

Б. О. Куц, В. Г. Кур'ята

**РЕГУЛЯЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ТА
ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН
У СКОТО- ТА ФОТОМОРФНИХ ПРОРОСТКІВ
ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ**

друкарня-видавництво
ТВОРИ
творюємо разом

ISBN 978-617-552-292-9



9 786175 522929

www.tvoru.com.ua

Вінниця - 2023

ВІННИЦЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені МИХАЙЛА КОЦЮБИНСЬКОГО

Б.О. Куц, В.Г. Кур'ята

**РЕГУЛЯЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ТА ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ
ВІДНОСИН У СКОТО- ТА ФОТОМОРФНИХ ПРОРОСТКІВ ЗА ДІЇ
ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ**

Вінниця • «ТВОРИ» • 2023

Рецензенти:

Пида С. В. – доктор сільськогосподарських наук, професор Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка

Приседський Ю. Г. – доктор біологічних наук, професор Донецького національного університету імені Василя Стуса

*Рекомендовано до друку рішенням Вченої ради Вінницького
державного педагогічного університету імені Михайла
Коцюбинського*

«22» лютого 2023 року (протокол № 7)

Куц Б.О., Кур'ята В.Г.

К 95 Регуляція морфогенезу та донорно-акцепторних відносин у ското- та фотоморфних проростків за дії гібереліну та тебуконазолу. Вінниця : ТВОРИ, 2023. 128. с.

ISBN 978-617-552-292-9

У монографії узагальнено літературні та експериментальні дані про вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на морфогенез, формування та функціонування донорно- акцепторної системи бобів кінських та кукурудзи за умов фото- та скотоморфогенезу. Проаналізовано вплив гібереліну і ретарданту тебуконазолу на перерозподіл резервних сполук і елементів мінерального живлення на потреби органогенезу проростків у гетеротрофну фазу розвитку, а також їхній вплив на фотосинтетичний апарат та накопичення пігментів при переході до автотрофного живлення.

Для фізіологів рослин, студентів, викладачів, аспірантів, докторантів біологічних спеціальностей.

ISBN 978-617-552-292-9

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ.....	6
ВСТУП.....	7
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	11
1.1 Функціонування донорно-акцепторної системи за дії зовнішніх факторів та регуляторів росту.....	11
1.1.1. Функціонування системи «фотосинтез – ріст» з точки зору концепції донорно-акцепторних відносин.....	12
1.1.2. Регуляції донорно-акцепторних відносин в системі «депо асимілятів – ріст».....	21
1.2 Регуляція морфогенезу рослин як гормоночутливого процесу за впливу світла та його відсутності у гетеротрофну фазу розвитку.....	25
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ.....	34
2.1 Матеріали досліджень.....	34
2.2 Характеристика препаратів.....	34
2.3 Умови проведення досліджень.....	35
2.4 Методи досліджень.....	36
2.4.1 Визначення біометричних показників.....	36
2.4.2 Визначення анатомічної будови.....	37
2.4.3 Визначення вмісту Нітрогену.....	37
2.4.4 Визначення вмісту Калію та Фосфору.....	37
2.4.5 Визначення вмісту вуглеводів.....	37
2.4.6 Визначення вмісту ліпідів.....	37
2.4.7 Визначення вмісту ВЖК.....	37
2.4.8 Визначення вмісту фотосинтетичних пігментів.....	39
2.4.9 Визначення вмісту хлорофілази.....	40
2.5 Статистична обробка результатів.....	42
РОЗДІЛ 3. ДІЯ ГІБЕРЕЛІНУ ТА АНТИГІБЕРЕЛІНОВОГО	43

ПРЕПАРАТУ ТЕБУКОНАЗОЛУ НА МОРФОГЕНЕЗ СКОТО- ТА ФОТОМОРФНИХ ПРОРОСТКІВ В ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ.....	
3.1 Вплив гібереліну та тебуконазолу на ріст, анатомічну будову проростків та використання резервних речовин насінини кінських бобів за умов фото- та скотоморфогенезу.....	43
3.2 Вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на ростові характеристики кукурудзи за умов фото- та скотоморфогенезу.....	52
РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ ПЕРЕРОЗПОДІЛУ РЕЗЕРВНИХ СПЛУК МІЖ ДОНОРНОЮ ТА АКЦЕПТОРНОЮ СФЕРАМИ РОСЛИН В ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ ЗА ДІЇ СВІТЛА, ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ.....	57
4.1 Вплив гібереліну та тебуконазолу на перерозподіл резервних сполук між донорною та акцепторною сферами проростків <i>Vicia faba</i> L. в гетеротрофну фазу розвитку за дії світла та його відсутності.....	57
4.1.1 Накопичення і перерозподіл різних форм вуглеводів у органах кінських бобів за дії гібереліну та тебуконазолу.....	57
4.1.2 Вплив гібереліну та його антагоніста тебуконазолу на використання резервних ліпідів під час проростання насіння кінських бобів за умов фото-та скотоморфогенезу.....	60
4.1.3 Вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на вміст Нітрогену, Фосфору і Калію у проростках кінських бобів в період проростання.....	64
4.2 Вплив гібереліну та тебуконазолу на перерозподіл резервних сполук між донорною та акцепторною сферами проростків кукурудзи в період проростання.....	69
4.2.1 Особливості вуглеводного обміну фото- та скотоморфних проростків <i>Zea mays</i> L. за дії регуляторів росту.....	69
4.2.2 Вплив регуляторів росту на використання резервних ліпідів у гетеротрофну фазу росту кукурудзи за умов фото- та	71

скотоморфогенезу.....	
4.2.3 Вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на вміст Нітрогену, Фосфору і Калію у проростках кукурудзи в період проростання.....	75
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ПРОРОСТКІВ ТА НАКОПИЧЕННЯ ПІГМЕНТІВ ЗА ДІЇ СВІТЛА, ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ.....	79
5.1 Особливості формування фотосинтетичного та пігментного апарату проростків <i>Vicia faba</i> L. за умов комбінованого впливу світла та регуляторів росту.....	81
5.2 Дія регуляторів росту на накопичення пігментів та гістогенез перших листків проростків <i>Zea mays</i> L. за умов ското- та фотоморфогенезу.....	87
ВИСНОВКИ.....	93
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	97

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

6-БАП	6-бензиламинопурин
АБК	абсцизова кислота
ВЖК	вища жирна кислота
ГК ₃	гіберелова кислота
ГОСТ	державний стандарт
ДАВ	донорно-акцепторні відносини
ДАС	донорно-акцепторна система
ІОК	індолілоцтова кислота
РУБІСКО	рибулозобісфосфаткарбоксилаза
ССС	хлорхолінхлорид
ФАР	фізіологічно активна радіація
ФС	фотосистема
AtGA3ox1	<i>arabidopsis thaliana gibberellin 3 beta-hydroxylase 1</i>
UV	<i>ultra-violet</i>
BZR1/BES1	<i>brassinazole-resistant 1 / bri1-EMS-suppressor1</i>
COP1	<i>constitutive photomorphogenic-1</i>
DELLA	білок-репресор синтезу гібереліну (<i>aspartic acid–glutamic acid–leucine–leucine–alanine</i>)
HY5	<i>elongated hypocotyl5</i>
NPQ	<i>non-photochemical quenching</i>
PIF	<i>phytochrome interacting factor</i>
SAR	<i>shade avoidance reaction</i>
UVR8	<i>ultra-violet-B resistance 8</i>

ВСТУП

Регуляція донорно-акцепторних відносин (source-sink) рослин дозволяє оптимізувати швидкість росту, перерозподіляти потоки асимілятів на потреби формування і росту органів рослин, підвищувати урожайність сільськогосподарських культур [20, 256].

Найбільш вивченим сьогодні є функціонування цих відносин в межах взаємодії фотосинтезу (донор) та процесів вегетативного росту (акцептор асимілятів) [20, 184, 278]. Під асимілятами мають на увазі різні сполуки вуглецю, асимільованого рослиною у процесі фотосинтезу, 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 [20]. Надлишок асимілятів може відкладатися не лише у вигляді крохмалю, білків і жирів, а й частково у вигляді структурних полісахаридів, що входять до складу клітинних стінок тощо [44]. Запасні речовини різних типів відіграють роль буфера між фотосинтезом як донором асимілятів і ростом вегетативних, запасуючих та репродуктивних органів як акцептором асимілятів.

Разом з тим, практично нерозробленими залишаються питання функціонування системи «source-sink» в гетеротрофну фазу розвитку рослини – період проростання насіння. Маловідомими є також особливості використання депонованих в органах запасу речовин різної хімічної будови та елементів живлення на потреби органогенезу [198, 259].

Одним з найважливіших зовнішніх чинників, які суттєво впливають на морфогенез, є світло. Здатність переключатися зі скотоморфогенетичного до фотоморфогенетичного розвитку є суттєвою для виживання проростка. Центральним для цього механізму є система фоторецепторів (фітохромів, кріптохромів і фототропіну), що регулюють вмикання програми фотоморфогенезу [306]. Фоторецепторні білки рослин, такі як фітохроми (до 5 різних типів з частково різними функціями), кріптохроми (2 типи), фототропіни (2 типи) та UVR8 сприяють передачі сигналу, утворюючи

складну мережу. При цьому збудження одного фоторецептора може посилювати або гальмувати дію іншого [171].

Відомо, що фоторецептори опосередковують реакцію на світло, змінюючи швидкість росту проростків при переході від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу [183, 191]. Рослини, які проростають в цілковитій темряві, розвиваються за програмою скотоморфогенезу, що характеризується видовженням епикотилу або гіпокотилу, утворенням гіпокотильної петлі, пожовтінням сім'ядоль та формуванням гофрованих перших листків, зменшенням кількості листя у подальшому [146, 222]. При цьому однодольні та дводольні рослини розрізняються морфологією проростків, які вирощуються на світлі та в темряві. У однодольних рослин в процесі етіолоїції розтягуються у довжину як осьові органи, так і листки. У дводольних рослин розтягуються лише міжвузля стебла (гіпокотиль, епикотиль), а первинні листки та сім'ядолі змінюються мало [94]. Разом з тим інші особливості морфогенезу, специфіка використання різних типів резервних речовин насіння, особливості формування пігментного апарату рослини у однодольних та дводольних рослин в темряві та за умов освітлення залишаються маловідомими.

На сьогодні відомо, що світло може модифікувати ріст і морфогенез рослин через перебудову гормонального комплексу, що є механізмом впливу на донорно-акцепторну систему [127, 213, 309]. Початкові етапи фотоморфогенезу супроводжуються активними метаболічними змінами, фітохромною модифікацією гормонального статусу проростків, розпочинається транспортування та утворення градієнтів фітогормонів, зокрема, гіберелінів в рослині, а також змінюється інтенсивність утворення природних інгібіторів [133, 224]. Змін на світлі зазнає біосинтез етилену в тканинах, що сприяє остаточному морфогенезу та фізіологічному розвитку [81, 133]. Сучасні результати генетичного аналізу мутацій гіберелінів і фітохромів свідчать про взаємодію між сигнальними системами за певних

фізіологічних умов, хоча окремі онтогенетичні стадії розвитку, наприклад, цвітіння, контролюються незалежно обома системами [103, 303].

На поверхні ґрунту світло починає діяти як основний екзогенний агент, що пригнічує активність головного білка-супресора фотоморфогенезу COP1, що синтезується в нуклеарному просторі та може бути інактивованим позаклітинно, а також інших регуляторів транскрипції, які забезпечують реалізацію сигналів гібереліну (DELTA) та брасиностероїдів (BZR1 / BES1). Також активуються транс-фактори, наприклад, HY5, що ініціюють перехід до автотрофного живлення [95, 181]. Оскільки фітогормони включені в систему трансдукції світлового сигналу, багато з регульованих світлом реакцій розвитку рослин знаходяться під їхнім впливом [173, 175].

Відомо, що зміни в інтенсивності росту різних органів проростка за умов фото- і скотоморфогенезу супроводжуються відмінностями 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 [204, 213].

Разом з тим, інші морфологічні та біохімічні особливості ското- та фотоморфогенетичних проростків однодольних та дводольних рослин вивчено недостатньо. Відомо, що процеси росту та реутилізації сполук в період проростання реалізуються за участі гіберелінів [156, 263]. При цьому практично відсутні роботи, в яких вивчали комбінований вплив екзогенної обробки гібереліновими і антигібереліновими препаратами на морфогенез, перерозподіл резервних речовин між органами проростка та функціонування донорно-акцепторних відносин в системі «депо асимілятів – ріст» рослин у гетеротрофну фазу росту за наявності або відсутності світла. Відсутні дослідження, що дали б змогу встановити та порівняти інтенсивність використання депонованих резервних сполук в сім'ядолях дводольних та

однодольних: білків, ліпідів та вуглеводів, а також особливості перебудови їх пігментного апарату за дії регуляторів росту.

Враховуючи морфологічні особливості, відмінності фото- та скотоморфогенезу однодольних та дводольних рослин, є доцільним вивчення донорно-акцепторних відносин на культурах кінських бобів та кукурудзи, як типових представників дводольних та однодольних рослин.

Відомо, що застосування фітогормонів та синтетичних регуляторів росту дозволяє штучно змінювати морфогенез, активність ростових і фотосинтетичних процесів, регулювати інтенсивність використання резервних речовин насінини [26, 88]. На нашу думку, застосування препаратів з протилежним механізмом дії на активність проростання дає можливість штучно змоделювати різний ступінь напруження донорно-акцепторних відносин у рослині і встановити, через які морфологічні, анатомічні та фізіологічні зміни відбувається перерозподіл потоків асимілятів між органами проростка. У літературі відсутні дані щодо порівняльного впливу гібереліну та антигіберелінового препаратів (ретардантів) на морфогенез, особливості гісто- та органогенезу, формування та функціонування фотосинтетичного апарату, перерозподіл асимілятів та елементів мінерального живлення проростків за умов фото- та скотоморфогенезу. У зв'язку з цим доцільним є поглиблене вивчення цього питання.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Функціонування донорно-акцепторної системи за дії зовнішніх факторів та регуляторів росту

Відповідно до сучасного уявлення, вищі рослини являють собою єдину донорно-акцепторну систему, що значною мірою залежить від генетичних програм розвитку [18]. Сьогодні концепція охоплює різні рівні організації рослинного організму – від тканинного до організмового. Координація потоків пластичних речовин між донором та акцептором здебільшого відбувається завдяки системі регуляторних сигналів, якими можуть бути насамперед власне асиміляти, фітогормони та інші сигнальні молекули [20].

Для регуляції донорно-акцепторних відносин культурних рослин користуються як генетичними, так і технологічними шляхами, що працюють у комплексі, доповнюючи один одного. Вони дають змогу зменшити кількість добрив, необхідних для отримання одиниці рослинної продукції, знизити її собівартість та ослабити негативний тиск на довкілля [114, 185].

Регуляцію донорно-акцепторних відносин розглядають як найвищий рівень у ієрархії процесів, що забезпечують функціонування рослини як цілісної системи [26, 35, 42]. Вважають, що еволюційною передумовою виникнення донорно-акцепторної системи є формування судинної системи, що забезпечує не лише вертикальне положення рослини в просторі, але й провідну, механічну та запасуючу функції [116, 298].

Встановлення ключових особливостей донорно-акцепторних відносин має важливе значення для з'ясування процесів росту культур, їх адаптації та подолання екологічних обмежень [121, 137]. Зокрема, для видів *Salix* spp. була розроблена модель оптимізації балансу між донором (фотосинтез) та акцептором (морфогенез), що зумовила підвищення продуктивності широколистих сортів на 20%, а вузьколистих – на 47% [106]. Доведено, що регуляція донорно-акцепторних відносин шляхом створення умов температурного стресу також мала позитивний вплив на продуктивність культури болгарського перцю, сприяючи збільшенню кількості квітів на

рослині (на 65%) на етапі бутонізації, а також розмірів клітин мезокарпію та їх частки відносно маси плодів [122]. При цьому, варто врахувати, що атрагувальна сила органів залежить насамперед від кількості клітин, а не їх розмірів [20]. Ймовірно, що підвищення продуктивності культур пов'язане з підвищенням інтенсивності фотодихання за умов стресу, що на противагу темновому диханню, не веде до втрат асимільованих вуглеводів [19, 167].

Підвищення врожайності та стійкості в стресових умовах є першочерговою метою вирощування таких сільськогосподарських культур як пшениця (*Triticum* spp.) [18] та рис (*Oryza* spp.) [88, 130, 244]. Встановлено, що висока температура мала негативний вплив на продуктивність пшениці на стадії запилення та наливу колосу, гальмуючи активність акцепторної сфери (sink), а саме процес формування зерна [77, 78]. Встановлені особливості функціонування ДАС є ефективним механізмом перерозподілу асимілятів між органами протягом онтогенезу з метою покращення продуктивності [245].

Відповідно до сучасних уявлень основні поняття концепції «source» та «sink» можуть бути застосовані не лише до конкретних органів, але й до процесів. Відомо, що реалізація донорно-акцепторних відносин може відбуватися в різних системах: фотосинтез – ріст, депо асимілятів – ріст, макро- і мікросимбіоти – процеси симбіотичної азотфіксації. Відповідно до цього, традиційно виділяють атрагувальні центри, які відрізняються характером активності: точки росту, місця відкладання речовин у запас та місця активного метаболізму [35].

1.1.1. Функціонування системи «фотосинтез – ріст» з точки зору концепції донорно-акцепторних відносин

Оскільки світло є одним з найважливіших зовнішніх чинників, які суттєво впливають на морфогенез, основну увагу досліджень ДАВ зосереджено на процесах функціонування системи «фотосинтез-ріст». Першому процесу відводиться роль продуцента асимілятів, другому – роль споживача асимілятів. Під асимілятом розуміють речовину, що утворилась в

результаті фотосинтезу – первинну органічну сполуку [17]. Кількість асимілятів прямо пропорційна фотосинтетичній активності, що визначається ферментативним потенціалом хлоропластів, площею асимілюючого органу та продуктивністю процесу. Це підтверджують сучасні дослідження впливу гібереліну на показники площі листка відносно маси сухої речовини стебла та листя малини, де їхнє співвідношення суттєво зменшувалося. Окрім цього, функціонування листкового апарату суттєво впливало на продуктивність рослини, де, крім процесів росту, потужним акцептором асимілятів є процеси карпогенезу [26].

Визначальним фактором ефективності функціонування донора є характер мезоструктурної організації листка, а саме товщина листків, об'єм стовпчастої паренхіми, лінійні розміри губчастої паренхіми листка та вміст хлорофілу в тканинах, що визначає ефективність використання енергії фотонів та їх поглинання [28, 36]. Встановлено, що характерною особливістю найбільш високопродуктивних культур є насиченість асимілюючих тканин пігментами [11, 136].

Відомо, що обробка рослин ретардантами сприяє підвищенню інтенсивності фотосинтезу на одиницю площі листкової поверхні, що відбувається переважно за рахунок збільшення питомої поверхневої щільності листка при одночасному зменшенні площі листкової пластинки [130]. Така позитивна кореляція пояснюється збільшенням кількості структурних елементів, при безпосередній участі яких здійснюється асиміляція CO_2 [58, 75].

Реорганізація листкового апарату, оптимізація анатомо-морфологічної будови хлоренхіми та зміни показників хлорофільного індексу ведуть до підвищення значень чистої продуктивності фотосинтезу, що підтверджено експериментальними дослідженнями функціонування «донора» на прикладі ряду культур: картоплі [64], цукрового буряка [73], ріпаку [56], рису [164], соняшнику [57], конопель [173], льону олійного [67], арахісу [273], маку олійного [43], сої [9].

Встановлено, що інтенсивність фотодихання визначає стійкість фотосинтетичного апарату до фотоінгібування при зниженні асиміляції CO₂. Внаслідок пригнічення асиміляції вуглекислого газу на яскравому світлі відбувається фотоінгібування ФС II. Встановлено, що у рослин пшениці, високі показники інтенсивності фотодихання сприяли збереженню активності фотосинтетичного апарату завдяки змінам гліколатного метаболізму, які посилюють декарбоксилування його інтермедіатів і втрати асимільованого вуглецю [18]. Фотодихання як акцептор електронів зменшує фотоінгібування, підтримуючи також активність лінійного транспорту електронів у хлоропластах [11, 19], що сприяє збереженню високої продуктивності в генеративний період. Також пригнічення фотосинтезу може відбуватися за рахунок надлишку асимілятів. Оскільки процеси росту пов'язані з процесами метаболізму, перерозподілом пластичних речовин, енергетичними перетвореннями, необхідно враховувати усі механізми покращення фотосинтетичної асиміляції [18], що дозволяють не лише здійснювати переорієнтацію потоків асимілятів, але й ефективно їх використовувати, попереджаючи утворення їх надлишку.

Дослідження останніх років свідчать про те, що зміни у донорно-акцепторній системі рослини, викликані шляхом хірургічного видалення частини акцептора пригнічують фотосинтез, збільшуючи конкуренцію акцепторів за асиміляти [259]. Протягом експерименту, що передбачав обробку олійних пальм (*Elaeis guineensis* Jacq.) сумішшю неорганічних добрив або часткову дефоліацію вдалося вплинути на перерозподіл асимілятів в системі «донор-акцептор». Суттєво змінювалися атрагувальні властивості органів: збільшилася кількість квітів у суцвітті, кількість плодів, що отримували з одного суцвіття, кількість олії у сухому матеріалі кожного плоду. Зміна у співвідношенні між «пропозицією» джерела та зростаючим «попитом» на вуглеводи в органах була підтверджена зменшенням опадання квітів завдяки зниженню запиту на поживні речовини вегетативними органами [256]. Іншими дослідниками встановлено, що оптимізація

виращування озимого ріпаку майже повністю залежить від доступності ресурсів, необхідних для формування насіння протягом репродуктивної фази розвитку та забезпечується посиленням галуження бічних пагонів, що є додатковими акцепторами асимілятів [179].

Основним механізмом регуляції морфогенезу та відносин між донором та акцептором є фітогормони, зокрема гібереліни. Гібереліни – це велика групи дитерпеноїдів, що синтезуються з ент-каурену та є похідними ент-гіберелана. Ця група фітогормонів є найбільш ефективною та найбільш досліджуваною в межах концепції донорно-акцепторних відносин, що пов'язано з їх широким спектром дії на рослину.

Відомо, що гібереліни стимулюють апікальне домінування, розтягування органів та міжвузлів, диференціацію клітин, а також процеси проростання [165].

Існують дані, що свідчать про вплив гіберелінів на донорно-акцепторну систему за рахунок активізації фотосинтетичних ферментів, збільшення площі листка, що значно покращує поглинання ФАР. Встановлено суттєвий вплив гіберелінів на інтенсивність вуглеводного обміну, активність РУБІСКО, амілази та інвертази, ефективність використання поживних речовин. Таким чином, гібереліни мають здатність стимулювати активність акцептора, що залежить від концентрації цукрів у флоемі, а також формування градієнту концентрації у напрямку до акцепторів. У якості таких акцепторів насамперед виступають процеси формування квітів та плодів.

Характерною особливістю впливу активних форм гіберелінів є формування більших квітів та плодів, однак кількість їх на рослині значно зменшується [165]. Наприклад, відомо про можливість стимуляції накопичення цукрів у плодах ряду сільськогосподарських культур: конюшини [187], томатів [112, 204], перцю солодкого [199, 201].

Однак, сьогодні у якості фактору впливу на рослину при вивченні закономірностей функціонування ДАС замість розповсюджених хірургічних способів змін співвідношення потужностей «джерела» і «стоку»

(стерилізація, дефоліація, деризоїдація) або введення гормонів, використовують більш перспективні, альтернативні способи зниження активності ростових центрів без створення умов додаткового стресу на організм [82, 309].

Одним з досить ефективних методів є застосування антигіберелінових препаратів – ретардантів. Зокрема, достатньо інформативним вважають підхід «від протилежного» – обробка рослин інгібіторами дії тих чи інших фітогормонів (ретардантами) з наступним вивченням ролі ендогенного гормонального комплексу, регуляції фотосинтетичної і ростової активності [27, 329].

На сучасному етапі ретардантні властивості встановлені для п'яти груп сполук, які відрізняються хімічною будовою, однак проявляють чітку антигіберелінову дію: гідразидпохідні препарати; триазолпохідні препарати; четвертинні амонієві (онієві) сполуки; ізобутирати; етиленпродуценти [28, 129]. Основною фізіологічною дією ретардантів є гальмування лінійного росту рослин, пригнічення апікального домінування, посилення галуження стебла, утворення більшої кількості квітів та плодів, що стимулює також фотосинтетичні процеси [27, 31].

Встановлено, що за дії триазолпохідного ретарданту паклобутразолу затримка росту ріпаку озимого супроводжувалася суттєвим посиленням галуження стебла і утворенням додаткових гілочок першого порядку, збільшенням кількості стручків на рослині та насінин в стручку [53]. Уповільнення росту стебла ріпаку озимого під впливом ретарданту призводило до перерозподілу асимілятів у бік формування плодів та насіння зі збільшеною кількістю олії [56]. Таким чином, внаслідок пригнічення активності апікальних меристем відбувається перерозподіл пластичних речовин на потреби більш пріоритетних процесів, розвитку органів [199]. Також, завдяки позакореновому внесенню регуляторів росту та змін в системі донорно-акцепторних відносин вдалося подолати низьку продуктивність та якість насіння кунжуту індійського (*Sesamum indicum* L.) [304], гірчиці [110]

та соняшнику [138]. Застосування регуляторів росту антигіберелінової дії паклобутразолу та метконазолу було сприятливим для культури манго [254], етефону для винограду [105, 123].

В літературі представлена різноманітна інформація щодо особливостей процесів фотосинтезу та дихання під впливом ретардантів [203, 259]. Встановлено, що ретарданти сприяють продовженню життя листків, скорочуючи витрати асимілятів на новоутворення листків, а надлишок пластичних речовин використовується на накопичення маси господарсько цінних органів [279]. У період інтенсивного росту обробка регуляторами антигіберелінової дії призводила до зменшення індексу листової поверхні і утворення біомаси надземної частини у картоплі [51, 55, 61, 135], цукрового буряку [73, 279, 289] та озимого ріпаку, що частково компенсувалося перебудовою асиміляційного апарату листків – потовщення листків за рахунок розростання стовпчастої паренхіми, яка є основною фотосинтезуючою тканиною листка [53].

Сьогодні залишається недостатньо вивченим питання особливостей впливу ретардантів на маргінальні меристеми, функціонування яких визначає розміри і форму листка і, відповідно, загальну площу асиміляційної поверхні рослини, що не дає можливості розробити загальну схему механізму дії ретардантів [46]. Дослідження показали, що під впливом ретардантів відбувалося зменшення площі і маси листових пластинок без зменшення розмірів клітин мезофілу. Вважають, що це пов'язане зі зменшенням частоти антиклинальних поділів і загальним інгібуванням активності маргінальних меристем, внаслідок чого відбувається зменшення сухої маси органів [26, 73]. Також відомо, що застосування триазолпохідного препарату паклобутразолу для обробки рослин кеш'ю дозволило покращити асиміляційні показники та вміст хлорофілу [242, 301].

Відомо, що завдяки застосуванню тебуконазолу з метою зменшення витрат асимілятів на ріст вегетативних органів у пасльонових вдалося досягти суттєвої перебудови мезоструктури листків, їх потовщення за

рахунок розростання хлоренхіми, збільшення об'єму клітин стовпчастої паренхіми та лінійних розмірів клітин губчастої паренхіми у період плодоношення перцю [50] та томатів [32, 79]. Разом з тим, підвищувалася питома поверхнева щільність листків, суттєво зростав вміст хлорофілів та вміст азоту (у першу чергу білкового) порівняно з контролем та варіантом обробки гібереліном. Внаслідок дії ретарданту суттєво підвищувалась активність «source» (листоків) у перцю та томатів, покращувалися показники чистої продуктивності фотосинтезу [32, 92].

Характерно, що за дії інгібіторів росту масова частка плодів зростає (акцепторна сфера рослини під час плодоношення) та, разом з тим, збільшується масова частка джерела асимілятів, переважно внаслідок оптимізації мезоструктури. Натомість формування більшої площі листової поверхні є основним шляхом підвищення ефективності функціонування донора за обробки стимуляторами росту [260].

Встановлено, що обробка трептолемом мала суттєвий вплив на ростові процеси, мезоструктуру листків, перерозподіл асимілятів та мінеральних елементів між органами маку олійного (*Papaver somniferum* L.) [25]. Внаслідок перебудови ДАВ спостерігали посилення морфогенезу на початку вегетації: утворення більшої кількості листків та збільшення їх поверхні, оптимізацію мезоструктури листків, підвищення рівня депонованих у вегетативних органах запасу вуглеводів. Формування більш потужної акцепторної сфери сприяло галуженню стебла і, відповідно, закладанням більшої кількості плодів в другу половину вегетації, зумовлюючи більш інтенсивний потік неструктурних вуглеводів, азотовмісних сполук та елементів живлення у напрямку до насіння [43, 44].

Згідно концепції «source-sink» запасні речовини різних типів відіграють роль буфера між фотосинтезом та ростом вегетативних, запасуючих та репродуктивних органів, що певною мірою визначає залежність ростових процесів від фотосинтезу, а також, навпаки – фотосинтезу від росту [58, 70, 85, 245].

Доведено, що підвищення вмісту цукрів в листковій пластинці супроводжується посиленням активності фотодихання відносно фотосинтезу [17]. Відомо, що зниження інтенсивності асиміляції у винограду зменшувала відтік асимілятів з листка (донора) до грона, підвищуючи їх накопичення в стеблі та корені [196, 316]. Таким чином, формування та ріст плодів відбуваються за рахунок часткової реутилізації вуглеводів із вегетативних органів рослини на процеси карпогенезу [54, 186], формування коренеплодів [73], інших господарсько цінних органів рослин [298].

Загальновідомим є той факт, що основною групою асимілятів рослин є вуглеводи, такі як крохмаль. Полісахарид відіграє подвійну роль у розподілі вуглецю. Вивільняючи запаси вуглеводів для росту та розвитку, крохмаль виконує функцію джерела, а в насінні та бульбах – функцію стоку або депо, що за потреби сприяє забезпеченню генеративних органів енергією. Тобто, біологічна роль крохмалю змінюється залежно від онтогенетичного періоду та у відповідь на екзогенний вплив [155, 160].

Синтез та гідроліз крохмалю регулює вміст вільних цукрів. Оскільки тривалий термін експлуатації листя дозволяє рослині підтримувати вегетативний ріст довше, це призводить до збільшення атругувальних властивостей «стоку» [218, 234]. Виявлено, що крохмаль накопичується повільніше в цибулинах собачого зуба американського (*Erythronium americanum* Ker Gawl.) завдяки розщепленню сахарози, що призводить до збільшення пропускну здатності клітин: відбувається швидке накопичення крохмалю – зменшується ємність «sink» [147, 234]. Накопичення вуглеводу спричиняє зниження активності фруктозо-1,6-бісфосфатази в цибуліні та зменшення обсягів використання гліцеральдегід-3-фосфату в листі, що спричиняє індукцію його старіння [311].

Висловлено думку, що регуляція ключових механізмів ДАВ відбувається переважно за рахунок оптимізації та регуляції виділення вуглеводів, що є ключовим для багатьох ознак урожаю сільськогосподарських культур [271, 274].

У пшениці депонування резервних речовин у стеблі відіграє подвійну роль – тимчасового запасання асимілятів для їх подальшого використання при наповненні колоса, а також роль альтернативного акцептора, чия атрагувальна здатність стимулює активність фотосинтетичного апарату ще до появи зернівок. При цьому, у нових сортів колос має значно вищу атрагувальну здатність ніж у старих сортів пшениці [288]. Аналогічні дані, що свідчать про можливість тимчасової депонації вуглеводів у пагонах отримані для агрусу за обробки тебуконазолом [31].

Існують дані, що свідчать про залежність функціонування ДАВ від індивідуальних особливостей культури. Зокрема, врожайність пшениці (*Triticum aestivum* L.), зернівка якої формується здебільшого при наявності насиченого джерела асимілятів, в основному обмежується умовами вирощування або комбінацією фенотипових властивостей [13, 193, 330]. Це дає змогу зробити висновок про те, що різноманітні види відрізняються чутливістю до обмеження ресурсів залежно від стадії онтогенезу. Зокрема, обмеження ресурсів «source» у рослин сої (*Glycine max* (L.) Merr.) викликає суттєве погіршення процесу формування бобів [109]. Аналогічні результати були отримані для кукурудзи (*Zea mays* L.), однак, потрібно зазначити, що її реакція на зміни у донорному потенціалі була менш вираженою [121, 139].

Таким чином, трофічне забезпечення рослин при штучному гальмуванні росту визначається не лише надходженням «свіжих» асимілятів (новоутворених внаслідок фотосинтезу), а й повнотою реутилізації вже депонованих сполук в запасуючих тканинах. За умов будь-якого дефіциту суттєвих змін зазнають метаболізм та перерозподіл депонованих сполук [48, 187, 188].

Відомо, що гормональна система рослин значною мірою впливає на поглинання, рух і включення в обмінні процеси елементів мінерального живлення [6, 13, 37, 258]. Слід підкреслити, що вплив ретардантів як антагоністів фітогормонів на надходження і перерозподіл азоту, калію, фосфору та інших елементів живлення в органах рослин не отримав

однозначної оцінки у різних джерелах. Однак, відомо, що процеси мінерального обміну, зокрема азотного, також знаходяться під контролем гіберелінів. Зокрема, встановлено значний вплив гормонів на процеси азотного обміну у вігні китайської (*Vigna unguiculata* L.) та у гірчиці [165].

Поодинокі дані свідчать про можливість регуляції обмінних процесів за допомогою обробки штучними антигіберелінами бобових рослин: у вики, сочевиці та машу обробка ССС сприяла зменшенню вмісту калію в листках рослин [231, 328], а також обробка сої паклобутразолом сприяла збільшенню вмісту білкового азоту та зменшенню його небілкових форм у листках [134, 312]. Однак, відомо, що на вміст і перерозподіл елементів мінерального живлення за дії ретардантів суттєво впливають тип препарату, особливості культури, погодні умови вегетації. Потрібно зазначити, що практично відсутні дані, що свідчать про вплив триазолопохідних ретардантів на обмін таких елементів мінерального живлення як азот, фосфор та калій у органах рослин.

1.1.2. Регуляції донорно-акцепторних відносин в системі «депо асимілятів – ріст»

Сучасна література містить незначний обсяг інформації, що стосується атрагувальних особливостей місць відкладання речовин у запас. Процеси депонування відіграють вирішальну роль у формуванні резервного джерела поживних речовин, що використовуються на потреби морфогенезу у гетеротрофну фазу розвитку рослини. Разом з тим, встановлення закономірностей функціонування ДАВ в системі «депо асимілятів – ріст» набуває особливого значення.

Відомо, що фітогормони відіграють провідну роль у регуляції процесів росту, розподілу асимілятів та регуляції взаємозв'язків між донором та акцептором, що базуються на координації активності інвертази та транспортера гексози [113, 220, 227, 244]. Розуміння метаболічної динаміки у аспекті донорно-акцепторних відносин дає перевагу для відбору посівного

матеріалу [248, 257] або молодих рослин, які можуть підтримувати високу врожайність зернових та зернобобових [84, 102, 228, 232].

