

**ВІННИЦЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ МИХАЙЛА КОЦЮБІНСЬКОГО**

**КРАВЕЦЬ ОКСАНА ОЛЕКСІЇВНА
КУР'ЯТА ВОЛОДИМИР ГРИГОРОВИЧ**

**ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ ТА
МОРФОГЕНЕЗУ ТОМАТІВ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ І
РЕТАРДАНТІВ**

ВІННИЦЯ – 2020

УДК 581.1:[661.162.65/.66:582.930.12](043.5)

Рецензенти:

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

Приседський Ю. Г., доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри ботаніки та екології Донецького національного університету імені Василя Стуса

Рекомендується до друку рішенням вченої ради Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського «21» травня 2020 року (протокол № 15)

Кравець О. О., Кур'ята В. Г.

Фізіологічні основи регуляції росту та морфогенезу томатів за дії гібереліну і ретардантів/ О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята. – Вінниця, 2020. – 125 с.

У монографії представлено результати вивчення особливостей ростових процесів, морфогенезу та функціонування донорно-акцепторної системи рослин томатів (*Solanum lycopersicum* L.) за дії гібереліну та його антагоністів – триазолпохідного препарату тебуконазолу та етиленпродуценту есфону у зв'язку з продуктивністю культури. Гіберелова кислота (ГК₃) та ретарданти проявляють чітку рістрегулюючу дію на інтенсивність росту рослин, що супроводжується змінами співвідношення мас органів рослини. Найбільша донорна сфера формувалася у варіанті з тебуконазолом, де відносна частка листків від загальної маси рослини була найбільшою протягом усього періоду вегетації. За дії гібереліну та тебуконазолу відбувалася оптимізація мезоструктури листків: збільшувалася товщина листка за рахунок збільшення лінійних розмірів губчастої та об'єму клітин стовпчастої паренхіми. У варіанті із застосуванням тебуконазолу та гібереліну листки томатів характеризувалися найбільш високим значенням показника питомої маси листка (ПМЛ), вмісту хлорофілу та чистої продуктивності фотосинтезу (ЧПФ), що створює передумови для підвищення валової фотосинтетичної продуктивності культури. Стебла та корені характеризуються інтенсивним депонуванням неструктурних вуглеводів, які реутилізуються на потреби карпогенезу (формування і росту плодів). Зменшення вмісту сахарози у листках дослідних рослин з одночасним зростанням вмісту відновлюючих цукрів на стадії бурого ступеня стиглості плоду свідчить про те, що транспорт цукрів з листків до плодів припиняється раніше, ніж з кореня і стебла. Обробка рослин препаратами суттєво впливала на реутилізацію азоту, фосфору та калію із стебла та листків рослини, при цьому у варіанті з гібереліном та триазолпохідним препаратом тебуконазолом цей процес відбувався інтенсивніше. Найбільш ефективним для підвищення продуктивності насаджень томатів у польових умовах виявився триазолпохідний препарат тебуконазол. За оптимального водного режиму, в умовах вегетаційного дослідження максимальне значення цього показника було за дії гібереліну. Використання етиленпродуценту есфону на етапі 25 %-ї стиглості плодів суттєво прискорювало швидкість їх дозрівання, що призводило до скорочення кількості зборів та збільшення частки ранньої продукції у структурі врожаю. Дозрівання плодів томатів значною мірою визначалося інтенсивністю мацерації тканин плоду, в основі якої знаходяться процеси гідролізу полісахаридних компонентів клітинної стінки – геміцелюлоз і пектинів.

Ключові слова: донорно-акцепторна система, гібереліни, ретарданти, морфогенез, продуктивність, томати (*Solanum lycopersicum* L.).

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ.....	5
ВСТУП.....	6
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗАСТОСУВАННЯ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ В РОСЛИННИЦТВІ.....	10
1.1. Загальна характеристика регуляторів росту з антигібереліновим механізмом дії.....	10
1.2. Фізіолого-біохімічні зміни в рослинах за дії ретардантів.....	17
1.3. Фізіологія дії етиленпродуцентів у період карпогенезу.....	30
РОЗДІЛ 2. УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДІВ, МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	37
2.1. Агро-кліматичні умови проведення дослідів.....	37
2.2. Характеристика гібриду.....	39
2.3. Характеристика препаратів.....	39
2.4. Методи дослідження	43
РОЗДІЛ 3. АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦІЇ РОСТУ ТОМАТІВ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ ТА РЕТАРДАНТІВ РІЗНИХ ТИПІВ	46
3.1. Зміни ростових характеристик томатів під впливом гібереліну та ретардантів.....	46
3.2. Вплив гібереліну та ретардантів на анатомічну будову стебла та мезоструктурну організацію листка томатів.....	53
РОЗДІЛ 4. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ТА ТРОФІЧНЕ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН ТОМАТІВ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ ТА РЕТАРДАНТІВ РІЗНИХ ТИПІВ.....	60
4.1. Формування фотосинтетичного апарату, накопичення і перерозподіл асимілятів між органами рослин томатів за дії регуляторів	60

росту

4.2. Перерозподіл азоту, фосфору і калію між вегетативними органами рослин томатів за дії гібереліну та ретардантів.....	69
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ПРОДУКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ ТОМАТІВ ПІД ВПЛИВОМ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ.....	75
5.1. Вплив гібереліну та ретардантів на урожайність і якість продукції рослин томатів	75
5.2. Застосування етиленпродуценту есфону для прискорення дозрівання продукції томатів.....	82
УЗАГАЛЬНЕННЯ.....	89
ВИСНОВКИ.....	93
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	95

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

2-ХЕФК	2-хлоретилфосфонова кислота
АБК	абсцизова кислота
АЦК	1-аміноциклопропан-1-карбонова кислота
ГМК	гідразид малеїнової кислоти
ГК ₃	гіберелова кислота
ДНК	дезоксирибонуклеїнова кислота
ДХІБ	2,3-дихлорізобутират натрію
ДЯК	N,N-диметилгідразин бурштинової кислоти
ІОК	індолілоцтова кислота
ЛІ	листяний індекс
ПМЛ	питома маса листка
ХІ	хлорофільний індекс
ССС	хлорхолінхлорид
ЦГД	циклогексадіон
ЧПФ	чиста продуктивність фотосинтезу

ВСТУП

У сучасній фізіології рослин регуляція донорно-акцепторних відносин (концепція «source-sink») розглядається як найбільш високий рівень в ієрархії процесів, що забезпечують функціонування рослини як цілісної системи [143, 174]. Регуляція цих відносин, як системи перерозподілу асимілятів між органами і тканинами рослини в процесі онтогенезу, може здійснюватися на різних рівнях організації рослинного організму за участі різних регуляторних механізмів [210, 269]. Ця концепція застосовується для аналізу як гетеротрофної фази росту (проростання насіння) за умов ското- і фотоморфогенезу, за дії різних груп регуляторів росту та абіотичних факторів середовища [225], так і при аналізі співвідношення інтенсивності процесів фотосинтезу і росту, де перші виступають в якості основного донора, а другі – в якості акцептора асимілятів [71, 118]. Під асимілятатами мають на увазі різні сполуки асимільованого рослиною у процесі фотосинтезу вуглецю, в першу чергу транспортні та запасні форми вуглеводів, які є основою енергетичних і метаболічних процесів, а також «будівельним матеріалом» у процесах росту і розвитку на всіх рівнях організації рослинного організму [143]. Відомо також, що запасні речовини різних типів відіграють роль буферу між фотосинтезом як «джерелом» асимілятів і ростом структурної речовини вегетативних, запасуючих і репродуктивних органів як «стоком» асимілятів, що і визначає до певної міри незалежність ростових процесів від фотосинтезу [113]. При цьому особливості проміжного депонування асимілятів у вегетативних органах рослини як додаткового резерву, який використовується разом з новоутвореними формами неструктурних вуглеводів в процесах росту плодів вивчені недостатньо.

Застосування фітогормонів та синтетичних регуляторів росту дозволяє штучно змінювати морфогенез, активність ростових і фотосинтетичних процесів, регулювати навантаження рослин плодами та насінням. По суті, застосування препаратів з протилежним механізмом дії на активність ростових процесів дає можливість штучно змодельовувати різний ступінь напруження

донорно-акцепторних відносин у рослині і з'ясувати, через які морфологічні, анатомічні та фізіологічні зміни відбувається перерозподіл потоків асимілятів між органами рослини.

Відомо, що зміни в інтенсивності росту реалізуються за участі фітогормонів, зокрема гіберелінів, які суттєво посилюють ростові процеси [231]. З іншого боку у сучасному рослинництві широко використовується група синтетичних інгібіторів росту з антигібереліновим механізмом дії (ретардантів), які або уповільнюють синтез цього фітогормону, або блокують утворення гормон-рецепторного комплексу, чим унеможливають дію вже синтезованого гібереліну [31, 73, 223]. Застосування ретардантів часто призводить до суттєвого зростання продуктивності сільськогосподарських культур [86, 121, 195, 214], при цьому роботи в яких вивчали одночасний вплив гіберелінових та антигіберелінових препаратів на морфогенез та функціонування донорно-акцепторної системи рослин томатів практично відсутні, що не дає змоги повноцінно оцінити вплив цих груп регуляторів росту на фізіологічні процеси рослини.

Серед овочевих культур томати займають одне з провідних місць. В Україні цю культуру вирощують в основному в південних районах степової зони (65-70 % загальної площі) та в лісостеповій зоні (біля 20 %) [128]. Томати широко використовуються у їжу в свіжому та переробленому вигляді, консервній промисловості: при солінні, маринуванні, отриманні томат-пюре, пасти соку і соусів, що зумовлено їх екологічною пластичністю, високою врожайністю, універсальністю щодо використання плодів, біологічною цінністю та смаковими якостями. У плодах томатів міститься: сухої речовини – від 4,8 до 7,0 %, більше половини якої припадає на розчинні цукри, органічні кислоти – 0,4-0,6 %, целюлози – 0,75-0,84 %, пектинові речовини – 0,10-0,14 %, сирий протеїн – 0,95 %, жири та ефірні олії – 0,2 %, мінеральні речовини – 0,6 %. Важливу роль відіграють і вітаміни: вітамін С (аскорбінова кислота) – 200-300 мг/кг сирої маси, β -каротин – 15-17, вітамін В₁ (тіамін) – 1,0-1,2, вітамін В₂ (рибофлавін) – 0,5-0,6, вітамін РР (нікотинова кислота) – 4,1-4,5,

вітамін І (лікопін) – 30-35, вітамін В₉ (фолієва кислота) – 0,75, вітамін Н (біотин) – 0,04 [8, 97]. Пігмент лікопін, який обумовлює червоний колір томатів, є сильним антиоксидантом, оскільки блокує негативну дію вільних радикалів на організм людини [6]. Вивчення донорно-акцепторних відносин на культурі томатів є доцільним, оскільки їх акцепторна зона – плоди складає суттєву частину маси всієї рослини, що дозволяє ефективно оцінити перерозподіл потоків речовин між донорною та акцепторною сферами за дії різноманітних факторів.

Разом з тим, у літературі відсутні роботи в яких вивчається вплив різних типів ретардантів на морфогенез, особливості формування та функціонування фотосинтетичного апарату, перерозподіл асимілятів та елементів мінерального живлення між органами рослин томатів у зв'язку з продуктивністю культури.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було встановити особливості функціонування донорно-акцепторної системи та морфогенезу рослин томатів (*Solanum lycopersicum* L.) за дії гібереліну та його антагоністів – триазолпохідного препарату тебуконазолу та етиленпродуценту есфону у зв'язку з продуктивністю культури.

Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

1. Встановити онтогенетичні зміни гісто- і морфогенезу рослин томатів під впливом гібереліну та ретардантів тебуконазолу та есфону.
2. Вивчити особливості формування та функціонування фотосинтетичного апарату рослин томатів за дії цих регуляторів росту.
3. З'ясувати особливості перерозподілу вуглеводів, азотовмісних сполук та елементів мінерального живлення між органами рослин томатів під впливом гібереліну та препаратів з антигібереліновим механізмом дії.
4. Встановити вплив етиленпродуценту есфону на особливості перебудови полісахаридного комплексу клітинних стінок та якісні характеристики продукції томатів у процесі дозрівання плодів.

Об'єкт дослідження – донорно-акцепторні відносини між асиміляційним апаратом та конкуруючими атрагуючими центрами рослин томатів за дії

стимулятора та інгібіторів росту.

Предмет дослідження – морфогенез, перерозподіл асимілятів та трофічне забезпечення росту і розвитку рослин томатів під впливом гібереліну і ретардантів.

Методи дослідження – польовий, вегетаційний, морфометричний, анатомо-гістологічний (аналіз анатомічної будови тканин органів), фізіолого-біохімічні (визначення вмісту неструктурних вуглеводів, геміцелюлоз та пентозанів, загальних, вільних та етерифікованих карбоксильних груп пектинів, вмісту азоту, фосфору та калію, вмісту хлорофілів, якісних показників продукції), статистичний метод для оцінки достовірності отриманих результатів.

РОЗДІЛ 1
ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ
ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗАСТОСУВАННЯ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ В
РОСЛИННИЦТВІ

1.1. Загальна характеристика регуляторів росту з антигібереліновим механізмом дії

Пізнання механізмів формування і функціонування донорно-акцепторної («source-sink») системи рослин як найбільш високого рівня у ієрархії процесів, що забезпечують цілісність рослинного організму, відкриває можливості спрямованого перерозподілу потоків асимілятів між органами рослини в онтогенезі, а значить – і оптимізації продукційного процесу сільськогосподарських культур [143, 269]. Концепція донорно-акцепторних відносин застосовується як для аналізу перерозподілу резервних речовин між органами рослин в період проростання насіння, бульб, кореневищ (гетеротрофна фаза росту) [107, 204, 225], так і при аналізі зв'язків між процесами росту і фотосинтезу в автотрофну фазу розвитку на різних етапах вегетації [174, 209, 269]. При цьому процеси фотосинтезу виступають в якості основного донора, а процеси росту – в якості акцептора асимілятів. Регуляція цих відносин може здійснюватися за участі різних регуляторних механізмів [120, 203, 206, 223].

Донорна і акцепторна сфери рослини пов'язані системою прямих і зворотних зв'язків (гормональних, трофічних), що забезпечує взаємну корекцію процесів росту і фотосинтезу. Застосування регуляторів росту дозволяє штучно змінювати морфогенез, активність ростових та фотосинтетичних процесів, регулювати навантаження рослин плодами та насінням [177, 195, 199]. По суті, застосування таких препаратів дає можливість штучно змоделювати різний ступінь напруження донорно-акцепторних відносин у рослині і з'ясувати, через які морфологічні, анатомічні та фізіологічні зміни відбувається перерозподіл потоків асимілятів між органами рослини [261, 263, 264].

Однією з найбільш поширених груп синтетичних регуляторів росту

рослин є ретарданти – антигіберелінові препарати, які або інгібують синтез гіберелінів, або блокують утворення гормон-рецепторного комплексу, унеможливаючи рістстимулюючу дію фітогормону [73, 239]. Відомо, що ці синтетичні речовини застосовують для інгібування ростових процесів [177, 195], прискорення переходу до стану спокою [73], підвищення стійкості рослин до несприятливих факторів середовища [168, 184, 265]. Ці препарати значно відрізняються за своєю хімічною будовою, однак викликають один і той же ефект – уповільнюють поділ і розтягування клітин, що призводить до гальмування росту в цілому, не викликаючи аномальних відхилень. При достатній активності асиміляційного апарату штучне обмеження росту вегетативних органів під впливом ретардантів призводить до перерозподілу асимілятів у бік формування плоду, внаслідок чого часто підвищується урожайність та покращується якість сільськогосподарських культур [167, 190, 212, 222]. Разом з тим, питання про фізіологічні механізми координації уповільнення росту і підвищення продуктивності рослин за дії ретардантів вивчено недостатньо.

Найбільш вживаними серед регуляторів росту рослин із ретардантними властивостями є наступні п'ять груп речовин:

1. *Онїєві сполуки* – четвертинні солі амонію, сульфонію та фосфонію. До сполук цієї групи відносяться АМО-1618, фосфон-Д, морфол, пікс, хлорхолінхлорид, хлормекватхлорид, 17-DMC, 3-DEC [3, 216, 237, 241, 271].

2. *Гідразинпохідні препарати* – гідразин maleїнової кислоти (ГМК, МГ-натрій), NN-диметилгідразин бурштинової кислоти (ДЯК, В-9, алар-85, кілар-85) [11, 84, 105].

3. *Триазол- та пентанолпохідні препарати* – паклобутразол, уніказол, пиридазин (BAS-111), тебуконазол (фолікур), азовіт, флурпірамідол [183, 246, 248, 264, 265, 268].

4. *Етиленпродуценти* – 2-ХЕФК, етефон, гідрел, дигідрел, кампозан М, декстерел, етрел, церон [2, 127, 196, 215, 257, 272].

5. *Ізобутирати* – ДХІБ, ФВ-450, МЕНДОК [150, 162, 245].

Дані препарати викликають подібні анатомо-морфологічні зміни, але відрізняються за механізмом дії. За цим принципом ретарданти можна розділити на 2 групи: речовини, які переривають біосинтез гібереленів, і речовини, які нейтралізують стимулюючий ефект гібереленів, не перериваючи біосинтез [90].

При вивченні фізіолого-біохімічних механізмів рістгальмуючої дії четвертинних амонієвих сполук було встановлено, що вони переривають біосинтез гібереленів тільки в одній ланці [110]. Зокрема АМО-1618 інгібує активність ент-каурен-синтази на стадії перетворення геранілгераніюлдифосфату в копаліл-пірофосфат, як і хлорхолінхлорид (ССС) [22, 92] на відміну від фосфону D, який здійснює це на стадії ент-каурену – ент-кауренол [22, 111].

Онїєві препарати, як правило, викликають вкорочення і потовщення стебла, зміну площі листкових пластинок і посилення накопичення фотосинтетичних пігментів у листках [112], збільшення квіток жіночої статі у рослин [91, 202]. Так, обробка насіння бавовнику схожим за хімічною будовою з ССС препаратом мепікватхлоридом призводила до гальмування росту рослин, зменшення площі листової поверхні, маси сирі і сухої речовини рослин [244]. За дії препарату ТУР у рослин томатів збільшувались інтенсивність транспірації, кількість судинно-волокнистих пучків та їх водопровідна можливість, що усувало водний дефіцит в тканинах листків [10]. За дії препарату цикоцель збільшувались суха маса рослин жасміну, кількість пагонів, але знижувалась висота рослини і площа листової поверхні, прискорювалися строки цвітіння. Виявлено, що низькі концентрації препарату значно зменшували, а помірні збільшували концентрацію хлорофілів у листку жасміна [268].

Рістгальмуючі властивості проявляють також гідразин малеїнової кислоти (ГМК) або 6-окси-3(2Н)-пиридазинон та сполуки синтезовані на його основі (алар-85, кілар-85, ДЯК, ГМК-натрію). Фізіологічна активність даної групи препаратів зумовлюється їх здатністю впливати на оремі групи генів

клітинного циклу та інгібувати процеси біосинтезу нуклеїнових кислот [33]. Важливо відмітити і структурну подібність препарату з фенольними сполуками рослинної клітини, які беруть участь в утилізації ауксину, а також здатністю ГМК утворювати стабільні комплекси з β -D-глюкозидами фенольних сполук, гуміновими і фульвіновими кислотами [133].

Гідразинпохідні препарати досить широко використовувалися в рослинництві для підвищення врожайності помідорів, яблуні, уповільнення росту пагонів і компактного формування крони, стимуляції закладання плодкових бруньок [73, 84]. Разом з тим, практичне застосування препаратів цієї групи для виробництва продуктів харчування рослинного походження зараз визнано недоцільним, оскільки встановлено їх значну мутагенну і канцерогенну дію на тваринні організми. Перспективним залишається використання ГМК та інших препаратів цієї групи у декоративному садівництві, квітникарстві [11].

Особливу групу ретардантів становлять триазолпохідні сполуки. Дія похідних триазолу на ріст осьових органів рослин основана на пригнученні активності ент-каурен-синтетази та інгібуванні біосинтезу гіберелінів у трьох ланках цього процесу: на стадії перетворення геранілгераніолдифосфату в копалілпірофосфат і надалі в ент-каурен, як деякі четвертинні амонієві солі [90, 231]. Крім цього, триазолпохідні препарати пригнічують перетворення ент-каурену в ент-кауренол, ент-кауренолу через ент-кауреналь в кауренову кислоту, що забезпечує надзвичайно високу і стабільну ретардантну активність у відношенні стосовно росту стебла і проростанні насіння багатьох рослин за рахунок пригнічення активності α -амілази [112, 151, 230]. Фізіологічні функції триазолів проявляються в інгібуванні біосинтезу брасиностероїдів [170], в меншій мірі етилену [187], а також деяких цитокінінів [229].

Фізіологічна активність триазолпохідних препаратів проявляється в інгібуванні росту паростків [137], осьових органів зернових злакових [151], бобових [64, 266], овочевих [55], одно-, багаторічних культур [153], підвищенні продуктивності, стійкості до дії патогенів та найменше екологічне навантаження на гектар [140]. Важливою характеристикою ретардантів є

екологічна безпечність та низька токсичність.

Одним із типових представників цієї групи є паклобутразол. Встановлено, що під впливом паклобутразолу збільшується рівень 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (АЦК) і знижується рівень етилену у первинних листках квасолі на світлі [249], тоді як за дії BAS 111W на рослинах ріпаку вміст АЦК не змінювався, а вміст рибозидів зеатину і дигідрозеатину підвищувався в 3-4 рази [187]. Встановленою є дія уніказолу щодо підвищення стійкості проростків пшениці до високих температур за рахунок збереження тургору і меншого утворення етилену. Фізіологічний вплив препарату проявляється виключно у малих дозах. Так, для попередження полягання рису норма витрат робочого розчину уніказолу, у порівнянні з хлорхолінхлоридом (на гектар), зменшується більше ніж у 100 разів [111].

Триазолпохідні препарати проявляють як ретардантні, так і фунгіцидні властивості. Якщо триазоли існують у вигляді енантіомеру з R-конфігурацією при хірольному атомі вуглецю, який несе ОН-групу, то це визначає їх фунгіцидні властивості. Якщо ж енантіомер з S-конфігурацією при цьому ж атомі вуглецю, то такі триазоли є інгібіторами гіберелінів [230].

Препарати паклобутразол, уніконазол та азовіт (триадимефон) – характеризуються низькою токсичністю, здатністю діяти в малих дозах та екологічною безпечністю [110]. При вивченні транспорту паклобутразолу в стеблі сіянців яблуні виявили, що через 27 тижнів після обробки більше половини ^{14}C -активності знаходилося у флоемі та ксилемі і лише 23 % ^{14}C -активності – в тій частині, де спостерігалось чітке гальмування росту пагона [110].

Відмічена здатність триазолпохідних інгібувати синтез стеролів і терпеноїдів [230]. Так, паклобутразол пригнічував синтез стеролів у культурі клітин селери [201], а фенпропіморф застосовується як фунгіцид на рослинах винограду, оскільки інгібує біосинтез ергостеролу – основного компоненту мембран грибів [226].

Надзвичайно великим успіхом стало створення регуляторів росту –

етиленпродуцентів на основі 2-хлоретилфосфонової кислоти (2-ХЕФК), які на відміну від четвертинних амонієвих сполук і триазолпохідних препаратів не впливають на синтез гіберелінів, але шляхом блокування утворення гормон-рецепторного комплексу здатні інгібувати активність вже синтезованих гормонів цього класу [33, 73].

Дія етиленпродуцентів пов'язана з тим, що ці препарати є екологічно безпечні, оскільки розкладаються в рослинах з виділенням вільного етилену – нативного метаболіту рослини, який накопичується в цитоплазмі і викликає зміни в балансі ауксин-етилен. Встановлено, що під впливом етрелу знижувався вміст ІОК в рослинах гороху [208, 235], а у озимого жита знижувалася активність ауксинів [234].

Етилен викликає затримку мітотичного процесу в меристемах вегетативних органів, що спричиняється блокуванням синтезу ядерної ДНК [24]. Використання етиленпродуцентів зумовлює зменшення розмірів клітини у довжину та збільшенням її ізодіаметричних розмірів, що призводить до вкорочення і потовщення міжвузлів [12]. Ці препарати прискорюють дозрівання плодів яблуні [219], сливи [186], томатів [198], що необхідно для механізованого збору врожаю. Застосування етрелу дає можливість отримати більшу кількість жіночих квіток на рослинах огірка та гарбуза [238, 257]. Етиленпродуценти підвищують всхожість та енергію проростання насіння, дозрівання кошиків, що дозволяє зібрати врожай соняшника без втрат [180], стимулюють ріст кореневої системи, на рослинах бавовнику забезпечують дефоліацію (опадання 80 % листя) [217]. Встановлено, що етиленпродуценти підвищують активність полігалактураназ і целюлаз, за рахунок чого прискорюється дозрівання плоду [75, 191, 228].

Порівняно новою групою ретардантів є ізобутирати, до яких відноситься 2,3-дихлорізомаляна кислоти (ДХІБ) та її натрієві солі (ФВ-450, мендок). Виявлено два механізми ретардантної дії ДХІБ [162]. Перший – це безпосереднє гальмування біосинтезу ГК від окислювальних ланок після каурену та через редукцію гідроксикауренкарбонової кислоти до вмісту ГК₃ і

ГК₁. При високих дозах ДХІБ додатково до впливу на синтез ГК викликає гальмування активності ферменту, що бере участь у перетворенні пантоїнової в пантотенову кислоту, тим самим впливає на утворення коферменту А (К₀А). Другий механізм пов'язаний з обміном речовин і реалізується через переривання біосинтезу гібереліну на етапі утворення кауренової кислоти з каурену [162]. Аналіз вмісту міченого вуглецю показав, що при обробці молодих рослин пшениці спостерігалось зменшення мітки у вільних формах ГК₁ та ГК₃, зокрема ДХІБ у 2 рази зменшував утворення ГК₃, а ССС – ГК₁. Відомо також, що ДХІБ гальмує не лише утворення, але й транспорт ГК. Тобто, ристінгібуюча дія даної групи препаратів, в залежності від структури, визначається блокуванням синтезу або зменшенням активності вже синтезованих гіберелінів [73].

В останні десятиріччя ефективні ретарданти також знаходять серед похідних відомого раніше винайденою присутністю грамїніцидів класу циклогексадіонів (ЦГД), зокрема – ацил-ЦГД, які ефективно блокують шляхи біосинтезу ГК, зменшують вміст активних гіберелінів ГК₁ та ГК₄ і широко використовуються у сучасному рослинництві [183, 215]. Ацил-ЦГД пригнічують фінальні стадії біосинтезу ГК, а саме гідроксилювання ГК₂₀ в ГК₁. Тринексапак-етил, прогексадіон-Са та дамінозид інгібують переважно 3β-гідроксилювання та утворення високоактивних гіберелінів із неактивних похідних [230, 231, 242]. Це підтверджується детальними дослідженнями механізму дії ацил-ЦГД [183], якими встановлено, що за структурою молекула прогексадіону подібна до 2-оксоглутарової кислоти (ко-субстрат деоксигеназ, що каталізують гідроксилювання пізніх стадій біосинтезу ГК). Тому первинним сайтом дії прогексадіону кальцію може бути саме 3β-гідроксилювання. У результаті застосування прогексадіону відбувається зниження рівня накопичення ГК₁, що викликає акумулювання його попередника – ГК₂₀ (неактивної форми). При цьому на генетично близькому до пшениці та інших зернових колосових культур виді – куцоніжці двоколосковій (*Brachypodium distachyon* L. P. Beauv.) показано відсутність транскрипційної відповіді на дію

фітогормонів, у тому числі прогександіону-Са [193, 218].

Ретарданти класу похідних ацил-ЦГД легко засвоюються через листкову поверхню та переміщуються по рослині переважно акропетально, базипетальний рух обмежений. Вони можуть бути ефективними як за внесення у фазі кушіння, на початку виходу рослин у трубку, так і у фазі прапорцевого листка, коли активується ріст останнього підколосового міжвузля. Важливо, що у цей період усі елементи колоса вже закладені, тому внесення похідних ЦГД не має вираженого негативного впливу на продуктивність рослин [89, 181]. Ця особливість прояву ретардантної активності нових регуляторів росту має значення щодо зменшення залежності технології вирощування зернових колосових культур від несприятливих умов вегетаційного сезону, зокрема дефіциту вологи, високих температур протягом другої половини вегетації. Саме несприятливі умови вегетаційних сезонів в останні роки часто знижують ефективність застосування ретардантів класу онієвих сполук, що на окремих сортах зернових культур спричиняє навіть зниження рівнів урожайності [218].

Ефективність дії ретардантів значною мірою визначається ґрунтово-кліматичними умовами, видовою і сортовою специфічністю, фазою розвитку рослин, регламентами застосування препаратів. Різні групи ретардантів по-різному впливають на окремі види та сорти рослин [34]. Четвертинні солі амонію найбільш ефективні при використанні на бобових, складноцвітих і злакових [20, 66, 69, 214], триазолпохідні препарати – на плодових, технічних та декоративних культурах [64, 71, 169], етиленпродуценти – на зернових і овочевих культурах [13, 79, 185]. Разом з тим, фізіологічні основи застосування різних класів ретардантів на рослинах томатів залишається практично не вивченими.

1.2. Фізіолого-біохімічні зміни в рослинах за дії ретардантів

Розробка засобів регуляції донорно-акцепторної («source-sink») системи рослин відкриває перспективи штучного перерозподілу потоків асимілятів із процесів вегетативного росту на потреби карпогенезу (формування і росту

плодів), а отже може стати ефективним чинником підвищення урожайності сільськогосподарських культур.

Штучна зміна швидкості росту під впливом фітогормонів та синтетичних регуляторів росту дозволяє змоделювати різну ступінь напруження між донорною (джерело) та акцепторною (стік) зонами з метою встановлення особливостей формування і функціонування донорно-акцепторних відносин рослин на різних етапах онтогенезу [204, 225]. Оскільки регулятори росту рослин інгібіторного типу – ретарданти суттєво впливають на морфогенез, тому з'являється можливість встановити, через які анатомо-морфологічні та фізіологічні зміни посилюється або послаблюється транспорт потоків асимілятів до різних органів і тканин рослини.

Виявлено, що механізм дії більшості ретардантів пов'язаний з пригніченням ферментативного біосинтезу гібереліну [90]. Відомо, що однією з найважливіших функцій гіберелінів у процесі проростання насіння злакових культур є здатність стимулювати виділення зародком в ендосперм α -амілази, що сприяє розщепленню крохмалю [1, 171]. Антагоністи гіберелінів – четвертинні амонієві солі і триазолпохідні препарати, навпаки істотно блокують активність цього ферменту, на чому ґрунтується α -амілазний тест визначення активності ретардантів [73].

Аналіз результатів вивчення активності зв'язаних форм гіберелінів в пагонах малини свідчить про те, що вона була меншою у варіантах із застосуванням ретарданту декстрелу і паклобутразолу. В листках відбувалося збільшення активності зв'язаних форм гіберелінів за дії паклобутразолу і зменшення (у порівнянні з контролем) за дії декстрелу [75]. Аналогічні результати отримані і на інших культурах. Зокрема, у ріпаку в листках відмічалось зменшення вмісту зв'язаних форм гіберелінів, у картоплі і люцерни різниця між контролем і паклобутразолом була мінімальною, а у сої і цукрового буряка відмічалось різке зростання їх вмісту [61]. Таким чином, дія ретардантів не пов'язана, очевидно, з інактивуванням гіберелінів шляхом переведення у кон'юговані форми [73].

Результати численних досліджень свідчать про суттєвий вплив ретардантів на активність гіберелінів у рослинах [22, 267], однак зводити реакцію рослин на дію рістгальмуючих препаратів до змін у вмісті й активності тільки цього класу фітогормонів було б невірним – вирішальну роль у морфогенезі відіграє баланс, співвідношення і послідовність дії різних груп фітогормонів [73]. Тому важливого значення набуває вивчення змін у вмісті і співвідношенні інших класів фітогормонів в тканинах рослин при штучному гальмуванні росту під дією ретардантів.

Гальмування росту різних рослин хлормекватхлоридом, викликало тимчасове збільшення вмісту етилену й АЦК під впливом ретарданту, що пояснюється як стресова реакція рослин на введення препарату, а рістгальмуюча дія ретарданту ССС не була пов'язана з суттєвими змінами у біосинтезі етилену [127].

