю супроводжувався потовщенням листкових пластинок, збільшенням об'єму клітин стовпчастої та розміру клітин

губчастої паренхіми. Одночасно усі стимулятори росту знижували вміст «гормону старіння» — АБК як у стеблах, так і в листках, що сприяло подовженню тривалості функціонування вегетативних органів, насамперед листків, та збільшенню періоду утворення пластичних речовин у них. Синтетичний цитокинін 6-БАП зменшував вміст усіх фітогормонів у стеблах та листках, окрім ендогенних цитокинінів у листках. Такі гормональні ефекти, на нашу думку, можуть бути пов'язані не лише зі збільшенням частоти мітотичних поділів у листках, а й з посиленням синтезом основного фотосинтетичного пігменту — хлорофілу, на що вказують результати наших досліджень (див. рис. 5). Саме за обробки 6-БАП вміст хлорофілу в листках вірогідно перевищував контроль упродовж усього періоду дослідження.

Отже, посилення ростових процесів під впливом екзогенних стимуляторів, які реалізували свою дію через нативні ендогенні гормони, зумовили зміни в морфометрії рослин, у тому числі й у структурі листкового апарату. Це сприяло утворенню більшої кількості пластичних речовин із наступним їх спрямуванням до господарсько цінних органів — плодів, кількість яких за обробки препаратами була більшою. Це привело до підвищення біологічної продуктивності культури в цілому та плодів зокрема.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Davies P.J. The plant hormones: their nature, occurrence, and function. Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action. Davies P.J. (Ed.). Dordrecht: Springer, 2010. P. 1—15. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_1
2. Рогач В.В., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Рогач Т.І., Косаківська І.В. Вплив фоліарної обробки синтетичними регуляторами росту на морфогенез, вміст пігментів, фітогормонів та продуктивність *Solanum melongena* L. Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. 2020. 2, № 50. С. 105—118. <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.105>
3. Sponsel V., Hedden P. Gibberellin Biosynthesis and Inactivation. Plant Hormones. Davies P.J. (Ed.). Dordrecht: Springer, 2010. P. 63—94. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_4
4. Qiu L.H., Chen R.F., Luo H.M., Fan Y.G., Huang X., Liu J. X., Xiong F. Q., Zhou H.W., Gan C.K., Wu J.M., Li Y.R.. Effects of Exogenous GA₃ and DPC Treatments on Levels of Endogenous Hormone and Expression of Key Gibberellin Biosynthesis Pathway Genes During Stem Elongation in Sugarcane. *Sugar Tech.* 2019. 21. P. 936—948. <https://doi.org/10.1007/s12355-019-00728-7>
5. Muhammad I., Muhammad A. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environ. Exp. Bot.* 2013. 86. P. 76—85. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.002>
6. Sugiura D., Sawakami K., Kojim M., Sakakibara H., Terashima I., Tateno M. Roles of gibberellins and cytokinins in regulation of morphological and physiological traits in *Polygonum cuspidatum* responding to light and nitrogen availabilities. *Func. Plant Biol.* 2015. 42, N 4. P. 397—409. <https://doi.org/10.1071/FP14212>
7. Ullah H., Bano A., Khokhar K.M., Mahmood T. Effect of seed soaking treatment with growth regulators on phytohormone level and sex modification in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Afr. J. Plant Sci.* 2011. 5, N 10. P. 599—608.
8. Wen Y., Su S.C., Ma L.Y., Wang X.N. Effects of gibberellic acid on photosynthesis and endogenous hormones of *Camellia oleifera* Abel. in 1st and 6th leaves. *J. Forest Res.* 2018. 23, N 5. P. 309—317. <https://doi.org/10.1080/13416979.2018.1512394>
9. Kang S.-M., Radhakrishnan R., Khan A.L., Kim M.-J., Park J.-M., Kim B.-R., Shin D.-H., Lee I.-J. Gibberellin secreting rhizobacterium, *Pseudomonas putida* H-2-3 mo-