Доведено, що рівень гормонів має позитивну кореляцію з показниками чистої продуктивності фотосинтезу, процесами поглинання, руху і включення в обмінні процеси елементів мінерального живлення та поживних речовин [163, 176], переходу проростків до автотрофного живлення [259, 310]. Такі дані, є підґрунтям для більш детального вивчення застосування гіберелінів та антигіберелінів у якості рушійної сили для формування відповідного донорно-акцепторного потенціалу проростків [30, 198]. Застосування інгібіторів росту дозволяє змоделювати таку активність акцепторної сфери, за якої зменшується запит на асиміляти основним акцептором – проростком, що розвивається.

Формування проростками «запиту» на резервні сполуки з різних за походженням органів запасу (бульби картоплі і топінамбуру, сім'ядолі насіння соняшнику і гарбуза) значною мірою визначається активністю апікальних меристем під час проростання, що проявляється у посиленні гістогенезу за дії гібереліну і послабленні цих процесів під впливом ретардантів. Відомо, що за дії останніх відбувалося потовщення проростків за рахунок розростання паренхіми первинної кори і серцевини з одночасним суттєвим уповільненням їх лінійного росту [45, 46]. Відомо, що застосування ретардантів наприкінці періоду вегетації агрусу призводило до зниження запиту на асиміляти і початку відкладання вуглеводів у пагонах [31, 71].

Існують малочислені дані, що свідчать про механізм дії та ефективність застосування триазолпохідних ретардантів протягом онтогенезу в зв'язку із гормональним статусом та залежно від програм розвитку. Досліди з обробки триазолпохідним ретардантом паклобутразолом гіпокотилів бобових під час формування органів проростків демонструють підвищення вмісту ІОК та більш інтенсивний розвиток кореневої системи, що є сприятливим для укорінення інтактних рослин [233], а також ефективність впливу цього

ретарданту на проростки квасолі, енергію проростання та діаметр гіпокотилів [72, 280].

Відомо, що у фазу проростання застосування регулятора росту паклобутразолу вже через 48 годин після виходу зі спокою насіння стевії зумовлювало посилення синтезу глікозидів, в тому числі ент-кауреноїдів [230]. Інші дослідження свідчать, що обробка бульб картоплі ретардантами в період виходу зі спокою призводила до уповільнення та проростання бульб [63, 303], зменшення витрат резервних вуглеводів на процеси росту та розщеплення крохмалю в бульбах за рахунок інгібування активності амілазного комплексу [62, 65]. Вважають, що посилений синтез крохмалю в картоплі за дії ретардантів реалізується, ймовірно, через підвищення вмісту АБК в бульбах: встановлено стимулюючий ефект на швидкість включення ^{14}C -глюкози в крохмаль на етапі його активного відкладання у запас [135].

Загальновідомо, що надлишок асимілятів може відкладатися не лише у вигляді крохмалю, а й у вигляді білків і жирів, а також структурних полісахаридів, що входять до складу клітинних стінок. Це підтверджують поодинокі дослідження щодо вивчення впливу регуляторів росту гібереліну (ГК₃) та хлормекватхлориду на процес проростання насіння, що супроводжується перебудовою полісахаридного комплексу [260]. Виявлено, що в якості резервної речовини рослини використовують пентозани клітинних стінок, в результаті чого відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів за рахунок процесів етерифікації карбоксильних груп цих полісахаридів [45].

Як відомо, структурні полісахариди становлять основну масу рослини і в критичні періоди росту і розвитку, можуть частково включатися в обмін, ймовірно, забезпечуючи незалежний від фотосинтезу потік вуглеводів до атрагувальних центрів [45, 70, 161]. У інших дослідженнях ефективності обробки зерна кукурудзи шляхом замочуванням та інкрустації насінин паклобутразолом також були виявлені не лише морфологічні зміни (зменшення довжини міжвузля), а й збільшення частки механічних волокон

за рахунок накопичення лігніну, збільшення вмісту лігаз та затримку періоду плодоношення [177]. Це підтверджує, що накопичення надлишку асимілятів під впливом ретардантів може відбуватися не лише у вигляді крохмалю, але й у вигляді структурних полісахаридів та лігніну, що пов'язано з посиленням утворення механічних і провідних тканин [29, 31, 45]. Розпушення клітинної стінки відбувається за рахунок активації ферментів, що розщеплюють полісахариди [37, 255]. Можливість реструктуризації клітинних стінок підтверджує дослідження їх будови у куцоніжки двоколоскової (*Brachypodium distachyon* L.), що виявили зміни кількості та структури полімерів: целюлози, лігніну, пектинів та геміцелюлоз [149]. Враховуючи масштабність та значення процесу, донорні та акцепторні властивості клітинних оболонок потребують більш детального вивчення.

Відомо, що зміни вмісту азотвмісних сполук під впливом ретардантів супроводжуються, як правило, суттєвими змінами вмісту вільних амінокислот в рослинах [163]. Встановлено, що у більшості видів рослин амінокислоти є переважаючою формою, в якій транспортується азот. Однак, у тропічних або субтропічних бобових культур основними сполуками транспорту азоту є уреїди (похідні сечовини), що демонструє особливості метаболізму та катаболізму у бобових рослин [299]. Крім впливу на білковий обмін у гетеротрофну фазу розвитку, відмічено вплив регуляторів росту на морфогенез, швидкість та інтенсивність утилізації депонованої олії в сім'ядолях гарбуза на світлі і в темряві. Встановлено, що коефіцієнт використання резервних жирів сім'ядолей на формування проростків була вищою за умов скотоморфогенезу [207].

Проведений нами аналіз сучасної літератури свідчить, що застосування ретардантів є ефективним механізмом для спрямування, регуляції та корекції вирощування економічно цінних культур, що здійснюється в першу чергу через затримку проліферації меристематичних клітин, перерозподіл асимілятів та системні зміни функціонування ДАС. Використання ретардантів дає змогу впливати на гормональний статус рослини,

вуглеводний і азотний обмін, підвищуючи стійкість та продуктивність культур [43, 117]. Очевидно, що механізм дії деяких регуляторів росту може бути неоднаковим залежно від групи препарату, власне діючої речовини та культури, що спонукає до більш детального вивчення їх впливу.

Характеристика процесів функціонування ДАВ в рослин з різним типом резервних сполук та встановлення особливостей перерозподілу та співвідношення використання білків, жирів та вуглеводів на процеси гістогенезу саме у фазу гетеротрофного розвитку залишаються маловивченими, що слугує підґрунтям для подальших досліджень.

1.2 Регуляція морфогенезу рослин як гормоночутливого процесу за впливу світла та його відсутності у гетеротрофну фазу розвитку

У природних умовах рослини постійно стикаються з різними біотичними та абіотичними факторами, які потенційно можуть обмежувати ріст і розвиток рослин, а також продуктивність сільськогосподарських культур [74, 251]. Відомо, що ріст і розвиток рослини підпорядковуються взаємодії екологічних та власних сигнальних систем [94, 235]. Ці процеси знаходяться під контролем генетичних детермінант та продуктів їх експресії [159], що модифікуються сигналами зовнішнього середовища [169, 205].

Серед різномайття абіотичних чинників, що впливають на рослину, світло є вирішальним фактором, що керує метаболізмом вуглецю в рослинах та підтримує життя на Землі. Часто рослини реагують на зменшення інтенсивності освітлення зменшенням обсягів біомаси, а також суттєвою перебудовою синтетичних процесів [7, 158]. Це підтверджує виявлена позитивна кореляція між змінами біомаси і довжини гіпокотіля квасолі та вмістом гормонів (гіберелінів) у темряві, тоді як на світлі відмічалася негативна кореляція між цими параметрами [8].

Вважають, що світло змінює структуру та функції фотосинтетичного апарату через сигнальні шляхи [323], включаючи фітогормони [172] та інші біохімічні зміни [181, 278]. Відомо, що деякі рослини легко адаптуються до

росту та розвитку в умовах недостатнього освітлення [104, 127, 151], інші види рослин за умов конкуренції за світло ініціюють реакції уникнення темряви (тіні) (SAR) [318, 319]. Це складне явище включає модуляцію транскрипційних та метаболічних мереж, які сприяють посиленню верхівкового домінування та розвитку листя, забезпечуючи у такий спосіб доступ до світла тканинам, що розвиваються [103, 320].

Відомо, що низькі показники ФАР можуть впливати на показники площі та товщини листової пластини, зменшуючи їх у рослин різних видів [139, 150]. Наприклад, в умовах затінення у рослинах сої збільшується вміст ІОК та гібереліну, в той час як вміст цитокініну в листках значно зменшується [312]. Також відомо, що низькі значення ФАР сприяють підвищенню рівня гіберелінів у гіпокотилях та листі соняшника [197], у міжвузлях рослин квасолі [90] та у пагонах арабідопсису [197], що зумовлено фізичними характеристиками монохроматичного світла [215] та фотохімічними реакціями фітохромів і кріптохромів [217, 219].

Здатність переключатися зі скотоморфогенетичного до фотоморфогенетичного розвитку є суттєвою для виживання проростків. Центральним для цього механізму є система фоторецепторів (фітохромів, кріптохромів і фототропіну), що регулюють вмикання фотоморфогенезу [191, 307]. Фоторецепторні білки рослин, такі як фітохроми (до 5 різних типів з частково різними функціями), кріптохроми (2 типи), фототропіни (2 типи) та UVR8 сприяють передачі сигналу, утворюючи складну мережу. При цьому збудження одного фоторецептора може посилювати або гальмувати дію іншого [171].

Встановлено, що у рослин за умов достатнього освітлення вміст жасмонової та саліцилової кислоти, а також зеатину значно знижується, тоді як вміст попередника етилену, аміноциклопропан-1-карбонової кислоти збільшується [157, 332]. Інші автори виявили, що рослини томатів після 6-годинної світлової експозиції демонстрували ознаки фотоінгібування ФС II, уповільнення транспорту електронів та зростання нефотохімічного гасіння

(NPQ). Крім того, було встановлено, що світло регулює активацію ключових ферментів Mg-гілки тетрапірольного шляху біосинтезу хлорофілу. Однак, необхідно зазначити, що змін у вмісті хлорофілу та більшості білків, включаючи всі ідентифіковані білки фотосистем та світлозбиральних комплексів, не було виявлено. Разом з тим, після періоду відновлення (24 год) рослини характеризувались більш інтенсивним транспортом електронів та збільшенням значень NPQ-потенціалу, що сприяло покращенню фотосинтетичних показників [91].

Останні фізіологічні дослідження свідчать про чутливість процесів росту та метаболізму до дії світла різного спектрального складу [2, 276]. В умовах повної темряви вдалося встановити, що дефіцит світла сприяє розтягуванню гіпокотилу за допомогою механізмів залежних від фітохрому [251], інтенсивності біосинтезу гіберелінів та ферментів, пов'язаних з метаболізмом клітинної стінки [212, 310], а також виникненням «фототропної кривизни» з метою полегшення виходу на світло [143, 146]. Зокрема, виявлено, що бічне синє світло посилює накопичення ауксину на затінених сторонах стебла рослини, сприяючи видовженню клітини в порівнянні з клітинами на освітленій стороні, що призводить до викривлення стебла [151, 152].

Деякими авторами встановлено, що за дії червоного світла фітохром β -дефіцитні мутанти сорго мають більш високий рівень ГК₁ та ГК₂₀, що сприяє посиленому росту їх стебел [182, 217]. Іншими авторами встановлено, що світло червоної ділянки спектру є лімітуючим фактором щодо проростання бульб картоплі [40, 60, 243]. Це пояснюється тим, що за природних умов рослини чутливі до рівня далекого червоного освітлення, що служить попереджувальним сигналом для рослин та сприяє реакції рослини (затримці проростання) [141, 269]. Встановлено, що низький рівень далекого червоного світла інактивує фітохром, активізує фактори транскрипції та взаємодії фітохромів (PIFs), що стимулюють біосинтез ауксину [126, 221]. Червоне світло також блокує утворення ГК-2-оксидаз, що призводить до значного

підвищення вмісту гіберелінів у насінні салату [2, 271]. Інтенсивний вплив світла цієї ділянки спектру підтверджують виявлені зміни у рослин огірка: за тривалої дії променів червоної ділянки спектру у рослин відбувається деструкція стовпчастої паренхіми листка, в той час як губчаста паренхіма, що бере на себе основне функціональне навантаження, наприклад, у соняшнику, зазнає менших змін [43, 240, 300].

Існують дані, що свідчать про значний вплив синього світла на процеси фотосинтезу, а саме: відкриття продихів, формування палісадної паренхіми листка, підвищуючи кількість шарів клітин у тканині, наприклад, у ріпаку [107, 291], а також дозрівання хлоропластів та ферментів біосинтезу хлорофілу [237, 301]. Завдяки сучасним дослідженням відомо, що опромінення рослин томатів синім та фіолетовим світлом підвищує провідність продихів та концентрацію вуглекислого газу у клітинах, затримує фотосинтетичний газообмін у листках [79, 120]. Також відомо, що синє світло підвищувало рівень фотосинтетичної активності у полуниці [323]. Натомість, у різушки Таля (*Arabidopsis thaliana* L.), цитранжу (*Citrus insitorum* Mabb.) та рису посівного (*Oryza sativa* L.) ці показники на червоному світлі були протилежними [276].

Варто зазначити, що рослини одного виду демонструють суттєві відмінності реакції на світло певного якісного складу [321]. Наприклад, проростки кампотеки загостреної (*Camptotheca acuminata* Desne.), що формуються на синьому та жовтому світлі мають короткі стебла, а пророщування на червоному світлі значно підвищує їх довжину та лінійні розміри рослини в цілому [325].

Функціональні зміни та формування майбутніх показників організму у квіткових рослин відбуваються саме під час ембріогенезу, а ключовим періодом розвитку є проростання насіння. Цей процес контролюється великою кількістю механізмів, що є необхідними для росту та розвитку, ряду морфологічних та фізіологічних змін, що призводять до активації зародка [174, 192, 334]. Під час проростання, за сприятливих умов у дію вступає ряд

факторів, включаючи рослинні гормони [241], специфічні білки, що продукуються як самою рослиною, так і бактеріями ґрунту [100]. За несприятливих умов насіння може входити у стан вторинного спокою за допомогою неферментативних окисних реакцій, щоб зберегти здатність до проростання [312].

Власне процес проростання зазвичай тісно пов'язаний з ферментативними процесами. Активність ферментів, що беруть участь в метаболізмі вуглеводів суттєво впливає на ростові процеси, урожайність та якість урожаю [284, 288]. Відомо, що за впливу рослинних гормонів, насамперед, гіберелінів відбувається стимуляція проростання насіння за рахунок підвищення активності амілази [214], що супроводжується регуляцією водного обміну, клітинного тургору, росту та модифікації клітинної стінки [96, 235]. Також, відомо, що при проростанні гормони сприяють активізації ферментів, які забезпечують розщеплення ендосперму, який може слугувати механічним бар'єром при проростанні первинних коренів [108, 171]. При цьому гетеротрофний спосіб живлення зародку насіння, що проростає в темряві сприяє більш активному відтоку поживних речовин із сім'ядоль [175, 288], в тому числі жироподібних [195, 293, 331]. Завдяки функціонуванню донорно-акцепторної системи у рослині, світло змінює програми розвитку організму, що прослідковується в змінах тривалості росту як окремих частин (корінь, епикотиль, гіпокотиль, листок), так і рослини в цілому, а також відбувається суттєвий перерозподіл мас окремих органів за умов фото- і скотоморфогенезу [259].

Як вже зазначалося, проростання є фундаментальним етапом розвитку для майбутньої рослини. Зокрема, у арабідопсису найважливіші типи клітин закладаються надзвичайно рано, що відображено в певній послідовності поділу клітин, визначенні «полярності» зародка, що розвивається [89]. Завдяки сучасним дослідженням встановлено, що ріст епикотіля (гіпокотіля) полягає у трьох взаємопов'язаних процесах: (1) клітинному поділі в апікальних меристематичних ділянках; (2) підтримці тургору завдяки

катаболізму сахарози інвертазами вакуолярного соку, внаслідок чого утворюються гексози; водночас відбувається розташування клітин уздовж пагону; та (3) дозріванні клітин у базальній ділянці органу. Тобто, розвиток тканин зародку зумовлений ендегенними сигналами, які визначають нішу клітин залежно від морфології тканин. Пластичний обмін, розвиток та активність клітин проростка значною мірою залежить від стадії розвитку, що тісно пов'язано з формуванням первинних меристем, а також запуском утворення вторинних меристем [171].

Оскільки світло, як один з ключових факторів середовища забезпечує процес автотрофного живлення і визначає здатність переключатися зі скотоморфогенетичного до фотоморфогенетичного розвитку, його вплив є суттєвим для виживання проростка [158]. Перехід від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу – одна з найбільш складних стадій онтогенезу рослини, що передбачає анатомо-морфологічні зміни, перепрограмування метаболізму рослинних клітин, реорганізацію хлоропластогенезу та роботи гормональної системи [181].

Враховуючи закономірності функціонування та чутливість фотосинтетичного апарату, очевидним є факт реорганізації мезоструктури листка на світлі та за його відсутності. Зокрема, детальне вивчення мезоструктури листків показало, що поділ клітин в етіюльованих листках квасолі припинявся на п'яту добу, а на світлі цей процес був активним до семи діб з наступним уповільненням і переходом клітин до розтягування [7, 319]. Рослини, які проростають в цілковитій темряві, розвиваються за програмою скотоморфогенезу, що характеризується видовженням епікотилія або гіпокотилія, утворенням гіпокотильної петлі, пожовтінням сім'ядоль та формуванням гофрованих перших листків [8, 146], зменшенням кількості листків у подальшому [217, 220]. Також встановлено, що апікальна меристема скотоморфних рослин містить протопластиди та етіопласти замість повноцінних хлоропластів [94, 217], більшість рослин за умов

темряви знижують щільність продохів, адаптуючись як до штучних, так і до природних умов середовища [83, 237].

Разом з тим існують дані, що свідчать про унеможливлення формування значних показників життєздатності скотоморфними рослинами, оскільки стебла у них є слабкими та нестійкими до вилягання, завдяки слабкорозвиненим механічним тканинам та провідним структурам [161], а також зниженим показникам транспорту вуглеводів та накопичення сухої речовини [160, 162].

Напротивагу цьому, програма фотоморфогенезу несе наступні морфологічні зміни: гіпокотиль і епикотиль вкорочуються, гіпокотильна петля повністю розправляється, відбувається позеленіння сім'ядоль і первинних листків, листкові пластинки розправляються та розширяються [7, 210]. За умов фотоморфогенезу суттєво зростає масова частка листків від всієї маси рослини. Такі деетіольовані рослини характеризуються інтенсивним розвитком листової поверхні, активацією галуження та розвитку коренів [182, 256].

Серед великої кількості досліджень, що мають на меті встановлення закономірностей впливу світла на рослину лише поодинокі джерела свідчать про суттєву різницю у морфології проростків однодольних і дводольних рослин, сформованих за дії світла та у темряві. Відомо, у однодольних рослин (овес, кукурудза) в процесі етіоляції відбувається розтягування у довжину осьових органів та листків. Водночас у дводольних рослин розтягуються лише міжвузля стебла (гіпокотиль, епикотиль), а первинні листки і сім'ядолі змінюються мало [46].

Дослідженнями останніх років було встановлено, що центральним для механізму переходу до фотоморфогенезу є цитохромні фактори взаємодії, що є важливими для скотоморфогенезисного статусу [224]. У свою чергу система фоторецепторів (фітохромів, кріптохромів і фототропіну) регулюють вмикання програми фотоморфогенезу [307, 317]. Зокрема, відомо, що фоторецептори такі як фітохром, рецептори blue/UV-A та UV-B

опосередковують реакцію на світло, змінюючи швидкість росту пагонів при переході від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу [140]. На поверхні ґрунту світло починає діяти як основний екзогенний агент, що пригнічує активність головного білка-супресора фотоморфогенезу COP1, що синтезується в нуклеарному просторі та може бути інактивованим позаклітинно, та інших регуляторів транскрипції, які забезпечують реалізацію сигналів гібереліну (DELTA) та брасиностероїдів (BZR1/BES1), а також активують транс-фактори, що ініціюють перехід до автотрофного живлення, наприклад, HY5 [95, 222]. Це забезпечує деетіоляцію, диференціювання хлоропластів, формування листкових пластинок і, як наслідок, перехід до автотрофного живлення [59, 60].

Вважають, що гібереліни регулюють фотоморфогенез [197]. За даними досліджень, ріст проростків салату суттєво сповільнювався на світлі, оскільки відбувалося зменшення вмісту активних форм гіберелінів [93, 154], однак додаткова обробка проростків гібереловою кислотою нівелювала ефект, викликаний світлом [249]. Експериментально вдалося встановити, що ендогенні гібереліни регулюють диференціацію та розтягування клітин за умов скотоморфогенезу [221, 322]. Відомо, що у проростках арабідопсису (*A. thaliana* L.), крім гібереліну [315], а у моркви крім ауксину та брасиностероїдів [250], виявлено жасмонову кислоту, що регулює процес закладки черешків [322] та водночас інгібує вихід зі стану спокою та проростання насіння [210]. В проростках також виявлено абсцизову кислоту, що сприяє розвитку додаткових бруньок [265]. Деякі дані свідчать, що зниження співвідношення рівня ауксину та етилену суттєво обмежує ріст коренів арабідопсису [290, 314], а збільшення співвідношення ауксину та цитокініну в меристемі пригнічує розвиток листової пластини [128, 308]. Аналогічні закономірності були виявлені для культури томатів [172].

Сучасними дослідженнями встановлено, що взаємодія та активність власних гормонів рослини та їх заміщення шляхом штучної обробки з метою активації програми проростання є однаково ефективними [248]. Це дає змогу

сприяти скороченню або затримці термінів проростання за обробки ретардантами, успішному закладанню бруньок та їх розвитку надалі [153, 222]. Нечисленні дослідження дозволили встановити, що застосування інгібіторів біосинтезу гіберелової кислоти призводить до зменшення кількості клітин і темпів поздовжнього росту стебла, коренів, зменшення співвідношення лінійних розмірів пагонів відносно коренів, листя звужується та набуває темно-зеленого забарвлення, затримується старіння у фототрофних рослин [162, 183].

Отже, світло є потужним чинником, який через перебудову гормонального комплексу, і в тому числі через синтез гіберелінів, контролює не тільки власне процес фотосинтезу (донорна функція), але й суттєво впливає на морфо-фізіологічні параметри рослин з певною ієрархічною структурою акцепторів [293, 311]. Початкові етапи фотоморфогенезу супроводжуються активними метаболічними змінами, фітохромною модифікацією гормонального статусу проростків. Розпочинається транспортування та утворення в рослині градієнтів фітогормонів, таких як цитокінінів та гіберелінів, а також відповідним чином змінюється інтенсивність утворення природних інгібіторів [133, 223]. Зазнає змін на світлі біосинтез етилену в тканинах, що сприяє остаточному морфогенезу та фізіологічному розвитку [81, 189].

Слід зазначити, що практично відсутні роботи, в яких вивчалися б особливості ското- і фотоморфогенезу за умов дії антигіберелінових препаратів – ретардантів на ранніх етапах розвитку рослини. В зв'язку з цим є доцільним вивчення процесів морфо- і гістогенезу, використання і перерозподілу різних типів резервних речовин на ранніх етапах розвитку фото- та скотоморфних проростків за дії гібереліну і ретардантів.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

Роботу виконано у відділі фізіології та екології фотосинтезу Інституту фізіології і генетики НАН України (м.Київ) та в лабораторії фізіології і біохімії рослин Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського (м.Вінниця) з 2018 по 2022 рр.

2.1 Матеріали досліджень

У якості матеріалу дослідження використовували насіння кінських бобів та кукурудзи. Сорт бобів кінських «Віват» створений шляхом самозапилення, з широкою нормою реакції, занесений до Реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні [10]. Сорт зареєстровано Інститутом кормів та сільського господарства Поділля Національної академії аграрних наук України (м. Вінниця) [262]. Середньостиглий високопродуктивний сорт, стійкий до основних хвороб, вилягання, осипання бобів та їх розтріскування, рекомендований для вирощування в Лісостеповій зоні та зоні Полісся [24].

Сорт кукурудзи «Ароматна» – високоврожайний середньоранній (середньостиглий) сорт кукурудзи столового призначення. Сорт зареєстрований Синельниківською дослідною станцією Інституту зернового господарства УААН (м. Дніпро) у 1982 році. Сорт придатний до вирощування у Степу [14].

2.2 Характеристика препаратів

В роботі використовували гіберелову кислоту (ГК₃) та антигібереліновий препарат Фолікур[®] (діюча речовина – тебуконазол).

Гіберелова кислота (ГК₃) – це дитерпеноїд з тетрациклічним гібереловим скелетом з 19 С-атомів, часто з додатковим лактоновим кільцем (C₁₉H₂₂O₆) [247]. В роботі використовували водний розчин гіберелової кислоти (ГК₃) фірми «Sigma» (США).

Згідно з «Гігієнічною класифікацією пестицидів за ступенем небезпечності» (ДержСанПіН 8.8.1.002-98), ГК₃ за параметрами гострої пероральної, дермальної токсичності відноситься до 4 класу небезпечності, гострої інгаляційної токсичності – до 2-3 класу, не подразнює шкіру, є помірним подразником слизових оболонок очей з відсутністю алергенного потенціалу. Встановлено, що в режимі субхронічних та хронічних впливів гібереліни проявляють загальнотоксичну дію на організм з переважним впливом на функцію нирок. Гібереліни малостійкі у ґрунті та помірно стійкі у воді, швидко розкладаються на повітрі, безпечні для бджіл та корисної ентомофауни, ґрунтових мікроорганізмів, птахів. Гібереліни не токсичні для водних організмів, не накопичуються у навколишньому середовищі [76].

Фолікур[®] – препарат, діючою речовиною якого є ретардант тебуконазол. Виробник – фірма Bayer Crop Science AG (Німеччина). Останнім часом він ефективно використовується в рослинництві [119].

Тебуконазол – (C₁₆H₂₂ClN₃O)-RS)-1p-хлорфеніл-4,4-диметил-3-(1H-1,2,4- триазол-1-іл-метил)пентан-3-іл, триазолпохідний препарат. Прозора кристалічна речовина з молекулярною масою 307,8 Да, температура плавлення – 104,7°C. Тиск пари (20°C) – 1,7·10⁻³ гПа (1·10⁻³ мм.рт.ст.). Розчинність в органічних розчинниках (20°C, в г/л): у гексані – 0,1-1, пропанолі – 50-100, толуолі – 50-100, в дихлорметані – 200-500. Розчинність у воді (20°C) – 32 мг/л (0,032 %). Стійкий до гідролізу [16, 193, 246]. ЛД₅₀ для щурів – 3933-5000 мг/кг; для птахів – 1000-4488 мг/кг; для дощових черв'яків – 100-1000 мг/кг сухої маси. Не подразнює шкіру та очі кроликів. Речовина 3-го класу безпеки. В рекомендованих нормах витрати препарат нетоксичний для бджіл [3, 40, 246].

2.3 Умови проведення досліджень

Для оцінки ефективності існуючих механізмів реалізації донорно-акцепторних відносин та їх регуляції в умовах вегетаційного дослідження пророщували насіння кінських бобів сорту «Віват» та кукурудзи сорту

«Ароматна». Насіння замочували на добу у розчині гіберелової кислоти концентрацією 250 мг/л та у 0,05%-му розчині тебуконазолу. Контрольний варіант замочували в дистильованій воді.

Насіння пророщували у чашках Петрі та висівали у кювети з вологим піском (попередньо промитим та просіяним). З метою дослідження реалізації програм ското- та фотоморфогенезу насіння пророщували при кімнатній температурі на розсіяному денному світлі (~ 500 lux) у лабораторії фізіології і біохімії рослин Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського. Умови темряви були створені за допомогою короба з тришарового гофрокартону марки Т-22 товщиною 4,5-5 мм.

2.4 Методи досліджень

2.4.1. Визначення біометричних показників

Енергію проростання визначали на 3-й день пророщування насіння [38,39].

Для оцінки запиту на асиміляти органами-акцепторами та встановлення закономірностей функціонування ДАВ в системі «депо асимілятів – ріст» враховували довжину надземної частини проростків, кореня, а також визначали масу сухої речовини сім'ядоль, надземної та підземної частин рослин в гетеротрофну фазу розвитку. Коефіцієнт використання запасних речовин визначався як масова частка сухої речовини органу від маси проростка в цілому, виражена у відсотках.

Морфо-біометричні показники (довжина кореня, довжина проростка, маса сухої речовини окремих органів та цілої рослини) визначали на 18-й день проростання.

Промитий проточною водою від піску матеріал просушували паперовими рушниками, далі відокремлені епикотилі та колеоптилі, корені та сім'ядолі фіксували у лабораторній сушильній шафі протягом 1 години за температури 105°C, наступні 3 години матеріал сушили при температурі 60°C.

Висушений матеріал подрібнювали за допомогою подрібнювача (гомогенізатора типу «Пірует»), отриманий матеріал просіювали через дрібне поліамідне сито № 38 (160 мкм) та поміщали у сухі стерилізовані склянні бюкси для подальшого зберігання проб у ексикаторі [12].

2.4.2 Визначення анатомічної будови

Для анатомічних досліджень відокремлені епикотилі, корені та сім'ядолі типових проростків кінських бобів та кукурудзи фіксували у суміші рівних частин етилового спирту (96%), гліцерину і води з додаванням 1% формаліну. Анатомічну будову органів проростків досліджували на поперечних зрізах середніх частин органів. Лінійні розміри клітин та вимірювали за допомогою мікроскопу «Мікмед-1» та окуляр-мікрометра МОВ-1-15х.

2.4.3 Визначення вмісту Нітрогену

Біохімічний аналіз вмісту загального, білкового та небілкового азоту у органах проростків та насінині проводили за методом К'ельдаля [12].

2.4.4 Визначення вмісту Калію та Фосфору

Вміст Фосфору визначали за утворенням фосфорно-молібденового комплексу, а Калію – полум'яно-фотометричним методом [21, 47].

2.4.5 Визначення вмісту вуглеводів

Для встановлення вмісту суми цукрів, редукуючих цукрів, крохмалю застосовували йодометричний метод за Починком [47].

2.4.6 Визначення вмісту ліпідів

Загальний вміст олії у сім'ядолях визначали методом екстракції в апараті Сокслета. В якості розчинника використовували петролейний ефір з температурою кипіння 40-65°C [12].

2.4.7 Визначення вмісту ВЖК

Визначення вмісту вищих жирних кислот в олії сім'ядоль здійснювали за допомогою газового хроматографа ХРОМ-5 (Чехія), за допомогою розчину етанол- H_2SO_4 . Для аналізу використовували проби жирів, отриманих у апараті Сокслета. Для визначення використовували метод призначений для

визначення жирнокислотного складу в рослинній олії. Суть методу полягала в етилюванні вільних жирних кислот, їх солей, триацилгліцеролів за допомогою розчину етанол- H_2SO_4 або переестерифікації етерифікованих жирних кислот етилатом калію для отримання легких етилових ефірів ВЖК, екстракції гексаном і проведення хроматографічного аналізу на газовому хроматографі, ідентифікації компонентів проби і визначення їх концентрації.

Хроматографування проводили за ізотермічних умов ($200^{\circ}C$), температура випаровування – $230^{\circ}C$, температура полум'яно-іонізаційного детектора – $240^{\circ}C$. Швидкість проходження газу 50 мл/хв, водню – 40мл/хв, повітря – 500 мл/хв. Газ-носії – азот, витрата газу – 1 мл/хв. Об'єм проби, що вводять в колонку 1-2 мкл. Початкова температура колонки $205^{\circ}C$ (12 хв), далі температуру поступово ($2^{\circ}C$ за хв) підвищували в режимі програмування до $220^{\circ}C$. У якості твердого носія для набивки колонки (довжина – 3,5 м, внутрішній діаметр – 3мм) використовували Хромосорб W AW100-120 mesh із занесеною на нього сумішшю стаціонарних фаз SP-2300 2% та SP-2310 3%. Отриману хроматограму аналізували та визначали вміст жирних кислот методами калібровочного графіка за допомогою формули для визначення площі хроматографічного піка:

$$S = h \cdot a_{0,5},$$

де S – площа хроматографічного піка, mm^2 ;

h – висота хроматографічного піка, мм;

$a_{0,5}$ – ширина піка на половині його висоти, мм.

Площу піка (94% його дійсної площі) при аналізі у ізотермічному режимі визначають також за формулою:

$$S = (2.21/\sqrt{n}) h * t_R,$$

де S – площа хроматографічного піка, mm^2 ;

h – висота хроматографічного піка, мм;

t_R – відстань (час) утримання компоненту проби, мм;

n – число теоретичних тарілок хроматографічної колонки, що в свою чергу обраховують за допомогою формули:

$$n = 5.54 (t_R / a_{0,5})^2, \text{ де}$$

n – число теоретичних тарілок;

t_R – відстань утримання хроматографічного піка, мм;

$a_{0,5}$ – ширина піка на половині його висоти, мм.

Для визначення концентрації використовували калібровочний графік залежності концентрації (C) від площі (S), попередньо проводячи аналіз проб однакового об'єму зі зростаючим компонентом у суміші [24].

2.4.8 Визначення вмісту фотосинтетичних пігментів

Для встановлення вмісту пігментів у асимілюючих тканинах (епікотиль/колеоптіль) проростків використовували сирий рослинний матеріал (наважка 0,25 г). Для екстракції пігментів матеріал розтирали у ступці з додаванням 0,1 г CaCO_3 та 0,1 г товченого скла. Отриману однорідну масу переносили на фільтр (синя стрічка), уникаючи втрат.

Визначення вмісту хлорофілів та каротиноїдів у спиртовій витяжці (96,0%) здійснювали методом спектрофотометрії [5] за допомогою спектрофотометра Ulab – 102UV (Китай) при різних значеннях довжини хвилі: $\lambda=441$; $\lambda=649$; $\lambda=665$. Об'єм робочого розчину – 25 мл.

Розрахунки проводили за формулами Н. К. Lichtenthaler [225, 226]. Концентрацію хлорофілів a ($C_{\text{хл.а}}$, мг/л) і b ($C_{\text{хл.б}}$, мг/л) обчислювали за формулами:

$$C_{\text{хл.а}} = 13.70 \cdot A_{665} - 5.76 \cdot A_{649},$$

$$C_{\text{хл.б}} = 25.80 \cdot A_{649} - 7.60 \cdot A_{665},$$

де: A_{665} — абсорбція витяжки при довжині хвилі 665 нм;

A_{649} — абсорбція витяжки при довжині хвилі 649 нм.

Вміст суми хлорофілів ($a+b$) визначали за формулою І.Ф. Віттерманс та А. де Мотс (1965):

$$C_{(a+b)} = 6.10 \cdot A_{665} + 20.04 \cdot A_{649} = 25.1 \cdot A_{654}$$

Концентрацію каротиноїдів ($C_{\text{кар}}$, мг/л) обчислювали за формулою:

$$C_{\text{кар}} = 4.695 \cdot A_{441} - 0.268(C_{\text{хл.а}} + C_{\text{хл.б}}),$$

де: A_{441} — абсорбція розчину при довжині хвилі 441 нм; ($C_{\text{хл.а}} + C_{\text{хл.б}}$) — сумарний вміст хлорофілів а і б у розчині, мг/л.