Характер дії ретардантів на ауксиновий обмін має видову специфіку. Так, під впливом ССС і АМО-1618 відбувалося зниження активності ауксину, що можна пояснити як інгібування його синтезу, так і збільшення ІОК-оксидази [24, 112], тоді як при обробці квасолі і винограду хлорхолінхлоридом відмічалось збільшення вмісту ауксинів, що може відбуватися за рахунок утворення нових бокових пагонів, тоді як апікальні меристеми виступають центрами синтезу ауксинів [111, 112].

Досліджено, що під дією триазолпохідних препаратів поряд з пригніченням синтезу гіберелінів відбувається збільшення активності природних інгібіторів росту, а саме АБК, що свідчить про зв'язок ретардантної дії препарату і гормональної системи регуляції [110, 112]. Пов'язано це з тим, що синтез гіберелінів і абсцизової кислоти – гілки єдиного шляху синтезу терпенів у рослині [28].

Отримані результати засвідчують чітке збільшення вмісту вільної форми АБК під впливом паклобутразолу у ріпаку [61], картоплі [56] та сої [21], однак у дослідному варіанті рослин цукрового буряка вміст зв'язаної форми гормону зменшувався [154]. Можливо це пов'язано з морфологічними особливостями

культури – розетковим характером і відсутністю стебла, інтенсивністю перерозподілу гормону між листками і потужною акцепторною зоною – коренеплодом [155].

Встановлено, що за дії ретардантів у паростках під час проростання бульб картоплі відносна частка абсцизової кислоти збільшується, вміст вільних форм цитокінінів, індолілоцтової кислоти і гіберелінів – зменшується [56, 61], а саме зміни у гормональному комплексі визначають особливості функціонування меристем і диференціації тканин органів [93, 130].

Для переважної більшості сільськогосподарських культур характерним є вилягання посівів [12]. У літературі достатньо інформації стосовно застосування антигіберелінів з метою запобігання вилягання рослин [5, 13], підвищення стійкості яких до вилягання пов'язане зі збільшенням механічної міцності стебла. Встановлено, що обробка рослин озимого ріпаку 0,025 %-им паклобутразолом зумовлювала інгібування лінійного росту пагонів з одночасним посиленням галуження стебла і утворенням додаткових гілочок першого порядку, що супроводжувалося суттєвим потовщенням стебла в першу чергу за рахунок паренхіми первинної кори, збільшення поперечних розмірів склеренхімних волокон та потовщення їх клітинних оболонок. Такі зміни сприяли посиленню механічної міцності стебла і зменшували вилягання, що створювало технологічні переваги при збиранні урожаю [117]. Аналогічне потовщення стебла було відмічено за дії хлормекватхлориду на рослинах сої [19], соняшнику [66], маку олійного [103]. Так, результати дослідження свідчать, що під впливом хлормекватхлориду діаметр стебла льону збільшувався на 10-30 %, кількість судин ксилеми в ряду зростала на 34-70 %, кора потовщувалася на 23-30 %, діаметр лубяних волокон на 24-35 %, що покращувало стійкість рослин льону до вилягання та забезпечувало технологічні переваги при зборі врожаю [148].

Перебудова гормонального комплексу під впливом ретардантів і відповідне інгібування апікального домінування зумовлювали важливе з погляду регуляції продуктивності рослин посилення галуження стебла.

Зокрема, за дії фолікуру збільшувалась кількість пагонів у маку олійного [58], за дії хлормекватхлориду і паклобутразолу – в ріпаку озимого [122], за дії хлормекватхлориду – в льону олійного [148], за дії паклобутразолу – в гірчиці білої [243]. Внаслідок посилення галуження стебел цих культур закладалася більша кількість листків, квіток і плодів, що є важливою передумовою підвищення врожайності. Однак можливості застосування антигіберелінових препаратів при вирощуванні пасльонових культур з метою регуляції процесів органогенезу залишаються практично не вивченими [74].

Ключову роль у продуктивності рослин відіграє фотосинтетична активність, яка великою мірою визначається площею листкової поверхні, кількістю і тривалістю життя листків, мезоструктурною організацією листка. Роботи останніх років підтвердили, що штучне гальмування ростових процесів рослин за допомогою ретардантів різних класів супроводжується істотними змінами морфогенезу, які стосуються формування різних рівнів організації фотосинтетичного апарату рослин [36, 71]. У разі застосування хлормекватхлориду на культурі льону олійного кількість листків на рослині збільшувалась без відчутного зростання площі листкової поверхні через менші розміри окремих листків [68]. У рослин сої збільшувались як кількість листків, так і їх сумарна площа [19], у соняшнику під впливом хлормекватхлориду кількість листків зменшувалась, однак унаслідок істотного зростання їх площі загальна площа листкової поверхні збільшувалась [125]. У рослин ріпаку озимого сумарна площа листкової поверхні зменшувалась, однак листки потовщувалися [117]. У рослин маку олійного за дії триазолпохідного препарату фолікуру збільшувались площа листкової поверхні, маса сирої та сухої речовини листків, подовжувалася тривалість життя [103]. У разі застосування ретардантів на олійних культурах загальна площа їх листкової поверхні може збільшуватися без змін або навіть при зменшенні площі окремих листків через інтенсивніше галуження стебла й закладання більшої кількості листків [74].

Дослідження впливу різних за механізмом дії ретардантів на рослини

малини свідчать про зменшення площі і маси листків за рахунок зменшення частоти поділів клітин, а не їх розмірів, що зумовлене зниженням активності вільних гіберелінів у листках [75].

Важливим показником асиміляційної активності є питома маса листків, що характеризується співвідношенням маси сухої речовини листків до площі листків. Позитивну кореляцію між інтенсивністю фотосинтезу і цим показником пояснюють підвищенням кількості основних структурних елементів і фотосинтетичних пігментів, за безпосередньої участі яких асимілюється CO_2 . Загальною ознакою позитивних змін фотосинтетичного апарату сільськогосподарських культур за дії ретардантів є зростання питомої маси й потовщення листків. Встановлено, що питома маса листків маку у варіантах з обробкою рослин антигібереліновими препаратами хлормекватхлоридом і фолікуром збільшується [103]. Подібні результати отримали інші дослідники на культурах соняшнику [126] та льону олійного [148].

Збільшення питомої маси листків свідчить про мезоструктурні зміни в них за дії препаратів. Аналіз мезоструктурної будови листка цукрового буряка [156], картоплі [121, 135], озимого ріпаку [62] за дії ССС, декстрелу, паклобутразолу свідчить, про збільшення товщини листка за рахунок потовщення шару фотосинтетичної тканини – хлоренхіми, збільшення розмірів та об'єму клітин стовпчастої й губчастої паренхіми в ній. Спостерігалось збільшення об'єму клітин стовпчастої паренхіми майже у 1,5 рази [156]. Застосування хлормекватхлориду сприяє також зростанню об'єму хлоропластів у клітинах стовпчастої паренхіми льону олійного на 14-15 %, в клітинах губчастої паренхіми – на 21-27 % порівняно з контролем [148].

Характер дії ретардантів різних класів на пігментну систему листків доволі складний і залежить від особливостей об'єкта дослідження, специфіки препарату та умов його застосування. Разом з тим в окремих дослідженнях виявляли позитивний вплив антигіберелінових препаратів на вміст хлорофілів у листках дослідних рослин. Так, паклобутразол збільшував вміст хлорофілів у

листках гербери [169], фолікур – у маку олійного [71], хлорхолінхлорид – у гінкго дволопатевого [271], флурпірамідол – пуансетії [223].

Суміш етиленпродуценту DCPTA та четвертинної амонієвої солі ССС збільшує площу листя та масу сухої речовини листків, вмісту хлорофілу в них [261]. Дослідження впливу уніказолу на насіння сої свідчить про аналогічний вплив препарату на фотосинтетичний апарат листка [265].

Важливим ценотичним показником потужності фотосинтетичного апарату є листковий індекс [115]. Встановлено, що за дії ретардантів різної хімічної будови він зростає у рослин маку олійного [103], сої [21], соняшнику [117]. Разом з тим збільшення листкового індексу в ценозі не завжди є позитивним явищем, оскільки загушення посівів, формування надмірної листкової поверхні може призводити до затінення сусідніх рослин і, як наслідок, до зниження врожаю культури [71]. Застосування ретардантів на даних культурах не призводило до таких наслідків, їх урожайність зростала [57, 62, 65].

Ростова функція рослини залежить не тільки від особливостей будови і потужності фотосинтетичного апарату, але є інтегральним проявом цілого ряду фізіологічних процесів, серед яких важливе місце належить співвідношенню дихання і фотосинтезу в онтогенезі окремих органів і рослини в цілому [17]. На сучасному етапі дихання розглядається як потужний метаболічний акцептор вуглецю, а співвідношення дихання/фотосинтез значною мірою характеризує напруженість донорно-акцепторних відносин у рослині [18]. Разом з тим літературні дані щодо впливу ретардантів на процеси дихання рослин носять фрагментарний характер. Так, у дослідах із відокремленими листками плюща було встановлено, що екзогенний етилен посилює їх дихання [259], а під впливом хлорхолінхлориду в умовах підвищеної вологості зменшувалася інтенсивність дихання рослин нуту [200]. Аналогічні результати отримані за дії декстрелу і паклобутразолу на рослинах малини [75].

Зміна донорно-акцепторного балансу проростаючих бульб картоплі під впливом триазолпохідного препарату паклобутразолу призводила до

підвищення інтенсивності дихання, причому ефект посилювався на світлі. Це пояснюється тим, що за дії ретарданту в умовах фотоморфогенезу дихання виступало як альтернативний росту акцептор, що утилізує надлишок розчинних цукрів у паростках [76].

На рослинах цукрового буряка було виявлено, що при видаленні частини листової пластинки (акцептора) хірургічним шляхом спостерігалось зменшення інтенсивності фотосинтезу при одночасному посиленні темного фотодихання [37].

Аналіз результатів дослідження свідчить, що під впливом різних за механізмом дії ретардантів – декстрелом і паклобутразолом відбуваються зміни у газообміні рослин цукрового буряку, відмічалось зростання витрат на фотодихання і темнове дихання у листків [156]. Так, незважаючи на зростання вмісту хлорофілів у тканинах листка дослідних варіантів, інтенсивність фотосинтезу зменшувалась за рахунок збільшення мезофільного опору листків, який залежить від об'єму міжклітинників, величини вільної поверхні клітин мезофілу, фізико-хімічних умов переносу вуглекислого газу від поверхні клітин до хлоропласту й активності рибульозобісфосфаткарбоксілази [88, 156].

Основні закономірності функціонування донорно-акцепторних відносин вивчаються, в основному, при аналізі співвідношення інтенсивності процесів росту і фотосинтезу, де процеси росту виступають в якості основного акцептора, а фотосинтез – в якості донора асимілятів [71, 118]. Під асимілятами мають на увазі різні сполуки асимільованого рослиною у процесі фотосинтезу вуглецю, в першу чергу транспортні та запасні форми вуглеводів, які є основою енергетичних і метаболічних процесів, а також «будівельним матеріалом» у процесах росту і розвитку на всіх рівнях організації рослинного організму [143]. Відомо також, що запасні речовини різних типів відіграють роль буферу між фотосинтезом як «джерелом» асимілятів і ростом структурної речовини вегетативних, запасуючих і репродуктивних органів як «стоком» асимілятів, що і визначає до певної міри незалежність ростових процесів від фотосинтезу [113].

Аналіз динаміки вмісту різних форм вуглеводів в органах рослин дає підставу зробити висновок про поступове зменшення сумарного вмісту цукрів і крохмалю в листках і стеблах ріпаку озимого [123], маку олійного [103], льону олійного [147] і соняшнику [126] протягом вегетації, причому процес активувався за дії ретардантів. Оскільки після фази бутонізації ростові процеси у вегетативних органах істотно уповільнюються й одночасно з'являються нові потужні акцепторні зони – плоди, основний потік асимілятів спрямовується на процеси карпогенезу, з чим і пов'язані поступове зменшення вмісту вуглеводів у вегетативних органах та приріст урожаю культур під впливом ретардантів [120].

Продуктивність цукрових буряків пов'язана з накопиченням в коренеплоді великої кількості сахарози, яка синтезується в листках ферментом сахарозофосфатсинтетазою. Так, у коренеплодах цукрового буряка гібриду Роберта за дії паклобутразолу відбувалося збільшення сумарного вмісту цукрів і сахарози, а обробка декстрелом призвела до зменшення цих показників [156]. Подібний вплив ретардантів на перерозподіл різних форм вуглеводів між органами був відмічений на рослинах пасльонових. Так, обробка бульб картоплі паклобутразолом і декстрелом в період виходу їх зі стану спокою призводила до уповільнення проростання бульб, суттєвого зменшення активності амілази та інвертази, що супроводжувалося збільшенням вмісту основної транспортної форми цукрів – сахарози та депонуванням надлишку вуглеводів у вигляді крохмальних зерен у паростках [54].

Відомо, що між інтенсивностями росту, фотосинтезу, дихання та азотним живленням рослин існує чітка залежність [74]. Обмін сполук азоту при обробці рослин ретардантами достатньо вивчений на ягідних [75], злакових [129, 160], технічних [126, 145], бобових і ряді інших сільськогосподарських культур [4, 21, 138]. Встановлено, що за дії хлормекватхлориду вміст білкового азоту в листках і стеблах соняшника порівняно з контролем підвищувався [126], а за обробки ріпаку паклобутразолом – його вміст у тканинах вегетативних органів знижувався [117]. Доведено, що за надлишку азоту в тканинах під час розвитку

рослин олійних культур посилюється накопичення білка й одночасно зменшуються вміст олії в насінні та вміст ненасичених жирних кислот в олії [102, 148]. Встановлено, що підвищення вмісту вуглеводів у вегетативних органах рослин маку олійного за дії хлормекватхлориду й фолікуру супроводжувалось зниженням вмісту в них загального азоту [101]. Максимальну кількість азотовмісних речовин у листках і коренях виявляли на початкових етапах дослідження. До кінця вегетації вміст азоту в тканинах вегетативних органів маку активніше зменшувався під впливом хлормекватхлориду та фолікуру, що свідчить про інтенсивний гідроліз білків і відтік азотовмісних сполук у нові атрагувальні центри – коробочки, кількість яких збільшувалась [103]. Подібні результати відтоку азоту з вегетативних органів у генеративні отримали інші автори, які досліджували рослини озимого ріпаку [117], бавовнику за дії ретарданту пікс [4], цукрового буряку за дії декстрелу [156].

Для бобових рослин аналіз донорно-акцепторних відносин не може бути обмеженим лише специфікою перерозподілу асимілятів між вегетативними і генеративними органами рослин, процесами росту і фотосинтезу, оскільки додатковим атрагувальними центрами перерозподілу асимілятів виступають бобово-ризобіальні комплекси [21]. Інтенсивність засвоєння бобовими рослинами атмосферного азоту визначається характером становлення й розвитку взаємовідносин рослин із бульбочковими бактеріями [40].

Ключовими ферментами асиміляції азоту бобовими рослинами є нітрогеназа і нітратредуктаза [21, 40]. Механізм регуляції нітратредуктази пов'язаний з індукцією/репресією асиміляції азоту, на етапі відновлення нітрату до нітриту, та діяльністю специфічних протеаз, що відіграють значну роль у комплексній системі регуляції нітратредуктазної активності. Встановлено, що за дії 0,5 %-го хлормекватхлориду в інокульованих штамми *Bradyrhizobium japonicum* рослин сої підвищувалася активність нітратредуктази в листках у фазу цвітіння, а також посилювалася нітрогеназна активність корневих бульбочок, при цьому її пік зміщувався на більш пізній етап

онтогенезу – фазу зеленого бобу [21, 59].

Фосфорно-калійне живлення впливає на фотосинтетичну активність рослини, транспорт цукрів із хлоропластів листка до генеративних органів, ростові процеси, підтримання тургору й азотний обмін.

Підтримання певного балансу елементів живлення за впливу регуляторів росту сприяє нормальному перебігу фаз онтогенезу рослин, підвищенню продуктивності культур. Так, за дії хлормекватхлориду кількість фосфору в листках цукрових буряків зменшувалась, а вміст калію зростав як у листках, так і в коренеплодах дослідних рослин [155]. В оброблених ретардантами рослин картоплі вміст фосфору в бульбах був підвищеним протягом усього дослідження. У листках дослідних рослин вміст фосфору на початку вегетації збільшувався, наприкінці – зменшувався [139]. Вміст калію в листках на початку дослідження зменшувався, в період цвітіння – збільшувався, наприкінці дослідження знову зменшувався. У бульбах вміст калію зростав лише на перших етапах дослідження, а в подальшому знижувався [138]. У період плодоношення під впливом хлорхолінхлориду підвищувався вміст калію в листках чорноплідної горобини [73].

У результаті вивчення метаболізму елементів мінерального живлення в органах рослин льону олійного встановлено, що за дії препаратів з антигібереліновою активністю вміст фосфору в листках на початку дослідження зростав, що свідчить про оптимізацію фосфорного живлення рослин під впливом ретарданту. Наприкінці вегетації його вміст поступово зменшувався через посилення відтоку цього елемента до плодів, які в цей час інтенсивно формуються. Таку ж саму закономірність відмічено і для стебла. Наслідком посилення відтоку фосфору до плодів є факт, що його концентрація в плодах за дії ретардантів в онтогенезі зростає інтенсивніше, ніж у контрольному варіанті [149]. Аналогічні закономірності встановлено для ріпаку озимого [117], соняшника [126].

Загалом протягом вегетації за дії ретардантів вміст азоту, фосфору та калію у вегетативних органах поступово зменшувався внаслідок посилення

відтоку цих елементів живлення до плодів, кількість яких за обробки препаратами зростала. Тому, існує необхідність вивчення характеру засвоєння й перерозподілу основних потоків елементів мінерального живлення органами рослин овочевих культур за дії регуляторів росту з антигібереліновим механізмом дії.

Регуляція росту і розвитку сільськогосподарських культур за допомогою ретардантів дає змогу спрямовано впливати на окремі етапи онтогенезу і в кінцевому підсумку підвищувати продуктивність та якість урожаю.

Ретарданти здатні регулювати плодоношення [85], прискорювати процеси дозрівання культур [165, 172], змінювати напрямок потоку асимілятів і метаболітів у рослинах в бік посиленого відкладання їх у запасуючих органах, що призводить до збільшення врожайності культур [76, 139], впливали на якість урожаю [147, 204], мають значний вплив на насінневу продуктивність рослин [71, 86, 98, 146].

Встановлено, що застосування 0,5 %-го розчину хлормекватхлориду зумовлювало підвищення насінневої продуктивності сорту льону Дебют на 21,2 %, а сорту Орфей на 12,0 %. За дії препарату збільшувався вміст олії в насінні, поліпшувалася її якість (зростали вміст зв'язаних вищих жирних кислот, співвідношення ненасичених і насичених вищих жирних кислот) [148].

При обприскуванні рослин ярого ріпаку розчинами четвертинних онієвих сполук 3-DEC і 17-DMC врожайність зростала на 10 – 27 %, в основному внаслідок впливу на формування стручків головного стебла [216]. Застосування паклобутразолу і декстрелу для обробки озимого ріпаку зумовлювало збільшення кількості пагонів першого порядку і стручків, що підвищувало насінневу продуктивність культури [117]. Подібні результати отримано при використанні триапентенолу [175], модусу [232] і церону в низьких концентраціях перед початком цвітіння [74].

Встановлено, що обробка насіння кукурудзи уніказолом збільшувала врожайність насіння на 20 – 30 % [261], триапентанолу – на 3,7 – 8,3 % [175]. Застосування BAS 111 W на ріпаку підвищувало врожайність насіння на

6 – 15 % [187].

Застосування ретардантів, етиленпродуцентів та їх похідних призводить до підвищення врожайності плодкових [33, 104], технічних: крохмаленосних [65, 138], цукроносних [158], олійних [80, 101, 117, 216], овочевих [55, 185], ягідних культур [75, 196].

Управління періодом спокою дозволяє вирішувати важливі практичні завдання: дає змогу мінімізувати втрати резервних сполук коренеплодів, бульб та підвищити їх стійкість до бактеріального та грибного ураження мікрофлорою, зокрема, утворення паростків наприкінці періоду спокою погіршує якість насінневої та продовольчої картоплі.

Формування проростками «запиту» на резервні асиміляти з різних за походженням органів запасу (бульби картоплі та топінамбуру, сім'ядолі насіння соняшнику і гарбуза) значною мірою визначається зміною активності апікальних меристем, що проявляється у підвищеній енергії проростання насіння, посиленні гістогенезу за дії гіберелінів і пригнічення цих процесів під впливом ретардантів [108]. Так, за дії ретардантів відбувалося гальмування проростання бульб картоплі, а саме уповільнення росту паростків за рахунок розростання клітин первинної кори, що призводило до вторинного депонування надлишку вуглеводів у вигляді крохмалю амілопластів [106, 137]. При проростанні насіння соняшника, яке містить в якості резервної речовини олію, обробка ретардантами гальмувала використання олії сім'ядолею, що визначалося відповідними змінами активності ліпазного комплексу [108].

Отже, пізнання шляхів і механізмів функціонування та регуляції активності системи «донор-акцептор», зокрема шляхом штучного перерозподілу продуктів фотосинтезу до плодів, коренеплодів, інших органів запасу під впливом фітогормонів та різних груп синтетичних регуляторів росту відкриває нові можливості для оптимізації продукційного процесу сільськогосподарських культур. При цьому вплив антигіберелінових препаратів на морфологічні і фізіологічні особливості функціонування донорно-акцепторної системи пасльонових культур вивчено недостатньо.

1.3. Фізіологія дії етиленпродуцентів у період карпогенезу

Одним із найпотужніших акцепторів продуктів фотосинтезу є зони росту рослини та процеси формування і росту плодів (карпогенезу) [73]. Збільшення кількості плодів призводить до підвищення атрагувальної здатності цих зон, і відповідний перерозподіл потоків асимілятів з вегетативного росту на формування і ріст плодів. Такого ефекту можна досягти обрізкою плодоносних пагонів, видаленням жируючих пагонів та інше. Однак це вимагає значних фізичних витрат і є економічно недоцільним. Для зміни інтенсивності росту окремих органів (а значить і їх акцепторного потенціалу) широко застосовується обробка екзогенними гормонами і регуляторами росту, що дозволяє моделювати різний ступінь напруження в системі «донор-акцептор» [86, 214, 223].

Великого екологічного значення набуло створення й застосування етиленпродуцентів на основі 2-хлоретилфосфонові кислоти – етефон, гідрел, дигідрел, декстрел, кампозан, які розкладаються в рослинах з виділенням вільного етилену. Відомо, що нативний продукт обміну речовин – етилен відіграє важливу роль у регуляції процесів вегетативного росту і старіння органів рослини [127, 173, 272].

Препарати етиленпродуценти на відміну від четвертинних амонієвих сполук і триазолпохідних ретардантів не здійснюють впливу на синтез гіберелінів, але здатні інгібувати активність вже синтезованих гормонів цього класу шляхом блокування утворення гормонально-рецепторного комплексу [73, 90]. Тому, вивчення впливу етиленпродуцентів на особливості карпогенезу та функціонування донорно-акцепторної системи рослин є актуальним.

Вважають, що первинний механізм дії етилену полягає у дисоціації зв'язків цитоскелету з мембранами, а це викликає затримку полярного транспорту ІОК в клітині. Організація полярного транспорту ауксину забезпечує асиметричне розташування апарату секреції ІОК на двох кінцях кожної клітини [208, 234].

Встановлено, що ключовими ферментами в біосинтезі етилену є фермент

синтаза 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (АЦК-синтаза, ACS) та оксидаза 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (АЦК-оксидаза, АСО [233, 258]. На початковому етапі біосинтезу фермент АЦК-синтаза перетворює S-аденозил-L-метіонін в 1-аміноциклопропан-1-карбонову кислоту (АЦК), що є попередником етилену, далі в присутності кисню АЦК під впливом АЦК-оксидази розкладається з утворенням етилену, аміаку, мурашиної кислоти і CO_2 [197, 265]. Дані ферменти кодуються серією генів Md-ACS і Md-ACO, експресуються в різних тканинах і на різних етапах дозрівання плодів [132, 240]. Гени Md-ACS1 і Md-ACO1 в значній мірі визначають рівень синтезу етилену в плодах під час дозрівання, а також при зберіганні, що визначає їх значний вплив на ступінь лежкості плодів [30, 178, 189, 273].

Фізіологічний ефект дії етиленпродуцентів значною мірою залежить від особливостей надходження препаратів у тканини, швидкості пересування і метаболізму їх у рослині.

У досліджах з міченою ^{14}C 2-ХЕФК встановлено, що препарат легко пересувається догори і донизу від місця нанесення і накопичується в зонах росту й активного метаболізму [94, 236, 247], однак швидкість пересування препарату залежить від віку рослини. В досліджах на однорічних сіянцях яблуні було показано, що вже через годину після нанесення на листок ^{14}C -етрелу препарат можна було знайти у всіх органах рослини, причому найбільша активність відмічалася в молодих, інтенсивно наростаючих листках. На четверту добу відбувалося переміщення мітки у кореневу систему [53, 273]. При цьому значна частина препарату на протязі кількох днів залишається на поверхні органів рослин і може змиватися водою [11]. Частина дослідників вважає, що 2-ХЕФК пересувається по рослині у незмінному вигляді, в інших роботах встановлена поява кон'югатів з цукрами [53, 94, 191]. Припускають, що зв'язування етиленпродуценту в клітині може відбуватися з участю ферментів, оскільки в досліджах з інгібіторами синтезу білку спостерігалось зменшення зв'язування 2-ХЕФК [211, 260]. Разом з тим, наявність у рослинах таких ферментних систем поки що не встановлено, тому інші дослідники

вважають, що зв'язування з цукрами може відбуватися чисто хімічним шляхом [53, 191].

Виявлено, що інтенсивність виділення етилену в оброблених 2-хлоретилфосфоною кислотою рослинах знаходиться у прямій залежності від концентрації препарату [34], а інтенсивність розкладання 2-ХЕФК як у розчинах, так і в рослинах залежить від температури. В озимого жита при підвищенні температури від +10 до +30 °С виділення етилену збільшується в 10 разів, а при +40 °С припиняється повністю [53].

Частина введеного в рослину препарату залишається або в незміненому вигляді, або розкладається. Мічені ¹⁴С метаболіти 2-ХЕФК були знайдені в плодах ряду плодових культур (черешні, персику, яблуні), а неметаболізована 2-ХЕФК була знайдена через 65 днів в плодах персику в комплексі з цукрами та іншими речовинами [94].

Процеси дозрівання соковитих плодів, опадання листя, утворення аеренхіми пов'язане не тільки з деструктивними процесами, але й процесами синтезу. Так, посилюється деградація крохмалю, пектинів, деструкція хлорофілів. У той же час активується біосинтез білків, РНК, синтезується ферментна система біосинтезу етилену, посилюється утворення легких сполук [75]. Під впливом етилену відбувається синтез ферментів, що руйнують клітинні стінки – целюлаз, пектиназ.

Відомо, що целюлоза, геміцелюлоза і пектинові речовини є основними компонентами клітинної стінки. Целюлоза як важливий компонент клітинної стінки являє собою глюкан, у якому глюкозні залишки з'єднані ($\beta 1 \rightarrow 4$) глікозидними зв'язками, синтез якої каталізується целюлозосинтазою [144]. Зокрема, зміни у молекулярній структурі целюлози клітинних стінок ягід малини при дозріванні показані у роботі [73]. Автором встановлено, що процес дозрівання ягід супроводжувався збільшенням ступеня полімеризації молекул целюлози, на підставі чого було зроблено висновок про частковий гідроліз целюлози зовнішніх шарів клітинної стінки в процесі дозрівання, причому процес посилювався за дії етиленпродуценту. В цілому ряді інших робіт по

вивченню розм'якшення плодів як у природних умовах, так і при інкубації тканин з розчинами ферментів, показано, що процеси мацерації локалізовані в серединних пластинках і зовнішніх шарах клітинних стінок [82]. Відмічалось, що дозрівання томатів, авокадо, ожини, груші, суниць, папайї, персику, яблука завжди пов'язане із збільшенням активності целюлази [262]. Ці дані узгоджуються з результатами досліджень інших авторів, які вивчали за допомогою електронного мікроскопу зміни в клітинній стінці після обробки тканин целюлазою. Під впливом останньої значно зменшувалася кількість фібрилярного матеріалу між клітинами та у зовнішній частині клітинної стінки, а внутрішня її частина не піддавалася дії цього ферменту.

Існують різні погляди щодо спрямованості змін у структурі пектинових речовин. Відомо, що пектинові речовини включають нерозчинний протопектин, розчинні пектинові полісахариди і відповідні їм галактани, арабінани й арабіногалактани. Пектинові полісахариди (пектини) входять у велику групу гліканогалактуронанів – кислих рослинних полісахаридів, де головний вуглеводневий ланцюг утворюють 1,4-зв'язані залишки α -D-галактопіранозилуронової кислоти [96].

Визначення молекулярної маси пектинів, виділених із ягід малини протягом тижня після обробки насаджень 0,1 %-м розчином кампозану М, показало, що поліуронідний комплекс зазнає значних змін: при дозріванні ягід середня молекулярна маса пектинів зменшувалась, що пояснюється переходом протопектину в розчинний пектин. Крім того, за дії препарату відбувалася посилена деполімеризація поліуронідів і низькомолекулярної целюлози, кампозан М впливав на якісні показники малини – збільшував вміст цукрів, антоціанів і зменшував загальну кислотність [82].

Відомо, що властивості пектинів великою мірою залежать від зміни ступеня етерифікації молекул [94]. Аналіз фізико-хімічної константи пектинів дозріваючих ягід вишні [134] свідчить, що на момент дозрівання плодів кількість вільних карбоксильних груп зростає як у розчинних пектинах, так і в протопектині. У результаті вивчення елементів структури пектинів у контролі і

за дії етиленпродуцентів протягом періоду дозрівання ягід малини отримано дані, згідно з якими в період інтенсивного розм'якшення клітинних стінок вміст загальних, вільних і зв'язаних карбоксильних груп у зразках пектину не змінювався, тобто, в період швидкого розм'якшення плоду, по суті в період старіння, пектинестерази не беруть участі у деградації пектинів [82, 107].

Застосування етефону на рослинах агрусу за 7 днів до збору врожаю свідчить про збільшення загального вмісту пектинових полімерів, більш високе накопичення водорозчинних та розчинних фракцій пектину, підвищення активності ферменту полігалакторинази, необхідного для підтримки деградації пектину [196].

Так, екзогенна обробка плодів манго призводила до зниження вмісту крохмалю від 18 % до 0,1 %, пектину від 1,9 % до 0,5 %, целюлози від 2 % до 0,9 % і геміцелюлози від 0,8 % до 0,2 %. Одночасно загальні розчинні тверді речовини збільшилися з 7 % до 20 %, загальні розчинні цукри з 1 % до 15 %, а рН збільшився з 2,8 до 5,1 [192] та збільшенням вмісту вільної галактуронової кислоти з 36 до 168 мг/% сирої речовини при дозріванні [227].

Процес проростання насіння гарбуза в умовах скотоморфогенезу супроводжується не лише використанням резервної олії та азотовмісних речовин сім'ядолю, але й суттєвою перебудовою полісахаридного комплексу. Проведене дослідження вмісту пектинів у знежиреному матеріалі за умов проростання на світлі та в темряві під впливом гібереліну і ретарданту свідчить, що за умов скотоморфогенезу, при якому ростові процеси прискорені, відмічалось деяке збільшення вмісту цих полісахаридів у сім'ядолях [107].

При цьому скотоморфогенез характеризувався меншим вмістом вільних пектинів, але більшим вмістом загальних і зв'язаних карбоксильних груп у порівнянні з фотоморфними рослинами. Таким чином, у темряві, при більш високих темпах росту рослин, зростає ступінь етерифікації пектинів, що відіграє важливе значення для розуміння конформаційних змін макромолекул пектину в клітинних стінках під час проростання насіння. Відомо, що із збільшенням ступеня етерифікації карбоксильних груп відбувається перехід

структури клубка в структуру спіралі, збільшується об'єм макромолекули. Як свідчать отримані дані, збільшення ступеня етерифікації пектинів сім'ядолей у темряві супроводжується суттєвим зменшенням вмісту пентозанів клітинних стінок, що, свідчить про їх часткове включення у структуру молекул поліуроніду. Цей висновок узгоджується з сучасними уявленнями про принципову можливість етерифікації карбоксильних груп полігалактуронової кислоти нейтральними полісахаридами [108].