- dulates the hormonal and stress physiology of soybean to improve the plant growth under saline and drought conditions. *Plant Physiol. Biochem.* 2014. **84**. P. 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.09.001>
10. Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокиніни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ: Наш формат, 2017. 200 с.
 11. Luo Y., Yang D., Yin Y., Cui Z., Li Y., Chen J., Zheng M., Wang Y., Pang D., Li Y., Wang Z. Effects of Exogenous 6-BA and Nitrogen Fertilizers with Varied Rates on Function and Fluorescence Characteristics of Wheat Leaves Post Anthesis. *Scientia Agricultura Sinica*. 2016. **49**, N 6. P. 1060–1083. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2016.06.004>
 12. Li Y., Zhang D., Xing L., Zhang S., Zhao C., Han M. Effect of exogenous 6-benzylaminopurine (6-BA) on branch type, floral induction and initiation, and related gene expression in Fuji apple (*Malus domestica*). *Plant Growth Regul.* 2016. **79**, N 1. P. 65–70. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0111-5>
 13. Schroder M., Link H., Bangerth K.F. Correlative polar auxin transport to explain the thinning mode of action of benzyladenine on apple. *Scientia Horticulturae*. 2013. **153**, N 4. P. 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.02.001>
 14. Brumos J., Robles L.M., Yun J., Vu T.C., Jackson S., Alonso J.M., Stepanova A.N. Local Auxin Biosynthesis Is a Key Regulator of Plant Development. *Dev. Cell*. 2018. **47**, N 3. P. 306–318. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2018.09.022>
 15. Hanaa H., Safaa A. Foliar application of IAA at different growth stages and their influenced on growth and productivity of bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Phys. Conf. Ser.* 2019. **1294**. P. 1–8. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1294/9/092029>
 16. Xing X., Jiang H., Zhou Q., Xing H., Jiang H., Wang S. Improved drought tolerance by early IAA- and ABA-dependent H₂O₂ accumulation induced by α -naphthaleneacetic acid in soybean plants. *Plant Growth Regul.* 2016. **80**, N 3. P. 303–314. <https://doi.org/10.1007/s10725-016-0167-x>
 17. Hikosaka S., Sugiyama N. Effects of Exogenous Plant Growth Regulators on Yield, Fruit Growth, and Concentration of Endogenous Hormones in Gynoecious Parthenocarpic Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *The Horticulture Journal*. 2015. **84**, N 4. P. 342–349. <https://doi.org/10.2503/hortj.MI-051>
 18. Li J., Guan Y., Yuan L., Hou J., Wang C., Liu F., Yanga Y., Lu Z., Chen G., Zhu S. Effects of exogenous IAA in regulating photosynthetic capacity, carbohydrate metabolism and yield of *Zizania latifolia*. *Scientia Horticulturae*. 2019. **253**, N 27. P. 276–285.
 19. Aremu A.O., Plackova L., Masondo N.A., Amoo S.O., Moyo M., Novak O., Dolezal K., Staden J.V. Regulating the regulators: responses of four plant growth regulators during clonal propagation of *Lachenalia montana*. *Plant Growth Regul.* 2017. **82**, N 2. P. 305–315. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0260-9>
 20. Khalloufi M., Martinez-Andujar C., Lachaal M., Karray-Bouraoui N., Perez-Alfocea F., Albacete A. The interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves growth in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modifying the hormonal balance. *J. Plant. Physiol.* 2017. **214**. P. 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.04.012>
 21. Honda I., Matsunaga H., Kikuchi K., Matuo S., Fukuda, M., Imanishi S. Involvement of Cytokinins, 3-Indoleacetic Acid, and Gibberellins in Early Fruit Growth in Pepper (*Capsicum annuum* L.). *The Horticulture Journal*. 2017. **86**, N 1. P. 52–60. <https://doi.org/10.2503/hortj.MI-120>
 22. Rogach V.V., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V., Rogach T.I. Morphogenesis, pigment content, phytohormones and productivity of eggplants under the action of gibberellin and tebuconazole. *Regul. Mech. Biosyst.* 2020. **11**, N 1. P. 129–135. <https://doi.org/10.15421/022017>
 23. Official Methods of Analysis of AOAC International: George W. Latimer (Ed.). 19th edition. Gaithersburg: AOAC International, 2012.
 24. Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Romanenko K.O., Babenko L.M. Endogenous phytohormones of fern *Polystichum aculeatum* (L.) Roth gametophytes at different stages of morphogenesis in vitro culture. *Cytol. and Genet.* 2020. **54**, N 1. P. 23–30. <https://doi.org/10.3103/S0095452720010089>.
 25. Van Emden H.F. Statistics for terrified biologists. Blackwell, Oxford. 2008. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0058-3>