Встановивши концентрацію пігментів у витяжці, обчислювали їх кількісний вміст (X , мг/г) в сировині за формулою:

$$X = V \cdot C \cdot 100 / m \cdot 1000, \text{ де:}$$

V — об'єм спиртової витяжки, мл;

C — концентрація пігменту в етаноловому розчині, мг/л;

m — наважка сировини, г.

Отримані дані виражали у відсотках.

2.4.9 Визначення активності хлорофілази

Активність хлорофілази визначали за методом розділення фітольних та безфітольних форм зелених пігментів [5].

Дві наважки свіжозібраного рослинного матеріалу по 0,3 г поміщали в дві фарфорові ступки. Одну з наважок (контроль) розтирали у присутності 80-відсоткового ацетону, CaCO_3 та невеликої кількості товченого скла. Гомогенат фільтрували з допомогою скляного фільтра №3. Екстракцію пігментів проводили малими порціями 80-відсоткового ацетону. Отриманий фільтрат переносили у мірну колбу об'ємом 50 мл і доводили до мітки 80-відсотковим ацетоном. У другій наважці (дослідній) визначали вміст хлорофілу після дії хлорофілази. Для цього наважку розтирали в ступці з додаванням CaCO_3 та товченого скла, у присутності 60% ацетону. Розтерту масу також фільтрували з допомогою скляного фільтру. Екстракцію пігментів проводили малими порціями 60 % ацетону, отриманий фільтрат переносили у мірну колбу об'ємом 25 мл і доводили об'єм фільтрату до мітки 60 % ацетоном. Екстракт пігментів інкубують за температури 23°C протягом однієї години у темряві. Реакцію зупиняли, додаючи в екстракт 100 % ацетон з таким розрахунком, щоб концентрація ацетону в екстракті становила 80 % (25 мл). Рідину фільтрували через скляний фільтр і доводять її об'єм в мірній колбі чистим ацетоном до 50 мл.

Кількість хлорофіліду в першому (контрольному) та другому (дослідному) екстрактах визначали за методом Веста та Мак-Кінні. Контрольний екстракт розділяли на дві частини по 25 мл. Першу частину залишали у темряві для визначення суми зелених пігментів, а в другій (експериментальній) частині визначали вміст хлорофіліду, видаляючи з екстракту пігменти, які містять фітол. Для цього до 25 мл екстракту додавали 2,5 мл 0,02 н NH₄OH, 0,2 мл насиченого розчину хлориду натрію (NaCl) та 5 мл легкого петролейного ефіру (температура кипіння 40–60°C). Суміш енергійно струшували та переносили у ділильну лійку та залишали до розділення суміші на два шари (за Краусом). Водно-ацетоновий шар, що містив хлорофіліди зливали у чисту колбу. Розділення проводили 3 рази, після останнього промивання від хлорофілів та каротиноїдів водно-ацетонового екстракт доводили у мірній колбі (25 мл) до мітки 100% ацетоном. Аналогічно виділяли хлорофілід в дослідній частині витяжки.

Оптичну густина екстрактів вимірювали на спектрофотометрі Ulab – 102UV (Китай) при значенні довжини хвилі $\lambda=652$ нм. В першій контрольній витяжці визначали суму зелених пігментів та хлорофілідів. У другій контрольній витяжці та дослідній витяжці визначали хлорофілід.

Активність хлорофілази оцінювали за кількістю розкладеного хлорофілу в дослідній пробі, користуючись формулою Д. Арнона (з коефіцієнтом 0,69):

$$C_{a+b} = (A_{652} * 1000 / 34.5)$$

$$C_{a+b} = (A_{652} * 1000 / 34.5) * 0,69$$

Вміст суми зелених пігментів та хлорофілідів на 1 г сирого рослинного матеріалу розраховують за формулою:

$$A = C * V * 100 / n * 1000,$$

де А – вміст пігментів в рослинному матеріалі, мг/г;

С – концентрація пігментів в екстракті, мг/1000 мл;

V – об'єм витяжки пігментів, мл;

n – наважка рослинного матеріалу, г.

Про активність хлорофілази свідчила кількість хлорофіліду, який утворився в дослідній пробі після однієї години інкубації. Активність ферменту виражали у відсотках до загального вмісту зелених пігментів у контрольній пробі [5].

2.5. Статистична обробка результатів

Статистичну обробку даних, отриманих під час досліджень, проводили за допомогою методів математичної статистики [1, 33]. Підраховували основні значення такі як середнє арифметичне (M), його стандартне відхилення (σ), похибка середнього арифметичного ($\pm m$), рівень значимості (p). Достовірність різниці показників контролю і досліду визначали за t -критерієм Стьюдента. Відмінність вважалась вірогідною при рівні значимості $p < 0,05$. У таблицях і на рисунках наведено середньоарифметичні значення та їхні стандартні похибки.

Біологічна та аналітична повторність досліду п'ятикратна, повторність анатомічних досліджень двадцятикратна.

Графічне відображення результатів досліджень у вигляді діаграм виконували за допомогою програм Excel та Corel Draw [34]. Одержані матеріали оброблені статистично та за допомогою комп'ютерної програми "STATISTICA-6" [4].

РОЗДІЛ 3. ДІЯ ГІБЕРЕЛІНУ ТА АНТИГІБЕРЕЛІНОВОГО ПРЕПАРАТУ ТЕБУКОНАЗОЛУ НА МОРФОГЕНЕЗ СКОТО- ТА ФОТОМОРФНИХ ПРОРОСТКІВ В ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ

3.1 Вплив гібереліну та тебуконазолу на ріст, анатомічну будову проростків та використання резервних речовин насінини кінських бобів за умов фото- та скотоморфогенезу

Сучасний досвід використання регуляторів росту, зокрема, гібереліну та різноманітних ретардантів демонструє можливість їхнього впливу на індивідуальний розвиток та обмін речовин ряду агрокультур [27]. Разом з тим, залишаються маловідомими анатомічні та морфологічні зміни вегетативних органів при штучній регуляції напруженості між «джерелом» та «стоком» у дводольних та однодольних рослин.

Існує обмежена кількість даних, що свідчать про закономірності функціонування системи «source-sink» та регуляції механізмів проростання відповідно до індивідуальних характеристик рослини: виду, стадії проростання, інтенсивності дії факторів середовища. Поодинокі з них свідчать про залежність змін у процесі проростання у аспекті часу. Зокрема, відомо, що за дії гібереліну на проростання насіння анемони прирічної (*Anemone rivularis* var. *flore-minore* Maximowicz) на 9-й день не було встановлено впливу режиму освітлення. Однак, на 17-й день проростання були зафіксовані суттєві зміни, при цьому вміст ГК₃ у проростках був мінімальним [148].

Літературні джерела містять обмежену кількість інформації щодо дослідження застосування гіберелінів для передпосівної обробки насіння бобових. Деякі з них демонструють рістстимулюючу дію гібереліну на лінійні розміри коренів у квасолі (*Phaseolus vulgaris* L.) [170]. Натомість у культури машу (*Vigna radiata* L.) застосування гібереліну було сприятливим лише для процесів формування додаткових коренів [194]. Це стало

підґрунтям для більш детального вивчення впливу гібереліну та антагоністів його синтезу на культуру кінських бобів та їх морфометричні показники, враховуючи здатність препаратів впливати на характер перерозподілу резервних сполук в рослині [30]. Одним з таких препаратів з чіткою антигібереліновою дією є триазолпохідний препарат тебуконазол, використання якого дає можливість регулювати фізіологічні та біосинтетичні показники [28, 129].

Варто зазначити, що у літературі майже не зустрічаються дані щодо використання триазолпохідних препаратів для обробки бобових культур. Деякі джерела свідчать про те, що обробка кушової квасолі препаратом цієї групи ретардантів – уніконазолом, сприяла збільшенню діаметру стебла, зменшенню його лінійних розмірів [295]. Аналогічна дія була відзначена за обробки паклобутразолом проростків *Phaseolus vulgaris* L. за умов ското- та фотоморфогенезу [296]. У іншому досліді із застосуванням паклобутразолу концентрацією 8 мг/л (вищі концентрації ретарданту виявлялися фітотоксичними) для обробки насіння бобів сортів Понтал та Супремо виявлено позитивний вплив ендогенної обробки на карпогенез [124].

Таким чином, можна стверджувати, що специфіка впливу триазолпохідних препаратів на бобові культури на сьогодні не встановлена. Також відсутні дані щодо дії препарату тебуконазолу з метою регуляції морфогенезу культури кінських бобів у період проростання, відсутній порівняльний аналіз впливу ретарданту та гіберелінової кислоти на лінійні розміри проростків та органів, анатомічні особливості їх будови, що визначає необхідність поглибленого дослідження.

Результати проведеного нами дослідження свідчать про стимуляцію росту рослин гіберелінами та інгібування процесів морфогенезу за обробки ретардантом. При цьому різниця на світлі між проростками у контрольному варіанті досліді та оброблених ГК₃ була менш вираженою, що пов'язано з гальмівним впливом світла. Було також встановлено морфологічні

відмінності між скотоморфними та фотоморфними проростками (Рисунок 3.1, А).

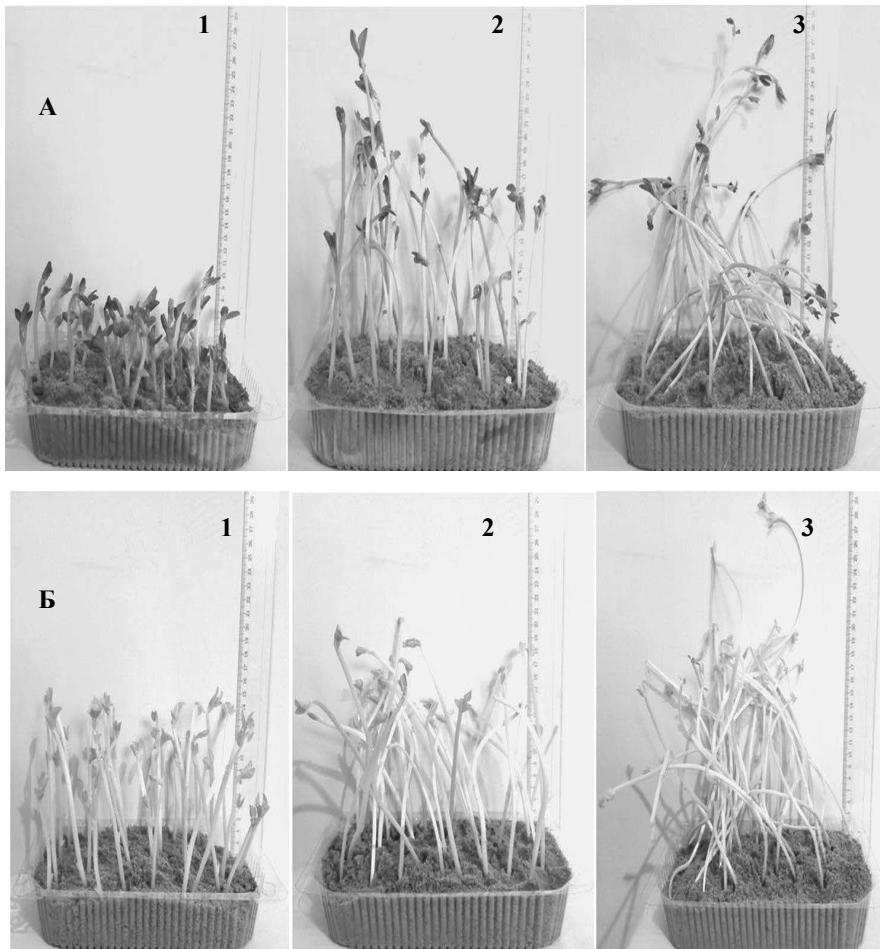


Рисунок 3.1. Дія гібереліну та тебуконазолу на проростання насіння кінських бобів сорту «Віват» за умов фотоморфогенезу (А) та скотоморфогенезу (Б) на 18-й день (1- тебуконазолу; 2- контроль; 3- гіберелова кислота)

За умов скотоморфогенезу ріст був значно інтенсивнішим і у контролі, і у всіх варіантах досліду порівняно з фотоморфогенезом: довжина проростків збільшувалася, зменшувалася їх товщина, епікотиль та перші листки набували жовтого забарвлення (Рисунок 3.1, Б). Натомість у проростків, що реалізували розвиток за програмою фотоморфогенезу, епікотиль і перші листки набували чітко вираженого зеленого кольору.

Шляхом штучної регуляції перерозподілу потоків резервних речовин з метою впливу на систему депо асимілятів – ріст можливо досягти суттєвих змін анатомічної будови органів [170]. Встановлено, що застосування антигіберелінових препаратів (ретардантів) призводить до гальмування лінійного росту та змін у морфо- і гістогенезі рослин [24, 198]. Наприклад, обробка паклобутразолом рослин *Oryza sativa* L. збільшувала діаметр стебел та їх стійкість до вилягання, в зв'язку з ущільнення клітин паренхіми та їх потовщенням [282]. Аналогічні результати були отримані для *Nicotiana attenuata* L. [274], *Triticum spp.* [277] та *Givotia moluccana* L. [263]. При цьому варто відмітити, що, в основному, вивчався вплив гіберелінів та ретардантів на інтенсивність ростових процеси та формування вторинної будови стебла [67, 310], особливості первинної будови вегетативних органів залишаються практично не вивченими.

Раніше встановлено, що використання ГК₃ сприяло видовженню клітин серцевини та клітин перимедулярної зони, спричиняючи потовщення і викривлення рослин кушової kwasолі [295]. Застосування гібереліну посилювало розвиток ксилеми, утворення клітковини та лігніфікацію клітин судинної системи батуту, зменшуючи лінійні розміри бічних коренів, суттєво зменшуючи кількість і діаметр коренеплодів [281]. Блокування біосинтезу ГК₃ сприяло розвитку ксилеми у коренебульбах, стимулюючи бічні меристеми, та, пригнічуючи активність верхівкових меристем [327]. Інші дослідження свідчать про те, що обробка гібереліном та паклобутразолом суттєво впливала на поділ клітин, форму клітин та плодів, терміни дозрівання у томатів [111].

Більшість робіт, що стосуються змін показників росту та розвитку, процесів гістогенезу за дії гіберелінів не враховують роль одного з найважливіших факторів середовища на рослинний організм, що впливає на диференціацію тканин рослини – інтенсивність світла. Лише деякі дослідження демонструють роль гіберелінів як активного модифікатора фоторецепторної системи рослин. Зокрема, виявлено чіткий зв'язок дії світла та впливу фітогормону на первинну анатомічну будову проростків гарбуза [46].

Відомо, що гібереліни регулюють синтез, транспорт та біологічну активність інших гормонів активації верхівкової меристеми та інгібують розвиток бічних меристем. Місця первинного та вторинного росту просторово розділені, і мобільні гормональні сигнали координують швидкість росту між верхівковими та бічними популяціями меристематичних клітин [68]. Оскільки за дії гібереліну та тебуконазолу відбуваються зміни інтенсивності росту проростків на світлі і в темряві, важливо проаналізувати гістологічні та анатомічні зміни.

Аналіз анатомічної будови ското- і фотоморфних проростків свідчить про суттєвий вплив гібереліну та антигіберелінового препарату тебуконазолу на первинну будову кореня і епикотилу (Таблиця 3.1).

За умов фотоморфогенезу відбувалося чітке зменшення товщини кореня за дії гібереліну і зростання його товщини під впливом тебуконазолу. Така ж направленість процесу формування відмічалася і для епикотилу.

При розвитку в темряві достовірної різниці в товщині кореня за дії гібереліну у порівнянні з контролем не відмічалася, однак зменшувалася товщина епикотилу за дії тебуконазолу. Зміни визначалися особливостями гістогенезу центрального циліндру та корової частини органів. За дії гібереліну сумарна товщина епіблеми та первинної кори кореню, епідермісу та первинної кори епикотилу зменшувалися, а за дії тебуконазолу – збільшувалася у фотоморфних проростків. Аналогічні зміни відбувалися за дії препаратів і у центральному циліндрі кореня і епикотилу.

Таблиця 3.1.
Вплив ретардантів та гібереліну на анатомічну будову проростків кінських бобів сорту «Віват» на 18-й день проростання

Показники	Контроль		Гіберелова кислота		Тебуконазол	
	А	Б	А	Б	А	Б
Корінь						
Товщина кореня, мкм	3133±156,6	3085±154,2	2555±127,7*	2967±148,3	3579±178,9*	2937±146,8
Сумарна товщина епідермісу і первинної кори, мкм	758±37,9	771±38,5	721±36,0	837±41,8	945±47,2*	874±43,7*
Діаметр центрального циліндру, мкм	1617±80,8	1543±77,1	1113±55,6*	1292±64,6*	1689±84,4	1189±59,4*
Епікотиль						
Товщина епікотіля, мкм	3177±158,8	3320±166,0	2811±140,5*	2367±118,3*	3742±187,1*	2872±143,6*
Сумарна товщина епідермісу і первинної кори, мкм	627±31,3	822±41,1	541±27,0*	634±31,7*	831±41,5*	860±43,0
Діаметр центрального циліндру, мкм	1923±96,10	1677±83,8	1729±86,4*	1098±54,9*	2080±104,0*	1152±57,6*

Примітки: А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$.

За умов скотоморфогенезу відмічено зменшення діаметру центрального циліндру за дії гібереліну, а за дії тебуконазолу – лише в темряві, на світлі товщина цього тканинного комплексу навіть зростала.

Отже, формування проростка на світлі за дії гібереліну супроводжувалося зменшенням, а за дії тебуконазолу – збільшенням діаметру кореня і епикотилію внаслідок особливостей гістогенезу. Під впливом гіберелової кислоти сумарна товщина епіблеми та первинної кори кореня на світлі, а епикотилія – епідермісу та первинної кори на світлі і в темряві зменшувалася. Тебуконазол викликав протилежну зміну – зростання товщини цього тканинного комплексу відбувалося як за умов фото-, так і скотоморфогенезу. Оскільки гістогенез контролюється фітогормонами, встановлені гістологічні зміни свідчать про суттєву перебудову всього гормонального комплексу проростка за дії світла, екзогенного гібереліну та його антагоніста – тебуконазолу.

Аналіз отриманих даних свідчить, що гіберелова кислота за умов ското- і фотоморфогенезу суттєво впливала на швидкість росту органів проростка та інтенсивність утилізації резервних речовин насіння на ростові процеси (Таблиця 3.2). Відмічено достовірне зростання за дії ГК₃ довжини епикотилію, кореня та проростка в цілому як на світлі, так і в темряві. При цьому вплив фітогормону був інтенсивнішим за умов темряви.

Аналогічно лінійним розмірам зростала і маса сухої речовини органів проростка. Гіберелін достовірно підвищував масу сухої речовини епикотилію та кореня порівняно з контролем, сприяючи їй більш активному накопиченню за умов скотоморфогенезу. За дії фітогормону спостерігаємо зменшення маси сухої речовини сім'ядоль, що є свідченням перебудови донорно-акцепторної системи рослин та результатом зміни атрагувального потенціалу. Цей процес був більш інтенсивним за умов скотоморфогенезу. Збільшення інтенсивності розподілу мас органів у гетеротрофну фазу розвитку за використання ГК₃ відбувається завдяки збільшенню коефіцієнту використання резервних сполук на потреби органогенезу – росту та розвитку вегетативних органів.

Таблиця 3.2

Вплив регуляторів росту на ростові процеси і використання резервних речовин насіннини кінських бобів сорту «Віват» за умов фото- і скотоморфогенезу на 18-й день проростання

Показник	Контроль		Гібереллова кислота		Тебуконазол	
	А	Б	А	Б	А	Б
Довжина епікотилу, см	17,14±0,86	19,50±0,98*	18,02±0,90	23,77±1,18*	12,46±0,62*	13,23±0,66*
Довжина кореня, см	8,12±0,40	9,33±0,47*	10,55±0,52*	14,28±0,71*	3,56±0,18*	6,25±0,31*
Довжина рослини, см	25,26±1,26	28,83±1,44*	28,57±1,43*	38,05±1,90*	16,02±0,80*	19,48±0,97*
Маса сухої речовини епікотилу, г	0,034±0,002	0,039±0,002*	0,048±0,002*	0,057±0,002*	0,021±0,001*	0,028±0,001*
Маса сухої речовини кореня, г	0,017±0,001	0,021±0,001	0,022±0,001*	0,025±0,001*	0,011±0,001*	0,019±0,001*
Маса сухої речовини сім'ядоль, г	0,513±0,026	0,449±0,022*	0,425±0,021*	0,377±0,019*	0,569±0,028*	0,526±0,026*
Коефіцієнт використання асимілятів на потреби формування епікотилу, %	6,02±0,30	7,66±0,38*	9,69±0,48*	12,41±0,62*	3,55±0,18*	4,88±0,24*
Коефіцієнт використання асимілятів на потреби формування кореня, %	3,01±0,15	4,12±0,21*	4,44±0,22*	5,44±0,27*	1,86±0,09*	3,31±0,17*
Енергія проростання, %	51,59±2,58	58,85±2,94	56,12±2,81*	57,85±2,89	43,38±2,17*	45,75±2,29*

Примітки: А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

Стимуляція транспорту запасних речовин від «джерела» до «стоку» відбувалася активніше в темряві ніж на світлі, а також суттєво зростав «запит» на резервні речовини сім'ядоль з метою їх використання на потреби епикотилію. Коефіцієнт використання запасних речовин на потреби кореню був значно нижчим в обох варіантах досліді за обробки гібереліном.

Регулятори росту впливали на показники енергії проростання насіння бобів кінських. Вплив тебуконазолу на енергію проростання був більш чітко вираженим у порівнянні з гібереліном. Обробка ретардантом була ефективною у обох варіантах досліді у той час коли дія ГК₃ достовірно підвищувала інтенсивність проростання насіння *Vicia faba* L. лише за умов фотоморфогенезу. Також нами було встановлено чітку різницю між фото- та скотоморфними зразками – у всіх варіантах досліді у темряві показники енергії проростання насіння були вищими ніж на світлі.

За впливу тебуконазолу спостерігали гальмування ростових процесів та повільніше використання резервних речовин насіння, суттєве зменшення швидкості росту органів проростка кінських бобів за обробки ретардантом, а також гальмування інтенсивності утилізації резервних речовин сім'ядоль за умов скотоморфогенезу. Зниження показників мас сухої речовини епикотилію та кореню у порівнянні з контролем свідчать про значне інгібування росту епикотилію та кореня, що, на нашу думку, спричинено антигібереліновою дією препарату у цьому варіанті досліді та зменшенням активності головного акцептора в процесі проростання – меристем.

Використання запасних речовин під впливом тебуконазолу на світлі відбувалося менш інтенсивно. Про що свідчить максимальна маса сухої речовини сім'ядоль у рослин цього варіанту та мінімальні коефіцієнти використання резервних сполук на потреби епикотилію та кореня на 18 день проростання. Оскільки у темряві відповідний коефіцієнт був значно вищим, це може свідчити про рістгальмуючу дію світла, що є екзогенним інактиватором біосинтезу гібереліну.

Отже, у варіанті обробки гібереловою кислотою (ГК₃) лінійні розміри дослідних рослин суттєво збільшувалися, а за дії триазолпохідного ретарданту зменшувалися у порівнянні з контролем як за умов фотоморфогенезу, так і у темряві. Комбінування зовнішнього (світло/темрява) чинника та гормонального фактору (гіберелової кислоти) в період проростання насіння суттєво змінювало характер донорно-акцепторних відносин у проростків кінських бобів. За дії препарату достовірно зростала довжина епикотилу, кореня та проростка в цілому як на світлі, так і в темряві. Аналогічно зростала і маса сухої речовини органів проростка. Інтенсивніше використовувалися запасні речовини насінини під впливом гібереліну за умов скотоморфогенезу, про що свідчить мінімальна маса сухої речовини сім'ядоль у рослин цього варіанту та більш високі коефіцієнти використання резервних речовин на потреби формування кореня та епикотилу в процесі проростання.

3.2. Вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на ростові характеристики кукурудзи за умов фото- та скотоморфогенезу

Початкові етапи фотоморфогенезу супроводжуються активними метаболічними змінами, фітохромною модифікацією гормонального статусу проростків, розпочинається транспортування та утворення градієнтів фітогормонів, зокрема, гіберелінів, а також змінюється інтенсивність утворення природних інгібіторів [133, 224]. Відомо, що світло може модифікувати ріст і морфогенез рослин через перебудову гормонального комплексу, що є механізмом впливу на донорно-акцепторну систему [128, 212, 310]. Світло сприяє остаточному морфогенезу та фізіологічному розвитку так як за його дії зазнає змін біосинтез етилену в тканинах [80, 133].

Сучасні результати генетичного аналізу мутацій гіберелінів і фітохромів свідчать про взаємодію між сигнальними системами за різних фізіологічних умов [103, 304]. Зокрема, посилення експресії UVR8 як функціонального регулятора у *Zea mays* L. індукує фотоморфогенні реакції у рослин [140].

Іншими дослідженнями встановлено, що фітохром β -дефіцитні мутанти сорго мають більш високий рівень ГК₁ та ГК₂₀, що сприяє посиленому росту стебла за дії червоного світла. Застосування інгібіторів біосинтезу гіберелової кислоти призводить до зменшення кількості клітин і поздовжнього росту клітин стебла, коренів, звуження листя, зменшення співвідношення лінійних розмірів пагонів відносно коренів, листя набуває темно-зеленого забарвлення та затримується старіння у фототрофних рослин [183, 191, 217].

Оскільки зміни в інтенсивності росту різних органів проростка за умов фото- і скотоморфогенезу очевидно супроводжуються відмінностями у інтенсивності використання депонованих у органах запасу резервних речовин, виникає потреба у детальному дослідженні механізмів перебудови відносин між донором та акцептором у однодольних рослин. В окремих роботах наведені дані, які свідчать про можливість регуляції швидкості утилізації резервних сполук на потреби росту і розвитку зовнішніми і внутрішніми чинниками [198, 212].

Аналіз отриманих нами даних свідчить, що застосування регуляторів росту за умов фото- і скотоморфогенезу суттєво впливали на інтенсивність змін ростових параметрів органів проростка та утилізацію резервних речовин насіння на потреби органогенезу кукурудзи сорту «Ароматна» (Таблиця 3.3).

Відмічено, що гіберелін спричиняв достовірну інтенсифікацію росту надземної частини проростка, кореня та рослини в цілому як за умов фотоморфогенезу (Рисунок 3.2, А), так і скотоморфогенезу (Рисунок 3.2, Б). При цьому за умов скотоморфогенезу проростки формувалися витонченими та слабкими, їх листкові пластини набували жовтого забарвлення. Дія фітогормону стимулювала ріст проростків схильних до вилягання, з малорозвиненими першими листками.

За умов темряви використання запасних речовин сім'ядолі також відбувалося інтенсивніше, ніж за умов проростання на світлі, що підтверджується зростанням маси сухої речовини надземних та підземних

органів, а також мінімізацією маси сухої речовини сім'ядолі. Тобто гіберелін чинив стимулюючу дію, про що свідчать достовірно більш високі коефіцієнти порівнянні з контролем. Протилежна дія на біометричні показники була зафіксована у проростків, оброблених тебуконазолом. Зокрема, лінійні розміри енергії проростання та використання резервних речовин на потреби формування кореня та надземної частини проростка на 18-й день проростання у

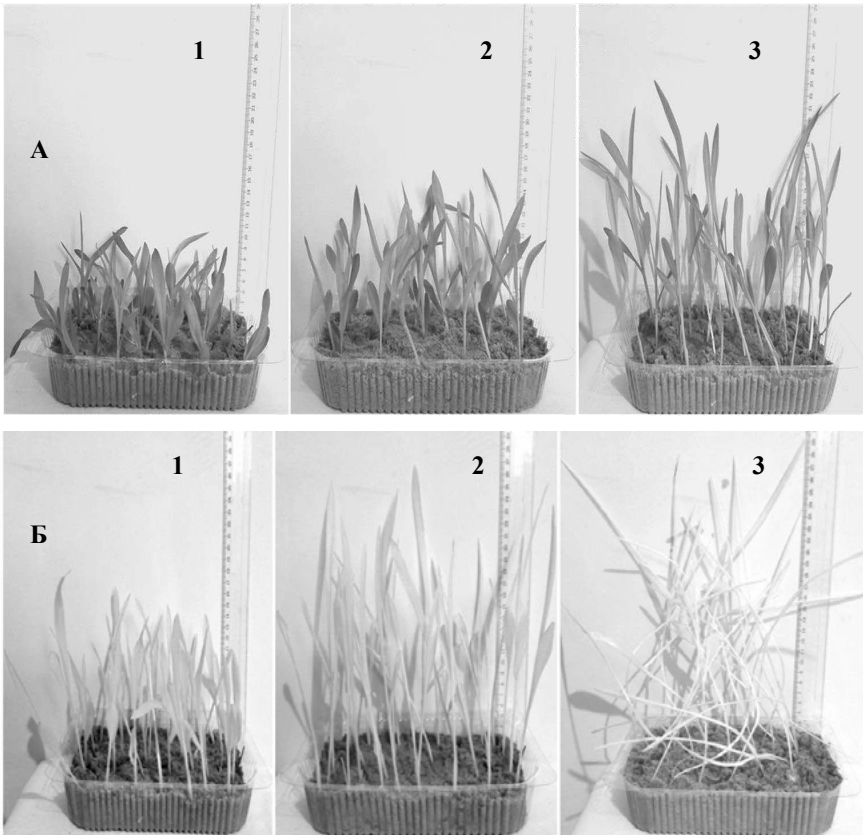


Рисунок 3.2. Дія гібереліну та тебуконазолу на проростання насіння кукурудзи сорту «Ароматна» за умов фотоморфогенезу (А) та скотоморфогенезу (Б) на 18-й день (1- тебуконазол; 2- контроль; 3- гіберелова кислота)

Таблиця 3.3.

Вплив регуляторів росту на ростові процеси і використання резервних речовин насінини кукурудзи сорту «Ароматна» за умов фото- і скотоморфогенезу на 18-й день проростання

Показник	Контроль		Гіберелова кислота		Тебуконазол	
	А	Б	А	Б	А	Б
Довжина надземної частини, см	27,45±1,37	29,10±1,45	32,60±1,63*	36,40±1,82*	22,52±1,12*	25,70±1,28*
Довжина кореневої системи, см	19,85±0,99	26,68±1,33	28,33±1,41*	30,36±1,51*	12,75±0,63*	19,28±0,96*
Довжина рослини, см	47,30±2,36	55,78±2,78	60,93±6,04*	66,76±3,33*	35,27±1,76*	44,98±1,24*
Маса сухої речовини надземної частини, г	0,044±0,002	0,053±0,003	0,068±0,003*	0,078±0,004*	0,028±0,001*	0,036±0,002*
Маса сухої речовини кореня, г	0,015±0,001	0,017±0,001	0,023±0,001*	0,027±0,001*	0,011±0,001*	0,015±0,001*
Маса сухої речовини сім'ядолі, г	0,164±0,008	0,152±0,008	0,148±0,007*	0,126±0,006*	0,193±0,010*	0,174±0,009*
Коефіцієнт використання асимілятів на потреби формування надземної частини проростка, %	19,73±0,99	23,87±1,19	28,45±1,42*	33,76±1,69*	10,33±0,52*	16,00±0,80*
Коефіцієнт використання асимілятів на потреби кореневої системи, %	6,72±0,34	7,65±0,38	9,62±0,48*	11,68±0,58*	4,05±0,20*	6,67±0,33*
Енергія проростання, %	47,50±2,38	51,75±2,59	53,75±2,69*	58,75±2,94*	39,75±1,99*	42,75±2,14*

Примітки: А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

органів та рослини в цілому були достовірно меншими ніж у рослин контрольного варіанту досліду. Така інактивация впливу гібереліну була підтверджена менш інтенсивним використанням запасних речовин насінини під впливом тебуконазолу, зокрема за умов фотоморфогенезу. Про це свідчить мінімальна маса сухої речовини органів у рослин цього варіанту та нижчі коефіцієнти використання резервних речовин на потреби формування вегетативних органів в процесі проростання.

При цьому маса сім'ядоль не була максимальною, що може свідчити про своєрідну оптимізацію використання резервних речовин насінини на процеси органогенезу за використання тебуконазолу.

Особливо вираженим був рістінгібуючий вплив ретарданту на світлі, що підтверджують мінімальні показники коефіцієнту використання резервних речовин на потреби формування надземної частини та достовірно нижчі у порівнянні з контролем показники енергії проростання. Аналогічний вплив застосування регуляторів росту був виявлений для показників схожості насіння досліджуваної культури.

Таким чином, в період проростання насіння застосування екзогенного фактору, а саме світла та темряви, а також гормонального чинника (гіберелова кислота та її антагоніста тебуконазолу) дозволяло регулювати характер донорно-акцепторних відносин у проростків кукурудзи. За дії гормону достовірно зростала довжина підземних та надземних органів та проростка в цілому як на світлі, так і в темряві. Аналогічно зростала і маса сухої речовини органів проростка. Використання тебуконазолу викликало протилежну реакцію проростків, що пов'язано з його ретардантною дією. Така інактивация впливу ендогенного фітогормону була підтверджена менш інтенсивним використанням запасних речовин насінини під впливом тебуконазолу, зокрема за умов фотоморфогенезу, про що свідчить мінімальна маса сухої речовини вегетативних органів у рослин цього варіанту та нижчі коефіцієнти використання резервних речовин на потреби формування підземних та надземних органів в процесі проростання.

РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ ПЕРЕРОЗПОДІЛУ РЕЗЕРВНИХ СПОЛУК МІЖ ДОНОРНОЮ ТА АКЦЕПТОРНОЮ СФЕРАМИ РОСЛИН В ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ ЗА ДІЇ СВІТЛА, ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ

4.1. Вплив гібереліну та тебуконазолу на перерозподіл резервних сполук між донорною та акцепторною сферами проростків *Vicia faba* L. в гетеротрофну фазу розвитку за дії світла та його відсутності

4.1.1. Накопичення і перерозподіл різних форм вуглеводів у органах кінських бобів за дії гібереліну та тебуконазолу

Відомо, що цукри відіграють надзвичайно важливу роль в процесах росту, розвитку та метаболізму рослини. В останні роки встановлено, що крім структурної та енергетичної функції вуглеводи є важливими сигнальними молекулами в регулюванні донорно-акцепторних відносин рослини [86, 145, 270]. В зв'язку з цим вивчення змін їх концентрації, якісного складу та інтенсивності транспорту вуглеводів на різних етапах онтогенезу є важливим аспектом розуміння функціонування донорно-акцепторної системи.