Надлишок асимілятів може відкладатися не тільки у вигляді крохмалю, але й у вигляді структурних полісахаридів і лігніну [75], причому ретарданти і фітогормони протилежно діють на ці процеси. Зокрема, за дії ретарданту піксу відмічалось збільшення активності ферментів, що регулюють процес формування волокон бавовнику – глюкансинтетази і пероксидази, внаслідок чого прискорювався процес формування клітинних стінок [4]. Зворотні процеси – посилення активності ферментів, що руйнують полісахариди [75], значні зміни структури геміцелюлоз [192], співвідношення протопектин: розчинний пектин і деполімерізація пектинів [196], розщеплення глікопротеїнового комплексу серединних пластинок – відбуваються при дозріванні плодів і ягід [192]. З'ясовано, що пектинові олігомери, які вивільнюються внаслідок кислотного або ферментативного гідролізу, здатні ініціювати швидке прискорення синтезу етилену [270], а вивільнені із клітинних стінок олігосахариди ініціюють синтез інших ферментів, що руйнують полісахариди.

Таким чином, представлені в літературі результати досліджень свідчать, що різні групи ретардантів дозволяють покращити умови збирання та зберігання продукції, регулювати строки дозрівання і підвищувати якісні показники врожаю сільськогосподарських культур. Оптимізація продуктивності за дії рістрегулюючих речовин пов'язана зі змінами гормонального статусу. Разом з тим, отримані дані носять суперечливий характер, що зумовлює необхідність подальших досліджень проблеми.

Значним досягненням було створення етиленпродуценту – ретпролу [95]. Це загальновідомий карбід кальцію CaC_2 , простий за структурою і дешевий у

застосуванні. Встановлено, що з внесенням препарату в ґрунт у вологих умовах він розкладається з утворенням кінцевих продуктів гідроокису кальцію та ацетилену, який за участю азотфіксуючих мікроорганізмів відновлює утворюваний при гідролізі CaC_2 ацетилен в етилен. Останній надходить до вегетуючих рослин через коріння. Препарат проявляє високу ефективність на помідорах, огірках, картоплі, коноплях, кукурудзі та сої [95].

Для раціоналізації технології вирощування озимої пшениці шляхом заміни ССС було розроблено етиленпродуценти – іфоній та іфонілій. Це препарати з антисептичними властивостями і значно нижчими дозами використання. Так, ефективна доза хлорхолінхлориду для рослин пшениці становить 1300-4000 г/га, тоді як іфонію та іфонілію – 100-200 г/га. З врахуванням низької токсичності та ефективності малих доз використання припускається, що при заміні ССС і фунгіцидів на етиленпродуценти даного типу можна досягти підвищення ефективності і пестицидного розвантаження технології вирощування озимої пшениці [32]. Зниження токсичності та різкості запаху досягнуто заміною активного хлору ССС на «м'якші» антисептичні сірковмісні фторовані радикали. Досліджено, що при обробці рослин озимої пшениці іфонієм проявлявся середній ступінь грибкового ураження колоса. Оскільки препарат спочатку було запатентовано як рослинний фунгіцид, висунуто припущення, що збільшенню врожаю сприяють і фунгіцидні властивості іфонію [32].

Отже, аналіз літературних даних свідчить про різні шляхи реалізації рїстрегулюючого впливу препаратів з антигібереліновим механізмом дії на морфогенез та продукційний процес сільськогосподарських культур. У зв'язку з цим, з'ясування особливостей впливу різних за механізмом дії ретардантів на формування і функціонування донорно-акцепторної системи рослин є важливим теоретичним і практичним завданням.

РОЗДІЛ 2

УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДІВ, МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Агро-кліматичні умови проведення дослідів

Територія Вінницької області знаходиться в помірному поясі. Для помірно-континентального клімату Вінниччини характерні тривале, нежарке літо з достатньою кількістю вологи та порівняно м'яка зима. У теплі періоди клімат регіону визначається західними та північно-західними атлантичними повітряними масами, які насичені вологою. У холодну пору року на території відчутний вплив сибірського (азійського) антициклону з вітрами південних і південно-східних напрямків. Меншою мірою кліматичні умови області залежать від повітряних мас з Арктики та Середземномор'я [27, 100].

Територія Вінницької області за державним агрогрунтовим районуванням України поділяється на два агрогрунтові райони в північній та на п'ять у південній підпровінції правобережного Лісостепу. В області поширені чорноземи (42,1 %) та сірі лісові (50,5 %) ґрунти. Як правило, ґрунтоутворювальними породами є леси та лесоподібні суглинки [26].

На території регіону чітко виокремлюються чотири пори року. Середньорічні температури повітря коливаються від +7 °С на півночі до +9 °С на півдні Вінницької області. Середні амплітуди змін температури протягом року не перевищують 25 °С. Сума позитивних температур становить 2500-3000 °С. Середня тривалість зими становить 110 днів. Найхолодніший місяць року – січень. Під впливом континентальних повітряних мас в окремі дні місяця відмічається зниження температури до -32...-38 °С. В липні (найтеплішому місяці) року максимальна температура сягала +37 °С. Середньомісячна температура у зимові місяці становить -6...-4 °С, влітку – +18...20 °С [16, 100].

Взимку ґрунт промерзає на глибину до 55 см, середньомісячна температура на поверхні коливається близько -1,5...-7,7 °С. У літні місяці температура ґрунту підвищується до +21,5...23,6 °С [100].

Погодні умови у районах проведення досліджень представлені в таблиці 2.1.1. [253].

Таблиця 2.1.1.

Температура повітря та кількість атмосферних опадів у районі проведення досліджень за 2015-2017 р.р.

Рік	Показники	Місяць			
		травень	червень	липень	серпень
	Середні багаторічні опади, мм	48	88	85	79
	Багаторічна середньо-добова температура повітря, °С	14,2	17,2	19,4	18,4
2015	Середні місячні опади, мм	34,54	35,81	14,23	4,07
	Місячна середньо-добова температура повітря, °С	15,2	19,2	21,2	21,3
	Місячна максимальна добова температура повітря, °С	20,7	25,2	27,5	28,2
	Місячна мінімальна добова температура повітря, °С	9,5	13	14,8	14,1
2016	Середні місячні опади, мм	54,11	53,6	43,7	31,75
	Місячна середньо-добова температура повітря, °С	15,1	20,1	21,3	20,3
	Місячна максимальна добова температура повітря, °С	19,7	24,5	26,9	26,4
	Місячна мінімальна добова температура повітря, °С	9,2	14,4	15,2	13,2
2017	Середні місячні опади, мм	27,43	16,79	50,29	35,82
	Місячна середньо-добова температура повітря, °С	14,6	19,5	20,3	21,7
	Місячна максимальна добова температура повітря, °С	19,6	24,6	25,8	27,3
	Місячна мінімальна добова температура повітря, °С	8	13,1	14,2	15

Літературні дані свідчать, що урожай томатів залежить від багатьох чинників, насамперед від забезпеченості вологою, теплом, поживними речовинами, особливо у критичний період розвитку – від масового утворення плодів до першого масового збору [163].

Аналіз погодних умов травень-серпень місяць свідчить, що 2015 р. та 2017 р. були більш посушливими роками дослідження, оскільки місячна середньодобова температура повітря червня місяця була вищою у порівнянні з багаторічною середньодобовою температурою, при цьому кількість опадів у цей період була меншою і становила у 2015 році – 35,81 мм, а у 2017 році – 16,76 мм у порівнянні з середніми багаторічними опадами – 88 мм (табл. 2.1.1.). Найбільш оптимальним роком для росту та розвитку рослин томатів був 2016 рік, оскільки кількість опадів у червні місяці становила 53,6 мм проти середніх багаторічних – 88 мм.

2.2. Характеристика гібриду

Гібрид Солеросо – високоврожайний ультраранній гібрид томатів голландської селекції. Виробник – «Nunhems» (Bayer CropScience, Голландія). Вегетаційний період – 90-95 днів. Висота рослин до 50 см. Кущ – детермінантний, помірно розлогий. Плід – округлий, вагою 50-60 г, середньої щільності, формує до 6 насінневих камер, характеризується хорошими смаковими якостями. Незважаючи на невеликі розміри плодів гібрид має дуже високу врожайність (близько 100 т/га). Томати характеризуються дружнім дозріванням (кистями по 5-6 штук). Використовується для цілюплодного консервування, переробки на томатопродукти, а також для реалізації ранньої продукції на ринку. Гібрид толерантний до фузаріозу, вертицидезу, кладоспоріозу та стійкий до стресових умов вирощування. Рекомендовано вирощувати у закритому та відкритому ґрунті в регіонах з помірним та теплим кліматом [254].

2.3. Характеристика препаратів

Гіберелова кислота (ГК₃, C₁₉H₂₂O₆) – це терпеноїди з тетрациклічним гібереловим скелетом з 19 чи 20 С-атомів, часто з додатковим лактоновим кільцем. Природні фітогормони, що проявляють властивості регуляторів росту та індукторів природних захисних механізмів рослинної клітини і

використовуються в технологіях вирощування сільськогосподарських культур [7, 164].

Гібереліни є природними фітогормонами, вони присутні в усіх рослинах та раціоні рослиноїдних макро- та мікроорганізмів, їхній метаболізм проходить природним шляхом. 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. Не токсичні для водних організмів, не накопичуються у рослинах та навколишньому середовищі [164]. За даними EFSA [182], для гіберелової кислоти величина ADI (acceptable daily intake – допустимі норми споживання) = 0,68 мг/кг, обґрунтована із значення NOEL для щурів – 680 мг/кг у дослідженнях субхронічної токсичності та коефіцієнта запасу 1000 [256]. Проте, як вважають експерти ЕРА, в обґрунтуванні допустимої добової дози гіберелінів немає необхідності, оскільки при існуючих регламентах застосування препаратів на основі гіберелінів ризику перевищення залишкових кількостей гіберелінів у харчових продуктах вище рівня 1 ppm не очікується.

Тебуконазол – (C₁₆H₂₂ClN₃O)-RS)-1p-хлорфеніл-4,4-диметил-3-(1H-1,2,4-триазол-1-іл-метил)пентан-3-іл, триазолпохідний препарат. Виробник – фірма Bayer Crop Science AG (Німеччина). Прозора кристалічна речовина з молекулярною масою 307,8 Да, температура плавлення – 104,7 °С. Тиск пари (20 °С) – 1,7·10⁻³ гПа (1·10⁻³ мм.рт.ст.). Розчинність в органічних розчинниках (20 °С, в г/л): у гексані – 0,1-1, пропанолі – 50-100, толуолі – 50-100, в діхлорметані – 200-500. Розчинність у воді (20 °С) – 32 мг/л (0,032 %). Стійкий

до гідролізу [252].

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. 3 клас небезпеки. В рекомендованих нормах витрати препарат не токсичний для бджіл [35].

Завдяки добре вираженій рістрегулюючій дії використовується в усіх країнах Європи, як стандарт для вирощування озимого ріпаку. При використанні препарату на озимому ріпаку в осінній період в фазу 3-5 листків, в рослин припиняється наростання наземної маси. Одночасно з гальмуванням ростових процесів продовжується фотосинтез, що сприяє накопиченню асимілятів в кореневій частині та призводить до росту довгого і добре розгалуженого коріння, що покращує зимостійкість рослин. Застосування тебуконазолу, як фунгіциду весною забезпечує стійкість рослин проти вилягання та сприяє кращому формуванню бічних пагонів [141].

Тебуконазол забезпечує рівномірний акропетальний розподіл фунгіциду в середині листка рослини протягом тривалого періоду часу. Тебуконазол за 1-2 години проникає в рослину, тому він залишається ефективним навіть у випадку можливого дощу після застосування. Його використовують як профілактично, так і після ураження хворобою, оскільки він зберігає свою ефективність протягом декількох тижнів. Рекомендується застосування препарату в вигляді дрібнокрапельного обприскування з нормою витрати робочої рідини 300 л/га. Його можна використовувати в композиціях з багатьма гербіцидами, регуляторами росту, рідкими добривами, інсектицидами, а також з іншими контактними і системними фунгіцидами. Перед приготуванням робочого розчину слід перевірити його на змішуваність [255].

Застосовують як системний фунгіцид широкого спектру дії для боротьби з хворобами листя і колосків зернових (фузаріозом, септоріозом, іржею, борошнистою росою та іншими), сірою гниллю винограду, деякими захворюваннями сої, ріпаку, соняшнику, овочевих, плодкових кісточкових (препарат тебуконазол) при нормі витрати 125-1000 г/га методом

обприскування і протруювач насіння для боротьби з твердою сажкою, септоріозом зернових при нормі витрати 2-25 г/10 кг насіння. Має широкий спектр біологічної активності: профілактичне та лікувальне застосування, добре виражений стоп-ефект, тривалий захист листя, стебла та колоса від основних хвороб, добра змішуванність з іншими препаратами, відсутність фітотоксичності [252].

Есфон (етефон, етрел, 2-ХЕФК) – 65 %-й розчин дихлоретилфосфонової кислоти (ХЕФК, $C_2H_6ClO_3P$). Виробник – ООО «Агросинтез» (Росія). За механізмом дії есфон належить до етиленпродуцентів. Діюча речовина якого швидко проникає у рослину та розкладається в її тканинах з утворенням етилену. Етилен в свою чергу гальмує дію фітогормонів росту – гіберелінів і стимулює синтез твердих субстанцій (лігніну, пігментів, цукрів тощо). Змінюється динаміка накопичення біомаси рослини в бік плодів. Дія етиленпродуцентів суттєво залежить від температури повітря. Температурний діапазон повинний бути від +12 до +30 °С. Рекомендується використовувати максимальну дозу за температури нижче +16 °С. Стійкість до змивання набувається через 4-5 годин після обробки [13].

2-хлоретилфосфонова кислота – має молекулярну масу 144,5 Да та температуру плавлення 74-75 °С. Це тверда біла воскоподібна речовина. Гігроскопічна, добре розчинна у воді, етиловому та ізопропіловому спиртах, ацетоні, пропіленгліколі. У воді при рН вище 4,1-4,5 2-ХЕФК гідролізує на етилен, соляну і фосфонову кислоти. Слаборозчинна у неполярних розчинниках – бензолі, пропіленгліколі. Не розчиняється в керосині, не займається на повітрі. У розчині є несумісною з солями лужних металів. З аліфатичними та ароматичними спиртами легко утворює моно- та діефіри.

Володіє низькою токсичністю для теплокровних – 3 клас токсичності (малотоксичний) ЛД₅₀ для щурів при першому введенні становить 4220 мг\кг [30, 173, 272].

Використовується в якості регулятора росту рослин на багатьох сільськогосподарських культурах. Також рекомендується застосовувати для

підвищення урожайності, морозостійкості, прискорення дозрівання плодів та збільшення цукристості коренеплодів цукрових буряків [250]. З метою підвищення дружності та прискорення дозрівання плодів одноразове обприскування потрібно починати при дозріванні плодів до 20 %, при цьому кількість плодів, які почали буріти – не менше 50 %, так як зелені плоди можуть засохнути. Есфон сумісний з багатьма гербіцидами, інсектицидами, фунгіцидами, мікро- і макродобривами, за винятком препаратів на основі дитіокарбонатів, сірки, міді [251].

2.4. Методи дослідження

Рослини томатів вирощували в умовах відкритого ґрунту та у вегетаційних умовах. Мікропольові досліді проводили у спеціалізованому господарстві ФГ «Сольський» (2015-2017 р.р.) с. Вінницькі Хутори Вінницького району Вінницької області. Насіння томатів ультрараннього детермінантного гібриду томатів голландської селекції Солеросо на розсаду висівали у парники 02.03.2015 р., 05.03.2016 р. і 12.03.2017 р.. Розсаду висаджували 18.05.2015 р., 22.05.2016 р. та 27.05.2017 р. стрічковим способом за формулою $50+50+50 \times 50$. Внесення мінеральних добрив $N_{50}P_{40}K_{30}$. Площа ділянок 33 м^2 , повторність п'ятикратна. В умовах вегетаційного досліді рослини вирощували в посудинах місткістю 15 кг з живильною сумішшю ВНС. Вологість ґрунту підтримували на рівні 60 % від повної вологості. Повторюваність досліді – п'ятикратна. Обробка рослин здійснювалась за допомогою ранцевого обприскувача ОП-2 0,005 %-им розчином гібереліну (гіберелової кислоти, ГК₃), 0,025 %-им водним розчином тебуконазолу та 0,05 %-им розчином есфону (за діючою речовиною) одноразово у фазу бутонізації до повного змочування листків – 06.06.2015 р., 16.06.2016 р. та 29.06.2017 р.. Контрольні рослини обробляли водопровідною водою.

Фітометричні показники (висота рослин, кількість листків, маси сухої та сирої речовини органів та рослини в цілому, площі листкової поверхні) визначали на 20 рослинах кожні 10 днів. Для визначення мас сухої речовини

органів рослини фіксували рідким азотом, розчленовували, витримували в сушильній шафі протягом години при 105 °С, сушили 4 години при 85 °С, досушували на повітрі до повітряно-сухого стану.

Мезоструктурну організацію листка вивчали на кінець вегетації на фіксованому матеріалі [87]. Для консервації матеріалу застосовували суміш рівних частин етилового спирту, гліцерину, води з додаванням 1 % формаліну. Розміри окремих клітин хлоренхіми визначали на препаратах, одержаних методом часткової мацерації тканин листка [81]. Мацеруючим агентом було обрано 5%-ий розчин оцтової кислоти в соляній кислоті 2 моль/л. Для анатомічного аналізу відбирали листки та частини стебла середнього ярусу, які повністю закінчили ріст. Вивчення розмірів анатомічних елементів проводили за допомогою мікроскопа «Микмед-1» та окулярного мікрометра МОВ-1-15^X.

Вміст хлорофілів вимірювали у свіжому матеріалі спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-16 [15].

У фазу плодоношення визначали листковий індекс (ЛІ) як площу всіх зелених листків на одиницю поверхні ґрунту та хлорофільний індекс (ХІ) як добуток маси листків і вмісту сумарного хлорофілу в них [114].

Вміст суми цукрів, редуруючих цукрів та крохмалю у вегетативних органах та плодах визначали йодометричним методом за Починком [109]. Вміст фосфору визначали за утворенням фосфорно-молібденового комплексу з залізо-молібдатом амонію, калію – полум'яно-фотометричним методом [116], вміст загального азоту – за Кельдалем [109]. В зрілих плодах визначали показники якості продукції – вміст цукрів [109], аскорбінову кислоту [161] та загальну кислотність [29].

Препарати пектину виділяли шляхом екстракції з сухого матеріалу, який екстрагували 0,03 N HCl протягом години у співвідношенні 1:10 при температурі 80 °С. Отриману витяжку фільтрували, залишок промивали 0,03 N HCl. Отриманий екстракт осаджували трикратним об'ємом етилового спирту. Після декантації осад центрифугували, розчиняли у воді, переосаджували спиртом (трикратний об'єм), центрифугували, промивали ацетоном до

негативної реакції на йони хлору і сушили [82]. В отриманих препаратах визначали вміст загальних, вільних і етерифікованих карбоксильних груп [83]. Вміст геміцелюлоз визначали йодометричним методом, кількісний вміст пентозанів визначали колориметрично при довжині хвилі 610-660 нм за якісною реакцією з орциновим реактивом [109].

Статистичну обробку результатів здійснювали за допомогою комп'ютерної програми "Statistica-6". Достовірність різниці показників контролю і досліду визначали за t-критерієм Стьюдента. У таблицях і на рисунках наведено середньоарифметичні значення та їх стандартні похибки.

РОЗДІЛ 3

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦІЇ РОСТУ ТОМАТІВ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ ТА РЕТАРДАНТІВ РІЗНИХ ТИПІВ

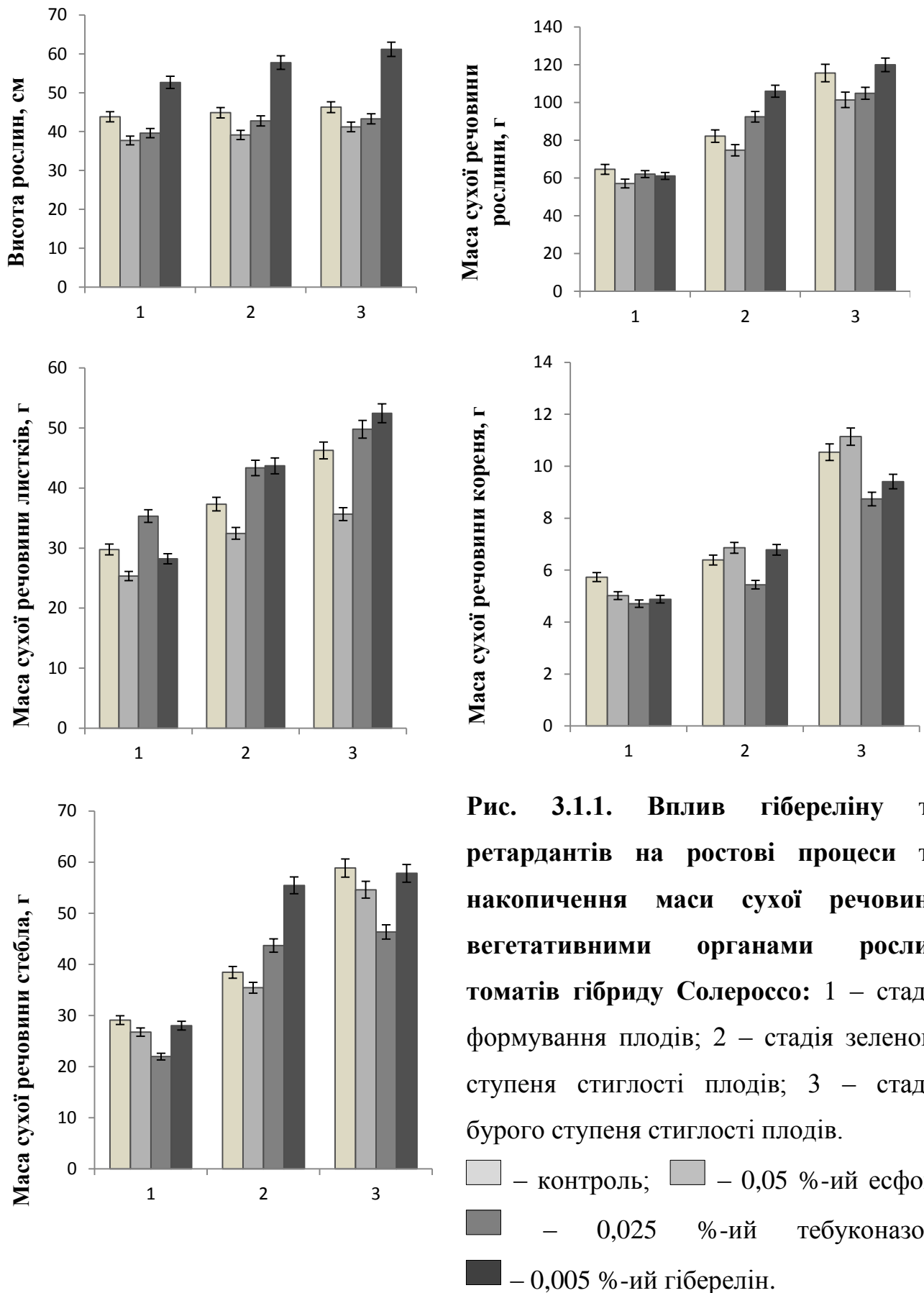
3.1. Зміни ростових характеристик томатів під впливом гібереліну та ретардантів

Можливість використання гібереліну і ретардантів для направленої регуляції росту, розвитку і обміну речовин показана на ряді культур [77, 157], однак питання особливостей анатомічної будови органів, співвідношення темпів наростання пагону і площі листкової поверхні при штучному стимулюванні та гальмуванні росту, як одного з центральних складових донорно-акцепторної системи, залишаються значною мірою невивченими.

Для регуляції росту та розвитку сільськогосподарських рослин у рослинництві широко застосовують ретарданти – представники четвертинних амонієвих солей [124, 213]. Разом з тим, у літературі представлені нечисельні дані про вплив триазолпохідних препаратів та етиленпродуцентів на морфогенез та фізіолого-біохімічні процеси овочевих культур [55].

Необхідність дослідження механізму дії цих груп препаратів пов'язана з тим, що представники триазолпохідних препаратів (уніказол, тебуконазол та інші) широко використовуються з практичною метою [71, 264], тоді як дія етиленпродуцентів, створених на основі 2-хлоретилфосфонової кислоти, реалізується через нативний продукт обміну речовин – етилен, що не несе токсикологічної й екологічної небезпеки на довкілля. Оскільки представники цих груп ретардантів є антигіберелінами, при аналізі ростової функції доцільно порівняти вплив цих препаратів з дією гібереліну.

Отримані нами результати дослідження свідчать, що гібереліни та застосовані в роботі ретарданти проявляють чітку рістрегулюючу дію на інтенсивність росту рослин. Під впливом гіберелінової кислоти (ГК₃) висота дослідних рослин суттєво збільшувалася, а за дії обох ретардантів зменшувалася у порівнянні з контролем (Рис. 3.1.1.).



Встановлено, що зміни інтенсивності ростових процесів за дії регуляторів росту супроводжуються перерозподілом співвідношення маси сухої речовини між органами рослини. Аналіз середніх даних за роки дослідження свідчить, що на стадії формування плодів (початок вегетації рослин) та стадії бурого ступеня стиглості відбувається зменшення сухої маси кореня і стебла дослідних рослин у порівнянні з контролем, однак у варіанті із застосуванням етиленпродуценту есфону на кінець вегетації маса сухої речовини кореня збільшується. На стадії зеленого ступеня стиглості збільшення маси сухої речовини кореня і стебла по варіантах досліду пов'язане з посиленням ростових процесів насаджень, за дії гібереліну наростання маси сухої речовини стебла відбувалося інтенсивніше. При цьому у стадію бурого ступеня стиглості плодів фази плодоношення за дії гібереліну та тебуконазолу маса сухої речовини листків була більшою, а за дії есфону достовірно меншою, ніж маса листків рослини контрольного варіанту. Так, на кінець вегетації даний показник у варіанті із застосуванням тебуконазолу становив $49,78 \pm 1,38$ г, за дії гібереліну – $52,45 \pm 1,58$ г, за дії есфону – $35,65 \pm 1,11$ г проти контролю – $46,26 \pm 1,48$ г.

Таким чином застосовані у роботі ретарданти і гіберелін впливали на накопичення сумарної маси сухої речовини вегетативними органами томатів. Аналіз даного показника свідчить, що на стадії бурого ступеня стиглості маса сухої речовини кореня, стебла та листків за дії триазолпохідного препарату тебуконазолу та етиленпродуценту есфону зменшувалася, тоді як за дії гібереліну була близька до контролю (рис.3.1.1.). Тоді як у порівнянні з сумарною масою сухої речовини вегетативних та генеративних органів під впливом триазолпохідного препарату тебуконазолу даний показник збільшувався і становив $261,94 \pm 7,33$ г проти контролю $247,19 \pm 7,31$ г, що пояснюється збільшенням відсотку масової частки плодів до вегетативних органів.

Нами встановлено, що зменшення маси рослини за дії 0,05 %-го есфону частково пов'язане з фітотоксичною дією препарату: відмічалось скручування листя, відпадання зав'язей, пожовтіння краю листка. Ознаки фітотоксичної дії

препарату проявлялися на ростових процесах та розвитку рослини 3 наступні тижні після обробки.

В окремих дослідженнях відмічалось, що застосування етиленпродуцентів в ювенільний період розвитку є недоцільним [13], саме через прояв десикантної дії, яку часто використовують у технології вирощування сільськогосподарських рослин [194]. Разом з тим, в окремих випадках застосування етиленпродуценту призводить до типового рістгальмуючого ефекту без ознак фітотоксичності, що супроводжується збільшенням врожайності сільськогосподарських культур, зокрема малини [75], що свідчить про необхідність детального вивчення цього питання.

Ключову роль у продукційному процесі сільськогосподарських культур відіграє листковий апарат, який виконує фотосинтетичну функцію [36]. Важливими показниками продукційного процесу є кількість листків на рослині, їх загальна площа, маса, особливості будови та тривалість життя. Відомо, що ріст листків відбувається завдяки активності їх маргінальної меристеми. Отримані результати свідчать про суттєвий вплив препаратів на формування листкового апарату рослин томатів (Рис. 3.1.2.).

Як видно з представлених результатів, у стадію формування і зеленого ступеня стиглості плодів найбільша кількість листків формувалася за дії есфону та тебуконазолу, що було викликано посиленням галуженням стебла за дії цих препаратів. Від стадії зеленого до бурого ступеня стиглості суттєво зростала кількість листків у варіанті із застосуванням гібереліну, що, на нашу думку, пояснюється загальним позитивним впливом фітогормону на ріст рослини.

Сповільнення ростових процесів супроводжується змінами у формуванні асиміляційної поверхні. Площа асиміляційної поверхні є однією з кардинальних складових при формуванні рівня забезпеченості рослинного організму пластичним матеріалом для ростових і дихальних процесів. Розміри асиміляційної поверхні протягом вегетації багато в чому визначають характер продукційного процесу та урожайність сільськогосподарських культур [38].

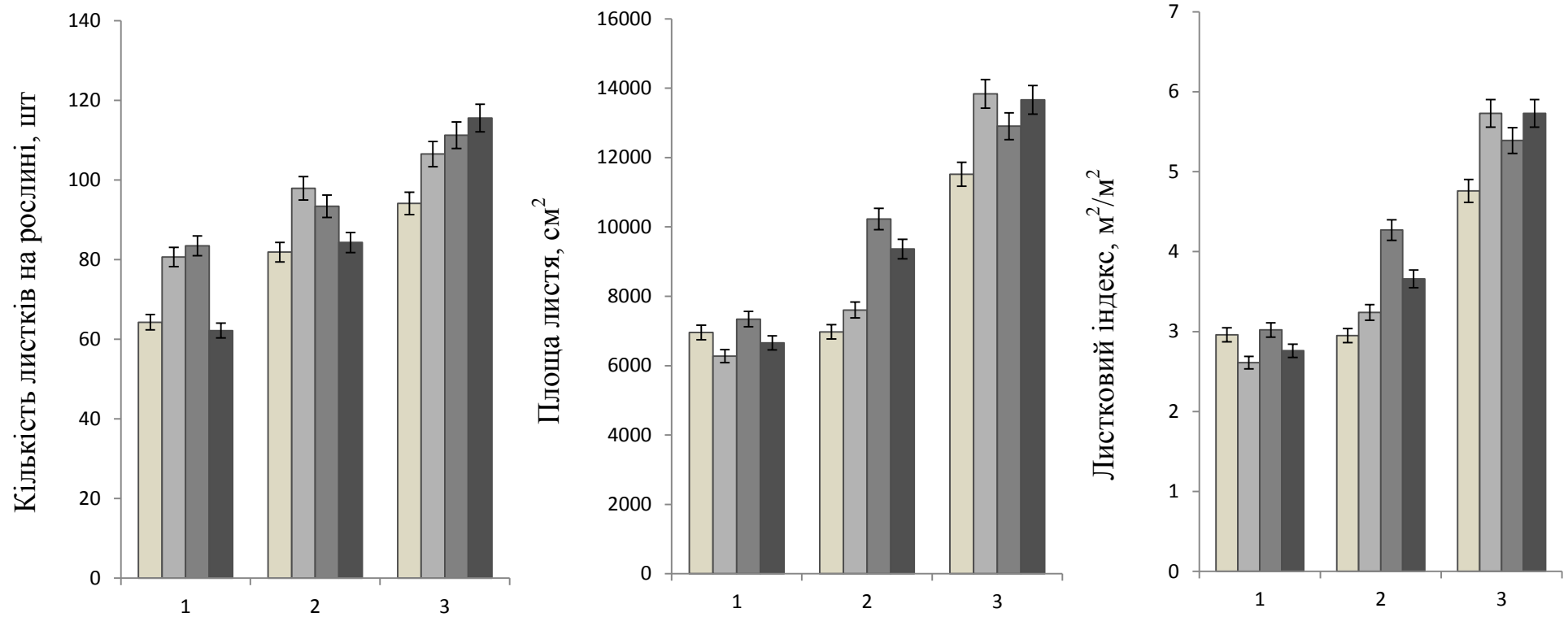


Рис. 3.1.2. Формування листкового апарату рослин томатів гібриду Солеросо за дії ретардантів та гібереліну (середні значення за 2015-2017 р.р.):

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

□ – контроль; □ – 0,05 %-ий есфон; □ – 0,025 %-ий тебуконазол; □ – 0,005 %-ий гіберелін.

Збільшення кількості листків супроводжується суттєвим зростанням площі листкової поверхні. У фазу формування та зеленого ступеня стиглості плодів максимальна площа листкової поверхні відмічалася у варіанті із застосуванням тебуконазолу та гібереліну. На стадії бурого ступеня стиглості відмічалася зростання площі листя у варіанті з есфоном внаслідок зняття симптомів фітотоксичності. Специфікою дії цього препарату було і те, що він впливав на тривалість окремих фаз розвитку рослини. Зокрема, за дії препарату посилювалося цвітіння кущів томатів у той час, коли в інших варіантах досліджу у рослин відбувався інтенсивний ріст та формування плодів.