26. Poprotska I., Kuryata V., Khodanitska O., Polyvanyi S., Golunova L. Effect of gibberellin and retardants on the germination of seeds with different types of reserve substances under the conditions of skoto- and photomorphogenesis. *Biologija*. 2019. **65**, N 4. P. 296–307. <https://doi.org/10.6001/biologija.v65i4.4123>
27. Рогач Т.І. Особливості морфогенезу і продуктивність соняшнику за дії трептолему: Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: у 2 т. Гол. ред. В.В. Моргуна. Т.1. Київ: Логос, 2009. С. 680–686.
28. Кур'ята В.Г., Поливаний С.В. Особливості функціонування донорно-акцепторної системи маку олійного за дії трептолему в зв'язку з продуктивністю культури. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. **8**, № 1. С. 11–20. https://doi.org/10.15421/2017_182
29. Khodanitska O.O., Kuryata V.G., Shevchuk O.A., Tkachuk O.O., Poprotska I.V. Effect of treptolem on morphogenesis and productivity of linseed plants. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2019. **9**, N 2. P. 119–126.

Отримано 17.05.2021

REFERENCES

1. Davies, P.J. (2010). The plant hormones: their nature, occurrence, and function. *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action*. Davies, P.J. (Ed.). Dordrecht: Springer, pp. 1-15. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_1
2. Rogach, V.V., Voytenko, L.V., Shcherbatiuk, M.M., Rogach, T.I. & Kosakivska, I.V. (2020). Effect of foliar treatment with synthetic growth regulators on morphogenesis, content of pigments and phytohormones, and productivity of *Solanum melongena* L. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 2, No. 50, pp. 105-118. <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.105> [in Ukrainian].
3. Sponsel, V. & Hedden, P. (2010). Gibberellin Biosynthesis and Inactivation. *Plant Hormones*. Davies P.J. (Ed.). Springer, Dordrecht, pp. 63-94. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_4
4. Qiu, L.H., Chen, R.F., Luo, H.M., Fan, Y.G., Huang, X., Liu, J. X., Xiong, F. Q., Zhou, H.W., Gan, C.K., Wu, J.M. & Li, Y.R. (2019). Effects of Exogenous GA₃ and DPC Treatments on Levels of Endogenous Hormone and Expression of Key Gibberellin Biosynthesis Pathway Genes During Stem Elongation in Sugarcane. *Sugar Tech.*, 21, pp. 936-948. <https://doi.org/10.1007/s12355-019-00728-7>
5. Muhammad, I. & Muhammad, A. (2013). Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environ. Exper. Bot.*, 86, pp. 76-85. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.002>
6. 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. *Func. Plant Biol.*, 42, No. 4, pp. 397-409. <https://doi.org/10.1071/FP14212>
7. Ullah, H., Bano, A., Khokhar, K.M. & Mahmood, T. (2011). Effect of seed soaking treatment with growth regulators on phytohormone level and sex modification in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Afr. J. Plant Sci.*, 5, No. 10, pp. 599-608.
8. Wen, Y., Su, S.C., Ma, L.Y. & Wang, X.N. (2018). Effects of gibberellic acid on photosynthesis and endogenous hormones of *Camellia oleifera* Abel. in 1st and 6th leaves. *J. Forest Res.*, 23, No. 5, pp. 309-317. <https://doi.org/10.1080/13416979.2018.1512394>
9. Kang, S.-M., Radhakrishnan, R., Khan, A.L., Kim, M.-J., Park, J.-M., Kim, B.-R., Shin, D.-H. & Lee, I.-J. (2014). Gibberellin secreting rhizobacterium, *Pseudomonas putida* H-2-3 modulates the hormonal and stress physiology of soybean to improve the plant growth under saline and drought conditions. *Plant Physiol. Biochem.*, 84, pp. 115-124. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.09.001>
10. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2017). Cytokinins as regulators of plant ontogenesis under different growth conditions. Kyiv: Nash Format [in Ukrainian].
11. Luo, Y., Yang, D., Yin, Y., Cui, Z., Li, Y., Chen, J., Zheng, M., Wang, Y., Pang, D., Li, Y. & Wang, Z. (2016). Effects of Exogenous 6-BA and Nitrogen Fertilizers with