Бобові є джерелом білків та харчових волокон [178, 239], які повільно засвоюються, а також вони містять специфічний за своєю хімічною природою крохмаль, що відрізняється від крохмалю злаків співвідношенням амілози та амілопектину [228]. Варто зазначити, що у сучасній літературі відсутні дані щодо особливостей перерозподілу запасних вуглеводів насіння у період проростання між органами проростків за дії регуляторів росту та світла або його відсутності, що визначає необхідність детального вивчення цього процесу.

Одним з провідних факторів впливу гіберелінів на проростання насіння, яке має в якості резервної речовини крохмаль, є здатність стимулювати виділення зародком в ендосперм α -амілази, що веде до розщеплення крохмальних зерен [264]. Такий вплив обробки екзогенною

гібереловою кислотою на структуру алейронових зерен поблизу зародка був встановлений в період проростання насіння *Prunus africana* (Hook.f.) Kalkman [287] та *Vitis vinifera* L. [180].

Враховуючи значення коефіцієнтів використання резервних речовин насінини на потреби росту і формування вегетативних органів проростків під впливом гібереліну та тебуконазолу, нами був проведений аналіз вмісту вуглеводів у проростках бобів (Таблиця. 4.1).

Результати дослідження свідчать про суттєвий вплив гіберелової кислоти на швидкість гідролізу крохмалю за умов фото- і скотоморфогенезу у порівнянні з контролем та сухим насінням, де вміст крохмалю складав $30,52 \pm 1,52\%$. За умов проростання у темряві швидкість використання резервного крохмалю сім'ядоль була більш високою. Гіберелін стимулював розщеплення крохмалю як на світлі, так і у темряві. Звертає на себе той факт, що за умов темряви дія тебуконазолу як інгібітора гідролізу крохмалю практично не мала прояву – залишкова кількість крохмалю на 18-й день пророщування була близькою до варіанту з гібереліном. При цьому уповільнювався відтік цукрів з сім'ядоль до кореня та епикотилія – вміст суми цукрів та сахарози у цьому варіанті суттєво зростав.

Більш низький вміст суми цукрів у сім'ядолях скотоморфних рослин пояснюється більш інтенсивним відтоком на потреби органогенезу – формування структур кореня та епикотилія. В цілому вміст суми цукрів і крохмалю у скотоморфних рослин у коренях та, особливо, епикотиліях проростків був нижчим, ніж у фотоморфних. На нашу думку, це чітко пояснюється більш інтенсивними темпами росту і біорозбавленням неструктурних вуглеводів серед структурних полісахаридів проростків.

Зниження вмісту суми цукрів в епикотилі та корені проростка, що відмічалось у скотоморфних рослин під впливом тебуконазолу зумовлене, очевидно, гальмуванням відтоку продуктів гідролізу крохмалю до зон росту.

Відомо, що основною транспортною формою цукрів в рослині є сахароза. Звертає на себе увагу те, що найнижчий вміст цього цукру відмі-

Таблиця 4.1.

Вплив гібереліну та тебуконазолу на вміст неструктурних вуглеводів в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини)

Орган	Варіант досліду	Сума цукрів, %		Сахароза, %		Крохмаль, %	
		А	Б	А	Б	А	Б
Корінь	Контроль	1,34±0,07	1,27±0,06	0,35±0,02	0,33±0,02	1,13±0,06	1,06±0,06
	Гіберелова кислота	1,08±0,05*	1,07±0,05*	0,28±0,01*	0,27±0,01*	1,07±0,05	0,38±0,02*
	Тебуконазол	1,85±0,09*	1,08±0,05*	0,48±0,01*	0,8±0,04*	0,38±0,02*	0,28±0,01*
Елікотиль	Контроль	3,43±0,17	1,78±0,09	0,84±0,04	0,80±0,04	0,47±0,02	0,38±0,02
	Гіберелова кислота	5,42±0,27*	3,36±0,16*	1,41±0,07*	1,48±0,07*	0,38±0,02*	0,39±0,01
	Тебуконазол	3,68±0,18*	1,11±0,05*	0,78±0,03	0,82±0,04	0,44±0,02*	0,29±0,01*
Сім'ядолі	Контроль	10,54±0,53	8,76±0,43	3,14±0,16	4,12±0,21	24,17±1,20	17,53±0,88
	Гіберелова кислота	15,13±0,75*	9,84±0,49*	6,93±0,34*	1,72±0,08*	21,31±1,06*	15,20±0,75*
	Тебуконазол	14,30±0,71*	9,69±0,48*	6,73±0,33*	5,44±0,27*	24,25±1,21*	15,52±0,77*

Примітки: А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

чався для варіанту з гібереліном, а найвищий – у варіанті з тебуконазолом. Це свідчить про швидку утилізацію сахарози на потреби морфогенезу проростків за дії фітогормону та інгібування транспорту сахарози тебуконазолом.

4.1.2. Вплив гібереліну та його антагоніста тебуконазолу на використання резервних ліпідів під час проростання насіння кінських бобів за умов фото-та скотоморфогенезу

У літературі відсутня інформація щодо використання резервних ліпідів рослинами у гетеротрофну фазу розвитку за реалізації програм фото- та скотоморфогенезу. Попередньо нами було встановлено суттєвий вплив гібереліну та тебуконазолу на інтенсивність використання резервних речовин на потреби формування органів (Таблиця 3.1), що є підґрунтям для встановлення обсягів використання резервних речовин насінини, зокрема олії, на потреби органогенезу.

Існуючі в літературі дані свідчать про зв'язок інтенсивності використання резервних ліпідів та обміну вуглеводів. Відомо, що під час проростання насіння люпину утилізація ліпідів, що контролюється на різних рівнях, підвищується через дефіцит цукру у складі тканин. В умовах вуглеводного голоду у гетеротрофну фазу розвитку значно підвищується ризик порушень ліпідного обміну [101].

Нами встановлено, що дія гіберелової кислоти суттєво залежала від світлового сигналу: застосування гібереліну призводило до досить інтенсивного використання ліпідів сім'ядоль в процесі проростання насінини в темряві, а фотоморфні проростки характеризувалися найбільш високим залишком ліпідів у порівнянні з іншими варіантами (Рисунок 4.1). На нашу думку, високий залишковий вміст ліпідів за дії гібереліну фотоморфних рослин пояснюється інгібуванням активності гіберелінів світлом, а також інтенсивним використанням резервних вуглеводів насінини (див. табл. 4.1), на фоні якого відбувалося зростання відносного вмісту резервних ліпідів.

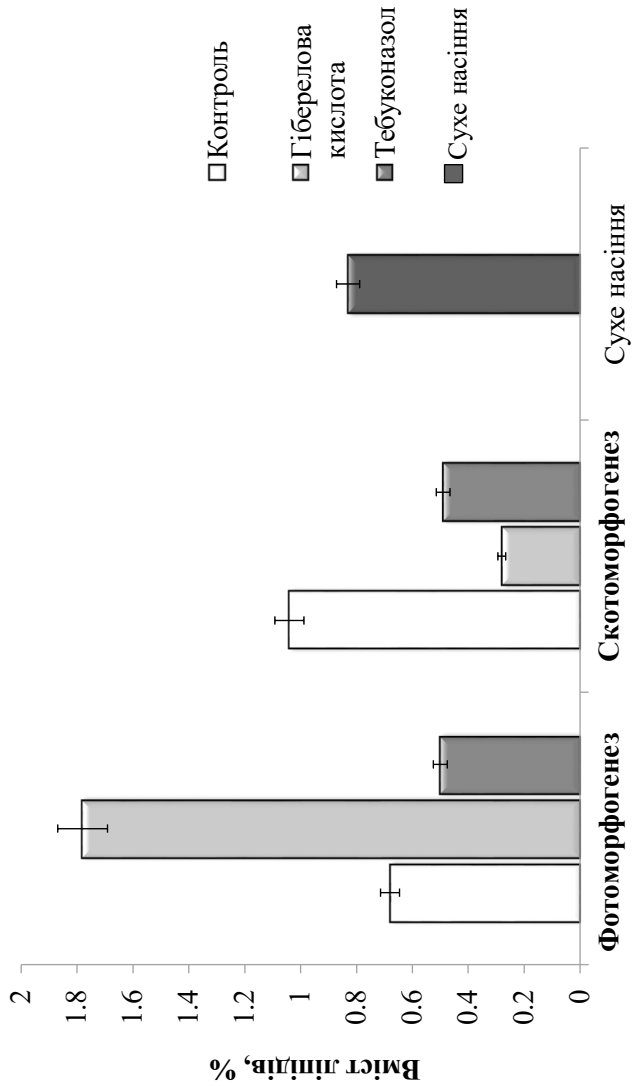


Рисунок 4.1. Вплив гіберелліну і тебуконазолу на використання резервних ліпідів сім'ядоль проростків кінських бобів за умов фотоморфогенезу та скотоморфогенезу (18-й день проростання)

Встановлено, що тебуконазол практично не впливав на інтенсивність використання ліпідів сім'ядоль як за умов фото-, так і скотоморфогенезу.

Попередньо нами встановлено, що гіберелова кислота стимулювала процеси використання резервних вуглеводів та азотовмісних сполук на онтогенетичні потреби проростків, а застосування інгібітора біосинтезу гіберелінів тебуконазолу, навпаки, інгібувало використання резервних речовин насінини [198, 200]. При цьому в літературі зустрічаються лише поодинокі дані щодо обміну ліпідів за умов ското- і фотоморфогенезу проростків за дії гіберелінів [292]. Результати аналогічних досліджень закономірностей використання резервних сполук насіння гарбуза під час проростання свідчать про значний вплив регуляторів росту на ці процеси. Водночас значного гальмівного впливу вдалося досягти переважно завдяки використанню похідних четвертинних амонієвих солей, що зумовлювали сповільнення гідролізу та зменшення вмісту жирних кислот у зразках [259].

Аналіз жирнокислотного складу олії сім'ядоль дозволяє зробити висновок про суттєву перебудову ліпідного обміну в період проростання насіння і формування проростків за різного освітлення. В процесі онтогенезу у всіх варіантах досліджу відмічалось зменшення вмісту ненасичених і зростання вмісту насичених вищих жирних кислот у порівнянні з олією сухого насіння (Таблиця 4.2). Аналогічна закономірність встановлена раніше при вивченні дії гібереліну і паклобутразолу на проростання насіння соняшнику [207] та кукурудзи [209].

Хроматографічний аналіз виділеної олії дозволив встановити наявність десяти вищих жирних кислот (ВЖК) – насичених міристинової, пальмітинової, стеаринової, арахінової та бегенової та ненасичених – пальмітолеїнової, олеїнової, лінолевої, ліноленої та гондоїнової, вміст яких по варіантах досліджу був різним. Відбувалося зростання сумарного вмісту насичених і зниження вмісту ненасичених ВЖК в насінині на 18-й день проростання у порівнянні з олією сухого насіння, зменшувалися показники співвідношення ненасичених/насичених жирних кислот у всіх варіантах до-

Таблиця 4.2

Вміст вищих жирних кислот в сім'ядолях ското- і фотоморфних проростків кінських бобів за дії гібереліну та тебуконазолу (%; 18-й день проростання)

Показники	Сухе насіння	Контроль		Гіберелова кислота		Тебуконазол	
		А	Б	А	Б	А	Б
Міристинова	0,04±0,01	2,21±0,11*	2,13±0,10*	2,45±0,12	2,31±0,11	1,31±0,07*	1,34±0,07*
Пальмітинова	9,81±0,49	9,22±0,46	9,54±0,48*	9,16±0,46	10,37±0,52	10,13±0,51*	10,85±0,54
Пальмітолеїнова	0,12±0,01	0,23±0,01	0,21±0,01*	0,24±0,01	0,23±0,01	0,23±0,01	0,28±0,01*
Стеаринова	3,90±0,20	5,12±0,26	5,13±0,26*	4,87±0,24	3,63±0,18	5,36±0,27*	3,41±0,17
Олеїнова	25,81±1,29	23,06±1,15	23,17±1,16*	22,95±1,15	21,44±1,07	24,20±1,21	19,77±0,99*
Лінолева	52,28±2,61	52,31±2,62	52,30±2,61	49,68±2,48	53,59±2,68	49,72±2,49	56,36±2,83
α-Ліноленова	7,35±0,37	6,72±0,34	6,30±0,31	6,95±0,35	6,88±0,34	8,11±0,41*	7,15±0,36*
Арахінова	0,25±0,01	0,23±0,01	0,21±0,01*	0,24±0,01	0,23±0,01	0,23±0,01	0,28±0,01*
Гондлойнова	0,21±0,01	0,28±0,01*	0,22±0,01*	0,30±0,01	0,28±0,01	0,32±0,02	0,25±0,01*
Бегенова	0,23±0,01	0,34±0,02*	0,54±0,03*	0,57±0,03	0,49±0,03	0,31±0,02*	0,36±0,02*
Вміст насичених жирних кислот	14,23±0,72	17,40±0,87	17,80±0,89	19,88±0,99*	17,58±0,88	17,42±0,87*	16,19±0,81*
Вміст ненасичених жирних кислот	85,77±4,29	82,60±4,13	82,20±4,11	80,12±4,01	82,42±4,12	82,58±4,13	83,81±4,19
Співвідношення ненасичених/насичених ВЖК	6,03	4,75	4,62	4,03	4,69	4,74	5,18

Примітки: А – фотоморфогенез; Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

сліду. Водночас у скотоморфних проростків процес перетворення ненасичених жирних кислот у насичені найефективніше інгібувався тебуконазолом, а за дії фітогормону це співвідношення достовірно не відрізнялося від контрольного варіанту. У фотоморфних проростків за дії тебуконазолу інтенсивність цього процесу не змінювалася, але застосування гібереліну стимулювало утворення більшої кількості насичених жирних кислот.

Важливими є дані про вміст ліноленової кислоти в олії сім'ядоль бобів кінських – за дії гібереліну він достовірно не відрізнявся від контролю, а за дії тебуконазолу був достовірно більшим у порівнянні з контролем. Давно встановлено, що формування зелених листків на світлі супроводжується інтенсивним накопиченням в мембранах хлоропластів гліколіпідів, до складу яких входить ліноленова кислота [302]. Очевидно, що за достатнього забезпечення проростка нативним гібереліном і додаткового застосування штучного гібереліну змін у утворенні ліноленової кислоти не відбувається. Натомість, блокування тебуконазолом синтезу нативного гібереліну в проростках призводить до зниження відтоку ліноленової кислоти з сім'ядоль внаслідок уповільнення росту проростка та, відповідно, використання цієї жирної кислоти в процесах хлоропластогенезу.

4.1.3. Вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на вміст Нітрогену, Фосфору і Калію у проростках кінських бобів в період проростання

В літературі представлені лише обмежені дані, що розглядають азотний обмін та використання елемента в межах функціонування донорно-акцепторних відносин, починаючи від поглинання, тимчасового зберігання, закінчуючи метаболізмом та мобілізацією форм азоту [297].

Окремі дані свідчать про можливість впливу світла на мобілізацію та метаболізм білка. Зокрема, описано особливості азотного обміну у *Arabidopsis thaliana* L на світлі, в цілковитій темряві та під час переходу від темного росту до фотоморфогенезу [118]. Існує думка, що деградація протеїнів може бути зумовлена активністю сигнального шляху убіквітину,

що може опосередковано чинити вплив на часткове розщеплення пептидів [131, 133].

Раніше було встановлено, що зміна ростових характеристик і коефіцієнта використання резервних речовин насіння квасолі супроводжувалася зменшенням вмісту загального азоту, що свідчить про використання резервних азотовмісних сполук на процеси морфогенезу [259]. Також за дії гібереліну відбувалося посилення росту надземної частини та кореневої системи проростків рослин, які містили різні типи резервних речовин – крохмалю (кукурудза), білків (квасоля) та олії (кабак) у порівнянні з контролем. Процес відбувався швидше в темряві. За дії ретардантів, які блокують утворення гіберелінів, процес проростання блокувався як на світлі, так і в темряві. Коефіцієнт використання запасних речовин за дії гібереліну був максимальним, а за дії антигіберелінового препарату хлормекватхлориду був мінімальним як у скотоморфних, так і у фотоморфних проростків [260].

Результати нашого дослідження демонструють більш повільне використання азотовмісних сполук у порівнянні з резервними вуглеводами у процесі проростання насіння бобів (Рисунок 4.2).

Зміни у вмісті Нітрогену в сім'ядолях скотоморфних та фотоморфних рослин на 18-й день проростання були значно меншими, ніж зміни у вмісті крохмалю (див. табл. 4.1). Зменшувався вміст білкової фракції азоту за дії гібереліну як на світлі, так і в темряві, водночас вміст небілкової фракції зростав. Більш чітко цей процес відбувався у скотоморфних проростків. На нашу думку, це свідчить про те, що гіберелін в темряві стимулює гідроліз резервного білка сім'ядоль, однак інтенсивний відтік азотистих сполук на ранніх етапах розвитку проростка до зон росту рослини не відбувається. Очевидно, резервні азотовмісні сполуки інтенсивніше використовуються на більш пізніх етапах, під час розгортання повноцінних листків і формування фотосинтетичного апарату. Основною резервною речовиною, яка використовується на ранніх етапах проростання, є вуглеводи.

Звертає на себе увагу, що за дії тебуконазолу вміст всіх форм азоту як у

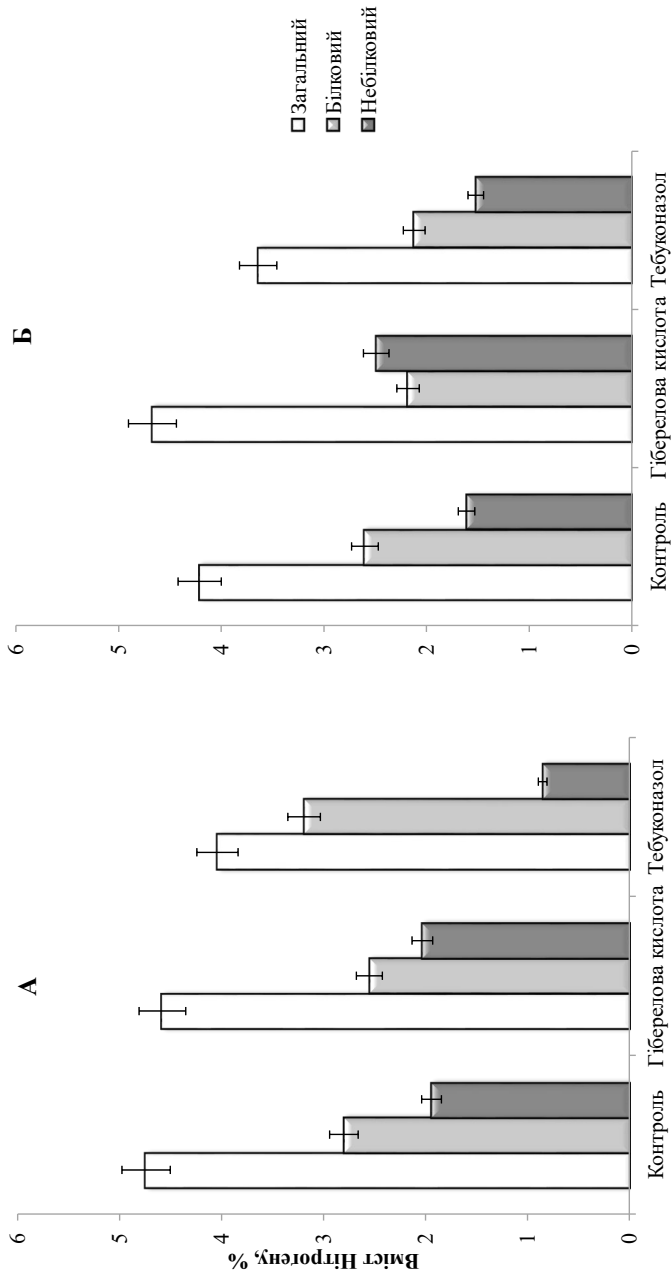


Рисунок 4.2. Вплив гіберелліну та тебуконазолу на вміст сполук Нітрогену в сім'ядолях проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини): А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез

фотоморфних, так скотоморфних проростків, був нижчим, ніж в інших варіантах досліду. Це пояснюється тим, що за дії ретардантів внаслідок уповільнення формування органів проростка відтік інших резервних речовин з сім'ядоль зменшувався, що призводило до зростання відносної частки азотовмісних сполук.

Основні закономірності перерозподілу потоків пластичних речовин по рослині за змін інтенсивності росту окремих органів достатньо повно вивчені в межах концепції донорно-акцепторних відносин [99, 266, 324]. Однак особливості перерозподілу елементів мінерального живлення між органами рослини під впливом гібереліну за умов фото- і скотоморфогенезу залишаються практично невивченими.

Проведений нами аналіз вмісту Фосфору та Калію в органах проростків ското- і фотоморфних рослин свідчить про відсутність достовірної різниці у вмісті елементів у сім'ядолях на 18-й день проростання. В коренях і епикотилі рослин, які формувалися в темряві, було відмічено більш низький вміст Фосфору у порівнянні із фотоморфними проростками (Рисунок 4.3). Це, на нашу думку, аналогічно з азотом, також пов'язане з біорозбавленням. Не встановлено також достовірного впливу гібереліну на виведення Фосфору з сім'ядоль скотоморфних та фотоморфних рослин на потреби формування епикотилі і кореня.

В цілому аналогічні закономірності відмічені і для Калію: внаслідок біорозбавлення скотоморфні рослини характеризувалися меншим вмістом Калію в епикотиліях та коренях проростків і незначним зменшенням вмісту елементу в сім'ядолях (Рисунок 4.4).

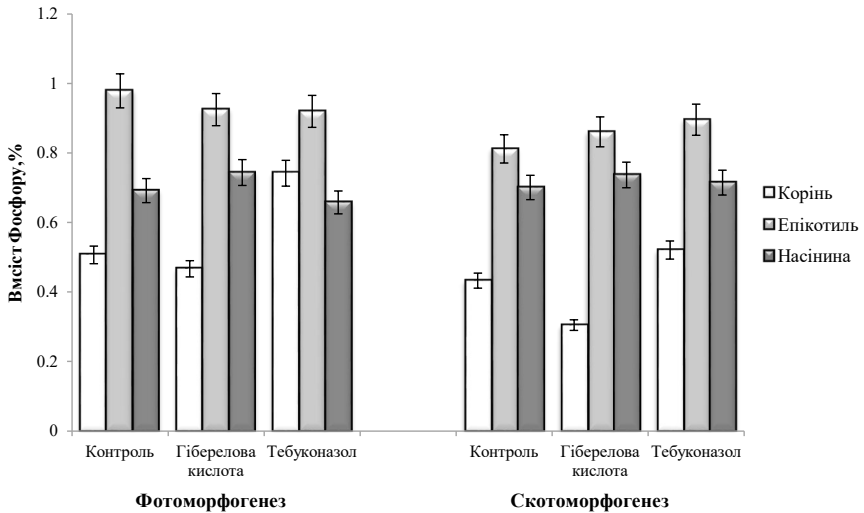


Рисунок 4.3. Дія гібереллової кислоти та тебуконазолу на вміст Фосфору в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини)

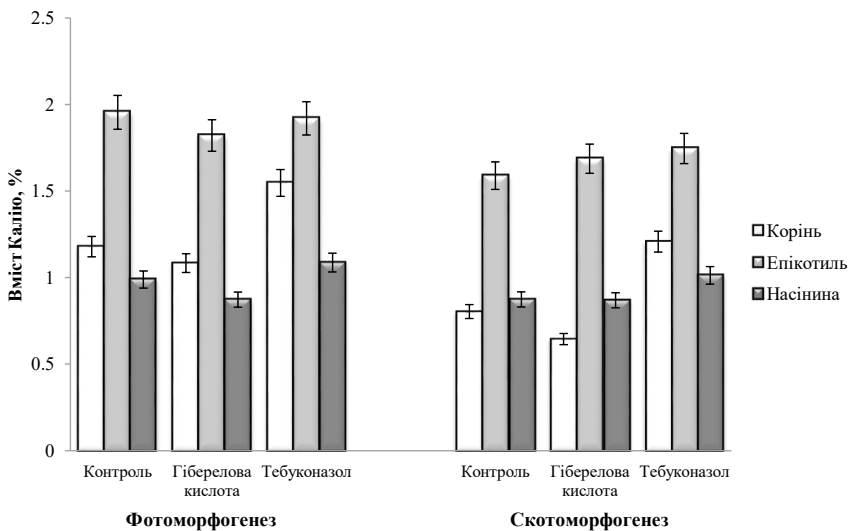


Рисунок 4.4. Дія гібереллової кислоти та тебуконазолу на вміст Калію в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини рослини)

Гіберелін суттєво не впливав на вміст Калію в сім'ядолях скотоморфних рослин.

Це, на нашу думку, свідчить про достатнє забезпечення насінини Фосфором і Калієм для забезпечення процесів фото- і скотоморфогенезу цими елементами живлення і відсутність специфічної гіберелінової регуляції їх реутилізації в процесах проростання.

4.2. Вплив гібереліну та тебуконазолу на перерозподіл резервних сполук між донорною та акцепторною сферами проростків кукурудзи в період проростання

4.2.1. Особливості вуглеводного обміну фото- та скотоморфних проростків *Zea mays* L. за дії регуляторів росту

Відомо, що застосування гібереліну зумовлює перебудову метаболізму насіння в період проростання, зокрема стимуляцію виділення гідролітичних ферментів, що суттєво впливають на динаміку вуглеводного обміну [263, 285, 292].

Отримані нами дані свідчать про суттєвий вплив гіберелінової кислоти та тебуконазолу на швидкість гідролізу крохмалю у органах проростків *Zea mays* L. за умов фото- і скотоморфогенезу (Таблиця 4.3).

В цілому за умов проростання у темряві, аналогічно проросткам бобів кінських швидкість використання резервних вуглеводів насінини була більш високою, ніж за умов фотоморфогенезу, що пояснюється більш інтенсивними темпами росту та підвищенням запиту на резервні речовини органами-акцепторами.

Нами встановлено, що вміст крохмалю в сухому насінні становив $62,87 \pm 3,14\%$. Застосовані препарати суттєво впливали на перерозподіл вуглеводів у проростку: за дії гібереліну гідроліз крохмалю відбувався значно інтенсивніше у порівнянні з іншими варіантами досліду, при чому гідроліз посилювався в темряві. Процес супроводжувався суттєвим накопи-

Таблиця 4.3

Вплив гібереліну та тебуконазолу на вміст неструктурних вуглеводів в органах проростків кукурудзи за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини)

Орган	Варіант досліду	Сума цукрів, %		Сахароза, %		Крохмаль, %	
		А	Б	А	Б	А	Б
Коріння	Контроль	4,57±0,23	2,90±0,15	0,74±0,04	0,57±0,03	34,90±1,74	36,00±1,80
	Гіберелова кислота	2,10±0,10*	5,94±0,29*	1,47±0,07*	0,64±0,03*	24,40±1,22*	15,50±0,77*
	Тебуконазол	6,30±0,31*	4,14±0,20*	0,50±0,02*	0,31±0,01*	23,40±1,17*	24,00±1,20*
Надземна частина	Контроль	5,38±0,25	4,62±0,23	1,05±0,05	0,69±0,03	28,50±1,42	25,00±1,25
	Гіберелова кислота	6,53±0,32*	4,81±0,24	2,20±0,11*	1,21±0,06*	10,60±0,53*	16,45±0,82*
	Тебуконазол	2,26±0,11*	5,75±0,28*	0,86±0,04*	0,31±0,01*	24,30±1,21*	26,60±1,33
Сім'ядоля	Контроль	10,04±0,50	10,71±0,54	1,09±0,05	0,81±0,03	46,00±2,30	42,40±2,12
	Гіберелова кислота	11,54±0,57*	10,13±0,51	4,09±0,20*	1,43±0,07*	41,30±2,07*	38,60±1,93*
	Тебуконазол	6,14±0,31*	8,35±0,42*	0,19±0,01*	0,10±0,01*	51,10±2,55*	47,50±2,38*

Примітки: А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

ченням транспортної форми вуглеводів – сахарози. Уповільнення гідролізу крохмалю за дії тебуконазолу у порівнянні з контролем супроводжувалося достовірним зменшенням вмісту як суми цукрів, так і вмісту сахарози. Враховуючи дані про найнижчі значення коефіцієнту використання резервних речовин насінини на ріст і формування вегетативних органів проростка у цьому варіанті, можна стверджувати про гальмування транспорту цукрів з сім'ядолі за дії ретарданту.

4.2.2. Вплив регуляторів росту на використання резервних ліпідів у гетеротрофну фазу росту кукурудзи за умов фото-та скотоморфогенезу

У гетеротрофну фазу живлення процеси гісто- та органогенезу потребують використання енергетичних резервів насінини (донора), серед яких важливе місце займають ліпіди. Одним із завдань нашого дослідження було провести порівняльний аналіз використання резервних ліпідів на процеси морфогенезу за дії регуляторів росту та різних умов освітлення бобів кінських і кукурудзи.

Нами встановлено, що загальний вміст олії у сухому насінні ($2,60 \pm 0,13\%$) кукурудзи був вищим у порівнянні з відповідними показниками кінських бобів ($0,83 \pm 0,04\%$). Встановлено аналогічний бобам кінським вплив гібереліну на використання резервної олії проростками кукурудзи за умов ското- і фотоморфогенезу (Рисунок 4.5). При розвитку в темряві за дії фітогормону відбувалося достовірне зменшення вмісту ліпідів в сім'ядолі, а світло інгібувало гіберелінзалежне використання резервних ліпідів на ростові процеси. Застосування розчину тебуконазолу для обробки насіння зумовлювало гальмівний вплив на процеси використання ліпідів для росту та розвитку проростків кукурудзи як на світлі, так і в темряві.

В окремих дослідженнях відмічалось, що проростання насіння олійних культур за дії регуляторів росту супроводжується зміною співвідношення ненасичених/насичених ВЖК в бік останніх за дії ферменту сатурази [46, 216]. Зважаючи на вказане, процеси використання ліпідів за умов фото- та скотоморфогенезу потребують більш детальної оцінки, включаючи аналіз

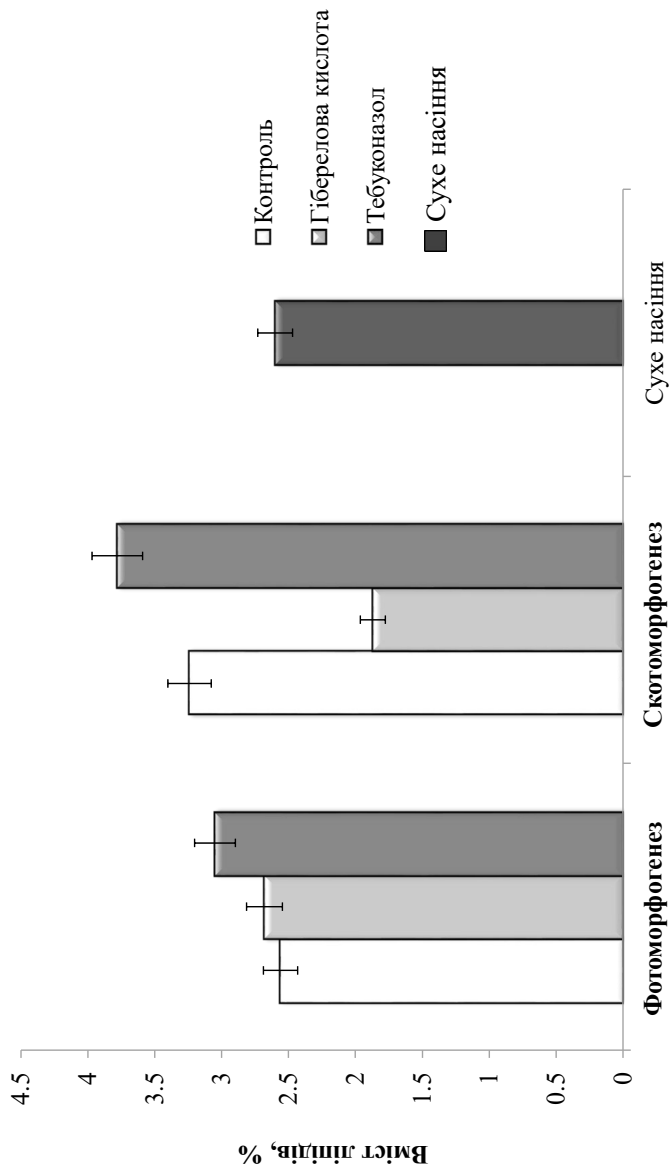


Рисунок 4.5. Вплив гіберелліну і тебуконазолу на використання резервних ліпідів сім'ядоль проростків кукурудзи за умов фотоморфогенезу та скотоморфогенезу (18-й день проростання)

жирнокислотного складу олії сім'ядоль кукурудзи.

Проведений нами аналіз зразків кукурудзяної олії дозволив встановити наявність міристинової, пальмітинової, пальмітолеїнової, стеаринової, олеїнової, лінолевої, ліноленової, арахінової, бегенової та гондоїнової, вміст яких був різним у варіантах досліджу. Нами встановлено відмінності у сумарному вмісті насичених і ненасичених жирних кислот в сім'ядолі на 18-й день проростання у порівнянні з олією сухого насіння, а також вплив на цей процес застосованих регуляторів росту (Таблиця 4.4).

Застосування гібереліну, аналогічно бобам кінським, спричинило зменшення співвідношення ненасичених і насичених кислот у олії сім'ядолі кукурудзи у порівнянні з контролем. Встановлено, що наявність світла суттєво не впливала на цей процес за дії фітогормону. Аналогічно бобам кінським, тебуконазол призводив до зростання показника відношення ненасичені/насичені ВЖК у порівнянні з контролем і варіантом з гібереліном. Цифри, які характеризують ці показники були наближені до значень олії сухого насіння. На нашу думку, це свідчить про уповільнення обміну ліпідів в насінні, що проростає внаслідок інгібування утворення гіберелінів. При цьому слід відмітити, що у скотоморфних проростків співвідношення ненасичених/насичених ВЖК було меншим ніж у фотоморфних внаслідок більш інтенсивного росту проростка за умов темряви.

Важливими, на нашу думку, є дані про вміст ліноленової кислоти в олії сім'ядоль у порівнянні з контролем – у всіх варіантах досліджу він був значно вищим, ніж у сухому насінні. Аналогічно з бобами кінськими, вміст цієї ВЖК був максимальним за дії інгібітора синтезу гібереліну – тебуконазолу. Аналогічна дія ретардантів була раніше встановлена також при проростанні насіння гарбуза [46].