Для загальної врожайності культури важливим ценотичним показником є листковий індекс, який характеризується площею листкової поверхні на одиницю площі насаджень [115].

Отримані нами дані свідчать, що за дії гібереліну та обох ретардантів листковий індекс достовірно зростав у порівнянні з контролем у період плодоношення (Рис. 3.1.2.).

Отже, за дії препаратів відмічалася зростання листкової поверхні як окремої рослини так і агроценозу в цілому. Це сприяє формуванню потужної асиміляційної поверхні та більш активному накопиченню маси сухої речовини, що є важливою передумовою підвищення врожайності культури.

Відомо, що регулятори росту здатні через зміни атрагувального потенціалу органів впливати на перерозподіл пластичних речовин між органами рослини. Нами встановлено, що за дії препаратів змінювалося співвідношення у накопиченні і розподілі мас органів рослини. Це є свідченням загальної перебудови донорно-акцепторної системи рослини за дії гібереліну і ретардантів (Рис. 3.1.3.).

Як видно з результатів дослідження, найбільша донорна сфера формувалася у варіанті з тебуконазолом, де відносна частка листків від загальної маси рослини була найбільшою протягом усього періоду карпогенезу (формування і ріст плодів). При цьому частка інших вегетативних органів була меншою, ніж в інших дослідних варіантах.

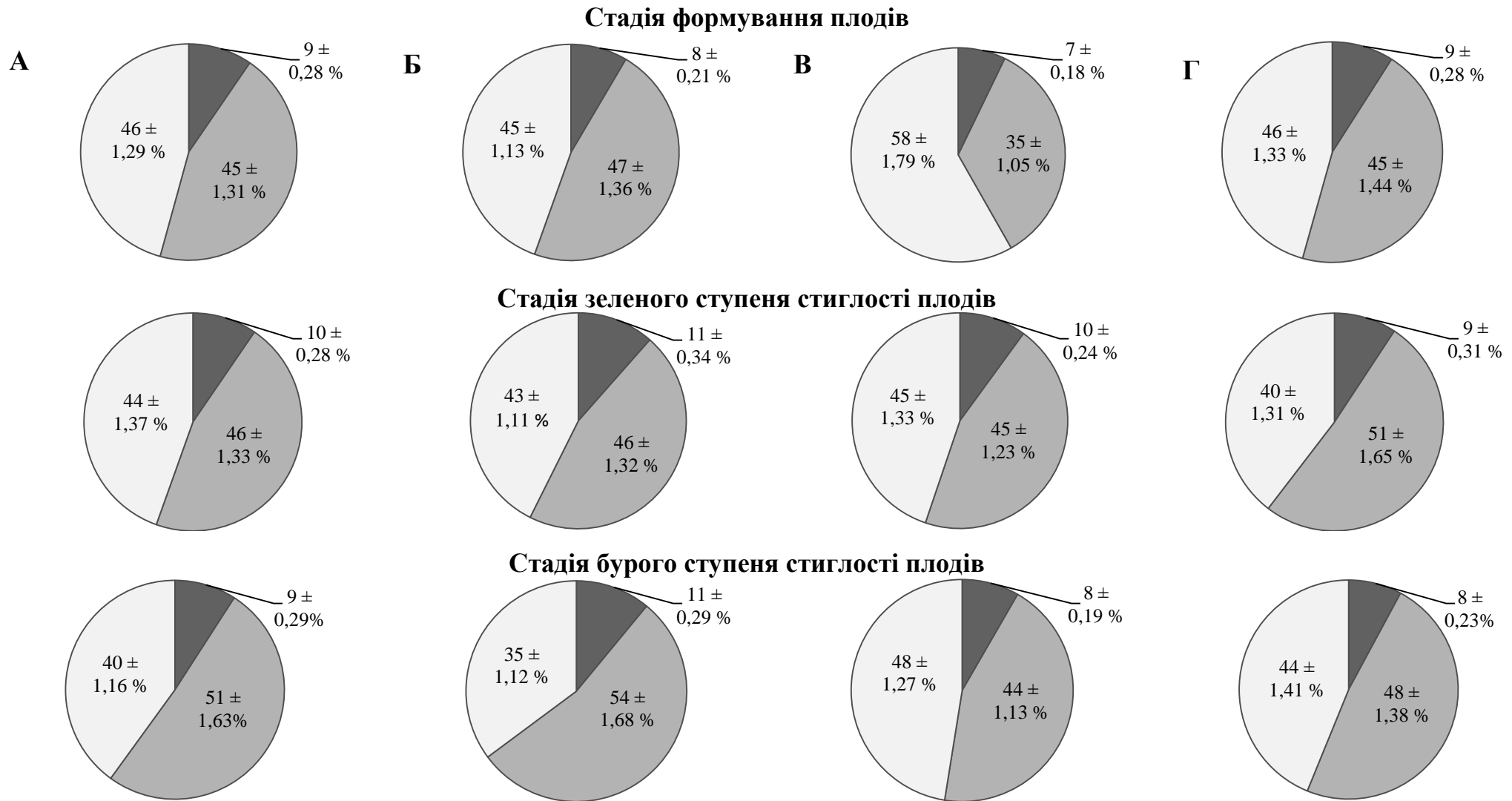


Рис. 3.1.3. Вплив ретардантів і гібереліну на розподіл мас сухої речовини вегетативних органів томатів гібриду Солероссо:
 А – контроль; Б – 0,05 %-ий есфон; В – 0,025 %-ий тебуконазол; Г – 0,005 %-ий гіберелін.
 ■ – корінь, ■ – стебло, □ – листя.

Таким чином, за дії гібереліну та тебуконазолу зростала донорна сфера рослини томатів внаслідок збільшення кількості листків та підвищення листкового індексу. Найбільш ефективним було застосування тебуконазолу, варіант з яким характеризувався максильною часткою маси листків від загальної маси рослини, що створює передумови для підвищення продуктивності культури.

3.2. Вплив гібереліну та ретардантів на анатомічну будову стебла та мезоструктурну організацію листка томатів

Важливою складовою оптимізації продукційного процесу сільськогосподарських рослин є регуляція донорно – акцепторних відносин, зокрема шляхом штучного перерозподілу потоків асимілятів до господарсько важливих органів (плодів, коренеплодів). Такого ефекту можна досягти через морфофізіологічні зміни – формування потужної листкової поверхні, ефективної мезоструктури, прискорення темпів формування фотосинтетичного апарату і продовження тривалості життя листків, як основного донору асимілятів [73, 131].

Основною властивістю гібереліну та ретардантів є здатність стимулювати або гальмувати ріст стебла у довжину, в основному, через вплив на субапикальну меристему, яка відповідає за формування та ріст стебла. При цьому вважається, що апікальна меристема продовжує нормально функціонувати, за рахунок чого листок не піддається суттєвому впливу і досягає нормальних розмірів [112]. У зв'язку з цим, доцільно встановити вплив цих препаратів на формування анатомічної організації культури томатів.

Антигіберелінові препарати широко застосовують на рослинах злакових культур з метою підвищення стійкості посівів до вилягання за рахунок посилення механічної міцності стебла. З'ясовано, що потовщення стінок соломини під впливом хлорхолінхлориду пов'язане із збільшенням розмірів шару склеренхіми, причому одні дослідники відмічали потовщення клітинних стінок склеренхімних волокон [3], інші – зменшення кінцевих розмірів

паренхімних, склеренхімних та епідермальних клітин під впливом ССС та етефону [79], або збільшення числа шарів клітин склеренхіми без змін розмірів окремих клітин [99].

Порівняльний аналіз дії гібереліну та ретардантів на анатомічну будову стебла томатів свідчить, що обробка препаратами призводила до змін у гістогенезі цього органу рослини (табл. 3.2.1.). Зокрема більш інтенсивний ріст рослини за дії гібереліну супроводжувався формуванням більш тонкого стебла внаслідок зменшення товщини кори, деревини, серцевини та епідермісу. Отримані результати свідчать, що за дії гібереліну більш розвиненими були тканини первинного походження: гіподерма і коленхіма. У цьому варіанті відмічалось формування більшої кількості судин в шарі деревини, однак ці елементи були більш дрібними, ніж у контролі. Аналогічні тенденції відмічалися і для серцевини пагона: лінійні розміри центральних паренхімних клітин та клітин перимедулярної зони були меншими у порівнянні з контролем.

Дія триазолпохідного препарату та етиленпродуценту на формування стебла була протилежною. Під впливом тебуконазолу відмічалось потовщення стебла в основному внаслідок збільшення товщини кори і серцевини. Аналогічні результати впливу триазолпохідних препаратів відмічали й інші дослідники [117, 139]. Разом з тим, за дії обох препаратів відмічалось формування більш тонкого шару деревини, хоча кількість судин ксилеми в шарі деревини була суттєво більшою, ніж у контролі та у варіанті із застосуванням гібереліну. Така невідповідність між товщиною шару деревини і кількістю судин ксилеми в ряді деревини пов'язана з тим, що препарати суттєво зменшували товщину судин. Подібні зміни анатомії пагона під впливом триазолпохідного препарату паклобутразолу та етиленпродуценту декстрелу були відмічені на рослинах озимого ріпаку, що сприяло посиленню механічної міцності стебла та створенню технологічних переваг при збиранні врожаю [62].

Отже, дія гібереліну та ретардантів найбільш суттєво впливала на функціонування латеральної меристеми при формування стебла, внаслідок чого найбільші зміни стосувалися формування ксилеми (табл. 3.2.1.).

Таблиця 3.2.1.

**Вплив ретардантів та гібереліну на анатомічну будову стебла томатів гібриду Солероссо
(середні значення за 2015 - 2017 р.р.)**

Показники	Контроль	0,05 %-ий есфон	0,025 %-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Товщина стебла, мкм	9619,34 ± 239,02	9285,56 ± 244,73	10064,73 ± 209,37	9239,18 ± 204,29
Товщина кори, мкм	448,79 ± 8,62	509,86 ± 6,98*	467,03 ± 5,67	393,67 ± 2,68*
Товщина деревини, мкм	864,28 ± 7,86	766,87 ± 8,18*	821,11 ± 8,09*	792,82 ± 5,13*
Товщина серцевини, мкм	6932,68 ± 203,61	6663,87 ± 211,88	7427,74 ± 179,44	6816,88 ± 185,98
Товщина епідермісу, мкм	30,26 ± 0,97	34,12 ± 1,07*	30,35 ± 0,97	24,67 ± 1,08*
Товщина гіподерми, мкм	35,99 ± 1,17	40,72 ± 1,31*	39,94 ± 1,04	35,21 ± 1,41
Товщина коленхіми, мкм	212,71 ± 8,19	272,41 ± 9,14*	251,49 ± 12,69*	242,94 ± 4,96*
Товщина оболонки клітин коленхіми, мкм	0,57 ± 0,01	0,71 ± 0,03*	0,55 ± 0,01	0,76 ± 0,02*
Діаметр клітин коленхіми, мкм	9,73 ± 0,14	11,78 ± 0,28*	9,31 ± 0,31	8,89 ± 0,27*
Кількість судин ксилеми в ряді деревини, шт.	13,21 ± 0,34	16,05 ± 0,34*	17,71 ± 0,36*	14,61 ± 0,49*
Діаметр судин ксилеми, мкм	81,47 ± 3,17	54,82 ± 1,67*	66,61 ± 2,83*	77,37 ± 2,56
Лінійні розміри центральних паренхімних клітин серцевини, мкм	207,33 ± 4,63	243,81 ± 7,81*	214,91 ± 6,63	184,24 ± 3,68*
Лінійні розміри паренхімних клітин перимедулярної зони, мкм	76,58 ± 2,07	83,58 ± 2,65	71,57 ± 2,08	68,41 ± 2,09*

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

Відомо, що фізіологічний стан листка знаходиться в тісній взаємодії з його структурними особливостями, що визначається в науковій літературі як «мезоструктура» [87]. Разом з тим, вивчення впливу синтетичних інгібіторів росту з антигібереліновим механізмом дії на фотосинтетичну функцію листка рідко проводиться за його мезоструктурними характеристиками [148].

Встановлено, що ретарданти інгібують ріст субапикальної меристеми, яка відповідальна за формування і ріст стебла [24, 73]. Однак при розробці загальної схеми дії ретардантів недостатньо вивченим залишається питання про особливості впливу ретардантів на маргінальні меристеми, функціонування яких визначає розміри і форму листка і, відповідно, загальну площу асиміляційної поверхні. В одних випадках відмічалось потовщення листкової пластинки рослин під впливом ретардантів внаслідок розростання епідермальних і мезофільних клітин [68, 126], в інших роботах відмічалось, що препарати або не впливали на загальну чисельність клітин на одиницю площі листка, або викликали збільшення числа клітин в мезофілі дослідних рослин [176]. Оскільки в ряді випадків зменшення площі і маси листових пластинок під впливом ретардантів не супроводжується зменшенням розмірів клітин мезофілу, можна припустити, що це пов'язане із зменшенням частоти антиклинальних поділів і загальним інгібуванням активності маргіналей [75].

Аналіз мезоструктурної організації листка свідчить, що зміни товщини листкової пластинки рослин за дії препаратів відбуваються за рахунок розростання фотосинтетичної тканини – хлоренхіми (табл. 3.2.2.). Так, обробка 0,025 %-им тебуконазолом та 0,005 %-им гібереліном зумовлює збільшення лінійних розмірів губчастої та об'єму клітин стовпчастої паренхіми – основної асиміляційної тканини листка. Аналогічне потовщення листків при використанні триазолпохідних препаратів внаслідок розростання хлоренхіми відмічалось й на інших культурах [21, 108, 156]. Проте, за дії 0,05 %-ого есфону ці показники були меншими від контролю, що дозволяє зробити висновок про зміни у характері діяльності маргінальної меристеми листка під впливом антигіберелінових препаратів.

Таблиця 3.2.2.

**Вплив гібереліну і ретардантів на мезоструктурну організацію листка томатів гібриду Солеросо
(середні значення за 2015 - 2017 р.р.)**

Показники	Контроль	0,05 %-ий есфон	0,025%-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Товщина листка, мкм	247,69 ± 7,43	198,46 ± 6,94*	272,35 ± 7,28*	264,46 ± 6,25
Товщина хлоренхіми, мкм	211,27 ± 6,74	168,06 ± 5,21*	227,77 ± 7,18	228,92 ± 6,35
Об'єм клітин стовпчастої паренхіми, мкм ³	46299,25 ± 1435,28	42279,95 ± 1310,68*	58613,09 ± 1817,01*	55750,79 ± 1512,05*
Довжина губчастих клітин, мкм	20,77 ± 0,44	22,31 ± 0,69	23,17 ± 0,75*	22,07 ± 0,36*
Ширина губчастих клітин, мкм	15,49 ± 0,48	14,07 ± 0,43	14,71 ± 0,45	15,15 ± 0,43
Товщина верхнього епідермісу, мкм	20,39 ± 0,59	16,49 ± 0,47*	24,61 ± 0,75*	18,33 ± 0,56
Товщина нижнього епідермісу, мкм	16,02 ± 0,46	13,92 ± 0,45*	19,98 ± 0,67*	17,22 ± 0,45
Кількість продихів на 1 мм ² абаксіальної поверхні листка, шт	27,23 ± 0,68	30,88 ± 0,98*	37,05 ± 1,19*	*41,11 ± 1,21*
Площа одного продиха, мкм ²	397,01 ± 10,91	391,87 ± 9,75	365,23 ± 9,68*	307,33 ± 10,25*
Продиховий індекс	0,35 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,39 ± 0,01*	0,41 ± 0,01*

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

Суттєві зміни відбулися і в епідермальній тканині листка. Аналіз результатів дослідження свідчить, що застосування триазолпохідного препарату призводило до збільшення товщини верхнього і нижнього епідермісів листка у порівнянні контролем. За дії есфону та гібереліну спостерігали протилежний ефект – товщина клітин епідермісу зменшувалася.

Відомо, що інгібітори та стимулятори росту впливають на кількість продихів на одиницю абаксіальної поверхні листка [24, 249]. У рослин маку олійного сорту Беркут [103] та картоплі сорту Невська [139] за дії хлормекватхлориду та триазолпохідних препаратів тебуконазолу та паклобутразолу відбувалося збільшення площі та кількості продихів, при цьому площа епідермальних клітин картоплі не змінювалася.

Проведені нами дослідження свідчать, що у всіх варіантах дослідних рослин збільшувалась кількість продихів на одиницю площі листка, при цьому площа одного продиху зменшувалася. Підрахунок продихового індексу, який характеризує відношення кількості продихів до загальної кількості клітин епідермісу на одній і тій самій площі свідчить, що за дії тебуконазолу та гібереліну даний показник збільшувався, а за дії есфону був близьким до контролю. На нашу думку, така анатомічна складова функціонування фотосинтетичного апарату може впливати на інтенсивність транспіраційних процесів.

Обговорюючи отримані результати, можна констатувати, що зростання донорного потенціалу листків за дії стимулятора ростових процесів гібереліну відбувалося внаслідок посилення лінійного росту, що супроводжувалося новоутворенням нових листків. Тоді як застосування тебуконазолу та есфону, антигіберелінових препаратів, призводило до збільшення кількості листків та площі листової поверхні за рахунок інгібування лінійного росту і посиленого галуження стебла.

Отримані нами дані по вивченню особливостей морфогенезу рослин томатів за дії гібереліну та антигіберелінових препаратів свідчать про суттєві зміни у гістогенезі та формуванні листового апарату рослини. Зокрема, за дії

гібереліну та ретардантів відмічалось достовірне збільшення кількості листків, їх маси та загальної листкової поверхні внаслідок загальної стимуляції росту під впливом фітогормону та посиленого галуження стебла за дії триазолпохідного препарату та етиленпродуценту. За дії гібереліну та тебуконазолу відбувалася оптимізація мезоструктури листків рослини томатів, при цьому застосування тебуконазолу було більш ефективним. Застосування есфону призводило до погіршення анатомічних характеристик листка у порівнянні з контролем.

Отже, застосування 0,025 %-ого тебуконазолу та 0,005 %-ої гіберелової кислоти призводило до формування більш потужної донорної сфери рослини, ніж у контролі, що є важливою передумовою підвищення врожайності культури. Найбільш ефективним було застосування триазолпохідного препарату тебуконазолу.

РОЗДІЛ 4
СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ
ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ТА ТРОФІЧНЕ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ
МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН ТОМАТІВ ЗА ДІЇ ГІБЕРЕЛІНУ ТА
РЕТАРДАНТІВ РІЗНИХ ТИПІВ

4.1. Формування фотосинтетичного апарату, накопичення і перерозподіл асимілятів між органами рослин томатів за дії регуляторів росту

Регуляція донорно-акцепторної системи рослини за допомогою фітогормонів або модифікаторів їх дії відкриває перспективи штучного перерозподілу асимілятів (продуктів фотосинтезу) до господарсько цінних органів, що відіграє важливу роль у підвищенні продуктивності сільськогосподарських культур [174]. Відомо, що у рослин регуляція донорно-акцепторних відносин визначається системою прямих і зворотних зв'язків [269], де процеси фотосинтезу слугують основним донором, а процеси росту, відкладання речовин у запас, зони активного метаболізму – акцепторами асимілятів [107, 143, 195].

Формування листової поверхні є одним із центральних факторів, що визначають продуктивність рослин. Результати наших досліджень по вивченню морфогенезу рослин томатів під впливом різних за механізмом дії регуляторів росту свідчать, що збільшення кількості листків, їх маси та площі листової поверхні супроводжується зміною важливих показників, які характеризують потенціальну продуктивність одиниці поверхні листка: показника поверхневої щільності листка, вмісту хлорофілу та чистої продуктивності фотосинтезу.

Відомо, що позитивна кореляція між інтенсивністю фотосинтезу і показником питомої маси листка (ПМЛ), який характеризує відношення маси сухої речовини листка до площі листка, пояснюється збільшенням концентрації основних структурних елементів (клітин хлоренхіми, хлоропластів) і фотосинтетичних пігментів, при безпосередній участі яких здійснюється асиміляція CO₂ [23].

Отримані нами результати дослідження свідчать, що по всіх варіантах

досліді протягом періоду формування плодів відбувається поступове збільшення показника питомої маси листка (табл. 4.1.1.). Саме у варіанті з використанням тебуконазолу листки томатів характеризувалися найбільш високим значенням цього показника. Це добре корелює з результатами мезоструктурних характеристик оброблених триазолпохідним препаратом рослин, де на кінець вегетації товщина листка була найбільшою. За дії гібереліну максимальне значення цього чинника відмічалось в кінці вегетації на стадії бурого ступеня стиглості плодів, тоді як під впливом есфону показник ПМЛ протягом усього періоду вегетації був найменшим, що також корелює з товщиною листкової пластинки дослідних варіантів (табл. 3.2.2.).

Аналіз літературних даних свідчить про те, що вплив ретардантів визначається дозою препарату, специфікою його дії та погодними умовами [75]. Ряд дослідників спостерігали збільшення вмісту хлорофілів під впливом паклобутразолу та декстрелу в листках рослин картоплі [139], за дії фолікуру в листках маку олійного [103]. В інших роботах відмічалось зменшення вмісту хлорофілів у листках томатів за дії дигідрелу та хлорхолінхлориду внаслідок негативного впливу ретардантів на тилакоїди хлоропластів та зменшення накопичення в листках хлорофілу «*a*» [14]. В основі зменшення вмісту хлорофілу в листках малини за дії кампозану М та декстрелу може лежати часткова руйнація хлоропластів [75] або збільшення активності хлорофілази у початковий після обробки рослин період [14, 25].

У літературі висловлене припущення, що під впливом етиленпродуцентів зменшується вміст хлорофілів у листках томатів за рахунок перетворення хлорофілу «*a*» у феофітин при закисленні середовища продуктами розпаду похідних сполук 2-хлоретилфосфонової кислоти [75]. Одержані нами дані свідчать, що обробка препаратами, в тому числі й обробка етиленпродуцентом есфоном, не призводить до суттєвих змін у вмісті хлорофілів, даний показник на стадії формування плодів був близьким до контролю (табл. 4.1.1.). Однак слід відмітити, що на кінець вегетації за дії і ретардантів, і гібереліну вміст хлорофілу в листках залишався більш високим у порівнянні з контролем.

Таблиця 4.1.1.

**Вплив гібереліну і ретардантів на анатомо-фізіологічні показники
листяного апарату рослин томатів гібриду Солеросо**

Період вегетації	Показники	контроль	0,05 %-ий есфон	0,025 %-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Стадія формування плодів	Питома маса листка, мг/см ²	1,79±0,06	1,78±0,03	2,12±0,05*	1,71±0,03
	Вміст суми хлорофілів (a+b), % на масу сирої речовини	0,72±0,022	0,72±0,021	0,74±0,021	0,71±0,020
	Хлорофільний індекс, г/м ²	1,92±0,05	1,79±0,05	2,79±0,09*	1,82±0,05
	Чиста продуктивність фотосинтезу, г/(м ² ·доба)	6,41±0,16	4,70±0,12*	10,83±0,43*	6,37±0,18
Стадія зеленого ступеня стиглості плодів	Питома маса листка, мг/см ²	2,88±0,09	2,22±0,07*	2,93±0,07	2,74±0,08
	Вміст суми хлорофілів (a+b), % на масу сирої речовини	0,71±0,011	0,73±0,012	0,76±0,021*	0,77±0,021*
	Хлорофільний індекс, г/м ²	2,01±0,06	1,79±0,04*	2,23±0,07*	2,06±0,06
	Чиста продуктивність фотосинтезу, г/(м ² ·доба)	7,32±0,17	7,23±0,19	8,29±0,31*	9,52±0,27*
Стадія бурого ступеня стиглості плодів	Питома маса листка, мг/см ²	3,57±0,08	2,92±0,08*	4,54±0,13*	4,34±0,12*
	Вміст суми хлорофілів (a+b), % на масу сирої речовини	0,54±0,011	0,79±0,022*	0,71±0,021*	0,71±0,021*
	Хлорофільний індекс, г/м ²	1,54±0,04	1,49±0,04	2,13±0,06*	1,62±0,06
	Чиста продуктивність фотосинтезу, г/(м ² ·доба)	6,54±0,19	4,41±0,11*	9,36±0,21*	6,44±0,11

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

Подібний вплив ретардантів на вміст хлорофілу був отриманий на рослинах малини при вивченні активності хлорофілази [75].

Одним із важливих ценологічних показників, пов'язаних з поліпшенням фотосинтетичної продуктивності насаджень є значення хлорофільного індексу. Зміни у накопиченні хлорофілів та суттєві морфологічні зміни листкового апарату за дії препаратів призводять до суттєвих відмінностей у хлорофільному індексі рослин по варіантах досліду (табл. 4.1.1.). Отримані нами дані свідчать, що за дії тебуконазолу та гібереліну даний показник був більш високими, а за дії есфону більш низьким у порівнянні з контролем впродовж періоду плодоношення.

Відомо, що показник чистої продуктивності фотосинтезу характеризується фотосинтетичною продуктивністю одиниці поверхні листка. Аналіз отриманих даних свідчить, що найбільш високим цей показник був у варіанті із застосуванням тебуконазолу та гібереліну, а за дії есфону більш низьким у порівнянні з контролем (табл. 4.1.1.). На нашу думку, суттєве збільшення показника чистої продуктивності фотосинтезу разом із збільшенням площі листкової поверхні за дії тебуконазолу та гібереліну створює передумови для підвищення валової фотосинтетичної продуктивності культури та накопичення більшої кількості фотоасимілятів у рослині.

Відомо, що частина асимілятів може тимчасово депонуватися в органах запасу з наступною реутилізацією на процеси карпогенезу. При цьому, депонувальні можливості вегетативних органів рослини за дії фітогормонів та синтетичних регуляторів росту вивчені недостатньо. На нашу думку, для оцінки депонувальної потужності вегетативних органів по варіантах досліду доцільним є визначення динаміки та співвідношення вмісту неструктурних вуглеводів в органах рослини на різних етапах формування плоду. Отримані нами результати свідчать, що в період росту плодів внаслідок формування більш потужної донорної активності листкового апарату під впливом регуляторів росту у вегетативних органах рослин – коренях, стеблах та листках вміст суми неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль) був більш високим,

ніж у контролі (рис. 4.1.1.). Очевидно, це є наслідком посиленої фотосинтетичної роботи листкового апарату дослідних рослин. Найвищий вміст вуглеводів в усі стадії періоду плодоношення відмічався саме у стеблах рослин томатів, що свідчить про потужні депонувальні можливості цього вегетативного органу. При цьому вміст суми цукрів і крохмалю у коренях, стеблах та листках рослин за дії тебуконазолу та гібереліну був найвищим в усіх органах рослини протягом усієї фази плодоношення. На нашу думку це є свідченням того, що в цей період рослина надмірно забезпечена асимільованими цукрами і використовує їх не лише для росту і формування плодів, але й для створення резерву вуглеводів, який депонується у вегетативних органах з наступним використанням їх на етапі переходу від стадії зеленого до бурого плоду.

Відомо, що атрагувальний фактор впливає на концентрацію метаболітів, які знаходяться в хлоропласті або навколопластидному просторі і які здійснюють ефекторний вплив на ферменти фотосинтезу («feed back – механізм»), регулюючи співвідношення швидкостей синтезу і транспорту речовин з фототрофної клітини. Сахарозофосфатсинтетаза є ключевим ферментом, який відкриває шлях для транспорту та розподілу асимілятів у рослині [78]. Причому активність ферменту інгібується надлишком сахарози на 20-40 %, тому при підвищенні концентрації сахарози в зоні біосинтезу, її новоутворення уповільнюється до тих пір, поки надлишок сахарози не буде використано в самій клітині. Цей простий, але радикальний механізм регуляції забезпечує баланс між первинним синтезом транспортної сахарози і потребою в ній рослини. Таким чином, накопичення продуктів фотосинтезу в хлоропласті і клітині внаслідок зменшення їх відтоку до атрагувальних центрів значною мірою регулює активність фотосинтетичного апарату.

Накопичення крохмалю в пластидах до певної величини суттєво не впливає на фотосинтез, однак збільшення його концентрації при змінах рівнів донорно-акцепторних відносин рослини пригнічує фіксацію CO_2 та блокує активність фотосинтетичних ферментів [88].

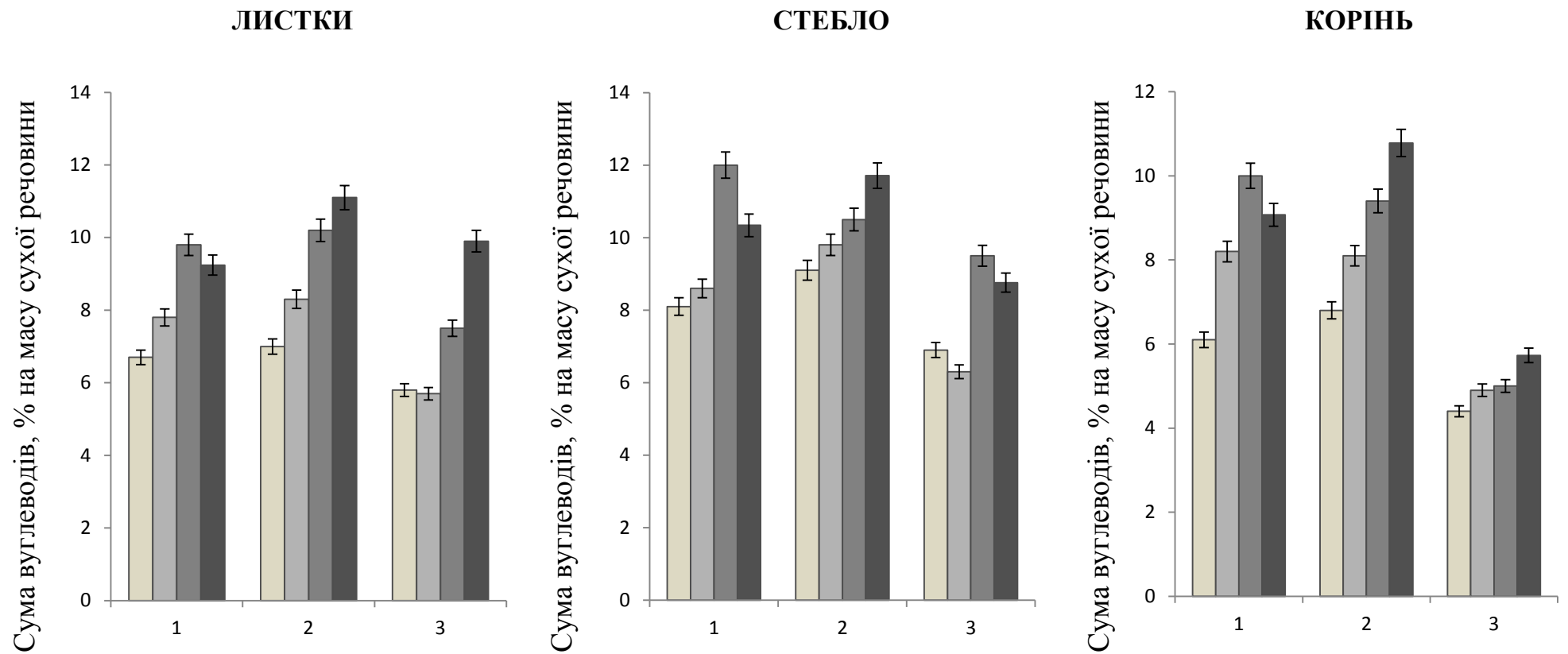


Рис. 4.1.1. Дія регуляторів росту на вміст суми неструктурних вуглеводів у вегетативних органах рослин томатів гібриду Солеросо (% на масу сухої речовини): 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів. – контроль; – 0,05 %-ий есфон; – 0,025 %-ий тебуконазол; – 0,005 %-ий гіберелін.

Аналіз динаміки вмісту суми цукрів і крохмалю у вегетативних органах рослин томатів свідчить, що протягом періоду плодоношення інтенсивність використання вуглеводів і крохмалю була різною (рис. 4.1.2.). Зменшення вмісту суми цукрів у вегетативних органах дослідних рослин починаючи від стадії зеленого ступеня стиглості плодів, може бути пояснене більш інтенсивною полімеризацією надлишком цукрів та утворенням запасного вуглеводу – крохмалю, вміст якого у цю фазу ще збільшувався. На момент завершення росту плодів (бурий ступінь стиглості) вміст цукрів і крохмалю у вегетативних органах суттєво знижується. На нашу думку, це є результатом зменшення атрагувальної здатності акцепторних зон внаслідок повного припинення процесів росту плодів та переходом їх до остаточного дозрівання, що призводить до уповільнення фотосинтетичної фіксації вуглекислого газу в донорній сфері, зменшення частки транспортних форм (сахарози) та відтоку асимілятів із листків на потреби карпогенезу.