- Varied Rates on Function and Fluorescence Characteristics of Wheat Leaves Post Anthesis. *Scientia Agricultura Sinica*, 49, No. 6, pp. 1060-1083. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2016.06.004>
12. Li, Y., Zhang, D., Xing, L., Zhang, S., Zhao, C. & Han, M. (2016). Effect of exogenous 6-benzylaminopurine (6-BA) on branch type, floral induction and initiation, and related gene expression in Fuji apple (*Malus domestica*). *Plant Growth Regul.*, 79, No. 1, pp. 65-70. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0111-5>
 13. Schroder, M., Link, H. & Bangerth, K.F. (2013). Correlative polar auxin transport to explain the thinning mode of action of benzyladenine on apple. *Scientia Horticulturae*, 153, No. 4, pp. 84-92. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.02.001>
 14. Brumos, J., Robles, L.M., Yun, J., Vu, T.C., Jackson, S., Alonso, J.M. & Stepanova, A.N. (2018). Local Auxin Biosynthesis Is a Key Regulator of Plant Development. *Dev. Cell.*, 47, No. 3, pp. 306-318. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2018.09.022>
 15. Hanaa, H. & Safaa, A. (2019). Foliar application of IAA at different growth stages and their influenced on growth and productivity of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Phys. Conf. Ser.*, 1294, pp. 1-8. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1294/9/092029>
 16. Xing, X., Jiang, H., Zhou, Q., Xing, H., Jiang, H. & Wang, S. (2016). Improved drought tolerance by early IAA- and ABA-dependent H₂O₂ accumulation induced by α -naphthaleneacetic acid in soybean plants. *Plant Growth Regul.*, 80, No. 3, pp. 303-314. <https://doi.org/10.1007/s10725-016-0167-x>
 17. Hikosaka, S. & Sugiyama, N. (2015). Effects of Exogenous Plant Growth Regulators on Yield, Fruit Growth, and Concentration of Endogenous Hormones in Gynoecious Parthenocarpic Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *The Horticulture Journal*, 84, No. 4, pp. 342-349. <https://doi.org/10.2503/hortj.MI-051>
 18. Li, J., Guan, Y., Yuan, L., Hou, J., Wang, C., Liu, F., Yanga, Y., Lu, Z., Chen, G. & Zhu, S. (2019). Effects of exogenous IAA in regulating photosynthetic capacity, carbohydrate metabolism and yield of *Zizania latifolia*. *Scientia Horticulturae*, 253, No. 27, pp. 276-285.
 19. Aremu, A.O., Plackova, L., Masondo, N.A., Amoo, S.O., Moyo, M., Novak, O., Dolezal, K. & Staden, J.V. (2017). Regulating the regulators: responses of four plant growth regulators during clonal propagation of *Lachenalia montana*. *Plant Growth Regul.*, 82, No. 2, pp. 305-315. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0260-9>
 20. Khalloufi, M., Martinez-Andujar, C., Lachaal, M., Karray-Bouraoui, N., Perez-Alfocea, F. & Albacete, A. (2017). The interaction between foliar GA3 application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves growth in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modifying the hormonal balance. *J. Plant. Physiol.*, 214, pp. 134-144. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.04.012>
 21. Honda, I., Matsunaga, H., Kikuchi, K., Matuo, S., Fukuda, M. & Imanishi, S. (2017). Involvement of Cytokinins, 3-Indoleacetic Acid, and Gibberellins in Early Fruit Growth in Pepper (*Capsicum annuum* L.). *The Horticulture Journal*, 86, No. 1, pp. 52-60. <https://doi.org/10.2503/hortj.MI-120>
 22. Rogach, V.V., Voytenko, L.V., Shcherbatiuk, M.M., Kosakivska, I.V. & Rogach, T.I. (2020). Morphogenesis, pigment content, phytohormones and productivity of eggplants under the action of gibberellin and tebuconazole. *Regul. Mech. Biosyst.*, 11, No. 1, pp. 129-135. <https://doi.org/10.15421/022017>
 23. Latimer, G.W. (Ed.). (2012). *Official Methods of Analysis of AOAC International*. 19th edition. Gaithersburg: AOAC International.
 24. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A., Voytenko, L.V., Shcherbatiuk, M.M., Romanenko, K.O. & Babenko, L.M. (2020). Endogenous phytohormones of fern *Polystichum aculeatum* (L.) Roth gametophytes at different stages of morphogenesis in vitro culture. *Cytol. & Genet.*, 54, No. 1, pp. 23-30. <https://doi.org/10.3103/S0095452720010089>
 25. Van Emden, H.F. (2008). *Statistics for terrified biologists*. Blackwell, Oxford. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0058-3>
 26. Poprotska, I., Kuryata, V., Khodanitska, O., Polyvani, S. & Golunova, L. (2019). Effect of gibberellin and retardants on the germination of seeds with different types of reserve substances under the conditions of skoto- and photomorphogenesis. *Biologija*, 65, No. 4, pp. 296-307. <https://doi.org/10.6001/biologija.v65i4.4123>