Найнижчим у порівнянні з іншими варіантами досліджу вміст цієї ВЖК був у варіанті обробки гібереліном за дії світла, оскільки формування зелених листків на світлі супроводжується інтенсивним накопиченням в мем-

Таблиця 4.4

Вміст вищих жирних кислот в сім'ядолях кукурудзи за дії регуляторів росту (%), 18-й день проростання)

Показники	Сухе насіння	Контроль		Гібберелова кислота		Тебуконазол	
		А	Б	А	Б	А	Б
Міристинова	0,03±0,01	0,02±0,001	0,03±0,0015	0,1±0,005*	0,07±0,0035*	0,06±0,003*	0,04±0,002*
Пальмітинова	7,98±0,39	7,71±0,39	8,01±0,40	9,1±0,46*	8,38±0,42	5,53±0,28*	6,85±0,34*
Пальмітолеїнова	0,10±0,01	0,08±0,004	0,08±0,004	0,08±0,004	0,06±0,003*	0,11±0,006*	0,14±0,007*
Стеаринова	2,52±0,12	4,79±0,24	4,9±0,25	4,72±0,24	5,12±0,26	4,21±0,21*	4,49±0,22*
Олеїнова	30,97±1,55	25,76±1,29	25,89±1,30	29,98±1,50*	29,65±1,48*	30,44±1,52*	27,94±1,40
Лінолева	57,47±2,87	57,92±2,89	57,15±2,86	53,68±2,68	53,82±2,69	55,30±2,77	54,30±2,72
α -Ліноленова	0,38±0,02	2,95±0,15	3,33±0,17	1,64±0,08*	2,12±0,11*	3,35±0,17*	5,26±0,26*
Арахідова	0,24±0,01	0,55±0,028	0,41±0,021	0,31±0,015*	0,35±0,017*	0,52±0,026	0,51±0,026*
Гондлійнова	0,07±0,01	0,2±0,01	0,15±0,008	0,09±0,005*	0,07±0,004*	0,12±0,006*	0,17±0,008*
Бегенова	0,22±0,01	0,26±0,013	0,25±0,012	0,31±0,015*	0,34±0,017*	0,34±0,017*	0,28±0,014*
Вміст насичених жирних кислот, %	11,00±0,55	13,09±0,65	13,40±0,67	14,54±0,73	14,28±0,71	10,68±0,53	12,19±0,61
Вміст ненасичених жирних кислот, %	89,00±4,45	86,91±4,35	86,60±4,33	85,46±4,27	85,72±4,29	89,32±4,47	87,81±4,39
Співвідношення ненасичених/насичених ВЖК	8,09	6,64	6,46	5,88	6,01	8,36	7,20

Примітки: А – фотоморфогенез; Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

бранах хлоропластів гліколіпідів, до складу яких входить ліноленова кислота [302]. Очевидно, що у фотоморфних рослин хлоропластогенез відбувається швидше, резерви ліноленової кислоти олії сім'ядоль використовуються інтенсивніше. Підвищений вміст ліноленової кислоти за дії антагоністу гіберелінів тебуконазолу свідчить про найменш інтенсивний відтік цієї ВЖК на потреби хлоропластогенезу [209].

4.2.3. Вплив гібереліну та ретарданту тебуконазолу на вміст Нітрогену, Фосфору і Калію у проростках кукурудзи в період проростання

Дані літератури свідчать про тісний взаємозв'язок гормональної системи рослин та процесами поглинання, руху та включення в обмінні процеси елементів мінерального живлення [166, 298]. В літературі представлені лише обмежені дані, які стосуються впливу гіберелінів на використання білків та елементів мінерального живлення в процесі проростання [259]. В зв'язку з цим, особливої уваги потребує вивчення питання механізму перерозподілу елементів мінерального живлення рослини під впливом регуляторів росту за умов фото- і скотоморфогенезу в межах концепції «source-sink», встановлення можливих відмінностей в цих процесах у дводольних і однодольних рослин.

Основні запаси насінини кукурудзи представлені як крохмалем, так білком. Нами встановлено, що аналогічно проросткам бобів кінських, використання азотовмісних сполук у порівнянні з резервними цукрами при проростанні насіння кукурудзи було більш повільним, оскільки зміни у вмісті Нітрогену в сім'ядолях скотоморфних та фотоморфних рослин на 18-й день проростання були значно меншими ніж зміни у вмісті крохмалю (Рисунок 4.6).

В цілому можна відмітити, аналогічно бобам кінським, незначне зменшення вмісту азотовмісних сполук в сім'ядолі скотоморфних рослин у порівнянні з фотоморфними і відсутність впливу гібереліну на швидкість використання резервних азотовмісних сполук у фотоморфних проростків. На нашу думку, це свідчить про інгібуючу дію світла на активність гіберелінів.

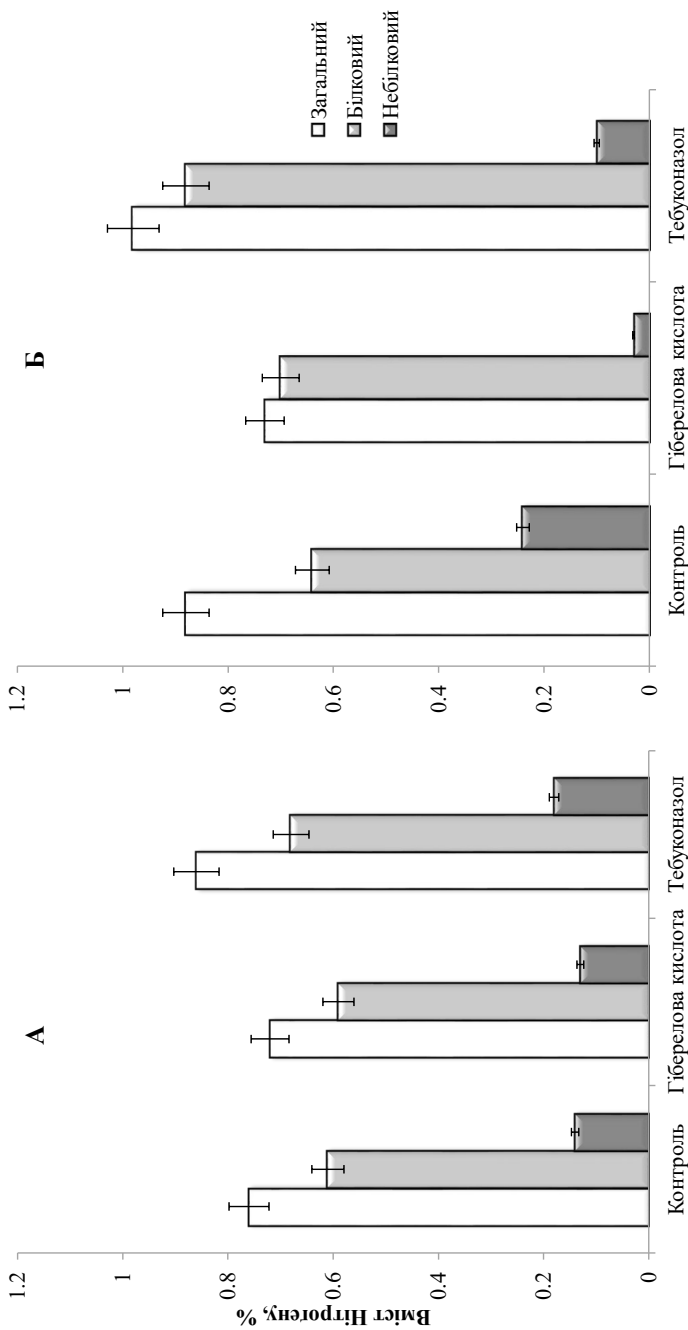


Рисунок 4.6. Вплив гіберелліну та тебуконазолу на вміст сполук Нітрогену в сім'ядолях проростків кукурудзи за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини): А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез

Встановлено, що за дії тебуконазолу вміст загального та білкового азоту на 18-й день проростання залишався максимальним у сім'ядолях як фотоморфних, так і скотоморфних рослин у порівнянні з іншими варіантами досліду. Це свідчить про уповільнення гідролізу резервних білків за умов блокування синтезу гіберелінів.

Аналогічна тенденція встановлена нами і при проростанні насіння бобів, де білкові сполуки використовуються на більш пізніх етапах проростання [198].

Нами встановлено різницю по варіантах досліду у вмісті Фосфору в органах фото- і скотоморфних проростків кукурудзи сорту «Ароматна» на 18-день проростання (Рисунок 4.7). У сім'ядолях, коренях та надземній частині фотоморфних рослин відмічено більш високий вміст елемента у порівнянні із скотоморфними проростками. На нашу думку, це пов'язано зі специфічним впливом гібереліну на евакуацію Фосфору з сім'ядолі на потре-

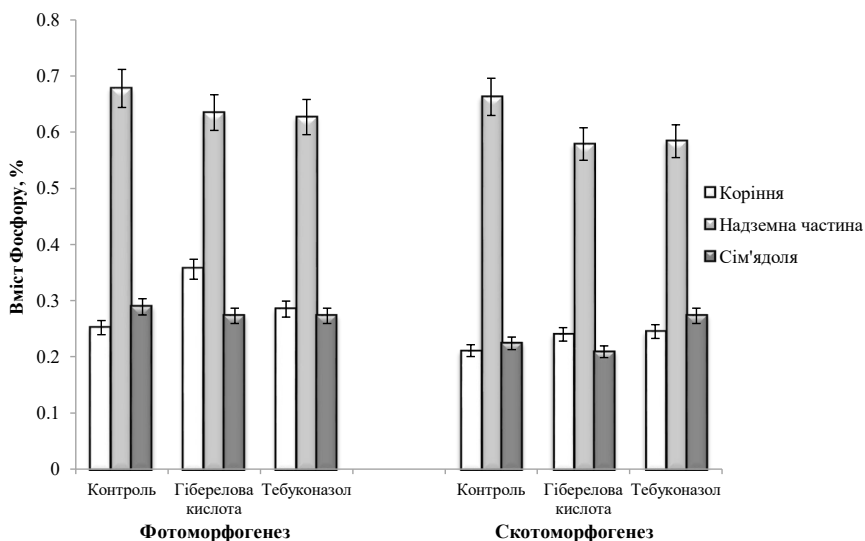


Рисунок 4.7. Дія регуляторів росту на вміст Фосфору в органах проростків кукурудзи за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини)

би більш інтенсивного формування надземних та підземних органів в умовах темряви, а також інгібуючим впливом світла на ріст надземної частини у фотоморфних проростків, внаслідок чого зростає біорозбавлення елементу. Не встановлено суттєвого впливу гібереліну на швидкість використання елементу з сім'ядолі на ростові процеси як у фото-, так і у скотоморфних рослин. В цілому аналогічний характер розподілу Фосфору в період проростання відмічався і для резервного Калію (Рисунок 4.8).

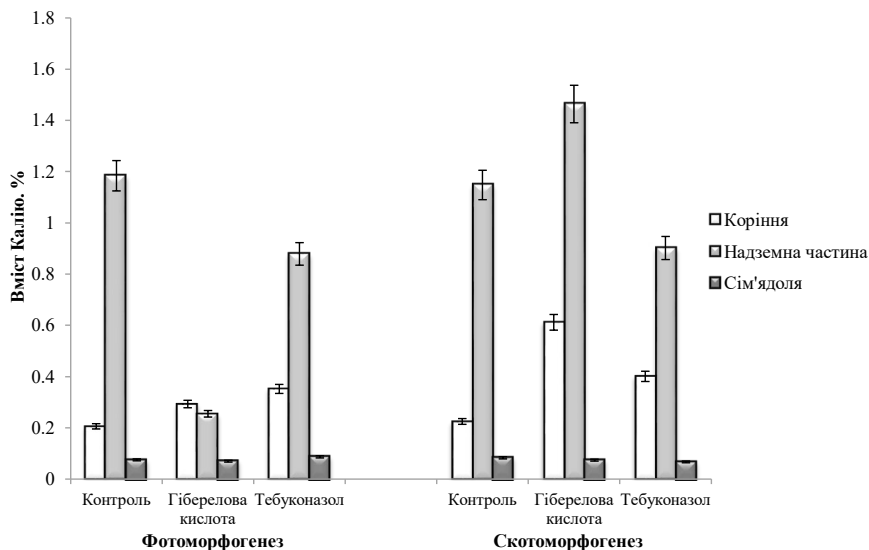


Рисунок 4.8. Дія регуляторів росту на вміст Калію в органах проростків кукурудзи за умов фото- і скотоморфогенезу (18-й день проростання, % на масу сухої речовини)

Вміст елементу в коренях та надземній частині у контролі та у варіанті з тебуконазолом у ското- і фотоморфних рослин практично не відрізнявся. Водночас слід зазначити, що вплив регуляторів росту і світла на швидкість евакуації Калію з сім'ядолі кукурудзи практично відсутній. На нашу думку, це свідчить про те, що насінина забезпечена достатньою кількістю гібереліну і застосування екзогенного гібереліну та інгібітора його новоутворення не посилює надходження елементу в ростові центри.

РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ПРОРОСТКІВ ТА НАКОПИЧЕННЯ ПІГМЕНТІВ ЗА ДІЇ СВІТЛА, ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ

Деетіоляція, або перехід від етіольованого росту (скотоморфогенез) до фотоморфогенезу є одним з найбільш складних етапів онтогенезу рослин. Процес включає перепрограмування метаболізму рослинних клітин, реорганізацію роботи гормональної системи та зміну морфології рослини, перехід до автотрофного живлення.

Скотоморфогенез, головним чином, залежить від концентрації та співвідношення фітогормонів, у яких провідну роль відіграють гібереліни, індолілоцтова кислота, брасиностероїди [224] і абсцизова кислота [109]. При цьому роль окремих фітогормонів залишається маловивченою. Оскільки фітогормони включені в систему трансдукції світлового сигналу, багато з регульованих світлом реакцій розвитку рослин також реагують на обробку рослин гормонами [171, 175]. Ген біосинтезу *AtGA3ox1* позитивно впливає на активність фітохрому, підвищуючи рівень біоактивних гіберелінів. Встановлено позитивну кореляцію між змінами біомаси і довжини гіпокотила квасолі з вмістом гіберелінів у темряві, тоді як на світлі відмічалася негативна кореляція між цими параметрами [8]. Суттєвий морфофізіологічний вплив на рослину здійснюють і модифікатори дії фітогормонів [221, 224].

Здатність переключатися зі скотоморфогенетичного до фотоморфогенетичного розвитку є суттєвою для виживання проростка. На поверхні ґрунту як основний екзогенний агент починає діяти світло, що пригнічує активність головного білка-супресора фотоморфогенезу COP1, який синтезується в нуклеарному просторі. Світло визначає активність інших регуляторів транскрипції, які забезпечують реалізацію сигналів фітогормонів, а також активують транс-фактори, що ініціюють перехід до автотрофного живлення [108]. Центральним для цього механізму є система фоторецепторів

(фітохромів, кріптохромів і фототропіну), що регулюють вмикання фотоморфогенезу [143, 307, 310, 315]. Фоторецепторні білки рослин, такі як фітохроми (до 5 різних типів з частково різними функціями), кріптохроми (2 типи), фототропіни (2 типи) та UVR8 сприяють передачі сигналу, утворюючи складну мережу. За такої умови збудження одного фоторецептора може посилювати або гальмувати дію іншого [171].

Відомо, що початкові етапи фотоморфогенезу супроводжуються активними метаболічними змінами, розпочинається транспортування та утворення градієнтів фітогормонів, зокрема, гіберелінів в рослині, а також змінюється інтенсивність утворення природних інгібіторів [128, 213].

Для переходу до автотрофного живлення рослина повинна сформувати фотосинтетичний апарат і захиститися від можливих легких травм [210]. Сучасні роботи підтверджують роль світла або його відсутності у процесі регуляції біогенезу хлоропластів, транскрипції їх генів, білкових факторів [306, 326, 333]. Відомо, що деякі проламелярні тільця можуть брати участь в накопиченні ліпідів, що дозволяє швидко утворювати повноцінну ламелярно-гранулярну структуру пластид щойно рослина потрапляє в умови достатнього освітлення [286]. Коли інтенсивність світла нижче певного рівня або світло відсутнє, пропластиди диференціюються в етіопласти [142].

Зазвичай формування етіопластів супроводжує програму скотоморфогенезу на ранніх етапах розвитку рослин. Вони можуть бути присутні в деяких рослинних структурах, що забезпечують сильну світлофільтрацію за рахунок зовнішніх тканин (брунька).

Етап формування основних пігмент-білкових комплексів фотосинтетичного апарату є багаступінчастим процесом. Він стосується у першу чергу змін нативного пігментного апарату та появи фотохімічних реакцій електронно-транспортного ланцюга, тісно пов'язаних з ФС I та ФС II [22, 168, 236].

Деякі дослідження свідчать про значний вплив регуляторів росту на процеси формування «донора» у системі «фотосинтез – ріст». Відомо, що

триазолпохідний препарат паклобутразол збільшував вміст хлорофілу в листках картоплі [49, 268], а препарат фолікур – у маку олійного [202]. Сучасна література свідчить про ефективність застосування стимулятора 6-БАП і ретарданту тебуконазолу з метою підвищення вмісту хлорофілу у томатів [267], вплив ССС на формування фотосинтетичного апарату рослин льону [184].

Разом з тим, в літературі відсутні дані про регуляторну роль фітогормонів, зокрема гіберелінів у процесах формування фотосинтетичного апарату при переході від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу в гетеротрофний період розвитку (період проростання). В зв'язку з цим, одним із завдань роботи було встановити особливості формування мезоструктури листків, синтезу фотосинтетичних пігментів за дії гіберелової кислоти та її антагоніста тебуконазолу у ското- і фотоморфних проростків бобів кінських та кукурудзи.

5.1 Особливості формування фотосинтетичного апарату проростків *Vicia faba* L. за умов комбінованого впливу світла та застосованих регуляторів росту

Регуляція фотосинтетичної активності рослини відбувається на різних рівнях організації фотосинтетичного апарату, зокрема на етапі формування мезоструктури листків. Раніше було встановлено, що екзогенне застосування гіберелової кислоти та антигіберелінів (ретардантів) суттєво впливає на гістогенез листків, і як наслідок, змінюється фотосинтетична активність одиниці площі листка [208]. Разом з тим, ці дані стосуються активної фази росту рослини. Дані щодо формування елементів мезоструктури за умов ското- і фотоморфогенезу в літературі відсутні.

Отримані нами дані свідчать про суттєвий вплив екзогенного гібереліну та антигіберелінового препарату тебуконазолу за умов дії світла та його відсутності на формування листкової пластинки (Таблиця 5.1).

Аналіз отриманих результатів свідчить, що за умов фотоморфогенезу

Таблиця 5.1

Вплив гіберелової кислоти та тебуконазолу на анатомічну будову перших листків кінських бобів (18-й день проростання, мкм)

Показники	Контроль		Гіберелова кислота		Тебуконазол	
	А	Б	А	Б	А	Б
Товщина листка, мкм	492,3±24,6	412,6±20,6	516,4±25,8	376±18,8*	541,6±27,1	459,0±23,0
Товщина верхнього епідермісу, мкм	106,5±5,3	81,4±4,1	117,3±5,9	73,6±3,7*	118,2±5,9*	88,3±4,4
Товщина хлоренхіми, мкм	312,0±15,6	267,4±13,4	330,4±16,5	236,8±11,8*	348,2±17,4*	301,8±15,1*
Товщина нижнього епідермісу, мкм	73,8±3,7	63,8±3,2	68,7±3,4	65,6±3,3	75,2±3,7	68,9±3,4
Кількість процихів на 1 мм ² абаксальної поверхні листка, шт	29,4±1,5	27,9±1,4	26,5±1,3*	25,7±1,3	38,2±1,9*	32,6±1,6*
Діаметр процихів, мкм	72,5±3,6	77,2±3,9	79,6±4,0	76,6±3,8	67,9±3,4	62,3±3,1*

Примітки: А – фотоморфогенез; Б – скотоморфогенез; * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

формувався більш товсті листки у порівнянні з проростками, що розвивалися у темряві. За умов впливу тебуконазолу відмічалось найбільше потовщення листків як у темряві, так і на світлі. У скотоморфних проростків за дії гібереліну відмічалось зменшення товщини листків. Зміни показників товщини листків визначалися особливостями гістогенезу основних тканин листків.

За дії антигіберелінового препарату тебуконазолу встановлено збільшення товщини нижнього та, особливо, верхнього епідермісу у порівнянні з контролем як за умов розвитку на світлі, так і у темряві. Аналогічно, в цьому варіанті дослідження листки характеризувалися більш товстим шаром хлорофілу як за умов ското-, так і фотоморфогенезу. В цілому слід відмітити, що при розвитку на світлі товщина цих тканинних комплексів була більшою.

Встановлено, що за дії тебуконазолу суттєво збільшується кількість продихів на одиницю площі листка при одночасному зменшенні їх діаметру.

Більш чітка дія тебуконазолу на мезоструктурні характеристики листків фото- і скотоморфних проростків бобів у порівнянні з екзогенною гібереліновою кислотою пояснюється, на наш погляд, тим, що механізм дії цього препарату полягає у блокуванні синтезу гіберелінів. Наслідком цього є зменшення вмісту нативних гіберелінів з відповідним гістологічним ефектом. Менш ефективний вплив екзогенного гібереліну на ці показники пояснюється, очевидно, достатньо високим забезпеченням проростків нативним фітогормоном.

Нами встановлено суттєвий вплив гіберелінової кислоти і тебуконазолу на пігментний склад листків ското- і фотоморфних листків проростків кінських бобів на 18-й день проростання (Таблиця 5.2). На світлі відбувалося зростання вмісту суми хлорофілів в першу чергу за рахунок хлорофілу *a* під впливом антигіберелінового препарату тебуконазолу і зменшення вмісту хлорофілів за дії гіберелінової кислоти. На нашу думку, це свідчить про інгібування синтезу хлорофілів гіберелінами.

Таблиця 5.2.

Вміст пігментів у проростках кінських бобів сорту Віват за дії регуляторів росту (18-й день проростання, % на сиру речовину)

Показник	Вміст хлорофілу <i>a</i>	Вміст хлорофілу <i>b</i>	Вміст суми хлорофілів (<i>a+b</i>), ХЛ _(a+b)	Вміст каротиноїдів, <i>K</i>	ХЛ _{(a+b)/K}
Фотоморфогенез					
Контроль	1,16 ±0,058	0,27 ±0,014	1,43 ±0,072	0,46 ±0,023	3,11
Гібереллова кислота	0,97 ±0,049*	0,26 ±0,013	1,23 ±0,062*	0,31 ±0,016*	3,97
Тебуконазол	1,27 ±0,064*	0,28 ±0,014	1,55 ±0,078	0,37 ±0,019*	4,19
Скотоморфогенез					
Контроль	0,005 ±0,0003	0,023 ±0,0012	0,028 ±0,0014	0,084 ±0,004	0,33
Гібереллова кислота	0,007 ±0,0004*	0,018 ±0,0009*	0,025 ±0,0013	0,117± 0,006*	0,21
Тебуконазол	0,008 ±0,0004*	0,022 ±0,0011	0,030 ±0,0015	0,075 ±0,004*	0,40

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

Хлорофіл *a* і хлорофіл *b* виконують різні функції у фотосинтетичному апараті. Хлорофіл *a* має здатність передавати збуджені електрони на електронно-транспортний ланцюг ФС I та ФС II. Головна роль хлорофілу *b*, як компоненту світлозбиральних антен, полягає в стабілізації периферійної частини антенних комплексів. Відомо, що світлозбиральний комплекс ФС II містить 80% всього хлорофілу *b* [168, 190]. Його вміст збільшується при адаптації до низького рівня освітлення через збільшення розміру світлозбиральної антени ФС II, розширюючи діапазон хвиль, що поглинаються адаптованими хлоропластами [97, 125].

Отримані результати дають можливість в загальному оцінити процес формування структур, що беруть участь у світловій фазі фотосинтезу. Зміни у співвідношенні хлорофілів *a* і *b* під впливом різноманітних факторів трактується в сучасній літературі як показник стехіометричних відношень між фотосистемами I і II. Аналіз отриманих нами результатів свідчить, що співвідношення між хлорофілами *a* і *b* в контролі склало 4,3, за дії тебуконазолу – 4,5, а за дії гібереліну – 3,7 рази. Відомо, що хлорофіл *a* локалізований в основаному у міжгранальних тилакоїдах, а основна маса хлорофілу *b* – у гранальних [22]. Хлорофіл *b* утворюється з хлорофілу «а», а синтез його починається тільки після повного насичення хлорофіл *a*-зв'язуючих апопротеїдів. На нашу думку, зменшення вмісту хлорофілу «а» за дії гібереліну пов'язане з дією фітогормону на міжгранальні і гранальні тилакоїди хлоропластів, на яких локалізація фотосистем та їх світлозбиральних комплексів просторово розділена. Оскільки за дії гібереліну вміст хлорофілів зменшується, а за дії антигіберелінового препарату тебуконазолу збільшується, це, на нашу думку, свідчить про інгібування гібереліном формування світлозбиральних комплексів фотосистем I та II.

За умов скотоморфогенезу була встановлена наявність слідових кількостей хлорофілів у листках скотоморфних проростків. При цьому зберігаються тенденції співвідношення різних форм хлорофілів за дії застосованих регуляторів росту, аналогічні фототропним проросткам. В літературі представлені дані про те, що у темряві в сім'ядолях огірка накопичувалася незначна кількість хлорофілу *b* [283]. В епикотилі гороху також було виявлено незначну кількість пігменту, незважаючи на проростання у темряві. Однак варто зазначити, що точний вміст пігменту у деяких зразках було неможливо встановити [98]. На нашу думку, не виключено, що відбувається незначне накопичення хлорофілів в період виділення пігментів на світлі з скотоморфних проростків.

Вважають, що пігментний апарат етіопластів представлений протохлорофілідами, а каротиноїди є переважаючою формою пігментів у етіюльованих рослин. Звертає на себе увагу той факт, що у скотоморфних проростків вміст каротиноїдів та співвідношення $X_{l(a+b)}/K$ було значно нижчим, ніж у фотоморфних. Оскільки відомо, що наявність світла не впливає на синтез каротиноїдів, це, на нашу думку, свідчить про відсутність повноцінної мембранної структури і білкових факторів, відповідальних за синтез і локалізацію каротиноїдів в етіопластах.

Період формування проростка характеризується гетеротрофним типом живлення. Цито- і гістогенез відбувається за рахунок резервних сполук, які локалізовані у сім'ядолях. В попередніх роботах встановлено, що гіберелова кислота стимулювала процеси використання резервних вуглеводів та азотвмісних сполук на онтогенетичні потреби проростків, а застосування інгібітора біосинтезу гіберелінів тебуконазолу, навпаки, сповільнювало використання резервів насінини [198, 211]. Водночас в літературі зустрічаються лише поодинокі дані щодо обміну ліпідів за умов ското- і фотоморфогенезу проростків за дії гіберелінів [293]. Відомо, що деякі проламельярні тільця можуть брати участь в накопиченні ліпідів, що дозволяє швидко утворювати повноцінну ламелярно-гранулярну структуру пластид шойно рослина потрапляє в умови достатнього освітлення [286]. Між тим, утворення пластидних тилакоїдів і гран вимагає накопичення ліпідів, білків і пігментів у певному співвідношенні, що забезпечує належне утворення інтегральних мембранних білкових структур фотосистем і світлозбиральних комплексів, типових для хлоропластів з диференційованими тилакоїдами.

Переважно, зміни інтенсивності біосинтезу та розщеплення хлорофілу відбувається у рослини протягом всього життя. Однак умови, що визначають регуляцію синтезу катаболічних ферментів, що відповідають за розщеплення хлорофілу, залишаються не з'ясованими. Відомо, що хлорофілаза локалізується на внутрішній мембрані хлоропластів, однак залишається маловивченим механізм, шляхом якого відбувається контакт субстрату та

ферменту [253]. Висока активність хлорофілази у світлолюбних рослин свідчить про активний метаболізм хлорофілу та участі ферменту в адаптації до різноманітних світлових режимів [66].

Отримані нами результати свідчать, що накопичення хлорофілів регулюється активністю хлорофілази (Рисунок 5.1).

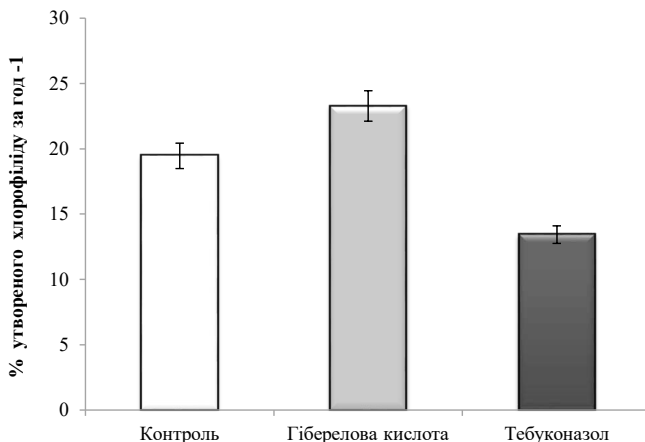


Рисунок 5.1. Вплив регуляторів росту на активність хлорофілази перших листків бобів кінських сорту «Віват» за умов фотоморфогенезу на 18-й день проростання

Як видно з наведених даних у фотоморфних проростків більш низький вміст хлорофілів за дії гібереллової кислоти визначався найбільш високою активністю цього ферменту серед всіх варіантів досліджу.

5.2. Дія застосованих регуляторів росту на накопичення пігментів та гістогенез перших листків проростків *Zea mays* L. за умов ското- та фотоморфогенезу

Відомо, що мезоструктурна організація листків суттєво впливає на його фотосинтетичну активність [57]. Однак, наявні в літературі дані стосуються, в основному, гістологічних змін в період активного росту рослин, а дані

щодо мезоструктурних особливостей листків ското- і фотоморфних рослин відсутні. При цьому однодольні і дводольні рослини розрізняються морфологією проростків, які вирощуються на світлі і в темряві. У однодольних рослин в процесі етіоляції розтягуються у довжину як осьові органи, так і листки. У дводольних рослин розтягуються лише міжвузля стебла (гіпокотиль, епикотиль), а первинні листки і сім'ядолі змінюються мало. В зв'язку з цим доцільним було порівняти особливості мезоструктури, формування пігментного апарату однодольних (кукурудза) і дводольних (боби кінські) рослин.

Отримані нами результати дозволяють зробити висновок про суттєві зміни у гістогенезу листків ското- і фотоморфних проростків кукурудзи за дії гіберелової кислоти і ретарданту на 18-й день проростання (Таблиця 5.3).

Встановлено, що у проростків, які розвивалися на світлі, товщина листків була більшою, ніж у етіюльованих проростків. В основному такі зміни визначалися кращим розвитком основної фотосинтетичної тканини листка – хлоренхіми. У порівнянні з контролем і на світлі, і у темряві товщина листка достовірно зменшувалася під впливом гіберелової кислоти і збільшувалася за дії тебуконазолу. Аналогічно кінським бобам, у кукурудзи вказані зміни визначалися відповідними коливаннями товщини хлоренхіми та розмірів верхнього та нижнього епідермісу листків.

Для ефективного фотосинтезу велике значення має формування продихового апарату листків. Як видно з отриманих даних, за дії антигіберелінового препарату тебуконазолу відбувалося суттєве збільшення кількості продихів на одиницю площі абаксильної поверхні листка при одночасному зменшенні їх лінійних розмірів. Водночас за дії гібереліну ці показники практично не відрізнялися від контролю.

Зміни мезоструктурних характеристик листків фото- і скотоморфних проростків кукурудзи, аналогічно змінам у проростках *Vicia faba* L., були більш суттєвими за дії ретарданту у порівнянні з впливом екзогенної гіберелової кислоти. На нашу думку, такий гістологічний ефект пов'язаний зі

Таблиця 5.3.

Вплив гібереліну та тебуконазолу на анатомічну будову перших листків кукурудзи (18-й день проростання)

Показники	Контроль		Гібереллова кислота		Тебуконазол	
	А	Б	А	Б	А	Б
Товщина листка, мкм	260,4±13,0	256,3±12,8	234,2±11,7*	233,7±11,7*	301,9±15,1*	280,5±14,0*
Товщина верхнього епідермісу, мкм	76,5±3,8	78,1±3,9	64,3±3,2*	60,5±3,0*	88,7±4,4*	82,4±4,1*
Товщина хлоренхіми, мкм	112,7±5,6	106,3±5,3	101,6±5,1*	107,4±5,4	138,4±6,9*	126,6±6,3*
Товщина нижнього епідермісу, мкм	71,2±3,6	71,9±3,6	68,3±3,4	65,8±3,3*	74,8±3,7	71,5±3,6
Кількість продихів на 1 мм ² абаксильної поверхні листка,	29,5±1,5	26,8±1,3	26,5±1,3*	25,4±1,3	40,2±2,0*	41,3±2,1*
шт						
Довжина продихів, мкм	32,1±1,6	33,7±1,7	31,3±1,6	32,6±1,6	29,7±1,5*	25,6±1,3*
Ширина продихів, мкм	18,60±0,93	19,30±0,97	20,70±1,04*	22,3±1,12*	15,7±0,79*	17,2±0,86*

Примітки: * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$; А – фотоморфогенез; Б – скотоморфогенез

зменшенням вмісту нативних гіберелінів, завдяки блокуванню їх синтезу за дії антигіберелінового препарату.

Таким чином, вплив регуляторів росту на анатомічну будову листків кукурудзи є однотиповим з бобами кінськими, тобто не залежить від етапу еволюційного розвитку рослин.

Препарати по різному впливали на синтез фотосинтетичних пігментів в листках світлових та етіолованих проростків кукурудзи (Таблиця 5.4). Під впливом тебуконазолу вміст хлорофілу *a* був більш високим як у рослин, які розвивалися на світлі, так і у рослин, які розвивалися у темряві. Це, на нашу думку, пов'язано з тим, що під час виділення пігментів зі зразків може відбуватися незначне накопичення хлорофілів на світлі у скотоморфних проростків. Однак, в літературі є дані, що у темряві може накопичуватися незначна кількість хлорофілів, зокрема в епикотілях гороху [98], сім'ядолях огірка [283] та ячменю [261]. Окремі джерела свідчать про можливість синтезу протохлорофілідів [293] та хлорофілу у темряві хвойними рослинами *Picea abies* (L.) H. Karst та *Larix decidua* Mill. [239].

Застосування гіберелової кислоти призводило до сповільнення синтезу хлорофілу *a* та суми хлорофілів у листку. Оскільки першим в онтогенезі синтезується саме хлорофіл *a*, отримані результати свідчать про інгібування синтезу хлорофілів гібереліном. Такий вплив фітогормону також може бути причиною зростання вмісту хлорофілу *a* за дії антигіберелінового препарату тебуконазолу. Разом з тим відмічалось зменшення вмісту хлорофілу *b*, що, на нашу думку, свідчить про інгібування препаратом процесу перетворення цих форм хлорофілу.

Нами встановлено, що обробка гібереловою кислотою суттєво знижувала вміст хлорофілів у листках кукурудзи, а застосування антигіберелінового препарату, навпаки, збільшувала їх вміст. Ми вважаємо, що вплив гібереліну на вміст хлорофілу *a* тісно пов'язаний з дією фітогормону на міжгранальні і гранальні тилакоїди хлоропластів, на яких локалізація фотосистем I та II та їх світлозбиральних комплексів просторово

Таблиця 5.4.