Аналіз вмісту різних форм вуглеводів в органах томатів свідчить, що протягом усього періоду плодоношення (від стадії формування плодів до стадії бурого ступеня стиглості) вміст відновлюючих цукрів у коренях та стеблах дослідних рослин томатів зменшувався (табл. 4.1.2.). Разом з тим, на відміну від інших вегетативних органів, відмічалася наступна чітка закономірність для листків. Від стадії зеленого ступеня стиглості, коли плід вже був повністю сформований і ростові процеси припиненні, і до стадії бурого ступеня стиглості відмічалася не зменшення, а зростання вмісту відновлюючих цукрів і більш суттєве зменшення вмісту сахарози у листках дослідних рослин у порівнянні з контролем. Оскільки саме сахароза є основною транспортною формою вуглеводів у рослині, це дає підстави припустити, що транспорт цукрів з листків до плодів припиняється раніше, ніж з коренів і стебла, наслідком чого є зростання вмісту редуруючих цукрів.

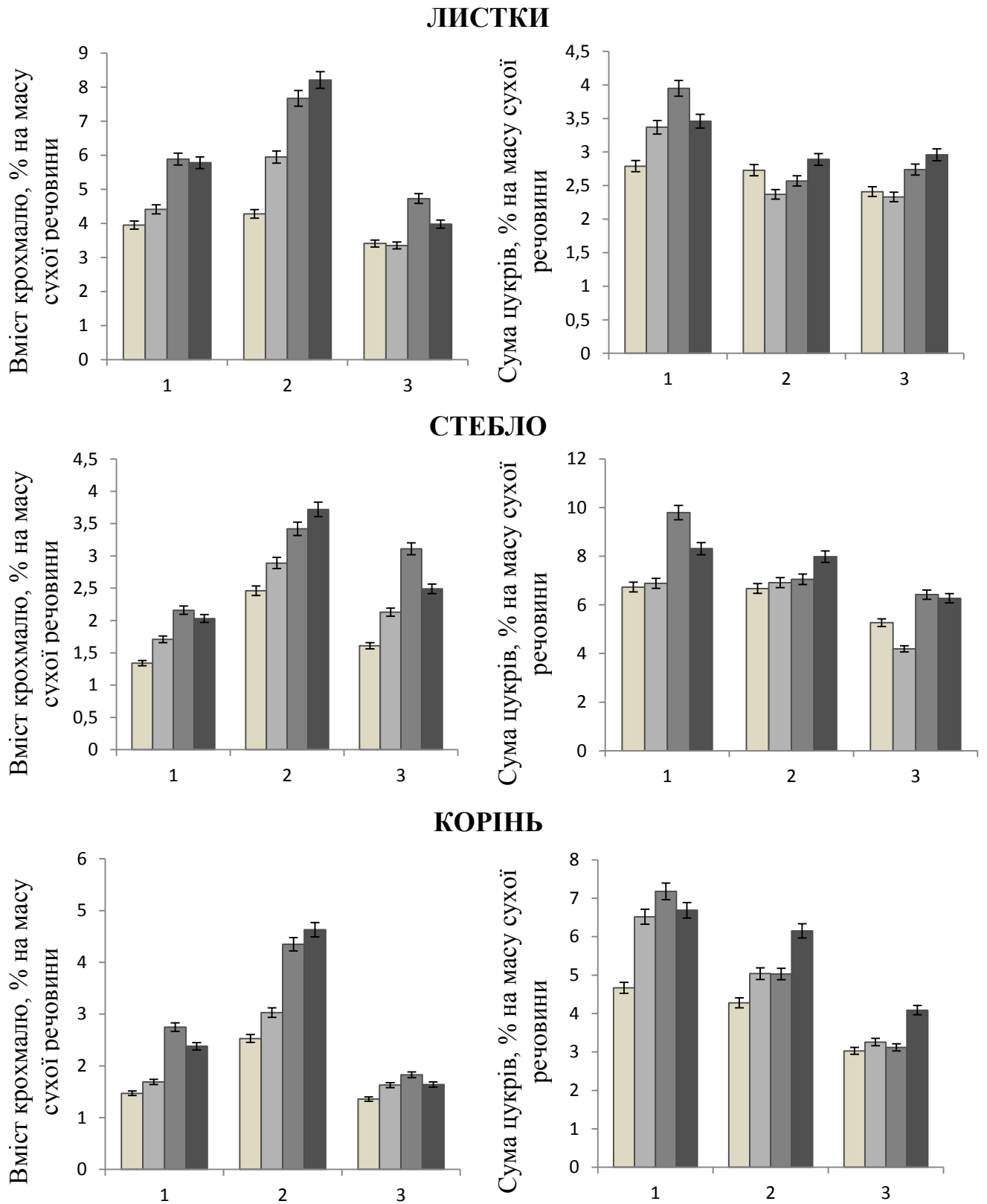


Рис. 4.1.2. Дія регуляторів росту на вміст цукрів і крохмалю у вегетативних органах рослин томатів гібриду Солеросо у фазу плодоношення: 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів. □ – контроль; □ – 0,05 %-ий есфон; □ – 0,025 %-ий тебуконазол; □ – 0,005 %-ий гіберелін.

Таблиця 4.1.2.

**Вплив гібереліну та ретардантів на вміст різних форм вуглеводів у вегетативних органах томатів,
% на масу сухої речовини (середні значення за 2015-2017 р.р.)**

Показники		контроль	0,05 %-ий есфон	0,025 %-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Стадія формування плодів					
корінь	відновлюючі цукри, %	3,12±0,04	5,05±0,12*	5,32±0,09*	4,48±0,08*
	сахароза, %	1,48±0,02	2,39±0,07*	1,78±0,01*	2,11±0,04*
стебло	відновлюючі цукри, %	4,99±0,09	5,31±0,21	7,25±0,13*	6,22±0,27*
	сахароза, %	1,68±0,02	1,79±0,02*	2,71±0,03*	2,25±0,05*
листя	відновлюючі цукри, %	1,86±0,04	2,04±0,07*	2,41±0,03*	2,28±0,06*
	сахароза, %	0,89±0,02	1,39±0,02*	1,59±0,02*	1,22±0,02*
Стадія зеленого ступеня стиглості плодів					
корінь	відновлюючі цукри, %	2,29±0,04	3,61±0,04*	3,43±0,07*	3,73 ±0,09*
	сахароза, %	1,88±0,01	1,38±0,02*	1,52±0,02*	2,36 ±0,04*
стебло	відновлюючі цукри, %	4,24±0,09	4,77±0,17*	4,93±0,16*	5,78±0,17*
	сахароза, %	2,32±0,02	2,07±0,08*	2,13±0,09	2,16±0,05*
листя	відновлюючі цукри, %	1,96±0,04	1,37±0,04*	1,81±0,05*	1,74±0,02*
	сахароза, %	0,79±0,02	1,02±0,02*	0,82±0,02	1,15±0,01*
Стадія бурого ступеня стиглості плодів					
корінь	відновлюючі цукри, %	1,71±0,02	2,26±0,08*	2,29±0,03*	2,87±0,05*
	сахароза, %	0,87±0,01	1,02±0,05*	0,79±0,01*	1,16±0,02*
стебло	відновлюючі цукри, %	3,64±0,02	3,05±0,11*	4,87±0,09*	4,99±0,14*
	сахароза, %	1,55±0,01	1,15±0,04*	1,64±0,04*	1,43±0,02*
листя	відновлюючі цукри, %	1,94±0,06	1,65±0,02*	2,32±0,05*	2,36±0,07*
	сахароза, %	0,47±0,01	0,59±0,01	0,39±0,01*	0,51±0,01*

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

Отже, застосування гібереліну та ретардантів призводить до більш інтенсивного накопичення неструктурних вуглеводів (цукрів і крохмалю) у вегетативних органах дослідних рослин томатів з наступною активною реутилізацією цих речовин на потреби формування і росту плодів. Депоновані у коренях, стеблах і листках вуглеводи використовуються з різною інтенсивністю, а саме використання цукрів з листків припиняється раніше ніж з коренів і стебла рослин томатів.

4.2. Перерозподіл азоту, фосфору і калію між вегетативними органами рослин томатів за дії гібереліну та ретардантів

Основні закономірності фотосинтетичних процесів і перерозподілу потоків асимілятів по рослині при зміні інтенсивності росту окремих органів достатньо вивчені в межах концепції функціонування донорно-акцепторної системи рослини [73, 143, 174]. Однак особливості надходження елементів мінерального живлення та їх перерозподілу по органах рослини за дії гібереліну та ретардантів у зв'язку з продуктивністю культури системно не вивчалось.

Ефективне регулювання співвідношень елементів мінерального живлення є необхідною умовою нормального росту і розвитку рослин. У літературі є достатньо даних про те, що існує чітка залежність між інтенсивністю росту, фотосинтезу й азотним живленням рослини. Спостерігалася позитивна кореляція між вмістом білкового азоту та інтенсивністю фотосинтезу [103] і дихання рослин [17], а також перерозподіл білкового азоту протягом вегетації з вегетативних у генеративні органи рослини [19], з чим пов'язують зміни інтенсивності фотосинтезу і дихання органів в онтогенезі [18].

Динаміка вмісту і розподілу азотних сполук достатньо повно вивчена на ягідних культурах за дії хлорхолінхлориду. Виявлено, що під впливом препарату в листках і стеблах малини та агрусу вміст загального і білкового азоту збільшувався, а в листках суниць і стеблах малини, навпроти, відмічалось зменшення небілкового азоту. Це, при загальному зростанні вмісту азоту слід,

очевидно, пояснювати інтенсивним використанням цієї фракції на утворення білка [75].

Висловлене припущення, що вплив хлорхолінхлориду на азотний обмін рослини реалізується не тільки через регуляцію активності синтезу амінокислот і білків, як відмічалось у ряді досліджень [34], але й через зміну донорно-акцепторних відносин рослини внаслідок впливу на формування і функціонування атрагувальних азотисті сполуки центрів. Так, при збільшенні навантаження урожаєм кущів малини під впливом хлорхолінхлориду у другій половині вегетації посилювався відток вільних амінокислот з вегетативних органів у наростаючі ягоди. У рослин чорноплідної горобини, внаслідок виникаючої при дії ретарданту дрібноплідності, відбувалося збільшення у порівнянні до контролю вмісту вільних амінокислот у вегетативних органах при одночасному зменшенню їх вмісту у плодах [75].

З літературних джерел відомо, що антигіберелінові препарати по-різному впливали на накопичення азоту бобовими рослинами. Встановлено, що при застосуванні ретардантів зменшення активності нітратредуктази – ключового ферменту асиміляції азоту, який здійснює першу реакцію перетворення нітрату до нітриту, у вегетативних органах сої в період масового формування бобів компенсувалося підвищеною активністю нітрогеназного комплексу. Так, у листках та стеблах сої за дії штамів *Bradyrhizobium japonicum* та ретардантів хлормекватхлориду і декстрелу відбувалося зростання вмісту азотистих сполук у фазу цвітіння та фазу масового формування бобів і різке його зменшення у фазу зеленого бобу внаслідок їх використання на потреби карпогенезу [21].

Аналіз динаміки вмісту загального азоту у вегетативних органах рослин томатів за дії регуляторів росту свідчить про суттєві відмінності у накопиченні та перерозподілі цього елемента живлення по варіантах досліджу. Як видно з отриманих результатів (рис. 4.2.1.), застосування препаратів мало впливало на вміст азоту в коренях рослин. Більш чіткими були коливання цього показника у стеблах томатів, зокрема за дії гібереліну та ретардантів відмічалось суттєве зменшення вмісту азотистих сполук від стадії формування плодів до стадії

зеленого ступеня стиглості плоду. На нашу думку таке зменшення вмісту елемента не можна пояснити біорозбавленням, оскільки у період росту і формування плодів вегетативний ріст томатів суттєво уповільнюється. У зв'язку з цим, такі зміни у вмісті елемента за дії препаратів у порівнянні з контролем визначаються відтоком сполук азоту із стебла на процеси росту плодів.

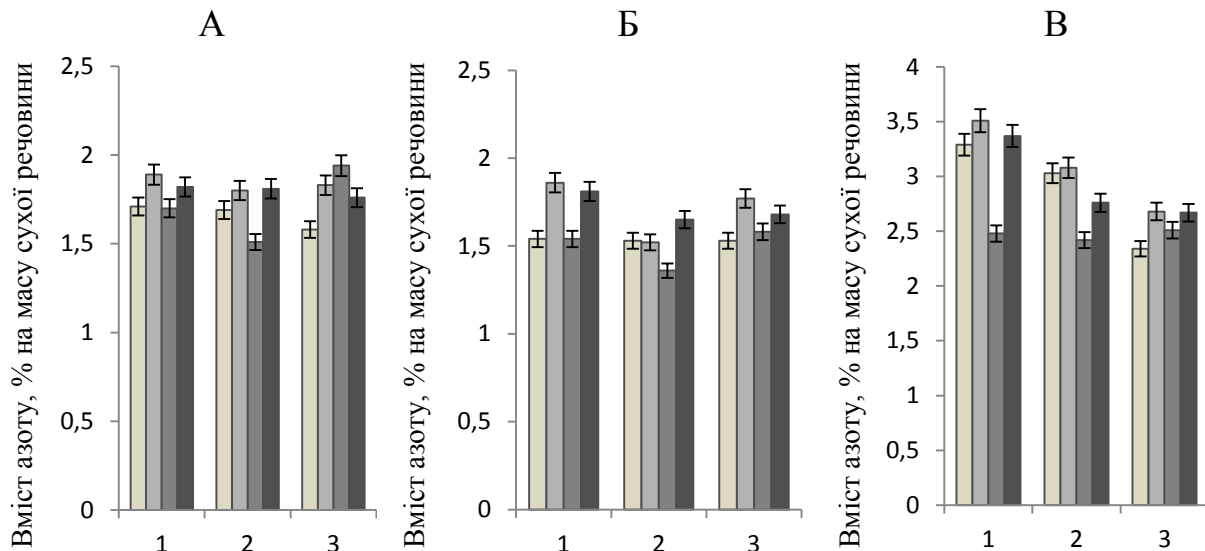


Рис. 4.2.1. Вплив гібереліну і ретардантів на вміст азоту у вегетативних органах рослин томатів: 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів. А – корінь, Б – стебло, В – листки. – контроль; – 0,05 %-ий есфон; – 0,025 %-ий тебуконазол; – 0,005 %-ий гіберелін.

Як свідчать отримані дані, основним донором азоту в рослин томатів виступали листки. Найбільш суттєвими зміни у вмісті цього елемента були у контролі, а також у варіанті із застосуванням есфону та гібереліну, що зумовлено інтенсивним відтоком азоту протягом усього періоду вегетації на формування плодів. Менш інтенсивне коливання вмісту цього елемента за дії триазолпохідного препарату тебуконазолу пов'язано з тим, що рослина розвивала найбільшу листкову поверхню та масу листків, що забезпечує високе валове накопичення азоту в них внаслідок чого і покриваються потреби карпогенезу. Аналогічні результати впливу ретардантів на перерозподіл сполук

азоту в бік генеративних органів було отримано в роботах інших авторів на олійних культурах: озимого ріпаку [117], соняшнику [126], маку олійного [102].

Відомо, що забезпечення фосфором і калієм є важливою передумовою підвищення врожайності культури, оскільки саме ці елементи відіграють ключову роль у проходженні процесів фотосинтезу та переміщенню цукрів із хлоропластів листків до коренеплодів та генеративних органів.

Аналіз літературних даних свідчить про суперечливий характер впливу різних регуляторів росту на вміст фосфору та калію сільськогосподарськими культурами. Так, застосування хлормекватхлориду на рослинах цукрового буряку спричиняло зменшення вмісту сполук фосфору в листках та коренеплодах з одночасним збільшенням вмісту калію [23], тоді як за дії триазолпохідного препарату паклобутразолу вміст фосфору та калію в листках збільшується, а в коренеплодах зменшується [156]. У рослин картоплі сорту Невська цей препарат зумовлював збільшення вмісту фосфору та калію на початку вегетації та зменшення їх вмісту на кінець [139]. Використання паклобутразолу на рослинах ріпаку не викликало змін у вмісті калію в листках дослідних рослин [117].

Таким чином, доцільним є вивчення впливу ретардантів та гібереліну на перерозподіл даних елементів мінерального живлення рослинами томатів.

Результати дослідження свідчать, що під впливом есфону та гібереліну вміст фосфору в коренях дослідних рослин впродовж плодоношення був вищим у порівнянні з контролем, тоді як за дії тебуконазолу вміст фосфору від стадії формування плодів до стадії бурого ступеня стиглості суттєво зменшується, що свідчить про посилений відтік цього елемента до плодів (рис. 4.2.2.).

У стеблах та листках у варіанті із застосуванням триазолпохідного препарату відбувалися аналогічні зміни. Вміст сполук фосфору як за дії тебуконазолу, так і за дії гібереліну суттєво зменшується впродовж усього періоду плодоношення, що свідчить про інтенсивну реутилізацію цього елемента на формування, ріст та дозрівання плодів.

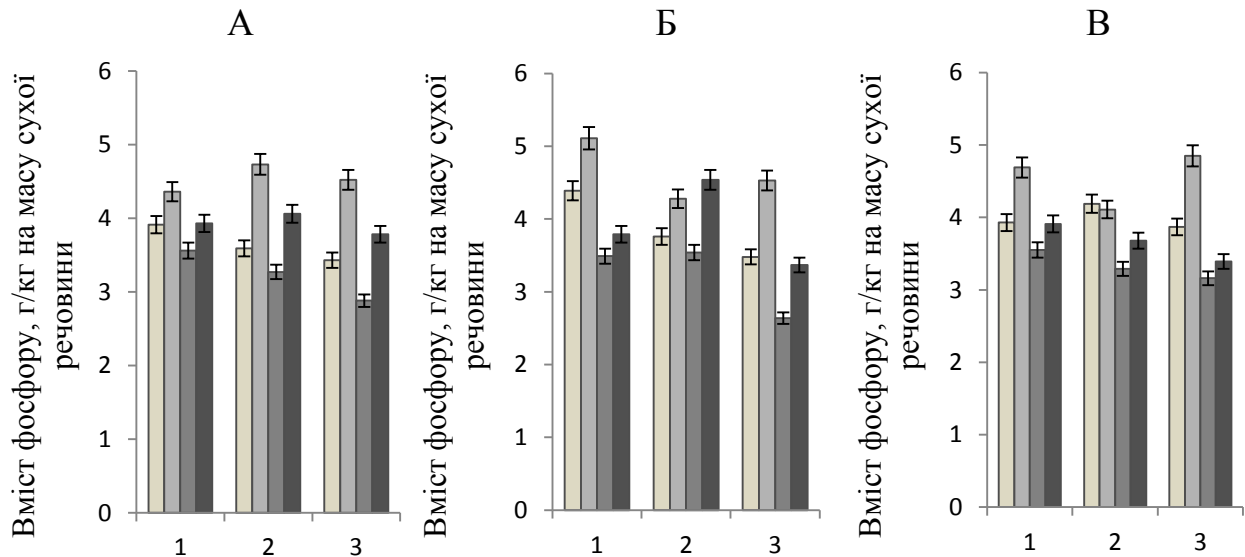


Рис. 4.2.2. Вплив гібереліну і ретардантів на вміст фосфору у вегетативних органах рослин томатів: 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів. А – корінь, Б – стебло, В – листки. – контроль; – 0,05 %-ий есфон; – 0,025 %-ий тебуконазол; – 0,005 %-ий гіберелін.

Відомо, що оптимальне забезпечення рослин калієм покращує фотосинтез, завантаження флоєми новосинтезованими асимілятами та їх транспорт по флоємі, що сприяє зростанню врожаю та його якості [42]. Аналіз отриманих результатів свідчить, що вміст цього елемента в коренях за дії гібереліну, тебуконазолу та есфону на стадії зеленого та бурого ступеня стиглості був більш високим ніж у контролі (рис. 4.2.3.). У стеблі відмічалось поступове зменшення калію по всіх варіантах досліді і на кінець періоду плодоношення вміст цього елемента в органі був мінімальним. Найменше значення цього показника у стеблах дослідних рослин відмічалось у варіанті із застосуванням гібереліну та тебуконазолу. Для листків спостерігалось аналогічне зменшення вмісту калію від стадії росту і формування плодів до стадії зеленого ступеня стиглості плоду. Якщо у варіанті із застосуванням гібереліну відбувалось зменшення вмісту елемента в листках дослідних рослин протягом усього періоду плодоношення, то за дії есфону та тебуконазолу відбувалось збільшення вмісту калію від стадії зеленого ступеня стиглості до

стадії бурого ступеня стиглості плоду, особливо у варіанті із застосуванням тебуконазолу. Можливо це можна пояснити збільшенням відносної частки елемента на фоні зменшення вмісту цукрів, сполук азоту внаслідок їх відтоку до наростаючих плодів.

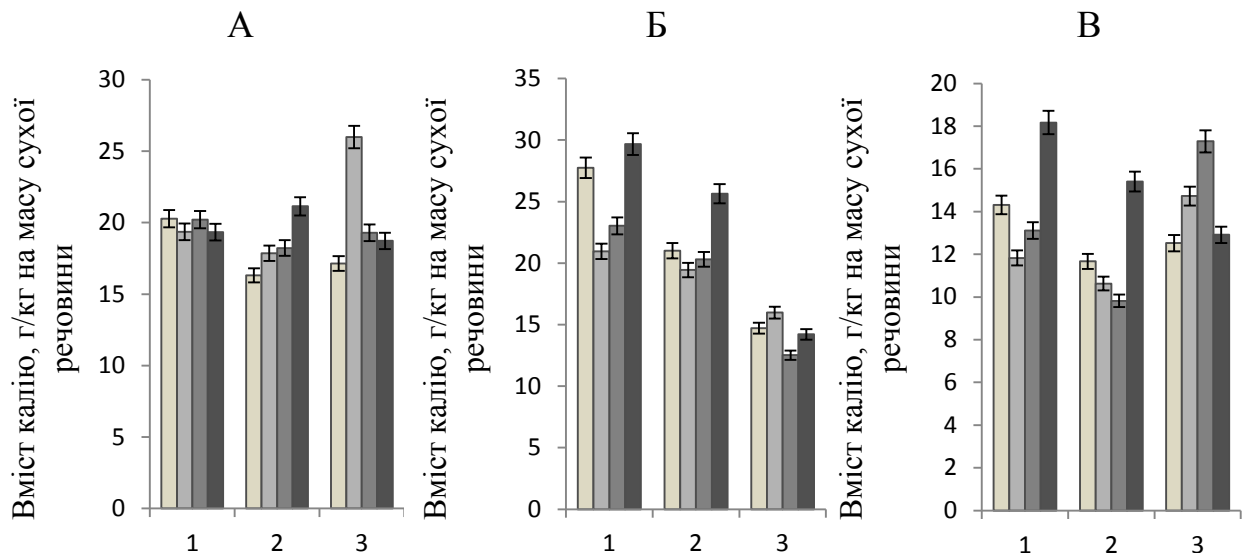


Рис. 4.2.3. Вплив гібереліну і ретардантів на вміст калію у вегетативних органах рослин томатів: 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів. А – корінь, Б – стебло, В – листки. – контроль; – 0,05 %-ий есфон; – 0,025 %-ий тебуконазол; – 0,005 %-ий гіберелін.

Таким чином, вегетативні органи рослини – корінь, стебло та листя в період плодоношення є важливим джерелом надходження азоту, фосфору і калію до плодів, які формуються. Більш суттєвою була реутилізація основних елементів живлення стебла і листків рослини, при цьому у варіанті із гібереліном та триазолохідним препаратом тебуконазолом цей процес відбувався більш інтенсивно.

РОЗДІЛ 5

ОСОБЛИВОСТІ ПРОДУКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ ТОМАТІВ ПІД ВПЛИВОМ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ

5.1. Вплив гібереліну та ретардантів на урожайність і якість продукції рослин томатів

Ключову роль у формуванні продуктивності рослин відіграють процеси росту, фотосинтезу і відкладання речовин у запас, тому особливості формування і функціонування донорно-акцепторної системи сільськогосподарських рослин при екзогенній регуляції ростових процесів є надзвичайно важливими. У літературі міститься інформація про застосування гібереліну та антигіберелінових препаратів з метою підвищення врожайності культури шляхом анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних змін у зернобобових [41, 99, 264], олійних [63, 68], овочевих [9, 55], технічних [261, 265], декоративних [188, 267, 271] та інших сільськогосподарських рослин [166, 220, 221].

Отримані нами в попередніх розділах експериментальні дані свідчать про значну роль морфологічної та мезоструктурної складових донорно-акцепторної системи рослин томатів за дії гібереліну та ретардантів різних типів. Зокрема, застосування триазолпохідного препарату тебуконазолу призводило до більш значимих анатомо-морфологічних змін при формуванні листкового апарату: показники кількості листків, маси, площі листкової поверхні та листковий індекс у цьому варіанті дослідження були більш високими (рис. 3.1.1.; 3.1.2.). Аналогічно змінювалися і мезоструктурні показники листків – товщина листка, основної фотосинтетичної тканини хлоренхіми, розміри асиміляційних клітин стовпчастої та губчастої паренхіми за дії тебуконазолу збільшуються (табл. 3.2.2.). Аналіз депонувальних можливостей вегетативних органів рослин у період плодоношення свідчить, що обробка рослин томатів 0,005 %-им гібереліном та 0,025 %-им тебуконазолом у порівнянні з 0,05 %-им есфоном

сприяла формуванню більш потужної донорної сфери рослин томатів, посиленню фотосинтетичної активності як одиниці площі листків, так і рослини в цілому, збільшенню депонування фотоасимілятів та елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослини з наступною активною реутилізацією цих речовин на потреби карпогенезу (рис. 4.1.1.; 4.2.1.; 4.2.2.; 4.2.3.).

Аналіз дії регуляторів росту різних типів на продуктивність насаджень томатів свідчить, що обробка томатів триазолпохідним препаратом тебуконазол зумовлювала підвищення врожайності культури внаслідок збільшення середньої маси одного плоду (табл. 5.1.1).

Таблиця 5.1.1.

**Вплив гібереліну та ретардантів на продуктивність та якість продукції
томатів в умовах польового дослідження**

Показники	Контроль	0,05 %-ий есфон	0,025%-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Продуктивність, т/га	68,16±1,71	67,01±1,51	87,78±1,69*	69,03±1,07
Маса плодів з одного куща, кг	1,61±0,03	1,57±0,03	2,08±0,04*	1,62±0,04
Кількість плодів на одному кущі, шт.	35,41±1,07	33,48±1,24	36,41±1,29	40,79±1,09*
Маса одного плоду, г	41,54±1,05	43,33±1,18	51,15±1,21*	37,16±1,93
Вміст аскорбінової кислоти, мг/100 г	26,38±0,82	26,59±0,73	22,95±0,58*	21,32±0,63*
Титрована кислотність, мг/100 г	0,58±0,02	0,69±0,02*	0,81±0,02*	0,77±0,02*
Відновлюючі цукри, % на масу сирої речовини	0,95±0,02	1,13±0,03*	1,27±0,03*	1,02±0,02*
Сахароза, % на масу сирої речовини	0,68±0,01	0,35±0,01*	0,69±0,02	0,75±0,01*
Сума цукрів, % на масу сирої речовини	1,65±0,03	1,49±0,04*	1,94±0,05*	1,79±0,03*

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

Нами встановлено, що продуктивність рослин томатів оброблених гібереліном значною мірою визначається умовами водозабезпечення. Дослідження проведені в умовах вегетаційного досліду свідчать, що обробка томатів різнонаправленими регуляторами росту викликала аналогічні анатомо-морфологічні зміни показників листка та стебла у порівнянні з отриманими значеннями у польових умовах. Так, в умовах вегетаційного досліду у порівнянні з контролем та тебуконазолом найбільший приріст врожаю був отриманий саме за дії гібереліну – маса плодів з одного куща збільшувалася (табл. 5.1.2.).

Таблиця 5.1.2.

Вплив тебуконазолу та гібереліну на продуктивність томатів в умовах вегетаційного досліду

Показники	Контроль	0,025%-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Маса плодів з одного куща, г	1666,01 ± 64,65	2074,62 ± 57,15*	2400,17 ± 52,83*
Кількість плодів на одному кущі, шт.	27,51 ± 0,51	31,51 ± 0,45*	34,51 ± 1,01*
Маса одного плоду, г	60,56 ± 1,59	65,84 ± 1,61*	69,55 ± 1,78*
Вміст аскорбінової кислоти, мг/100 г	20,05 ± 0,58	31,05 ± 0,75*	17,55 ± 0,32*
Титрована кислотність, мг/100 г	0,41 ± 0,01	0,43 ± 0,01	0,38 ± 0,01
Відновлюючі цукри, % на масу сирої речовини	1,31 ± 0,04	1,26 ± 0,03	1,51 ± 0,06*
Сахароза, % на масу сирої речовини	0,42 ± 0,01	1,09 ± 0,03*	0,96 ± 0,02*
Сума цукрів, % на масу сирої речовини	1,81 ± 0,02	2,41 ± 0,07*	2,61 ± 0,09*

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

Збільшення продуктивності в цих умовах у порівнянні з посушливими польовими умовами років дослідження визначається, на нашу думку, стабільністю водного режиму, коли вологість ґрунту в посудинах підтримували на рівні 60 % від повної вологоємності. В умовах польового досліду, за дії стимулятора росту гібереліну продуктивність дослідних рослин була близька до

контролю – середня маса одного плоду зменшувалася з одночасним збільшенням кількості плодів на одному кущі. Застосування етиленпродуценту есфону у стадію бутонізації було неефективним, продуктивність томатів зменшувалася як за умов польового, так і за умов вегетаційного дослідю.

Слід відмітити, що при застосуванні препаратів достовірно збільшувалася загальна кислотність у всіх дослідних варіантах, при цьому підвищувався вміст цукрів та зменшувався вміст аскорбінової кислоти під впливом тебуконазолу та гібереліну і відбувалося зниження вмісту цукрів за дії есфону у порівнянні з контролем (табл. 5.1.1.). Наші дані про зменшення вмісту аскорбінової кислоти в продукції під впливом ретардантів узгоджується з результатами роботи на культурах малини [75] та вишні [39]. Тоді як, за рахунок підтримання умов достатньої зволоженості ґрунту, вміст аскорбінової кислоти та загальна кислотність за дії триазолпохідного препарату тебуконазолу у вегетаційному досліді збільшується, а за дії гібереліну дані показники зменшуються у порівнянні з контролем (табл. 5.1.2.). Разом з тим, коливання якісних показників томатів під впливом препаратів знаходяться в межах типових для даної культури значень, що не призводило до суттєвих змін у якості продукції.

Концепцією функціонування донорно-акцепторної системи [73, 143] передбачається, що активізація фотосинтетичних процесів значною мірою визначається «запитом» на асиміляти з боку акцептора. Отримані нами результати дослідження свідчать, що ємність акцепторної зони томатів під впливом тебуконазолу в порівнянні з контролем, есфоном та гібереліном зростала (рис. 5.1.1.).

Так, аналіз даних отриманих за умов польового дослідю свідчить, що на стадії бурого ступеня стиглості плодів за дії триазолпохідного препарату збільшується активність фотосинтетичного апарату – відмічалось підвищення чистої продуктивності фотосинтезу в 1,4 рази (табл. 4.1.1.). Також посилюється транспорт асимілятів на формування плодів, де у варіанті із застосуванням тебуконазолу відсоток масової частки плодів до вегетативних органів був найвищим. За дії гібереліну та есфону даний показник був меншим у

порівнянні з контролем, що узгоджується із зменшенням чистої продуктивності фотосинтезу на стадії бурого ступеня стиглості плодів.

Аналіз динаміки вмісту вуглеводів у плодах дослідних рослин протягом періоду дозрівання свідчить, що від стадії формування плодів до стадії зеленого ступеня стиглості у варіанті із застосуванням гібереліну та ретардантів у порівнянні з контролем відбувається достовірне збільшення вмісту крохмалю і суми цукрів (табл. 5.1.3.).