27. Rogach, T.I. (2009). Particularity of morphogenesis and productivity of sunflower plants under the influence of treptolem. In: Plant physiology: problems and prospects of development: in 2 Vols; V.V. Morgun (Ed.). Vol. 1. Kyiv: Logos, pp. 680-686 [in Ukrainian].
28. 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, No. 1, pp. 11-20. https://doi.org/10.15421/2017_182 [in Ukrainian].
29. Khodanitska, O.O., Kuryata, V.G., Shevchuk, O.A., Tkachuk, O.O. & Poprotska, I.V. (2019). Effect of treptolem on morphogenesis and productivity of linseed plants. Ukrainian Journal of Ecology, 9, No. 2, pp. 119-126.

Received 17.05.2021

EFFECTS OF EXOGENOUS PLANT GROWTH REGULATORS ON MORPHOGENESIS, PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS, AND PRODUCTIVITY OF SWEET PEPPER *CAPSICUM ANNUUM* L.

V.V. Rogach¹, L.V. Voytenko², M.M. Shcherbatiuk², V.G. Kuryata¹, I.V. Kosakivska², T.I. Rogach¹

¹Vinnitsia Mykhailo Kotsiubynskyi State Pedagogical University
32 Ostrozhsky St., Vinnitsia, 21100, Ukraine
e-mail: rogachv@ukr.net

²M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine

During the pot experiment in soil-sandy culture, the effect of foliar treatment with 0.005 % aqueous solutions of 1-naphthylacetic acid (1-NAA), gibberellic acid (GA₃) and 6-benzylaminopurine (6-BAP) on growth and physiological and biochemical characteristics of sweet pepper cv. Antey were investigated. It was found that exogenous growth stimulators at the budding stage led to an increase in the plants linear size, leaves number, the leaves, stems and roots fresh weight, as well as the whole plant dry weight. After treatment with growth regulators, the area of leaf blades increased throughout the growing season, and at the stage of fruit formation — the total leaf area of the whole plant. Exogenous 6-BAP significantly increased the amount of chlorophyll in the leaves, while under the action of GA₃ this index decreased. Growth stimulants thickened the leaf blades due to the proliferation of chlorenchyma cells, namely the increase in the volume of columnar parenchyma cells. 1-NAA and 6-BAP also increased the size of the spongy parenchyma cells. All growth regulators reduced the content of IAA and ABA in the stems. 1-NAA and GA₃ increased the content of endogenous GA₃ in the stems, and 6-BAP decreased it. The growth regulators increased the content of endogenous IAA in the leaves, the maximum increase occurred during treatment with synthetic auxin. 1-NAA and 6-BAP decreased the content of endogenous GA₃, and under the action of exogenous GA₃ there was an increase in this phytohormone. All growth substances reduced the ABA content in the leaves. The most significant decrease was observed under the action of exogenous GA₃. Growth substances have been shown to reduce the amount of cytokinins in stems and increase in leaves. 1-NAA minimized the cytokinins content in the stems and maximized in leaves. Treatment with a solution of GA₃ had no significant effect on the cytokinins accumulation. All growth regulators increased the yield of sweet pepper culture by increasing the number of fruits per plant and the average weight of one fruit. The most effective was the use of a synthetic analogue of cytokinins — 6-BAP.

Key words: sweet pepper (*Capsicum annuum* L.), synthetic growth regulators, morphogenesis, mesostructure, chlorophyll, phytohormones, yield.