Вміст пігментів у проростках кукурудзи сорту Ароматна за дії регуляторів росту на 18-й день проростання, % на сиру речовину

Варіант дослідю	Вміст хлорофілу a	Вміст хлорофілу b	Вміст суми хлорофілів $(a+b)$, $X_{L(a+b)}$	Вміст каротиноїдів, K	$X_{L(a+b)}/K$
Фотоморфогенез					
Контроль	1,20 $\pm 0,06$	0,25 $\pm 0,01$	1,45 $\pm 0,07$	0,34 $\pm 0,02$	4,26
Гіберелова кислота	1,10 $\pm 0,06^*$	0,27 $\pm 0,01$	1,37 $\pm 0,07$	0,38 $\pm 0,02$	3,61
Тебуконазол	1,33 $\pm 0,07^*$	0,12 $\pm 0,01^*$	1,45 $\pm 0,07$	0,38 $\pm 0,02$	3,82
Скотоморфогенез					
Контроль	0,007 $\pm 0,0004$	0,030 $\pm 0,0015$	0,037 $\pm 0,0019$	0,057 $\pm 0,0029$	0,65
Гіберелова кислота	0,005 $\pm 0,0003^*$	0,026 $\pm 0,0013^*$	0,031 $\pm 0,0016^*$	0,044 $\pm 0,0022^*$	0,73
Тебуконазол	0,009 $\pm 0,005^*$	0,034 $\pm 0,0017^*$	0,043 $\pm 0,0022^*$	0,071 $\pm 0,0036^*$	0,61

Примітки: * – різниця достовірна при $p \leq 0,05$

розділені [168]. Оскільки дія застосованих препаратів була протилежною як у кукурудзи, так і у бобів кінських, це, свідчить про їх антагоністичний вплив на формування світлозбиральних комплексів фотосистем I та II.

Вважають, що пігментний апарат етіопластів представлений протохлорофілідами та каротиноїдами, що є переважаючою формою

пігментів у етіюльованих рослин [115, 144]. Результати дослідження показали, що, аналогічно бобам кінським, співвідношення $X_{л(a+b)}/K$ та значення вмісту каротиноїдів були суттєво нижчим у скотоморфних проростків за відповідні значення фотоморфних проростків, що свідчить про відсутність в етіопластах сформованої повноцінної мембранної структури і білкових факторів, що відповідають за синтез і локалізацію каротиноїдів.

Нами встановлено значний вплив гібереліну та антигіберелінового препарату на хлорофілазну активність. Результати свідчать, що, аналогічно бобам кінським, у кукурудзи накопичення хлорофілів регулюється за рахунок зміни активності цього ферменту (Рисунок 5.2).

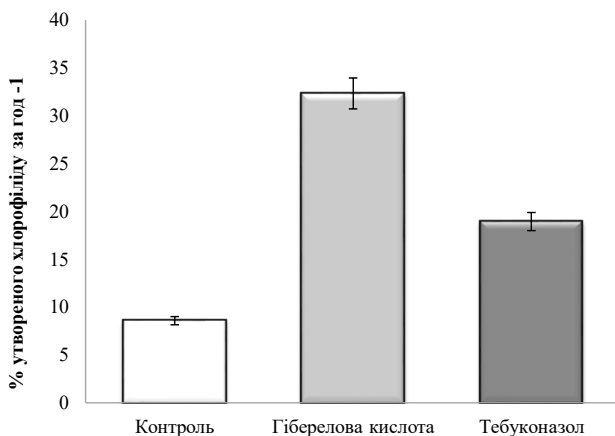


Рисунок 5.2. Вплив регуляторів росту на активність хлорофілази перших листків кукурудзи сорту «Ароматна» за умов фотоморфогенезу на 18-й день проростання

У фотоморфних проростків кукурудзи, як і у бобів кінських, найнижчий вміст хлорофілів за дії гібереллової кислоти характеризувався найвищою активністю ферменту хлорофілази. Це свідчить про те, що формування пігментного апарату проростків на світлі знаходиться під контролем гіберелінів.

ВИСНОВКИ

У монографії представлено теоретичне обґрунтування та нове вирішення наукового питання, яке полягає у з'ясуванні комбінованої дії світла, гібереліну та антигіберелінового препарату тебуконазолу на формування і функціонування донорно-акцепторної системи проростків однодольних (кукурудза) та дводольних (боби кінські) рослин в гетеротрофну фазу розвитку. На підставі проведених експериментальних досліджень та отриманих результатів сформульовано наступні висновки:

1. Комбіноване застосування гібереліну, тебуконазолу, світла і темряви в період проростання насіння призводило до однотипних змін характеру донорно-акцепторних відносин як у проростків кінських бобів, так і кукурудзи. За дії гібереліну достовірно зростала довжина епикотилу, кореня та проростків в цілому як на світлі, так і в темряві. Аналогічно зростала і маса сухої речовини органів проростків. Інтенсивніше використовувалися запасні речовини насінини під впливом гібереліну за умов скотоморфогенезу, про що свідчать більш високі показники енергії проростання та коефіцієнти використання резервних речовин на потреби формування кореня та надземної частини. Використання тебуконазолу викликало протилежну реакцію проростків, що пов'язано з його ретардантною дією.

2. Проростання насіння бобів кінських на світлі за дії гібереліну супроводжувалося зменшенням, а за дії тебуконазолу – збільшенням діаметру кореня і епикотилу внаслідок особливостей функціонування первинних меристем. Під впливом гіберелінової кислоти сумарна товщина епіблеми та первинної кори кореня на світлі, а епикотилія – епідермісу та первинної кори на світлі і в темряві зменшувалася, тебуконазол викликав протилежні зміни як за умов фото-, так і скотоморфогенезу. Оскільки гістогенез контролюється фітогормонами, встановлені гістологічні зміни свідчать про суттєву перебудову всього гормонального комплексу проростка за дії світла, екзогенного гібереліну та його антагоніста – тебуконазолу.

3. Проростання насіння бобів кінських та кукурудзи супроводжувалося однотипною гібереліновою стимуляцією розщеплення крохмалю як на світлі, так і у темряві. За умов проростання на світлі швидкість використання резервного крохмалю сім'ядоль була більш низькою, що свідчить про інгібування дії гіберелінів світлом. Тебуконазол чинив протилежну дію, що пов'язано з інгібуючим впливом триазольного ретарданту на біосинтез гіберелінів.

4. Процес гідролізу крохмалю супроводжувався накопиченням суми цукрів і сахарози в сім'ядолі кукурудзи за дії гібереліну та зниженням вмісту розчинних цукрів під впливом інгібітора синтезу гіберелінів – тебуконазолу. Під впливом гібереліну посилювалося надходження основної транспортної форми цукрів – сахарози до коренів та надземної частини проростка, натомість тебуконазол викликав зворотній ефект. Для проростків бобів аналогічна закономірність встановлена лише для епикотилу, що очевидно пов'язано з пріоритетним ростом цього органу проростка. Встановлено, що вміст сахарози у вегетативних органах скотоморфних проростків пшениці був більш низьким у порівнянні з фотоморфними проростками, що свідчить про швидке включення цього цукру у метаболізм за умов посиленого росту вегетативних органів в темряві.

5. За дії гібереліну в темряві, в зв'язку з високими темпами росту органів проростка, відбувається більш раннє використання депонованої олії у порівнянні з фотоморфними рослинами як бобів кінських, так і кукурудзи. Світло здійснювало інгібуючий вплив на гіберелінозалежне гідролітичне розщеплення резервних ліпідів. За дії гіберелінової кислоти посилюється перетворення ненасичених ВЖК у насичені, прискорюється відтік ліноленової кислоти з насінини на потреби морфогенезу. Інгібітор синтезу гіберелінів ретардант тебуконазол спричиняв протилежну дію у порівнянні з гібереліновою кислотою.

6. Суттєва різниця у вмісті азотовмісних сполук насіння бобів кінських та кукурудзи впливала на характер їх використання в ростових процесах.

Залишковий вміст загального азоту в сім'ядолях бобів під впливом гіберелової кислоти на ранніх етапах проростання достовірно не відрізнявся від контрольного варіанту. Водночас зменшувався вміст білкового азоту при одночасному накопиченні небілкової форми. У кукурудзи за дії гіберелової кислоти в темряві встановлено достовірне зменшення вмісту загального азоту у порівнянні з контролем в першу чергу за рахунок небілкової фракції, що свідчить про стимуляцію екзогенним гібереліном відтоку їх на процеси росту. У вегетативних органах скотоморфних проростків обох культур в цілому встановлено більш низький вміст фосфору і калію у порівнянні із фотоморфними проростками. Не встановлено достовірного впливу гібереліну ці тебуконазолу на виведення цих елементів з сім'ядолей на потреби органогенезу.

7. Вплив застосованих регуляторів росту на анатомічну будову перших листків проростків бобів кінських і кукурудзи був однотиповим та не залежав від видової приналежності рослин. У всіх варіантах дослідження листки фотоморфних проростків були товстшими у порівнянні з скотоморфними за рахунок більш розвинених тканин епідермісу та хлоренхіми. При цьому за дії тебуконазолу відмічалася найбільше потовщення листків як у темряві, так і на світлі, суттєво збільшувалася кількість продохів на одиницю площі листка при одночасному зменшенні їх діаметру. За дії гібереліну товщина листка у обох культур на світлі і у темряві або достовірно не відрізнялась від контролю, або була нижчою ніж у контролі.

8. Застосування регуляторів росту спричиняє зміни у синтезі хлорофілів обох культур в період переходу до автотрофного живлення. У перших листках кінських бобів за дії гібереліну вміст і співвідношення хлорофілів *a* і *b* зменшується, а за дії антигіберелінового препарату тебуконазолу збільшується у порівнянні з контролем, що свідчить про інгібування гібереліном формування світлозбиральних комплексів фотосистем I та II. Аналогічний антагоністичний вплив регуляторів росту на цей процес був встановлений і для кукурудзи: застосування гіберелової

кислоти призводило до сповільнення синтезу хлорофілу *a* та суми хлорофілів в листку, а за дії тебуконазолу вміст хлорофілу *a* був більш високим. Регуляція вмісту хлорофілів відбувається через зміну активності хлорофілази – за дії гіберелової кислоти вона була максимальною у обох культур.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Близнюченко О. Г. Біометрія. – Полтава: РВВ "TERRA", 2003. – 346 с.
2. Большой практикум по фотосинтезу: Учеб. пособие для студ. вузов / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова; Под ред. И. П. Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия», 2003. – 256 с.
3. Буткин А. В. Световая регуляция продукционного процесса тепличной культуры салата и некоторых других листовых овощей на Севере: дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Буткин Александр Васильевич. – МСХА им. К. А. Тимирязева, М. – 2013. – 101 с.
4. Власенко Н. Г. Эффективный препарат для предпосевной обработки семян зерновых культур на основе комплексов тебуконазола с полисахаридами ламинарии / Н. Г. Власенко, О. І. Теплякова, Е. С. Метелева, Н. Е. Поляков, С. С. Халиков, А. В. Душкин // Успехи современного естествознания. – 2017. – 12. – С. 28-37. <https://doi.org/10.17513/use.36601>
5. Вуколов Э. Л. Основы статистического анализа. Практикум по статистическим методам и исследованию операции с использованием пакетов STATISTICA и EXCEL: учебное пособие. — 2-е изд., исправ. и доп. — М.: ФОРУМ, 2008. — 464 с. — (Высшее образование).
6. Гамаюнова В. В. Урожайність сортів картоплі залежно від мінерального живлення та рістрегулюючих речовин за вирощування на краплинному зрошенні в умовах півдня України / В.В. Гамаюнова, О. Ш. Іскакова // Вестник Уманского НУС. – 2014. – 2. – С. 23-27.
7. Головацкая И. Ф. Динамика роста растений и содержание эндогенных фитогормонов в процессе ското- и фотоморфогенеза фасоли / И. Ф. Головацкая, Р. А. Карначук // Физиология растений. – 2007. – 54(3). – С. 461-468.
8. Головацкая И. Ф. Роль криптохрома 1 и фитохромов в регуляции фотоморфогенетических реакций растений на зеленом свете / И. Ф. Головацкая // Физиология растений. – 2005. – 52(6). – С. 822-829.
9. Голунова Л. А. Регуляція продукційного процесу і симбіотичної азотфіксації сої за допомогою ретардантів / Л. А. Голунова, В. Г. Кур'ята – Вінниця, ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016.– 142 с.
10. Державний реєстр сортів рослин придатних для поширення в Україні на 2016 рік (документ станом на 05.05.2016) [Електронний ресурс] <http://minagro.gov.ua/uk/ministry?nid=21767>
11. Дуденко Н. В. Формирование хлорофилльного фотосинтетического потенциала пшеницы в сухой и влажные годы / Н. В. Дуденко, Ю. Е. Андрианова, Н. Н. Максютова // Физиология растений. – 2002. – 49(5). – С. 684-687.
12. Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с.
13. Ерошенко Ф. В. Использование азота растениями озимой пшеницы / Ф. В. Ерошенко, А. А. Ерошенко, Т. В. Симатин // Достижения науки и техники АПК. – 2015. – 11. – С. 58-61.

14. Інформаційно-Довідкова Система "СОРТ", (2021), Каталог сортів рослин, придатних для поширення в Україні у 2004 році (картопля і овочеві культури), № 2 (2004), Кукурудза цукрова, URL: <http://sort.sops.gov.ua/cultivar/view/17489>
15. Каленська С. М. Рослинництво / С. М. Каленська, О. Я. Шевчук, М. Я. Дмитришак, О. М. Козяр, Г. І. Демидась; за ред. О. Я. Шевчука. – К.: НАУУ, 2005. – 502 с.
16. Кивачицкая М. М. Остаточные количества тебуконазола в растениях и зерне ярового ячменя / М. М. Кивачицкая // Интегрированная защита растений: стратегия и тактика. – 2011. – С. 89-91.
17. Киризий Д. А. Роль акцепторов ассимилятов в регуляции фотосинтеза и распределения углерода в растении // Физиология и биохимия культурных растений. – 2003. – 35(5). – С. 382-391.
18. Киризий Д. А. Фотосинтез и донорно-акцепторные отношения между органами как составляющие продукционного процесса пшеницы / Д. А. Киризий // Физиология растений и генетика. – 2015. – 47(5). – С. 393-419.
19. Киризий Д. А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений / Д. А. Киризий – Киев: Логос, 2004. – 191 с.
20. Киризий Д. А. Фотосинтез: ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции / Д. А. Киризий, О. О. Стасик, Г. А. Прядкина, Т. М. Шадчина – К: Логос, 2014. – 2. – 480 с.
21. Косолапов В. М. Методы анализа кормов / В. М. Косолапов, И. Ф. Драганов, В. А. Чуйков и др. – М.: Угрешская типография, 2011. – 219 с.
22. Кулик М. Ф., Кравців Р. Й., Обертюх Ю. В. Корми: оцінка, використання, продукція тваринництва, екологія. – Вінниця: ПП «Тезис», 2003. – 334 с.
23. Кур'ята В. Г. Вплив ретардантів на ростові процеси, морфогенез і продуктивність рослин картоплі / В. Г. Кур'ята, О. О. Ткачук, Г. Л. Ременюк, Б. І. Гуляев // Физиология и биохимия культурных растений. – 2002. – 34(4). – С. 305-310.
24. Кур'ята В. Г. Особливості функціонування донорно-акцепторної системи маку олійного за дії трептолему в зв'язку з продуктивністю культури // В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний / Український екологічний журнал. – 2018 – 8 (1). – С. 11-20.
25. Кур'ята В. Г. Ретарданти – модифікатори гормонального статусу рослин / В. Г. Кур'ята // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку, у 2-х т. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; за ред. В. В. Моргун. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 565-589.
26. Кур'ята В. Г. Фізіологічні основи застосування ретардантів на олійних культурах / В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька // Физиология растений и генетика. – 2017. – 48(6). – С. 475-487.
27. Кур'ята В. Г. Фізіолого-біохімічні основи застосування ретардантів в рослинництві / В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька. – Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», 2019. – 98 с.

28. Кур'ята І. В. Регуляція донорно-акцепторних відносин в системі депо асимілятів-ріст у проростків гарбуза (*Cucurbita pepo* L.) під впливом гібереліну і хлормекватхлориду за умов ското-і фотоморфогенезу / І. В. Кур'ята // Физиология и биохимия культурных растений. – 2008. – 40(5). – С. 448-456.
29. Кур'ята І. В. Функціонування донорно-акцепторної системи рослин у процесі проростання за дії гібереліну і ретардантів / І. В. Кур'ята // Физиология и биохимия культ. растений. – 2012. – 44(6). – С. 484-494.
30. Кур'ята В. Г. Вплив гібереліну і тебуконазолу на динаміку вмісту неструктурних вуглеводів в у листках, анатомічну будову і хімічний склад пагонів та урожайність агрусу (*Grossularia Reclinat* (L.) Mill) / В. Г. Кур'ята, Г. С. Шаталок // ScienceRise: Biological Science. – 2019. – 5-6 (20-21). – С. 4-8.
31. Кур'ята В. Г. Вплив гіберелової кислоти та тебуконазолу на формування листкового апарату та функціонування донорно-акцепторної системи рослин овочевих пасльонових культур / В. Г. Кур'ята, В. В. Рогач, О. І. Буйна, О. В. Кушнір, О. В. Буйний // Regulatory Mechanisms in Biosystems. – 2017. – 8 (2). – С. 162-168.
32. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М. : Высшая школа, 1990. – 350 с.
33. Лапач С. Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel / С. Н. Лапач, А. В. Чубенко, П. Н. Бабич. – 2-е изд. перераб. и доп. – К.: МОРИОН, 2001. – 408 с.
34. Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.
35. Моргун В. В. Зв'язок реакції фотосинтетичних показників і зернової продуктивності на ґрунтову посуху в контрастних за стійкістю сортів озимої пшениці / В.В. Моргун, О. О. Стасик, Д. А. Киризій, Г. О. Прядкіна // Физиология растений і генетика. – 2016. – 48(5). – С. 371-381. doi: <https://doi.org/10.15407/frg2016.05.371>
36. Мухина М. Т. Влияние регуляторов роста растений комплексного действия на фоне азотно-фосфорных удобрений на урожайность и качество сои в условиях Краснодарского края: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.04 / Мухина Мария Тимофеевна. – ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии имени Д.Н. Прянишникова, 2017. – 155 с.
37. Насіннєзнавство та методи визначення якості насіння сільськогосподарських культур: навчальний посібник / за ред. С. М. Каленської – Вінниця : ФОП Данилюк, 2011. – 320 с.
38. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості. Державний стандарт (ДСТУ 4138-2002). – К. : Держспоживстандарт України, 2003. – 173 с.
39. Нефедьева Е. Э. Роль фитогормонов в регуляции прорастания семян / Е. Э. Нефедьева, С. Л. Белопухов, В. В. Верхотуров, В. И. Лысак // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. – 2013. – 1(4). – С. 61-66.

40. Пестециды, (2018), Пестециды, Классы пестицидов, «Триазолы», URL:<http://www.pesticidy.ru>
41. Полевой В. В. Физиология целостности растительного организма / В. В. Полевой // Физиология растений. – 2001. – 48. – С. 631–643.
42. Поливаний С. В. Фізіологічні основи застосування модифікаторів гормонального комплексу для регуляції продукційного процесу маку олійного: монографія / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята – Вінниця, ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016.– 140 с.
43. Поливаний С. В. Формування фотосинтетичного апарату, насіннєва продуктивність та якість олії маку олійного за дії емістиму С / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята // Вісник Уманського національного університету садівництва. – 2015. – 1. – С. 43-47.
44. Попроцька І. В. Зміни в полісахаридному комплексі клітинних стінок сім'ядолей проростків гарбуза за різного рівня донорно-акцепторних відносин у процесі проростання / І. В. Попроцька // Физиология растений и генетика. – 2014. – 46(3). – С. 259-266. Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/FBKR_2014_45_3_11.
45. Попроцька І. В. Регуляція донорно-акцепторних відносин у рослин в системі «депо асимілятів – ріст» у процесі проростання / І. В. Попроцька – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. – 122 с.
46. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений / Х. Н. Починок. – К.: Наук. думка, 1976. – 334 с.
47. Прядкіна Г. О. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення / Г. О. Прядкіна, В. В. Швартау, Л. М. Михальська // Физиология и биохимия культуртурных растений. – 2011. – 43(2). – С. 158-163.
48. Рогач В. В. Вплив антигіберелінових препаратів на накопичення і перерозподіл різних форм вуглеводів у рослин картоплі сорту Санте / В. В. Рогач, О. В. Рябоконт, Т. І. Рогач // «ScienceRise: Biological Science». – 2019. – 4(19). – pp. 41-47. doi: 10.15587/2519-8025.2019.188951
49. Рогач В. В. Вплив рiстстимуляторiв Вітазиму та 6-бензиламінопурина на морфогенез та продуктивність перцю солодкого / В. В. Рогач, О. В. Кушнір, В. В. Плотніков // Вісник аграрної науки Причорномор'я. – 2017. – 1 (93). – С. 95-101.
50. Рогач В. В. Вплив синтетичних стимуляторів росту на морфологічні характеристики та біологічну продуктивність культури картоплі / В. В. Рогач, Т. І. Рогач // Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія. Екологія. – 2015. – 23(2). – С. 221-224. http://nbuv.gov.ua/UJRN/vdube_2015_23%282%29_23
51. Рогач В. В. Вплив стимуляторів росту на фотосинтетичний апарат, морфогенез і продукційний процес баклажана (*Solanum melongena*) / В.В. Рогач // Biosystems Diversity. – 2017. – 25 (4). – pp. 297-304. doi:10.15421/011745

52. Рогач В. В. Вплив хлормекватхлориду на морфогенез та продуктивність озимого ріпаку / В. В. Рогач // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету. Серія: Біологія. – 2011. – 4(49). – С. 70-76.
53. Рогач В. В. Динаміка накопичення і перерозподілу різних форм вуглеводів в органах рослин баклажанів за дії стимуляторів / В. В. Рогач // Наукові записки тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія Біологія. – ТНПУ ім. В. Гнатюка, 2019. – 76. – С. 97-103. doi: 10.25128/2078-2357.19.2.16
54. Рогач В. В. Дія гібереліну та ретардантів на морфогенез, фотосинтетичний апарат і продуктивність картоплі / В. В. Рогач, І. В. Попрощка, В. Г. Кур'ята // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24(2). – С. 416-420.
55. Рогач В. В. Дія ретардантів на морфогенез, продуктивність і складвищих жирних кислот олії ріпаку / В. В. Рогач, В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 152 с.
56. Рогач Т. І. Фізіологічні основи регуляції морфогенезу та продуктивності соняшнику за допомогою хлормекватхлориду і трептолему / Т. І. Рогач, В. Г. Кур'ята – Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», 2018. – 140 с.
57. Стасик О. О. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений / О. О. Стасик, Д. А. Киризий, Г. А. Прядкина // Физиология растений и генетика. – 2016. – 48(3). – С. 232-251.
58. Сумская М. А. Воздействие стресспротекторов-фиторегуляторов на фотосинтетическую активность и продуктивность гибрида РМС 121 / М. А. Сумская, А. В. Рябчинский, Н. П. Грибанова, Р. Г. Гафуров // Сахарная свекла. – 2015. – С. 18-19.
59. Таран О. П. Регенераційна здатність рослин картоплі за дії абіотичних чинників у культурі *in vitro* та *ex vitro*: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.12 / Таран Оксана Петрівна. – Київ. нац. ун-т ім. Т. Шевченка., К., 2011. – 166 с.
60. Ткачук О. О. Вплив паклобутразолу на анатомо-морфологічні показники рослин картоплі / О. О. Ткачук // Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. – 2015. – 2. – С. 47-50.
61. Ткачук О. О. Вплив паклобутразолу на вміст вуглеводів у рослинах картоплі / О. О. Ткачук // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2015. – 1. – С. 144-147.
62. Ткачук О. О. Вплив ретардантів на інтенсивність проростання та гістогенез паростків бульб картоплі при виході їх зі стану спокою / О. О. Ткачук // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. Серія: Сільськогосподарські науки. – 1 (57). – 2012. – С. 132-136.

63. Ткачук О. О. Дія ретардантів на морфогенез, період спокою і продуктивність картоплі / О. О. Ткачук, В. Г. Кур'ята. – Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 152 с.
64. Ткачук О. О. Утворення крохмалю у рослинах картоплі за дії ретардантів / О. О. Ткачук, О. А. Шевчук // Стратегії інноваційного розвитку природничих дисциплін: досвід, проблеми та перспективи: матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції (м. Кропивницький, 22 березня 2018 р.) / гол. ред.. колегії НА Калініченко; ЦДПУ.–Кропивницький, 2018. – С. 97.
65. Фомішина Р. Н. Роль хлорофілази в адаптації рослин до умов освітлення / Р. Н. Фомішина, О. О. Сиваш, Т. О. Захарова, О. К. Золотарьова // Український ботанічний журнал.. – 2009. – 66(1). – pp. 94-102.
66. Фотосинтез. Т1. структурная организация и функциональные особенности световой фазы фотосинтеза / С. М. Кочубей, О. Ю. Бондаренко, В. В. Шевченко. – Киев: Логос. 2014.– 384 с.
67. Ходаніцька О. О. Дія хлормекватхлориду і трептолему на морфогенез, продуктивність та жирнокислотний склад насіння льону олійного / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. – 148 с.
68. Ходаніцька О. О. Застосування стимуляторів розвитку в практиці рослинництва / О. О. Ходаніцька, О. М. Колісник // Materiály XVI Mezinárodnívědecko-praktickákonference «Modernívymoženostivědy» – 10. – Praha. PublishingHouse «EducationandScience», 2020. – С. 45-49.
69. Чумакова В. В. Вплив праймування гібереліном за яровизації на ріст та вміст розчинних вуглеводів в проростках пшениці м'якої / В. В. Чумакова, О. О. Авксентьева // Біологічні системи: теорія та інновації. – 2018. – 287. – С. 173-183.
70. Шадчина Т. М. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологічні та екологічні аспекти / Т. М. Шадчина, Б. І. Гуляев, Д. А. Кірізій та ін. – К.: Укр. фітосоціоцентр, 2006. – 384 с.
71. Шаталюк Г. С. Вплив триазолпохідного препарату фолікуру на вміст різних форм вуглеводів у рослин агрусу / Г. С. Шаталюк, В. Г. Кур'ята // Сьогоднішня біологічної науки: матеріали Міжнародної наукової конференції (14-15 червня 2018 р., м. Суми). Секція «Молекулярна біологія, біофізика та біохімія». Суми. – 2018. – С. 28-30.
72. Шевчук О. А. Вплив препаратів антигіберелінової дії на проростання насіння квасолі / О. Шевчук, М. Первачук, В. Вергеліс // Вісник Уманського національного університету садівництва. – 2018. – 66-71. doi: 10.31395/2310-0478-2018-1-66-71
73. Шевчук О. А. Дія ретардантів та морфогенез, газообмін і продуктивність цукрових буряків / О. А. Шевчук, В.Г. Кур'ята – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2015. – 140 с.
74. Шевчук О. А. Екологічна безпека та перспективи застосування синтетичних регуляторів росту рослин / О. А. Шевчук, О. О. Кришталь, В. В.

Шевчук // Вісник Вінницького політехнічного інституту. – 2014. – 1 (112). – С. 34-39.

75. Якубова М. М. Регуляторные аспекты азотного и углеродного метаболизма в связи с продуктивностью растений / М. М. Якубова, Т. Д. Гиясов // Евразийский Союз Ученых. – 2018. – 1-2 (46). – с. 5-9.

76. Яструб Т. О. Токсиколого-гігієнічна оцінка регуляторів росту рослин на основі гіберелінів / Т. О. Яструб // Український журнал з проблем медицини праці. – 2016. – 3 (48). – С. 20-29.

77. Abdelrahman M. Heat stress effects on source–sink relationships and metabolome dynamics in wheat / M. Abdelrahman, D. J Burritt, A. Gupta, H. Tsujimoto, L-S. Phan Tran // Journal of Experimental Botany. – 2020. – 71(2). – pp. 543-554. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz296>

78. Abeledo L. G. Maize senescence under contrasting source-sink ratios during the grain filling period / Abeledo L.G., R. Savin, G.A. Slafer // Environmental and Experimental Botany. 2020. – 180. – pp. 104263. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104263>

79. Aborisade A. T. Effect of polyethylene thickness, photoperiod and initial stage at harvest on ripening of two tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars / A.T. Aborisade, A. F. Ayibiowu // Acta Horticulturae. – 2010. – 858. – pp. 179-184. doi: 10.17660/ActaHortic.2010.858.23.

80. Ahammed G. J. Abscisic acid and gibberellins act antagonistically to mediate epigallocatechin-3-gallate-retarded seed germination and early seedling growth in tomato / G.J. Ahammed, Y. Li, Y. Cheng, S. Chen, X. Li // J. Plant Growth Regul. – 2020. – 39. – pp. 1414-1424. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10089-1>

81. Ahammed G. J. Role of ethylene crosstalk in seed germination and early seedling development: A review / G.J. Ahammed, S. Gantait, M. Mitra, Y. Yang, X. Li // Plant Physiology and Biochemistry. – 2020. – 151. – pp. 124-131. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.03.016.

82. Ahmad I. Seed filling in maize and hormones crosstalk regulated by exogenous application of uniconazole in semiarid regions / I. Ahmad, M. Kamran, S. Ali, T. Cai, B. Bilegjargal, T. Liu, Q. Han // Environmental Science and Pollution Research. – 2018. – 25. – pp. 33225-33239. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3235-0>.

83. Ajmi A. Prolonged artificial shade affects morphological, anatomical, biochemical and ecophysiological behavior of young olive trees (cv. Arbosana) / A. Ajmi, S. Vázquez, F. Morales, A. Chaari, H. El-Jendoubi, A. Abadía, A. Larbi // Scientia Horticulturae. – 2018. – 241. – pp. 275-284.

84. Al-Amri S. M. Functional Activity of Some Growth Regulators on Yield Components and Endogenous Hormones of Cowpea Plants (*Vigna sinensis* L.) / S. M. Al-Amri // Agricultural Sciences. – 2018. – 9. – pp. 1229-1239. doi: 10.4236/as.2018.910086.

85. Allahverdiyeva Ya. Integration of photosynthesis, development and stress as an opportunity for plant biology / Ya. Allahverdiyeva, N. Battchikova, M. Brosché,

H. Fujii, S. Kangasjärvi, P. Mulo, A.P. Mähönen, K. Nieminen, K. Overmyer, J. Salojärvi, M. Wrzaczek // *New Phytologist*. – 2015. – 208. – pp. 647-655. doi: 10.1111/nph.13549

86. AOAC. Official methods of analysis of association of analytical chemists international 18th ed. Rev. 3. 2010. // *Asso of Analytical Chemist*. – Gaithersburg, Maryland, USA, 2010.

87. Ayre B. G. Membrane-transport systems for sucrose in relation to whole-plant carbon partitioning/ B. G. Ayre // *Molecular Plant*. – 2011. – 4(3). – pp. 377-394. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr014>

88. Bai P. Characteristics and coordination of source-sink relationships in super hybrid rice / P. Bai, R. Bai, Y. Jin // *Open Life Sciences*. – 2016. – 11(1). – pp. 470-475. <https://doi.org/10.1515/biol-2016-0061>

89. Bayer M. Early plant embryogenesis – dark ages or dark matter? / M. Bayer, D. Slane, G. Jürgens // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2017. – 35. – pp. 30-36. doi:10.1016/j.pbi.2016.10.004

90. Beall F. Far-red light stimulates internode elongation, cell division, cell elongation, and gibberellin levels in bean / F. Beall, E. Yeung, R. Pharis // *Canadian Journal of Botany*. – 2011. – 74. – pp. 743-752. doi: 10.1139/b96-093

91. Bednarczyk D. Influence of short-term exposure to high light on photosynthesis and proteins involved in photo-protective processes in tomato leaves / D. Bednarczyk, E. Aviv-Sharon, A. Savidor, Y. Levin, D. Charuvi // *Environmental and Experimental Botany*. – 2020. – 179. – pp. 104198. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104198>

92. Bénard C. Metabolomic profiling in tomato reveals diel compositional changes in fruit affected by source-sink relationships / C. Bénard, S. Bernillon, B. Biais, S. Osorio, M. Maucourt, P. Ballias, C. Deborde, S. Colombié, C. Cabasson, D. Jacob, G. Vercambre, H. Gautier, D. Rolin, M. Génard, A. R. Fernie, Y. Gibon, A. Moing // *Pakistan Journal of Nutrition*. – 2015. – 17(9). – pp. 2770-2774.

93. Bentsink L. 5 Genetic aspects of seed dormancy / L. Bentsink, W. Soppe, M. Koornneef // *Annual Plant Reviews online*. – 2018. – 27. – pp. 113-132.

94. Bhatla S. C. Light Perception and Transduction. In: *Plant Physiology / S.C. Bhatla // Development and Metabolism*. – Springer, Singapore, 2018. – pp. 519-58. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1_13

95. Bhatnagar A. HY5-COP1: the central module of light signaling pathway / A. Bhatnagar, S. Singh, J. P. Khurana, N. Burman // *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. – 2020. – 29(4) – p. 1-21. <https://doi.org/10.1007/s13562-020-00623-3>

96. Bing L. Gibberellin induces diploid pollen formation by interfering with meiotic cytokinesis / L. Bing, N. Storme, D. Geelen // *Plant physiology*. – 2016. – 173. – pp. 338-353. doi:10.1104/pp.16.00480

97. Boardman N. K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Annu Rev Plant Physiol*. – 2003. – 28. – p. 355-377. doi: 10.1146/annurev.pp.28.060177.002035.

98. Böddi B. Chlorophylls in dark-grown epicotyl and stipula of pea / B. Böddi, A. Lindsten, C. Sundqvist // *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* – 1999. – 48. – pp. 11-16. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(99\)00002-0](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(99)00002-0)
99. Bonelli L. E. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date / L. E. Bonelli, J. P. Monzon, A. Cerrudo, R. H. Rizzalli, F.H. Andrade // *Field Crops Research.* – 2016. – 198. – pp. 215-225.
100. Bonfante P. Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis / P. Bonfante, N. Requena // *Current Opinion in Plant Biology.* – 2011. – 14(4). – pp. 451-457. doi:10.1016/j.pbi.2011.03.014
101. Borek S. Regulation of storage lipid metabolism in developing and germinating lupin (*Lupinus* spp.) seeds / S. Borek, W. Ratajczak, L. Ratajczak // *Acta Physiologiae Plantarum.* – 2015. – 37(6). – pp. 119. doi:10.1007/s11738-015-1871-2
102. Borrás L. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal / L. Borrás, G. A. Slafer, M. E. Otegui // *Field Crops Research.* – 2004. – 86(2-3). – pp. 131-146. doi:10.1016/j.fcr.2003.08.002
103. Casal J. J. Light perception and signalling by phytochrome A / J. J. Casal, A. N. Candia, R. Sellaro // *Journal of Experimental Botany* – 2014. – 65. – pp. 2835-2845.
104. Casal J. J. Shade avoidance. The Arabidopsis Book / J. J. Casal // *American Society of Plant Biologists.* – 2012. – 10. – pp. e0157.
105. Cavalcante Í. H. L. Metconazole on inhibition of gibberellin biosynthesis and flowering management in mango / Í. H. L. Cavalcante, G. J. Nogueira e Silva, J. A. Cavacini, R. Araújo e Amariz, S. Tonetto de Freitas, K. Â. Oliveira de Sousa, M. Almeida da Silva, J. Gomes da Cunha // *Erwerbs-Obstbau.* – 2020. – 62(1). – pp. 89-95. doi:10.1007/s10341-019-00466-w
106. Cerasuolo M. Development of a sink–source interaction model for the growth of short-rotation coppice willow and in silico exploration of genotype×environment effects / M. Cerasuolo, G. M. Richter, B. Richard, J. Cunniff, S. Girbau, I. Shield, S Purdy, A. Karp // *Journal of Experimental Botany.* – 2016. – 67(3). – pp. 961-977. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv507>
107. Chang S. Morphological, photosynthetic, and physiological responses of rapeseed leaf to different combinations of red and blue lights at the rosette stage / S. Chang, C. Li, X. Yao, S. Chen, X. Jiao, X. Liu, Z. Xu, R. Guan // *Frontiers in Plant Science.* – 2016 – 7. – pp. 1144. doi: 10.3389/fpls.2016.01144
108. Chebotar G. O. Gibberellin-signaling pathways in plants / G. O. Chebotar, S. V. Chebotar // *Cytology and Genetics.* – 2011. – 45(4). – pp. 67-78. <https://doi.org/10.3103/S0095452711040037>
109. Chen F. Shading in mother plant during seed development promotes subsequent seed germination in soybean / F. Chen, W. Zhou, H. Yin, X. Luo, W. Chen, X. Liu, X. Wang, Y. Meng, L.Feng, Q. Yuanyuan, C. Zhang, F. Yang, T.