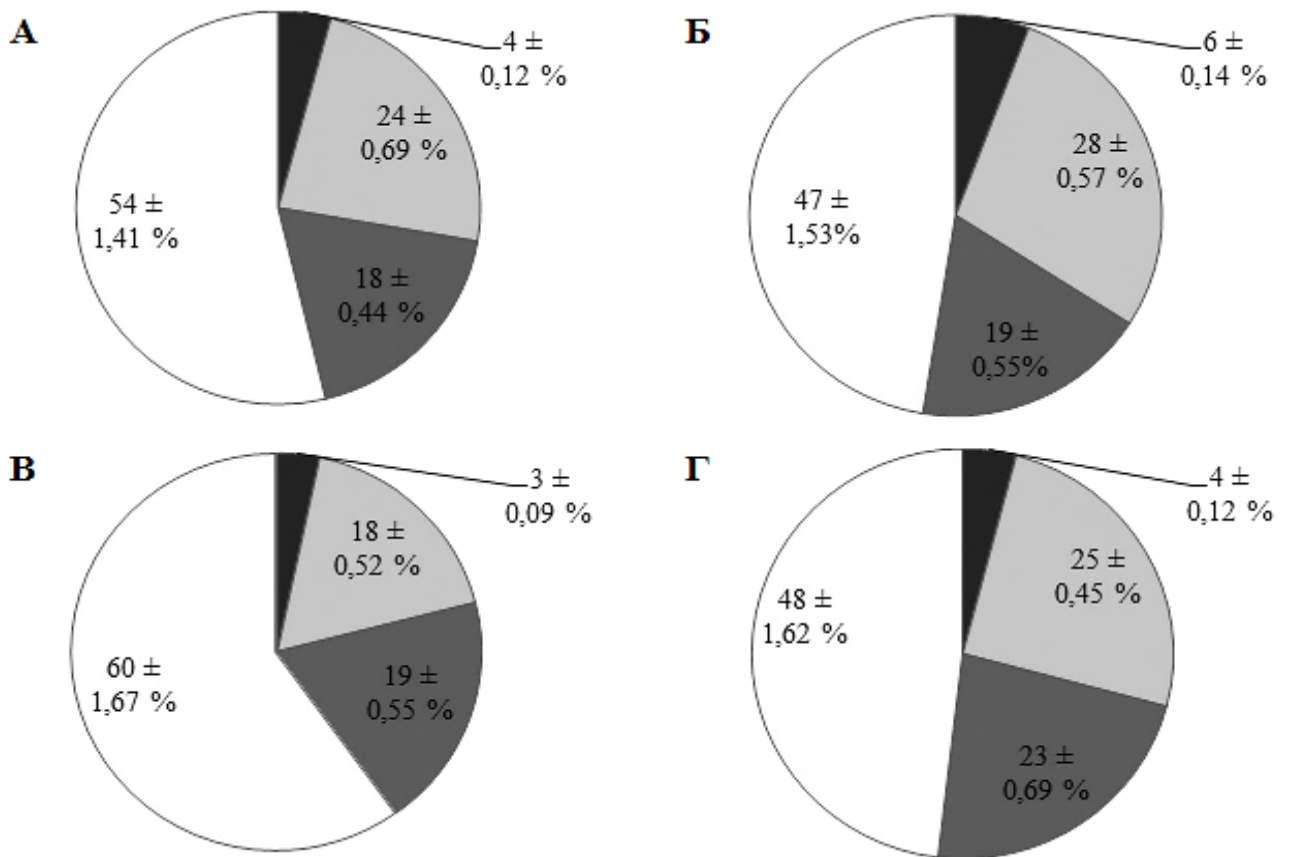


Рис. 5.1.1. Співвідношення мас сухої речовини органів томатів за дії гібереліну та ретардантів: А – контроль, Б – 0,05 %-ий есфон, В – 0,025 %-ий тебуконазол, Г – 0,005 %-ий гіберелін.

■ – корінь; ■ – стебло; ■ – листки; □ – плід

На стадії бурого ступеня стиглості вміст неструктурних вуглеводів (крохмаль + цукри) зменшується, причому не за рахунок зменшення вмісту відновлюючих цукрів, а за рахунок зменшення вмісту крохмалю, де внаслідок інтенсивного гідролізу даний показник за дії тебуконазолу зменшувався в 1,96 рази.

Таблиця 5.1.3.

**Динаміка накопичення вуглеводів плодами томатів гібриду Солеросо за дії гібереліну та ретардантів,
% на масу сухої речовини (середні значення за 2015 - 2017 р.р.)**

Показники	Контроль	0,05 %-ий есфон	0,025%-ий тебуконазол	0,005 %-ий гіберелін
Стадія формування плодів				
відновлюючі цукри, %	12,21±0,15	13,71±0,35*	12,78±0,38	13,14±0,21*
сахароза, %	4,78±0,09	4,31±0,08*	3,13±0,04*	3,54±0,07*
сума цукрів, %	17,04±0,18	17,82±0,15*	15,57±0,32*	16,39±0,45
крохмаль, %	9,74±0,09	10,03±0,28	15,33±0,45*	13,59±0,33*
неструктурні вуглеводи, %	26,78±0,27	27,85±0,43	30,90±0,77*	29,98±0,78*
Стадія плодоношення (зелений ступінь стиглості)				
відновлюючі цукри, %	15,11±0,38	15,76±0,34	17,78±0,64*	18,37±0,66*
сахароза, %	5,48±0,14	6,07±0,13*	6,26±0,16*	5,26±0,17
сума цукрів, %	20,38±0,53	21,51±0,55	23,58±0,62*	23,79±0,61*
крохмаль, %	8,02±0,21	9,87±0,19*	12,34±0,32*	10,13±0,29*
неструктурні вуглеводи, %	28,40±0,74	31,98±0,74*	35,92±0,94*	33,93±0,90*
Стадія плодоношення (бурий ступінь стиглості)				
відновлюючі цукри, %	19,99±0,52	17,71±0,45*	21,91±0,54*	20,47±0,55
сахароза, %	6,84±0,18	7,99±0,25*	7,03±0,12	6,32±0,09*
сума цукрів, %	27,18±0,64	25,33±0,55*	28,27±0,47	26,22±0,39
крохмаль, %	8,59±0,25	7,64±0,09*	6,31±0,19*	6,63±0,12*
неструктурні вуглеводи, %	35,77±0,89	32,97±0,64*	34,58±0,66	32,85±0,51*

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

Аналогічний вплив здійснювали ретарданти на вміст різних форм цукрів у вегетативних органах картоплі [136], цукрового буряку [156], соняшнику [126].

Нами встановлено, що застосування препаратів впливало на вміст елементів мінерального живлення у генеративних органах томатів. Отримані результати свідчать, що від стадії формування плодів до стадії зеленого ступеня стиглості вміст азоту в плодах дослідних рослин зменшується, а вміст калію за дії гібереліну та ретардантів збільшується. На кінець плодоношення застосування стимулятора росту гібереліну та антигіберелінових препаратів тебуконазолу та есфону суттєво не впливало на вміст сполук азоту та калію у плодах рослин (рис. 5.1.2.).

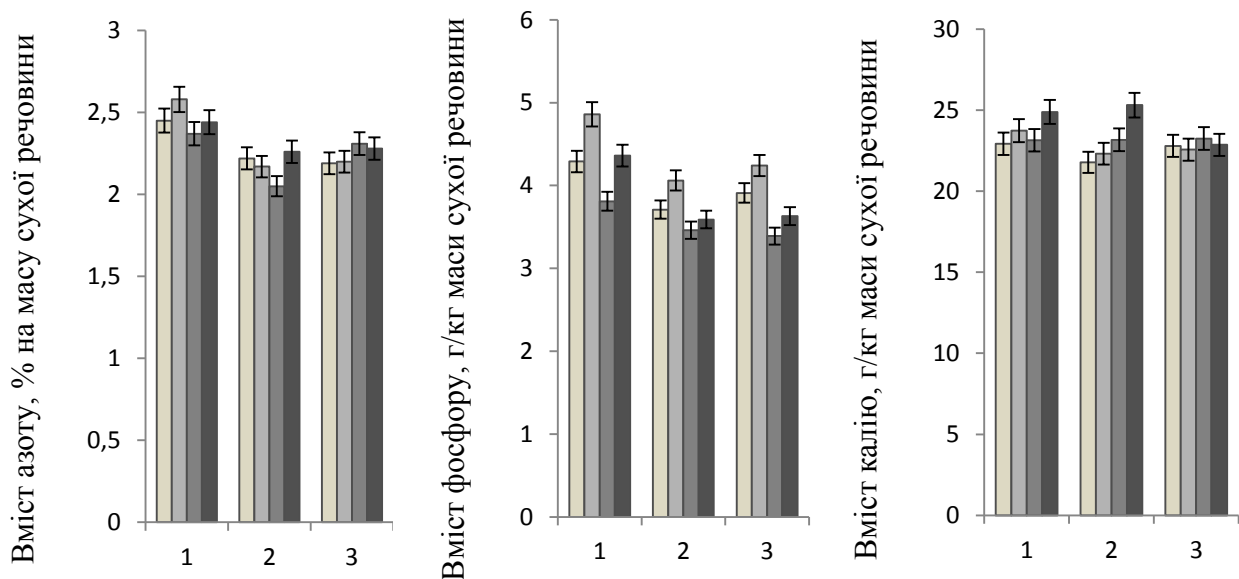


Рис. 5.1.2. Вміст елементів мінерального живлення в плодах томатів гібриду Солероссо: 1 – стадія формування плодів; 2 – стадія зеленого ступеня стиглості плодів; 3 – стадія бурого ступеня стиглості плодів.

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

Аналіз вмісту сполук фосфору свідчить, що від стадії формування плодів до стадії бурого ступеня стиглості (періоду інтенсивного росту та дозрівання плодів) під впливом тебуконазолу та гібереліну достовірно зменшувався вміст

фосфору в плодах томатів. На нашу думку таке зменшення вмісту елемента можна пояснити біорозбавленням внаслідок зростання врожайності плодів.

Таким чином, застосування гібереліну та ретардантів призводить до перебудови донорно-акцепторної системи рослини, формуванню більш потужного фотосинтетичного апарату, перерозподілу потоку асимілятів на процеси росту плодів, більш інтенсивного використання резервних сполук з вегетативних органів на потреби карпогенезу, що в кінцевому підсумку призводить до підвищення врожайності культури. Найбільш ефективним для підвищення продуктивності насаджень томатів у польових умовах виявився триазолпохідний препарат тебуконазол. Тоді як за дії стимулятора росту гібереліну максимальне значення цього показника було за умов вегетаційного дослідження, що свідчить про залежність дії цього препарату від достатнього водозабезпечення. За умов польового дослідження, продуктивність оброблених гібереліном рослин була близькою до контролю. Застосування етиленпродуценту в якості ретарданту з метою підвищення продуктивності було неефективним як за умов польового, так і за умов вегетаційного дослідження.

5.2. Застосування етиленпродуценту есфону для прискорення дозрівання продукції томатів

Синтез сполук, які після застосування на рослині розпадаються з виділенням етилену, відкриває широкі перспективи використання їх у практиці рослинництва з метою механізованого збору врожаю, уникнення несприятливих погодних умов, ранніх заморозків.

Відомо, що етиленпродуценти полегшують відокремлення плодів і ягід від материнської рослини, тому передзбиральна обробка цими препаратами визнана необхідною умовою ефективного використання плодозбиральних машин. При цьому одним із результатів передзбирального оприскування є прискорення дозрівання плодів і ягід, покращення окрасу. Препарати можна застосовувати для зменшення числа зборів, післязбиральної обробки плодів для прискорення їх дозрівання.

Разом з тим, фізіологічні зміни у плодах та ягодах після обробки їх етиленпродуцентами залишаються значною мірою маловивченими, тому виникає необхідність вивчення впливу етиленпродуценту есфону на особливості карпогенезу рослин томатів.

Одержані результати дослідження свідчать, що застосування 0,05 %-го есфону в якості ретарданту у фазу бутонізації не призводило до підвищення продуктивності культури, однак у період дозрівання плодів, обробка кущів 0,3 %-им есфоном на етапі 25 %-ї стиглості плодів суттєво впливала на швидкість дозрівання плодів і скорочувала кількість зборів з трьох до двох, що створювало економічні переваги у виробництві ранньої продукції (рис. 5.2.1; 5.2.2.).

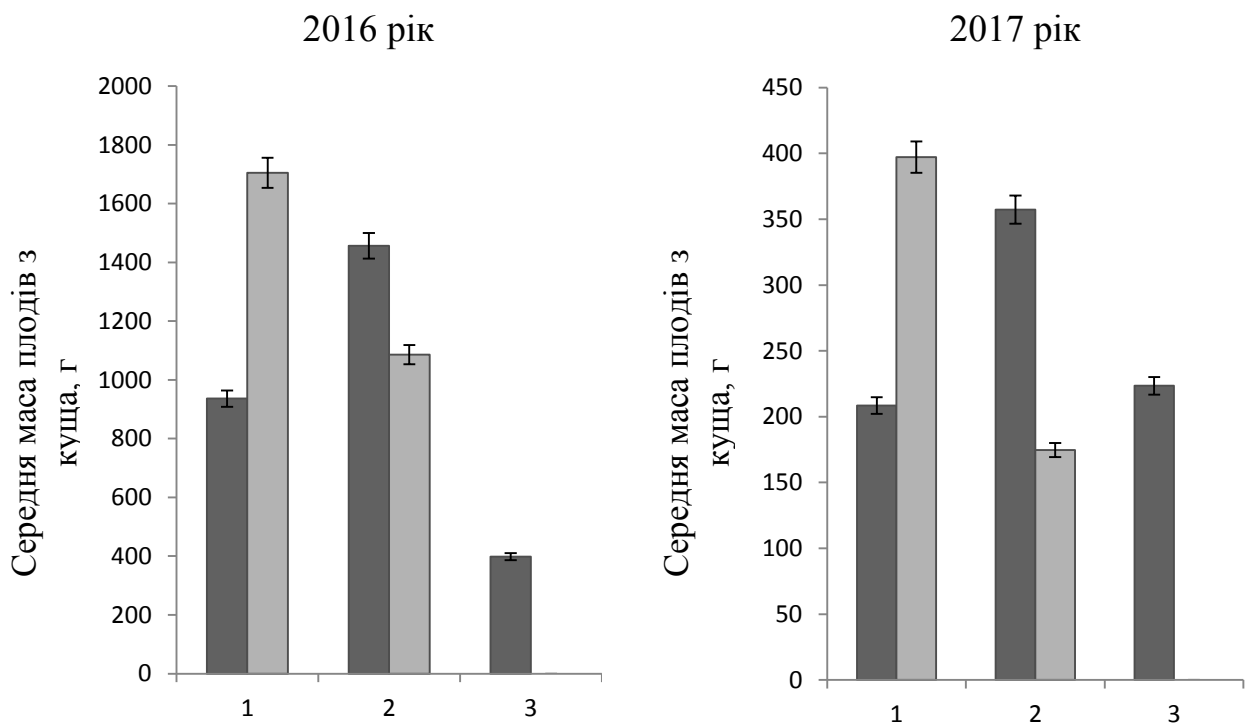


Рис. 5.2.1. Вплив 0,3 %-го есфону на швидкість дозрівання плодів томатів

гібриду Солеросо. Дати обробки: 2016 р. – 28 липня, 2017 р. – 3 серпня.

Час відбору проб: 1 – через 3 дні, 2 – через 6 днів, 3 – через 9 днів.

■ – контроль; ■ – 0,3 %-ий есфон.



Рис. 5.2.2. Вплив 0,3 %-го есфону на дозрівання плодів томатів гібриду Солеросо в польових умовах

Встановлено, що дозрівання плодів і ягід супроводжується глибокою структурною і функціональною перебудовою клітинної стінки: зменшення її товщини [191], посилення активності ферментів, що руйнують полісахариди [227], значними структурними змінами геміцелюлоз [192], співвідношення протопектину до розчинного пектину і деполімеризацією пектинів [107, 179], розщеплення глікопротеїнового комплексу серединних пластинок [82]. З'ясовано, що пектинові олігомери, що вивільняються внаслідок кислотного або ферментативного гідролізу, здатні ініціювати швидке прискорення синтезу етилену [159, 191, 196].

Аналіз літературних даних свідчить, що обробка ягід малини кампозаном М призводила до змін у молекулярній структурі целюлози клітинних стінок за рахунок збільшення ступеня полімеризації молекул [82]. Встановлено також, що деградація структур клітинної стінки при дозріванні плодів і ягід починається з ферментативного розщеплення поліуронових полімерів [94]. Визначення молекулярної маси пектинів ягід малини протягом тижня після обробки насаджень 0,1 %-им розчином кампозану М показало, що поліуронідний комплекс піддається значним змінам: при дозріванні ягід середня молекулярна маса пектинів знижувалася, причому в дослідному варіанті процес відбувався швидше [82]. Виявлено зменшення масової частки високомолекулярних фракцій пектинів у досліді порівняно з контролем. На думку автора, це вказує на переважне розщеплення полігалактуроназою високомолекулярних фракцій пектинів при дозріванні, що, очевидно, є однією з причин переходу протопектину в розчинний пектин [82, 94].

Дослідження вмісту і структурних особливостей нецелюлозних полісахаридів плодів томатів на етапі дозрівання свідчать про перебудову полісахаридного комплексу клітинних стінок в цей період. Дані отримані нами при вивченні елементів структури виділених на різних стадіях дозрівання плодів пектинів свідчать про суттєві структурні зміни в цих полісахаридах протягом усього періоду дозрівання як у контролі, так і у варіанті із застосуванням етиленпродуценту есфону (табл. 5.2.1.).

У період активного дозрівання плоду відмічалось зростання вмісту вільних карбоксильних груп у фракції пектинів. Це можна пояснити процесами деетерифікації, ферментативного відщеплення метоксильних та ацетильних груп. Разом з тим, нами встановлено, що в цей період відбувалося зростання вмісту загальних і зв'язаних (етерифікованих) карбоксильних груп пектину, що не дозволяє зробити такого висновку. На нашу думку, зростання загальних карбоксильних груп у пектині визначається більш інтенсивним гідролізом негалактуранової фракції пектинових речовин.

Таблиця 5.2.1.

Вплив 0,3 %-го есфону на вміст вільних, етерифікованих та загальних карбоксильних груп пектинів плоду томатів протягом періоду дозрівання

Показники	01.08.2016		04.08.2016		07.08.2016	
	Контроль	0,3 %-ий есфон	Контроль	0,3 %-ий есфон	Контроль	0,3 %-ий есфон
Вільні карбоксильні групи, мг·екв/г	0,06± 0,001	0,14± 0,004*	0,19± 0,004	0,24± 0,006*	0,33± 0,001	0,29± 0,001*
Етерифіковані карбоксильні групи, мг·екв/г	1,55± 0,021	3,01± 0,072*	2,89± 0,091	3,00± 0,081	3,23± 0,122	3,41± 0,091
Загальні карбоксильні групи, мг·екв/г	1,61± 0,022	3,15± 0,081*	3,08± 0,052	3,24± 0,092	3,56± 0,112	3,70± 0,111
	07.08.17		10.08.17		13.08.17	
Вільні карбоксильні групи, мг·екв/г	0,101± 0,002	0,15± 0,003*	0,151± 0,003	0,161± 0,004	0,211± 0,001	0,191± 0,006*
Етерифіковані карбоксильні групи, мг·екв/г	2,55± 0,081	3,83± 0,132*	3,59± 0,112	4,42± 0,141*	4,27± 0,131	4,75± 0,151
Загальні карбоксильні групи, мг·екв/г	2,65± 0,071	3,98± 0,111*	3,75± 0,122	4,58± 0,152*	4,48± 0,141	4,94± 0,163

Примітки: 1. Дати обробки: 2016 р. – 28 липня, 2017 р. – 3 серпня.

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

Аналіз вмісту геміцелюлоз та пентозанів на різних етапах дозрівання плоду свідчить про інтенсивний гідроліз цих полісахаридів, при цьому у варіанті із застосуванням есфону ці процеси відбуваються інтенсивніше (рис. 5.2.3.).

Таким чином процес дозрівання значною мірою визначається інтенсивною мацерацією тканин плоду, в основі якого знаходяться процеси гідролізу полісахаридних компонентів клітинної стінки – геміцелюлоз і пектинів. Причому у варіанті із застосуванням есфону зменшення їх вмісту відбувається інтенсивніше у порівнянні з контролем.

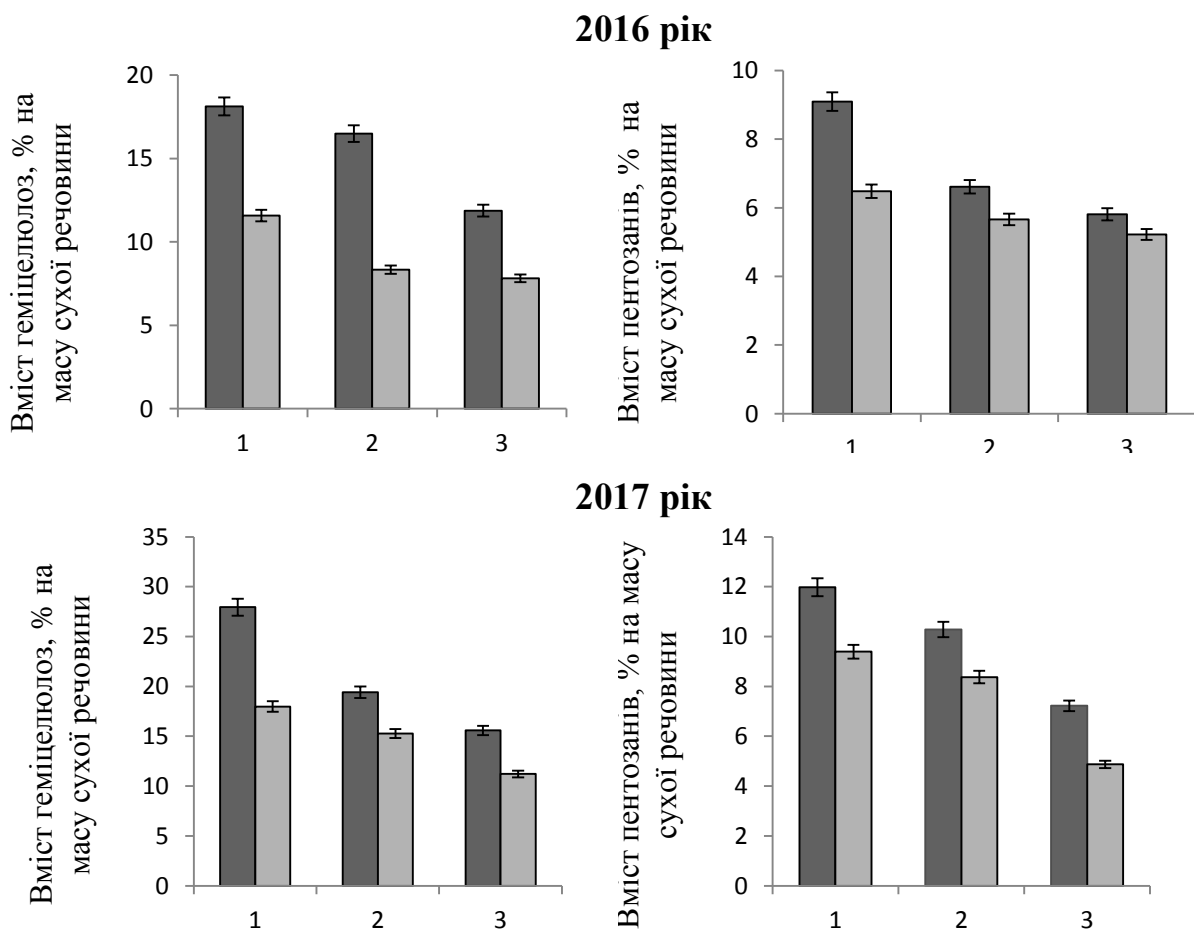


Рис. 5.2.3. Вміст геміцелюлоз і пентозанів у плодах томатів за дії етиленпродуценту есфону. Дати обробки: 2016 р. – 28 липня, 2017 р. – 3 серпня. Час відбору проб: 1 – через 3 дні, 2 – через 6 днів, 3 – через 9 днів, ■ – контроль; □ – 0,3 %-ий есфон.

Нами встановлено, що форсоване дозрівання плодів томатів супроводжується змінами у якості продукції культури. Передзбиральна обробка

0,3 %-им есфоном призводило до збільшення загальної кислотності, зменшення вмісту вуглеводів та аскорбінової кислоти в плодах дослідних рослин у порівнянні із зрілими плодами томатів, які дозрівали у природних умовах без застосування етиленпродуценту (табл. 5.2.2.). Разом з тим, дані зміни знаходяться в межах діапазону коливань якісних показників томатів.

Таблиця 5.2.2.

Вплив есфону на якість продукції томатів гібриду Солероссо

(середні значення за 2016-2017 р.р.)

Показники	контроль	0,3 %-ий есфон
Вміст аскорбінової кислоти, мг/100 г	26,38±0,82	26,02±0,69
Титрована кислотність, мг/100 г	0,52±0,02	0,62±0,02*
Відновлюючі цукри, % на масу сирої речовини	1,15±0,04	1,19±0,02
Сахароза, % на масу сирої речовини	0,82±0,01	0,62±0,01*
Сума цукрів, % на масу сирої речовини	2,07±0,03	1,83±0,03*

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

Отже, використання 0,3 %-го есфону на етапі 25 %-ї стиглості плодів суттєво прискорював їх дозрівання за рахунок інтенсивної мацерації тканин плоду, в основі якої знаходяться процеси гідролізу полісахаридних компонентів первинної клітинної стінки – геміцелюлоз і пектинів. Внаслідок такої обробки було скорочено кількість зборів та збільшено частку ранньої продукції у структурі врожаю.

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Проведені нами багаторічні дослідження дозволили встановити, що дія гібереліну та ретардантів на рослини томатів реалізується через перебудову донорно-акцепторних відносин внаслідок регуляції ростових процесів, атрагувальної активності пагона і донорної активності листка, перерозподілу потоків асимілятів та елементів мінерального живлення між вегетативними і генеративними органами рослини.

Застосовані в роботі гіберелова кислота (ГК₃) та ретарданти проявляють чітку рістрегулюючу дію на інтенсивність росту рослин, що супроводжується змінами співвідношення маси речовини між органами рослини. Найбільша донорна сфера формувалася у варіанті з тебуконазолом, де відносна частка листків від загальної маси рослини була найбільшою протягом усього періоду вегетації. При цьому частка інших вегетативних органів була меншою, ніж в інших дослідних варіантах. Зростання донорного потенціалу листків за дії стимулятора ростових процесів гібереліну відбувалося внаслідок посилення лінійного росту, що супроводжувалося новоутворенням нових листків. Тоді як застосування тебуконазолу та есфону призводило до збільшення кількості листків та площі листової поверхні за рахунок інгібування лінійного росту і посиленого галуження стебла.

Встановлено, що застосування регуляторів росту з різним напрямком дії суттєво впливало на гістогенез та формування листового апарату рослин томатів. Зокрема, за дії гібереліну та тебуконазолу відбувалася оптимізація мезоструктури листків: збільшувалася товщина листка за рахунок збільшення лінійних розмірів губчастої та об'єму клітин стовпчастої паренхіми – основної асиміляційної тканини листка. Обробка есфоном призводила до погіршення анатомічних характеристик листка у порівнянні з контролем.

Встановлено, що по всіх варіантах досліду протягом періоду формування плодів відбувається поступове збільшення важливих показників, які

характеризують потенціальну фотосинтетичну продуктивність одиниці поверхні листка. Саме у варіанті із застосуванням тебуконазолу та гібереліну листки томатів характеризувалися найбільш високим значенням показника питомої маси листка (ПМЛ), вмісту хлорофілу та чистої продуктивності фотосинтезу (ЧПФ), що створює передумови для підвищення валової фотосинтетичної продуктивності культури та накопичення більшої кількості фотоасимілятів у рослині. Зростання важливих ценотичних показників – листового (ЛІ) та хлорофільного індексу (ХІ) за дії тебуконазолу призводить до підвищення продуктивності ценозу.

Аналіз депонувальних можливостей вегетативних органів рослин у період плодоношення свідчить про важливість тимчасового відкладання неструктурних вуглеводів у них з наступною реутилізацією на потреби карпогенезу. Отримані результати свідчать, що внаслідок формування більш потужної донорної сфери за дії тебуконазолу та гібереліну у вегетативних органах рослин томатів відкладається більше вуглеводів (цукри + крохмаль), ніж у контролі. Очевидно, це свідчить про певний їх надлишок, який повністю не витрачається на формування плодів, а тимчасово відкладається в резерв. Найвищий вміст вуглеводів у всі стадії періоду плодоношення відмічався у стеблах рослин томатів, що свідчить про потужні депонувальні можливості цього вегетативного органу. Оскільки саме сахароза є основною транспортною формою вуглеводів у рослині, більш суттєве зменшення її вмісту в листках дослідних рослин та зростання вмісту відновлюючих цукрів на стадії бурого ступеня стиглості плоду дає підстави припустити, що транспорт цукрів з листків до плодів припиняється раніше, ніж з коренів і стебла, наслідком чого є зростання вмісту редуруючих цукрів.

З'ясовано, що обробка рослин томатів гібереліном та ретардантами впливала на накопичення та перерозподіл елементів мінерального живлення. Отримані результати свідчать, що забезпечення генеративних органів азотом відбувається в першу чергу за рахунок листків. Найбільш суттєвими зміни у вмісті цього елемента були у контролі, а також у варіанті із застосуванням

есфону та гібереліну, що зумовлено інтенсивним відтоком азоту протягом усього періоду вегетації на формування плодів. Менш інтенсивне коливання вмісту цього елемента за дії триазолпохідного препарату тебуконазолу пов'язано з тим, що рослина розвивала найбільшу листову поверхню та масу листків, що забезпечує високе валове накопичення азоту в них внаслідок чого і покриваються потреби карпогенезу.

Встановлено, що вміст сполук фосфору у стеблі та листках як за дії тебуконазолу, так і за дії гібереліну суттєво зменшується впродовж усього періоду плодоношення, що свідчить про інтенсивну реутилізацію цього елемента на формування, ріст та дозрівання плодів. Збільшення вмісту калію в листках у варіанті із застосуванням тебуконазолу, пояснюється, очевидно, збільшенням відносної частки елемента на фоні зменшення вмісту цукрів, сполук азоту внаслідок їх відтоку до наростаючих плодів.

Застосування 0,025 %-ого тебуконазолу на насадженнях томатів зумовлює зростання продуктивності культури за рахунок збільшення маси одного плоду без суттєвих змін у якості продукції плодів у порівнянні з контролем. Аналіз співвідношення вегетативних і генеративних органів свідчить, що найбільш високим цей показник був у варіанті з тебуконазолом. Сучасні уявлення функціонування донорно-акцепторної системи базується на тому, що інтенсивність фотосинтетичних процесів значною мірою визначається «запитом» на асиміляти з боку акцептора. Очевидно, більш високе навантаження рослин томатів плодами у варіанті з тебуконазолом є важливим додатковим фактором підвищення активності фотосинтетичного апарату рослини, чим і пояснюється більш високе значення чистої продуктивності фотосинтезу (ЧПФ) в листках цього варіанту.

Встановлено, що продуктивність рослин томатів, оброблених гібереліном, значною мірою визначається умовами водозабезпечення. Так, в умовах вегетаційного дослідження, найбільший приріст врожаю був отриманий саме за дії гібереліну. Збільшення продуктивності в цих умовах у порівнянні з посушливими польовими умовами років дослідження визначається за рахунок

стабільного водного режиму, коли вологість ґрунту підтримували на рівні 60 % від повної вологості. В умовах польового дослідження, за дії стимулятора росту гібереліну продуктивність дослідних рослин була близька до контролю – середня маса одного плоду зменшувалася з одночасним збільшенням кількості плодів на одному кущі.

Застосування етиленпродуценту з метою підвищення врожайності культури в якості ретарданту у фазу бутонізації було неефективним, продуктивність томатів зменшувалася, як за умов польового дослідження, так і за умов вегетаційного дослідження. Однак, застосування етиленпродуценту в період дозрівання плодів для збільшення виходу ранньої продукції створює економічні переваги для вирощування культури. Обробка кущів томатів 0,3 %-им есфоном на етапі 25 %-ї стиглості плоду прискорювала швидкість дозрівання та зменшувала число зборів.

Таким чином, застосування гібереліну та ретардантів призводить до перебудови донорно-акцепторної системи рослини, формуванню більш потужного фотосинтетичного апарату, перерозподілу потоку асимілятів та елементів мінерального живлення на процеси росту плодів, більш інтенсивного використання резервних сполук з вегетативних органів на потреби карпогенезу, що в кінцевому підсумку призводить до підвищення врожайності культури. Найбільш ефективним для підвищення продуктивності насаджень томатів у польових умовах виявився триазолпохідний препарат тебуконазол, тоді як за дії стимулятора росту гібереліну максимальне значення цього показника було за оптимального водного режиму, в умовах вегетаційного дослідження. Застосування етиленпродуценту в якості ретарданту виявилось неефективним, однак використання цього препарату на етапі 25 %-ї стиглості плодів суттєво прискорювало швидкість їх дозрівання, що призводило до скорочення кількості зборів та збільшення частки ранньої продукції у структурі врожаю. Дозрівання плодів томатів значною мірою визначалося інтенсивністю мацерації тканин плоду, в основі якої знаходяться процеси гідролізу полісахаридних компонентів клітинної стінки – геміцелюлоз і пектинів.

ВИСНОВКИ

1. Регулятори росту з різними механізмами дії – гіберелова кислота та ретарданти – впливають на формування та функціонування донорно-акцепторної системи рослин томатів, її анатомо-морфологічні та мезоструктурні характеристики, асиміляційну діяльність, депонування і перерозподіл вуглеводів, азотовмісних сполук та елементів мінерального живлення між вегетативними органами і плодами, що істотно впливає на продуктивність культури.
2. Регулятори росту збільшували площу асиміляційної поверхні рослин порівняно з контролем, проте це відбувалось різними шляхами. Ретарданти підвищували кількість листків та їх площу внаслідок посилення галуження стебла, тоді як гіберелін – за рахунок інтенсифікації лінійного росту.
3. Обробка гібереліном і тебуконазолом збільшувала об'єм клітин асиміляційної паренхіми, товщину листка, його питому масу та вміст суми хлорофілів, що разом зі зростанням кількості листків підвищувало хлорофільний індекс і чисту продуктивність фотосинтезу. Обробка есфоном негативно впливала на ці показники.
4. Підвищення фотосинтетичної продуктивності рослин томатів за дії гібереліну та тебуконазолу сприяло посиленню забезпечення рослинного організму асимілятами, що проявилось у збільшенні вмісту неструктурних вуглеводів у вегетативних органах порівняно з необробленими рослинами.
5. Стебло відіграє важливу роль тимчасового депо асимілятів, яка посилюється під впливом тебуконазолу та гібереліну. У другу половину періоду плодоношення вміст неструктурних вуглеводів у стеблі та коренях зменшується внаслідок їх реутилізації на процеси карпогенезу.
6. Обробка рослин томатів гібереліном і тебуконазолом інтенсифікувала реутилізацію азоту, фосфору та калію із вегетативних органів до плодів. Есфон

також впливав на процеси накопичення і перерозподілу асимілятів та елементів живлення в рослинах томатів, проте в меншому ступені.

7. У результаті обробки рослин томатів тебуконазолом і гібереліном підвищувалась їх продуктивність без істотного впливу на якість продукції. У першому випадку це відбувалось за рахунок збільшення маси одного плоду, у другому – через збільшення як маси, так і кількості плодів на рослині. Однак позитивний вплив гібереліну проявився лише за оптимального водозабезпечення за умов вегетаційного дослідження, за польових умов перевагу мав тебуконазол.

8. Застосування есфону було неефективним щодо підвищення загальної врожайності, проте цей препарат істотно прискорював дозрівання плодів. Воно супроводжувалося мацерацією тканин через процеси гідролізу полісахаридних компонентів клітинних стінок – геміцелюлоз і пектинів. Таке прискорення зменшувало число зборів та збільшувало вихід ранньої продукції, що має економічний ефект.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Авакян Э. Р. Роль гибберелловой кислоты в формировании продуктивности растений риса / Э. Р. Авакян // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – 5. – С. 88-91.
2. Аладина О. Н. Эффективность применения ретардантов на крыжовнике при обработке маточных растений в разные фазы развития / О. Н. Аладина, Н. П. Карсункина, И. В. Скоробогатова // Известия ТСХА. – 2006. – Вып. 2. – С. 74-83.
3. Алексеева А. И. Сравнительная оценка анатомо-морфологического строения стебля сортов диплоидной и тетраплоидной ржи при использовании хлорхолинхлорида / А. И. Алексеева, А. И. Богомолов, Е. К. Цыганок // Научн. Тр. беларус. с.-х. акад. – 1976. – вып. 13. – С. 22-26.
4. Ахунов А. А. Влияние ретарданта пикса и дефолианта дроппа на биосинтез белков в листьях и волокне хлопчатника / А. А. Ахунов, А. А. Умаров, Ф. А. Ибрагимов // Агрехимия. – 2005. – № 9. – С. 43-50.
5. Балакшина В. И. Использование регуляторов роста при выращивании сельскохозяйственных культур / В. И. Балакшина, Г. П. Диканев, Н. И. Устименко, Е. А. Шевяхова // Современные исследования. – 2008. – С. 14-18.
6. Бендерська О. В. Аналіз накопичення контамінантів плодами томатів та засоби їх зниження в овочах / О. В. Бендерська, О. С. Бессараб, В. В. Шутюк // Electronic national university of food technologies. – 2017.
7. Біологічно активні речовини в рослинництві / З. М. Грицаєнко, С. П. Пономаренко, В. П. Карпенко, І. Б. Леонтюк. – Київ : ЗАТ «НІЧЛАВА», 2008. – 352 с.
8. Болотских А. С. Помидоры. / А. С. Болотских. – Харьков : Фолио, 2003. – 318 с.
9. Бровко О. В. Вплив гібереліну на формування фотосинтетичного апарату та продуктивність перцю солодкого / О. В. Бровко, В. Г. Кур'ята, В. В. Рогач // Агробіологія. – 2016. – № 1. – С. 86-92.

10. Ваганов А. П. Роль препарата ТУР и микроэлементов в регулировании водного режима у растений томатов / А. П. Ваганов, Н. И. Кулик // Регуляция водного обмена растений : VII Всесоюз. симпоз., 8-11 сент. 1981. : материалы симпоз. – К. : Наук. думка, 1984. – С. 58-60.
11. Василенко В. Е. Токсиколого-гигиеническая характеристика ретардантов / В. Е. Василенко, И. К. Блиновский // Регуляторы роста растений. – М. : Агропромиздат, 1990. – С. 115-132.
12. Ващенко В. Ф. Адаптация устойчивости посева к полеганию ингибитором / В. Ф. Ващенко, Н. В. Серкин // Аграрна наука: Научно-технічний і производ. журнал. – 2013. – № 6. – С. 12-13.
13. Ващенко В. Ф. Влияние этиленпродуцента на устойчивость посева ячменя к полеганию / В. Ф. Ващенко, В. В. Нам // Аграрна наука. – 2010. – № 2. – С. 15-17.
14. Волкова Р. И. Действие дигидрела и хлорхолинхлорида на содержание пигментов и ауксиновую активность растений томатов в связи с терморезистентностью / Р. И. Волкова, Н. П. Будыкина, В. Д. Прусакова // Физиология растений. – 1985. – Т. 32, вып. 3. – С. 579-584.
15. Гавриленко В. Ф. Большой практикум по физиологии растений / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, М. Н. Хандобина. – М.: Высш. шк., 1975. – 392 с.
16. Ганчук М. М. Вплив біокліматичних і ґрунтово-геоморфологічних умов на агроландшафти Вінниччини / М. М. Ганчук // Науковий вісник НЛТУ України: Збірник науково-технічних праць. – 2011. – Вип. 21(12). – С. 32-37.
17. Голик К. Н. Темновое дыхание растений / К. Н. Голик. – К. : Наукова думка, 1990. – 137 с.
18. Головки Т. К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений / Т. К. Головки // Физиология растений. – 1998. – 45(4). – С. 632-640.
19. Голунова Л. А. Анатомо-морфологічні особливості рослин сої за комплексної дії *Bradyrhizobium japonicum* і ретардантів / Л. А. Голунова, В. Г. Кур'ята // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного

університету. Серія: Біологія. – 2012. – № 3 (52). – С. 79-83.

20. Голунова Л. А. Дія хлормекватхлориду на продуктивність та якість насіння *Glycine max* L. / Л. А. Голунова // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені В. Гнатюка. Серія: Біологія. – 2015. – № 1 (62). – С. 66-71.

21. Голунова Л. А. Регуляція продукційного процесу і симбіотичної азотфіксації сої за допомогою ретардантів: автореферат дис. ... канд. біол. наук. – К., 2013. – 20 с.

22. Гудвин Т. Введение в биохимию растений: в 2 т. / Т. Гудвин, Э. Мерсер; под ред. В. Л. Кретовича. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 392 с.

23. Гуляев Б. І. Вплив хлормекватхлориду та естерону на засвоєння цукровим буряком елементів мінерального живлення / Б. І. Гуляев, А. Б. Карлова, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2007. – Т. 39, № 5. – С. 401-408.

24. Деева В. П. Избирательное действие химических регуляторов роста на растения. Физиологические основы / В. П. Деева, З. И. Шелег, Н. В. Санько. – Минск : Наука и техника, 1988. – 255 с.

25. Деева В. П. Ретарданты – регуляторы роста растений / В. П. Деева, Ю. В. Ракитин. – Мн. : Наука и техника, 1980. – 176 с.

26. Денисик Г. І. Природнича географія Поділля / Г. І. Денисик. – Вінниця : ЕкоБізнесЦентр, 1998. – 183 с.

27. Денисик Г. І. Середнє Побужжя / Г. І. Денисик. – Вінниця : Гіпаніс, 2002. – 280 с.

28. Дерфлинг К. Гормоны растений / К. Дерфлинг. – М. : Мир, 1985. – 303 с.

29. Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков. – Л. : Агропромиздат, 1987. – 430 с.

30. Землянская Е. В. Механизмы регуляции передачи этиленового сигнала у растений / Е. В. Землянская, Н. А. Омелянчук, А. А. Ермаков, В. В. Миронова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – 20(3). – С. 386-395.

31. Икрина М. А. Регуляторы роста и развития растений. Т. 2 / М. А. Икрина, А. М. Колбин. – М. : Химия, 2005. – 471 с.
32. Іванюк Т. В. Рістрегулюючі та фунгібактерицидні властивості іфонію та іфонілію як перспективних етиленпродуцентів у технології вирощування озимої пшениці / Т. В. Іванюк // Физиология и биохимия культурных растений. – 1998. – Т. 30, № 6. – С. 450-456.
33. Калашников Д. В. Разработка и применение ретардантных смесей на яблоне : автореф. дис. на соискание науч. степени канд. с.-х. наук : спец. 03.00.05 – Ботаника / Д. В. Калашников. – М., 1989. – 20 с.
34. Калінін Ф. Л. Застосування регуляторів росту в сільському господарстві / Ф. Л. Калінін. – К. : Урожай, 1989. – 162 с.
35. 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.
36. Киризий Д. А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений / Д. А. Киризий. – К. : Логос, 2004. – 191 с.
37. Кірізій Д. А. Вплив паклобутразолу на продуктивність цукрового буряка / Д. А. Кірізій, Б. І. Гуляєв, В. Г. Кур'ята // Физиология и биохимия культурных растений. – 2002. – Т. 34, № 2. – С. 108-112.
38. Кірізій Д. А. Фотосинтез і розпад асимілятів при донорно-акцепторних відносин у рослин з недетермінальним типом росту : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Д. А. Кірізій // Інститут фізіології рослин і генетики НАН України. – К., 2002. – 35 с.
39. Колесников В. А. Рост и плодоношение вишни в связи с применением препарата тур и гиббереллина / В. А. Колесников, Н. В. Агафонов, А. А. Пастухова // Изв. Тимирязевск. с.-х. акад. – 1977. – вып. 4. – С. 140-151.
40. Коць С. Я. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобиальный симбиоз / С. Я. Коць, В. В. Моргун, В. Ф. Патыка и др. – К. : Логос, 2010. – Т. 2. – 2011. – 523 с.
41. Коць С. Я. Влияние природных и синтетических регуляторов роста на

азотфиксирующую активность и интенсивность фотосинтеза люцерны при разном водообеспечении / С. Я. Коць, И. А. Григорюк, Л. М. Михалкив и др. // *Агрохимия*. – 2006. – № 5. – С. 41-48.

42. Коць С. Я. Мінеральні елементи і добрива в живленні рослин / С. Я. Коць, Н. В. Петерсон. – К. : Логос, 2005. – 150 с.

43. Кравець О. О. Анатомо-морфологічна характеристика функцій росту томатів за дії гібереліну та ретардантів різних типів / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Сучасні проблеми біологічної науки та методика її викладання у закладах вищої освіти: збірник наукових праць звітної наукової конференції викладачів за 2017-2018 н.р.* – Вінниця, 2018. – 314 с. – С. 230-243.

44. Кравець О. О. Вплив екзогенного гібереліну на гістогенез стебла томатів сорту Солеросо / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Матеріали за XIII міжнародна научна практична конференція, «Achievement of high school - 2017»*. Софія. «Бял ГРАД-БГ». – 2017. – 8. – С. 22-25.

45. Кравець О. О. Вплив есфону на вміст елементів мінерального живлення рослин томатів / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Матеріали за XIII міжнародна научна практична конференція, Бъдеши въпроси от света на науката – 2017, 15-22 декември 2017 г. Биологични науки. Ветеринарен. Екология. Медицина. Селско стопанство.*: Софія. «Бял ГРАД-БГ». – 2017. – 9. – С. 3-6.

46. Кравець О. О. Вплив есфону на формування листкової поверхні та анатомічної будови листка томатів / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Materials of the XI International scientific and practical conference, «Modern scientific potential – 2015»*. Sheffield. – 2015. – 30. – С. 15-17.

47. Кравець О. О. Вплив триазолпохідного препарату фолікуру на вміст вуглеводів у рослин томатів / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Materiály XIII Mezinárodní vědecko - praktická konference, «Věda a vznik -2017»*, Věda a vznik - 2017. Biologické vědy. Ekologie. Zemědělství. Moderních informačních technologií. Chemie a chemické technologie. – 2017. – 11. – С. 44-47.

48. Кравець О. О. Мезоструктурна організація листків томатів за дії

етиленпродуценту есфону / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Materialy XIII Miedzynarodowej naukowo-praktycznej konferencji, «Naukowa mysl informacyjnej powieki – 2015»*. Przemysl. – 2015. – 13. – С. 23-25.

49. Кравець О. О. Особливості анатомічної будови листка томатів сорту Солероссо за дії фолікуру / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Материали за XIII международна научна практична конференция, Образованието и науката на XXI век – 2017, 15-22 октомври 2017 г.: София «Бял ГРАД-БГ»*. – 2017. – 6. – С. 16-19.

50. Кравець О. О. Особливості анатомічної будови стебла томатів сорту Солероссо за дії фолікуру / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Materiály XIII Mezinárodní vědecko - praktická konference, «Vědecký průmysl evropského kontinentu – 2017»*. – 2017. – 8. – С. 15-18.

51. Кравець О. О. Фізіологічні основи застосування гібереліну та ретардантів різних типів у рослинництві / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Сучасні проблеми біологічної науки та методика її викладання у закладах вищої освіти: збірник наукових праць звітної наукової конференції викладачів за 2017-2018 н.р.* – Вінниця, 2018. – 314 с. – С. 262-286.

52. Кравець О. О. Формування листкової поверхні та фотосинтетична продуктивність у томатів за дії есфону / О. О. Кравець, В. Г. Кур'ята // *Материали за 11-а международна научна практична конференция, «Найновите научни постижения - 2015»*. София. «Бял ГРАД-БГ». – 2015. – 13. – С. 35-36.

53. Крейцберг О. Э. Особенности передвижения 2-хлорэтилфосфоновой кислоты в растениях / О. Э. Крейцберг, О. И. Романовская, И. А. Вуцина // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 1988. – Т. 20, № 4. – С. 406-411.

54. Кур'ята В. Г. Вміст крохмалю та різних форм цукрів у бульбах картоплі при виході із стану спокою за дії ретардантів / В. Г. Кур'ята, О. О. Ткачук, Л. М. Рогальська // *Вісник Запорізького національного університету. Серія: Біологічні науки*. – 2006. – №1. – С. 95-99.

55. Кур'ята В. Г. Вплив гіберелової кислоти та тебуконазолу на формування

листяного 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.

56. Кур'ята В. Г. Вплив ретардантів на вміст абсцизової кислоти та гіберелоподібних речовин у листках картоплі / В. Г. Кур'ята, О. О. Ткачук, В. А. Негрецький // *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. Серія: Біологія. – 2004. – № 3-4 (24). – С. 34-37.

57. 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. Гуляєв // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 2002. – Т. 34, № 4. – С. 305-310.

58. Кур'ята В. Г. Вплив фолікуру на морфогенез та продуктивність рослин маку олійного / В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний // *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. – 2014. – 36. – С. 64-67.

59. Кур'ята В. Г. Вплив хлормекватхлориду на формування і функціонування симбіотичної системи соя – *Bradyrhizobium japonicum* / В. Г. Кур'ята, Л. А. Голунова // *Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. Серія: Біологія. – 2011. – № 3 (48). – С. 79-83.

60. Кур'ята В. Г. Дія есфону на ростові процеси і морфогенез томатів / В. Г. Кур'ята, О. О. Кравець // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету*. Серія Біологія. – 2016. – № 1 (65). – С. 80-85.

61. Кур'ята В. Г. Дія паклобутразолу на активність гіберелінів і вміст абсцизової кислоти в листках деяких сільськогосподарських рослин / В. Г. Кур'ята, В. А. Негрецький, В. В. Рогач, Л. А. Голунова, С. В. Мазніченко, Б. І. Гуляєв // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 2005. – Т. 37, № 5. – С. 452-458.

62. Кур'ята В. Г. Дія ретардантів на морфогенез і продуктивність рослин озимого ріпаку / В. Г. Кур'ята, В. В. Рогач, Б. І. Гуляєв // *Физиология и*

биохимия культурных растений. – 2004. – Т. 36, № 2. – С. 167-172.

63. Кур'ята В. Г. Дія хлормекватхлориду на використання резервних ліпідів при проростанні насіння соняшнику (*Helianthus annuus L.*) / В. Г. Кур'ята, Т. І. Рогач // Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. – 2008. – №1 (35). – С. 26-31.

64. Кур'ята В. Г. Ефективність системи соя – *Bradyrhizobium japonicum* за дії паклобутразолу / В. Г. Кур'ята, Л. А. Голунова, С. К. Береговенко // Фізіологія і біохімія культурних рослин. – 2010. – 42 (3). – С. 218-224.

65. Кур'ята В. Г. Застосування антигіберелінів із різним механізмом дії для регуляції морфогенезу та продукційного процесу у рослин *Solanum melongena* (*Solanaceae*) / В. Г. Кур'ята, В. В. Рогач, Т. І. Рогач, Т. В. Храновська // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24 (1). – С. 230-233.

66. Кур'ята В. Г. Морфофізіологічні зміни в рослин *Helianthus annuus* під впливом хлормекватхлориду / В. Г. Кур'ята, Т. І. Рогач // Вісник Запорізького національного університету : зб. наук. праць. Біологічні науки. – 2009. – № 2. – С. 151-155.

67. Кур'ята В. Г. Морфофізіологічні особливості формування листкового апарату томатів за дії гібереліну та антигіберелінових препаратів різних типів / В. Г. Кур'ята, В. В. Рогач, О. В. Буйний, О. І. Буйна, О. О. Кравець // Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку. Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К. : Логос, 2017. – 672 с. – С. 331-336.

68. Кур'ята В. Г. Особливості анатомічної будови і функціонування листкового апарату та продуктивність рослин льону олійного за дії хлормекватхлориду / В. Г. Кур'ята, О. О. Ходаніцька // Ukrainian journal of ecology. – 2018. – 8(1). – С. 918-926.

69. Кур'ята В. Г. Особливості морфогенезу і продукційного процесу льону-кучерявцю за дії хлормекватхлориду і трептолему / В. Г. Кур'ята, О. О. Ходаніцька // Физиология и биохимия культурных растений. – 2012. –

Т. 44, № 6. – С. 522-528.

70. Кур'ята В. Г. Особливості надходження і перерозподілу неструктурних вуглеводів та елементів мінерального живлення між органами томатів за дії фолікуру / В. Г. Кур'ята, О. О. Кравець // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2017. – 42. – С. 71-76.

71. Кур'ята В. Г. Потужність фотосинтетичного апарату та насінневої продуктивності маку олійного за дії ретарданту фолікуру / В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний // Физиология растений и генетика. – 2015. – 47, № 4. – С. 313-320.

72. Кур'ята В. Г. Регуляція морфогенезу, перерозподілу асимілятів, азотовмісних сполук та продуктивності томатів за дії гібереліну й ретарданту фолікуру / В. Г. Кур'ята, О. О. Кравець // Физиология растений и генетика. – 2018. – Т. 50, № 2. – С. 95-104.

73. Кур'ята В. Г. Ретарданти – модифікатори гормонального статусу рослин / В. Г. Кур'ята // Физиология растений: проблеми та перспективи розвитку. – К. : Логос, 2009. – Т. 1. – С. 565-589.

74. Кур'ята В. Г. Фізіологічні основи застосування ретардантів на олійних культурах / В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька // Физиология растений и генетика. – 2016. – Т. 48, № 6. – С. 475-487.

75. Кур'ята В. Г. Фізіолого-біохімічні механізми дії ретардантів і етиленпродуцентів на рослини ягідних культур: дис. ... доктора біол. наук: 03.00.12 / Кур'ята Володимир Григорович. – К., 1999. – 318 с.

76. Кур'ята І. В. Регуляція донорно-акцепторних відносин у системі депо асимілятів-ріст у проростків гарбуза під впливом гібереліну і хлормекватхлориду за умов ското- і фотоморфогенезу / І. В. Кур'ята, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2008. – Т. 40, № 5. – С. 448-456.

77. Кур'ята І. В. Функціонування донорно-акцепторної системи рослин у процесі проростання за дії гібереліну і ретардантів / І. В. Кур'ята // Физиология и биохимия культурных растений. – 2012. – 44(6). – С. 484-494.

78. Курсанов А. Л. Хлоропласт как датчик ассимилятов / А. Л. Курсанов // Фотосинтез и продукционный процесс. – М.: Наука. – 1988. – С. 54-69.
79. Курчий Б. А. Влияние этифона на анатомо-морфологическое строение стебля озимой ржи / Б. А. Курчий, Ф. Л. Калинин // Физиология и биохимия культурных растений. – 1989. – Т. 21, № 5. – С. 459-463.
80. Курьята В. Г. Влияние хлормекватхлорида на формирование фотосинтетического аппарата и продуктивность льна масличного в условиях Правобережной Лесостепи Украины / В. Г. Курьята, Е. А. Ходаницкая // Научно-производственный журнал «Зернобобовые и крупяные культуры». – 2013. – № 4 (8). – С. 88-93.
81. Курьята В. Г. Действие ретардантов на мезоструктуру листьев малины / В. Г. Курьята // Физиология и биохимия культурных растений. – 1998. – Т. 30, № 2. – С. 144-149.
82. Курьята В. Г. Изменения в полисахаридном комплексе клеточных стенок и химическом составе ягод малины под воздействием донора этилена кампозана М / В. Г. Курьята // Физиология и биохимия культурных растений. – 1991. – 23(2). – С. 164-169.
83. Лукин А. Л. Исследование состава пектина методами кондукто- и потенциометрии / А. Л. Лукин, С. В. Славгородский, В. В. Котов, К. К. Полянский // Вестн. РАСХН. – 2005. – № 4. – С. 85-88.
84. Мананков М. К. Регуляторы роста растений и практика их применения / М. К. Мананков, Н. Н. Мусиенко, О. П. Мазанкова. – Киев : Український фітосоціологічний центр, 2002. – 183 с.
85. Меронченко В. О. Вплив ретардантів на вміст етилену в пагонах яблуні / В. О. Меронченко, Н. П. Веденічева, Л. І. Мусатенко // Український ботанічний журнал. – 1999. – Т. 56. – № 1. – С. 30-33.
86. Милуvene Л. Эффект соединения 17-DMC на уровень фитогормонов и рост рапса *Brassica napus* / Л. Милуvene, Л. Новицкене, В. Гавелене // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 5. – С. 733-737.
87. Мокроносков А. Т. Методика количественной оценки структуры и

функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов / А. Т. Мокронос, Р. А. Борзенкова // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Т. 61. – № 3. – С. 119-131.

88. Мокронос А. Т. Фотосинтез. Физиолого-биохимические и экологические аспекты / А. Т. Мокронос, В. Ф. Гавриленко. – М. : Изд-во Московского ун-та, 1992. – 320 с.

89. Моргун В. В. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв пшениці / В. В. Моргун, В. В. Швартау, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2008. – 40, № 6. – С. 463-469.

90. Муромцев Г. С. Основы сельскохозяйственной биотехнологии / Г. С. Муромцев, Р. Г. Бутенко, Т. И. Тихоненко, М. И. Прокофьев. – М. : Агропромиздат, 1990. – 384 с.

91. Муромцев Г. С. Регуляторы роста растений / Г. С. Муромцев. – М. : Колос, 1979. – 246 с.

92. Муромцев Г. С. Физиологические механизмы действия ретардантов / Г. С. Муромцев, А. В. Кокурин, З. Н. Павлова // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1984. – № 5. – С. 669-674.

93. Мусатенко Л. І. Фітогормони і фізіологічно активні речовини в регуляції росту і розвитку рослин / Л. І. Мусатенко // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: Ф 50 у 2т / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Українське товариство фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К.: Логос. – 2009. – С. 508-536.

94. Мухиддинов З. К. Физико-химические аспекты получения и применения пектиновых полисахаридов : автореф. дис. ... д-ра хим. наук. – Душанбе, 2003. – 51 с.

95. Ніколайчук В. І. Вивчення регулюючої ролі етилену та розвитку рослин дії етиленпродуцента ретпролу / В. І. Ніколайчук, Л. В. Гейник, І. Ю. Горбатенко // Физиология и биохимия культурных растений. – 1999. – Т. 31, № 4. – С. 281-284.

96. Оводов Ю. С. Современные представления о пектиновых веществах /

Ю. С. Оводов // Биоорганическая химия. – 2009. – Т. 35, № 3. – С. 293-310.

97. Овочівництво відкритого ґрунту: навч. пос. / Н. В. Грекова, О. М. Лазарева, О. А. Любович, Д. М. Онопрієнко, В. І. Шемавн'єв. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2010. – 470 с.

98. Панасюга А. П. Влияние морфорегуляторов на продуктивность горчицы белой / А. П. Панасюга, П. А. Саскевич, В. Р. Кажарский // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2017. – 1. – С. 33-37.

99. Панталієнко А. В. Фізіологічно активні речовини ретардантної дії в інтегрованих системах захисту зернових культур від полягання / А. В. Панталієнко, А. О. Липницькій, М. М. Мусієнко, О. П. Ольхович // Физиология и биохимия культурных растений. – 1996. – Т. 28, № 4. – С. 233-239.

100. Півошенко І. М. Клімат Вінницької області / І. М. Півошенко. – В. : ВАТ Віноблдрукарня, 1997. – 240 с.

101. Поливаний С. В. Вплив хлормекватхлориду на урожайність, вміст олії та білку в насінні маку олійного / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята // Корми і кормовиробництво: Міжвідомчий тематичний науковий збірник. – Вінниця : ТОВ «В-во Діло», 2013. – Вип 75. – 252 с. – С. 150-154.

102. Поливаний С. В. Дія антигіберелінового препарату хлормекватхлориду на структуру урожаю і якісні характеристики олії маку олійного / С. В. Поливаний // Сільськогосподарські науки: Збірник наукових праць Вінницького нац. аграр. ун-ту. – Вінниця, 2012. – Вип. 1 (57). – 192 с. – С. 90-93.

103. Поливаний С. В. Фізіологічні основи застосування модифікаторів гормонального комплексу для регуляції продукційного процесу маку олійного / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 140 с.

104. Пономаренко С. П. Біостимуляція в рослинництві – український прорив / С. П. Пономаренко // Основи формування продуктивності сільськогосподарських культур за інтенсивних технологій вирощування: зб.

наук. праць УДАУ. – Умань, 2008. – С. 44-51.

105. Пономаренко С. П. Регуляторы роста растений на основе N-оксидов производных пиридина: (физико-химические свойства и биологическая активность) / С. П. Пономаренко. – К. : Техника, 1999. – 270 с.

106. Попроцька І. В. Дія світла та рістрегулюючих речовин на напруженість донорно-акцепторних відносин в рослині у процесі проростання / І. В. Попроцька // Актуальні проблеми сучасної біології та методики її викладання: збірник наукових праць звітної наукової конференції викладачів за 2016-2017 н.р. – Вінниця, 2017. – С. 103-120.

107. Попроцька І. В. Зміни в полісахаридному комплексі клітинних стінок сім'ядолей гарбуза за різного рівня донорно-акцепторних відносин у процесі проростання / І. В. Попроцька // Физиология растений и генетика. – 2014. – 46(3). – С. 259-266.

108. 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.

109. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений / Х. Н. Починок. – К. : Наук. думка, 1976. – 334 с.

110. Прусакова Л. Д. Регуляторы роста растений / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова, В. Г. Головатый // Природные и синтетические регуляторы онтогенеза растений; под ред. Н. И. Якушкиной. – 1989. – № 5. – С. 27-33.

111. Прусакова Л. Д. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами / Л. Д. Прусакова, Н. Н. Малеванная, С. Л. Белопухов, В. В. Вакуленко // Агрехимия. – 2005. – № 11. – С. 76-86.

112. Прусакова Л. Д. Синтетические регуляторы онтогенеза растений / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова // Природные и синтетические регуляторы онтогенеза растений; под ред. Н. И. Якушкиной. – М. – № 2. – 1990. – С. 84-124.

113. Прядкіна Г. О. Депонувальна здатність стебла сучасних сортів озимої пшениці за змінних умов довкілля як фізіологічний маркер їх продуктивності / Г. О. Прядкіна, В. П. Зборівська, П. Л. Рижикова // Вісник українського

товариства генетиків і селекціонерів. – 2016. – Т. 14, № 2. – С. 44-50.

114. Прядкіна Г. О. Зв'язок вмісту хлорофілу в листках і хлорофільного індексу посівів озимої пшениці в період наливання зерна з урожайністю / Г. О. Прядкіна, О. В. Маслюківська, О. О. Стасик, В. П. Оксьом // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 2. – С. 167-174.

115. Прядкіна Г. О. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої пшениці за різного рівня мінерального живлення / Г. О. Прядкіна, В. В. Швартау, Л. М. Михальська // Физиология и биохимия культурных растений. – 2011. – 43, № 2. – С. 158-163.

116. Разумов В. А. Массовый анализ кормов / В. А. Разумов. – М. : Колос, 1982. – 176 с.

117. Рогач В. В. Вплив ретардантів на морфогенез, продуктивність і склад вищих жирних кислот олії ріпаку озимого: дис. ... кандидата біол. наук: 03.00.12. / Віктор Васильович Рогач. – Вінниця, 2009. – 178 с.

118. Рогач В. В. Вплив синтетичних стимуляторів росту на морфофізіологічні характеристики та біологічну продуктивність культури картоплі / В. В. Рогач, Т. І. Рогач // Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія. Екологія. – 2015. – 23 (2). – С. 221-224.

119. Рогач В. В. Динаміка накопичення і перерозподілу різних форм вуглеводів та азоту в органах рослин томатів за дії ретардантів / В. В. Рогач, О. О. Кравець, О. І. Буйна, В. Г. Кур'ята // Regulatory Mechanisms in Biosystems. – 2018. – 9(2). – С. 293-299.

120. Рогач В. В. Динаміка накопичення і перерозподілу різних форм вуглеводів в органах рослин томатів за дії регуляторів росту / В. В. Рогач, В. Г. Кур'ята, О. І. Буйна, О. В. Буйний // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія : Біологія. – 2017. – № 3. – С. 174-179.

121. Рогач В. В. Дія гібереліну і ретардантів на морфогенез, фотосинтетичний апарат та продуктивність картоплі / В. В. Рогач, І. В. Попроцька, В. Г. Кур'ята //

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24(2). – С. 416-420.

122. Рогач В. В. Дія ретардантів на морфогенез, продуктивність і склад вищих щирних кислот олії ріпаку / В. В. Рогач, В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 156 с.

123. Рогач В. В. Накопичення і перерозподіл вуглеводів і азотовмісних сполук між органами рослин ріпаку в онтогенезі за дії хлормекватхлориду / В. В. Рогач // Агробіологія. – 2010. – 4(80). – С. 45-50.

124. Рогач Т. І. Вплив суміші хлормекватхлориду і трептолему на морфогенез та продуктивність соняшнику / Т. І. Рогач // Збірник наукових праць ВНАУ. Серія : Сільськогосподарські науки. – Вінниця, 2012. – Вип. 1 (57). – С. 121-127.