- Yong, X. Wang, J. Liu, J. Du, L. Weiguo, W. Yang, K. Shu // Journal of experimental botany. – 2020. – 71(6). – pp. 2072-2084. doi: 10.1093/jxb/erz553
110. Chen L. Phytoremediation of cadmium (Cd) and uranium (U) contaminated soils by *Brassica juncea* L. enhanced with exogenous application of plant growth regulators / L. Chen, C. Long, D. Wang, J. Yang // Chemosphere. – 2019. – 242. – pp. 125112. doi:10.1016/j.chemosphere.2019.125112
111. Chen S. Gibberellin and the plant growth retardant Paclobutrazol altered fruit shape and ripening in tomato / S. Chen, X. J. Wang, G. F. Tan, W.-Q. Zhou, G.-L. Wang // Protoplasma. – 2020. – 257 (3). – pp. 853-861.
112. Chen S. Identification and characterization of tomato gibberellin 2-oxidases (GA2oxs) and effects of fruit-specific *SLGA2ox1* overexpression on fruit and seed growth and development / S. Chen, X. Wang, L. Zhang, S. Lin, D. Liu, Q. Wang, S. Cai, R. El-Tanbouly, L. Gan, H. Wu, Y. Li // Horticulture Research. – 2016. – 3. – pp. 16059. <https://doi.org/10.1038/hortres.2016.59>
113. Chikov V. I. The participation of apoplast invertase in the regulation of photosynthesis by stomatal mechanism / V. I. Chikov // Journal of Plant Sciences. – 2017. – 5(5). – pp. 134-145. doi: 10.11648/j.jps.20170505.12
114. Cho H. Emergence of plant vascular system: roles of hormonal and non-hormonal regulatory networks / H. Cho, T.V.T Dang, I. Hwang // Current Opinion in Plant Biology. – 2017. – 35. – pp. 91-97. doi:10.1016/j.pbi.2016.11.013 248.
115. Chua E. T. Cold and dark treatments induce omega-3 fatty acid and carotenoid production in *Nannochloropsis oceanica* / E. T. Chua, C. Dal’Molin, S. Thomas-Hall, M. E. Netzel, G. Netzel, P. M. Schenk // Algal Research. – 2020. – 51. – pp. 102059. doi:10.1016/j.algal.2020.102059
116. Cicore P. The effect of source sink ratio during grain filling period on foliar senescence in maize according to water availability / P. Cicore, R. Rizzalli, Roberto, F. Andrade, G. Dosio // Conference: 11 Congreso Nacional de Maíz At: Pergamino, Argentina, 2018. – pp. 3-7.
117. Cirak C. In vitro plant regeneration and jasmonic acid induced bioactive chemical accumulations in two *Hypericum* species from Turkey / C. Cirak, J. Radušienė, E. S. Kurtarc, M. Marks, L. Ivanauskas // South African Journal of Botany. – 2020. – 128. – pp. 312-318. doi:10.1016/j.sajb.2019.11.028
118. Corvalán C. Light regulation of brassinosteroid signaling components: checking regulation of protein stability in darkness / C. Corvalán, S. Choe // In: Russinova E., Caño-Delgado A. (eds) Brassinosteroids. Methods in Molecular Biology. – Humana Press, New York, NY, 2017. – pp. 1564. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6813-8_4
119. Cropscience.bayer, (2021) Продукція, Фунгіциди, «Фолікур©» URL: <https://www.cropscience.bayer.ua/Products/Fungicides/CopyFolicur>
120. Czékus Z. Effects of light and daytime on the regulation of chitosan-induced stomatal responses and defence in tomato plants / Z. Czékus, P. Poór, I. Tari, A. Ördög // Plants (Basel). – 2020. – 9(1). – pp. 1-21. doi: 10.3390/plants9010059.
121. da Silva A.J. Source-sink relationships in two soybean cultivars with indeterminate growth under water deficit / A. J. da Silva, F. Magalhães, J. R. Sales,

- C. R. G. Pires, R. C. de M., E. C. Machado // *Bragantia*. – 2018. – 77(1). – pp. 23-35. doi:10.1590/1678-4499.2017010
122. Darnell R. L. Night temperature and source–sink effects on overall growth, cell number and cell size in bell pepper ovaries / R. L. Darnell, N. Cruz-Huerta, J. G. Williamson // *Annals of Botany*. – 2012. – 110(5). – pp. 987-994. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs173>
123. Davies C. Shiraz wines made from grape berries (*Vitis vinifera*) delayed in ripening by plant growth regulator treatment have elevated rotundone concentrations and “pepper” flavor and aroma / C. Davies, E. L. Nicholson, C. Böttcher, C. A. Burbidge, S. E. P. Bastian, K. E. Harvey, A.-C. Huang, D. K. Taylor, P. K. Boss // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2015. – 63(8). – pp. 2137-2144. doi: 10.1021/jf505491d
124. de Almeida O. M. Growth and yield of the common bean in response to combined application of nitrogen and paclobutrazol / O. M. de Almeida, H. C. de Melo, T. de Aquino Portes // *Rev. Caatinga, Mossoró*. – 2016. – 29(1). – pp. 127-132. <http://dx.doi.org/10.1590/1983-21252016v29n115rc>
125. de Carvalho Gonçalves J. F. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and Tonka bean under two light environments / J. F. de Carvalho Gonçalves, R. A. Marengo, G. Vieira // *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. – 2001. – 13(2). – pp. 149-157. <https://doi.org/10.1590/S0103-31312001000200004>
126. de Lucas M. PIFs get BR right: Phytochrome Interacting Factors as integrators of light and hormonal signals / M. de Lucas, S. Prat // *New Phytologist*. – 2014. – 202. – pp. 1126-1141.
127. de Wit M. Auxin-mediated plant architectural changes in response to shade and high temperature / M. de Wit, S. Lorrain, C. Fankhauser // *Physiologia Plantarum*. – 2014. – 151. – pp. 13-24.
128. de Wit M. Photomorphogenesis and Photoreceptors / M. de Wit, R. Pierik // *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications*. – 2016. – 42. – pp. 171-186.
129. Demir S. Plant height control of hyacinthus orientalis by gibberellin inhibitors / S. Demir, F. G. Çelikel // *AGROFOR International Journal*. – 2019. – 4(2). – pp. 86-94.
130. Dewi K. D. Effect of paclobutrazol and cytokinin on growth and source–sink relationship during grain filling of black rice (*Oryza sativa* L. “Cempo Ireng”) / K. D. Dewi // *Indian Journal of Plant Physiology*. – 2018. – 23. – pp. 507-515. <https://doi.org/10.1007/s40502-018-0397-1>
131. Dias J. Plant growth regulators in horticulture: practices and perspectives / J. Dias // *Biociencia Vegetal*. – 2019. – 19. – pp. 3-14.
132. do Evangelho J. A. Black bean (*Phaseolus vulgaris* L.) protein hydrolysates: Physicochemical and functional properties / J. A. do Evangelho, N. L. Vanier, V. Z. Pinto, J. J. de Berrios, A.R.G. Dias, E. da Rosa // *Food chemistry*. – 2017. – 214. – pp. 460-467. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.07.046>
133. Dong J. Arabidopsis DE-ETIOLATED1 represses photomorphogenesis by positively regulating phytochrome-interacting factors in dark / J. Dong, D. Tang,

- Z. Gao, R. Yu, K. Li, H. He, W. Terzaghi, X. Deng, H. Chen // *The Plant cell*. – 2014. – 26. – pp. 3630-3645.
134. dos Santos V. M. Uso de bioestimulantes no crescimento de plantas de soja / V. M. dos Santos, A.V. de Melo, D.P. Cardoso, A.H. Gonçalves, V. de Sousa, D. de Cassia, Á. R. Silva // *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*. – 2017. – 12. – pp. 512. doi: 10.18378/rvads.v12i3.4139
135. Ellis G. Increasing the production efficiency of potato with plant growth retardants / G. Ellis, L. Knowles, N. Knowles // *American journal of potato research*. – 2019. – 97. – pp. 1-14. doi: 10.1007/s12230-019-09759-y
136. Ely K. S. Spectroscopy can predict key leaf traits associated with source–sink balance and carbon–nitrogen status / K. S. Ely, A. C. Burnett, W. Lieberman-Cribbin, S. Serbin, A. Rogers // *Journal of Experimental Botany*. – 2019. – 70 (6). – pp. 1789-1799. doi:10.1093/jxb/erz061
137. Ennami M. Growth-defense tradeoffs and source-sink relationship during both faba bean and lentil interactions with *Orobancha crenata* Forssk / M. Ennami, J. Mbasani-Mansi, F. Z. Briache, N. Oussible, F. Gaboun, L. Ghaouti, L. Belqadi, M. E. Ghanem, K. Aberkani, J. Westwood, R. Mentag // *Crop Protection*. – 2020. – 127. – pp. 104924. doi:10.1016/j.cropro.2019.104924
138. Ernst D. Effect of two different plant growth regulators on production traits of sunflower / D.Ernst, M. Kovar, I. Černý // *Journal of Central European Agriculture*. – 2016. – 17(4). – pp. 998-1012. <https://doi.org/10.5513/JCEA01/17.4.1804>
139. Fan Y. Effect of shading and light recovery on the growth, leaf structure, and photosynthetic performance of soybean in a maize-soybean relay-strip intercropping system / Y. Fan, J. Chen, Y. Cheng, M. A. Raza, X. Wu, Z. Wang, Q. Liu, R. Wang, X. Wang, T. Yong // *PLoS ONE*. – 2018. – 13. – pp. e198159.
140. Fernández M. B. Functional analysis of the UVR8 photoreceptor from the monocotyledonous *Zea mays* / M. B. Fernández, L. Lamattina, R. Cassia // *Plant Growth Regulation*. – 2020. – 92. – pp. 307-318. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00639-8>
141. Fernández-Milmanda G. L. Shade avoidance: expanding the color and hormone palette / G. L. Fernández-Milmanda, C. L. Ballaré // *Trends in Plant Science*. – 2021. – 26(5). – pp. 509-523. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.12.006>
142. Frankenberg C. Solar Induced Chlorophyll Fluorescence: Origins, Relation to Photosynthesis and Retrieval / C. Frankenberg, J. Berry // Editor(s): Shunlin Liang, *Comprehensive Remote Sensing*. – Elsevier, 2018. – pp. 143-162. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10632-3>
143. Franklin K. A. Photomorphogenesis: Plants feel blue in the shade / K. A. Franklin // *Current Biology*. – 2016. – 26(24). – pp. 1275–1276.
144. Frede K. Light quality-induced changes of carotenoid composition in pak choi *Brassica rapa* ssp. *Chinensis* / K. Frede, M. Schreiner, S. Baldermann // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2019. – 193. – pp. 18-30. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2019.02.001>

145. Furze M.E. Detours on the phloem sugar highway: stem carbon storage and remobilization / M.E. Furze, S. Trumbore, H. Hartmann // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2018. – 43. – pp. 89-95. doi:10.1016/j.pbi.2018.02.005
146. Galvão V. C. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signalling steps / V. C. Galvão, C. Fankhauser // *Current Opinion in Neurobiology*. – 2015. – 34. – pp.46-53.
147. Gandin A. Source–sink imbalance increases with growth temperature in the spring geophyte *Erythronium americanum* / A. Gandin, S. Gutjahr, P. Dizengremel, L.Lapointe // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – 62(10). – pp. 3467-3479. <https://doi.org/10.1093/jxb/err020>
148. Ge W. Changes in endogenous hormone contents during seed germination of *Anemone rivularis* var. *flore-minore* / W. Ge, H. Bu, X. Wang, Y. Xia, S.A. Martinez, X. Wang, W. Qi, K. Liu, G. Du // *Global Ecology and Conservation*. – 2020. – 24. – pp. 01200. Doi: 10.1016/j.gecco.2020.e01200.
149. Głazowska S. The source of inorganic nitrogen has distinct effects on cell wall composition in *Brachypodium distachyon* / S. Głazowska, L. Baldwin, J. Mravec, C. Bukh, J. U Fangel, W. G. Willats, J. K Schjoerring // *Journal of Experimental Botany*. – 2019. – 70(21). – pp. 6461-6473. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz388>
150. Gommers C.M.M. Molecular profiles of contrasting shade response strategies in wild plants: differential control of immunity and shoot elongation / C.M.M. Gommers, D.H. Keuskamp, S. Buti, H. van Veen, I. T. Koevoets, E. Reinen, L.A.C.J. Voesenek, R. Pierik // *The Plant Cell*. – 2017. – 29(2). –pp. 331-344. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00790>
151. Gommers C. M. Shade tolerance: When growing tall is not an option / C. M. Gommers, E. J. Visser, K. R. St Onge, L. A. Voesenek, R. Pierik // *Trends in Plant Science*. – 2013. – 18. – pp. 65-71.
152. Goyal A. Phototropism: At the crossroads of light-signaling pathways / A. Goyal, B. Szarzynska, C. Fankhauser // *Trends in Plant Science*. – 2013. – 18. – pp. 393-401.
153. Graeber K. Molecular mechanisms of seed dormancy / K. Graeber, K. Nakabayashi, E. Miatton, G. Leubner-Metzger, W. Soppe // *Plant Cell Environment*. – 2012. – 35. –pp. 1769-1786.
154. Gupta N. Integration of light and hormone response during seedling establishment / N. Gupta, U. Nath // *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. – 2020. – 29(4) – p. 652-664. <https://doi.org/10.1007/s13562-020-00628-y>
155. Hammad K. H. A. Study the effect of photoperiod duration on dynamic carbohydrates composition and enzymes activity in soybean leaves / K. H. A.Hammad, H. Al-N. Afaf, W. R. H. Abdul // *Pakistan Journal of Nutrition*. – 2012. – 11. – pp. 1166-1176.
156. Hedden P. Gibberellin biosynthesis in higher plants: Vol. 2 / P. Hedden // In: Hedden P., Thomas S. G. (eds.) *Annual Plant Reviews*. Vol. 49. *The Gibberellins* – John Wiley & Sons; 2016. –472 p. –pp. 37-72.

157. Hermann K. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid and abscisic acid during the germination of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) – a comparative study of fruits and seeds / K. Hermann, J. Meinhard, P. Dobrev, A. Linkies, B. Pesek, B. Heß, I. Macháčková, U. Fischer, G. Leubner-Metzger // *Journal of Experimental Botany*. – 2007. – 58. – pp. 3047-3060.
158. Higuchi Y. Light acts as a signal for regulation of growth and development. In: Kozai T., Fujiwara K., Runkle E., eds. / Y. Higuchi, T. Hisamatsu // *LED lighting for urban agriculture*. – Singapore: Springer, 2016. – p. 57-73.
159. Hisse I. R. Source-sink relations and kernel weight in maize inbred lines and hybrids: Responses to contrasting nitrogen supply levels / Hisse I. R., D'Andrea K. E., Otegui M. E. // *Field Crops Research*. – 2019. – 230. – pp. 151-159. doi:10.1016/j.fcr.2018.10.011
160. Hussain S. Effects of lignin, cellulose, hemicellulose, sucrose and monosaccharides carbohydrates on soybean physical stem strength and yield in intercropping / S. Hussain, L. Ting, I. Nasir, M. Brestic, P. Ting, M. Mumtaz, I. Shafiq, S. Li, L. Wang, G. Yang // *Photochemical & Photobiological Sciences*. – 2020. – 19. – pp. 462-472.
161. Hussain S. Shade effect on carbohydrates dynamics and stem strength of soybean genotypes / S. Hussain, N. Iqbal, T. Rahman, L. Ting, M. Brestic, M. E. Safdar, M. A. Asghar, M. U. Farooq, I. Shafiq, A. Ali // *Environmental and Experimental Botany*. – 2019. – 162. – pp. 374-382.
162. Hussain S. Weak stem under shade reveals the lignin reduction behavior / S. Hussain, N. Iqbal, P. Ting, M. N. Khan, W. Liu, W. Yang // *Journal of Integrative Agriculture*. – 2019. – 18. – pp. 496-505.
163. Ikenna C. O. Germination as a bioprocess for enhancing the quality and nutritional prospects of legume proteins / C. O. Ikenna, A. Tsopmo, C.E. Ejike, C. C. Udenigwe // *Trends in Food Science & Technology*. – 2020. – 101. – pp. 213-222. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.05.003>
164. Iqbal M. Crosstalk of plant growth regulators protects photosynthetic performance from arsenic damage by modulating defense systems in rice / M. Iqbal, R. Khan, B. Jahan, M. F. AlAjmi, Md T. Rehman, N. Iqbal, M. Irfan, Z. Sehar, N. A. Khan // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 2021. – 222. – pp. 112535. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112535>.
165. Iqbal N. Role of Gibberellins in Regulation of Source-Sink Relations under Optimal and Limiting Environmental Conditions / N. Iqbal, R. Nazar, M. Iqbal, R. Khan, A. Masood, N. A. Khan // *Current Science*. – 2011. – 100 (7). – pp. 998-1007. <http://www.jstor.org/stable/24076517>
166. Ivanov I. Impact of uneven distribution of mineral nutrients on growth and development of the root system of two durum wheat varieties / I. Ivanov, G. Kudoyarova // *Ekobiotehology*. – 2019. – 2. – pp. 267-272. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-3-267-272
167. Jammer A. Simple and robust determination of the activity signature of key carbohydrate metabolism enzymes for physiological phenotyping in model and crop plants / A. Jammer, A. Gasperl, N. Luschin-Ebengreuth, E. Heyneke, H. Chu,

- E. Cantero-Navarro, D. K. Großkinsky, A. A. Albacete, E. Stabentheiner, J. Franzaring, A. Fangmeier, E. van der Graaff, T. Roitsch // *Journal of Experimental Botany*. – 2015. – 66(18). – pp. 5531-5542. doi:10.1093/jxb/erv228
168. Janečková H. Exogenous application of cytokinin during dark senescence eliminates the acceleration of photosystem II impairment caused by chlorophyll b deficiency in barley / H. Janečková, A. Husičková, D. Lazár, U. Ferretti, P. Pospíšil, M. Špundová // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2019. – 136. – pp. 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.01.005>
169. Janocha D. From signals to stem cells and back again / D. Janocha, J. U. Lohman // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2018. – 45. – pp. 136-142. doi:10.1016/j.pbi.2018.06.005
170. Jaques L. B. Gibberellic acid utilization in seeds and plants of beans: effect on growth and seeds physiological quality / L. B. Jaques, I. Carvalho, V. Szarecki, J. Pimentel, C. Troyjack, S. Dellagostin, M. Mendonça, T. Corazza da Rosa, F. Villela, V. Souza, T. Aumonde, T. Pedó // *Journal of Agricultural Science*. – 2019. – 11 (2). – pp. 541-547. 10.5539/jas.v11n2p541
171. Jiang L. Signaling cross talk under the control of plant photoreceptors In: Björn L. (eds) / L. Jiang, S. Li. // *Photobiology*. – New York, Springer, 2015. – pp. 177-187. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1468-5_14
172. Jiang Y. Decreased low-light regulates plant morphogenesis through the manipulation of hormone biosynthesis in *Solanum lycopersicum* / Y. Jiang, X. Ding, J. Wang, J. Zou, W.-F. Nie // *Environmental and Experimental Botany*. – 2021. – 185. – pp. 104409. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104409>
173. Jiang Y. Physiological and transcriptome analyses for assessing the effects of exogenous uniconazole on drought tolerance in hemp (*Cannabis sativa* L.) / Y. Jiang, Y. Sun, D. Zheng, C. Han, K. Cao, L. Xu, S. Liu, Y. Cao, N. Feng // *Sci Rep*. – 2021. – 11(1). – pp. 14476. doi: 10.1038/s41598-021-93820-6.
174. Jiménez V. M. Involvement of plant hormones and plant growth regulators on in vitro somatic embryogenesis / V. M. Jiménez // *Plant Growth Regulation*. – 2005. – 47(2-3). – pp. 91-110. doi:10.1007/s10725-005-3478-x
175. Josse E.-M. Skotomorphogenesis: the dark side of light signalling / E.-M. Josse, K. J. Halliday // *Current Biology*. – 2008. – 18(24). – pp. 1144-1146. doi:10.1016/j.cub.2008.10.034
176. Jullien A. Characterization of the interactions between architecture and source-sink relationships in winter oilseed rape (*Brassica napus*) using the GreenLab model / A. Jullien, A. Mathieu, J.-M. Allirand, A. Pinet, Ph. de Reffye, P.-H. Cournède, B. Ney // *Annals of Botany*. – 2011. – 107(5). – pp. 765-779. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq205>
177. Kamran M. Effect of paclobutrazol, a potential growth regulator on stalk mechanical strength, lignin accumulation and its relation with lodging resistance of maize / M. Kamran, W. Cui, I. Ahmad, X. Meng, X. Zhang, W. Su, J. Chen, S. Ahmad, S. Fahad, Q. Han, T. Liu // *Plant Growth Regul.* – 2018. – 84. – pp. 317-332. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0342-8>

178. Kan L. Nutrients, phytochemicals and antioxidant activities of 26 kidney bean cultivars / L. Kan, S. Nie, J. Hu, S. Wang, S.W. Cui, Y. Li, S. Xu, Y. Wu, J. Wang, Z. Bai, M. Xie // *Food and Chemical Toxicology*. – 2016. – 108 (B). – pp. 467-477. doi: 10.1016/j.fct.2016.09.007
179. Kang M. Correlation between dynamic tomato fruit-set and source–sink ratio: a common relationship for different plant densities and seasons / M. Kang, L. Yang, B. Zhang, Ph. de Reffye // *Annals of Botany*. – 2011. – 107(5). – pp. 805-815. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq244>
180. Kara Z. Sodium Nitroprusside and Gibberellin Effects on Seed Germination and Seedling Development of Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Cvs. Ekşi Kara and Gök Üzüm / Z. Kara, K. Yazar, O. Doğan, E. Vergili // *Erwerbs-Obstbau*. – 2020. – 62. – pp. 61-68. <https://doi.org/10.1007/s10341-020-00497-8>
181. Kaur R. Plant growth and development under suboptimal light conditions. In: Kumar M., Kumar V., Prasad R. (eds) *Phyto-Microbiome in Stress Regulation* / R. Kaur, G. Kaur, K. Singh, B. Singh // *Environmental and Microbial Biotechnology*. – Springer, Singapore, 2020. – pp. 205-217. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2576-6_10
182. Keuskamp D. H. Physiological regulation and functional significance of shade avoidance responses to neighbors / D. H. Keuskamp, R. Sasidharan, R. Pierik // *Plant Signaling & Behavior*. – 2010. – 5. – pp. 655-662.
183. Kharshiing E. The light awakens! Sensing light and darkness / E. Kharshiing, Y. Sreelakshmi, R. Sharma // In: Sopory S. (eds). *Sensory Biology of Plants*. – Springer, Singapore, 2019. – pp. 21-57. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8922-1_2
184. Khodanitska O. Influence of chlormequat chloride on the formation of a photosynthetic apparatus and productivity of linseed / O. Khodanitska, V. Kuryata // *ScienceRise: Biological Science*. – 2018. – 6(15). – pp. 18-22.
185. Khodanitska O. O. Effect of treptolem on morphogenesis and productivity of linseed plants / O. O Khodanitska, V. G Kuryata, O. A. Shevchuk, O. O. Tkachuk, I. V. Poprotska // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2019. – 2. – pp. 119-126.
186. Kiriziy D. A. Nitrogen distribution in the source-sink system of plants and its role in the production process / D. A. Kiriziy, I. M. Sheheda // *Fiziolgia rasteniy i genetika*. – 2019. – 51(2). – pp. 114-132. <https://doi.org/10.15407/frg2019.02.114>
187. Kiriziy D. A. Relationships between nitrogen fixation and photosynthesis as the main components of the productivity in alfalfa / D. A. Kirizii, N. A. Vorobei, S. Y. Kots // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2007. – 54. – 5. – C. 589-594.
188. Kiriziy D. A. Varietal peculiarities of nitrogen remobilization from the vegetative parts of wheat shoot under different levels of mineral nutrition / D. A. Kiriziy, P. L. Ryzhikova // *Fiziologiya rasteniy i genetika*. – 2017. – 49(1). – C. 15-24.
189. Kissoudis C. Ethylene and abscisic acid signaling pathways differentially influence tomato resistance to combined powdery mildew and salt stress / C. Kissoudis, A. Seifi, Z. Yan, A. T. M. T. Islam, H. van der Schoot, C. van de Wiel,

- R. G. Visser, C. G. van der Linden, Y. Bai // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – 7. – pp. 2009.
190. Komenda J. Chlorophyll-binding subunits of photosystem I and II: Biosynthesis, chlorophyll incorporation and assembly / J. Komenda, R. Sobotka // *Advances in Botanical Research*, Editor(s): Bernhard Grimm. – Academic Press, 2019. – 91. – pp. 195-223. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2019.02.001>
191. Kong S. Diverse photoreceptors and light responses in plants / S. Kong, K. Okajima // *Journal of Plant Research*. – 2016. – 129. – pp. 111-114.
192. Körner C. Paradigm shift in plant growth control / C. Körner // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – 25. – pp. 107-114. doi:10.1016/j.pbi.2015.05.003
193. Korsukova A. V. Tebuconazole regulates fatty acid composition of etiolated winter wheat seedlings / A. V. Korsukova, T. G. Gornostai, O. I. Grabelnych, N. V. Dorofeev, T. P. Pobezhimova, N. A. Sokolova, L. V. Dudareva, V. K. Voinikov // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. – 2016. – 12(2). – pp. 72-79. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/tebuconazole-regulates-fatty-acid-composition-of-etiolated-winter-wheat-seedlings>
194. Koukourikou-Petridou M. Presowing application of gibberellic acid on seeds used for the mung bean bioassay, promotes root formation in cuttings / M. Koukourikou-Petridou, I. Porlingis // *Scientia Horticulturae*. – 1997. – 70 (2-3). – pp. 203-210.
195. Kozuka T. Regulation of Sugar and Storage Oil Metabolism by Phytochrome during De-etiolation / T. Kozuka, Y. Sawada, H. Imai, M. Kanai, M. Hirai, S. Mano, M. Uemura, M. Nishimura, M. Kusaba, A. Nagatani // *Plant Physiology*. – 2019. – 182(2). – pp. 1114–1129. doi: 10.1104/pp.19.00535
196. Kulkarni R. Effect of chlormequat chloride (CCC) on morphological parameters, fruitfulness and residue in grapes / R. Kulkarni, S. Ramteke, P. Bankar, V. Urkude, J. Kalbhor, T. Shelke, U. Deshmukh, S. Bhagwat // *Indian Horticulture Journal*. – 2018. – 8(4). – pp. 87-92.
197. Kurepin L. V. Interactions between plant hormones and light quality signaling in regulating the shoot growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings / L. V. Kurepin, L. J. Walton, A. Hayward, R. N. Emery, R. P. Pharis, D. M. Reid // *Botany*. – 2012. – 90. – pp. 237-246.
198. Kuryata V. Effect of gibberellin on the use of reserve substances deposited in *Vicia faba* L. seeds at the phase of heterotrophic development under the conditions of photo- and skotomorphogenesis / V. Kuryata, B.Kuts, Yu. Prysedsky // *Biologija*. – 2020. – 66(3). – pp. 159-167. <https://doi.org/10.6001/biologija.v66i3.4311>
199. Kuryata V. G. Effect of 6-Benzylaminopurine on morphogenesis and production process of sweet pepper (*Capsicum annum* L.) / V.G. Kuryata, O.V. Kushnir, O.O. Kravets // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2020. – 2. – pp. 106-111.
200. Kuryata V. G. Effect of gibberellin and tebuconazole on the use of seed reserve oil by *Zea mays* L. seedlings under photo- and scotomorphogenesis conditions / V. G. Kuryata, B.O. Kuts, I.V. Poprotska, L.A. Golunova, N.V.

- Bairuko, L.O. Nikitchenko, V.A. Frytsiuk // *Modern Phytomorphology*. – 2021. – 15. – pp. 126-130. doi: 10.5281/zenodo.200121
201. Kuryata V. G. Features of leaf mesostructure rearrangement and redistribution of assimilates of sweet pepper plants under the action of gibberellic acid in connection with crop productivity / V. G. Kuryata, O. V. Kushnir, O. O. Kravets, I. V. Poprotska, L. A. Golynova, O. A. Shevchuk, O. O. Khodanitska, O. O. Tkachuk, N. V. Bairuko // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2021. – 11(3). – pp. 46-51.
202. Kuryata V. G. Formation and functioning of source-sink relation system of oil poppy plants under treptolem treatment towards crop productivity / V. G. Kuryata, S. V. Polyvani // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2018. – 8(1). – pp. 11-20. doi: 10.15421/2017_182
203. Kuryata V. G. Morphogenesis and the effectiveness of the production process of oil poppy under the complex action of retardant chlormequat chloride and growth stimulant treptolem / V. G. Kuryata, S. V. Polyvani, O. A. Shevchuk, O. O. Tkachuk // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2019. – 1. – pp. 127-134.
204. Kuryata V. G. Peculiarities of the growth, formation of leaf apparatus and productivity of tomatoes under action of retardants folicur and ethephon / V. G. Kuryata, O. O. Kravets // *The Bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series Biology*. – 2017. – 1(40). – pp. 127-132.
205. Kuryata V. G. Regulation of the production process and symbiotic nitrogen fixation of *Glycine max* (L.) Merrill under the influence of paclobutrazol / V. G. Kuryata, L. A. Golunova // *The Potential of Modern Science*, volume 1. – London.: Science Publishing, 2019. – pp. 100-113.
206. Kuryata V. G. Symbiotic nitrogen fixation of soybean-rhizobium complexes and productivity of soybean culture as affected by the retardant chlormequat chloride / V. G. Kuryata, L. A. Golunova, I. V. Poprotska, O. O. Khodanitska // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2019. – 2. – pp. 5-13.
207. Kuryata V. G. The impact of growth stimulators and retardants on the utilization of reserve lipids by sunflower seedlings / V. G. Kuryata, I. V. Poprotska, T. I. Rogach // *Regulatory mechanisms in biosystems*. – 2017. – 8(3). – pp. 317-322.
208. Kuryata V. Physiological and biochemical basics of application of retardants in plant growing / V. Kuryata, I. Poprotska. – Karlsruhe: ScientificWorld-NetAkhatAV, 2022. – 120 p. ISBN 978-3-949059-42-1 Doi: 10.30890/978-3-949059-42-1.2022
209. Kuryata V. Utilization of spare substances of *Zea mays* L. seeds during germination under the combined effect of growth regulators and presence or absence of light / V. Kuryata, B. Kuts, Yu. Prysedsky // *Biologija*. – 2021. – 67(1) – pp. 23-34.
210. Kusnetsov V. V. Role of phytohormones and light in de-etiolation / V. V. Kusnetsov, A. S. Doroshenko, N. V. Kudryakova, M. N. Danilova // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2020. – 67. – pp. 971-984. <https://doi.org/10.1134/S1021443720060102>

211. Kuts B. Effect of gibberellin on the intensity of usage of reserve substances deposited in *Vicia faba* L. seeds at the heterotrophic development phase / B. Kuts, V. Kuryata // *Magyar Tudományos Journal*. Budapest, Hungary. – 2020. – 41(1). – pp. 3-8.
212. Kutschera U. Cell division and turgor-driven stem elongation in juvenile plants: a synthesis / U. Kutschera, K. J. Niklas // *Plant Science*. – 2013. – 207. – pp. 45-56. doi:10.1016/j.plantsci.2013.02.004
213. Kutschera U. Seedling development in buckwheat and the discovery of the photomorphogenic shade-avoidance response / U. Kutschera, W. R. Briggs // *Plant Biol (Stuttg)*. – 2003. – 15(6). – pp. 931-940.
214. Lafon-Placette C. Embryo and endosperm, partners in seed development / C. Lafon-Placette, C. Köhler // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2014. – 17. – pp. 64-69. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.11.008>
215. Landi M. Plasticity of photosynthetic processes and the accumulation of secondary metabolites in plants in response to monochromatic light environments: A review / M. Landi, M. Zivcak, O. Sytar, M. Brestic, S. I. Allakhverdiev // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)–Bioenergetics*. – 2020. – 1861(2). – pp. 131-148. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2019.148131>
216. Lee H. J. Lipases associated with plant defense against pathogens / H.-J. Lee, O. K. Park // *Plant Science*. – 2019. – 279. – pp. 51-58. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.07.003>
217. Lee H. J. Multiple routes of light signaling during root photomorphogenesis / H. J. Lee, Y. J. Park, J. H. Ha, I. T. Baldwin, C. M. Park // *Trends in Plant Science*. – 2017. – 22 (9). – pp. 803-812. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.009>
218. Lemoine R. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors / R. Lemoine, S. La Camera, R. Atanassova, F. Dédaldéchamp, T. Allario, N. Pourtau, J.L. Bonnemain, M. Laloi, Coutos, P. Thévenot, L. Maurousset, M. Faucher, C. Girousse, P. Lemonnier, J. Parrilla, M. Durand // *Frontiers in Plant Science*. – 2013. – 4. – pp. 272. doi: 10.3389/fpls.2013.00272
219. Li H. Analysis of transcriptome and phytohormone profiles reveal novel insight into ginger (*Zingiber officinale* Rose) in response to postharvest dehydration stress / H. Li, L. Wu, N. Tang, R. Liu, Z. Jin, Y. Liu, Z. Li // *Postharvest Biology and Technology*. – 2020. – 161. – pp. 111087. doi:10.1016/j.postharvbio.2019.111087
220. Li J. Gibberellins modulate local auxin biosynthesis and polar auxin transport by negatively affecting flavonoid biosynthesis in the root tips of rice / J. Li, Y. Yang, M. Chai, M. Ren, J. Yuan, W. Yang, Y. Dong, B. Liu, Q. Jian, S. Wang, B. Peng, H. Yuan, H. Fan Li // *Plant Science*. – 2020. – 298. – pp. 110545. 10.1016/j.plantsci.2020.110545.
221. Li K. Arabidopsis DET1 represses photomorphogenesis in part by negatively regulating DELLA protein abundance in darkness / K. Li, Z. Gao, H.