125. Рогач Т. І. Вплив хлормекватхлориду на анатомічну будову і продуктивність рослин соняшнику (*Helianthus annuus* L.) / Т. І. Рогач, В. Г. Кур'ята // Основи формування продуктивності сільськогосподарських культур за інтенсивних технологій вирощування: Зб. наук. праць УДАУ. – Умань, 2008. – С. 71-77.

126. Рогач Т. І. Фізіологічні основи регуляції морфогенезу та продуктивності соняшника за допомогою хлормекватхлориду і трептолему: дис. ... кандидата с.-г. наук: 03.00.12. / Тетяна Іванівна Рогач. – Вінниця, 2011. – 183 с.

127. Романовская О. И. 2-хлорэтилфосфоновая кислота и ее препараты – поступление, метаболизм и остатки в растении / О. И. Романовская, О. И. Крейцберг // Этиленпродуценты в растениеводстве : Физиология действия и применение. – Рига : Зинатне, 1989. – С. 9-31.

128. Саблука П. Т. Технології та нормативи витрат на вирощування овочевих культур / П. Т. Саблука, Д. І. Мазоренко, Г. Є. Мазнева. – Київ : ННЦ ІАЕ, 2009. – 340 с.

129. Сарычева А. А. Влияние этиленпродуцента на поглощение и распределение азота в растениях пшеницы в постфлоральный период / А. А. Сарычева // Агрохимия. – 1999. – № 5. – С. 82-87.

130. Ситник К. М. Гормональний комплекс рослин і грибів / К. М. Ситник,

Л. І. Мусатенко, В. А. Васюк та інші. – К., 2003. – 186 с.

131. Стасик О. О. Регуляторні зв'язки і лімітувальні чинники в системі фотосинтез – продукційний процес та перспективи їх оптимізації / О. О. Стасик, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2011. – Т. 43, № 3. – С. 226-238.

132. Супрун И. И. Изучение аллельного разнообразия генов синтеза этилена MD-ACS1 и MD-ACO1 в отечественной генплазме яблони / И. И. Супрун, С. В. Токмаков // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17, № 2. – С. 298-302.

133. Тараріко Ю. О. Сучасні технології відтворення родючості ґрунтів та підвищення продуктивності агроєкосистем (науково-технологічне забезпечення аграрного виробництва) // Ю. О. Тараріко, О. О. Іващенко та ін. – К. : Аграрна наука, 2004. – 126 с.

134. Тищенко В. П. Исследование пектинов вишни сорта Владимирская / В. П. Тищенко, В. П. Трушкина, Л. А. Мисягина // Биохимические исследования растительных тканей. – Саранск : Б.и., 1973. – С. 70-79.

135. 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.

136. 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.

137. 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. – 2012. – Випуск 1 (57). – С. 132-136.

138. Ткачук О. О. Дія ретардантів на морфогенез, період спокою і продуктивність картоплі: дис. ... кандидата біол. наук: 03.00.12. / Олеся Олександрівна Ткачук. – К., 2007. – 156 с.

139. 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.
140. Ткачук О. О. Екологічна безпека та перспективи застосування регуляторів росту рослин / О. О. Ткачук // Вісник Вінницького політехнічного інституту. – 2014. – №3 (114). – С. 41-44.
141. Трейкале О. Влияние тебуконазола на рост и развитие озимого рапса / О. Трейкале, О. Руде, М. Вилцанс // Регуляція роста, розвитку и продуктивности растений. – Минск : ИВЦ Минфина. – 2009. – С. 152
142. Уоринг Ф. Рост растений и дифференцировка / Ф. Уоринг, И. Филлипс. – М. : МИР, 1984. – 512 с.
143. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляція CO₂ и механизмы ее регуляции / Д. А. Киризий, О. О. Стасик, Г. А. Прядкина, Т. М. Шадшина. – Киев : Логос, 2014. – 478 с.
144. Хелдт Г.-В. Биохимия растений [Текст]: пер. с англ. / Ганс-Вольтер Хелдт; под ред. А. М. Носова, В. В. Чуба. – М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. – 471 с.
145. Ходаніцька О. О. Вплив регуляторів росту на вміст азоту, фосфору та калію у рослинах льону олійного / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2013. – 3(56). – С.102-108.
146. Ходаніцька О. О. Вплив регуляторів росту рослин на морфогенез і продуктивність рослин льону олійного / О. О. Ходаніцька // Актуальні проблеми сучасної біології та методики її викладання: збірник наукових праць звітної наукової конференції викладачів за 2016-2017 н.р. – Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. – 348 с. – С. 25-40.
147. Ходаніцька О. О. Вплив хлормекватхлориду на накопичення і перерозподіл вуглеводів між органами рослин льону олійного в процесі росту та урожайність культури / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята, О.В. Корнійчук // Агробіологія: Збірник наукових праць Білоцерків. нац. аграр. ун-т. – Біла

- церква, 2011. – Вип. 6 (86). – 182 с. – С. 119-123.
148. 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.
149. Ходаніцька О. О. Продукційний процес льону олійного сорту Орфей за дії хлормекватхлориду / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята // Вісник Вінницького політехнічного інституту. – 2014. – № 1. – С. 31-33.
150. Хожайнова Г. Н. Физиолого-биохимическая характеристика действия на растения 2,3-дихлоризобутирата натрия и ретарданта на его основе – тебепаса: автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.12 «Физиология растений» / Г. Н. Хожайнова. – Воронеж, 1994. – 23 с.
151. Чижова С. И. Содержание абсцизовой кислоты и рост растений ярового ячменя под действием триазолов / С. И. Чижова, В. В. Павлова, Л. Д. Прусакова // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 1. – С. 108-114.
152. Шаповалов А. А. Отечественные регуляторы роста растений / А. А. Шаповалов, Н. Ф. Зубкова // Агрехимия. – 2003. – № 11. – С. 33-47.
153. Шевчук О. А. Вплив декстрелу та паклобутразолу на продуктивність цукрового буряка / О. А. Шевчук // Актуальні проблеми сучасної біології та методики її викладання : зб. наук. праць звітної наукової конференції викладачів за 2016-2017 н.р. – Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. – С. 179-192.
154. Шевчук О. А. Вплив паклобутразолу на активність гіберелінів, вміст різних форм абсцизової кислоти та накопичення азоту в органах рослин цукрового буряка / О. А. Шевчук // Наукові записки Тернопільського педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – Тернопіль, 2008. – 2(36). – С. 37-42.
155. Шевчук О. А. Дія ретардантів на морфогенез, газообмін і продуктивність цукрових буряків : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 / О. А. Шевчук. – К., 2002. – 20 с.
156. Шевчук О. А. Дія ретардантів на морфогенез, газообмін і продуктивність цукрових буряків / О. А. Шевчук, В. Г. Кур'ята. – Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД»,

2015. – 140 с.

157. Шевчук О. А. Екологічні аспекти застосування ретардантів та етиленпродуцентів в рослинництві / О. А. Шевчук, О. О. Ткачук, Л. А. Голунова, І. В. Кур'ята, Л. М. Рогальська, В. В. Рогач // Наукові записки Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського. Серія : Географія. – 2006. – Вип.12. – С. 118-123.

158. Шевчук О. А. Особливості насінневої продуктивності рослин цукрового буряка при обробці квітконосних пагонів ретардантами / О. А. Шевчук, В. Г. Кур'ята // Наукові записки Тернопільського педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – Тернопіль, 2008. – 2(36). – С. 42-46.

159. Шелухина Н. П. Пектиновые вещества, их некоторые свойства и производные / Н. П. Шелухина, З. Д. Ашубаева, Г. Б. Аймухамедова. – Фрунзе : Илим, 1988. – 240 с.

160. Шерстобоева О. В. Вплив сумісного застосування тебуконазолу та біополіциду на врожайність озимої пшениці / О. В. Шерстобоева, Я. В. Чабанюк // Аграрна наука – виробництву : науково-інформаційний бюлетень завершених наукових розробок. – 2014. – 1. – С. 5.

161. Щипарев С. М. Количественное определение аскорбиновой кислоты с помощью гексацианоферрита калия / С. М. Щипарев // Методы биохимического исследования растений. – Л. : Из-во Ленинградского ун-та, 1978. – С. 133-135.

162. Эрдели Г. С. Изобутираты – новый класс ретардантов / Г. С. Эрдели, Г. Н. Хожайнова, Г. Шиллинг. – Воронеж : Изд-во Воронежского ун-та, 1992. – 157 с.

163. Ярмольська О. Є. Мінливість урожаїв томатів в Україні / О. Є. Ярмольська // Физиология растений и генетика. – 2016. – 48(1). – С. 75-80.

164. 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.

165. Alexander L. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for

climacteric fruit ripening / L. Alexander, D. Grierson // Journal of experimental botany. – 2002. – 53(377). – P. 2039-2055.

166. Ali M. T. Effect of plant growth regulators on rooting of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) cuttings / M. T. Ali, V. Iqbal, R. Mushtaq, E. A. Parray, A. Ibrahim // Journal of pharmacognosy and phytochemistry. – 2017. – 6(6). – P. 514-516.

167. Altintas S. Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato / S. Altintas // African Journal of Biotechnology. – 2011. – 10(75). – P. 17160-17169.

168. Baranyiova I. Effect of application of growth regulators on the physiological and yield parameters of winter wheat under water deficit / I. Baranyiova, K. Klem // Plant Soil Environ. – 2016. – 62(3). – P. 114-120.

169. Bekheta M. A. Influence of selenium and paclobutrazole on growth, metabolic activities and anatomical characters of *Gerbera jasmonii* L. / M. A. Bekheta, S. Abbas, O. S. El-Kobisy // Australian Journal of Basic and Applied Science. – 2008. – 2(4). – P. 1284-1297.

170. Best N. B. Phytohormone inhibitor treatments phenocopy brassinosteroid-gibberellin dwarf mutant interactions in maize / N. B. Best, G. Johal, B. P. Dilkes // Plant Direct. – 2017. – P. 1-18.

171. Bialecra B. Regulation of α -amylase activity in *Amaranthus caudatus* seeds by methyl jasmonate, gibberellin A₃, benzyladenine and ethylene / B. Bialecra, J. Kepczynski // Plant growth regulation. – 2003. – 39(1). – P. 51-56.

172. Binh T. H. Uses of an innovative ethylene- α -cyclodextrin inclusion complex powder for ripening of mango fruit / T. Ho Binh, J. Hofman Peter, C. Joyce Daryl, R. Bhandari Bhesh // Postharvest Biology and Technology. – 2016. – 113. – P. 77-86.

173. Bleecker A. B. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants / A. B. Bleecker, H. Kende // Annual Review of Cell and Developmental Biology. – 2000. – 16. – P. 1-18.

174. 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. – P. 215-225.

175. Budzynski W. The influence of triapentenol used in autumn on wintering, lodging and yielding of winter rape / W. Budzynski, T. Ojczyk // Rostl. vyroba. – 1995. – 41(5). – P. 201-205.
176. Butler D. R. Effect of triazole growth retardants on oilseed rape, photosynthesis of single leaves / D. R. Butler, E. Pears, R. D. Child, P. Brain // Annual Applied Biology. – 1989. – 114(2). – P. 331-337.
177. Carvalho M. E. A. Are plant growth retardants a strategy to decrease lodging and increase yield of sunflower / M. E. A. Carvalho, C. P. R. Castro, F. M. V. Castro, A. C. C. Mendes // Comunicata Scientiae. – 2016. – 7(1). – P. 154-164.
178. Costa F. Role of the genes Md-ACO1 and Md-ACS1 in ethylene production and shelf life of apple (*Malus domestica Borkh*) / F. Costa, S. Sara, W. E. Van de Weg // Euphytica. – 2005. – V. 141. – P. 181-190.
179. Ding S. Changes in pectin characteristics during the ripening of jujube fruit / S. Ding, R. Wang, Y. Shan, G. Li // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2017. – 97(12). – P. 4151-4159.
180. El-Maarou-Bouteau H. Reactive oxygen species, abscisic acid and ethylene interact to regulate sunflower seed germination / H. El-Maarou-Bouteau, Y. Sajjad, J. Bazin, N. Langlade // Plant, cell and environment. – 2015. – 38. – P. 364-374.
181. Espindula M. C. Use of growth retardants in wheat / M. C. Espindula, V. S. Rocha, J. A. S. Grossi, M. A. Souza, L. T. Souza, L. F. Favariato // Planta Daninha. – 2009. – 27(2). – 379-387.
182. European Food Safety Authority (EFSA) Conclusion on the peer review of the pesticide risk assessment of the active substance gibberellic acid (GA₃). – 2012.
183. Evans J. R. Mode of action, metabolism, and uptake of BAS 125W, prohexadione-calcium / J. R. Evans, R. R. Evans, C. L. Regusci, W. Rademacher // HortScience. – 1999. – 34(7). – P. 1200-1201.
184. Fahad S. Exogenously applied plant growth regulators enhance the morphophysiological growth and yield of rice under high temperature / S. Fahad, S. Hussain, S. Saud, S. Hassan, Z. Ihsan, A.N. Shah, C. Wu, M. Yousaf, W. Nasim, H. Alharby, F. Alghabari, J. Huang // Frontiers in Plant Science. – 2016. – 7(1250). – P. 1-13.

185. Ferhan K. S. Effects of 1-methylcyclopropene and modified atmosphere packing on postharvest life and quality in tomatoes / K. Sabir Ferhan, I. Tayfun Agar // *Journal of food quality*. – 2011. – 34(2). – P. 111-118.
186. Giulio C. Metabolism and translocation of 1,2-¹⁴C (2-chloroethyl) phosphonic acid in *Prunus persica* (L.) Batsch / C. Giulio, A. Ramina, A. Musia // *Sci. Hortic. (Neth)*. – 1981. – Vol. 15, № 1. – P. 33-34.
187. Grossmann K. Influence of the triazole growth retardant BAS 111.W on phytohormone levels in senescing intact pods of oilseed rape / K. Grossmann, J. Kwiatkowski, C. Hauser, F. Siefert // *Plant Growth Regul.* – 1994. – V. 14, № 2. – P. 115-118.
188. Hagye S. Effect of ethrel, chlormequat chloride and paclobutrazol on growth and pyrethrins accumulation in *Chrysanthemum cinerariaefolium* Vis. / S. Hagye, A. H. A. Farooqi, M. M. Gupta // *Plant Growth Regul.* – 2007. – Vol. 51, № 3. – P. 263-269.
189. Harada T. An allele of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene (Md-ACS1) accounts for the low ethylene production in climacteric fruits of some apple cultivars / T. Harada, T. Sunako, Y. Wakasa // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – 101. – P. 742-746.
190. Helaly A. A. Effect of soaked *Allium cepa* L. bulbs in growth regulators on their growth and seeds production / A. A. Helaly, M. S. Abdelghafar, M. T. Al-Abd, A. A. Alkharpotly // *Adv Plants Agric. Res.* – 2016. – 4(3). – P. 1-7.
191. Hemangi G. C. Effect of postharvest ethylene treatment on sugar content, glycosidase activity and its gene expression in mango fruit / G. Chidley Hemangi, B. Deshpande Ashish, S. Oak Pranjali, H. Pujari Keshav, P. Giri Ashok, S. G. Vidya // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2017. – 97. – P. 1624-1633.
192. Hosakote M. Y. Mango ripening: changes in cell wall constituents in relation to textural softening / M. Yashoda Hosakote, N. Prabha Tyakal, N. Tharan Rudrapatnam // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2006. – 86(5). – P. 713-721.
193. Kakei Y. Transcriptome analysis of hormone-induced gene expression in

Brachypodium distachyon / Y. Kakei, K. Mochida, T. Sakurai, T. Yoshida, K. Shinozaki, Y. Shimada // Scientific Reports. – 2015. – 5. – P. 14476.

194. Kancheti M. Effectiveness of harvest-aid defoliant and environmental conditions in high density cotton / Mrunalini Kancheti, M. Sree Rekha, V. R. K. Murthy // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. – 2018. – 7(02). – P. 2312-2316.

195. Kasem M. M. Studying the influence of some growth retardants as a chemical mower on ryegrass (*Lolium perenne* L.) / M. M. Kasem, M. M. Abd El-Baset // Journal of plant sciences. – 2015. – 3(5). – P. 255-258.

196. Kausik M. Ethephon-induced fractional changes of pectic polysaccharides in developing cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) fruits / M. Kausik, C. M. Bibhas // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2005. – 85(7). – P. 1222-1226.

197. Kende H. Ethylene biosynthesis / H. Kende // Annual review of plant physiology and plant molecular biology. – 1993. – V. 44. – P. 283-307.

198. Kevany B. M. Ethylene receptor degradation controls the timing of ripening in tomato fruit / B. M. Kevany, D. M. Tieman, M. G. Taylor, V. D. Cin, H. J. Klee // Plant J. – 2007. – 51(3). – P. 458-467.

199. Koutroubas S. D. Morpho-physiological responses of sunflower to foliar applications of chlormequat chloride (CCC) / S. D. Koutroubas, C. A. Damalas // Bioscience Journal. – 2016. – 32(6). – P. 1493-1501.

200. Krishnamoorthy X. Effect of waterlogging and growth retardants on gram (*Cicer arictinum* Var H-333) / X. Krisnamoorthy, C. Gosmani, I. Dayal // Indian Journal of Plant Physiology. – 1987. – 30(4). – P. 387-389.

201. Kuck K. H. Sterol biosynthesis inhibitors / K. H. Kuck, K. Stenzel, J. P. Vors // Modern crop protection compounds. – 2012. – vol. 2. – P. 761-805.

202. Kumar A. Effect of growth retardants on growth, flowering and physiological characteristics of olive cultivar Leccino under reined condition of Himachal Pradesh, India / A. Kumar, N. Sharma // Indian journal of agricultural research. – 2016. – 50. – P. 487-490.

203. Kuryata V. G. Effect of retardant folicur on morphogenesis, photosynthetic

apparatus and productivity of tomatoes / V. G. Kuryata, O. O. Kravets // *Acta carpathica* 29-30. – Rzeszow, 2018. – P. 79-87.

204. Kuryata V. G. Features of morphogenesis and functioning of donor-acceptor system under actions of gibberellin and retardants treatments on tomato plants / V. G. Kuryata, O. O. Kravets // *The Potential of Modern Science. Volume 1.* – London, 2019. – 198 p. – P. 114-129.

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

206. 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. Polyvanyi // *Ukrainian journal of ecology.* – 2018. – 8(1). – P. 11-20.

207. 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). – P. 127-132.

208. Lewis D. R. Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers / D. R. Lewis, S. Negi, P. Sukumar, G. K. Muday // *Development.* – 2011. – 138(16). – P. 3485-3495.

209. Liu Q. Cooperative ethylene receptor signaling / Q. Liu, C. K. Wen // *Plant Signal. Behav.* – 2012 – 7(8). – P. 1009-1013.

210. Ljung K. New mechanistic links between sugar and hormone signalling networks / K. Ljung, J. L. Nemhauser, P. Perata // *Current Opinion in Plant Biology.* – 2015. – № 25. – P. 130-137.

211. Lyzenga W. J. Regulation of ethylene biosynthesis through protein degradation / W. J. Lyzenga, S. L. Stone // *Plant Signal. Behav.* – 2012. – 7(11). – P. 1438-1442.

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

P. 170-175.

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

214. Matysiak K. Effect of chlorocholine chloride and triazoles – tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) in response to the application term and sowing density / K. Matysiak, S. Kaczmarek // Journal of Plant Protection Research. – 2013. – 53(1) – P. 79-88.

215. Matysiak K. Influence of trinexapac-ethyl on growth and development of winter wheat / K. Matysiak // Journal of Plant Protection Research. – 2006. – 46(2) – P. 133-143.

216. Miliuviene L. Oilseed rape growth regulation by compounds 3-DEC and 17-DMC / Laima Miliuviene, Leonida Novickiene, Jonas Jurevičius // Bot. Lithuan. – 2007. – Vol. 13, № 2. – P. 115-121.

217. Mingwei Du The phytotoxin coronatine induces abscission-related gene expression and boll ripening during defoliation of cotton / Du Mingwei, Yi Li, Xiaoli Tian, Liusheng Duan, Mingcai Zhang, Weiming Tan, Dongyong Xu, Zhaohu Li // Plos one. – 2014. – 9(5). – e97652.

218. Miroshnichenko I. M. Changes in the elemental composition of winter wheat plants caused by the action of Megafol and retardants / I. M. Miroshnichenko, T. I. Makoveychuk, L. M. Mykhalska, V. V. Schwartz // Regulatory Mechanisms in Biosystems. – 2017. – 8(3) – P. 403-409.

219. Nybom H. DNA marker-assisted evaluation of fruit firmness at harvest and post-harvest fruit softening in a diverse apple germplasm / H. Nybom, M. Ahmadi-Afzadi, J. Sehic, M. Hertog // Tree Genetics and Genomes. – 2013. – V. 9. – P. 279-290.

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

221. Pateliya C. K. Effectiveness of various growth retardants on growth and yield of Okra / C. K. Pateliya, B. R. Parmar, H. L. Kacha, S. K. Patel // Journal of agriculture and crop science. – 2014. – 1. – P. 32-35.
222. Pavlista A. D. Influence of foliar-applied growth retardants on russet burbank potato tuber production / A. D. Pavlista // American Journal of Potato Research. – 2013. – 90. – P. 395-401.
223. Pobudkiewicz A. Influence of growth retardant on growth and development of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch / A. Pobudkiewicz // Acta Agrobotanica. – 2014. – 67(3). – P. 65-74.
224. Poprotska I. V. The influence of light on the germination process and use of the reserve substances of seeds under the action of antigibberellic agents / I. V. Poprotska // Proceedings of the 1st European Conference on Biology and Medical Sciences. Premier Publishing s.r.o. Vienna. – 2017. – P. 58-63.
225. 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(1). – P. 71-76.
226. Porep J. U. Ergosterol as an objective indicator for grape rot and fungal biomass in grapes / J. U. Porep, R. Walter, A. Kortekamp, R. Carle // Food Contr. – 2014. – 37. – P. 77-84.
227. Prasanna V. Pectic polysaccharides during ripening of mango (*Mangifera indica* L.) / V. Prasanna, H. M. Yashoda, T. N. Prabha, R. N. Tharanathan // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2003. – 83 (11). – P. 1182-1186.
228. Prasanna V. Pectic polysaccharides of mango (*Mangifera indica* L): structural studies / V. Prasanna, T. N. Prabha, R. N. Tharanathan // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2004. – 84(13). – P. 1731-1735.
229. Rabert G. Triazole compounds alters the antioxidant and osmoprotectant status in drought stressed *Helianthus annuus* L. Plants / G. Rabert, P. Manivannan, R. Somasundaram, R. Panneerselvam // Emirates Journal of Food and Agriculture. – 2013. – 26(3). – P. 265-76.

230. Rademacher W. Growth retardants: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways / W. Rademacher // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 2000. – 51. – P. 501-531.
231. Rademacher W. Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production / W. Rademacher // *Annual Plant Reviews*. – 2016. – 49. – P. 359-403.
232. Rijckaert G. Effects of trinexapac-ethyl (Moddus) in seed crops of Italian ryegrass and timothy / Georges Rijckaert // *Bioforsk FOKUS*. – 2007. – 2(12). – P. 231-235.
233. Rudus I. Regulation of ethylene biosynthesis at the level of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase (ACO) gene / I. Rudus, M. Sasiak, J. Kepczynski // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2013. – 35(2). – P. 295-307.
234. Ruzicka K. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution / K. Ruzicka, K. Ljung, S. Vanneste, R. Podhorska, T. Beeckman, J. Friml, E. Benkova // *Plant Cell*. – 2007. – 19(7). – P. 2197-2212.
235. Ryan D. Geil Morphological alterations of pea (*Pisum sativum* cv. Sparkle) arbuscular mycorrhizas as a result of exogenous ethylene treatment / D. Ryan, Larry R. Geil, Frédérique C. Guinel Peterson // *Mycorrhiza*. – 2001. – 11(3). – P. 137-143.
236. Rzewuski G. Ethylene biosynthesis and signaling in rice / G. Rzewuski, M. Suter // *Plant Sci*. – 2008. – 175. – P. 32-42.
237. Sajjan S. R. Effect of deficit irrigation, phosphorous inoculation and cycocel spray on root growth, seed cotton yield and water productivity of drip irrigation cotton in arid environment / Singh Rao Sajjan, Pal Singh Tanwar Suresh, Lal Regar Panna // *Agricultural water management*. – 2016. – 169. – P. 14-25.
238. Sakthinathan B. Effect of ethrel on sex expression on pumpkin (*Cucurbita moschata* L.) / B. Sakthinathan, V. Swaminathan, P. Balasubramanian, T. Sivakumar // *International journal of chemical studies*. – 2017. – 5(6). – P. 964-966.
239. Sang-Kuk K. Effects of gibberellin biosynthetic inhibitors on oil,

secoisolaresonolodiglucoside, seed yield and endogenous gibberellin content in flax / K. Sang-Kuk, K. Hak-Yoon // *Korean Journal of Plant Resources*. – 2014. – 27(3). – P. 229-235.

240. Sanjay M. G. Differential expression of genes during banana fruit development, ripening and 1-MCP treatment: Presence of distinct fruit specific, ethylene induced and ethylene repressed expression / M. G. Sanjay, S. Sudhakar, P. Sane Aniruddha, N. Pravendra // *Postharvest Biology and Technology*. – 2006. – 42 (1). – P. 16-22.

241. Sardoei A. S. Effect of growth retardant cycocel on reducing sugar, malondialdehyde and other aldehydes of *Cannabis sativa* L. / A. S. Sardoei, M. R. Yazdi, M. Shshdadneghad // *International Journal of Biosciences*. – 2014. – 4(6). – 127-133.

242. Schwartau V. V. Physiological role of amino acids in the nutrition of highly productive varieties of winter wheat / V. V. Schwartau, L. M. Mykhalska, I. M. Miroshnichenko // *Sortovyvchennya ta ohorona prav na sorty roslyn*. – 2016. – 3. – P. 52-57.

243. Setia R. C. Influence of paclobutrazol on growth and yield of *Brassica carinata* / R. C. Setia, B. Gurmeet, N. Setia // *Plant Growth Regulation*. – 1995. – 16(2). – P. 121-127.

244. Shahbaz A. T. Mepiquat chloride effects on cotton yield and biomass accumulation under late sowing and high density / A. T. Shahbaz, H. Ying, A. Hafeez, S. Ali, A. Khan, B. Souliyanonh, X. Song, A. Liu, G. Yang // *Field Crops Research*. – 2018. – P. 59-65.

245. Simko I. Effect of sodium 2,3-dichloroisobutyrate (DCIB-Na) on in vitro tuberization of potatoes / I. Simko // *Rostlinna Vyroba*. – 1990. – Vol. 36, № 2. – P. 1201-1206.

246. Sousa Lima G. M. Floral induction management in «Palmer» mango using uniconazole / G. M. Sousa Lima, M. C. Toledo Pereira, M. B. Oliveira, S. Nietsche, G. P. Mizobutsi, W. M. Publio Filho // *Ciencia Rural*. – 2016. – 46(8). – P. 1350-1356.

247. Stepanova A. N. Ethylene signaling and response: where different regulatory

- modules meet / A. N. Stepanova, J. M. Alonso // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2009. – 12(5). – P. 548-555.
248. Tae-Yun K. Effects of hexaconazole on growth and antioxidant potential of cucumber seedlings under UV-B radiation / K. Tae-Yun, H. Jung-Hee // *Journal of Environmental Science International*. – 2012. – 21(12). – P. 1435-1447.
249. 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, Sydney*. – 1998. – 24 (1). – P. 67-72.
250. URL: http://agrokomplekt2000.com/2011-06-15-12-52-33.html?page=shop./browse&category_id=18
251. URL: <http://fermercenter.com/sredstva-zashchity-rasteniy/regulyatori-rosta/alfaetafon-alfahimgrup-5>
252. URL: <http://www.pesticity.ru>
253. URL: <https://en.tutiempo.net/climate/ws-335620.html>
254. URL: <https://rusfermer.net/ogorod/plodovye-ovoshhi/tomat-pomidor/super/rannie-sorta/solerosso-f1.html>
255. URL: <https://www.cropscience.bayer.ua/Products/Fungicides/CopyFolicur.aspx>
256. US EPA, Gibberellic Acid: Reregistration Eligibility Decision (RED). List D, CASE 4110, EPA-738-R-96-005. – 1995. – 14 p.
257. Vadigeri B. G. Effect of ethrel and gibberellic acid on yield and quality of two cucumber varieties / B. G. Vadigeri, B. B. Madalageri, M. N. Sheelavantar // *Karnataka agriculture science*. – 2001. – 14. – P. 727-730.
258. Van de Poel B. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in plants: more than just the precursor of ethylene / B. Van de Poel, D. Van Der Straeten // *Frontiers in Plant Science*. – 2014. – 5. – P. 640.
259. Varman T. Ethylene production and action during foliage senescence in *Hedera helix* L. / T. Varman, T. Solomonos // *Journal of Experimental Botany*. – 1986. – 39 (203). – P. 685-694.
260. Wang K. L.-C. Regulation of ethylene gas biosynthesis by the Arabidopsis ETO1 protein / K. L.-C. Wang, H. Yoshida, C. Lurin, J. R. Ecker // *Nature*. – 2004. –

428(6986). – P. 945-950.

261. Wang Y. Mixed compound of DCPTA and CCC increases maize yield by improving plant morphology and up-regulating photosynthetic capacity and antioxidants / Y. Wang, W. Gu, T. Xie, L. Li, Y. Sun, H. Zhang, J. Li, S. Wei // Plos One. – 2016. – 11(2). – e0149404.

262. Wiersma P. A. Survey of the expression of genes for ethylene synthesis and perception during maturation and ripening of «Sunrise» and «Golden Delicious » apple fruit / P. A. Wiersma, H. Zhang, C. Lu et al. // Postharvest Biology and Technology. – 2007. – 44(3). – P. 204-211.

263. Yan W. Responses of root growth and nitrogen transfer metabolism to uniconazole, a growth retardant, during the seedling stage of soybean under relay strip / W. Yan, Y. Yanhong, Y. Wenyu, Y. Taiwen, L. Weiguo, X. Wang // Communications in Soil Science and Plant Analysis Intercropping System. – 2013. – 44(22). – P. 3267-3280.

264. Yan Y. Influence of seed treatment with uniconazole powder on soybean growth, photosynthesis, dry matter accumulation after flowering and yield in relay strip intercropping system / Y. Yan, Y. Wan, W. Liu, X. Wang, T. Yong, W. Yang // Plant Production Science. – 2015. – 18(3). – P. 295-301.

265. Yang L. The role of gibberellins in improving the resistance of tebuconazole-coated maize seeds to chilling stress by microencapsulation / L. Yang, D. Yang, X. Yan, L. Cui, Z. Wang, H. Yuan // Scientific Reports. – 2016. – 60. – P. 1-12.

266. Yin B. Effects of plant growth regulators on growth and yields characteristics in adzuki beans (*Phaseolus angularis*) / B. Yin, Y. Zhang, Y. Zhang // Frontiers of Agriculture in China. – 2011. – 5. – P. 519-523.

267. Yoon H. K. Effects of prohexadione calcium on growth and gibberellins contents of *Chrysanthemum morifolium* R. cv Monalisa White / H. K. Yoon, A. L. Khan, M. Hamayun, J. T. Kim, J. H. Lee, I. C. Hwang, C. S. Yoon, I.-J. Lee // Scientia Horticulturae. – 2010. – 123(3). – P. 423-427

268. Youssef A. S. M. Effect of paclobutrazol and cycocel on growth, flowering, chemical composition and histological features of potted *Tabernaemontana*

coronaria Stapf plant / A. S. M. Youssef, M. M. M. Abd El Aal // Journal of applied sciences research. – 2013. – 9(11). – P. 5953-5963.

269. 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). – P. 844-857.

270. Zhang J. An alternate route of ethylene receptor signaling / J. Zhang, J. Yu, C. K. Wen // Frontiers in Plant Science. – 2014e. – 5. – P. 648.

271. Zhang W. Effect of chlorecholinechloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba* / W. Zhang, F. Xu, C. Hua, S. Cheng // Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca. – 2013. – 41(1). – P. 97-103.

272. Zhang W. Preparation of ethylene gas and comparison of ethylene responses induced by ethylene, ACC, and ethephon / W. Zhang, C.-K. Wen // Plant Physiology and Biochemistry. – 2010. – Vol. 48, Issue 1. – P. 45-53.

273. Zhu Y. Md-ACS1 and Md-ACO1 genotyping of apple (*Malus domestica* Borkh.) breeding parents and suitability for marker-assisted selection / Y. Zhu, B. H. Barrit // Tree Genetics and Genomes. – 2008. – V. 4. – P. 555-562.