- He, W. Terzaghi, L. Min, F. Xing, W. Deng, H. Chen // *Molecular Plant*. – 2015. – 8. – pp. 622-630. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.12.017>
222. Li Q. Gibberellins are required for dimorphic flower development in *Viola philippica* / Q. Li, J. Li, L. Zhang, P. Chaochao, Y. Ning, S. Kun, H. Chaoying // *Plant Science*. – 2021. – 303. – pp. 110749. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110749>.
223. Li T. Enhancement of crop photosynthesis by diffuse light: Quantifying the contributing factors / T. Li, E. Heuvelink, T. Dueck, J. Janse, G. Gort, L. Marcelis // *Annals of Botany*. – 2014. – 114. – pp. 145-156.
224. Liang S. Phytochrome-interacting factors regulate seedling growth through ABA signalling / S. Liang, X. Gao, Y. Wang, H. Zhang, K. Yin, S. Chen, M. Zhang, R. Zhao // *Biochemical and Biophysical Research Communications*. – 2020. – 526(4). –pp. 1100-1105.
225. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes / H. K. Lichtenthaler // *Methods in Enzymology*. – Academic Press, 1987. – 148. – pp. 350-382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
226. Lichtenthaler H. K. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents / H. K. Lichtenthaler, A. R. Wellburn // *Biochem Soc Trans*. – 1983. – 11(5). – pp. 591-592. doi: <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
227. Liesche J. Phloem transport in gymnosperms: a question of pressure and resistance / J. Liesche, A. Schulz // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2018. – 43. – pp. 36-42. doi:10.1016/j.pbi.2017.12.006.
228. Liu X. Soybean (*Glycine max*) seed growth characteristics in response to light enrichment and shading / X. Liu, S.J. Herbert, K. Baath, A. M. Hashemi // *Plant, Soil and Environment*. – 2006. – 52. – pp. 178-185. doi: 10.17221/3363-PSE
229. Los F. G. B. Beans (*Phaseolus vulgaris* L.): whole seeds with complex chemical composition / F. G. B. Los, A. A. F. Zielinski, J. P. Wojciechowski, A. Nogueira, I. M. Demiate // *Current opinion in food science*. – 2018. – 19. – pp. 63-71. <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2018.01.010>.
230. Lucho S. R. Elicitor-induced transcriptional changes of genes of the steviol glycoside biosynthesis pathway in *Stevia rebaudiana* Bertoni / S. R. Lucho, M. N. do Amaral, C. Milech, M. Á. Ferrer, A. A. Calderón, V. J. Bianchi, E. J. B. Braga // *J Plant Growth Regul*. – 2018. – 37. – pp. 971-985. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9795-x>
231. Luo J. Phytochemical distribution in hull and cotyledon of adzuki bean (*Vigna angularis* L.) and mung bean (*Vigna radiate* L.), and their contribution to antioxidant, antiinflammatory and anti-diabetic activities / J. Luo, W. Cai, W. Tong, B. Xu // *Food Chemistry*. – 2016. – 201. – pp. 350-60. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.01.101>
232. Ma Y. Coupling individual kernel-filling processes with source–sink interactions into GREENLAB-Maize / Y. Ma, Y. Chen, J. Zhu, L. Meng, Y. Guo,

- B. Li, G. Hoogenboom // *Annals of Botany*. – 2018. – 121(5). – pp. 961-973. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx>
233. Machado O. Growth and yield of the common bean in response to combined application of nitrogen and paclobutrazol / O. Machado, D. Almeida, H. Cabral, D. Melo, T. De, T. Portes // *Revista Caatinga*. – 2016. – 29. – pp. 127-132. doi: 10.1590/1983-21252016v29n115rc
234. MacNeill J G. Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation / G. J MacNeill, S. Mehrpouyan, M. A. A Minow, J. A Patterson, I. J Tetlow, M. J. Emes // *Journal of Experimental Botany*. – 2017. – 68(16). – pp. 4433-4453. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx291>
235. Marsollier A.-C. Getting physical: invasive growth events during plant development / A.-C. Marsollier, G. Ingram // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2018. – 46. – pp. 8-17. doi:10.1016/j.pbi.2018.06.002
236. Masuda T. Regulation and evolution of chlorophyll metabolism / T. Masuda, Y. Fujita // *Photochemical & photobiological sciences: Official journal of the European Photochemistry Association and the European Society for Photobiology*. – 2008. – 7(10). – pp. 1131–1149. <https://doi.org/10.1039/b807210h>
237. Matthews J. S. Acclimation to fluctuating light impacts the rapidity of response and diurnal rhythm of stomatal conductance / J. S. Matthews, S. Violet-Chabrand, T. Lawson // *Plant Physiology*. – 2018. – 176. – pp. 1939-1951.
238. Maximová N. Accumulation of photosynthetic pigments in *Larix decidua* Mill. and *Picea abies* (L.) Karst. cotyledons treated with 5-aminolevulinic acid under different irradiation / N. Maximová, E. Slováková // *Photosynthetica*. – 2014. – 52. – pp. 203-210. <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0019-8>
239. Mekky R. H. Comparative metabolite profiling and antioxidant potentials of seeds and sprouts of three Egyptian cultivars of *Vicia faba* L. / R. H. Mekky, M. M. Thabet, C. Rodríguez-Pérez, D. M. Y. Elnaggar, E. A. Mahrous, A. Segura-Carretero, E. Abdel-Sattar // *Food Research International*. – 2020. – 136. – pp. 109537. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109537>.
240. Miao Y. X. Blue light alleviates “red light syndrome” by regulating chloroplast ultrastructure, photosynthetic traits and nutrient accumulation in cucumber plants / Y. X. Miao, Q. Y. Chen, M. Qu, L. H. Gao, L. P. Hou // *Scientia Horticulturae*. – 2019. – 257. – pp. 108680. doi:10.1016/j.scienta.2019.108680
241. Miransari M. Plant hormones and seed germination / M. Miransari, D. L. Smith // *Environmental and Experimental Botany*. – 2014. – 99. – pp. 110-121.
242. Mog B. Manipulation of vegetative growth and improvement of yield potential of cashew (*Anacardium occidentale* L.) by paclobutrazol / B. Mog, P. Janani, M. G. Nayak, J. D. Adiga, R. Meena // *Scientia Horticulturae*. – 2019. – 257. – pp. 108748. doi: 10.1016/j.scienta.2019.108748
243. Molmann J.A. Sprout growth inhibition and photomorphogenic development of potato seed tubers (*Solanum tuberosum* L.) under different LED light colours / J.A. Molmann, T.J. Johansen // *Potato Research*. – 2019. – 63. – pp. 199-215.
244. Morey S. R. Genetic evidence for the role of a rice vacuolar invertase as a molecular sink strength determinant / S. R. Morey, T. Hirose, Y. Hashida, A.

- Miyao, H. Hirochika, R. Ohsugi, J. Yamagishi, N. Aoki // *Rice* (New York). – 2018. – 11(1). – pp. 6. Doi: 10.1186/s12284-018-0201-x.
245. Morgun V. V. Effects of drought at different periods of wheat development on the leaf photosynthetic apparatus and productivity / V.V. Morgun, O. O. Stasik, D. A. Kiriziy, O. G. Sokolovska-Sergiienko, N. M. Makharynska // *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. – 2019. – 10(4). – pp. 406-414.
246. National Center for Biotechnology Information. PubChem Compound Summary for CID 86102, Tebuconazole, 2021. <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/Tebuconazole>.
247. National Center for Biotechnology Information. PubChem Compound Summary for CID 6466, Gibberellic acid, 2021 <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/Gibberellic-acid>.
248. Née G. The release of dormancy, a wake-up call for seeds to germinate / G. Née, Y. Xiang, W. J. Soppe // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2017. – 35. – pp. 8-14. doi:10.1016/j.pbi.2016.09.002
249. Neff M. M. Light-mediated seed germination: connecting phytochrome B to gibberellic acid / M. M. Neff // *Developmental Cell*. – 2012. – 22(4). – pp. 687-688. doi:10.1016/j.devcel.2012.04.003
250. Noor A. Synthetic auxins concentration and application time modulates seed yield and quality of carrot by altering the umbel order / A. Noor, K. Ziaf, M. Amjad, I. Ahmad // *Scientia Horticulturae*. – 2020. – 262. – pp. 109066. doi:10.1016/j.scienta.2019.109066
251. Nowicka B. Improving photosynthesis, plant productivity and abiotic stress tolerance – current trends and future perspectives / B. Nowicka, J. Ciura, R. Szymańska, J. Kruk // *Journal of Plant Physiology*. – 2018. – 231. – pp. 415-433.
252. Nozue K. Shade avoidance components and pathways in adult plants revealed by phenotypic profiling / K. Nozue, A. V. Tat, U. K. Devisetty, M. Robinson, M. R. Mumbach, Y. Ichihashi, S. Lekkala, J. N. Maloof // *PLoS Genetics*. – 2015. – 11. – pp. e1004953.
253. Okazawa A. Characterization and subcellular localization of chlorophyllase from *Ginkgo biloba* / A. Okazawa, L. Tang, Y. Itoh, E. Fukusaki, A. Kobayashi // *Z. Naturforsch. C. J. Biosci.* – 2006. – 61(1-2). – pp. 111-117. doi: 10.1515/znc-2006-1-220.
254. Oliveira M. B. Structural and cytological aspects of mango floral induction using paclobutrazol / M. B. Oliveira, M. G. F. Figueiredo, M. C. T. Pereira, M.A. do Carmo Mouco, L. M. Ribeiro, M. O. Mercadante-Simões // *Scientia Horticulturae*. – 2019. – 262. – pp. 109057. doi:10.1016/j.scienta.2019.109057
255. Owolabi O. I. Enhancing secondary metabolites (emphasis on phenolics and antioxidants) in plants through elicitation and metabolomics / I. O. Owolabi, C. T. Yupanqui, S. Siripongvutikorn // *Pakistan Journal of Nutrition*. – 2018. – 17(9). – pp. 411-420. <https://dx.doi.org/10.3923/pjn.2018.411.420>
256. Pallas B. Effect of source/sink ratios on yield components, growth dynamics and structural characteristics of oil palm (*Elaeis guineensis*) bunches / B. Pallas, I. Mialet-Serra, L. Rouan, A. Clément-Vidal, J. P. Caliman, M. Dingkuhn // *Tree*

- Physiology. – 2013. – 33(4). – pp. 409-424. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt015>
257. Paul J. M. Linking fundamental science to crop improvement through understanding source and sink traits and their integration for yield enhancement / J. M. Paul, A. Watson, C. A Griffiths // *Journal of Experimental Botany*. – 2019. – pp. 2270-2280. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz480>
258. Pirasteh-Anosheh H. Response of cereals to cycocel application / H. Pirasteh-Anosheh, Y. Emam, A. Khaliq // *Iran Agricultural Research*. – 2016. – 35. – pp. 1-12.
259. Poprotska I. Effect of gibberellin and retardants on the germination of seeds with different types of reserve substances under the conditions of skoto- and photomorphogenesis / I. Poprotska, V. Kuryata, O. Khodanitska, S. Polyvanyi, L. Golunova, Yu. Prysedsky // *Biologija*. – 2020. – 65(4). – pp. 296-307. doi: 10.6001/biologija.v65i4.4123
260. Poprotska I.V. 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 / I. V. Poprotska, V. G. Kuryata // *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. – 2017. – 8. – pp. 71-76.
261. Poulsen L. A phospholipid uptake system in the model plant *Arabidopsis thaliana* / L. Poulsen, R. López-Marqués, P. Pedas, S. McDowell, E. Brown, R. Kunze, J. Harper, T. Günther Pomorski, M. Palmgren // *Nature communications*. – 2015. – 6. – pp. 7649. doi: 10.1038/ncomms8649
262. Pressreader, (2018), *The Ukrainian Farmer*, № 9, «Відновити бобові традиції» URL: <https://www.pressreader.com/ukraine/the-ukrainian-farmer/20180419/page/4/textview>
263. Pullaiahgari D. Proteomic analysis of differentially abundant proteins in the embryo and endosperm of *Givotia moluccana* (L.) Sreem / D. Pullaiahgari, R.K. Meena, S.R. Tirupaati, P. Gudipalli // *J. For. Res.* – 2020. – 31. – pp. 2097-2109. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00995-w>
264. Rademacher W. Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production / W. Rademacher // *Annu Plant Rev.* – 2016. – 49. – pp. 359-403.
265. Reddy S. K. Abscisic acid regulates axillary bud outgrowth responses to the ratio of red to far-red light / S. K. Reddy, S. V. Holalu, J. J. Casal, S. A. Finlayson // *Plant Physiology*. – 2013. – 163. – pp. 1047-1058.
266. Rogach V. Influence of gibberellin inhibitors on the accumulation and redistribution of various forms of carbohydrates and nitrogen-containing compounds in plants of *Solanum melongena* L. / V. Rogach, K. Reshetnyk, V. Kuryata, T. Rogach // *BIOLOGIJA*. – 2020. – 66 (1). – pp. 35-46.
267. Rohach V. V. The effect of growth promotors and retardants on the morphogenesis, photosynthesis and productivity of tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.) / V. V. Rohach, D. A. Kiriziy, O. O. Stasik, S. Mickevicius, T. I. Rohach // *Fiziol. rast. Genet.* – 2020. – 52(4). – pp. 279-294. doi: <https://doi.org/10.15407/frg2020.04.279>

268. Rohach V. V. The influence of synthetic growth promoters on morphophysiological characteristics and biological productivity of potato culture / V. V. Rohach, T. I. Rohach, A. M. Kyliyvyk, S. V. Polyvanyi, N. V. Bayurko, L. O. Nikitchenko, O. O. Tkachuk, O. A. Shevchuk, L. S. Hudzevych, N. V. Levchuk // *Modern Phytomorphology*. – 2020. – 14. – pp. 111-114. <https://doi.org/10.5281/zenodo.200121>
269. *Rossi M. Crop yield: challenges from a metabolic perspective / M. Rossi, L. Bermudez, F. Carrari // Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – 25. – pp. 79–89. doi:10.1016/j.pbi.2015.05.004
270. Ruban A. V. Evolution under the sun: Optimizing light harvesting in photosynthesis / A. V. Ruban // *Journal of experimental botany*. – 2014. – 66. – pp. 7-23. doi: 10.1093/jxb/eru400
271. Ruzza V. Auxin coordinates shoot and root development during shade avoidance response / V. Ruzza, G. Sessa, M. Sassi, G. Morelli, I. Ruberti // *Auxin and Its Role in Plant Development*. – Vienna: Springer, 2014. – pp. 389-412. doi: 10.1007/978-3-7091-1526-8_17
272. Saez V. J. Source–sink relationships during early crop development influence earliness of sugar accumulation in sugarcane / V. J. Saez, A J.Mariotti, C. R C Vega // *Journal of Experimental Botany*. – 2019. – 70(19). – pp. 5157–5171. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz251>
273. Sankar B. Leaf anatomical changes in peanut plants in relation to drought stress with or without paclobutrazol and ABA / B. Sankar, R. Karthishwaran, BSK.Somasundaram // *J Phytol*. – 2016. – 5. – pp. 25-9.
274. Schwachtje J. Smoke exposure alters endogenous gibberellin and abscisic acid pools and gibberellin sensitivity while eliciting germination in the post-fire annual, *Nicotiana attenuate* / J. Schwachtje, I. Baldwin // *Seed Science Research*. – 2004. – 14(1). – pp. 51-60. doi:10.1079/SSR2003154
275. Seema D. Lodging: Significance and preventive measures for increasing crop production / D. Seema, S. Kumar, C. Chaudhary // *International Journal of Chemical Studies*. – 2018. – 6. –pp. 700-705.
276. Shafiq I. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity / I. Shafiq, H. Sajad, R. Muhammad Ali, I. Nasir, M. Ahsan Asghar, A. Raza, Y.-F. Fan, M. Mumtaz, M. Shoaib, M. Ansar, A. Manaf, W.-Y. Yang, F. Yang // *Journal of Integrative Agriculture*. – 2021. – 20 (1). – pp. 4-23. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63227-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63227-0)
277. Shah L. Improving Lodging Resistance: Using Wheat and Rice as Classical Examples / L. Shah, M. Yahya, S.M.A. Shah, M. Nadeem, A. Ali, J. Wang, M.W. Riaz, S. Rehman, W. Wu, R.M. Khan, A. Abbas, A. Riaz, G.B. Anis, H. Si, H. Jiang, C. Ma // *Int. J. Mol. Sci*. – 2019. – 20(17). – pp. 4211. doi: 10.3390/ijms20174211.
278. Shen S. The equilibrium between sugars and ethylene is involved in shading- and drought-induced kernel abortion in maize / S. Shen, B.-B. Li, T. Deng, Z.-D. Xiao, X.-M. Chen, H. Hu, B.-C. Zhang, G. Wu, F. Li, X. Zhao, X.-G.

- Liang, G.-H. Mi, S.-L. Zhou // *Plant Growth Regulation*. – 2020. – 91(1). – pp. 101-111. doi: 10.1007/s10725-020-00590-8
279. Shevchuk O. A. Features of leaf photosynthetic apparatus of sugar beet under retardants treatment / O. A. Shevchuk, O. O. Tkachuk, V. G. Kuryata, O. O. Khodanitska, S. V. Polyvanyi // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2019. – 9(1). – pp. 115-120.
280. Shevchuk O. A. Features of leaf mesostructure organization under plant growth regulators treatment on broad bean plants / O. A. Shevchuk, O. O. Kravets, V. V. Shevchuk, O. O. Khodanitska, O. O. Tkachuk, L. A. Golunova, S. V. Polyvanyi, O. V. Knyazyuk, O. L. Zavalnyuk // *Modern Phytomorphology*. – 2020. – 14. – pp. 104-106.
281. Singh V. Gibberellin promotes sweetpotato root vascular lignification and reduces storage-root formation / V. Singh, L. Sergeeva, W. Ligterink, R. Aloni, H. Zemach, A. Doron-Faigenboim, J. Yang, P. Zhang, S. Shabtai, N. Firon // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – 10. – pp. 1320. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01320>
282. Sinniah U. R. A potential retardant for lodging resistance in direct seeded rice (*Oryza sativa* L.) / U. R. Sinniah, S. Wahyuni, B. S. A. Syahputra, S. Gantait // *Canadian Journal of Plant Science*. – 2012. – 92(1). – pp. 13-18. <https://doi.org/10.4141/cjps2011-089>
283. Skupień J. Dark-chilling induces substantial structural changes and modifies galactolipid and carotenoid composition during chloroplast biogenesis in cucumber (*Cucumis sativus* L.) cotyledons / J. Skupień, J. Wójtowicz, Ł. Kowalewska, R. Mazur, M. Garstka, K. Gieczewska, A. Mostowska // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 217. – 111. – pp. 107-118. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.11.022>
284. Smakowska E. Organ-specific regulation of growth-defense tradeoffs by plants / E. Smakowska, J. Kong, W. Busch, Y. Belkhadir // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2016. – 29. – pp. 129-137. doi:10.1016/j.pbi.2015.12.005
285. Smith J. S. An increase in the speed of response, and sensitivity, of *Avena fatua* aleurone layers and protoplasts to gibberellins / J.S. Smith, R. Hooley // *Journal of Plant Physiology*. – 2002. – 159(4). – pp. 355-360.
286. Solymosi K. Desiccoplast-etioplast-chloroplast transformation under rehydration of desiccated poikilochlorophyllous *Xerophyta humilis* leaves in the dark and upon subsequent illumination / K. Solymosi, Z. Tuba, B. Böddi // *Journal of Plant Physiology*. – 2013. – 170(6). – pp. 583-590. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2012.11.022>
287. Song Y. Roles of abscisic acid and gibberellins in maintaining primary and secondary dormancy of Korean pine seeds / Y. Song, J. Zhu, Q. Yan // *J. For. Res*. – 2020. – 31. – pp. 2423-2434. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01026-4>
288. Sonnewald U. Next-generation strategies for understanding and influencing source-sink relations in crop plants / U. Sonnewald, A. R. Fernie // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2018. – 43. – pp. 63-70. doi:10.1016/j.pbi.2018.01.004

289. Soumya P. R. Paclobutrazol: a novel plant growth regulator and multi-stress ameliorant / P. R. Soumya, P. Kumar, M. Pal // *Ind J Plant Physiol.* – 2017. – 22. – pp. 267-278. <https://doi.org/10.1007/s40502-017-0316-x>
290. Stepanova A. N. From ethylene-auxin interactions to auxin biosynthesis and signal integration / A. N. Stepanova, J. M. Alonso // *Plant Cell.* – 2019. – 31. – pp. 1393-1394. doi: 10.1105/tpc.19.00339
291. Sugiura D. Sink–source balance and down-regulation of photosynthesis in *Raphanus sativus*: effects of grafting, N and CO₂ / D. Sugiura, W. K. A. Chihiro, E. Betsuyaku, I. Terashima // *Plant and Cell Physiology.* – 2017. – 58(12). – pp. 2043-2056. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx132>
292. Sun H. Comprehensive analysis of cucumber gibberellin oxidase family genes and functional characterization of CsGA20ox1 in root development in *Arabidopsis* / H. Sun, B. Y. Pang, J. Yan, T. Wang, L. Wang, C. Chen, Q. Li, Z. Ren // *International Journal of Molecular Sciences.* – 2018 – 19(10). – pp. 3135.
293. Sun J. Exogenous gibberellin weakens lipid breakdown by increasing soluble sugars levels in early germination of zanthoxylum seeds / J. Sun, H. Jia, P. Wang, T. Zhou, Y. Wu, Z. Liu // *Plant Science.* – 2019. – 280. – pp. 155-163. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.08.013>.
294. Sun W. The roles of a light-dependent protochlorophyllide oxidoreductase (LPOR), and ATP-dependent dark operative protochlorophyllide oxidoreductase (DPOR) in chlorophyll biosynthesis / W. Sun, M. H. Shahrajabian, Q. Cheng // *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca.* – 2021. – 49(3). – pp. 12456. <https://doi.org/10.15835/nbha49312456>
295. Takano M. Mechanical stress and gibberellin: regulation of hollowing induction in the stem of a bean plant *Phaseolus vulgaris* L. / M. Takano, H. Takahashi, H. Suge // *Plant and Cell Physiology.* – 1995. – 36 (1). – pp. 101-108. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078725>
296. Tari I. Comparison of the effects of white light and the growth retardant paclobutrazol on the ethylene production in bean hypocotyls / I. Tari, E. Mihalik // *Plant Growth Regulation.* – 1998. – 24(1). – pp. 67-72. doi:10.1023/A:1005902515559
297. Tegeder M. Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use / M. Tegeder, C. Masclaux-Daubresse // *New Phytologist.* – 2017. – 217(1). – pp. 35-53. doi:10.1111/nph.14876
298. Tegeder M. The way out and in: phloem loading and unloading of amino acids / M. Tegeder, U. Z. Hammes // *Current Opinion in Plant Biology.* – 2018. – 43. – pp. 16-21. doi:10.1016/j.pbi.2017.12.002
299. Tegeder M. Transporters involved in source to sink partitioning of amino acids and ureides: opportunities for crop improvement / M. Tegeder // *Journal of Experimental Botany.* – 2014. – 65(7). – pp. 1865-1878. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru012>
300. Terashima I. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are

- green / I. Terashima, T. Fujita, T. Inoue, W. S. Chow, R. Oguchi // *Plant and Cell Physiology*. – 2009. – 50. – pp. 684-697.
301. Tran T. T. The effect of light exposure on the total chlorophyll content, Chl a/b ratio, and Car/Chl ratio in the barks of *Fraxinus latifolia* seedlings / T. T. Tran // *University Honors Theses*. – 2018. – pp. 575. <https://pdxscholar.library.pdx.edu/honorstheses/575>
302. Tremolieres A. Biosynthese de d'acide α -linolenique au cours du verdissement des cotyledons etioles de trefle / A. Tremolieres, P. Mazliak // *Compt. Rend. Acad. Sci.* – 1967. – 265(10). – pp.1936-1945.
303. Tsegaw T. Paclobutrazol-induced Leaf, Stem, and Root Anatomical Modifications in Potato / T. Tsegaw, S. Hammes, J. Robbertse // *HortScience: a publication of the American Society for Horticultural Science*. – 2005. – 40. – pp. 1343-1346. doi:10.21273/HORTSCI.40.5.1343.
304. Tsygankova V. V. Application of pyrazole derivatives as new substitutes of auxin IAA to regulate morphometric and biochemical parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings / V. V. Tsygankova, Ya. V. Andrusevich, O. I. Shtompel, V. M. Kopich, S. Ya. Panchyshyn, R. M. Vydzhak, V. S. Brovarets // *Journal Of Advances In Agriculture*. – 2019. – 10. –pp. 1772-1786.
305. Vasanthan V. Study on effect of nipping and foliar spray on seed yield of sesame var. TMV 7 / V. Vasanthan, R. Geetha, C. Menaka, V. Vakeswaran, P.Chidambaram // *International Journal of Chemical Studies*. – 2019. – 7. – pp. 4180-4183.
306. Wang J. Proteomic Insight into the Response of Arabidopsis Chloroplasts to Darkness / J. Wang, Q. Yu, H. Xiong, J. Wang, S. Chen, Z. Yang, S. Dai // *PLoS ONE*. – 2016. – 11(5). – pp. e0154235. doi:10.1371/journal.pone.0154235
307. Wang Q. Mechanisms of cryptochrome-mediated photoresponses in plants / Q. Wang, C. Lin // *Annual Review of Plant Biology*. – 2020. – 71. – pp. 103-129. doi: 10.1146/annurev-arplant-050718-100300.
308. Wang Y. Genome-based identification and analysis of the genes involved in auxin biosynthesis and signal transduction during tea plant leaf development / Y. Wang, H. Liu, H. Li, R. Teng, J. Zhuang // *Scientia Horticulturae*. – 2020. – 261. – pp. 109030. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109030>
309. Willaume M. Correlated responses of root growth and sugar concentrations to various defoliation treatments and rhythmic shoot growth in oak tree seedlings (*Quercus pubescens*) / M. Willaume, L. Pagès // *Annals of botany*. – 2011. – 107(4). – pp. 653-662.
310. Wu S.-H. Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma / S.-H. Wu // *Annual Review of Plant Biology*. – 2014. – 65. – pp. 311-33. doi: 10.1146/annurev-arplant-050213-040337.
311. Wu Y. Differential effects of paclobutrazol on the bulblet growth of oriental lily cultured in vitro: growth behavior, carbohydrate metabolism, and antioxidant capacity / Y. Wu, M. Sun, J. Zhang, L. Zhang, Z.-M. Ren, R.-H. Min, X.-Y. Wang, Y.-P. Xia // *J Plant Growth Regul.* – 2019. – 38. – pp. 359-372. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9844-5>

312. Wu Y. Leaf area and photosynthesis of newly emerged trifoliolate leaves are regulated by mature leaves in soybean / Y. Wu, W. Gong, Y. Wang, T. Yong, F. Yang, W. Liu, X. Wu, J. Du, K. Shu, J. Liu // *Journal of Plant Research*. – 2018. – 131. – pp. 671-680.
313. Wu Y. The plant-growth promoting bacteria promote cadmium uptake by inducing a hormonal crosstalk and lateral root formation in a hyperaccumulator plant *Sedum alfredii* / Y. Wu, L. Ma, Q. Liu, M. Vestergård, O. Topalovic, Q. Wang, Q. Zhou, L. Huang, X. Yang, Y. Feng // *Journal of Hazardous Materials*. – 2020. – 395. – pp. 122661. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.122661>
314. Xu P. Integration of jasmonic acid and ethylene into auxin signaling in root development / P. Xu, P.-X. Zhao, X.-T. Cai, J.-L. Mao, Z.-Q. Miao, C.-B. Xiang // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – 11. – pp. 271. doi: 10.3389/fpls.2020.00271
315. Yamaguchi S. Environmental regulation of gibberellin biosynthesis and response pathways in germinating *Arabidopsis* seeds / S. Yamaguchi // *Plant and Cell Physiol*. – 2004. – 45. –pp. 23.
316. Yamane K. Effects of S-abcisic acid treatment on fruit color and quality in 'Kyoho' grape / K. Yamane, X. Xie, T. Kurokura // *Acta Horticulturae*. – 2018. – 1206. – pp. 239-246. doi: 10.17660/ActaHortic.2018.1206.33
317. Yan Z. A comprehensive analysis of the lysine acetylome reveals diverse functions of acetylated proteins during de-etiolation in *Zea mays* / Z. Yan, Z. Shen, Z. F. Gao, Q. Chao, C. R. Qian, H. Zheng, B. C. Wang // *Journal of Plant Physiology*. – 2020. – 248. – pp. 153158. doi: 10.1016/j.jplph.2020.153158
318. Yang C. Hormonal regulation in shade avoidance / C. Yang, L. Li // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – 8. – pp. 1527.
319. Yang C. Phytochrome A negatively regulates the shade avoidance response by increasing auxin/indole acetic acid protein stability / C. Yang, F. Xie, Y. Jiang, Z. Li, X. Huang, L. Li // *Developmental Cell*. – 2018. – 44. – pp. 29-41.
320. Yang F. Auxin-to-gibberellin ratio as a signal for light intensity and quality in regulating soybean growth and matter partitioning / F. Yang, Y. Fan, X. Wu, Y. Cheng, Q. Liu, L. Feng, J. Chen, Z. Wang, X. Wang, T. Yong // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – 9. – pp. 56.
321. Yang F. Effect of interactions between light intensity and red-to-far-red ratio on the photosynthesis of soybean leaves under shade condition / F. Yang, L. Feng, Q. Liu, X. Wu, Y. Fan, M. A. Raza, Y. Cheng, J. Chen, X. Wang, T. Yong // *Environmental and Experimental Botany*. – 2018. – 150. – pp. 79-87.
322. Yi R. Light promotes jasmonate biosynthesis to regulate photomorphogenesis in *Arabidopsis* / R. Yi, J. Yan, D. Xie // *Science China Life Sciences*. – 2020. – 63. – pp. 943-952. <https://doi.org/10.1007/s11427-019-1584-4>
323. Yoshida H. Effects of varying light quality from single-peak blue and red light-emitting diodes during nursery period on flowering, photosynthesis, growth, and fruit yield of everbearing strawberry / H. Yoshida, D. Mizuta, N. Fukuda, S. Hikosaka, E. Goto // *Plant Biotechnology*. – 2016. – 33. – pp. 267-276.

324. Yu S. M. Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling / S.M. Yu, S.F. Lo, T.D. Ho // *Trends in Plant Science*. – 2015. – 20(12). – pp. 844-857.
325. Yu W. Effect of differential light quality on morphology, photosynthesis, and antioxidant enzyme activity in *Camptotheca acuminata* seedlings / W. Yu, Y. Liu, L. Song, D.F. Jacobs, X. Du, Y. Ying, Q. Shao, J. Wu // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2017. – 36. – pp. 148-160.
326. Zhang C. Exogenous indole acetic acid alleviates Cd toxicity in tea (*Camellia sinensis*) / C. Zhang, Q. He, M. Wang, X. Gao, J. Chen, C. Shen // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 2020. – 190. – pp. 110090. doi:10.1016/j.ecoenv.2019.110090
327. Zhang D. A BIN2-GLK1 Signaling Module Integrates Brassinosteroid and Light Signaling to Repress Chloroplast Development in the Dark / D. Zhang, W. Tan, F. Yang, Q. Han, X. Deng, H. Guo, B. Liu, Y. Yin, H. Lin // *Developmental Cell*. – 2021. – 56(3). – pp. 310-324.e7. doi:10.1016/j.devcel.2020.12.001
328. Zhang F. Development of a method for the analysis of four plant growth regulators (PGRs) residues in soybean sprouts and mung bean sprouts by liquid chromatography–tandem mass spectrometry / F. Zhang, P. Zhao, W. Shan, Y. Gong, Q. Jian, C. Pan // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. – 2012. – 89(3). – pp. 674-79. doi: 10.1007/s00128-012-0739-z
329. Zhang J. Gibberellin disturbs the balance of endogenous hormones and inhibits adventitious root development of *Pseudostellaria heterophylla* through regulating gene expression related to hormone synthesis / J. Zhang, T. Zhou, C. Zhang, W. Zheng, J. Li, W. Jiang, C. Xiao, D. Wei, C. Yang, R. Xu, A. Gong, Y. Bi // *Saudi Journal of Biological Sciences*. – 2021. – 28(1). – pp. 135-147. 10.1016/j.sjbs.2020.09.022
330. Zhao H. The role of plant growth regulators in a plant–aphid–parasitoid tritrophic system / H. Zhao, H.-H. Cao, M. Pan, Y.-X. Sun, T.-X. Liu // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2017. – 36. – pp. 868–876. doi: 10.1007/s00344-017-9689-3
331. Zheng L. Chrysanthemum morphology, photosynthetic efficiency and antioxidant capacity are differentially modified by light quality / L. Zheng, M. C. van Labeke // *Journal of Plant Physiology*. – 2017. – 213. – pp. 66-74.
332. Zhu Z. Interactions of ethylene and other signals. In: Wen CK. (eds) / Z. Zhu, H. Guo // *Ethylene in Plants*. – Springer, 2015. – pp. 135-152. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9484-8_8
333. Zoschke R. Chloroplast Translation: Structural and Functional Organization, Operational Control, and Regulation / R. Zoschke, R. Bock // *Plant Cell*. – 2018. – 30(4). – pp. 745-770. doi:10.1105/tpc.18.00016
334. Zulfiqar F. Effect of seed priming on horticultural crops / F. Zulfiqar // *Scientia Horticulturae*. – 2021. – 286. – pp. 110197. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110197>

Наукове видання

Куц Богдана Олександрівна
Кур'ята Володимир Григорович

**РЕГУЛЯЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ТА ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ
ВІДНОСИН У СКОТО- ТА ФОТОМОРФНИХ ПРОРОСТКІВ ЗА ДІЇ
ГІБЕРЕЛІНУ ТА ТЕБУКОНАЗОЛУ**

Підписано до друку 03.03.2023.
Формат 60x84/16. Папір офсетний. Друк цифровий.
Друк. арк. 8,0. Умов. друк. арк. 7,4.
Наклад 300 прим. Зам. № 1281/1.

Віддруковано ФОП Корзун Д.Ю. з оригіналів замовника.
Свідоцтво про державну реєстрацію фізичної особи-підприємця
серія В02 № 818191 від 31.07.2002 р.

Видавець ТОВ «ТВОРИ».
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготовлювачів і розповсюджувачів
видавничої продукції серія ДК № 6188 від 18.05.2018 р.
21034, м. Вінниця, вул. Немирівське шосе, 62а.
Тел.: 0 (800) 33-00-90, (096) 97-30-934, (093) 89-13-852, (098) 46-98-043.
e-mail: info@tvoru.com.ua
<http://www.tvoru.com.ua>